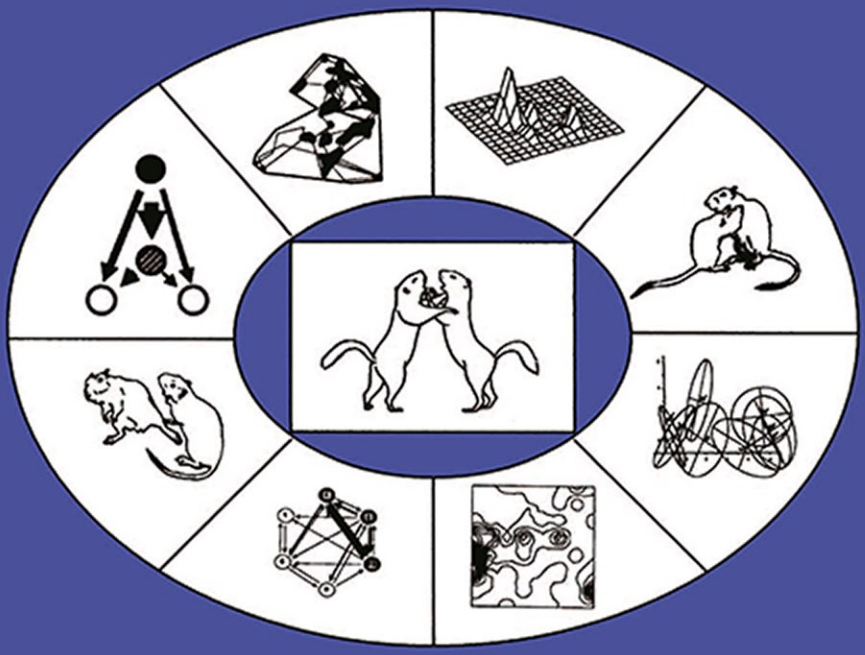
В.С. Громов

ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ГРЫЗУНОВ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ
ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА

В.С. Громов

ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ГРЫЗУНОВ

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2008

УДК 591.552: 599.323.4
ББК

В.С. Громов. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Т-во научн. изданий КМК. 2008. 582 с.

В монографии обобщены результаты многолетних полевых исследований, проведенных автором в различных регионах России и за рубежом (Центральная Азия, Калмыкия, Казахстан, Вьетнам, Израиль), а также результаты наблюдений за искусственными группировками грызунов в открытых вольерах на Научно-экспериментальной базе "Черноголовка" ИПЭЭ РАН в 1976-2005 гг. Материалы собственных исследований автора дополнены литературными данными о характере использования пространства и социальной организации элементарных внутрипопуляционных группировок 160 видов грызунов. Наряду с основными характеристиками пространственно-этологической структуры, приведены данные о репродуктивном потенциале, особенностях размножения, заботе о потомстве и других особенностях поведения грызунов.

Для широкого круга зоологов и экологов, а также студентов биологических специальностей.

Табл. 53, рис. 246, библиограф. 1232 назв.

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

Рецензенты:
доктор биологических наук, профессор *И.А. Жигарев*
доктор биологических наук *А.В. Суров*

Материалы монографии подготовлены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 07-04-00142) и целевой программы Президиума РАН "Биоразнообразие и динамика генофондов" (подпрограмма "Биоразнообразие", гранты 6.1.5 и 6.1.2).

© В.С. Громов, 2008
ISBN 978-5-87317-474-4
© Т-во научных изданий КМК, 2008

Посвящается памяти
Игоря Александровича Шилова

ВВЕДЕНИЕ

Современные экологические исследования ориентированы на изучение биологических систем надорганизменного уровня — популяций, видов и биоценозов, функции которых связаны с регуляцией биогенного круговорота веществ и энергии в биосфере (Kendeigh, 1961; Watt, 1968; Одум, 1975). Исследования в области популяционной экологии — науки, наиболее успешно развивающейся последние 40–50 лет, — свидетельствуют, что любая популяция живых организмов представляет собой не просто совокупность особей одного вида, населяющих определенную территорию, но является сложно организованной биологической системой, адекватно реагирующей на изменения внешней среды и своего внутреннего состояния. К одному из наиболее важных достижений современной популяционной экологии относится развитие представлений о популяции как саморегулирующейся системе, в которой главенствующую роль играют процессы обмена информацией между особями и окружающей средой (Christian, 1950, 1968; Christian, Davis, 1964; Chitty, 1957; Wynne-Edwards, 1962, 1970; Мантейфель, 1980; Шилов, 1977, 2001, 2002). В соответствии с современными экологическими представлениями, популяцию следует рассматривать как совокупность особей одного вида, объединенных общностью среды обитания и происхождения, обладающую сложной структурой и способностью к саморегуляции, сохранению целостности и относительной самостоятельности во времени и пространстве (Шварц, 1967, 1970, 1972; Наумов, 1977; Шилов, 1991а).

Значительное число исследований в области популяционной экологии посвящено изучению адаптационных механизмов, обеспечивающих целостность (интеграцию составных частей) и устойчивость популяций в изменчивых условиях внешней среды, т.е. механизмов, способствующих поддержанию динамического равновесия между популяцией и средой обитания. Эти механизмы, по аналогии с морфофизиологическими процессами, протекающими в живых организмах, академик И.А. Шилов (1967, 1977, 1991б, 2001, 2002) назвал механизмами популяционного гомеостаза. Относительно стабильное существование любой популяции во времени и пространстве обеспечивается ее структурированностью, и в первую очередь — закономерным распределением особей (пространственной структурой) и

упорядоченной системой взаимоотношений между ними (этологической структурой). Устойчивая и одновременно пластичная пространственно-этологическая структура служит функциональной основой механизмов поддержания популяционного гомеостаза (Шилов, 1977, 2002; Громов, 2000).

Любая популяция, как известно, состоит из особей одного вида, т.е. потенциальных конкурентов. Поскольку обострение внутривидовой конкуренции может поставить под угрозу благополучное существование популяции, возникает проблема смягчения конкурентных отношений. Простейшим способом решения этой проблемы является разобщение особей в пространстве — пространственная сегрегация, которая легко обнаруживается у многих видов животных. Однако полное разобщение особей в пространстве противоречит другой биологической задаче — обеспечению необходимого уровня контактов между ними, иначе говоря, процессам интеграции, благодаря которым популяция сохраняет свою структурную целостность и выполняет функции, адаптированные к конкретным внешним условиям. Следовательно, "центробежная" тенденция пространственной сегрегации должна уравновешиваться "центростремительной" тенденцией функциональной интеграции (Шилов, 1977). Обе тенденции реализуются и внешне проявляются в виде определенных поведенческих реакций особей, составляющих популяцию, и, в конечном итоге, формируют видоспецифическую пространственно-этологическую структуру.

В настоящей монографии рассматриваются особенности пространственно-этологической структуры популяций грызунов как представителей оседлых млекопитающих. Отряд грызунов (Rodentia), в котором насчитывается около 1600 видов (Соколов, 1977), демонстрирует широкое разнообразие вариантов использования пространства и социальных отношений: среди грызунов выделяют виды, условно называемые одиночными, виды с агрегациями взрослых разнополых особей, виды с семейно-групповым образом жизни и даже эусоциальные виды, у которых социальная организация элементарных группировок имеет некоторые черты, характерные для общественных насекомых — муравьев или термитов. Благодаря столь разнообразным особенностям экологии и поведения, грызуны служат очень удобным объектом для изучения закономерностей формирования разных вариантов пространственно-этологической структуры.

Однако, несмотря на актуальность проблемы и большое число исследований, посвященных экологии и поведению грызунов, до сих пор имеются существенные пробелы в наших представлениях о механизмах формирования элементарных внутрипопуляционных группировок и особенностях их социальной организации. Нет единого мнения ни о качественном составе этих группировок (в особенности среди видов, условно называемых одиночными), ни о характере взаимоотношений между особями в таких группировках. Отсутствие единства мнений объясняется, прежде

всего, существенным недостатком фактических данных о поведении грызунов в естественных условиях. Анализ литературных источников показывает, что в большей или меньшей степени изучены лишь около 10% видов грызунов, распространенных, главным образом, в палеарктической зоне. Данных о поведении многих видов, населяющих тропики, практически нет, и эта тенденция вряд ли изменится в ближайшие годы. Изучение пространственно-этологической структуры популяций грызунов требует проведения широких и технически оснащенных полевых исследований, требующих больших финансовых затрат. На современном этапе развития общей биологии это является существенным препятствием. Анализ выборки из 700 отечественных и зарубежных публикаций, посвященных изучению пространственной структуры поселений грызунов и их поведения в естественных условиях, показывает, что подавляющее большинство подобных исследований (более 60%) проведено в 70–80-е гг. прошлого столетия, а к началу нышешнего века наметился существенный спад полевых исследований. Многие зоологи перешли к изучению поведения грызунов в лабораторных условиях, однако этот путь не восполняет недостаток необходимых данных.

В настоящей монографии рассмотрена важная проблема, связанная с изменчивостью пространственно-этологической структуры популяций грызунов: между крайними вариантами — системой обособленных индивидуальных участков и семейно-групповыми охраняемыми территориями — существуют промежуточные варианты, о которых пока еще нет четкого представления. Попытки классификации пространственной структуры и социальной организации грызунов ранее были единичными и ограничивались отдельными систематическими группами, например, наземными беличьими (Armitage, 1981) и песчанками (Бурделов, 1974; Пасхина, 1981; Громов, 2000). Ссылки на отдельные виды грызунов приведены в более общих сводках, описывающих типы социальных систем млекопитающих (Crook et al., 1976; Панов, 1983), однако в этих работах использованы разные подходы и критерии, затрудняющие применение предложенных классификаций для типологизации пространственно-этологической структуры видов в пределах отряда Rodentia.

В последние годы автором разработана типологическая классификация пространственно-этологической структуры популяций грызунов, основанная на комплексе критериев, характеризующих систему использования пространства и ее сезонную динамику, взаимоотношения особей в элементарных внутрипопуляционных группировках, прочность парных связей, особенности расселения молодняка (Громов, 2004а, 2005а). Именно эта типологическая классификация положена в основу сравнительного анализа пространственно-этологической структуры различных видов грызунов. К сожалению, в подавляющем большинстве опубликованных к на-

стоящему времени работ, посвященных грызунам, практически отсутствуют точные количественные данные, необходимые для оценки степени пространственной сегрегации или агрегированности особей, характера и степени асимметрии их взаимодействий, устойчивости парных связей, сроков расселения молодняка и других особенностей социальной организации. Это обстоятельство существенно ограничивает возможность использования литературных данных для глубокого и всестороннего сравнительного анализа.

В настоящей монографии обобщены результаты исследований пространственно-этологической структуры популяций грызунов, проведенных автором в 1976–2005 гг. в Центральной Азии, Калмыкии, Казахстане, Вьетнаме и Израиле, а также на Научно-экспериментальной базе "Черноголовка" ИПЭЭ РАН. Материалы исследований дополнены литературными данными о характере использования пространства и социальных отношениях в элементарных внутрипопуляционных группировках в той или иной мере изученных видов грызунов.

1

ОБЩИЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К АНАЛИЗУ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ И СОЦИАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫХ ГРУППИРОВОК ГРЫЗУНОВ

Грызуны ведут оседлый образ жизни, поэтому им свойствен интенсивный тип использования пространства, при котором особи или отдельные группировки в течение длительного времени эксплуатируют ресурсы относительно ограниченных индивидуальных или групповых участков обитания. Пространственная структура внутрипопуляционных группировок грызунов, в первую очередь, характеризуется такими параметрами, как степень привязанности к территории (оседлость), и степень дисперсности (или агрегированности) особей. Сравнение этих параметров позволяет судить о сходстве или различиях между разными видами и выделять разные типы пространственной структуры.

Для анализа закономерностей распределения особей в пространстве и структуры взаимоотношений между ними разработаны соответствующие методики, пояснения к которым даны ниже. Однако прежде, чем перейти к изложению этих методик, необходимо, во избежание разночтений, дать определение основным понятиям, используемым при описании пространственной структуры поселений грызунов. Под *участком обитания* понимается пространство, занимаемое особью (индивидуальный участок) или группой особей (групповой участок) в течение определенного периода (суток, недель, месяцев, сезона размножения, года или ряда лет). Индивидуальные участки обитания в той или иной мере обособлены (т.е. разобщены). Пространство в пределах семейно-группового участка обобществлено членами одной семейной группы. Под *территорией* подразумевается охраняемый участок обитания одной особи (или группы особей) либо определенная его часть (Burt, 1943). *Элементарной внутрипопуляционной группировкой* обозначается группа особей, объединенная наиболее тесными социальными связями (в том числе родственными), занимающая в той или иной степени обобществленный участок обитания (в ряде случаев слагающийся из нескольких перекрывающихся индивидуальных участков) и относительно обособленная от других подобных группировок. Под *поселением* понимается условная субпопуляционная единица, обозначающая совокупность особей одного вида в пределах какого-либо выдела или

элементарной ландшафтной единицы — участка леса, луга, поля, болота, степи, песчаной гряды и т.п.

1.1. Структура участка обитания и количественная оценка степени его индивидуализации (монополизации)

Поскольку под пространственной структурой понимается закономерное размещение особей по отношению к определенным элементам ландшафта и друг к другу (Шилов, 1977), описание и анализ этой структуры основывается на качественной и количественной оценках пространственного распределения особей. Иными словами, при анализе пространственной структуры поселений конкретного вида необходимо, в частности, установить и количественно оценить, в какой степени особи этого вида разобщены в пространстве, либо, напротив, объединены. Хотя грызуны живут преимущественно оседло (за исключением периодических миграций), тем не менее, особи одного вида не располагаются неизменно в одних и тех же координатах. В природе каждая особь занимает определенный участок обитания, в пределах которого, как отмечено У. Бартом (Burt, 1943), она осуществляет деятельность, связанную с использованием убежищ, питанием, отдыхом и размножением. В зависимости от вида, индивидуальный или групповой участок обитания занимает площадь от нескольких десятков до сотен и даже тысяч квадратных метров.

Размеры и границы участка обитания с той или иной степенью достоверности можно установить путем прямых наблюдений, регистрируя перемещения меченых особей на плане местности, либо косвенным путем, ориентируясь на поимки зверьков в ловушки, равномерно размещенные на площадке наблюдений, в соответствии с широко распространенной методикой повторных отловов (*capture-recapture method*, CRM). Последние несколько десятков лет широкое распространение получила методика радиотелеметрии (Sanderson, 1966; Adams, Davis, 1967; Соколов и др., 1989): на зверьке, если позволяют его размеры, закрепляют ошейник с радиопередатчиком, либо последний, заключенный в герметичную капсулу, вшивают в брюшную полость зверька; сигналы радиопередатчика пеленгуют, и координаты особи наносят на план местности. Реже используется методика слежения за грызунами с использованием радиоактивных изотопов (Miller, 1957; Руденчик, 1963; Ambrose, 1969; Карулин, 1970). Указанные методики позволяют получить определенный массив данных с суммой регистраций меченых особей в заданной сетке координат для оценки размеров и конфигурации их участков обитания.

Данные, полученные методом радиоактивного мечения или радиотелеметрии, во многих случаях позволяют точнее оценить размеры и конфигурацию участков обитания (рис. 1.1) в сравнении с методикой повтор-

ных отловов (Ambrose, 1969; Литвин, 1975). В последнем случае удовлетворительные характеристики удается получить лишь на площадках размером не менее 1 га, размеченных на квадраты со стороной не более 5 м, в которых размещают ловушки. Наиболее достоверные данные получают в результате наблюдений, проводимых за индивидуально мечеными особями в течение длительного периода — не менее одного-двух месяцев и, желательно, не менее двух-трех последовательных сезонов года, поскольку границы участков обитания отдельных зверьков могут смещаться ежедневно, не говоря уже о сезонных вариациях пространственной структуры.

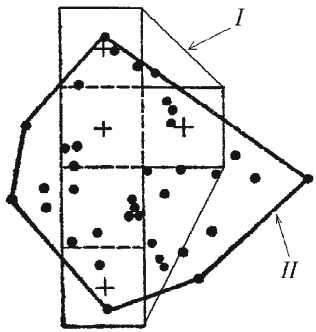


Рис. 1.1. Схема индивидуального участка самца полевки-экономки, *Microtus oeconomus*, на площадке мечения (размер квадратов — 10×10 м). *I* — границы участка, установленные методом CRM, *II* — границы участка, установленные методом радиоактивного мечения. Крестиками отмечены ловушки, в которые ловился самец, кружками — расположение локусов с радиоактивной мочой самца (по: Литвин, 1975, с изменениями).

Сравнительный анализ различных способов получения количественных данных показывает, что не все известные в настоящее время методики позволяют достоверно оценить размеры и конфигурацию участков обитания, равно как и дать полную характеристику пространственной структуры поселений грызунов. Наиболее результативны прямые наблюдения, в ходе которых появляется возможность одновременно следить за несколькими мечеными зверьками и точно локализовать их перемещения в пространстве. Однако эта методика применима лишь к видам с дневной активностью. У видов с ночной активностью необходимые данные получают с помощью методик CRM, радиотелеметрии и радиоактивного мечения.

Существенный недостаток методики повторных отловов заключается в том, что локализовать зверьков можно исключительно в тех местах, где расположены ловушки. Кроме того, зверьки привыкают к наличию приманки в ловушках, и это отражается на их активности и перемещениях. В связи с этим данные о характере использования убежищ и разных частей участка обитания, полученные с помощью методики повторных отловов, могут быть искаженными. Применение ловушек дает лишь самое приближенное и весьма схематичное представление об использовании пространства оседлыми особями. От исследователя легко ускользают их переме-

щения за пределами площадки. Внутренняя структура индивидуального участка и интенсивность использования отдельных его частей практически не поддаются точной оценке при использовании методики повторных отловов, особенно при малом числе поимок. К тому же, число последних зависит от сезона года, иерархического статуса, пола и возраста особи, а также от многих других факторов (Kikkawa, 1964). Тем не менее, у методики повторных отловов имеются неоспоримые достоинства, связанные с возможностью регистрации перемещений множества меченых особей и наблюдений за ними одновременно и неопределенно долго.

Методики радиотелеметрии и радиоактивного мечения позволяют следить за перемещениями зверьков, избегая нежелательного влияния многих факторов (особенно приманки), и оценивать их подвижность, которая не ограничена длительным пребыванием в ловушках. Если одновременно удается вести прямые наблюдения за мечеными зверьками, можно собрать полезную информацию о различных формах поведения и социальных контактах. Недостатком двух последних методик является малое число особей, за которыми одновременно удается вести наблюдения, и значительные затраты времени и средств на сбор материала. Эти обстоятельства существенно ограничивают сферу применения данных методик для изучения характера использования пространства и поведения грызунов.

Для определения размеров и конфигурации участков обитания применяют разные подходы. В частности, основываясь на данных, полученных, например, с помощью методики повторных отловов, можно оценить размеры "минимального участка" особи, соединив линиями наиболее удаленные точки поимок. В результате такой процедуры получается многоугольник с выпуклыми сторонами (*minimum convex polygon*, Burt, 1943; Mohr, 1947; Hayne, 1949; Layne, 1954). При использовании ловушек можно получить наиболее точные результаты, если размещать их с относительно небольшим интервалом (5–10 м), и проводить отлов регулярно и часто (1–2 раза в сутки). Тем же способом можно оценить минимальные размеры участка обитания, основываясь на визуальных наблюдениях, если регистрировать перемещения зверьков на плане заранее размеченной площадки через определенный временной интервал (Солдатова, 1962). Этот же подход можно использовать и при обработке радиотелеметрических данных (Cochran, Rexford, 1963; Siniff, Tester, 1965; Madison, 1980a).

В некоторых случаях возникают затруднения с определением площади и конфигурации участка обитания, если, например, особи какого-либо вида широко перемещаются в пределах одного или нескольких поселений. В этой ситуации оценкой размеров участка обитания может служить максимальное расстояние (*range length*, *RL*) между точками поимок или регистраций особи (Burt, 1940; Godfrey, 1954; Broun, 1956; Ambrose, 1969).

С помощью статистических методов можно вычислить центр активности особи на ее участке обитания, который определяют как среднее геометрическое всех локусов поимок или регистраций зверька, а также определить стандартное отклонение от среднего и использовать его в качестве оценки радиуса участка обитания (Hayne, 1949; Harrison, 1958; Dixon, Chapman, 1980). В результате таких расчетов участок обитания приобретает вид окружности. Подобная аппроксимация считается вполне приемлемой, поскольку достаточно адекватно отражает особенности пространственной структуры поселений некоторых видов грызунов (Maza et al., 1973). Один из примеров такого подхода к анализу пространственной структуры поселений мешотчатого прыгуна *Perognathus formosus* показан на рис. 1.2.

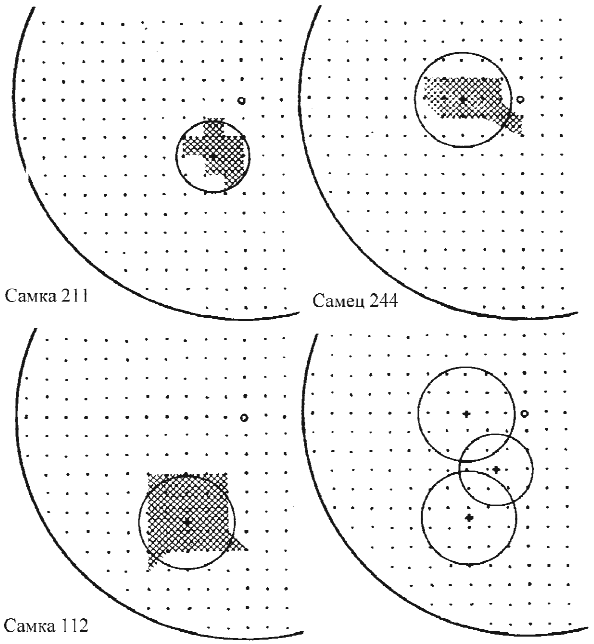


Рис. 1.2. Места отловов (квадраты, выделенные штриховкой) трех особей *Perognathus formosus* на площадке мечения размером 9 га (с непроницаемым для грызунов ограждением по круговому периметру), центры активности (указаны крестиками) и радиусы участков обитания (изображены кружками), равные стандартному отклонению от среднего геометрического всех локусов поимок. Взаимное расположение трех участков показано внизу справа. Разметка площадки (квадраты 15×15 м) обозначена точками (по: Maza et al., 1973).

В ряде исследований показано, что распределение локусов повторных отловов вполне соответствует эллиптической форме участка обитания, как, например, у взрослых и молодых особей рыжей полевки, *Clethrionomys glareolus* (Mazurkiewicz, 1971) и некоторых других видов грызунов (O'Farrell, 1980). Эллиптическая аппроксимация значительно упрощает статистическую процедуру оценки размеров участка обитания и степени его перекрывания с другими участками (Schoener, 1981). По мнению некоторых исследователей, для оценки реальных размеров и конфигурации участка обитания одной особи вполне достаточно десяти поимок (Hayne, 1950; Stickel, 1954; Mazurkiewicz, 1971). В этом случае, однако, необходимо, чтобы последовательные отловы (регистрации) особи на площадке мечения были независимыми (Schoener, 1981). Оценку независимости последовательных регистраций легко получить с помощью компьютерной программы Home Ranger. Только независимые последовательные регистрации (при их малом числе) позволяют достаточно надежно оценить размеры индивидуального участка обитания (Swihart, Slade, 1985).

У многих видов грызунов участки обитания имеют гораздо более сложную конфигурацию, существенно отличающуюся от окружности или эллипса. Их размеры и форма зависят от многих факторов, в частности, от характера пространственно-временной активности вида (Миронов, 2003). Учитывая последнее обстоятельство, выделяют элементарную единицу площади — фазовый участок, используемый особью-резидентом за время одной фазы активности. Суточные участки обитания, складывающиеся из нескольких фазовых участков, формируют, к примеру, недельный участок обитания. Суточные, недельные, сезонные и годовые участки обитания могут варьировать по величине и конфигурации, причем как у особей разного пола и возраста, так и у представителей разных видов. Однако детальный анализ конфигурации, размеров и пространственно-временной структуры участков обитания грызунов выходит за рамки нашего анализа.

1.1.1. Индивидуализация (монополизация) участка обитания

У многих видов грызунов участки обитания, строго говоря, индивидуальны, т.е. используются преимущественно одной особью. Однако степень индивидуализации в большинстве случаев не бывает абсолютной, поскольку участки особей-соседей в той или иной мере перекрываются, а у ряда видов, ведущих семейно-групповой образ жизни, на одном участке одновременно обитают несколько особей (как правило, пара взрослых зверьков и их потомство). В последнем случае корректнее говорить не об индивидуализации, а об обобществлении участка обитания.

Один из наиболее распространенных подходов к анализу системы использования пространства у грызунов заключается в оценке степени ин-

дивидуализации участков обитания, которую определяют путем вычисления доли взаимного перекрывания участков обитания особей-соседей. Крайние (полярные) варианты — отсутствие перекрывания или даже полная пространственная обособленность (т.е. абсолютная индивидуализация, или монополизация, участка обитания), что характерно, например, для особей одного пола у так называемых одиночных видов, и полное взаимное перекрывание (т.е. полное обобществление группового участка), если речь идет, скажем, об особях, входящих в состав одной семейной группы.

В качестве простейшей количественной оценки степени индивидуализации можно использовать долю перекрывания участка обитания конкретной особи с участками особей-соседей при сопоставлении площади совместно используемой части (если таковая обнаруживается) у двух или более соседних участков обитания с общей площадью этих участков. В этом случае подсчитывают, например, число квадратов на площадке наблюдений для определения площади участков обитания и вычисляют долю квадратов, приходящихся на область перекрывания каждой пары участков. Коэффициент перекрывания участков (*КПУ*) варьирует от 0 (при полном разобщении соседних участков) до 1.0 (при полном перекрывании участков двух и более особей). Корректность оценки зависит от репрезентативности исходных данных, т.е. от того, насколько точно удается установить конфигурацию и площадь участков обитания.

Оценка степени индивидуализации участков обитания значительно осложняется в связи с тем, что у многих видов оседлые особи (резиденты) крайне неравномерно используют пространство в пределах своих участков, на которых располагаются норы, временные убежища, места кормежки и соединяющие их коммуникации. У многих видов грызунов хорошо выделяется "ядро" участка (*core area*), где резидент проводит большую часть времени, и значительно реже посещаемая периферия. Во многих случаях структура использования участка обитания оказывается еще более сложной, и это можно показать на следующих примерах.

На рис. 1.3 изображена часть площадки мечения, на которой автор проводил наблюдения за двумя семейными группами монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, в

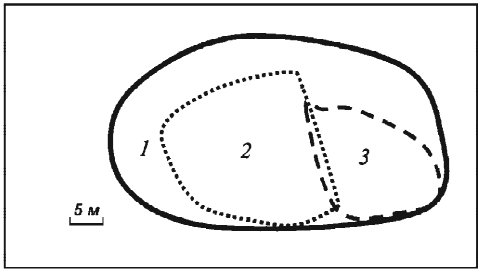


Рис. 1.3. Границы охраняемых территорий взрослого самца (*1*) и двух самок (*2, 3*) в семейной группе монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, на кошарном поселении (Тува, 1990 г.). Пояснения в тексте.

1990 г. в Туве (Громов, 1996, 2000а). На этой части площадки располагались участки обитания взрослого самца и двух взрослых самок, входящих в состав одной семейной группы. Границы участков (и, одновременно, охраняемых территорий) определены визуально по крайним точкам регистраций зверьков на площадке мечения, разбитой на квадраты размером 5×5 м, через 10-минутный интервал (метод “временных срезов”, Попов, Ильченко,

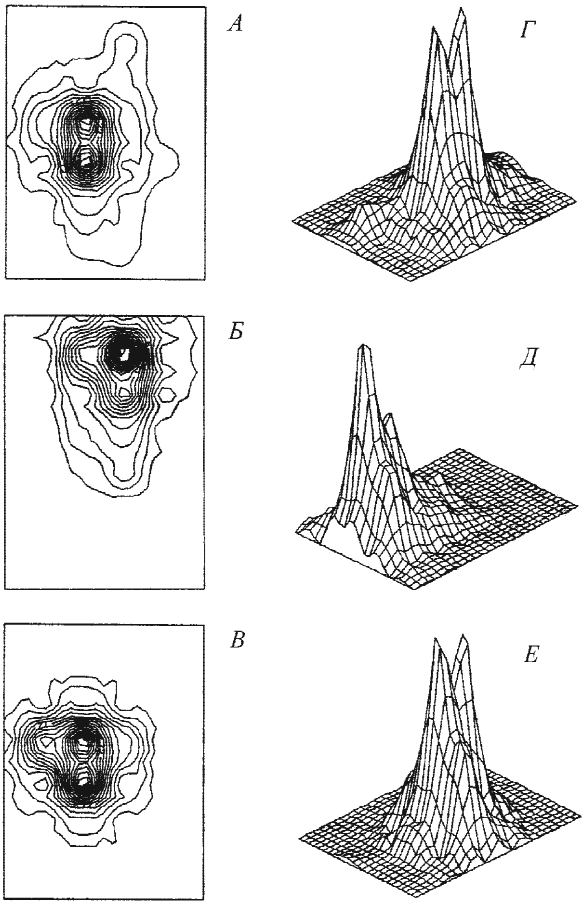


Рис. 1.4. Контуры участков обитания самца (*А, Г*) и двух самок (*Б, Д* и *В, Е*) монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, на кошарном поселении (см. рис. 1.3), полученные с помощью компьютерной обработки данных (программа SURFER 4.03). *А–В* — двумерные проекции участков, *Г–Е* — трехмерные проекции (высота графа пропорциональна максимальному числу регистраций).

1990). Охраняемые территории самок были разделены относительно узкой, шириной 1–2 м, полосой перекрывания, положение которой установлено путем визуальных наблюдений, позволяющих регистрировать территориальные конфликты. Вместе с тем, регулярно отмечали заходы обеих самок на чужую территорию.

На рис. 1.4 изображены контуры тех же участков, полученные при обработке данных с помощью графической компьютерной программы SURFER 4.03. Концентрические линии на двумерных проекциях участков обитания (рис. 1.4, *А–В*), равно как и трехмерные проекции, помогающие выделить наиболее интенсивно используемые локусы (рис. 1.4, *Г–Е*), позволяют визуально оценить размеры и расположение "ядра" каждого участка. Такая методика в отличие от традиционной схемы (рис. 1.3) позволяет детализировать (визуализировать) характер использования пространства в пределах участка обитания каждой особи.

При анализе приведенных выше изображений становится очевидным, что "ядро" участка самца (рис. 1.4, *А, Г*) совпадает с "ядром" участка только одной из двух самок (рис. 1.4, *В, Е*), поскольку "центр активности" второй самки располагался вне пределов "ядра" участка самца. Напрашивается вполне обоснованный вывод о существовании дифференцированных социальных связей в семейной группе с самцом и двумя территориальными самками. Упрощенная схема, приведенная на рис.1.3, не дает возможности сделать подобный вывод. Более того, при отсутствии визуальных наблюдений (как обычно происходит при использовании методики повторных отловов) можно сделать ошибочный вывод о значительном перекрывании участков обитания самок, которого, на самом деле, нет: мнимое перекрывание является результатом периодических заходов самок на "чужую" территорию, но каждый подобный рейд всегда заканчивается преследованием и изгнанием "чужака" с охраняемого участка.

Еще один показательный пример детализации характера использования пространства в пределах участка обитания приведен на рисунках 1.5 и 1.6.

На рис. 1.5 изображена часть площадки мечения размером 100×60 м, на которой автор проводил наблюдения за группировкой дневной песчанки, *Psammomys obesus*, в октябре-ноябре 1997 г. (Gromov, 2001). Дневная песчанка относится к условно одиночным видам, у которых взрослые особи одного пола занимают обособленные индивидуальные участки. Несмотря на агрессивный характер взаимодействий между особями одного пола охрана границ участков обитания отсутствует. На рис. 1.5 показан участок обитания взрослого самца, почти полностью перекрывающий обособленные участки четырех взрослых самок (*№ 1–4*) и частично перекрывающий участки обитания двух самцов-соседей. На участке самки *№ 1* выделено два "ядра" в связи с тем, что в середине периода наблюдений она перебралась с одной норы (*а*) на другую (*б*).

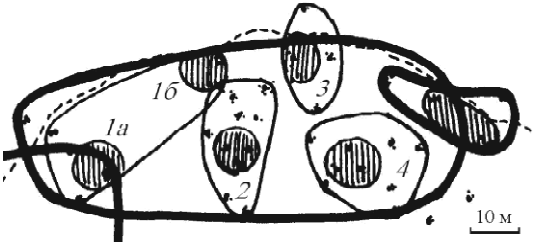


Рис. 1.5. Границы индивидуальных участков дневной песчанки, *Psammomys obesus*, (Израиль, 1997 г.), установленные по крайним точкам регистраций особей на площадке наблюдений. Жирные контуры — участки обитания самцов, тонкие контуры — участки обитания самок; "ядра" участков выделены штриховкой. Точками показаны выходные отверстия нор. *1-4* — номера самок и их участков; *1а* и *1б* — два "ядра" на участке самки *1*.

Компьютерная обработка данных (рис. 1.6) свидетельствует об относительно простой структуре участков обитания самок, в пределах которых обнаруживается одно компактное "ядро", располагающееся в центре (рис. 1.6, *Б*), за исключением самки *№ 1*, у которой выделены два обособленных "ядра" (*1а* и *1б*), но в разные периоды наблюдений.

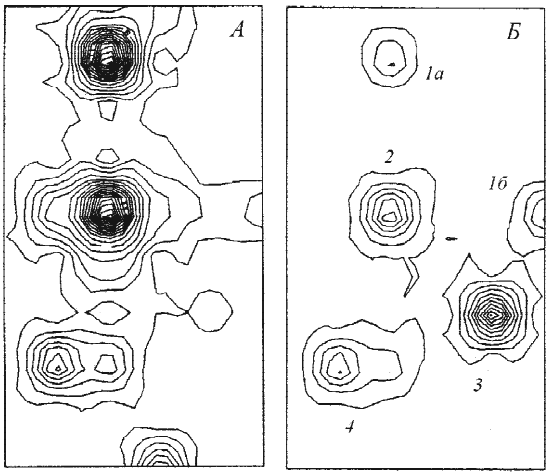


Рис. 1.6. Контуры участков обитания самца (*А*) и четырех самок (*Б*) дневной песчанки, *Psammomys obesus*, на площадке мечения (рис. 1.4), полученные с помощью компьютерной обработки данных (программа SURFER 4.03). *1-4* — номера самок и их участков. Остальные пояснения в тексте.

У самца структура участка обитания оказалась более сложной (рис. 1.6, *А*), с двумя отчетливо выделяющимися обособленными “ядрами”, топографически связанными с одним из локусов участка самки *№ 1* (*а*) и с участком самки *№ 2*. Участок самки *№ 4* самец посещал значительно реже, а на участке самки *№ 3* за весь период наблюдений (с 14 октября по 20 ноября) появился лишь однажды. Кроме того, отчетливо выделяется пространство между участками самок, которое самец практически не использовал. В дополнение к этому следует отметить, что гнездовая нора самца и связанное с ней дополнительное (если не основное) “ядро” его индивидуального участка, находились за границами площадки наблюдений вне пределов видимости наблюдателя (приблизительно в 30 м от локуса *1а*). Таким образом, сложная конфигурация и структура использования участка обитания самца не позволяет анализировать его в упрощенном виде, как это изображено на рис. 1.5.

Еще один пример показывает наличие сложной внутренней структуры суточного участка обитания взрослой самки карликового пятипалого тушканчика, *Cardiocranius paradoxus* (рис. 1.7). Этот вид относится к типично одиночным: взрослые особи агрессивны друг к другу и занимают обособленные индивидуальные участки обитания. Визуальные наблюдения за зверьками проводили в августе 2000 г. в южных районах Тувы (Убсунурская котловина) в ночное время, используя в качестве источника освещения рассеянный свет фонаря. Конфигурацию и площадь участков обитания определяли на основе регистрации перемещений меченых зверьков с помо-

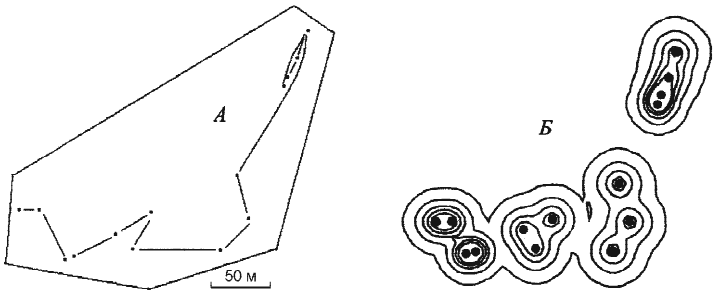


Рис. 1.7. Контуры суточного участка взрослой самки карликового пятипалого тушканчика, *Cardiocranius paradoxus*, установленные по крайним точкам регистраций особи на площадке наблюдений (*А*) и с помощью компьютерной обработки данных (программа HOME RANGER 1.0a) (*Б*). Ломаной линией обозначен маршрут зверька от начала до конца наблюдений.

щью нумерованных флажков, расставляемых на маршруте их передвижений через 15-минутный интервал (Громов, 2002а). Карликовые пятипалые тушканчики очень подвижны в период нажировки перед залеганием в спячку, и в течение ночи постоянно перемещаются по сложной траектории в пределах своих обширных участков обитания (рис. 1.7, *А*). Данные, полученные путем картирования, были впоследствии обработаны с помощью компьютерной программы HOME RANGER 1.0a.

Компьютерный анализ показал, что участок взрослой самки представляет собой совокупность нескольких относительно обособленных локусов (рис. 1.7, *Б*), в пределах которых самка кормилась в течение 0,5–1 часа. Традиционная методика (рис. 1.7, *А*) не позволяет столь подробно детализировать характер использования пространства в пределах участка обитания взрослой особи этого вида.

Сложность внутренней структуры индивидуального участка обитания можно показать также на примере суслика Белдинга, *Spermophilus beldingi* (Adams, Davis, 1967). Особей этого вида отлавливали ловушками на площадке мечения, разделенной на квадраты размером 10×10 м (рис. 1.8).

Наряду с регулярными отловами проводили визуальные наблюдения за мечеными особями с помощью бинокля. В ходе наблюдений карандашом на плане площадки отмечали все передвижения и действия зверьков. Такая методика позволила установить, что распределение точек отловов на площадке мечения не всегда отражает реальную структуру использования участка обитания. В частности, у молодой самки (рис. 1.8) многие маршруты передвижений сходились в двух основных локусах вблизи норы; некоторые маршруты использовались чаще других. Обнаружена также тенденция перемещений зверька вдоль линий разметки площадки по тропам, вытоптанным людьми при регулярных проверках ловушек. Таким образом, исследователи могут косвенно влиять на характер использования пространства в пределах участков обитания грызунов.

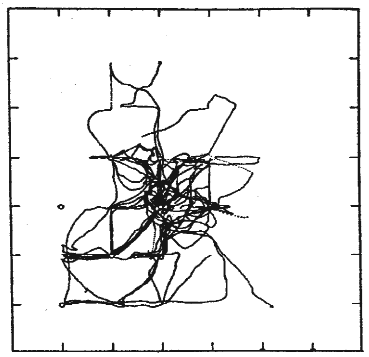


Рис. 1.8. Траектории перемещений молодой самки суслика Белдинга, *Spermophilus beldingi*, в пределах площадки мечения. Локусы поимок зверька в ловушки отмечены кружками. Остальные пояснения в тексте (по: Adams, Davis, 1967).

Не менее сложна структура использования участков обитания у рыжей полевки, *Clethrionomys glareolus*, выявленная путем наблюдений за тремя особями, помеченными радиоактивным кобальтом (Карулин и др.,

1973), в одном из поселений этого вида в зимний период (рис. 1.9). В этом исследовании установлено, что суточный ритм активности зверьков имеет полифазный характер, и их перемещения в разные фазы активности связаны с поиском корма и обследованием территории. По расположению точек регистраций каждого зверька можно определить локусы, используемые наиболее часто и подолгу, где зверьки, в частности, кормились, а также локусы, используемые только при переходах. В течение суток каждый зверек кормился в 8–15 локусах, и в сумме их площадь составляла 14–30% величины суточного участка.

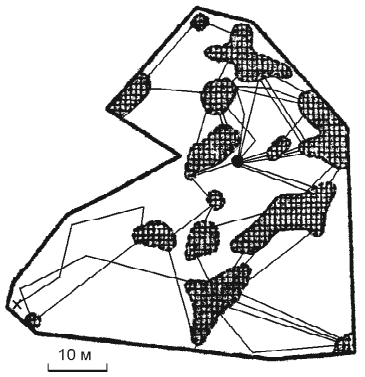


Рис. 1.9. Структура суточного участка самца рыжей полевки, *Clethrionomys glareolus*. Тонкими линиями показаны маршруты перемещений зверька между местами кормежки (заштрихованные области). Черный кружок в середине участка — гнездо. Крестиком отмечено место выпуска зверька (по: Карулин и др., 1973).

Сложная структура индивидуального участка выявлена и у полевки-экономки при использовании красителей, выделяющихся с мочой (Кулик, Фатеева, 1969). В этом исследовании показано, что участок обитания каждой особи подразделяется на микроучастки с убежищами, которые распределены неравномерно и соединены системой троп.

В ряде исследований показано, что активность и динамика перемещений зверьков в пределах их участков обитания в значительной степени зависит от характера питания вида. В частности, существенные различия обнаруживаются у зеленоядных видов в сравнении с семеноядными. У полевки-экономки, типичного зеленоядного вида, оседлые особи в течение суток кормятся на крайне ограниченной территории и на следующие сутки перемещаются на другое место в пределах своего участка обитания, возвращаясь к исходному локусу лишь на пятый-шестой день, где, к тому времени, успевает подрасти новый зеленый корм (Литвин, Карасева, 1968).

Еще одна проблема заключается в том, что у многих видов даже взрослые оседлые особи регулярно перемещаются в пределах одного или нескольких соседних поселений, не имея постоянного участка обитания с четкими, фиксированными границами. Даже у относительно малоподвижных особей локализация и конфигурация участка обитания может меняться в течение относительно короткого промежутка времени. Один из таких примеров показан на рис. 1.10, где изображены границы участков обитания взрослых особей в одной из локальных группировок (агрегаций) пенсиль-

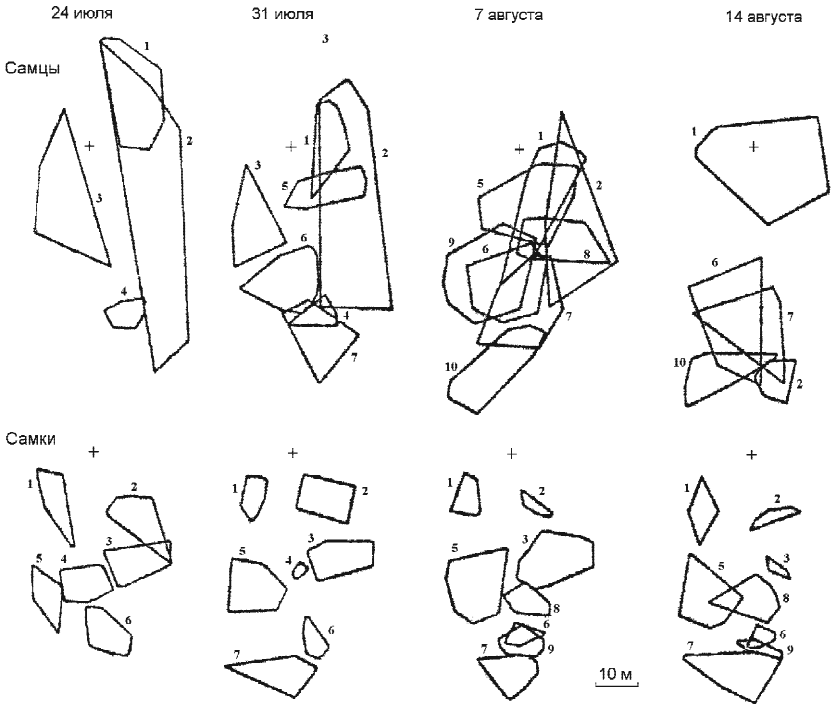


Рис. 1.10. Границы суточных участков обитания взрослых особей в одной из агрегаций пенсильванской полевки, *Microtus pennsylvanicus*, установленные методом радиотелеметрии с недельным интервалом. Для облегчения восприятия участки самцов и самок изображены раздельно (разметка крестиками позволяет совместить изображения). 1–10 — номера зверьков (по: Madison, 1980a).

ванской полевки, *Microtus pennsylvanicus*, установленные с помощью радиотелеметрии (Madison, 1980a).

В рассматриваемой агрегации самки отличались консервативностью в использовании пространства: хотя конфигурация их участков обитания варьировала, эти изменения, во-первых, не были столь значительными, как у самцов, и, во-вторых, локализация участков оставалась относительно постоянной. У самцов существенно изменялась не только конфигурация, но и локализация участков обитания. Более того, в рассматриваемой группировке некоторые особи периодически появлялись и исчезали (например, самцы *№ 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10* и самки *№ 7, 8, 9*). Таким, образом, состав группировок пенсильванской полевки в летний период нестабилен,

что неизбежно отражается на количественных оценках, характеризующих пространственную структуру поселений этого вида.

Все эти примеры приведены с единственной целью — показать, что при анализе пространственной структуры поселений грызунов нельзя ограничиваться простой схемой, отражающей размеры и конфигурацию участков обитания, и, тем более, упрощенными характеристиками их взаимного размещения и перекрывания. Подобные схемы и количественные оценки не позволяют объективно оценить степень пространственной разобщенности особей, равно как и характер объединения их в пределах той или иной группировки.

1.1.2. Коэффициент исключительного использования пространства (*КИИП*)

Традиционный подход к изучению пространственной структуры поселений мелких млекопитающих, в том числе и грызунов, основан на картировании участков обитания с использованием данных, полученных методом повторных отловов или множественных регистраций особей. Такой подход позволяет получить картину распределения участков обитания, оценить их площадь и степень перекрывания с помощью различных методик (Hayne, 1949; Dice, Clark, 1953; Clark, Evans, 1954, 1955; Morisita, 1959, 1965; Jorgensen, Tanner, 1963; Adams, Davis, 1967; Dixon, Chapman, 1980), но не дает полного и объективного представления о дифференцированном использовании разных частей участка обитания. Между тем, такая информация, как уже показано выше, крайне важна для получения наиболее полного представления о характере использования жизненного пространства особями во внутрипопуляционных группировках, особенно при сравнении разных видов, не говоря уже о том, что анализ пространственной структуры без такой информации будет не вполне корректным.

Во второй половине прошлого столетия многие исследователи занимались разработкой методик дифференцированной оценки использования жизненного пространства в пределах участка обитания, в том числе и у грызунов. В частности, были предложены методики дифференцированной оценки степени перекрывания участков обитания при попарном сравнении особей путем вычисления коэффициентов корреляции (Adams, Davis, 1967). Особые подходы к вычислению коэффициента перекрывания участков обитания предложены для тех исследований, в которых применяется радиотелеметрия (Ostfeld et al., 1988). Однако использование разных методик, имеющих к тому же те или иные ограничения, затрудняет проведение сравнительного межвидового анализа.

Более перспективным и, во многих отношениях, более удобным, особенно для анализа пространственной структуры поселений грызунов на

основе данных, полученных путем повторных отловов или множественных регистраций особей на площадках мечения, представляется, на мой взгляд, вычисление коэффициента E (*relative Exclusiveness of use of space*), предложенного К. Олхоу (Alho, 1979) и названного в отечественной литературе коэффициентом исключительного использования пространства, сокращенно *КИИП* (Попов и др., 1989; Чабовский, 1993; Громов, 1996, 2000а).

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

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

Преимущества этого показателя заключаются в том, что он позволяет оценивать степень пространственного разобщения (или агрегированности) особей без предварительного определения размеров, конфигурации и доли перекрывания участков обитания особей, причем для этой оценки можно использовать данные, полученные любым доступным способом — будь то визуальные наблюдения, повторные отловы на площадках мечения или радиотелеметрия. Необходимо лишь составить схему участка местности (площадки), разделенной сеткой на квадраты, размер которых может быть произвольным.

При анализе диадных связей, т.е. при попарном сравнении особей, значения *КИИП* варьируют от 0.5 (при полном перекрывании участков обитания) до 1.0 (при абсолютной пространственной изоляции участков обитания). Промежуточные значения *КИИП* отражают различную степень индивидуализации пространства у особей-соседей.

Исходными данными для вычисления *КИИП* служат оценки встречаемости особей (число повторных отловов, регистраций) в квадратах разметки. Сравнивая величины *КИИП*, можно более обоснованно судить о различиях в степени действительной индивидуализации участков обитания независимо от их конфигурации, размеров, доли перекрывания с соседними участками, и делать соответствующие выводы о степени развития тенденции пространственной сегрегации или агрегации особей разного пола, возраста и социального статуса в пределах одного вида, а также у разных видов.

В качестве примера рассмотрим простейшую ситуацию. Допустим, пара особей отмечена за какой-то период одновременно в двух квадратах площадки (1 и 2), при этом особь *а* зарегистрирована в квадрате А девять раз и в квадрате Б только однажды, а особь *б*, напротив, один раз в квадрате А и девять раз в квадрате Б. Формально можно утверждать, что обе особи обитают на одном, полностью обобществленном участке обитания (*КПУ*=1.0), однако величина *КИИП*, равная 0.82 для обеих особей, указывает на значи-

тельную степень индивидуализации их участков обитания и, соответственно, на тенденцию пространственной сегрегации.

КИИП можно вычислять при одновременном сравнении не только двух, но и большего числа особей, получая в результате средневзвешенные значения *КИИП* для каждой особи. При этом минимальное значение *КИИП* будет зависеть от числа партнеров: для двух особей $КИИП_{min} = 0.5$, для трех особей — 0.33, для четырех — 0.25, для 10 —— 0.10, для 20 — 0.05, и т.д. В связи с этим возникают определенные сложности при использовании *КИИП* для сравнительного анализа, если используются разные способы подсчета. Один способ заключается в вычислении *КИИП* как средневзвешенной величины: оценка каждой особи производится по отношению ко "всем" партнерам в группировке, например одного самца ко всем другим самцам; в этом случае суммируется число регистраций "всех" других самцов на участке одного самца. Другой способ заключается в вычислении *КИИП* при сравнении каждой особи также со "всеми" партнерами, но попарно, т.е. в диадных комбинациях. Ниже показаны различия двух указанных способов подсчета *КИИП* и обсуждаются возникающие в связи с этим проблемы.

Для начала рассмотрим несколько гипотетических ситуаций. Прежде всего, отметим, что при абсолютно монополизированном использовании участков обитания размер группировки особей (число потенциальных партнеров) не имеет значения: число регистраций особей-соседей на участке обитания любого резидента равно 0. В этом случае результаты расчетов *КИИП* любым из двух указанных выше способов различаться не будут: *КИИП* во всех случаях будет равен 1.

Другой пример. Допустим, имеется десять групп по две особи (пары) и три группы по десять особей, у которых полностью отсутствует дифференциация в использовании пространства, т.е. число регистраций особей в каждом квадрате площадки наблюдений одинаково. В этом случае при расчетах средневзвешенной величины *КИИП* мы получим две выборки значений: для десяти пар особей $КИИП_{ср} = 0.5 \pm 0.0$ (n=20, где n — число диад), для трех групп по десять особей $КИИП_{ср} = 0.1 \pm 0.0$ (n=30). Дисперсия в обеих выборках равна 0, и сравнение их с использованием, например, теста Колмогорова-Смирнова для двух независимых переменных покажет наличие достоверных различий ($p<0.001$), указывающих на существенную разницу в системе использования пространства в группировках разного размера, которой, однако, нет по определению. При попарном сравнении мы получим также две выборки: для десяти пар особей $КИИП_{ср} = 0.5 \pm 0.0$ (n=20), для трех групп по десять особей $КИИП_{ср} = 0.5 \pm 0.0$ (n=60). Различия между выборками в этом случае отсутствуют, подтверждая вывод о едином стереотипе использования пространства.

Еще один пример. Имеется пять групп по три особи в каждой, у которых также отсутствует дифференциация в использовании пространства, и три группы по десять особей, которые монополизируют часть собственных участков обитания так, что при расчетах средневзвешенного значения *КИИП* = 0.33 для любой особи. Та же величина получится при том же способе подсчета *КИИП* для всех особей в пяти вышеозначенных группах. Две полученные выборки значений *КИИП* будут фактически одинаковы, свидетельствуя, казалось бы, об отсутствии различий в системе использования пространства. При попарном сравнении в первом случае (для пяти групп по три особи) *КИИП* = 0.5 (n=15), а во втором (для трех групп по десять особей) значения *КИИП* будут выше, допустим, 0.75 (n=60), указывая на более высокую степень монополизации пространства каждой особью, что и требовалось доказать.

Особый случай представляет следующая гипотетическая ситуация. Допустим, имеется цепь участков обитания, в которой участок особи *A* частично перекрывается участком особи *B*, *B* перекрывается с *C*, но *A* не перекрывается с *C*; *C* перекрывается с *D*, но *D* не перекрывается с *B*, и так далее. Для простоты расчетов допустим, что участок каждой особи перекрывается участком соседа на 1/3, т.е. любая особь, не занимающая крайнее положение в цепочке, треть площади своего участка использует совместно с соседом слева, треть территории монополизирует, и треть участка использует совместно с соседом справа. Допустим также, что частота регистраций в любой части собственного участка обитания для всех особей одинакова. В этом случае величины средневзвешенных *КИИП* для двух особей, занимающих крайнее (терминальное) положение в цепочке, будут равны 0.83, указывая на перекрывание трети площади участка одним соседом, а для всех остальных особей (внутри цепочки) *КИИП* = 0.67, свидетельствуя о том, что две трети площади участка каждая особь использует совместно с двумя соседями. Указанные величины *КИИП* всегда постоянны независимо от длины цепочки, т.е. числа особей. По-видимому, это одна из крайне редких ситуаций, когда средневзвешенное значение *КИИП* не зависит от величины выборки (как и в случае с полностью обособленными участками обитания). Что касается расчетов при попарном сравнении, то для любой диады с перекрывающимися участками обитания *КИИП* = 0.83, что указывает на перекрывание трети площади участков особей-соседей, а во всех остальных случаях *КИИП* = 1, поскольку участки особей не перекрываются по условиям задачи. В данном конкретном случае способ подсчета *КИИП* не имеет принципиального значения, поскольку результаты сравнимы и не зависят от величины выборки, однако эта гипотетическая ситуация маловероятна.

Сравним теперь два способа расчетов *КИИП* на конкретном примере при анализе пространственной структуры поселений монгольской пес-

чанки, материалы для которого получены автором в ходе полевых исследований в Туве в 1990 г. Для этого вида характерен семейно-групповой образ жизни (Громов, Попов, 1979; Egren, 1989). Семейные группы территориально изолированы друг от друга, но члены одной семьи используют одну общую территорию, за исключением размножающихся самок, занимающих обособленные участки обитания в пределах общей групповой территории. Песчанок отлавливали живоловками на площадках, размеченных нумерованными флажками на квадраты размером 5×5 м, и метили урзолом черным Д для индивидуального опознавания. Во время наблюдений через 10-минутный интервал регистрировали присутствие зверьков в квадратах площадки. Всего под наблюдением находились шесть семейных групп из четырех локальных поселений на кошарах, численностью от двух до 16 особей. В состав двух крупных группировок, каждая из которых состояла из двух семей, входили по два взрослых самца, две-три взрослые самки и молодые зверьки. Детеныши из последних выводков, по пять в каждой семье, исключены из анализа в связи с малым числом их регистраций.

В табл. 1 приведены результаты расчетов *КИИП* двумя разными способами. Они показывают, что величины средневзвешенных *КИИП* у взрослых особей в пределах одной выборки практически одинаковы, несмотря на действительно существующие различия в характере использования пространства, обусловленные принадлежностью особей к одной или разным семейным группам. Та же картина обнаруживается при

Таблица 1. Сравнение расчетов *КИИП* двумя способами на примере группировок монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*

Группировки песчанок и число особей (*n*)	Категории особей	*КИИП* (средневзвешенные), lim	*КИИП* при попарном (сравнении), lim
Группировка 1 из двух семей (*n* =11)	Взрослые самцы	0.26-0.29	0.87-0.95
	Взрослые самки	0.22-0.35	0.82-0.91
	Семейные пары	0.22-0.35	0.56-0.58
Взрослые особи в группировке 1 (*n*=4)	Самцы	0.46-0.85	0.87-0.95
	Самки	0.53-0.68	0.82-0.91
	Семейные пары	0.46-0.53	0.56-0.58
Группировка 2 из двух семей (*n* =5)	Взрослые самцы	0.31-0.34	0.71-0.93
	Взрослые самки	0.41-0.72	0.72-0.96
	Семейные пары	0.31-0.58	0.59-0.62
Группа 3 (семейная пара)	Самец	0.64	0.64
	Самка	0.59	0.59
Группа 4 (семейная пара)	Самец	0.60	0.60
	Самка	0.60	0.60

анализе системы использования пространства у молодых особей, принадлежащих к одной или разным семейным группам (результаты расчетов не включены в таблицу). Объединять данные по взрослым особям из разных выборок бессмысленно, так как слишком велики различия между выборками в значениях средневзвешенных *КИИП* у особей с одинаковым типом использования пространства, например, у членов одной семейной группы. Эли различия объясняются тем, что шкала вариаций средневзвешенных *КИИП*, как отмечено выше, зависит от величины выборки: для группы из 11 особей возможные значения *КИИП* располагаются в интервале от 0.09 до 1.0, а для пары особей — в интервале от 0.5 до 1.0. Следовательно, сравнивать выборки разного объема, пользуясь средневзвешенной величиной *КИИП*, бессмысленно. Если же проводить сравнение по величинам *КИИП*, рассчитанным на основе диад, никакой проблемы не возникает, так как шкала возможных значений *КИИП* всегда фиксирована — от 0.5 до 1.0 при любом объеме сравниваемых выборок. Правая колонка цифр в табл. 1 наглядно показывает, что, пользуясь такой схемой вычисления, можно легко обнаружить различия в характере использования пространства у особей в пределах одной выборки, если они действительно существуют. Кроме того, становится корректным и сравнение выборок разной величины.

Таким образом, анализ пространственной структуры поселений монгольской песчанки путем вычисления *КИИП* в диадах (при попарном сравнении особей) показывает существование достоверных различий в степени индивидуализации пространства: особи, принадлежащие к одной семейной группе, используют территорию совместно, с высокой степенью ее обобществления (значения *КИИП* приближаются к 0.5); напротив, особи из разных семейных групп обособляются, полностью монополизируя охраняемые участки обитания (значения *КИИП* приближаются к 1.0). Расчеты с использованием средневзвешенной величины *КИИП* не позволяют прийти к такому выводу и, кроме того, исключают возможность объединения выборок разного объема.

1.2. Основные категории элементарных внутрипопуляционных группировок грызунов и критерии их выделения

Традиционный подход к выделению элементарных внутрипопуляционных группировок грызунов основывается на качественной оценке степени агрегированности особей, которую схематически можно представить следующим образом (рис. 1.11).

Исходный вариант этой схемы соответствует более или менее равномерному (диффузному) распределению особей в популяции, при котором

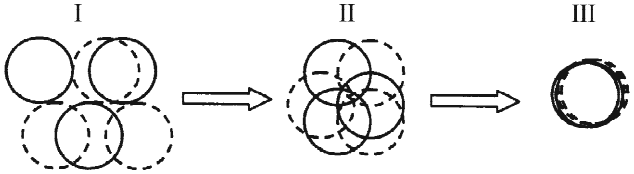


Рис. 1.11. Схема, объясняющая формирование элементарных внутрипопуляционных группировок грызунов путем увеличения степени агрегированности особей. Окружности обозначают индивидуальные участки обитания взрослых самцов и самок (соответственно сплошными и прерывистыми линиями). I — система обособленных индивидуальных участков, II — перекрывающиеся индивидуальные участки, III — обобществленный участок обитания группы.

складывается система обособленных, т.е. неперекрывающихся, индивидуальных участков взрослых особей. 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. 1.11, I). Увеличение степени перекрывания участков обитания ведет к образованию агрегаций взрослых особей (рис. 1.11, II), в той или иной мере обособленных от других подобных формирований. Конечный вариант рассматриваемой схемы — абсолютное перекрывание участков обитания нескольких особей с образованием единого, полностью обобществленного группового участка (рис. 1.11, III).

В предложенную схему необходимо внести некоторые изменения, поскольку в популяциях грызунов не существует группировок, которые объединяли бы взрослых особей, уживающихся на одном, полностью обобществленном участке обитания. К таким группировкам можно было бы отнести семейные группы, состоящие из взрослых и молодых особей, но они, как правило, образуются иным путем. Взрослые особи на первом этапе объединяются в семейные пары, и каждая пара обособляется на отдельном участке 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. 1.11, необходимо преобразовать так, как показано на рис. 1.12.

Ситуация усложняется тем, что у ряда видов молодые особи, достигшие половой зрелости, выселяются из семейных групп в течение текущего сезона размножения, а существующие семейные пары могут распадаться по окончании репродуктивного периода. У других видов молодняк длительное время (иногда до двух лет) может находиться в составе семейной

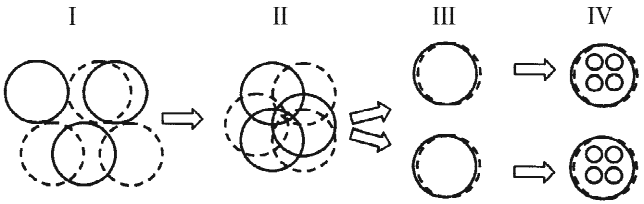


Рис. 1.12. Преобразованная схема, объясняющая формирование элементарных внутрипопуляционных группировок грызунов. I — система обособленных индивидуальных участков, II — агрегации взрослых разнополых особей, III — семейные пары, IV — семейные группы (взрослые особи с молодняком). Остальные обозначения как на рис. 1.11.

группы и до расселения оставаться неполовозрелым. В связи с этим правомерно выделять две категории семейных групп: (1) слабо консолидированные (с относительно быстрым расселением молодняка) и (2) структурированные (с отсроченным расселением молодняка). Более подробно о разных категориях семейных групп будет сказано ниже.

Основываясь на показателях, характеризующих степень агрегированности взрослых и молодых особей, можно выделить основные категории элементарных внутрипопуляционных группировок (рис. 1.12), которые, в свою очередь, соответствуют четырем типам пространственно-этологической структуры поселений грызунов (Громов, 2004а, 2005а).

Тип I — система обособленных индивидуальных участков обитания: взрослые особи одного пола, как правило, разобщены в пространстве (*КИИП* = 0.9–1.0), но участки самцов и самок перекрываются, так что степень их индивидуализации по отношению к некоторым особям противоположного пола относительно низка (*КИИП* = 0.6–0.8). Строго говоря, у видов с подобной системой использования пространства элементарных группировок, как правило, не существует, если не считать группировками пары самцов и самок, занимающих перекрывающиеся участки обитания. Такие пары образуются только в период спариваний, и по окончании сезона размножения связь самцов с самками ослабевает. Взрослые особи живут обособленно, их участки распределены в пространстве относительно диффузно, а некоторая неравномерность распределения участков (если таковая обнаруживается) обусловлена, скорее, особенностями рельефа и мозаичностью в распределении кормовых ресурсов, но не социальными связями. У некоторых видов в репродуктивный период могут формироваться временные агрегации самцов с частично перекрывающимися участками, совпадающими с гнездовыми участками рецептивных самок. Такие агрегации нестабильны и распадаются в конце сезона размножения.

Тип II — система относительно устойчивых агрегаций взрослых разнополых особей с частично перекрывающимися участками обитания. В подобных агрегациях, называемых в разных литературных источниках *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 (*КИИП* = 0.8–1.0), на которые накладываются обширные, взаимно перекрывающиеся и, соответственно, менее монополизированные участки самцов (*КИИП* = 0.7–0.8). Вследствие перекрывания участков обитания конкуренция среди самцов обостряется, и это приводит к формированию иерархии доминирования, о чем подробнее будет сказано в соответствующих главах.

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 (*КИИП* = 0.5–0.7). Если в семейной группе присутствует не одна, а две или три самки, они могут либо сосуществовать на одном гнездовом участке (*КИИП* = 0.5–0.6), либо занимать обособленные охраняемые территории (*КИИП* = 0.9–1.0). Молодняк относительно рано становится половозрелым и выселяется из семейных групп в течение текущего сезона размножения.

Тип IV — структурированные семейные группы, которые по составу взрослых особей мало отличаются от слабо консолидированных семейных групп, но включают до трех-четырех выводков молодых особей. Характерной особенностью таких семейных групп является кооперация различных форм деятельности, связанных, например, с фуражированием, охраной территории или ее запаховой маркировкой. Охраняемые семейно-групповые участки обособлены от других подобных образований (*КИИП* = 0.9–1.0); напротив, пространство в пределах семейно-группового участка полностью обобществлено (*КИИП* = 0.5-0.6), за исключением тех ситуаций, когда в семейной группе имеются размножающиеся самки, занимающие обособленные охраняемые территории (*КИИП* = 0.9–1.0). Молодые зверьки первого помета 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 или позже. У ряда видов крупных грызунов, таких как сурки (*Marmota olympus, Marmota sibirica, Marmota menzbieri* и другие), молодняк расселяется на втором и даже третьем году жизни (Barash, 1973b; Сунцов, 1981; Машкин, 1983). Для структурированных семейных групп характерна сложная социальная организация, о которой будет подробнее сказано в соответствующих главах.

1.3. Социальная структура и способы ее описания

В определение пространственно-этологической структуры И.А. Шилов (1977) вложил двойственное содержание, подразумевая, что подобная структура представляет собой результат сложных социальных взаимодействий. В связи с этим анализ пространственно-этологической структуры любого вида непременно включает в себя и этологический аспект внутрипопуляционных отношений.

Любая особь в популяции не только получает информацию от своих сородичей и соответствующим образом реагирует на нее, но одновременно и сама служит источником информации для других особей. На этой основе формируется система взаимоотношений по принципу обратной связи, которую обозначают терминами "социальная структура" или "социальная организация". Разнообразие вариантов социальной структуры у грызунов зависит от качественного состава элементарных группировок. Если группировка объединяет взрослых разнополых особей, являющихся потенциальными конкурентами, взаимоотношения между ними основываются преимущественно на агрессивных взаимодействиях, в результате которых чаще всего формируется иерархия доминирования. Если же группировка объединяет взрослых особей с неполовозрелым потомством, между ними чаще отмечаются миролюбивые взаимодействия, лежащие в основе толерантных отношений или иерархии соподчинения. Иными словами, характер взаимодействий (агрессивный либо миролюбивый) предопределяет форму социальной организации, оказывающей существенное влияние на поведение отдельных членов группировки.

В основе любой социальной организации лежит генетическая разнокачественность особей в осуществлении различных форм деятельности (Шилов, 1991*а*). Эта разнокачественность выражается в том, что одни особи проявляют более высокую активность в том или ином роде деятельности либо в доступе к определенным ресурсам по сравнению с другими. Систему взаимоотношений, базирующуюся на такой дифференциации поведения, принято называть иерархической и описывать в терминах доминирования и подчинения. Доминирование подразумевает, что в элементарных внутрипопуляционных группировках всегда выделяются особи-доминанты ("альфа"-особи), субдоминанты ("бета"-особи), которые подчиняются только доминантам, но господствуют над другими членами группы, и подчиненные особи (субординанты). Принято считать, что доминирование способствует повышению упорядоченности взаимоотношений, а иерархическая соподчиненность членов группы предопределяет те или иные различия в их поведении.

Понятие доминирования до сих пор остается дискуссионным. Предложено множество определений и критериев доминирования, подробно рас-

смотренных в обзоре М.Е. Гольцмана с соавторами (1977). Авторы обзора, обсуждая проблему доминирования и признавая его бесспорным биологическим явлением, обращают внимание на следующие важные обстоятельства, которые необходимо учитывать при анализе этого феномена: 1) отношения доминирования-подчинения, связывающие двух особей (диаду), действительны не при любых условиях, а лишь при определенных взаимодействиях, так что во взаимодействиях разного типа могут доминировать разные члены группы; 2) доминирование и подчинение — различные и лишь относительно связанные между собой системы поведенческих актов; иерархические отношения определяются в такой же степени поведением подчиненной особи, как и поведением доминанта.

При анализе социальной структуры у грызунов, наряду с доминированием, широко используется и такое понятие, как "поведенческая роль", которая описывается как частное проявление общего феномена, заключающегося в том, что поведение любой особи предопределяется ее полом, возрастом, социальным статусом и другими характеристиками. На индивидуальном уровне роль каждой особи описывается на основании качественного и количественного анализа особенностей ее поведения.

Феномен доминирования у грызунов проявляется в двух основных формах. Одна из них — так называемое территориальное, или пространственно-обусловленное доминирование (*locus-dependent dominance*). Территориальное доминирование означает, что резидент одерживает верх над всеми другими особями своего вида на своем участке обитания, однако за его пределами он может терпеть поражение и демонстрировать подчинение. Отношения территориального доминирования у грызунов чаще всего проявляются во взаимодействиях между взрослыми особями одного пола, у которых наиболее обострена внутривидовая конкуренция за кормовые и защитные ресурсы, т.е. за жизненное пространство. У некоторых видов, относящихся к категории условно одиночных, территориальное доминирование может проявляться и в отношениях между разнополыми особями. Однако чаще у самцов и самок отсутствует конкуренция за кормовые ресурсы и убежища, поскольку этому препятствуют законы размножения.

В наиболее простой и отчетливой форме отношения территориального доминирования складываются у взрослых размножающихся самок: "хозяйка" участка изгоняет всех других самок с охраняемой территории, либо доминирует над ними в пределах ограниченного пространства ("ядра" участка) вблизи гнездовой норы. Территориальное доминирование свойственно и самцам некоторых видов грызунов.

У многих других видов взаимоотношения между взрослыми особями одного пола, и, прежде всего, самцами, организованы на основе иерархии доминирования. В строгом смысле слова, иерархия, или порядок домини-

рования, складывается в группах особей, конкурирующих за достижение одной и той же цели (Cole, Shafer, 1966, цит. по: Панов, 1983). Наиболее очевидный случай — конкуренция за источники корма. По мере развития этологических представлений термин "иерархия" распространился и на другие случаи неравноценного успеха особей, в частности, на сферу размножения. Принято считать, что для самцов неограниченный или преимущественный доступ к самкам служит признаком высокого иерархического ранга, а вынужденное ограничение возможности спаривания либо сексуальная депривация — показателем низкого социального статуса.

В основе анализа социальной структуры, в том числе иерархии доминирования, лежит количественный учет элементов поведения в парных взаимодействиях (диадах). Контакт между двумя особями рассматривается как элементарная структурная связь, которая может быть либо симметричной (эквипотенциальной), либо асимметричной. О наличии асимметрии можно говорить в том случае, если одна особь в диаде инициирует большее число определенных социальных актов, чем другая. В противном случае, т.е. при равном числе социальных актов (или при статистически недостоверной разнице), парная связь признается эквипотенциальной. В этом случае ни одну из особей в диаде нельзя признать ни доминирующей, ни подчиненной.

Симметричные парные связи в сообществах грызунов относительно редки и отмечаются, в частности, у особей, находящихся в одинаковом мотивационном состоянии, например, у территориальных самок. Гораздо чаще взаимодействия оказываются асимметричными, что обусловлено разным мотивационным состоянием партнеров. Совокупность парных асимметричных связей служит отражением социальной структуры, и лишь в этом случае правомерно говорить о персонализации взаимоотношений, проявлении доминирования, дифференциации функций либо становлении фиксированных поведенческих ролей (например, лидировании).

Количественный учет элементов социального поведения в парных взаимодействиях проводят в наблюдениях за индивидуально узнаваемыми или мечеными особями. Для детального описания и последующего количественного анализа социальной структуры взаимодействия принято классифицировать. У грызунов их можно разделить на четыре мотивационно-функциональные группы: (1) миролюбивые, (2) ритуализованные агонистические, (3) агрессивные и (4) избегание контактов с партнерами. Три последние группы объединяют взаимодействия, называемые агонистическими. Ниже приведены краткие описания перечисленных взаимодействий и их иллюстрации на примере песчанок.

Миролюбивые взаимодействия объединяют различные поведенческие акты, связанные с обследованием партнера, в том числе назо-назальные и назо-анальные контакты, обнюхивание партнера (кроме носовой и аналь-

ной области), следование за партнером, налезание на партнера, перелезание через партнера и подлезание под него, социальные чистки (груминг и аллогруминг), скучивание и некоторые другие.

Обследование партнера в форме *назо-назального* контакта (рис. 1.13, *А*) или *обнюхивания* различных частей его тела (рис. 1.13, *Б*) обычно предваряет все дальнейшие взаимодействия при первой встрече знакомых особей, например, самца с самкой, членов одной семейной группы, самцов из одной группировки и т.п. Реже назо-назальный контакт предваряет агрессивные взаимодействия между незнакомыми партнерами или особями-соседями. Обнюхивание, и в первую очередь, назо-назальный контакт способствует индивидуальному опознаванию, и дальнейшие взаимодействия партнеров развиваются в зависимости от результатов опознавания ("свой" или "чужой"). После первого ознакомительного контакта партнеры нередко (но совсем не обязательно) переходят к более тщательному обследованию друг друга путем обнюхивания различных частей тела. Такое обследование позволяет получить дополнительную информацию о физическом и физиологическом состоянии партнера. Этому же способствуют *назо-анальные* контакты (рис. 1.13, *В*) и обследование гениталий. Подобная форма взаимодействий чаще всего отмечается при встрече разнополых особей, но нередко и у самцов, которые таким способом получают информацию о социальном ранге партнера.

Многие особи проявляют интерес к своему партнеру и после предварительного опознавания. Это может выражаться в форме *следования* одной особи за другой. Такая реакция типична для самца при встрече с самкой, особенно в период эструса. Следование характерно также для молодых зверьков при встрече с особями-родителями.

Форма поведения, обозначаемая как *налезание* на партнера (рис. 1.14), описана у видов с семейно-групповым образом жизни (Громов, 1981а). Она наиболее типична для поведенческого репертуара молодых или подчиненных особей, и по своему внешнему проявлению напоминает попытку к садке. Молодая особь, заметив взрослую, подбегает к ней сзади или сбоку, становится передними лапами

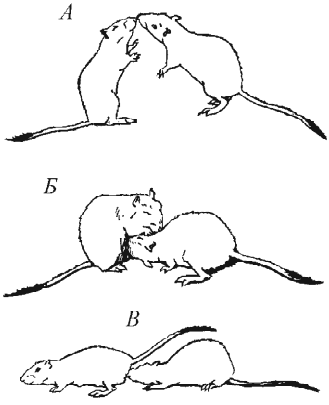


Рис. 1.13. Поведение песчанок при обследовании партнера: *А* — назо-назальный контакт, *Б* — обнюхивание (в данном случае — обследование брюшной железы), *В* — назо-анальный контакт. Рисунки В.М. Смирина.

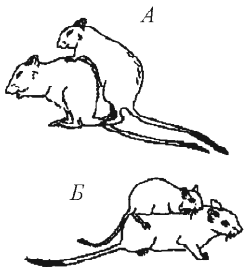


Рис. 1.14. Налезание на партнера у песчанок: *А* — обычная форма, *Б* — налезание детеныша на спину взрослой особи.

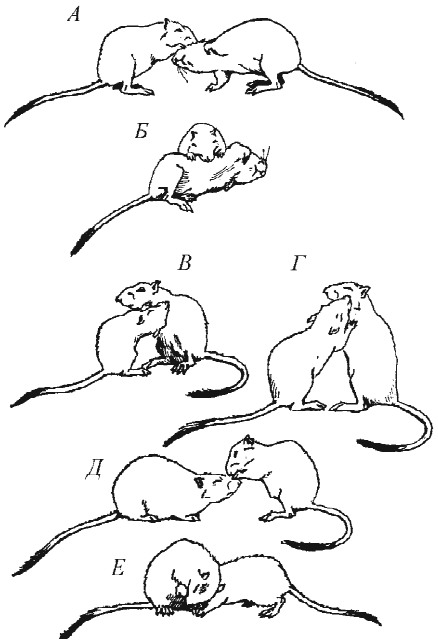


Рис. 1.15. Социальная чистка (груминг) у песчанок: *А* — поза подставления под чистку (у зверька справа), *Б* — полное подставление под чистку (у зверька снизу), *В*, *Г* — чистка подчиненным зверьком (слева) доминанта (справа) в позиции "снизу", *Д* — чистка подчиненным зверьком (справа) доминанта (слева) в позиции "сверху", *Е* — чистка доминантом (сверху) подчиненного зверька. Рисунки В.М. Смирина.

на спину партнера и в такой позе задерживается на 1-2 секунды (рис. 1.14, *А*). Молодые особи нередко налезают на спину движущегося партнера, бегут следом и периодически повторяют свои действия, стараясь держаться лапами за спину взрослой особи. Поведение инициатора взаимодействия в этом случае выглядит как серия чередующихся следований и налезаний. Детеныш, следуя за родителем и налезая с разбега, может оказаться верхом на его спине (рис. 1.14, *Б*).

Следование и налезание, по-видимому, функционально связаны с поведением, способствующим обследованию партнера. Однако, помимо этого, они выполняют дополнительную функцию демонстрации подчиненного положения молодых особей по отношению к взрослым членам группы.

Особую форму взаимодействий, способствующую укреплению социальных связей, представляют *социальные чистки* (*груминг* и *аллогруминг*). Многие исследователи отмечают, что груминг играет важную роль в установлении отношений между двумя особями и, кроме того, подавляет агрессивную мотивацию партнера (Marler, 1968; Barnet, 1969; Spigel, Fraser, 1974). В исследованиях на

большой песчанке, *Rhombomys opimus*, показано, что существует определенная зависимость между иерархическими отношениями в группе и взаимодействиями при чистках (Гольцман и др., 1977). Чистка обычно начинается с головы партнера и постепенно смещается в сторону спины и хвоста (рис. 1.15). Взрослые особи могут начать чистку в ответ на специфическую позу подставления (рис. 1.15, *А*, *Б*), которую чаще принимают особи низкого социального ранга. Подчиненные особи, начавшие чистить доминанта, делают это очень осторожно, располагаясь обычно ниже партнера (рис. 1.15, *В*, *Г*). Если же подчиненный зверек находится выше доминанта, он чистит, как правило, только голову (рис. 1.15, *Д*). Доминант же, занимая верхнюю позицию, наваливается на партнера всем телом (рис. 1.15, *Е*) и чистит не только голову, но и затылок, и спину подчиненной особи. Как правило, действия доминанта отличаются большей резкостью, энергичностью, и чистка может стать принудительной.

Подлезание под партнера чаще всего наблюдается в контактах детенышей с взрослыми особями, причем инициаторами такого взаимодействия всегда выступают детеныши. Они активно следуют за взрослым зверьком и пролезают под его животом либо спереди, либо сбоку. Зачастую молодой зверек старается подлезть снизу, несмотря на противодействие взрослого, который отворачивается от детеныша или отталкивает его передними лапами. Подлезание под партнера встречается в репертуаре поведения и у взрослых особей, причем инициаторами такого рода контактов всегда являются низкоранговые зверьки. Во взаимодействиях взрослых особей подлезание нередко ограничивается тем, что подчиненная особь, подойдя к сидящему доминанту, просовывает свою голову снизу под голову доминанта (рис. 1.16, *А*).

Перелезание через партнера чаще всего отмечается у взрослых особей по отношению к молодым, а также у высокоранговых самцов по отношению к самкам. Действия инициатора контакта напоминают маркировку неживого объекта секретом брюшной железы (рис. 1.16, *Б*).

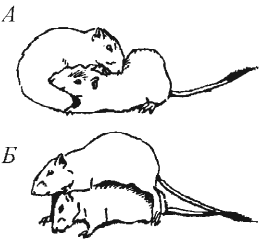


Рис. 1.16. Подлезание под партнера (*А*) и перелезание через него (*Б*). Рисунки В. М. Смирина.

У членов семейных групп, а также у взрослых самцов и самок многих видов грызунов во время отдыха или сна можно наблюдать такую форму поведения, как *скучивание*: зверьки сидят или лежат в тесном тактильном контакте (рис. 1.17). В гнезде в одну общую "кучу" собираются детеныши и родители. В лабораторных условиях при содержании грызунов в клетках, а также в тестах парного ссаживания, эта форма по-

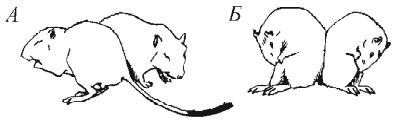


Рис. 1.17. Скучивание песчанок во время отдыха (*А*) и сна на поверхности (*Б*). Рисунки В.М. Смирина.

ведения отмечается очень часто. В естественных условиях скучивание чаще всего происходит внутри убежища (например, норы) и поэтому недоступно для регистрации. Однако в теплые, солнечные дни отдыхающие пары или группы зверьков, находящиеся в тесном тактильном контакте, можно увидеть и на поверхности, чаще всего у входа в нору.

Миролюбивые взаимодействия, особенно те, в которых отмечаются подлезание под партнера, налезание на него или груминг, способствуют предотвращению конфликтных ситуаций и подавляют агрессивную мотивацию сородичей (Barnett, 1969; Гольцман и др., 1977; Agren et al., 1989).

Ритуализованные агонистические взаимодействия объединяют все формы агонистического поведения, за исключением проявлений прямой агрессии, к которой относятся преследования, атаки и схватки. Элементы ритуализованного агонистического поведения, представляющие собой статичные позы или выразительные движения, в достаточной степени стереотипны. Они во многом схожи и узнаваемы у разных видов грызунов.

К одному из таких элементов относится *боковая стойка угрозы*, которую зверек принимает при приближении партнера, при этом он либо поворачивается к нему боком (рис. 1.18, *А*), либо отворачивается в сторону (рис. 1.18, *Б*). Для особи, принявшей боковую стойку, обычно характерна оттянутая в сторону партнера задняя лапа (рис. 1.18, *Б*, *Г*); иногда приподнимается одна или обе передние лапы (рис. 1.18, *Г*). Боковая стойка нередко сопровождается *теснением*: угрожающая особь, сохраняя ориентацию тела в боковой стойке, быстрыми, короткими шагами перемещается в сторону партнера, принуждая того к отступлению или принятию *защитной стойки*. В позе защитной стойки зверек садится на задние лапы, передние прижимает к груди, а голову с приоткрытым ртом поворачивает в сторону противника (рис. 1.18, *Б*). При приближении партнера зверек из защитной стойки может совершать короткие *выпады* — отталкивание соперника одной или обеими передними лапами (рис. 1.18, *Д*), либо угрожающие броски в его сторону. Если зверек полностью выпрямляется на задних конечностях и разворачивается фронтально к сопернику, он оказывается в *вертикальной стойке*, которую партнеры принимают при *боксировании* — одном из видов борьбы, когда соперники наносят друг другу удары вытянутыми передними лапами (рис. 1.18, *В*). При боксировании партнеры могут замереть на некоторое время, а затем возобновить серию ударов. Борьба при боксировании не приводит к травмированию соперника, а атаки с укусами в этой ситуа-

ции чрезвычайно редки. Побежденный партнер прекращает борьбу и принимает *защитную стойку*, при которой голова запрокинута вверх, глаза прикрыты, а передние лапы вытянуты в сторону соперника (рис. 1.18, *Г*), либо спасается бегством.

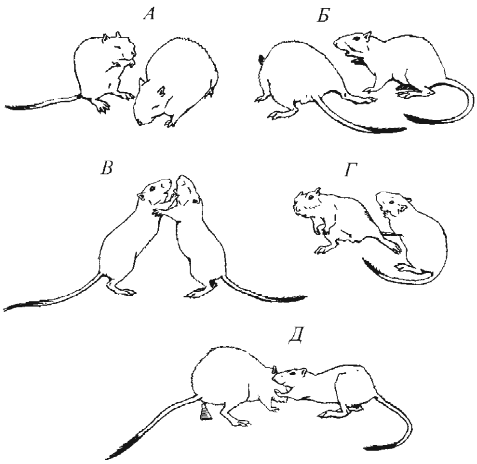


Рис. 1.18. Элементы ритуализованного агонистического поведения у песчанок. *А* — боковая стойка (у зверька справа), *Б* — боковая стойка (у зверька слева) и защитная стойка (у зверька справа), *В* — боксирование, *Г* — боксерская стойка (у зверька слева) и вертикальная защитная стойка (у зверька справа), *Д* — выпад-отталкивание (у зверька справа). Рисунки В.М. Смирина.

К ритуализованному агонистическому поведению можно отнести и так называемые *принудительные (агрессивные) чистки* (Grant, Mackintosh, 1963; Гольцман, Пасхина, 1974; Гольцман и др., 1977; Agren et al., 1989a; Громов, 2000а, 2005б). У взрослых особей этот тип взаимодействий отмечается только в лабораторных условиях, т.е. в экспериментальных группах или в опытах при парном ссаживании на “нейтральной территории”. В естественных условиях принудительные чистки зарегистрированы только между членами одной семейной группы. Принудительная чистка служит специфической демонстрацией силы и более высокого социального положения одного зверька по отношению к другому.

У песчанки Вагнера, *Gerbillus dasyurus*, взаимодействия подобного рода наблюдали в экспериментах по парному ссаживанию самцов на “нейтральной территории”. В этой ситуации инициатор принудительной чистки, действия которого отличались повышенной агрессивностью, вылизывал и вычесывал шерсть на спине партнера, одновременно удерживая его передними лапами, не позволяя вырваться и убежать (рис. 1.19, *А*). У монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, инициатор принудительной чистки обычно переворачивал партнера на спину и некоторое время удерживал в таком положении (рис. 1.19, *Б*). Собственно чистки как таковой в этой ситуации не происходит, хотя высокоранговая особь может тщательно обнюхать (обследовать) удерживаемого силой низкорангового зверька.

Рис. 1.19. Различные варианты принудительной (агрессивной) чистки у песчанок (пояснения в тексте). Рисунки В.М. Смирина.

Избегание контакта подразумевает такую реакцию, когда зверек реагирует на приближение партнера, отходя или отбегая на безопасное расстояние, даже если агрессивные намерения у того никак не проявляются.

Анализ социальной структуры в группировках грызунов основывается на различных способах количественной оценки описанных выше парных (диадных) взаимодействий. Поскольку результат взаимодействий во многом зависит от пола партнеров, контакты в однополых и разнополых диадах необходимо анализировать по отдельности.

Одним из общепринятых показателей, характеризующих упорядоченность отношений и, соответственно, социальную структуру, служат *индексы асимметрии* диадных связей (*ИА*), которые рассчитывают как долю актов, инициированных более активной особью в паре, от общего числа актов данного типа во взаимодействиях данной пары особей (de Waal, 1977; Payman, Swanson, 1981; Schilder, 1988; Громов, 1990, 2000а). При таком способе подсчета величины индексов асимметрии варьируют от 0.5 при полном отсутствии асимметрии (эквипотенциальная связь) до 1.0 при наличии лидера или доминанта (асимметричная связь). О действительном существовании устойчивой социальной связи можно судить только в том случае, если контакты между особями отмечаются регулярно. Если же у пары особей зафиксировано только 1–2 контакта, вероятность ошибки при оценке степени асимметрии взаимодействий оказывается очень высокой. Поэтому при расчетах индексов асимметрии рекомендуется учитывать лишь валидные диады с числом контактов между особями не менее пяти.

Взаимодействия между партнерами, в зависимости от их пола, возраста и групповой принадлежности, могут быть агрессивными, ритуализованными агонистическими или миролюбивыми. Характером контактов определяется и тип отношений доминирования-подчинения. Если асимметрия взаимодействий проявляется, в основном, в агрессивных взаимодействиях, то речь идет об *иерархии доминирования* (рис. 1.20).

У видов с семейно-групповым образом жизни отношения доминирования-подчинения не приводят к формированию жесткой иерархической системы, основанной на демонстрации открытой агрессии. Агонистические взаимодействия между членами семейной группы обычно происходят в мягкой форме. Тем не менее, в семейных группах формируется иерархическая структура взаимоотношений, которая накладывает отпечаток на стиль поведения или поведенческие роли каждого члена группы (Гольцман

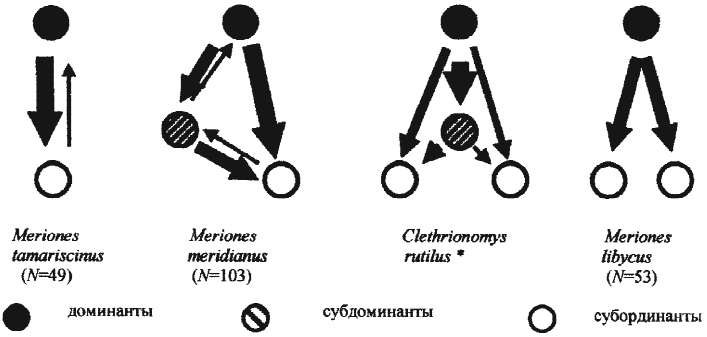


Рис. 1.20. Иерархия доминирования в группировках самцов. *N* — число зарегистрированных контактов; * по: Соколов и др., 1996. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных агрессивных актов.

и др., 1977; Громов, 1981а, 1990, 1997а). Подобную социальную структуру можно назвать *иерархией соподчинения* (Громов, 2000а). Более подробно различные формы доминирования-подчинения в элементарных внутрипопуляционных группировках грызунов описаны в соответствующих главах.

В следующих главах дано описание характеристик пространственно-этологической структуры и ее сезонной динамики у видов, принадлежащих к разным семействам грызунов, для которых к настоящему времени собраны более или менее полные данные из доступных литературных источников. Многие виды исключены из описания в связи с отсутствием необходимых сведений. Для ряда других видов приведены лишь самые общие характеристики, поскольку имеющихся данных недостаточно для более полного анализа.

В настоящей монографии не рассматриваются синантропные грызуны (*Rattus rattus, Rattus norvegicus, Mus musculus, Mus domesticus*) потому, что, во-первых, этим видам посвящена обширная и хорошо известная специалистам литература, и, во-вторых, пространственно-этологическая структура популяций синантропных грызунов, характеризующаяся высокой пластичностью и изменчивостью, в значительной степени адаптирована не к естественной, а искусственной антропогенной среде.

Для нескольких видов, изученных автором настоящей монографии, приведены наиболее полные характеристики пространственно-этологической структуры, в том числе оценки степени агрегированности особей в элементарных внутрипопуляционных группировках (по величине *КИИП*), наличие сезонных вариаций пространственной структуры поселений, описание взаимодействий между взрослыми и молодыми особями, оценки асимметрии социальных взаимодействий (по величине *ИА*) и прочности

парных связей, особенности социальной организации, сроки расселения молодняка.

Относительно полные характеристики приведены также для ряда других видов, в основном с дневной активностью, в частности, среди наземных и древесных беличьих (Sciuridae), полевок (Microtinae), бобровых (Castoridae), некоторых представителей Hystricomorpha, данные о которых получены в результате проведения многолетних исследований в природных популяциях. Виды с ночной активностью, особенно те, что населяют тропики, изучены гораздо слабее. Для ряда видов использованы данные, полученные в наблюдениях за искусственными группировками, содержавшимися в условиях, приближенных к естественным, например, в открытых вольерах. Во многих случаях такие наблюдения восполняют недостаток данных о поведении грызунов в природе. Необходимо, однако, учитывать, что состав искусственных группировок должен быть таким, как в естественной среде, и, кроме того, площадь вольер должна быть сопоставимой с размерами участков обитания грызунов в природе. При несоблюдении этих условий результаты наблюдений могут быть искаженными. В частности, недостаток площади в вольерах может привести к обострению агрессивных взаимодействий между особями и гибели почти всех членов искусственной группировки. Минимальный размер вольер зависит от биологических особенностей конкретного вида. В частности, наблюдения за группировками монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, показали, что в вольерах площадью менее 200 м^2 в течение длительного времени (более месяца) выживает лишь одна семейная пара из нескольких (Громов, 2000б), поэтому для изучения особенностей охраны и маркировки территории у этого вида необходимы вольеры большей площади, в которых могут уживаться, по крайней мере, две семейные группы. Исследования, проведенные исключительно в лабораторных условиях (например, тесты парного ссаживания на "нейтральной территории"), дают минимум полезной информации, поскольку на основе таких данных крайне трудно судить о системе использования пространства, охране территории, структуре взаимоотношений во внутрипопуляционных группировках грызунов. Такие данные можно использовать только в качестве дополнительной иллюстрации к анализу поведения того или иного вида.

Таксономический статус семейств и подсемейств, а также родовые названия указаны в соответствии с руководством "Систематика млекопитающих" (Соколов, 1977).

2

ВИДЫ С СИСТЕМОЙ ОБОСОБЛЕННЫХ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ ОБИТАНИЯ (ТИП I)

К этой категории относятся так называемые одиночные виды, характеризующиеся слабо выраженной тенденцией к образованию элементарных внутрипопуляционных группировок. В годовом репродуктивном цикле одиночных видов обнаруживаются два периода повышенной социальности: сезон спариваний и период выкармливания детенышей (Eisenberg, 1966). В сезон спариваний повышается частота контактов между особями противоположного пола, а также образуются временные агрегации самцов вблизи участков рецептивных самок. Для второго периода характерна относительно высокая частота контактов между самкой и детенышами, однако по завершении молочного вскармливания связь между самкой и ее потомством ослабевает, и за этим следует быстрое расселение молодняка.

2.1. Семейство хомяковых, Cricetidae

2.1.1 Подсемейство Cricetinae

Среди представителей подсемейства хомяковых насчитывается около 380 видов, однако пространственно-этологическая структура относительно хорошо изучена лишь у очень небольшого их числа. Анализ литературных данных показывает, что даже в отношении этих немногих видов чаще можно найти лишь сведения, характеризующие пространственную структуру поселений, тогда как о социальной организации приходится судить только по результатам наблюдений за особями в лабораторных условиях, реже — в небольших вольерах.

Проведенные исследования показывают, что у многих представителей хомяковых взрослые особи занимают индивидуальные участки обитания, которые либо полностью изолированы в пространстве один от другого, в особенности гнездовые участки самок, либо перекрываются в той или иной степени, причем преимущественно в сезон размножения.

Обыкновенный хомяк, *Cricetus cricetus*, широко распространен на евразийском континенте — от северной Франции и Бельгии на западе до Минусинских степей на востоке. Самки в течение года приносят два-три помета, в каждом из которых бывает до 20 детенышей (в среднем 10).

Зимой у обыкновенного хомяка наступает период оцепенения или неглубокой спячки (Соколов, 1977).

Наблюдения за поведением обыкновенного хомяка в природе и лабораторных условиях свидетельствуют о ярко выраженном одиночном образе жизни этого вида (Eibl-Eibesfeldt, 1953). Исследование, проведенное в 1956-1957 гг. на Алтае (Кулик, 1962), позволяет составить определенное представление о пространственно-этологической структуре поселений обыкновенного хомяка. Обследование нор в весенний период показало, что на одну нору приходилось в среднем 0.75 взрослой особи, а средняя плотность поселений на лугах составляла 0.5 экз. на 1 га. В конце лета численность популяции возрастала, и на одну нору приходилось в среднем 3.2 особи (в большинстве случаев — это взрослая самка с молодняком). Повторные отловы меченых особей ловушками на площадке размером около 15 га позволили оценить размеры участков обитания взрослых и молодых особей (рис. 2.1.1.1.). У двух взрослых самцов с относительно большим числом повторных поимок (более четырех) размеры участков обитания превышали 1 га (1.08 и 1.12 га). Участки обитания взрослых самок были значительно меньше. Так, одна из взрослых самок с выводком занимала участок площадью 0.06 га. Площадь участков обитания молодых неразмножающихся самок и

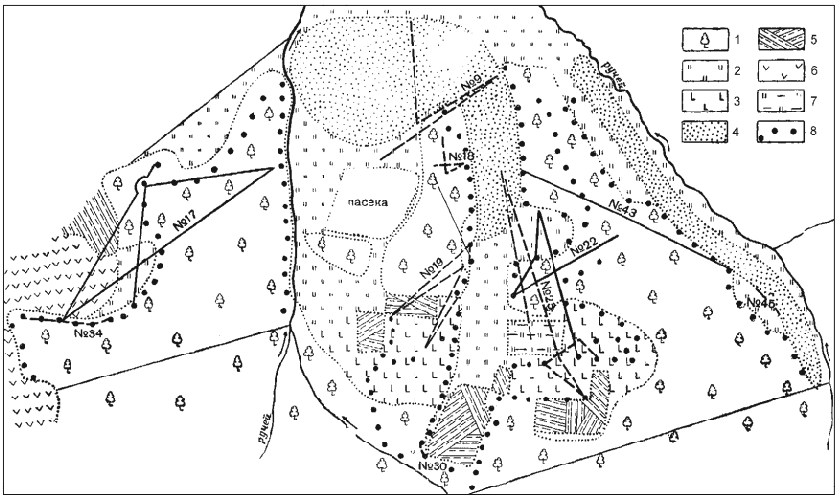


Рис. 2.1.1.1. Перемещения взрослых и молодых особей обыкновенного хомяка, *Cricetus cricetus*, в пределах площадки мечения. 1 — осинник, 2 — луг, 3 — вырубка, 4 — овес, 5 — картофель, 6 — конопля, 7 — залежь, 8 — норы. Цифрами обозначены номера зверьков: № 17 и № 22 — взрослые самцы, № 18 и № 34 — взрослые самки, остальные — молодые особи (по: Кулик, 1962).

самцов была менее 1 га. Перемещения взрослых самцов были значительными, и расстояние между повторными поимками во многих случаях составляло 100–150 м. Взрослые самки отличались меньшей подвижностью, и в большинстве случаев перемещались в пределах 50 м. Максимальное расстояние между повторными отловами (360 м) зарегистрировано у одного из молодых самцов.

Самцы в период спариваний демонстрируют сложное поведение ухаживания за самками, подавляя их агрессивность или готовность к бегству. Перед спариванием каждый самец активно маркирует участок обитания самки секретом специфических кожных желез, и это способствует установлению толерантных отношений между особями противоположного пола. Спаривание происходит в норе, и после копуляции самка изгоняет самца из своего гнезда. У взрослых особей могут формироваться временные парные связи на очень непродолжительный период — менее 24 часов. За коротким периодом совместного обитания самца и самки в одном гнезде обычно следует длительный период использования раздельных убежищ. И самцы, и самки демонстрируют элементы территориального поведения, защищая норы от своих сородичей даже при высокой плотности населения, и никогда не образуют агрегаций, состоящих из родственных особей. Социальная организация этого вида, демонстрирующего одиночный образ жизни с охраной индивидуальных участков обитания, рассматривается как наиболее примитивная среди грызунов (Eibl-Eibesfeldt, 1953).

Относительно подробно изучены экология и поведение серого хомячка, *Cricetulus migratorius*, широко распространенного на евразийском континенте от Восточных Балкан на западе до Алтая, Монголии и Северо-Восточного Китая на востоке. Размножение этого вида на юге ареала начинается в феврале, а на севере — в апреле, и продолжается до октября. Среднее число эмбрионов, приходящееся на одну самку, в разных регионах варьирует от 4.8 до 6.0 (Башенина, 1951; Асенов, 1988).

Пространственно-этологическую структуру поселений серого хомячка изучали в 1980–1981 гг. в юго-восточной части Заалтайской Гоби на площадках мечения размером 8 и 12 га методом повторных отловов. Размеры и конфигурацию участков обитания меченых особей определяли по крайним точкам их поимок (Васильева, Суров, 1983, 1984).

Исследование показало, что площадь участка обитания зависит от пола, возраста и иерархического статуса особи, а также от плотности населения популяции и ряда других параметров. Участки перезимовавших самцов были относительно крупными, и их размеры варьировали от 80 до 1200 м^2 (в среднем 536 м^2). Степень перекрывания участков была значительной — в среднем 47%. Полувзрослые самцы занимали порой обширные участки обитания, площадью до 3200 м^2 (рис. 2.1.1.2), однако их средние размеры оставались небольшими — 320 м^2.

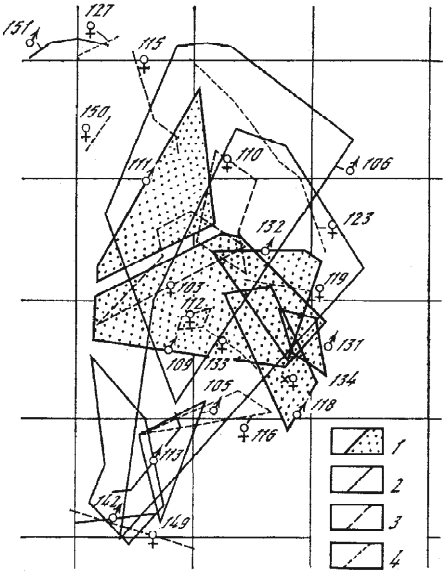


Рис. 2.1.1.2. Распределение участков обитания перезимовавших самцов и самок серого хомячка, *Cricetulus migratorius*, на площадке мечения в июне-августе 1981 г. (Заалтайская Гоби, Монголия). *1, 3* — перезимовавшие особи, *2, 4* — полувзрослые зверьки, *1, 2* — самцы, *3, 4* — самки. Разметка площадки — 10×10 м (по: Васильева, Суров, 1984, с изменениями).

Участки обитания перезимовавших и полувзрослых самок были приблизительно одинаковой величины — в среднем 200 м^2. Взаимное перекрывание участков самок не превышало 30%. Напротив, участки обитания особей противоположного пола перекрывались практически полностью (рис. 2.1.1.2). Среднее расстояние между центрами участков обитания самок (в среднем 60 м) было вдвое большим, чем у самцов (в среднем 31 м). Таким образом, пространственная структура поселений серого хомячка в сезон размножения представляет собой систему слабо перекрывающихся участков обитания взрослых самок, на которую накладываются существенно большие по размерам и значительно перекрывающиеся между собой участки обитания самцов, что вполне типично для полигамных видов грызунов. Можно полагать, что самки серого хомячка спариваются с несколькими самцами (Васильева, Суров, 1983, 1984).

В связи с ночной активностью серого хомячка прямые наблюдения за особями этого вида в природе затруднены. Опыты по парному ссаживанию зверьков на “нейтральной территории” позволили составить представление о характере взаимодействий между взрослыми особями (рис. 2.1.1.3). Высокая доля агонистических взаимодействий, среди которых преобладают элементы прямой агрессии, свидетельствует о высокой агрессивности этого вида. Агрессивные контакты характерны и для разнополых партнеров. У самок негативная реакция на самцов подавляется только во время эструса. В связи с этим в лабораторных условиях зверьков содержат по отдельности, в изолированных клетках, ссаживая самцов и самок только на время спаривания (Gromov et al., 2006).

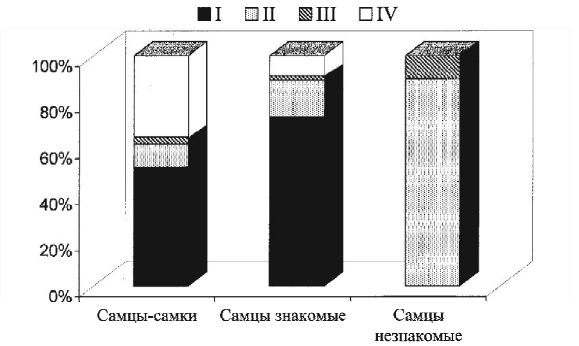


Рис. 2.1.1.3. Соотношение различных форм взаимодействий в опытах по ссаживанию взрослых самцов и самок серого хомячка, *Cricetulus migratorius*, на нейтральной территории (10-минутный тест). Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные агонистические, IV — миролюбивые (по: Васильева, Суров, 1984).

Анализ поведения при ссаживании знакомых самцов позволяет сделать вывод о существовании иерархии доминирования. Различия между доминирующими и подчиненными самцами по массе тела и размерам занимаемых ими участков обитания не выявлены. Однако установлено, что самцы-доминанты занимали оптимальные по защитным и кормовым условиям участки обитания (Васильева, Суров, 1984).

Заслуживает внимания факт, что во взаимодействиях незнакомых самцов отмечены только элементы ритуализованного агонистического поведения и избегание контактов, тогда как элементы прямой агрессии не проявлялись, пока зверьков не оставляли в экспериментальной камере на длительное время. Это может свидетельствовать в пользу того, что в репродуктивный период среди самцов, занимающих перекрывающиеся участки обитания, устанавливается иерархия доминирования, основанная на агрессивных взаимодействиях.

Детеныши серого хомячка быстро растут (Свириденко, 1969) и рано становятся самостоятельными. В возрасте 17–18 дней самка прекращает кормить их молоком и покидает гнездо с подрастающим потомством. Через несколько дней выводок распадается, и молодые зверьки расселяются (Башенина, 1951).

Молодые самцы по мере взросления начинают активно противостоять взрослым особям, чтобы войти в состав иерархически организованных группировок. Если этого не происходит, они выселяются за пределы основного поселения в менее оптимальные биотопы. Молодые самки, готовые к размножению, остаются вблизи материнского участка обитания либо выселяются на периферию. Некоторые из них, как и часть полувзрослых

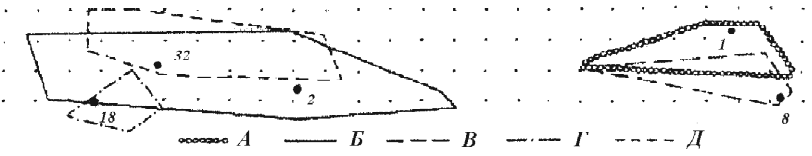


Рис. 2.1.1.4. Участки обитания взрослых самцов забайкальского хомячка, *Cricetulus pseudogriseus* на площадке мечения, выявленные с помощью телеметрии. Границы участков самцов: *А — № 1*, *Б — № 2*, *В — № 8*, *Г — № 18*, *Д — № 32*. Точками показана разметка площадки (квадраты 10×10 м). Черные кружки с номерами указывают на расположение нор соответствующих зверьков (по: Соколов и др., 1989, с изменениями).

самцов, мигрируют за пределы локального поселения (Васильева, Суров, 1984).

Сходный тип пространственно-этологической структуры обнаруживается у забайкальского хомячка, *Cricetulus pseudogriseus*, ареал которого находится в Восточной Сибири, Монголии и Китае. Исследование, проведенное летом 1985 г. в Читинской области с использованием методики повторных отловов на площадке мечения размером 2.5 га, а также радиотелеметрии (Соколов и др., 1989), показало, что размеры участков обитания особей, установленные по радиотелеметрическим данным, приблизительно вдвое превышают размеры участков, вычисленные на основе повторных отловов. Участок единственного перезимовавшего самца на площадке мечения занимал площадь в 21150 м^2, т.е. более 2 га. Размеры участков обитания взрослых самцов-сеголеток составляли в среднем 5198 м^2. Взрослые самки занимали меньшие участки обитания — в среднем 3676 м^2. Размеры участков молодых неразмножавшихся самцов и самок были несколько больше — 3922 и 4788 м^2, соответственно. Таким образом, участки размножающихся самок были наименьшими по величине.

Анализ данных, полученных с использованием радиотелеметрии (рис. 2.1.1.4), показал, что, несмотря на значительную величину перекрывания участков обитания самцов (в среднем 21%), степень их индивидуализации была высокой. В частности, норы зверьков располагались в тех частях участков, которые не использовались другими самцами. Кроме того, у самцов с перекрывающимися участками обитания выявлена пространственно-временная изоляция: время активности особей на поверхности совпадало лишь частично (Соколов и др., 1989). Степень перекрывания участков размножающихся самок составляла в среднем 23%. В наиболь-

шей степени перекрывались участки размножающихся и неполовозрелых самок — в среднем 32%.

Поскольку в питании забайкальского хомячка преобладают семена, этот вид отличается относительно высокой подвижностью, связанной с поиском корма. Радиус перемещений зверьков за пределами гнездовой норы составляет 100–150 м.

Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре поселений этого вида нет.

Хомячок Эверсманна, *Allocricetulus eversmanni*, распространен в зоне степей и полупустынь от Волги до Иртыша; всеяден, но питается преимущественно семенами злаков. Это полигамный вид, у которого самки не живут вместе с самцами (Слудский и др., 1977). Размножение начинается ранней весной и даже в конце зимы (Щепотьев, 1959). Самки за сезон размножения приносят три-четыре выводка. Число эмбрионов у беременных самок варьирует от 3 до 9, и в среднем составляет 6.9 (Прокопов, 1980).

Пространственную структуру поселений хомячка Эверсманна изучали в течение трех сезонов (июль-сентябрь 2000-2002 гг.) в Саратовской области методом повторных отловов зверьков на площадках мечения размером 4.5 и 9.6 га, а также с использованием радиотелеметрии (Рюриков и др., 2003а, б, 2004). Результаты исследования показали, что взрослые особи занимают индивидуальные участки обитания площадью от 0.1 до 7.3 га. У самцов размеры участков обитания больше (до 7.3 га), чем у самок (до 0.7 га). Площадь участков обитания варьируют в зависимости от сезона года и разнообразия растительности. Гнездовые участки самок располагаются обособленно один от другого и практически не перекрываются. Напротив, самцы занимают перекрывающиеся участки обитания, которые, к тому же, в значительной степени совпадают с участками самок (рис. 2.1.1.5). Каждая особь использует несколько нор в качестве убежищ и для запасания корма. Одна нора может использоваться для отдыха попеременно несколькими животными. Оседлое население представлено преимущественно взрослыми, размножающимися особями, тогда как молодые зверьки, по-видимому, не имеют постоянных участков обитания.

В репродуктивный период взрослые самцы активно занимаются поиском рецептивных самок, поэтому их участки обитания широко перекрываются, а также налагаются на гнездовые участки самок. Последние, как правило, располагаются обособленно один от другого. Таким образом, хомячок Эверсманна относится к категории сугубо одиночных, территориальных видов (Рюриков и др., 2004).

Наблюдения, проведенные в лабораторных условиях, показали, что взрослые особи чрезвычайно агрессивны по отношению друг к другу. Исключение составляют лишь взаимодействия между самцом и рецептивной самкой. При парном ссаживании в лабораторных клетках вероятность

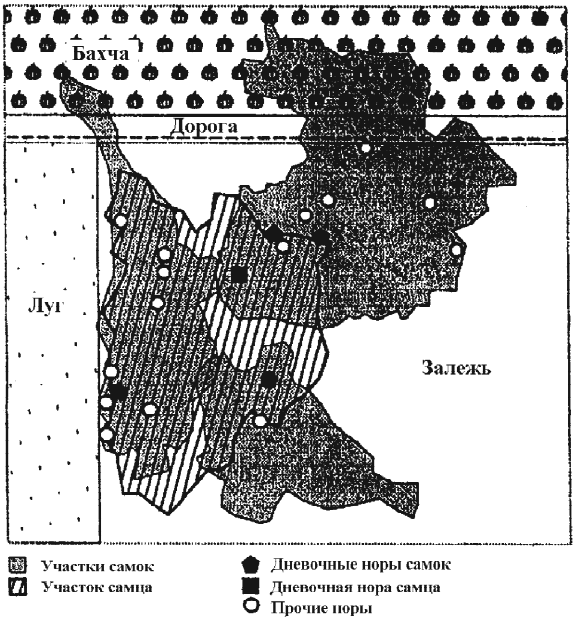


Рис. 2.1.1.5. Взаимное расположение участков обитания трех самок и самца хомячка Эверсманна, *Allocricetulus eversmanni*, на площадке мечения размером 9.6 га в июле 2002 г. в Саратовской области (по: Рюриков и др., 2003).

гибели одного из зверьков чрезвычайно высока, причем смертельный укус может быть нанесен в первые секунды ссаживания. На основании этих фактов можно заключить, что пространственная изоляция участков обитания взрослых особей в природе является результатом агрессивных взаимодействий, по крайней мере, на первых этапах освоения пространства, и впоследствии поддерживается взаимным избеганием занятой территории и ее запаховой маркировкой. Формирование иерархии доминирования среди самцов в поселениях хомячка Эверсманна представляется маловероятным (Рюриков и др., 2003).

Пустынный хомяк, *Neotoma lepida*, распространен на юго-западе США и северо-западе Мексики. Особи этого вида строят конусообразные убежища (хатки) из обломков ветвей деревьев и кустарников, а также из мелких пустынных кактусов. Такие убежища служат надежной и эффективной защитой от жары; запасы корма в них отсутствуют (Cameron, Rainey, 1972). Наиболее крупные хатки достигают в высоту 120 см, а ширина их основания — 150 см (Stones, Hayward, 1968). Размножение в популяциях

пустынного хомяка происходит круглый год, но пик репродуктивной активности приходится на зимние месяцы (Vaughan, Schwartz, 1980). Самки приносят детенышей преимущественно с марта по май. Детеныши не выходят из гнезда, находящегося внутри хатки, до окончания периода молочного вскармливания. Самки, родившиеся весной, приступают к размножению в текущем году (Stones, Hayward, 1968).

Исследование, проведенное в 1975-1976 гг. в штате Калифорния (США) с использованием радиотелеметрии (Thompson, 1982), показало, что взрослые особи этого вида занимают пространственно обособленные либо слабо перекрывающиеся участки обитания, в пределах которых располагаются убежища, используемые одним зверьком (рис. 2.1.1.6).

Площадь участков обитания варьировала от 228 до 892 м^2 и в среднем составляла 533 м^2 (n=9).

Еще одно исследование, проведенное в 1976-1978 гг. в том же штате Калифорния на площадке размером 3 га (Vaughan, Schwartz, 1980), позволило дополнить ранее полученные сведения о пространственной структуре поселений пустынного хомяка и его поведении благодаря ночным на-

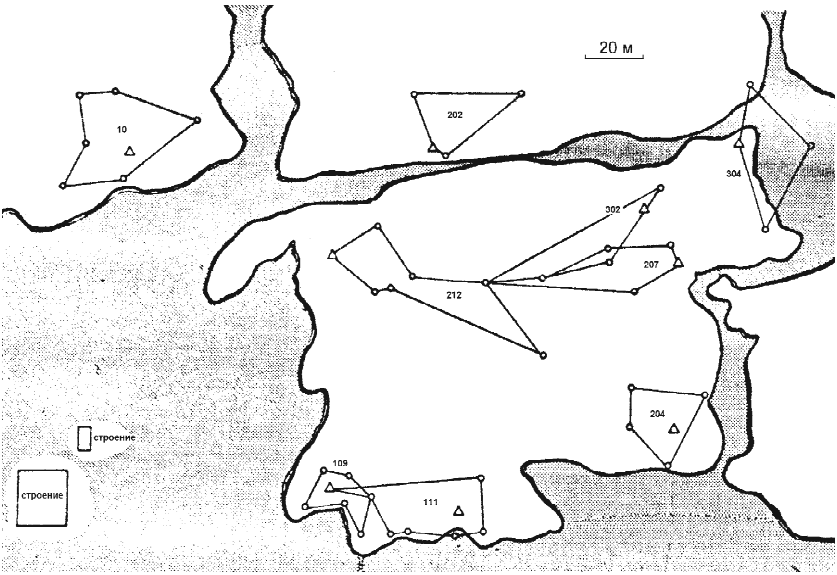


Рис. 2.1.1.6. Участки обитания девяти взрослых особей пустынного хомяка, *Neotoma lepida*, среди выходов скальных пород (обведены жирными контурами) в песчаной пустыне. Цифрами обозначены номера зверьков. Треугольниками указаны места расположения дневных убежищ-хаток (по: Thompson, 1982, с изменениями).

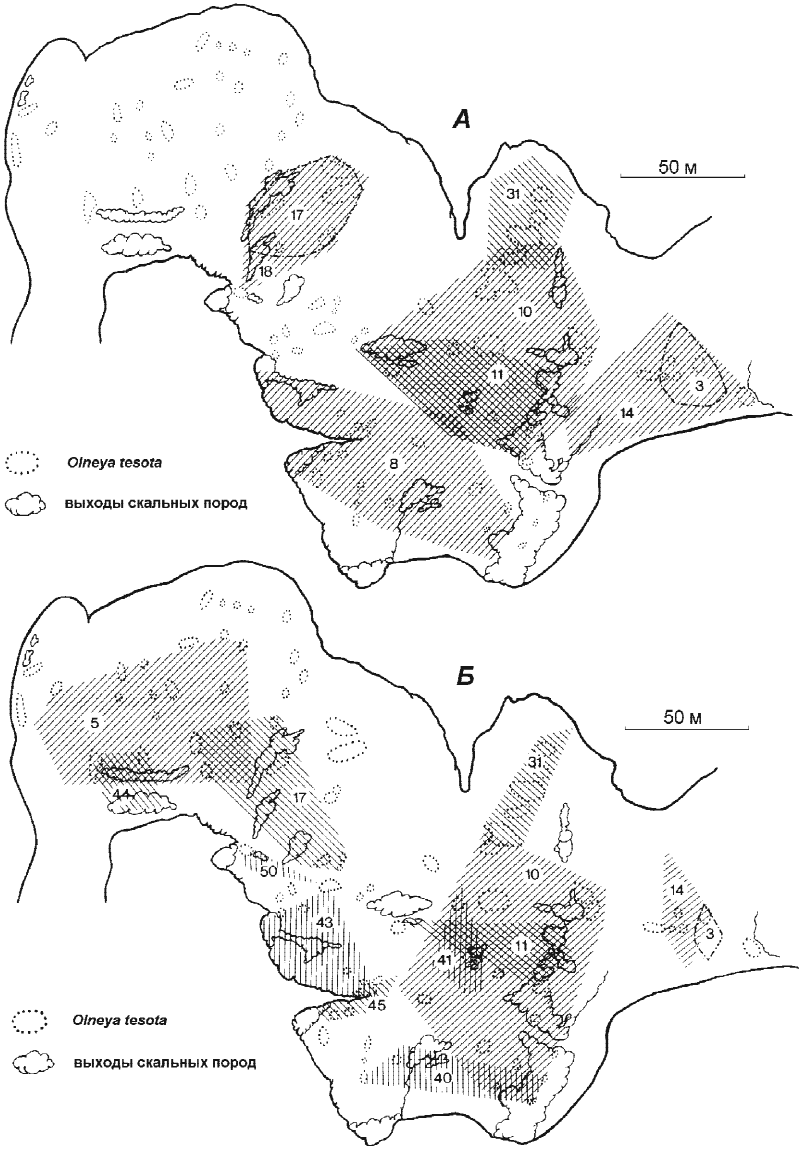


Рис. 2.1.1.7. Участки обитания самцов (заштрихованы направо вверх) и самок (заштрихованы направо вниз) пустынного хомяка, *Neotoma lepida*, на площадке наблюдений размером 3 га зимой 1977-1978 гг. (*А*) и летом 1978 г. (*Б*). Цифрами указаны номера особей (по: Vaughan, Schwartz, 1980, с изменениями).

блюдениям за мечеными зверьками в свете фонаря. Согласно этому исследованию, взрослые самцы занимают участки обитания, площадь которых летом составляет в среднем 0.35 га, а зимой — 0.33 га, т.е. практически не меняется по сезонам года (рис. 2.1.1.7).

У самок, напротив, обнаруживаются существенные сезонные изменения площади участков обитания, которые летом значительно больше (в среднем 0.18 га), чем зимой (в среднем 0.08 га).

Размещение участков обитания многих зверьков не меняется от сезона к сезону. Их взаимное расположение свидетельствует о том, что взрослые особи монополизируют занимаемую территорию, обособляясь в пространстве от других особей того же пола. Участки обитания многих самцов перекрывают участки одной-двух самок.

Наблюдения показывают, что и самцы, и самки активно патрулируют и маркируют границы занимаемой территории в репродуктивный период, на основании чего можно сделать вывод, что каждая взрослая размножающаяся особь занимает охраняемый участок обитания. Анализ полученных данных позволяет заключить, что площадь охраняемой территории у самцов положительно коррелируют с их размерами и возрастом: наиболее крупные участки обитания, перекрывающие гнездовые территории двух самок, принадлежали самым старшим по возрасту самцам с наибольшей массой тела.

Поскольку самцы охраняют занимаемые участки обитания, которые частично перекрываются с участками одной-двух, а в некоторых случаях — даже трех самок, авторы (Vaughan, Schwartz, 1980) делают заключение: систему спаривания у пустынного хомяка можно определить как полигинию, основанную на охране самок самцами (*resource defense polygyny*). Возникновению такой системы спаривания благоприятствуют (1) периодическое истощение кормовых ресурсов, (2) узкая пищевая специализация вида, (3) низкий пресс хищников, и (4) условия теплого климата, позволяющие зверькам длительное время находиться вне убежищ.

Пушистохвостый хомяк, *Neotoma cinerea*, распространен в западных регионах Северной Америки, преимущественно в горных областях. Это относительно крупный грызун (самки достигают веса 350 г, самцы — 600 г), устраивающий убежища (хатки) из сложенных в кучу веток в расщелинах скал, а также запасающий корма (в частности, листья кустарников и дикого лука) на зимний период (Meserve, 1974).

Сезон размножения пушистохвостого хомяка охватывает период с февраля по июль. Самки с апреля по август приносят 2–3 выводка. Беременность длится 27–32 дня, период лактации — от 25 до 30 дней. Число детенышей в выводках варьирует от 1 до 5 (в среднем 2.4). В возрасте от трех недель до двух месяцев у детенышей хорошо выражено игровое поведение, которое позднее сменяется агрессивными контактами и с молодыми,

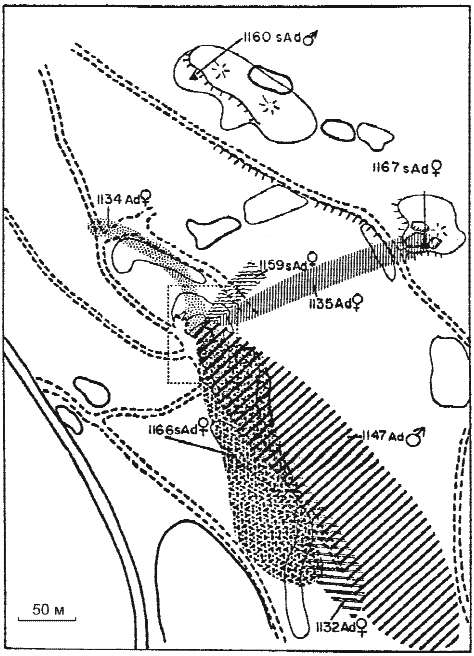


Рис. 2.1.1.8. Индивидуальные участки взрослого самца, трех взрослых (Ad) самок и четырех полувзрослых (sAd) особей в одном из поселений пушистохвостого хомяка, *Neotoma cinerea*, в августе-сентябре 1973 г. (по данным радиотелеметрии). Цифрами указаны номера зверьков (по: Escherich, 1981, с изменениями)

и с взрослыми особями (Escherich, 1981).

Исследование, проведенное в 1971–1974 гг. штате Калифорния (США) с использованием методики повторных отловов и радиотелеметрии меченых особей (Escherich, 1981), показало, что участки взрослых самцов располагаются обособленно один от другого, но, вместе с тем, перекрываются с участками одной, двух или трех самок (рис. 2.1.1.8). Распределение участков обитания особей противоположного пола позволяет сделать вывод, что система спаривания у пушистохвостого хомяка — полигиния. Участки обитания взрослых самок частично перекрываются, особенно в местах выхода скальных пород, но каждая самка использует отдельное убежище (хатку). Наряду с этим, 23% взрослых самцов и 14% взрослых самок занимали полностью изолированные участки обитания, не перекрывающиеся с участками особей ни своего, ни противоположного пола. Наблюдения показывают, что взрослые особи могут менять участки обитания, перемещаясь на значительное расстояние (до 3 км).

Молодые самцы покидают материнский участок в возрасте 2.5 месяца, но значительная часть молодых самок поселяется вблизи участка матери, чтобы принести потомство на следующий год.

Лабораторные эксперименты показывают, что при парном ссаживании самцов интенсивность агрессивных взаимодействий между ними столь велика, что зверьков приходится рассаживать до окончания опыта во избежание серьезных травм или гибели (Escherich, 1981). При парном ссаживании самок также зарегистрированы агрессивные контакты, но не столь ожесточенные, как у самцов. У самок периодически отмечаются ритуализованные

агонистические взаимодействия — боксирование, выпады, вертикальные защитные стойки. Таким образом, результат взаимодействий во многом зависит от пола особей, и у самок реже отмечаются акты прямой агрессии.

Агрессивные взаимодействия приводят к тому, что взрослые и полувзрослые самцы занимают полностью обособленные участки обитания. Значительная степень ритуализации взаимодействий между самками способствуют частичному перекрыванию их участков обитания. У молодняка половые различия в системе использования пространства начинают проявляться сразу после расселения, т.е. в возрасте 2–3 месяцев. Как показывают наблюдения в природе, самцы избегают контактировать с кормящими самками, а в лабораторных условиях контакты самцов с детенышами ограничивались кратковременным обнюхиванием последних.

Подробные наблюдения на одной из площадок мечения (рис. 2.1.1.8) показали, что относительно изолированные участки обитания четырех взрослых особей перекрывались только в месте выхода скальных пород, где располагались их основные убежища-хатки (этот участок на рисунке выделен пунктирным прямоугольником). Зверьки периодически обследовали хатки особей-соседей. Самец посещал убежища всех самок, кроме одной полувзрослой (*№ 1159*). Взрослые самки также регулярно обследовали убежище самца. Вытянутая форма участков обитания взрослых особей объясняется тем, что они удалялись во время кормежки на значительное расстояние (до 350 м) от основного убежища, и при этом избегали выходить на открытое пространство, предпочитая передвигаться среди кустарника и камней.

Расселение молодняка происходит вскоре после окончания периода молочного вскармливания. В лабораторных условиях это совпадает с резким увеличением частоты агрессивных контактов между молодыми особями, а также с появлением агрессивной реакции на взрослых особей. Молодые самцы расселяются с более высокой вероятностью, тогда как молодые самки могут занимать участки обитания в непосредственной близости от материнского участка. В этом случае образуются агрегации, в состав которых входит взрослый самец и взрослая самка с дочерью, либо самец с двумя самками из одного выводка (Escherich, 1981).

Пространственная обособленность индивидуальных участков взрослых и полувзрослых особей как результат агрессивных взаимодействий между ними объясняется, по-видимому, необходимостью охраны сложно устроенного убежища (хатки) и запасов корма на зимний период, а также обусловлена недостатком пригодных для заселения биотопов. Этим же объясняется и полигиническая система размножения пушистохвостого хомяка (Escherich, 1981).

Темноногий хомяк, *Neotoma fuscipes*, распространен на юго-западе США и северо-западе Мексики. Как и другие представителей рода *Neotoma*,

он также устраивает конусообразные убежища (хатки) из веток и растительного мусора; каждое убежище занимает одна особь (Linsdale, Tevis, 1956).

Систему использования пространства у темноногого хомяка изучали в 1969 г. в штате Калифорния (США) на площадке размером 2.3. га с помощью радиотелеметрии (Cranford, 1977). Как показало исследование, площадь годового участка обитания у взрослых самцов составляет в среднем 2289 м^2, а у самок — 1924 м^2 (половые различия статистически достоверны). Максимальных размеров участки обитания (в среднем 4049 м^2) достигают в период нехватки кормов в ноябре-декабре, а минимальных — в весенне-летний сезон (в среднем 1260 м^2).

Сезон размножения в поселениях темноногого хомяка (с января по май) приурочен к максимальной продукции фитомассы. В этот период, с появлением рецептивных самок, происходит увеличение размеров участков обитания взрослых самцов (в среднем до 2715 м^2), особенно в январе, марте и мае. Площадь участков обитания самок в периоды лактации (февраль, апрель, май) сокращалась — в среднем до 1485 м^2. У самок, не принимавших участия в размножении, размеры участков обитания не изменялись.

Коэффициент перекрывания участков обитания (*КПУ*) у самцов равнялся в среднем 0.15, у самок — 0.25, у особей противоположного пола — 0.28. В период размножения *КПУ* у самцов и самок увеличивался в среднем до 0.57. При наличии густой растительности (с проективным покрытием от 75 до 100%) участки обитания взрослых особей одного пола не перекрывались. В местах с неравномерным распределением растительности в пределах каждого участка обитания выделялось обособленное "ядро", располагавшееся там, где растительность была наиболее густой. Низкие значения *КПУ* позволяют сделать предположение, что взрослые особи охраняют участки обитания, или, по крайней мере, "ядра" участков.

На участке обитания каждой взрослой особи имеется несколько постоянных и временных убежищ. Постоянные убежища используются в течение длительного периода — более 4 месяцев (Wallen, 1982). Расселяющиеся молодые зверьки временно занимают свободные убежища на материнском или соседнем участке обитания. В дальнейшем они осваивают освободившиеся соседние участки либо перемещаются на незанятую территорию.

Социальное поведение темноногого хомяка изучали как в полевых, так и лабораторных условиях (Wallen, 1982). В локальных поселениях этого вида особи-резиденты регулярно посещали участки обитания и убежища ближайших соседей не только во время их отсутствия (что касается, в основном, самцов), но и в присутствии "хозяев" (такие контакты отмечены преимущественно между особями противоположного пола, а также между самками). Эксперименты по парному ссаживанию "знакомых" или "незнакомых" особей на "нейтральной территории" свидетельствуют, что они

по-разному реагируют на партнеров в зависимости от степени знакомства с ними. При ссаживании "знакомых" особей частота контактов была минимальной, а взаимное обследование (обнюхивание) происходило, как правило, на некоторой дистанции. Напротив, среди "незнакомых" особей чаще отмечали контактное обследование (в диадах самок), а также агрессивные взаимодействия (в диадах самцов). В гетеросексуальных парах существенных различий во взаимодействиях между "знакомыми" и "незнакомыми" особями не обнаружено. Проведенные эксперименты косвенно доказывают возможность опознавания сородичей у темноногого хомяка и позволяют говорить о дифференцированной реакции особей-резидентов на ближайших соседей и мигрантов.

Наблюдения за искусственными группировками из 6–8 взрослых особей в выгородке площадью 9.5 м^2 (т.е. в условиях, исключающих возможность охраны территории) показали, что между зверьками первое время происходили частые агрессивные взаимодействия. По истечении двух недель частота агрессивных контактов снизилась, в группировках установились отношения доминирования-подчинения, и взрослые зверьки в периоды отдыха скучивались в одном общем гнезде (Kinsey, 1976).

Аналогичные эксперименты проведены с другим видом — флоридским лесным хомяком, *Neotoma floridana* (Kinsey, 1976). В этих экспериментах группы, состоящие из двух или четырех особей (от одного до двух самцов, и от одной до двух самок), находились под наблюдением в течение двух недель в больших выгородках площадью 65 м^2. Дополнительно в течение двух месяцев проводили наблюдения за шестью группами, в состав которых входили от 5 до 14 взрослых особей (в том числе от трех до шести самцов и от трех до девяти самок), в небольших выгородках площадью 9.5 м^2. В экспериментальных группах, содержавшихся в больших выгородках (65 м^2), часть зверьков (по одному в каждой группе) погибла в результате ожесточенных схваток, а среди выживших одна особь заняла абсолютное доминирующее положение и демонстрировала элементы охраны территории. Другие члены группы постоянно избегали контактов с доминантом. В выгородках меньшего размера (9.5 м^2) в результате агрессивных взаимодействий сформировалась линейная иерархия доминирования, в которой доминирующее положение занимали наиболее крупные особи, причем как самцы, так и самки. Агонистические взаимодействия в таких группировках проявлялись в более мягкой форме: среди агрессивных контактов отмечены, в основном, преследования, а среди ритуализованных — угрожающие позы и бегство. Установившаяся иерархия доминирования сохранялась на протяжении всего периода наблюдений.

Обсуждая результаты проведенных экспериментов, их автор (Kinsey, 1976) выдвинул тезис, согласно которому территориальное доминирование (охрану территории) и иерархию доминирования следует рассматривать в

качестве двух противоположных (полярных) форм единого поведенческого феномена, связанного с внутривидовой конкуренцией и проявляющегося по-разному в зависимости от плотности популяции: в условиях низкой плотности конкурентные отношения приводят к формированию территориального доминирования, а при высокой плотности — к иерархии доминирования.

Наиболее уязвимым моментом в подобных логических построениях является правомерность переноса результатов лабораторных экспериментов на естественные популяции, поскольку крайне сомнительно, что плотность населения лесных хомяков может достигать хотя бы 5000 особей/га (что соответствует минимальной группе из пяти особей, помещенной в выгородку площадью 9.5 м^2). Единственным, стоящим внимания, выводом можно считать предположение, что взрослые особи флоридского лесного хомяка занимают обособленные и хотя бы частично охраняемые участки обитания. Это предположение подкрепляется данными фрагментарных наблюдений в природных популяциях, которые указывают на частичное перекрывание участков обитания взрослых особей и агрессивный характер их взаимодействий (Goertz, 1970).

Значительное число исследований посвящено хомячку Кэмпбелла, *Phodopus campbelli* (Wynne-Edwards et al., 1992; Scribner, Wynne-Edwards, 1994; Суров и др., 1995; Wynne-Edwards, 1995, 1998). Пространственно-этологическую структуру поселений этого вида изучали в Убсунурской котловине (Центральная Азия, Тува) в 1986-1990 гг. (Wynne-Edwards et al., 1992; Суров и др., 1995). Данные о перемещениях и поведении меченых особей получены с помощью радиотелеметрии и визуальных наблюдений за зверьками в ночное время с использованием рассеянного света фонаря. Участки обитания трех самцов и трех самок хомячка Кэмпбелла на одной из площадок наблюдений изображены на рис. 2.1.1.9.

Исследование показало, что взрослые самцы занимают широко перекрывающиеся участки обитания площадью 2–4 га с обособленными центрами активности, находящимися вблизи основных нор, расположенных вне пределов области перекрывания участков. Гнездовые участки самок занимают значительно меньшую площадь (1–2 га) и практически изолированы один от другого в пространстве (Васильева и др., 1988).

Значительная величина участков самцов объясняется их высокой подвижностью в сезон размножения и перемещениями на значительные расстояния (суммарный пробег самца за ночь составляет 2000-3000 м), тогда как активность самок сосредоточена, в основном, вблизи гнездовых нор. Активность самцов особенно возрастала в периоды эструса самок.

Для хомячка Кэмпбелла характерна чрезвычайно низкая плотность населения, составляющая менее 0.5 особи на 1 га. В связи с этим сосредоточение самцов вблизи гнездовых участков самок нельзя назвать случай-

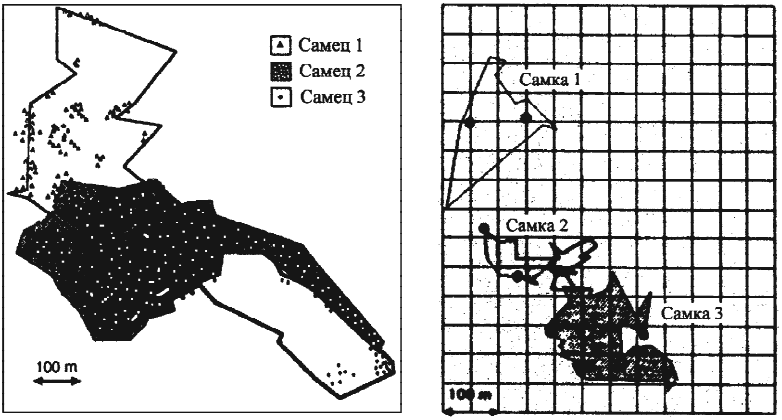


Рис. 2.1.1.9. Участки обитания взрослых самцов и самок хомячка Кэмпбелла, *Phodopus campbelli*, на площадке мечения летом 1988 г. Значки на участках самцов показывают расположение запаховых меток. Черными кружками обозначены норы (по: Суров и др., 1995, с изменениями).

ным явлением. В период размножения на участке рецептивной самки в течение одного часа собирается от двух до пяти самцов, спаривающихся с ней по очереди. При этом между самцами происходят ожесточенные схватки. Однако, несмотря на агрессивные конфликты, практически все самцы спариваются с рецептивной самкой. По окончании эструса, который длится несколько часов, самцы расходятся по своим участкам. Хотя период интенсивных контактов самцов на участке рецептивной самки очень короток, у них устанавливается иерархия доминирования, и наибольшего успеха в спариваниях (по количеству садок) добивается самый сильный самец, занимающий, к тому же, наиболее крупный участок обитания (Суров и др., 1995). Как показывают наблюдения, агрессивные взаимодействия между самцами случаются и вне периода спариваний, если на участке обитания "хозяина" территории вблизи его норы оказывается "чужак" (Телицына и др., 1988).

Результаты экспериментов по парному ссаживанию взрослых особей на "нейтральной территории" позволяют составить представление о характере взаимодействий в однополых диадах (рис. 2.1.1.10). Исключительно агонистические контакты, среди которых преобладают элементы прямой агрессии (более 40%), а также практически полное отсутствие миролюбивых взаимодействий свидетельствуют о высокой степени агрессивности этого вида (Wynne-Edwards, Lisk, 1987). Подобные взаимодействия приводят к обособлению участков обитания взрослых особей одного пола,

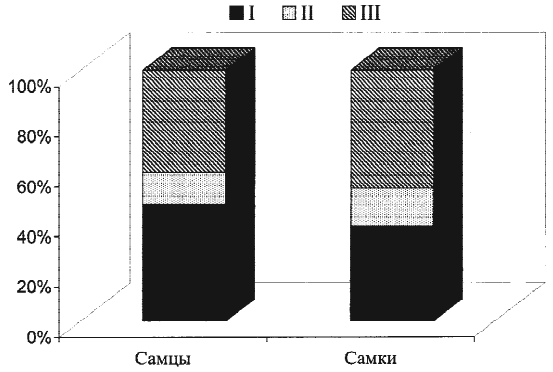


Рис. 2.1.1.10. Соотношение различных форм взаимодействий в экспериментах по ссаживанию взрослых самцов и самок хомячка Кэмпбелла, *Phodopus campbelli*, на "нейтральной территории". Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные агонистические (по: Wynne-Edwards, Lisk, 1987).

а у самцов они, к тому же, способствуют установлению иерархии доминирования в период спариваний с самками (Суров и др., 1995).

В начале июня самки хомячка Кэмпбелла приносят первое потомство. Сразу же после родов они вновь спариваются с самцами, и через 18 дней (такова продолжительность беременности) рождается следующий выводок. Незадолго до этого самка покидает гнездовую нору с первым выводком и переселяется на какую-нибудь свободную нору. Таким образом, у молодых зверьков остается надежное убежище до начала их расселения и обретения полной самостоятельности.

Наблюдения в природе показывают, что за два-три дня до наступления родов самцы посещают норы самок с подрастающими детенышами и оставляют в них запасы корма, принесенного в защечных мешках. Один из меченых самцов жил с детенышами в одной норе в течение четырех дней после того, как самка оставила их перед наступлением очередных родов. Контакты самца с самкой, обитавшей в другой норе, все эти дни не прекращались, и самец спаривался с ней во время послеродового эструса. По истечении четырех дней молодые зверьки расселились, и самец стал чаще посещать нору самки (Суров и др., 1995; Wynne-Edwards, 1995).

К сентябрю размножение в популяциях хомячка Кэмпбелла практически прекращается, хотя в это время еще отмечаются спаривания молодых самок (в возрасте 40–50 дней). Приносят ли они потомство осенью — не известно, однако весной следующего года размножаются только перезимовавшие молодые зверьки, поскольку взрослые особи, по-видимому, по-

гибают в течение зимовки. Данных об использовании пространства и поведении хомячка Кэмпбелла в зимний период не имеется.

Наблюдения, проведенные в лабораторных условиях, свидетельствуют, что самцы хомячка Кэмпбелла проявляют заботу о потомстве. Они скучиваются с детенышами, согревая их своим теплом, необходимым для нормального развития, и дают возможность самкам находиться определенное время вне гнезда, благодаря чему последние избегают перегрева, который неблагоприятно отражается на их репродуктивных способностях (Scribner, Wynne-Edwards, 1994; Wynne-Edwards, 1995, 1998). Такое поведение самцов хомячка Кэмпбелла, как полагают указанные авторы, является специфической адаптацией этого вида к более суровым экологическим условиям (относительно малое количество осадков и низкая среднегодовая температура), в сравнении, например, с условиями обитания родственного вида — джунгарского хомячка, *Phodopus sungorus* (Wynne-Edwards, 1995, 1998).

Результаты наблюдений за этим видом в природе показывают, что взрослые особи агрессивны друг к другу даже в зимний период, но хорошо уживаются в парах. Моногамные пары, возможно, существуют и зимой, хотя беременных самок в это время года обнаружить не удалось (Суров, Телицына, 1986). В отношении родительского поведения самцов джунгарского хомячка существуют противоречивые мнения: одни исследователи (например, Wynne-Edwards, 1995, 1998) утверждают, что самцы этого вида не проявляют заботу о детенышах, тогда как другие (Хрущова, Васильева, 2007) показывают, что в неволе самцы занимались обустройством гнездовой камеры, согревали и чистили детенышей, а также затаскивали их в гнездо.

Вместе с тем возникает вопрос: проявляется ли родительское поведение у самцов хомячка Кэмпбелла и джунгарского хомячка в природе в той же степени, как и в лабораторных условиях, и проявляется ли вообще? Этот вопрос вполне закономерен, поскольку в следующих главах будет показано, что у некоторых видов грызунов самцы, демонстрирующие заботу о потомстве при совместном содержании с самками в лабораторных условиях, не проявляют никакой родительской заботы в условиях, приближенных к естественным (например, в открытых вольерах) и, тем более, в природе.

Эксперименты с самцами хомячка Кэмпбелла и джунгарского хомячка в лабораторных условиях свидетельствуют о существовании определенных различий в их половом поведении и системе спариваний с самками (Wynne-Edwards, Lisk, 1984). Самки хомячка Кэмпбелла становятся половозрелыми в возрасте двух месяцев. В этом возрасте их ссаживали с одним или двумя самцами в клетках размером 1.2×1.2×1.0 м. Дальнейшие наблюдения показали, что при ссаживании с одним самцом почти

все самки (11 из 12) успешно спаривались и принесли потомство. В тех случаях, когда самок ссаживали с двумя самцами (n=26), ни одна из них не дала потомства после первой серии спариваний в результате блокирования беременности из-за постоянных агрессивных стычек между конкурирующими самцами. Блокирование беременности у самок происходило и в том случае, если один из двух самцов находился за перегородкой. В другой серии экспериментов (Wynne-Edwards, Lisk, 1988) использовали клетку размером 2.4×1.2 м, разделенную на три секции съемными перегородками. Перед началом каждого эксперимента в крайние секции помещали двух неродственных самцов, а в среднюю — самку. Через 24 часа перегородки убирали и регистрировали все взаимодействия зверьков, в том числе агонистические контакты (преследования, атаки, схватки, боксирование и бегство) и спаривание. В результате агрессивных взаимодействий в парах самцов устанавливалась иерархия доминирования: один самец становился доминантом (инициатором подавляющего большинства агрессивных контактов), а другой — подчиненным. Во всех группах джунгарского хомячка (n=8) с самкой спаривался только доминирующий самец. В группах хомячка Кэмпбелла (n=12) в половине групп (n=6) с самкой спаривался только самец-доминант, а в остальных случаях (n=6) — и доминант, и подчиненный самец. Таким образом, можно предположить, что в популяциях джунгарского хомячка доминирующие самцы существенно ограничивают возможность подчиненных самцов спариваться с самками, а у хомячка Кэмпбелла иерархия доминирования ограничивает размножение подчиненных самцов лишь до некоторой степени (Wynne-Edwards, Lisk, 1988).

Наблюдения за четырьмя взрослыми особями (два самца и две самки) китайского хомячка, *Cricetulus griseus*, помещенными в вольеру площадью 7.5 м^2, показали, что взаимодействия зверьков были преимущественно агрессивными (Stolba, 1977). Самки чаще участвовали в агрессивных взаимодействиях и доминировали над самцами.

Как показывают результаты многих лабораторных исследований, проведенных с разными представителями подсемейства *Cricetinae*, по характеру взаимодействий между особями в условиях неволи можно судить об их пространственном распределении в естественных поселениях. Наблюдения за обыкновенным хомяком, *Cricetus cricetus* (Eibl-Eibesfeldt, 1953), китайским хомячком, *Cricetulus griseus* (Skirrow, Ryšan, 1976; Stolba, 1977), барабинским хомячком, *Cricetulus barabensis* (Lerwill, 1971), переднеазиатским хомяком, *Mesocricetus auratus* (Dieterlen, 1959; Rowell, 1961; Lerwill, Makings, 1971; Drickamer et al., 1973; Huang, Hazlett, 1974) свидетельствуют, что при ссаживании на “нейтральной территории” между особями любого пола происходят ожесточенные схватки. Исключение составляют лишь пары самцов с самками, находящимися в состоянии эструса. В па-

рах ссаживаемых самцов можно выделить доминирующих и подчиненных особей. Доминирование не связано с фактором знакомства с территорией: у переднеазиатского хомяка самцы-резиденты во многих случаях оказывались подчиненными при ссаживании с незнакомыми самцами (Lerwill, Makings, 1971).

Таким образом, лабораторные наблюдения свидетельствуют, что отношения между взрослыми особями у многих видов хомяковых характеризуются высоким уровнем агрессивности. В природе это приводит к практически полному обособлению участков обитания среди особей одного пола. Перекрывание участков отмечается преимущественно у особей противоположного пола, особенно в период размножения, когда самцов привлекают рецептивные самки. Лабораторные наблюдения также дают основания полагать, что среди самцов может устанавливаться иерархия доминирования, при этом самцы-доминанты нередко отличаются значительно большей массой тела, как, например, у переднеазиатского хомяка (Payne, Swanson, 1970; Drickamer et al., 1973).

Подводя итог изложенному в этом разделе, отметим, что к наиболее общим характеристикам пространственно-этологической структуры популяций рассмотренных выше представителей подсемейства *Cricetinae* можно отнести: (1) относительно высокую степень индивидуализации (монополизации) участков обитания взрослых особей с элементами территориального поведения (охрана территории, по крайней мере, вблизи постоянного убежища), (2) агрессивный характер взаимодействий (в том числе между половыми партнерами), препятствующий образованию прочных парных связей, (3) формирование иерархии доминирования среди самцов, конкурирующих за самок в период размножения (по крайней мере, у некоторых видов), (4) раннее расселение молодняка (по окончании периода молочного вскармливания) и (5) повышение степени пространственной обособленности участков обитания с окончанием сезона размножения. Постоянные агрегации, состоящие из нескольких особей одного пола (например, самцов), в популяциях хомяковых не образуются. Относительно устойчивые ассоциации самцов с самками возникают лишь как следствие низкой плотности населения (например, у *P. campbelli*) или недостатка оптимальных для заселения биотопов (в частности, у *N. cinerea*), однако и в этих ассоциациях участки обитания половых партнеров в значительной степени обособлены. Наблюдения в неволе, свидетельствующие о проявлении родительского поведения у самцов *P. campbelli*, позволяют рассматривать пространственно-этологическую структуру популяций этого вида как переходную к типу III (см. Главы 4 и 6). Однако для подтверждения этого вывода необходимы дальнейшие исследования.

2.1.2. Подсемейство песчанок, Gerbillinae

Пространственно-этологическая структура, характеризующаяся системой обособленных индивидуальных участков обитания, обнаруживается у многих видов песчанок, относящихся к категории условно одиночных. Среди относительно хорошо изученных видов к таковым можно отнести тамарисковую песчанку, *Meriones tamariscinus* (Ралль, 1941; Rauch, 1957; Громов, Чабовский, 1995; Громов и др., 1996; Громов, Громова, 1996; Попов, Чабовский, 1998; Громов, 2000), дневную песчанку, *Psammomys obesus* (Daly M., Daly S., 1973, 1974, 1975a,b; Ilan, 1984; Gromov, 2001), светлую песчанку, *Gerbillus perpallidus* (Громов, Ильченко, 2007), а также, по-видимому, малоазийскую песчанку, *Meriones blackleri* (=*tristrami*), и песчанку Сундевалла, *Meriones crassus*, хотя информации об их образе жизни явно недостаточно, несмотря на значительное число полевых исследований (Погосян, 1949; Petter, 1961; Эйгелис и др., 1970; Ткаченко, 1977, 1978, 1981, 1985; Эйгелис, 1980; Пасхина, 1981; Петров и др., 1981; Лапин, 1983; Yigit et al., 1995, 1996; Daly M., Daly S., 1975b). Некоторые африканские виды, например, короткоухая песчанка, *Desmodillus auricularis*, египетская песчанка, *Gerbillus pyramidum*, песчанка Андерсона, *Gerbillus andersoni,* белуджистанская песчанка, *Gerbillus nanus* (Eisenberg, 1967; Happold, 1968; Nel, Stutterheim, 1973; Daly M., Daly S., 1975b; Nel, 1975; Abramsky, 1984) с ночной активностью и одиночным образом жизни, у которых взрослые особи занимают индивидуальные участки обитания относительно небольшой площади (30-50 м в поперечнике), по-видимому, также относятся к рассматриваемой категории, но данные об этих видах крайне скудны. В связи с этим основное внимание в данном разделе уделено трем наиболее хорошо изученным видам — тамарисковой, дневной и светлой песчанкам.

В нерепродуктивный (осенне-зимний) период пространственная структура поселений этих видов представлена системой индивидуальных участков обитания, которые либо полностью обособлены, либо частично перекрываются. В репродуктивный период самцы наболее подвижны и перемещаются не только в пределах одного поселения, но и между несколькими локальными поселениями.

Тамарисковая, или гребенщиковая, песчанка, *Meriones tamariscinus*, распространенна в полупустынях и пустынях Северо-Западного и Северного Прикаспия, Средней Азии и Северо-Западного Китая. Сезон размножения у нее 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 зверьков на площадках мечения размером от 1.0 до 7.4 га (Громов, Чабовский, 1995; Громов и др., 1996; Громов, 2000).

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. 2.1.2.1). Незначительное пере-

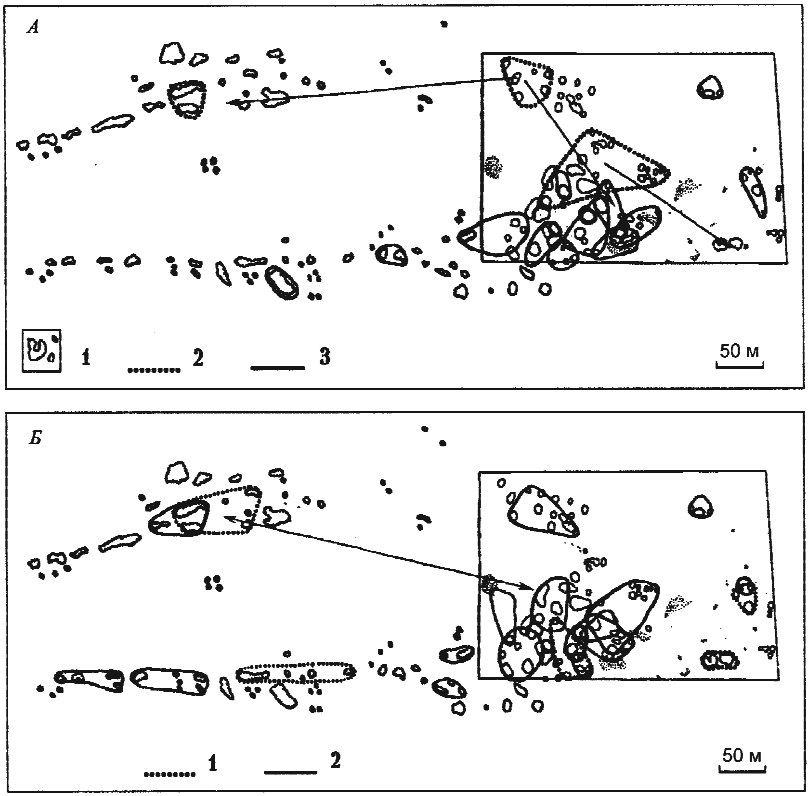


Рис. 2.1.2.1. Участки обитания самцов (*А*) и самок (*Б*) тамарисковой песчанки, *Meriones tamariscinus*, на площадке мечения и прилегающей территории осенью 1994 г. 1 — песчаные бугры с кустами тамарикса, 2 — участки перезимовавших особей, 3 — участки сеголеток. Стрелками показаны выходы самцов и самок за пределы участков обитания.

крывание 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 по-прежнему остаются в значительной степени обособленными, тогда как участки взрослых самцов, напротив, могут широко перекрываться, при этом доля перекрывания превышает 50%. Участки некоторых взрослых самок могут образовывать локальные агрегации (рис. 2.1.2.2, *Б*), и вблизи таких агрегаций группируются участки нескольких самцов, как, например, на площадке мечения весной 1994 г. (рис. 2.1.2.2, *А*).

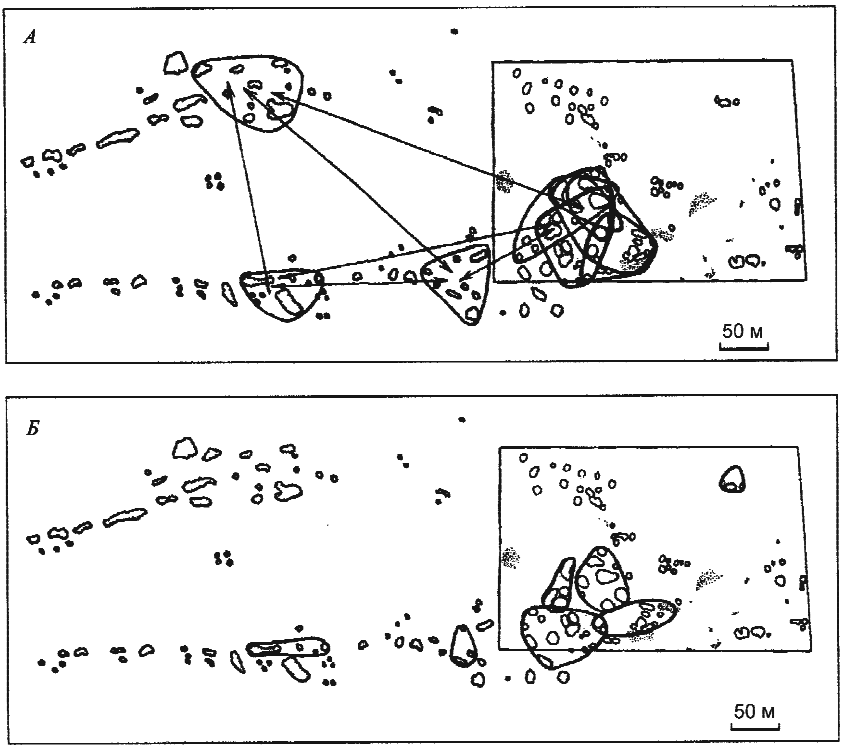


Рис. 2.1.2.2. Участки обитания перезимовавших самцов (*А*) и самок (*Б*) тамарисковой песчанки, *Meriones tamariscinus*, на площадке мечения и прилегающей территории в мае-июне 1994 г. Стрелками показаны перемещения самцов. Обозначения как на рис. 2.1.2.1.

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 в этот период невозможно. В этом случае для оценки перемещений самцов использовали показатель *RL*. В период спариваний (май-июнь) величина *RL* у самцов составляла в среднем 336±59 м (*n*=10). По окончании периода размножения активность самцов снизилась, и величина *RL* уменьшилась вдвое (165±45 м, *n*=8).

Высокую степень индивидуализации пространства у самцов и самок отражают соответствующие значения *КИИП* (табл. 2.1.2.1), которые у самцов в репродуктивный период достоверно ниже, чем у самок.

Самки менее подвижны, чем самцы, особенно в период выкармливания детенышей, и площадь их участков обитания среди зарослей тамарикса (при относительно низкой плотности населения) составляла 2267±332 м^2 (*n*=12). На грядово-бугристых песках (в поселениях с более высокой плотностью) взрослые самки занимали вдвое меньшие участки обитания, площадь которых в среднем составляла 1012±113 м^2 (*n*=8). Таким образом, величина участков обитания самок находится в обратно пропорциональной зависимости от плотности населения популяции. Однако степень индивидуализации пространства при сокращении площади участка не снижается: для участков на площадке размером 7.4 га $КИИП_{ср}$ = 0.989±0.004 (*n*=54), для участков на грядово-бугристых песках $КИИП_{ср}$ = 0.987±0.003 (*n*=42); различия между этими выборками недостоверны.

Длительные наблюдения позволили обнаружить явление своеобразного “дрейфа” участков обитания у взрослых и молодых особей, происходящего от сезона к сезону, а также в более короткие сроки, например, в течение нескольких дней.

На рис. 2.1.2.3 показано смещение участков обитания у пяти оседлых особей в пределах площадки мечения за три последовательных сезона наблюдений (осень — весна — осень) в 1993–1994 гг. У одной из самок центр

Таблица 2.1.2.1. Величины *КИИП* у самцов и самок тамарисковой песчанки*, Meriones tamariscinus*, в природе и вольерах

Репродуктивный период		Пострепродуктивный период	
Самцы	Самки	Самцы	Самки
0.88±0.02 (*n*=56)	0.99±0.01 (*n*=20)	0.96±0.02 (*n*=12)	0.99±0.01 (*n*=54)
0.60±0.03 (*n*=10)	0.88±0.02 (*n*=14)	0.91±0.03 (*n*=4)	0.93±0.01 (*n*=4)

n — число диад.

участка сместился с осени к весне приблизительно на 60–70 м, а у двух других — с весны к осени — на 70 и 160 м. Смена участков обитания в последнем случае произошла, по всей видимости, в связи с рождением молодняка. Обе самки, принесшие по одному выводку в мае-июне, осенью занимали уже другие участки обитания, расположенные на значительном удалении, а на прежних участках обосновались подросшие молодые зверьки, у которых также проявлялась тенденция раздельного использования пространства. Участки некоторых молодых особей в ходе перераспределения территории за несколько дней сместились на 50–100 м.

Еще у одной перезимовавшей самки смещение участка обитания на 70 м произошло в течение двух-трех дней осенью 1994 г. Этому предшествовало появление другой, ранее не отмеченной, взрослой самки. Обе взрослые самки не смогли сосуществовать на одной территории, и одна из них (самка-резидент!) оставила прежний участок и обосновалась на другом.

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 по площадке мечения, так и за ее пределами: они регулярно

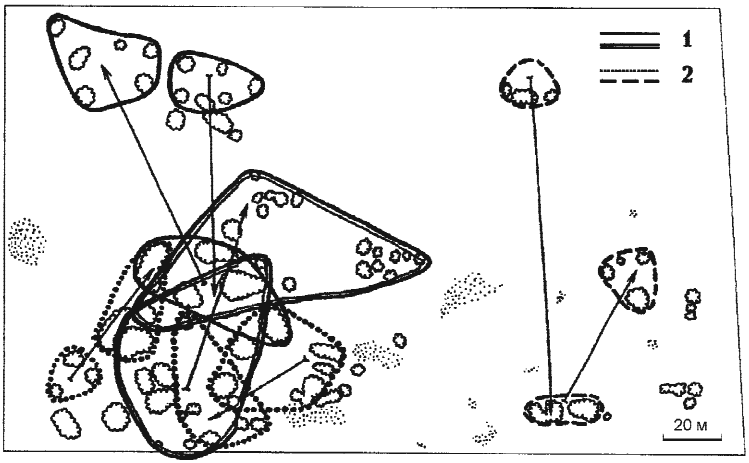


Рис. 2.1.2.3. "Дрейф" участков обитания перезимовавших самцов (1) и самок (2) тамарисковой песчанки, *Meriones tamariscinus*, в пределах площадки мечения (стрелками указано направление перемещений). Остальные обозначения - как на рис. 2.1.2.1.

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 отчетливо прослеживается сезонная динамика агрегированности самцов, которые в период размножения скапливаются вблизи участков взрослых размножающихся самок, а с окончанием репродуктивного сезона занимают территориально обособленные участки обитания.

Сезонную смену характера использования пространства у тамарисковой песчанки удалось проследить и в открытых вольерах (Громов, Громова, 1996). Наблюдения за искусственными группировками этого вида проводили в 1995–1996 гг. на Научно-экспериментальной базе "Черноголовка" ИПЭЭ РАН в двух вольерах площадью 400 м^2 каждая. Вольеры представляли собой открытые сооружения с деревянным, обитым оцинкованной жестью ограждением высотой 1.5 м, соединенным с мелкоячеистой нержавеющей сеткой, вкопанной по периметру на глубину 1 м. С помощью пронумерованных флажков площадь каждой вольеры разделили на 64 квадрата размером 2.5×2.5 м. Легкая песчаная и супесчаная почва внутри ограждения позволяла песчанкам устраивать естественные убежища и рыть глубокие норы. Находившиеся под наблюдением зверьки получали в достатке зерновую смесь (овес с семенами подсолнечника) и овощи (свеклу, морковь), а также могли кормиться редкой злаковой растительностью, произрастающей в вольере. Зерновую смесь и овощи закладывали в пять кормушек: четыре из них разместили по периметру вольеры, а пятую — в центре. Кроме того, зерно и овощи периодически раскладывали по всей площади вольеры, чтобы исключить возможную концентрацию зверьков вблизи кормушек.

Всего под наблюдением в 1995–1996 гг. находились три группировки, и в состав каждой из них входили по паре неродственных самцов и самок. Наблюдения проводили в темное время суток при слабом электрическом освещении с помощью бинокля. Для идентификации шерсть зверьков метили красителем (урзол черный Д). Существенных различий в системе использования пространства и социальных отношениях между группами не выявлено. Ниже в качестве примера приведены результаты наблюдений за одной из вольерных группировок. Эта группировка, в состав которой входили пара самцов (*№ 4* и *7*) и пара самок (*№ 5* и *8*), находилась под наблюдением с 3 июня по 10 сентября. Песчанки успешно размножались, и завершению наблюдений самки принесли по два выводка, от 4 до 6 детенышей в каждом. Первые выводки вышли на поверхность в конце июля — начале августа, вторые — в конце первой декады сентября.

Взаимоотношения между взрослыми особями по ходу наблюдений существенно изменились. В связи с этим были выделены два периода: I —

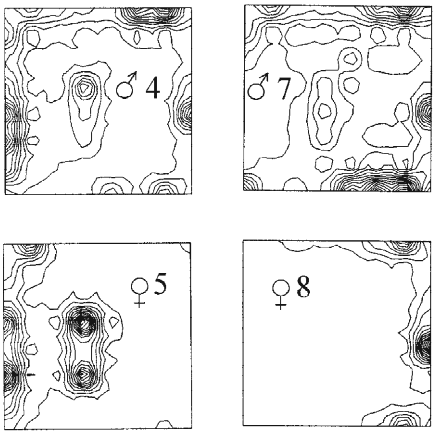


Рис. 2.1.2.4. Структура использования пространства взрослыми самцами и самками тамарисковой песчанки, *Meriones tamariscinus*, в вольере размером 20×20 м в I периоде (см. пояснения в тексте). Данные регистраций особей в квадратах вольеры обработаны с помощью компьютерной программы SURFER 4.03. Высокая плотность концентрических линий указывает на центры активности зверьков.

до выхода первых выводков (условно названный периодом спариваний, так как по его окончании спаривания самцов с самками прекратились), и II — с появлением в вольерных группировках молодых зверьков (условно названный пострепродуктивным периодом). Ниже рассмотрены взаимоотношения взрослых особей в каждом периоде.

На протяжении I периода (с начала июня по начало августа) взрослые самцы использовали практически все пространство вольеры, так что их "участки обитания" полностью перекрывались; самки, напротив, занимали обособленные, слабо перекрывающиеся и охраняемые гнездовые территории (рис. 2.1.2.4).

Следует обратить особое внимание на сложность структуры использования пространства вольеры самцами. Компьютерная графика показывает отчетливую дифференциацию использования "участков обитания" самцов в I периоде, которые конкурировали за самок. Центры активности самца *№ 4* совпадали с центрами активности обеих самок, но самец *№ 7*, занимавший подчиненное положение, был более активен на участке самки *№ 8*. В результате центры наибольшей активности самцов совпадали лишь отчасти.

Рассмотрим характер и структуру взаимоотношений между взрослыми особями в I периоде. Почти все зарегистрированные взаимодействия между самками были агонистическими и составляли в сумме 92.5% от их общего числа (n=54) (рис. 2.1.2.5). Агрессивным характером взаимодействий можно объяснить территориальную изоляцию самок, конкурирующих за гнездовые участки. У самцов, конкурирующих за самок, регулярные агонистические взаимодействия, составлявшие в сумме 84.9% от их общего числа (n=323), не приводили к обособлению "участков обитания". Что касается взаимодействий особей противоположного пола, то они также были преимущественно агонистическими, и доля соответствующих

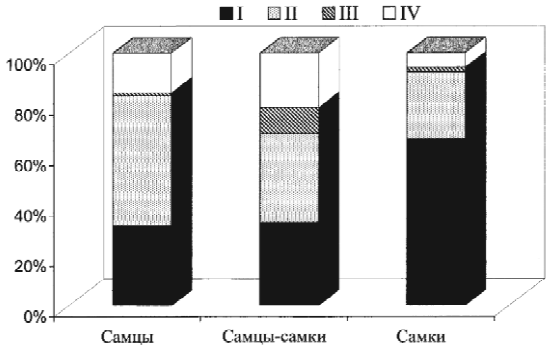


Рис. 2.1.2.5. Соотношение различных форм взаимодействий в однополых и разнополых диадах в вольерных группировках тамарисковой песчанки, *Meriones tamariscinus.* Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные агонистические, IV — миролюбивые.

контактов составляла 68.0% от их общего числа (n=859). Таким образом, отношения взрослых особей в сезон размножения основаны на взаимном антагонизме.

На рис. 2.1.2.6 показаны социограммы взаимодействий самцов и самок тамарисковой песчанки в рассмотренной вольерной группировке в I периоде. Миролюбивые взаимодействия регулярно отмечались у самцов, а также в разнополых диадах; у самок зарегистрирован лишь один миролюбивый контакт (рис. 2.1.2.6, *А*).

Активность одного из самцов (*№ 4*) была самой высокой, о чем свидетельствует толщина соответствующих стрелок; второй самец (*№ 7*) гораздо реже контактировал с самками. Агрессивные взаимодействия между самцами были асимметричными (рис. 2.1.2.6, *Б*), при этом самец *№ 4* доминировал над самцом *№ 7*. Агрессивные контакты с самками чаще отмечались также у доминанта. Та-

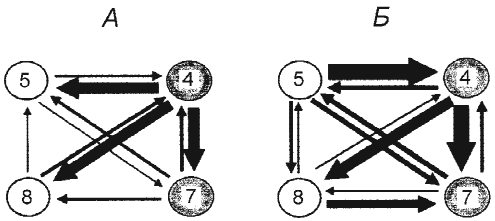


Рис. 2.1.2.6. Социограммы взаимодействий особей в вольерной группировке тамарисковой песчанки, *Meriones tamariscinus*, в I периоде (см. пояснения в тексте). Взаимодействия: *А* — миролюбивые (n=121), *Б* — агрессивные (n=323). Самцы выделены серым цветом. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных актов.

Таблица 2.1.2.2. Индексы асимметрии социальных взаимодействий у тамарисковой песчанки, *Meriones tamariscinus*, в вольерных группировках

Взаимодействия	Самцы	Самки
Миролюбивые	0.72 (*n*=2)	–
Агрессивные	0.95 (*n*=5)	0.67 (*n*=7)
Ритуализованные агонистические	–	–
Избегание контактов	0.90 (*n*=5)	0.80 (*n*=3)

n — число валидных диад с суммой контактов не менее 5.

ким образом, агрессивные взаимодействия самцов, конкурирующих за самок в сезон размножения, приводят к формированию иерархии доминирования.

В дополнение к социограммам, в таблице 2.1.2.2 приведены суммарные индексы асимметрии социальных взаимодействий. Они также свидетельствуют о высокой степени асимметрии агрессивных взаимодействий, сопутствующей иерархии доминирования у самцов. Низкая степень асимметрии взаимодействий самок обусловлена отношениями территориального доминирования.

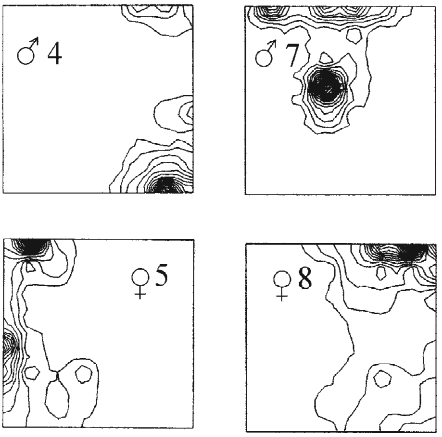


Рис. 2.1.2.7. Структура использования пространства взрослыми самцами и самками тамарисковой песчанки, *Meriones tamariscinus*, в вольере размером 20×20 м во II периоде (см. пояснения в тексте). Обозначения как на рис. 2.1.2.4.

Рассмотрим взаимоотношения взрослых особей в этой же вольерной группировке во II периоде. После выхода на поверхность первых выводков молодняка отношения между взрослыми особями существенно изменились. Контакты самцов с самками стали чрезвычайно редкими. Конфигурация “участков обитания” самцов изменилась, площадь их уменьшилась, и, что важнее всего, они стали практически обособленными (рис. 2.1.2.7).

Частота взаимодействий между взрослыми самцами во II периоде резко снизилась, тогда как самки столь же редко контактировали друг с другом, как и в I периоде. “Центры активности” самцов сместились

и утратили связь с гнездовыми участками самок. Ко времени выхода вторых выводков самцы занимали полностью обособленные и охраняемые участки обитания. Монополизация гнездовых участков самок оставалась по-прежнему высокой.

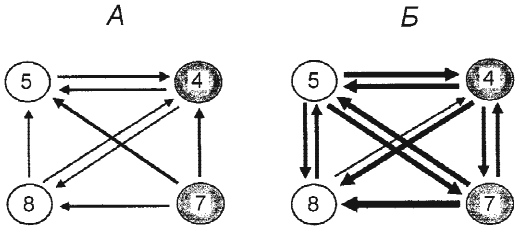


Рис. 2.1.2.8. Социограммы взаимодействий особей в вольерной группировке тамарисковой песчанки, *Meriones tamariscinus*, во II периоде (см. пояснения в тексте). Обозначения как на рис. 2.1.2.6.

Количественные характеристики системы использования пространства у самцов и самок в репродуктивный и пострепродуктивный периоды отражены в величинах *КИИП* (табл. 2.1.2.1), и они свидетельствуют об отсутствии половых различий во II периоде.

О характере и структуре взаимоотношений самцов и самок можно судить по социограммам на рис. 2.1.2.8. Монополизация "участков обитания" самцов во II периоде сопровождалось резким снижением (в 5–7 раз) числа миролюбивых контактов с самками (рис. 2.1.2.8, *А*) по сравнению с I периодом (рис. 2.1.2.6, *А*).

Судя по количеству и направленности агрессивных актов (рис. 2.1.2.8, *Б*), взаимодействия самцов стали эквипотенциальными (симметричными), и отношения агонистического доминирования у них перешли в разряд территориального доминирования.

Особого внимания заслуживают взаимоотношения взрослых и молодых особей в вольерных группировках. Уже через 4–6 дней после выхода из нор первых выводков самки стали агрессивно реагировать на собственное потомство. У детенышей также стали отмечаться агрессивные контакты с себе подобными, а также со взрослыми особями. Первый агрессивный конфликт между детенышами из одного выводка зарегистрирован на 4-й день после их выхода на поверхность, а атака "чужой" взрослой особи — на 5-й день. Позднее отношения между молодыми и взрослыми особями обострились в еще большей степени. Динамика этих отношений графически отражена на рис. 2.1.2.9, *А*: снижение числа миролюбивых контактов между самкой и ее детенышами происходило на фоне постоянного увеличения агрессивных взаимодействий. Сходным образом развивались отношения и между молодыми особями (рис. 2.1.2.9, *Б*).

Приблизительно через 25–30 дней наметился спад агрессивных взаимодействий, и связано это было с тем, что практически все молодые особи из первых выводков рассредоточились по вольере, заняв небольшие, по-

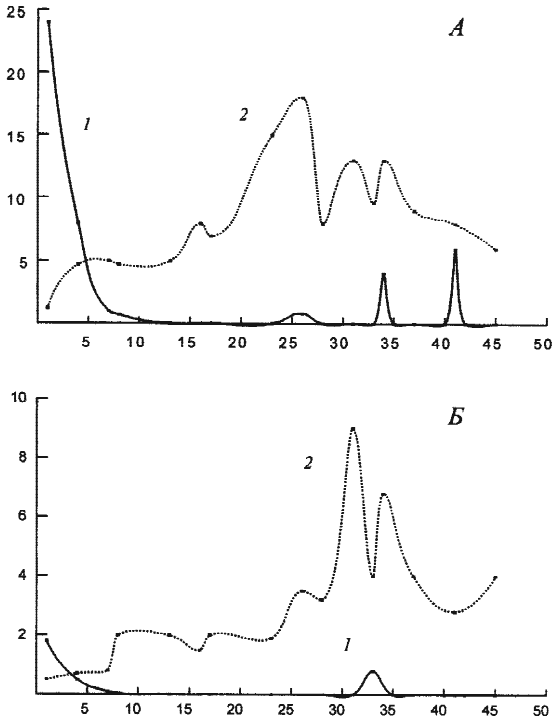


Рис. 2.1.2.9. Динамика миролюбивых *(1)* и агрессивных *(2)* взаимодействий самок с детенышами (*А*) и в группах молодых особей (*Б*) тамарисковой песчанки, *Meriones tamariscinus*, в вольерах. По горизонтали — дни после выхода молодняка из выводковой норы, по вертикали — число контактов за 1 час наблюдений.

рой всего в несколько квадратных метров, индивидуальные участки обитания. Эти участки молодые зверьки ревностно охраняли не только друг от друга, но и от взрослых особей, потеснив их с собственных участков. В результате произошло перераспределение территории вольеры, и в этом перераспределении молодые зверьки играли активную роль, наравне конкурируя со взрослыми, хотя и значительно уступали им размерах.

Дневная песчанка, *Psammomys obesus* — вид, распространенный 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 дневной песчанки характеризуется тем, что заметное перекрывание участков обитания обнаруживает-

ся только у самцов в период размножения, тогда как участки самок во все сезоны года располагаются обособленно один от другого (Daly M., Daly S., 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 с одной норы на другую на расстояние до 30 м по мере выедания наиболее предпочитаемых кормовых растений (*Suaeda mollis* и *Traganum nudatum*). Аналогичное, но менее регулярное смещение центров активности отмечено и у самцов (Daly M., Daly S., 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 удаленных 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 нее 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) $RL_{ср}$ = 84±13 м (Gromov, 2001). По данным других авторов (Daly M., Daly S., 1975a), с декабря по апрель, т.е. в период, захватывающий начало сезона размножения, этот показатель у самцов вдвое выше - в среднем 190 м.

Распределение индивидуальных участков в одном из поселений дневной песчанки в пустыне Негев, показано на рис. 2.1.2.10. Данные получены при наблюдениях за мечеными особями в октябре-ноябре 1997 г. (Gromov, 2001). В этот период еще 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.

Степень индивидуализации участков обитания взрослых особей приближалась к максимальной величине: у самцов $КИИП_{ср}$ = 0.89±0.03 (n=20), у самок $КИИП_{ср}$ = 0.99±0.01 (n=30). Сравнивая величины *КИИП* у особей противоположного пола, можно сделать вывод, что тенденция пространственной сегрегации в репродуктивный период у самцов выражена в меньшей степени, чем у самок (различия в величинах *КИИП* достоверны). Это объясняется половыми различиями в стратегии поведения особей в сезон

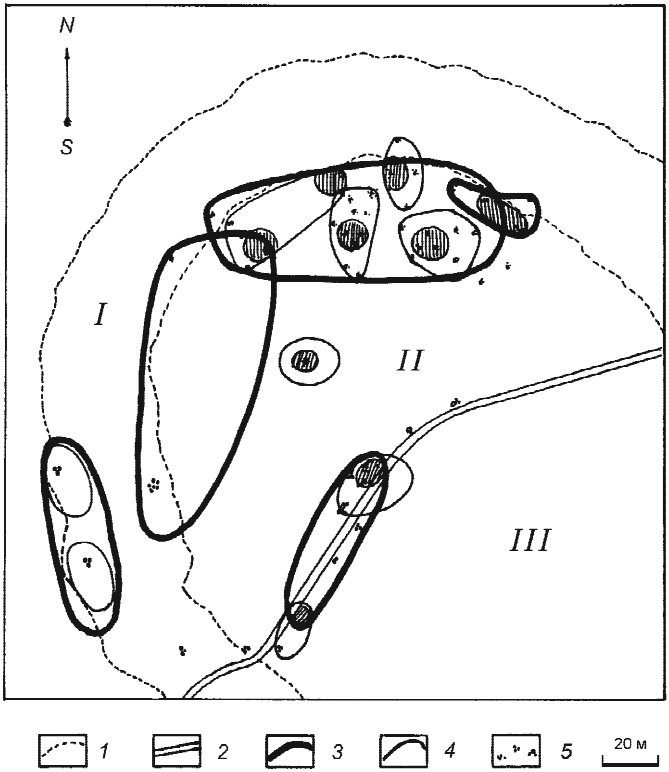


Рис. 2.1.2.10. Границы индивидуальных участков в поселении дневной песчанки, *Psammomys obesus* (Негев, Израиль, 1997 г.). *I* — сухое русло реки, *II* — терраса, *III* — склон холма, *1* — границы растительности в сухом русле реки, *2* — грунтовая дорога, пересекающая террасу, *3* — участки самцов, *4* — участки самок (заштрихованы "ядра" участков), *5* — выходные отверстия нор.

размножения: самки конкурируют за гнездовые участки, которые должны быть территориально обособленны, а самцы, конкурирующие не за территорию, а за самок, занимают участки обитания, частично перекрывающиеся с участками соперников. В результате степень индивидуализации участков обитания самцов существенно снижается.

Обособленность участков обитания объясняется, прежде всего, антагонизмом в отношениях между особями одного пола, хотя прямые взаимодействия между ними отмечаются крайне редко. За два месяца наблюдений в пустыне Негев (Gromov, 2001) зарегистрировано лишь два контакта между самками (атака и избегание) и девять контактов (обнюхивание и боковые стойки угрозы) между двумя самцами, кото-

рые, скоре всего, находились в родственных отношениях (отец с сыном или сибсы).

По данным других авторов (Daly M., Daly S., 1975a), за 1100 часов наблюдений в течение пяти месяцев зарегистрировано лишь два контакта между взрослыми самцами и ни одного контакта между самками. Агрессивные взаимодействия между взрослыми особями, скорее всего, происходили на начальном этапе распределения участков обитания. Впоследствии пространственная сегрегация поддерживается за счет 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). Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре поселений этого вида не имеется.

Светлая, или египетская, песчанка, *Gerbillus perpallidus*, обитает в песчаных пустынях Египта и Синайского полуострова. Данных о пространственно-этологической структуре естественных поселений этого вида, ведущего ночной образ жизни, нет.

Наблюдения за искусственной группировкой светлой песчанки проводили в открытой вольере площадью 400 м^2 в ночное время при электрическом освещении (Громов, Ильченко, 2007). Летом 1990 г. в вольеру выпустили группу из семи неродственных особей: четырех взрослых самцов (*№ 14*, *16*, *76* и *80*) и трех взрослых самок (*№ 48*, *90* и *91*). Группа находилась под наблюдением с 10 августа по 1 октября. В последней декаде августа самка *№ 91* исчезла из вольеры по неизвестной причине, поэтому все приведенные ниже данные относятся только к четырем самцам и двум самкам.

На рис. 2.1.2.11 изображена структура использования пространства в вольерной группировке на основе данных, полученных с помощью метода “временных срезов” (Попов, Ильченко, 1990). Три из четырех самцов (*№ 14*, *16* и *76*) поделили пространство вольеры на обособленные и охраняемые “участки обитания”, монополизированные в высокой степени ($КИИП_{ср}$ = 0.86±0.02, n=6). Самки *№ 48* и *№ 90* также занимали практически обособленные участки обитания, степень монополизации которых приближалась к максимальной ($КИИП_{ср}$ = 0.99±0.01, n=2). Четвертый самец (*№ 80*) не имел собственной охраняемой территории, и его активность была сосредоточена, главным образом, на участках, занимаемых самцами *№ 16* и *№ 76*. Последние, фактически, монополизировали участки самок *№ 48* и *№ 90* и агрессивно реагировали на двух других самцов.

Рис. 2.1.2.11. Структура использования пространства взрослыми самцами и самками светлой песчанки, *Gerbillus perpallidus*, в вольере размером 20×20 м. Остальные обозначения как на рис. 2.1.2.6.

Изображенная на рис. 2.1.2.11 территориальная структура вольерной группировки оставалась неизменной с конца августа по начало октября. В начале сентября на участке самки *№ 90* вышел первый выводок, быстро расселившийся по вольере: уже через две недели молодые зверьки занимали слабо перекрывающиеся и высоко монополизированные участки обитания ($КИИП_{ср}$ = 0.85±0.06, n=6).

Наблюдения показали, что взрослые самцы контактировали друг с другом чаще, чем взрослые самки: отношение числа контактов в расчете на одну диаду у самцов более чем на порядок превышало соответствующий показатель у самок. Другая характерная особенность заключалась в том, что во взаимодействиях между взрослыми особями одного пола доля агонистических актов (агрессивных и ритуализованных) многократно превышала соответствующую долю миролюбивых актов: у самцов, соответственно, 90% против 10% от общего числа контактов (n=452); у самок миролюбивые взаимодействия вообще не отмечены, и из шести зарегистрированных контактов четыре были агрессивными, а в двух других случаях отмечено избегание особи своего пола (рис. 2.1.2.12).

Миролюбивые контакты (n=226) заметно преобладали в разнополых диадах (рис. 2.1.2.12), при этом у самцов их доля составляла значительную величину (68%), а самки, напротив, предпочитали избегать контактов с самцами. Наряду с этим, следует отметить довольно высокую долю агрессивных взаимодействий между разнополыми особями: у самцов каждый десятый контакт с самками был агрессивным, а у самок — приблизительно каждый пятый. Относительная частота избегания контактов с партнерами также была достаточно высокой: в среднем 23.3%.

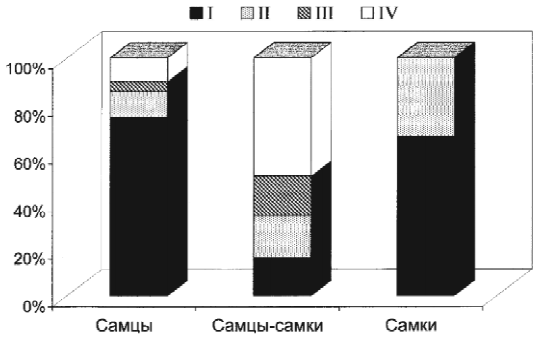


Рис. 2.1.2.12. Соотношение различных форм взаимодействий в однополых и разнополых диадах в вольерной группировке светлой песчанки, *Gerbillus perpallidus.* Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные агонистические, IV — миролюбивые.

Характер взаимодействий между взрослыми особями в вольерной группировке отражают социограммы на рис. 2.1.2.13. Самцы чаще контактировали с одной из самок (*№ 48*, рис. 2.1.2.13, *А*), и именно ей была адресована наибольшая часть миролюбивых взаимодействий. Миролюбивые контакты в диадах самцов, как уже отмечено выше, редки. Вследствие этого, соответствующие индексы асимметрии, из-за принятого методического ограничения, вычислены только для одной диады (табл. 2.1.2.3).

Для самцов наиболее характерны агрессивные контакты. У трех из них (*№ 14*, *16* и *76*), занимавших слабо перекрывающиеся и охраняемые участки обитания, взаимодействия были практически эквипотенциальными (рис. 2.1.2.13, *Б*). Соответственно, асимметрия агрессивных взаимодействий самцов выражена слабо, и индексы асимметрии не превышали в среднем 0.61 (табл. 2.1.2.3).

Четвертый самец (*№ 80*), не имевший собственной территории, постоянно подвергался преследованиям со стороны других особей того же пола. У самок, занимавших слабо перекры-

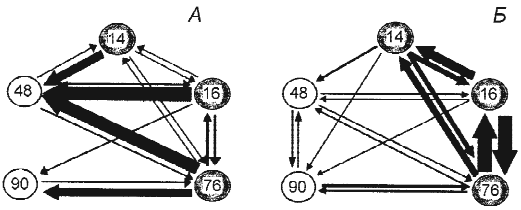


Рис. 2.1.2.13. Социограммы взаимодействий взрослых самцов и самок светлой песчанки, *Gerbillus perpallidus*, в вольерной группировке. Взаимодействия: *А* — миролюбивые (n=259), *Б* — агрессивные (n=269). Обозначения как на рис. 2.1.2.8.

Таблица 2.1.2.3. Индексы асимметрии социальных взаимодействий в вольерной группировке светлой песчанки, *Gerbillus perpallidus*

Взаимодействия	Самцы	Самки
Миролюбивые	0.62 (n=1)	–
Агрессивные	0.61 (n=3)	–
Ритуализованные агонистические	0.67 (n=1)	–
Избегание контактов	0.64 (n=2)	–

n — число валидных диад с суммой контактов не менее пяти.

вающиеся участки обитания, число агрессивных контактов было крайне малым и недостаточным для вычисления соответствующих индексов асимметрии.

Анализ социальных взаимодействий показывает, что основным механизмом пространственного разобщения участков обитания взрослых самцов светлой песчанки можно считать агрессивное поведение. Что касается самок, то полное отсутствие миролюбивых и ритуализованных агонистических взаимодействий между ними, наряду с обособленностью участков обитания, свидетельствует, что основным механизмом пространственного разобщения особей этого пола можно считать агрессивное поведение в сочетании с взаимным избеганием особей того же пола.

Пространственное разобщение, типичное как для самцов, так и для самок светлой песчанки, препятствует формированию асимметричных социальных связей, характерных для иерархии доминирования, и это подтверждается низкими величинами индексов асимметрии (табл. 2.1.2.3).

Особо следует отметить, что минимальные индексы асимметрии, равные 0.5, могут быть вычислены только в идеальном случае, когда число контактов, инициированных одним из партнеров в диаде, равно числу соответствующих контактов, инициированных другим партнером. Подобная ситуация, в силу многих причин, практически исключена при наблюдениях за животными в природе или обширных вольерах. В связи с этим можно принять допущение, что индексы асимметрии, приблизительно равные 0.6, фактически, указывают на эквипотенциальные взаимодействия партнеров.

Принимая во внимание это обстоятельство, социальные отношения между взрослыми особями одного пола у светлой песчанки могут быть определены как территориальное доминирование. Агрессивные взаимодействия, имеющие место, по-видимому, на первом этапе формирования отношений между особями-соседями, впоследствии становятся редкими, и пространственное разобщение их участков обитания поддерживается в дальнейшем за счет взаимного избегания “чужой” территории. Таким образом,

стратегия использования пространства в репродуктивный период у самцов и самок светлой песчанки, по всей видимости, одинакова.

Изложенные материалы показывают, что для всех трех рассмотренных видов песчанок характерна высокая степень индивидуализации (монополизации) участков обитания взрослых особей, проявляющаяся в том, что участки полностью обособляются в пространстве либо слабо перекрываются. Степень перекрывания участков обитания у самцов и самок возрастет лишь в репродуктивный период, т.е. носит сезонный характер. По окончании сезона размножения степень пространственной сегрегации самцов и самок вновь увеличивается, как это показано, например, для тамарисковой песчанки. Обособленность участков обитания обусловлена низкой толерантностью взрослых особей друг к другу, проявляющейся в агонистических взаимодействиях, на основе которых формируются отношения территориального доминирования. Такие отношения типичны, прежде всего, для размножающихся самок, у которых максимально выражено стремление к разделению участков обитания в связи с необходимостью изоляции гнездовой норы для успешного выращивания потомства. Монополизация участков обитания, наиболее ярко выраженная в репродуктивный период, остается основной стратегией поведения самок и по окончании сезона размножения, причем независимо от локальной плотности населения.

Низкий уровень толерантности к сородичам характерен и для самцов, однако в сезон размножения они наиболее активны вблизи участков рецептивных самок, и это приводит к увеличению степени взаимного перекрывания участков обитания самцов. По окончании репродуктивного периода пространственная обособленность участков обитания самцов вновь возрастает. У видов с подобным типом пространственно-этологической структуры агонистические взаимодействия типичны не только для особей одного пола, но и для половых партнеров в сезон размножения.

Низкая толерантность к сородичам является причиной того, что прочные парные связи у взрослых особей отсутствуют. Самки занимают практически изолированные участки обитания на протяжении всего годового цикла размножения, и это практически исключает возможность образования любых ассоциаций среди особей этого пола. Устойчивые семейные группы, объединяющие самок с детенышами, также не формируются, так как молодые зверьки расселяются из выводковых нор в очень короткие сроки (по нашим данным, в течение 1–2 недель после выхода на поверхность) и переходят к самостоятельному образу жизни. Быстрое расселение молодняка обусловлено, в частности, повышенной агрессивностью взрослых особей. Взаимный антагонизм начинает рано проявляться и в выводках сеголеток, как это показано выше для тамарисковой песчанки, что, в свою очередь, приводит к взаимному обособлению их участков обитания.

Некоторое подобие группировок с относительно упорядоченной системой взаимоотношений можно обнаружить только у самцов, которые в сезон размножения скапливаются вблизи рецептивных самок. При этом их участки обитания (вернее, "центры активности") значительно перекрываются. Однако подобные агрегации самцов нельзя признать устойчивыми, поскольку состав и число входящих в них особей постоянно меняется на протяжении сезона размножения. Во многих случаях участки обитания самцов, остающиеся обособленными на протяжении всего репродуктивного периода, перекрываются лишь с гнездовыми территориями одной-двух самок, как, например, у дневной и светлой песчанок.

Итак, к наиболее общим характеристикам пространственно-этологической структуры популяций рассмотренных выше трех представителей подсемейства *Gerbillinae* можно отнести высокую степень индивидуализации участков обитания взрослых особей благодаря отношениям территориального доминирования, отсутствие прочных парных связей, формирование иерархии доминирования среди самцов, конкурирующих за самок в период размножения (как, например, у *M. tamariscinus*), раннее расселение молодняка (по окончании периода молочного вскармливания) и повышение степени пространственной обособленности участков обитания с окончанием сезона размножения.

2.1.3. Подсемейство полевок, Microtinae

Среди представителей этого подсемейства к рассматриваемой категории видов с системой обособленных или слабо перекрывающихся индивидуальных участков можно отнести водяную полевку, *Arvicola terrestris* (Worral, 1964; Пантелеев, 1968, 2001; Stoddart, 1970; Плюснин, Евсиков, 1983; Рогов и др., 1992; Евсиков и др., 1999, 2001), полевку-экономку, *Microtus oeconomus* (Карасева, 1957; Карасева, Ильенко, 1957; Tast, 1966), темную полевку, *M. agrestis* (Viitala, 1977), горную полевку, *M. montanus* (Jannett, 1978, 1980, 1981, 1982), полевку Таунсенда, *M. townsendii* (Lambin, Krebs, 1991) и снежную полевку, *M. nivalis* (Мартиросян, 1975), а также, по-видимому, норвежского лемминга, *Lemmus lemmus* (Кошкина, 1962, 1970; Clough, 1965) и бурого лемминга, *L. trimucronatus* (Кошкина, 1970; Banks et al., 1975; Чернявский, Ткачев, 1980; Чернявский, 1984, 1986).

Водяная полевка, *Arvicola terrestris*, распространена на обширных пространствах Евразии от Атлантического побережья до Байкала и правобережья Лены, а также в Малой и Передней Азии, Монголии и Северо-Западном Китае. В зависимости от географического региона, в популяциях водяной полевки может быть один (весенне-летний) сезон размножения, либо два сезона — весенний (допаводковый) и летне-осенний (послепаводковый). В феврале бóльшая часть перезимовавших особей готова к спариванию

(Кондрашкин, 1957), однако собственно спаривания происходят позднее — в марте-апреле (Тупикова, Швецов, 1957). Продолжительность беременности — 21–22 дня. В Западной Сибири около 55% взрослых самок приносят два, а 10% самок — три помета в год (Фолитарек и др., 1951). В пойме Волги у некоторых самок рождается до шести выводков за сезон (Кондрашкин, 1957). Средняя величина выводка, по данным разных авторов, варьирует от 5.5 до 6.9 (Кондрашкин, 1957; Тупикова, Швецов, 1957; Кашеваров, 1982). Самки становятся половозрелыми в возрасте 35–40 дней, но особи, родившиеся в конце августа или сентябре, приступают к размножению только после зимовки. В условиях высокой плотности населения, а также при позднем начале размножения сеголетки не участвуют в воспроизводстве популяции (Сосин, 1982). В неволе взрослые зверьки доживают до 2.5 лет.

Водяная полевка — зеленоядный грызун, питающийся околоводными растениями и сочными частями луговых трав. В летний период она обитает преимущественно по берегам водоемов, заселяя прибрежные участки неглубоких озер, пойменных протоков и дренажных каналов с гидрофильной растительностью. Вдоль береговой линии водоемов водяная полевка образует преимущественно ленточные поселения (рис. 2.1.3.1).

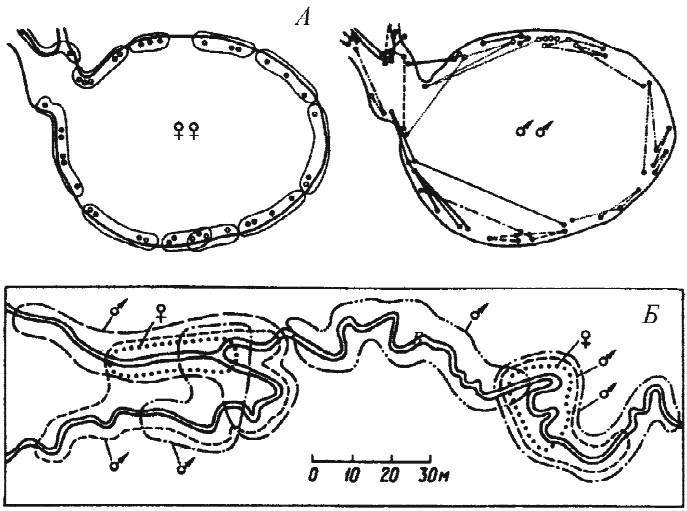


Рис. 2.1.3.1. Индивидуальные участки взрослых самцов и самок водяной полевки, *Arvicola terrestris*, на одном из озер в Волго-Ахтубинской пойме (*А*) и на ручьях в предгорьях Алтая (*Б*) (из: Пантелеев, 1968, 2001).

Большинство взрослых особей до конца сезона размножения занимает относительно постоянные индивидуальные участки обитания. С помощью мечения и повторных отловов установлено (Пантелеев, 2001), что участки обитания самок, длина которых в ленточных поселениях достигает 80 м, почти не перекрываются. Напротив, более крупные индивидуальные участки самцов, длина которых варьирует от 20 до 310 м, перекрываются в значительной степени. Индивидуальный участок каждого взрослого самца накладывается на участки нескольких самок (максимально — до восьми). Вследствие зарастания водоема, а также по мере его усыхания в летний период, конфигурация индивидуальных участков может меняться. К сожалению, нет точных данных, позволяющих оценить степень индивидуализации (монополизации) участков обитания взрослых особей. Тем не менее, обособленность участков самок и агрегированность участков самцов, каждый из которых обычно перекрывает участки двух-трех других особей того же пола, не вызывает сомнений.

Исследования, проведенные с помощью радиотелеметрии, показали, что в ленточных поселениях оседлые зверьки перемещаются вдоль узкой прибрежной полосы шириной не более 1–2 м, при этом площадь индивидуального участка, оцененная на основе радиотелеметрических данных, оказалась на 13% больше, чем при оценке методом повторных отловов (Stoddart, 1970; Рогов и др., 1992).

В некоторых биотопах, например, на болотах, ленточные поселения преобразуются в диффузные, особенно в годы высокой численности. Характерной особенностью диффузных поселений является совместное использование пространства несколькими взрослыми особями (Пантелеев, 2001). Однако, сохраняется ли при этом высокая степень индивидуализации участков обитания, не известно.

Расположение участков обитания взрослых особей регулярно меняется, поскольку они время от времени перемещаются вдоль береговой линии водоемов на значительное расстояние. Частота перемещений составляет 8% от общей численности популяции в сутки (Рогов, 1992). Таким образом, периоды оседлости взрослых особей относительно кратковременны. Регулярная смена участков обитания объясняется, по-видимому, относительно быстро меняющимися условиями существования этого вида вблизи водоемов.

В апреле-мае внутри ленточных поселений обособляются более мелкие репродуктивные группировки, объединяющие от двух до десяти особей. В этот период происходит относительное укрепление социальных связей между самцами и самками, вследствие чего образуются “квази-моногамные” пары (Плюснин, Евсиков, 1983). Позднее у беременных и кормящих самок проявляется территориальное поведение, они становятся агрессивными по отношению к самцам, и, в результате, часть последних мигрирует. Вследствие этого, число взрослых особей в репродуктивных группи-

ровках уменьшается, а границы между группировками становятся менее отчетливыми. В дальнейшем подвижность самцов увеличивается в еще большей степени, и социальные связи между разнополыми особями становятся "квази-полигамными".

Из-за ночного образа жизни рассматриваемого вида прямые наблюдения в природе затруднены (Рогов и др., 1992; Евсиков и др., 1999, 2001). Однако большое число ран, обнаруживаемых на шкурках перезимовавших самцов и самок, указывает на высокую частоту агрессивных контактов между взрослыми особями в репродуктивный период (рис. 2.1.3.2).

Характер распределения взрослых самцов в поселениях водяной полевки, и, в частности, высокая степень перекрывания их участков обитания, близость крупных самцов к гнездовым участкам самок (Potapov, Muzyka, 1994), указывают на возможность формирования у самцов иерархии доминирования, основанной на агрессивных взаимодействиях.

Изучение социального поведения водяной полевки проводили в лабораторных условиях (Плюснин, Потапов, 1990; Евсиков и др., 1999, 2001). С этой целью группы из 6 особей одного пола помещали в небольшую вольеру на двое суток. Всего под наблюдением находились 45 групп (270 особей), сформированных в апреле-июле. Наблюдения показали, что в однополых группах устанавливаются отношения доминирования-подчинения. По совокупности инициируемых агонистических взаимодействий среди самцов выделяли доминантов, субдоминантов и подчиненных. Приобретенный в результате агрессивных взаимо-

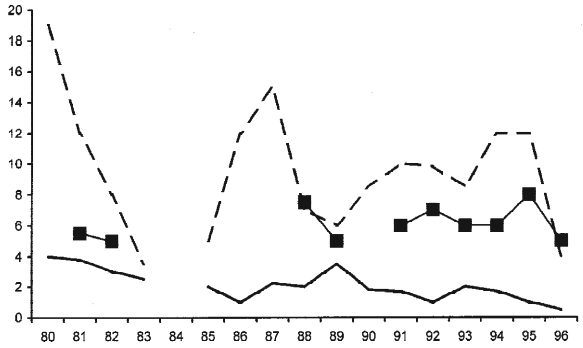


Рис. 2.1.3.2. Динамика числа ранений у перезимовавших самцов (штриховая линия) и самок (сплошная линия) водяной полевки, *Arvicola terrestris*, на фоне изменения плотности населения (линия с маркером). По вертикали — число особей на 100 м береговой линии и число ран на 1 особь. По горизонтали — годы наблюдений (из: Евсиков и др., 2001).

действий социальный статус оказался наиболее стабильным у доминантов и подчиненных, тогда как среди субдоминантов отмечено периодическое изменение социального положения. Крупные самцы чаще становились доминантами. Характерной особенностью социальной организации искусственных группировок является образование альянсов (субгруппировок), которые обнаруживаются на основании таких критериев, как минимальная индивидуальная дистанция в диадах и неантагонистические взаимодействия. Подобные альянсы, возникавшие преимущественно между парами особей с высоким (доминант-субдоминант) или низким (субординанты) социальным статусом, подтверждают существование известного феномена, называемого *групповым доминированием* (Плюснин, Потапов, 1990).

Самки в искусственных группировках чаще спаривались с самцами-доминантами и приносили более крупные выводки (Evsikov et al., 1994). Более высокий репродуктивный успех высокоранговых самцов объясняется активным вытеснением самцов-конкурентов, а также большей эффективностью взаимодействий с самками (Евсиков и др., 2001).

Осенью размножение водяной полевки прекращается, зверьки покидают участки обитания вблизи водоемов и переселяются в более сухие биотопы с луговой растительностью, где переходят на питание подземными бесхлорофильными частями растений. В этот период они интенсивно роют норы с кормовыми туннелями и делают запасы на зиму. В осенне-зимний сезон и самцы, и самки живут поодиночке, занимая обособленные норы. Зимой зверьки активны преимущественно в норах и редко выходят на поверхность (Пантелеев, 2001). С началом весеннего размножения полевки вновь переселяются в околоводные биотопы.

Подводя итог, следует отметить, что для водяной полевки характерен четко выраженный сезонный цикл смены местообитаний, сопряженный с изменением системы использования пространства. Весной вблизи водоемов формируются ленточные поселения, где самки занимают обособленные гнездовые участки, а самцы образуют временные агрегации с широко перекрывающимися участками вблизи самок. В этих агрегациях у самцов, конкурирующих за самок, по-видимому, устанавливаются иерархические отношения, основанные на агрессивных взаимодействиях. По окончании репродуктивного периода агрегации самцов распадаются, и они, как и самки, переходят к одиночному образу жизни в зимний период.

Полевка-экономка, *Microtus oeconomus*, населяющая обширные пространства тундры, лесной и лесостепной зоны на евразийском и североамериканском континентах — обитатель интразональных биотопов, в том числе приозерных понижений ландшафта, открытых лугово-степных ассоциаций, окраин болот и т.п. В лесной зоне этот вид образует крупномозаичные поселения (Литвин, 1975). Основу питания полевки-экономки составляют

различные виды осок и болотных злаков. Половая зрелость у полевки-экономки наступает в возрасте 1–2 месяцев. Беременность длится 18–20 дней. Каждая самка за сезон размножения приносит 3–4 помета (Карасева, 1957). Число детенышей в выводках варьирует от 3 до 10, и в среднем составляет 6.7 (Швецов, 1970). Для полевки-экономки, как и для водяной полевки, характерна смена влажных биотопов, используемых в весенне-летний сезон, на сухие биотопы в осенне-зимний период (Карасева, 1957; Tast, 1966).

Обстоятельное исследование пространственной структуры поселений полевки-экономки проведено в 1952-53 гг. в Ярославской области на площадке мечения размером 2 га, расположенной в заболоченной приозерной котловине (Карасева, 1957; Карасева, Ильенко, 1957). Исследование показало, что взрослые самки занимают индивидуальные участки обитания с расположенной в центре выводковой норой и несколькими защитными норами, находящимися ближе к периферии. Самцы чаще всего используют гнезда самок, на участках которых они живут в период размножения, т.е. в мае, июне, июле и первой половине августа.

Большинство взрослых особей ведет оседлый образ жизни и отличается чрезвычайным консерватизмом в использовании жизненного пространства. Один из примеров постоянства в использовании участков обитания взрослыми зверьками на протяжении весенне-летнего периода показан на рис. 2.1.3.3.

Согласно другим данным, взрослые самки в течение периода размножения неоднократно перемещаются с одного участка на другой, так что у каждой самки, фактически, имеется несколько гнездовых территорий (Tast, 1966). Смена гнездового участка происходит незадолго до рождения очередного выводка. Расстояние между последовательно сменяемыми гнездовыми территориями невелико и варьирует от 15 до 140 м (рис. 2.1.3.4).

Наряду с этим, отдельные зверьки совершают перемещения на значительные расстояния — до 2.5 км (Карасева, 1957). Наибольшее число мигрирующих взрослых особей

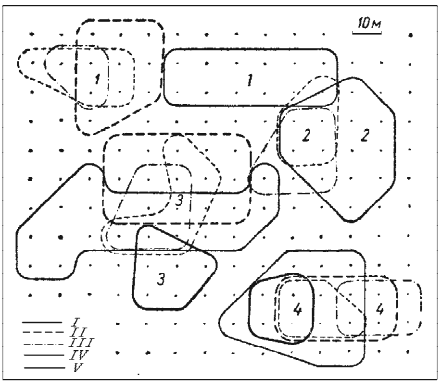


Рис. 2.1.3.3. Изменения в расположении индивидуальных участков взрослых особей полевки-экономки, *Microtus oeconomus*, на площадке мечения размером 2 га в Ярославской области с весны до осени. Границы индивидуальных участков четырех зверьков: *I* — в мае, *II* — в июне, *III* — в июле, *IV* — в августе, *V* — в сентябре (по: Карасева, 1957).

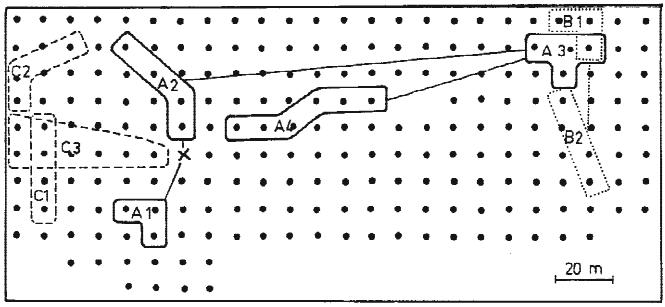


Рис. 2.1.3.4. Участки обитания трех самок (A, B и C) полевки-экономки, *Microtus oeconomus*, на площадке мечения в 2.2 га в Лапландии (Финляндия). Цифры рядом с буквенными обозначениями указывают на последовательность смены участков самок на протяжении наблюдений с июня по сентябрь 1959 г. (по: Tast, 1966).

отмечено весной, когда среди взрослого населения происходит перераспределение территории. Осенью выявлен второй пик миграции, связанный с расселением молодняка.

Молодые зверьки живут вместе с матерью на ее участке до окончания молочного вскармливания, которое длится 20–22 дня. Вслед за этим самка оставляет выводок и отселяется на расстояние 10–50 м. Молодые зверьки некоторое время живут в материнском гнезде, а в возрасте 20–30 дней расселяются и переходят к самостоятельному образу жизни. Взрослые самцы занимают обширные участки обитания, площадь которых меняется в течение года. Наибольших размеров участки обитания достигают в сезон размножения (в среднем 1600 м^2), когда самцы широко перемещаются в поисках рецептивных самок. С окончанием сезона размножения (в сентябре) площадь участков самцов сокращается почти вдвое (в среднем до 850 м^2). Яловые взрослые самки занимают индивидуальные участки площадью в среднем 1100 м^2, а у беременных и кормящих самок гнездовые участки отличаются самыми малыми размерами — в среднем 400 м^2. Площадь индивидуальных участков размножающихся самок наиболее постоянна и слабо зависит от плотности населения, кормовых и защитных условий (Карасева, 1957).

На юге Западной Сибири площадь участков обитания взрослых самцов достигала 0.21 га, а участки обитания самок не перекрывались только в поселениях с низкой численностью. При высокой плотности населения степень перекрывания участков взрослых самок достигала 43%, но более половины своего участка обитания взрослые самки, тем не менее, охраняли от других особей своего пола (Окулова и др., 1974). Отмечена высокая степень оседлости взрослых зверьков. Напротив, молодые неполовозрелые особи в наименьшей степени привязаны к территории (Литвин, 1975).

Еще более высокие оценки размеров участков обитания взрослых самцов получены при использовании методики радиоактивного мечения (Карулин и др., 1976). Согласно этим данным, величина суточного участка обитания самцов достигала 3290 м^2, при этом длина суточного пробега превышает 4000 м. У самок площадь суточного участка обитания составляла 1100 м^2, а длина суточного пробега — 764 м. У взрослых самцов площадь участка обитания может быть более 5000 м^2 (Tast, 1966; Литвин, 1975).

Гнездовые участки беременных и кормящих самок, как правило, располагаются обособленно один от другого, что свидетельствует о проявлении территориальности в репродуктивный период. Вместе с тем, известны примеры значительного перекрывания участков обитания особей этого пола. На рис. 2.1.3.5 показано взаимное размещение участков семи взрослых самок. Следует, однако, отметить, что среди них лишь одна была с выводком, остальные же оставались яловыми (Tast, 1966). Скорее всего, именно этим объясняется значительная степень перекрывания их участков обитания.

Как показывают наблюдения в природе, на участки обитания взрослых самок накладываются обширные участки взрослых самцов и перекрывающиеся участки молодых зверьков (Карасева, 1957; Карасева, Ильенко, 1957). В пределах одного участка взрослого самца оказывается несколько гнездовых участков взрослых самок (обычно 3–4), при этом самец, перемещаясь от самки к самке, живет на индивидуальном участке каждой из них в течение 5–10 дней. Это дает повод утверждать, что у взрослых самцов не существует постоянных участков в период размножения (Tast, 1966).

У полувзрослых особей индивидуальные участки в условиях высокой плотности населения перекрывались на 70%, а при низкой численности — на 45%. У взрослых размножающихся самок в годы низкой численности участки обитания располагались обособленно, а в годы высокой численности частично перекрывались на границах (Карасева, 1957; Карасева, Ильенко, 1957).

Пример взаимного размещения индивидуальных участков взрослых самцов и самок, показанный на рис. 2.1.3.6, свидетельствует, что значительная степень их перекрывания обнаруживается только у особей противоположного пола, тогда как участки особей одного

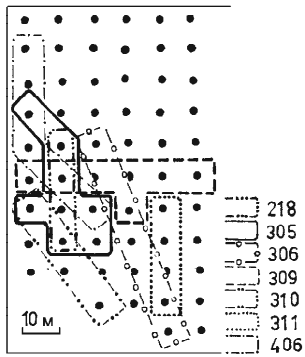


Рис. 2.1.3.5. Участки обитания семи взрослых самок полевки-экономки, *Microtus oeconomus*, на одной из площадок мечения в Лапландии (Финляндия) в конце июля — начале августа 1959 г. Цифрами указаны номера зверьков (по: Tast, 1966).

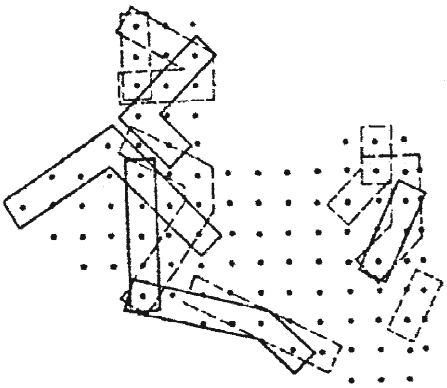


Рис. 2.1.3.6. Индивидуальные участки взрослых самцов (сплошные линии) и самок (штриховые линии) полевки-экономки, *Microtus oeconomus*, на площадке мечения размером 0.6 га. Точками указано размещение ловушек на площадке с интервалом 8 м (по: Кряжимский и др., 1980).

пола либо изолированы один от другого в пространстве, либо перекрываются в малой степени (особенно у размножающихся самок), причем даже в условиях высокой плотности населения, а именно 90-95 особей на 1 га (Кряжимский и др., 1980). Подобное размещение участков обитания позволяет сделать вывод о существовании антагонизма во взаимоотношениях между взрослыми особями одного пола. Отчасти это подтверждено в тестах парного ссаживания (Frank, Zimmermann, 1956).

Высокая подвижность взрослых самцов в сезон размножения и значительная величина их участков обитания, перекрывающих участки нескольких размножающихся самок, дают основания утверждать, что основная стратегия размножения у полевки-экономки — промискуитет либо полигиния (Tast, 1966).

Однако при низкой плотности населения у особей противоположного пола могут возникать квазимоногамные связи. Такая ситуация описана в 1972-1974 гг. при наблюдениях за мечеными особями на площадке размером 6.7 га (Viitala, 1994). В 1974 г. на этой площадке обитали только восемь оседлых зверьков — 4 самца и 4 самки. Расположение их участков обитания показано на рис. 2.1.3.7. Все четыре самки занимали пространственно обособленные гнездовые участки. Каждый из четырех самцов преимущественно ловился на участке какой-либо одной самки. Лишь в одном случае зарегистрирована поимка самца на участке другой самки (указано стрелкой).

Существование квазимоногамных связей объясняется высокой степенью территориальной изоляции гнездовых участков самок при низкой плотности популяции. Высказано предположение (Viitala, 1994), что в этих условиях самец предпочитает оставаться на участке одной самки не только до, но и после спаривания с ней, поскольку в его отсутствие визиты других самцов могут спровоцировать блок беременности у оплодотворенной самки и резорбцию эмбрионов, как это описано у темной полевки, *Microtus agrestis* (Clulow, Clarke, 1968).

Некоторые авторы указывают на существование зимних колоний у полевки-экономки, в которых насчитывается до 10 особей (Frank, 1954; Tast, 1966). Отловы, проведенные весной в одном из поселений полевки-экономки на 12 местах зимовок, показали, что в трех местах присутствовали только самцы (3, 4 и 5 особей, соответственно), в одном месте обнаружено скопление самок (3 особи), а в остальных местах присутствовали только особи-одиночки (Tast, 1966). На одном из обследованных осенью поселений, занимающем площадь 30×30 м, отловлено 13 особей, в том числе пять взрослых самок, один взрослый самец и семь неполовозрелых зверьков. Зимние гнезда полевки-экономки могут находиться на расстоянии одного метра одно от другого. Некоторые из них располагаются на поверхности почвы, и их можно обнаружить по внешним ориентирам (камень, куст и т.п.), но многие гнезда находятся в норах (Tast, 1966). Остается, однако, не выясненным, используются ли зимние гнезда одновременно несколькими особями, или же каждое гнездо занимает один зверек.

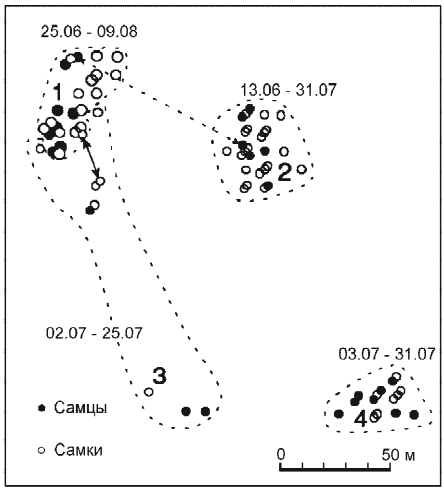


Рис. 2.1.3.7. Расположение участков обитания (выделены пунктиром) четырех квазимоногамных пар (1-4) полевки-экономки, *M. oeconomus*, на площадке мечения размером 6.7 га в 1974 г. в Лапландии (Финляндия). Даты указывают на периоды отловов, точки и кружки — места поимок самцов и самок (по: Viitala, 1994, с изменениями).

Темная полевка, *Microtus agrestis*, широко распространена на евразийском континенте, а также в северо-западной части североамериканского материка. Для этого вида, как и для полевки-экономки, характерна индуцированная овуляция, и контакты беременной самки с незнакомым самцом могут привести к резорбции эмбрионов (Clulow, Clarke, 1968).

Подробные данные о пространственно-этологической структуре поселений темной полевки получены в результате многолетнего исследования, проведенного в 1967–1970 гг. в Финляндии с использованием методики повторных отловов зверьков в летне-осенние периоды (с июня по сентябрь) на площадке мечения размером 2.4 га (Viitala, 1977). Основу пространственной структуры поселений темной полевки составляют участки обитания взрослых перезимовавших самок, демонстрирующих высокую степень оседлости (рис. 2.1.3.8). Некоторые самки не обладали постоянными участками

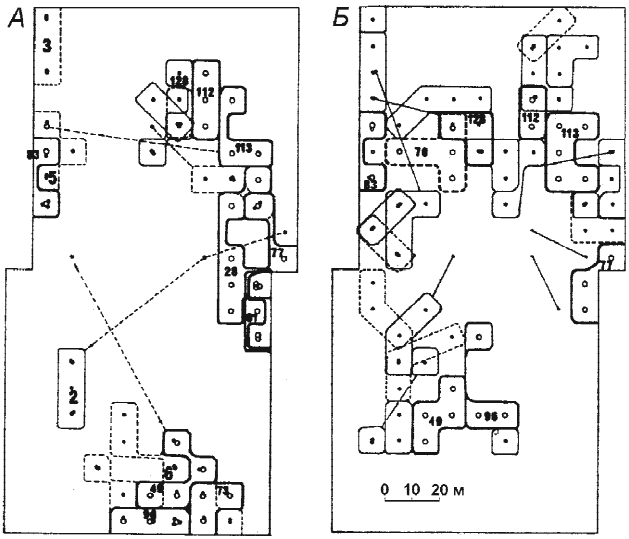


Рис. 2.1.3.8. Участки обитания взрослых самок темной полевки, *Microtus agrestis*, на площадке мечения размером 2.4. га в июле (*А*) и августе (*Б*) 1969 г. Мелкими цифрами обозначены номера взрослых особей, крупными — число молодых зверьков на общем участке обитания (по: Viitala, 1977, с изменениями).

обитания в течение продолжительного периода. Подобная ситуация может объясняться антагонизмом во взаимодействиях между особями этого пола.

Расположение участков обитания взрослых самцов характеризуется менее выраженным постоянством, особенно при низкой плотности населения (рис. 2.1.3.9). Так, например, в июле 1970 г., когда на площадке мечения остались четыре самки, их участки обитания располагались на расстоянии 20–40 м один от другого. В этой ситуации самцы постоянно перемещались между участками четырех самок, переходя от одной к другой, когда последние были готовы к спариванию.

Различия в поведении самцов позволили выделить среди них доминантов и подчиненных. Иерархические отношения у самцов не были стабильными, но оказывали существенное влияние на их пространственное распределение. Так, в августе 1969 г. все население самцов на площадке мечения было представлено вселившимися иммигрантами, занимавшими обособленные участки обитания, и ни один из них не дожил до лета следующего года.

Оценка размеров участков обитания (без учета половых различий) осенью 1968 г. показала, что каждая взрослая особь занимала территорию площадью в среднем 700 м^2. В июле 1969 г. площадь участков оби-

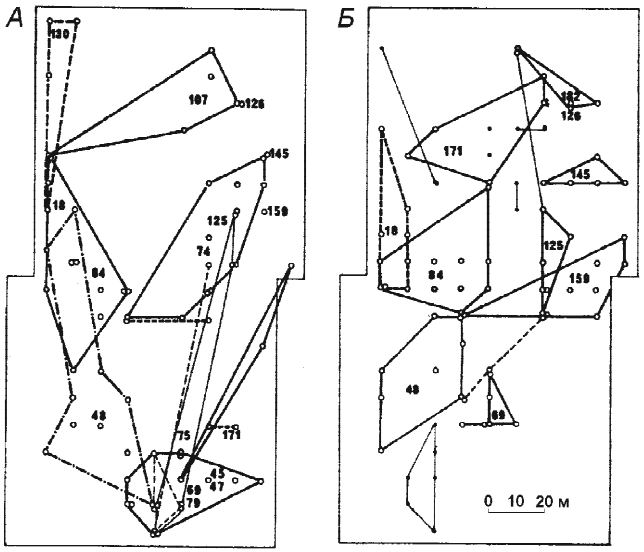


Рис. 2.1.3.9. Участки обитания взрослых самцов темной полевки, *Microtus agrestis*, на площадке мечения размером 2.4 га в июле (*А*) и августе (*Б*) 1969 г. Цифрами обозначены номера зверьков (по: Viitala, 1977, с изменениями).

тания сократилась до 140 м^2, а затем, несмотря на увеличение плотности населения, увеличилась до 250 м^2. Ограниченные размеры площадки мечения не позволили достоверно оценить сезонные изменения в величине участков обитания самцов. У оседлых особей этого пола площадь индивидуальных участков составляла в среднем 770 м^2. Полученные оценки свидетельствуют, что индивидуальные участки самцов в целом крупнее, чем у самок. Этот вывод подтверждается данными и других авторов (Manville, 1949; Godfrey, 1954; Brown, 1956; Никитина, 1972), согласно которым средняя площадь индивидуальных участков самцов варьирует от 535 до 6700 м^2, а у самок — от 235 до 2700 м^2, т.е. в меньших пределах.

Молодые особи располагались группами на площадке мечения (рис. 2.1.3.8), и каждая группа занимала один общий участок обитания. Молодые самки по мере взросления обособлялись на индивидуальных гнездовых участках. Наступление половой зрелости у них не задерживалось даже при увеличении плотности населения. Самки-сеголетки через несколько недель после наступления половой зрелости и спаривания с самцами занимали полностью обособленные участки обитания. При отсутствии возможности найти свободную территорию вблизи материнского участка, половозрелые самки мигрировали в поисках незанятой территории. Таким образом, плот-

ность населения взрослых самок в популяциях темной полевки регулируется посредством расселения.

Высокая подвижность и активность самцов-доминантов приводила к задержке полового созревания молодых самцов. Если же число перезимовавших самцов в поселениях темной полевки было невелико, все молодые самцы из первых выводков достигали половой зрелости вскоре после окончания периода молочного вскармливания. С увеличением числа взрослых самцов среди особей этого пола происходило разделение на доминантов и подчиненных, при этом последние выселялись за пределы площадки мечения.

Наблюдения, проведенные летом и осенью 1969 г., позволили проследить закономерные сезонные изменения пространственной структуры поселений темной полевки (Viitala, 1977). В начале июля в составе элементарной внутрипопуляционной группировки на площадке мечения насчитывалось 9 взрослых самцов (из них два перезимовавших) и 11 размножающихся самок (в том числе четыре перезимовавших). Участки обитания этих особей частично располагались за пределами площадки мечения. Самцы перемещались по всему пространству, занятому участками обитания самок, и беспорядочно спаривались с ними. Четыре самца были причислены к доминантам, остальные — к субординантам. Участки перезимовавших самок соприкасались своими границами, но не перекрывались. Участки беременных самок-сеголеток располагались обособленно в пределах неперекрывающихся участков обитания перезимовавших самок. Тенденция агрегированности у молодых взрослеющих сеголеток, особенно самок, в конце июля существенно ослабла, и их индивидуальные участки стали обособляться в пространстве. У взрослых самцов-доминантов в конце июля также стала проявляться тенденция обособления участков обитания. Появившиеся в этот период на площадке наблюдений самцы-иммигранты также заняли частично обособленные участки обитания. По мере вселения иммигрантов, среди которых присутствовали и взрослые особи полевки-экономки (*M. oeconomus*), существовавшая в начале лета группировка *M. agrestis* распалась, и большинство ее членов в начале августа покинуло площадку. Оставшиеся самцы заняли слабо перекрывающиеся участки обитания, и их взаимодействия были в высокой степени агрессивными, судя, в частности, по числу ран, обнаруженных в августе на теле зверьков. Это свидетельствует о нестабильности иерархии доминирования среди самцов, которые вне периода размножения занимают обособленные и, по-видимому, охраняемые участки обитания. Распад репродуктивной группировки, существовавшей в начале лета, практически не повлиял на распределение взрослых самок, которые в течение всего периода наблюдений занимали обособленные участки обитания. В конце июля в пределах площадки находились две обособленные группировки самок: в одной

насчитывалось восемь особей, в другой — десять. Еще одна подобная группировка лишь частично захватывала край площадки наблюдений (рис. 2.1.3.8, *А*). В конце августа произошло, фактически, слияние двух группировок самок (рис. 2.1.3.8, *Б*). К этому времени самцы занимали полностью обособленные участки обитания (рис. 2.1.3.9, *Б*).

Пространственная структура поселений темной полевки в зимний период практически не изучена. Известно лишь, что перед началом зимы отмечается повышенная миграционная активность (Myllymäki, 1970, цит. по Viitala, 1977).

Дополнительные данные о пространственно-этологической структуре поселений темной полевки приведены еще в одном исследовании (Myllymäki, 1977). Для определения размеров и конфигурации участков обитания автор этого исследования применил методику вычисления фиксированного центра участка обитания (*fixed home range centre*, Hayne, 1949) и функцию плотности точек отлова (*density function of the observed points of capture*, HR-sigma). Анализ полученных данных позволил сделать вывод, что в период размножения самцы занимают пространственно обособленные и охраняемые участки обитания, тогда как участки самок не охраняются и в значительной степени перекрываются (рис. 2.1.3.10).

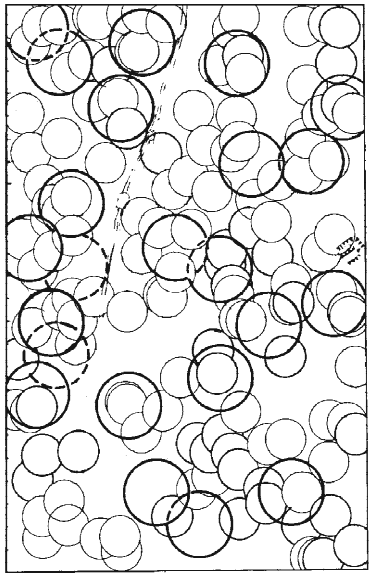


Рис. 2.1.3.10. Распределение участков обитания самцов (крупные кружки, выделенные жирной линией) и самок (мелкие кружки) темной полевки, *Microtus agrestis*, на площадке наблюдений в июле 1961 г. Остальные пояснения в тексте (по: Myllymäki, 1977).

Следует, однако, отметить, что для вычисления размеров и положения участков обитания использованы очень небольшие выборки (минимальное число отловов — 4), и это существенно повлияло на оценки степени перекрывания (в сторону завышения) участков обитания самок.

Площадь участков обитания самцов варьировала в пределах 400–800 м^2, у самок — 200–400 м^2. Выявлена парадоксальная зависимость между плотностью населения и величиной участков обитания: в годы снижения численности размеры участков были меньше, чем в годы ее пика. Произведенные расчеты показали, что число особей-соседей у самцов было минимальным, а у самок в пределах ра-

диуса, равного 2HR-sigma, насчитывалось от одной до трех особей того же пола. По мнению автора (Myllymäki, 1977), это служит свидетельством в пользу территориальности самцов и отсутствия охраны территории у самок.

Еще одно исследование, проведенное в 1994–1996 гг. в Англии с использованием радиотелеметрии и методики повторных отловов на площадках мечения в 1000 и 1300 м^2 (Loughran, 2006), показало, что площадь участков обитания самок зависит от их репродуктивных характеристик: кормящие самки занимали участки обитания с минимальной площадью (в среднем 67 м^2), а беременные — с максимальной (в среднем 230 м^2). Охрана территории ("ядра" участка обитания) характерна для самок только в периоды лактации. В начале сезона размножения "ядра" участков обитания некоторых (по-видимому, родственных) самок частично перекрывались, но в дальнейшем, по ходу репродуктивного периода, "ядра" участков соседних самок полностью обособлялись. Иными словами, в течение сезона размножения происходило усиление территориальности взрослых самок.

Наблюдения за искусственными группировками в вольере площадью 1250 м^2 (Nelson, 1995) позволили оценить влияние изменений плотности населения самцов на степень перекрывания их участков обитания при неизменной численности самок. В состав группировок входили по пять взрослых самок и либо три, либо шесть самцов. Эксперименты показали, что при увеличении числа самцов размеры их участков обитания уменьшились (в среднем с 316 до 209 м^2), а степень взаимного перекрывания возросла: в группировках с шестью самцами доля исключительно используемой части участков обитания особей этого пола была существенно меньшей (40.4%), чем в группировках с тремя самцами (соответственно, 54.6%). Вместе с тем, обнаружилось неравноценное изменение площади участков обитания: у особей с изначально небольшими участками их размеры существенно уменьшились в условиях повышенной плотности населения, тогда как у особей, занимавших крупные участки, подобного не произошло. Следует отметить, что размеры участков обитания положительно коррелировали с массой тела самцов. При обсуждении этого феномена сделано заключение (Nelson, 1995), что у самцов темной полевки устанавливаются отношения доминирования-подчинения, в которых более крупные особи, занимающие, соответственно, участки обитания большей площади, доминируют над мелкими самцами. В условиях повышенной плотности населения самцы-доминанты более успешно конкурируют за жизненное пространство. Следовательно, размеры и характер пространственного распределения участков обитания самцов в поселениях темной полевки во многом зависит от структуры социальных отношений.

Взаимодействия между особями этого пола характеризуются ярко выраженной агрессивностью, о чем можно судить по значительному числу ран у самцов в период размножения, особенно в годы подъема численности. Число особей-соседей с частично перекрывающимися участками обитания варьирует на протяжении репродуктивного цикла: у самцов проявляется тенденция снижения агрегированности к концу сезона размножения, а у самок степень агрегированности в начале сезона размножения растет, а позднее, ближе к середине сезона (в июле), начинает снижаться.

Самцы темной полевки полигамны, однако прочные парные связи отсутствуют. Состав размножающихся агрегаций нестабилен. Относительно прочные связи устанавливаются между самкой и ее потомством, но лишь до окончания периода молочного вскармливания, когда детеныши достигают двухнедельного возраста. Самка обычно покидает гнездо с подросшими детенышами, которые продолжают держаться в пределах материнского участка. Однако в возрасте 30–35 дней вероятность обнаружить молодых зверьков на материнском участке не выше вероятности нахождения их в любом другом месте.

Молодые самки, рожденные весной или в начале лета, рано становятся половозрелыми и занимают относительно обособленные участки обитания. Отмеченная в природе смена участков обитания у размножающихся самок связана, скорее всего, с тем, что они покидают подросших детенышей, оставляя их в старой гнездовой норе. Более половины молодых самок (58%) в июле-августе остаются вблизи материнских участков, однако в августе-сентябре подобные матрилинейные ассоциации распадаются. Более того, обнаруживается положительная корреляция между успехом размножения молодых самок и дистанцией их расселения (Pusenius et al., 1998).

Наблюдения в вольерах свидетельствуют, что высокая агрессивность самцов-доминантов оказывает подавляющее влияние на рост и наступление половой зрелости у молодых самцов из первых двух весенних генераций: они становились половозрелыми, но не имели шансов спариваться с самками (Myllymäki, 1977). В природе агрессивность взрослых самцов стимулирует раннее расселение самцов-сеголеток. Молодые самцы из последних выводков остаются неполовозрелыми и не принимают участия в размножении в текущем сезоне.

Данные, вполне согласующиеся с результатами исследований в природе, получены при наблюдении за искусственной группировкой взрослых особей (четыре самца и четыре самки) в условиях неволи, а именно в помещении размером 3.9×4.6 м с искусственными убежищами, кормушками и поилками (De Jonge, 1983). С первого дня наблюдений между самцами происходили непрерывные схватки, и среди особей этого пола вскоре обнаружился доминант, который дожил до конца всего срока на-

блюдений (около 5 месяцев). Остальные самцы со временем погибли. Среди самок две особи, занявшие доминирующее, спаривались с самцом-доминантом (в первую очередь) и одним из подчиненных самцов (на вторые сутки), а две другие самки, занимавшие подчиненное положение, не участвовали в размножении. Беременные самки использовали раздельные убежища.

Через 25 дней у двух доминирующих самок родились первые выводки. Детеныши в возрасте 14 дней покинули гнездовые домики, и с этого времени самки и их выводки стали жить раздельно. Взрослые самки агрессивно реагировали на детенышей, и некоторые из них погибли. В течение нескольких недель молодые зверьки держались вместе, и чем старше они становились, тем чаще подвергались атакам со стороны самца-доминанта. В течение следующих нескольких месяцев в искусственной группировке родилось 11 выводков, но большинство детенышей погибло, и общее число особей в группировке никогда не превышало 15.

Эти наблюдения свидетельствуют, что для самцов и самок темной полевки не характерны постоянные парные связи; беременные и кормящие самки живут обособленно; детеныши выселяются из гнездовой норы в возрасте около двух недель; в условиях крайне ограниченного пространства между самцами возникают ожесточенные конфликты, в результате которых выживает единственный доминирующий самец.

Дополнительные данные, полученные в наблюдениях за шестью экспериментальными группами темной полевки в открытых вольерах площадью от 36 до 120 м^2 (Осипова, 1998), вполне согласуются с приведенными выше выводами. Каждая экспериментальная группа изначально состояла из взрослых незнакомых особей, в том числе четырех самцов и двух самок. Во всех находившихся под наблюдением группах в течение недели погибли все зверьки или большинство из них, при этом интенсивность агрессивных взаимодействий была невысокой, и на теле погибших особей отсутствовали следы покусов. Основным типом взаимодействий было избегание контактов. Гибель зверьков, скорее всего, связана со стрессом, обусловленным высокой частотой контактов взрослых особей в пределах ограниченного пространства. Дальнейшие эксперименты показали, что длительное сосуществование особей этого вида в неволе возможно только при условии их совместного содержания с раннего возраста.

Результаты наблюдений за искусственными группировками темной полевки в неволе вполне согласуются с представлениями о территориальности взрослых особей этого вида в природных популяциях. Поскольку и самцы, и самки занимают обособленные и, по-видимому, охраняемые (хотя бы частично) участки обитания, их отношения основываются на территориальном доминировании. Скученность нескольких взрослых особей на ограниченной территории приводит к гибели большинства из них. У самцов в

период размножения территориальное доминирование может временно сочетаться с нестабильной иерархией доминирования, которая, возможно, влияет на репродуктивный успех особей этого пола. Территориальность среди самок выражена, по-видимому, слабее, и в условиях неволи они могут вполне успешно выживать и размножаться. Раннее расселение молодняка и повышенная агрессивность взрослых особей по отношению к молодым вполне согласуется с условно одиночным образом жизни этого вида.

Горная полевка, *Microtus montanus*, как следует из ее названия, распространена в гористых районах и предгорьях на западе Северной Америки.

Детальное исследование пространственно-этологической структуры поселений этого вида проведено в 1971–1975 гг. в штате Вайоминг (США) с использованием методики повторных отловов на нескольких площадках мечения от 0.19 до 0.52 га. Размеры и конфигурацию участков обитания определяли методом оценки минимальной площади (*minimum area method*). Дополнительно следили за перемещениями особей, меченных радиоактивным танталом (Jannett, 1978, 1980, 1981, 1982).

Исследования показали, что размножающиеся самки занимали изолированные и охраняемые гнездовые участки. Охрана участков обитания (в частности, преследование самкой-резидентом другой самки, оказавшейся на ее территории) установлена путем наблюдений за особями, меченными радиоактивным танталом. Территориальное поведение особенно хорошо выражено у кормящих самок. Один из примеров пространственного распределения участков обитания взрослых особей этого пола показан на рис. 2.1.3.11.

Наблюдения за самками, выкармливающими потомство, свидетельствуют, что мать оставляет детенышей в возрасте 13–16 дней и перемещается в другую гнездовую нору, обычно находящуюся на значительном удалении от прежней. У 7 из 15 находившихся под наблюдением самок подобное поведение отмечено летом (в июне-августе), у остальных — осенью (в сентябре-октябре). Однако при высокой плотности населения самка остается в старом гнезде вместе с детенышами либо перемещается в ближайшую нору. В этих условиях самки жили с одним-двумя выводками молодых и полувзрослых зверьков. Таким образом, в условиях высокой плотности населения у горной полевки отмечается отсрочка расселения молодняка и, как следствие, задержка полового созревания. В перенаселенных популяциях молодняк не участвует в размножении в текущем сезоне.

Самцы горной полевки в репродуктивный период занимают в значительной степени обособленные и охраняемые участки обитания в течение длительного периода (до 9 месяцев). Охрана территории, сопровождающаяся активной запаховой маркировкой, отмечается независимо от плотности населения. Самцы, охраняющие свои участки, отгоняют соперников на расстояние, превышающее в некоторых случаях 5–6 м. Однако прямые агрес-

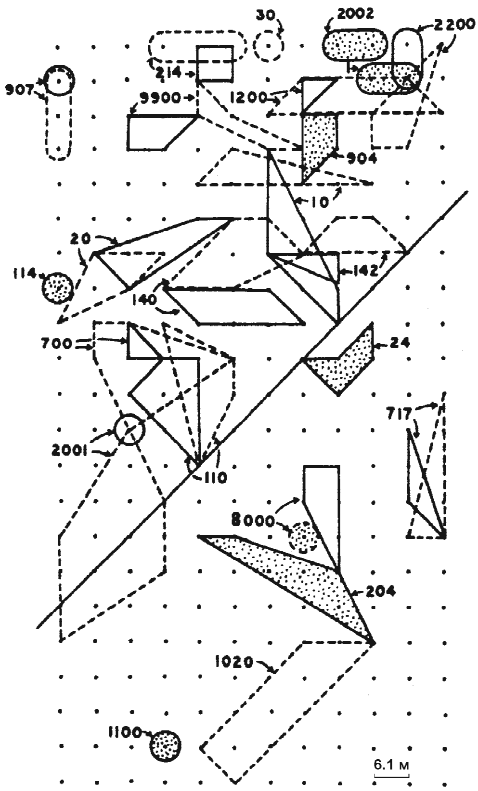


Рис. 2.1.3.11. Индивидуальные участки размножающихся самок горной полевки, *Microtus montanus*, на одной из площадок мечения в августе (сплошные линии), сентябре и октябре (пунктирные линии) 1973 г. (штат Вайоминг, США). Пунктирной заливкой выделены участки самок, исчезнувших с площадки в октябре. Цифрами обозначены номера зверьков. Точками показана разметка площадки (по: Jannett, 1978).

сивные контакты между самцами-соседями происходят относительно редко, и число особей со следами ран на теле в популяциях горной полевки относительно невелико. Чаще всего следы ранений обнаруживаются у нетерриториальных самцов. Однако в экспериментах по парному ссаживанию самцов на "нейтральной территории" между ними происходили настолько ожесточенные схватки, что в половине случаев эксперимент приходилось прекращать раньше положенного времени (Shapiro, Dewsbery, 1986).

Помимо оседлых, в популяции присутствуют самцы, не имеющие постоянных участков обитания и кочующие в пределах одного или нескольких поселений. При высокой плотности населения только территориальные самцы принимают участие в размножении. Распределение участков взрослых и молодых самцов на одной из площадок мечения при относительно низкой плотности населения показано на рис. 2.1.3.12. Охраняемая территория каждого взрослого самца перекрывает гнездовые участки одной, двух или трех самок, с которыми он спаривается. Вследствие этого систему спаривания у горной полевки при низкой плотности населения называют факультативно моногамной, или квазимоногамной, а при высокой плотности — полигинической или полигамной (Jannett, 1982; Shapiro,

Dewsbery, 1986). Вместе с тем, контакты самцов с самками относительно редки, поскольку взрослые особи проявляют агрессивность по отношению к сородичам любого пола, за исключением периодов спаривания. Однако и в эти периоды взаимодействия между половыми партнерами непродолжительны.

Обычно самцы и самки используют разные гнездовые норы. Лишь в одном случае из 18 зарегистрировано пребывание самца и самки в одном гнезде, при этом у самки не было детенышей. Наряду с этим отмечается тенденция смещения центра активности самца в пределах занимаемого участка обитания в зависимости от эстральных циклов самок: в большинстве случаев самец предпочитал держаться в пределах двух метров от рецептивной самки в течение четырех дней до рождения детенышей. Такое поведение было особенно заметным в группировках с самцом и двумя самками. Однако устойчивые парные связи не возникали (Jannett, 1981). Как показали лабораторные эксперименты, у самок отсутствует предпочтение самцов-доминантов, одерживающих победы в тестах парного ссаживания (Shapiro, Dewsbery, 1986). Этот факт вполне согласуется с результатами полевых исследований, согласно которым у самок горной полевки нет условий для выбора самцов, поскольку они спариваются обычно с одним территориальным самцом.

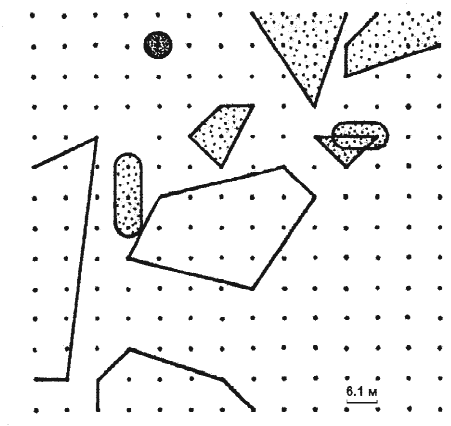


Рис. 2.1.3.12. Распределение индивидуальных участков трех взрослых и семи молодых самцов горной полевки, *Microtus montanus*, на одной из площадок мечения в сентябре-октябре 1973 г. (штат Вайоминг, США). Участки молодых самцов выделены пунктирной заливкой (по: Jannett, 1981).

Эксперименты с изъятием самок со своих участков, находящихся в пределах участка обитания самца, свидетельствуют, что в этой ситуации поведение самца существенно не изменяется (Jannett, 1981).

В тех случаях, когда группировку из трех или четырех взрослых самцов с самкой помещали в вольеру, чтобы проследить, будет ли пространство вольеры разделено на несколько охраняемых участков, к концу наблюдений в вольере оставалась только пара разнополых зверьков (Jannett, 1981).

Дополнительные данные о поведении горной полевки получены в тестах парного ссаживания самцов и самок с перекрывающимися участками обитания в лабораторных условиях на “нейтральной территории” (Jannett,

1982). Эксперименты показали, что взаимодействия "знакомых" партнеров в этой ситуации были преимущественно миролюбивыми: отмечены назоназальные контакты, скучивание, взаимные чистки и налезание на партнера. В тех случаях, когда ссаживали "незнакомых" зверьков, их взаимодействия были исключительно агрессивными.

Наблюдения за восемью разнополыми парами в клетках размером 1.3×1.3 м, заполненных сеном и торфом, показали, что в каждой паре самец и самка устраивали себе отдельные гнезда (McGuire, Novak, 1986). Самцы редко контактировали с родившимися детенышами, и никаких проявлений родительского поведения на протяжении 20-дневного периода наблюдений у них не отмечено. Заботу о потомстве демонстрировали только самки.

Полевка Таунсенда, *Microtus townsendii*, распространена в некоторых районах Северной Америки, прилегающих к тихоокеанскому побережью, и чаще всего встречается в луговых биотопах. Размножение в популяциях этого вида начинается в феврале и заканчивается в августе. Самки приносят до трех выводков за сезон. Сеголетки становятся половозрелыми в текущий сезон размножения, и у самок, рожденных в марте, первый выводок появляется уже в мае. У молодых самок хорошо выражена филопатрия, и многие из них приступают к размножению, не удалясь далеко от материнского участка (средняя дистанция отселения составляла 12.7 м, n=39). Большинство молодых самцов расселяется на большее расстояние (в среднем 30.6 м, n=9); они становятся половозрелыми в возрасте около 2 месяцев (Lambin, Krebs, 1991).

Исследование, проведенное в Канаде (Boonstra, 1977), показало, что самки конкурируют с другими особями своего пола за гнездовые участки, тогда как самцы — за особей противоположного пола. Инъекции тестостерона приводили к тому, что у самок резко повышалась частота агрессивных взаимодействий, а их участки обитания существенно увеличивались в размерах (Taitt, Krebs, 1982).

Пространственно-этологическая структура поселений полевки Таунсенда относительно подробно изучена в 1988-1989 гг. в Канаде при использовании комбинированной методики повторных отловов и радиотелеметрии на площадке мечения размером 0.8 га (Lambin, Krebs, 1991). Участки обитания взрослых самцов оказались значительно крупнее, чем у взрослых самок, и составляли в среднем 218 и 129 м^2, соответственно. Степень оседлости была высокой, и за все время наблюдений только два самца переместились с одного конца площадки на другой. Отмечены также периодические "разведывательные рейды" оседлых зверьков на соседние участки.

Степень перекрывания участков обитания особей одного пола была очень низкой (рис. 2.1.3.13). В большинстве случаев (22 из 29) доля перекрывания участков двух самцов была меньше 20% (в среднем 11.1%, n=29).

У самок доля перекрывания участков составляла в среднем 10.4% (*n*=50). Напротив, участки обитания особей противоположного пола перекрывались почти полностью, так что можно было выделить отдельные пары зверьков (например, самец *№ 2* и самка *№ 2*, самец *№ 5* и самка *№ 7*, самец *№ 6* и самка *№ 9*, самец *№ 8* и самка *№ 11*, самец *№ 11* и самка *№ 12*, рис. 2.1.3.13). Участок самца *№ 3* перекрывал участки трех самок (*№ 3*, *4* и *8*), а самец *№ 2* жил на одной территории с двумя самками (*№ 4* и *6*).

Поскольку у молодых самок хорошо выражена филопатрия, а самцы-сеголетки, наоборот, покидали материнский участок, численность размножающихся самок в течение лета значительно возросла, при этом площадь их участков сократилась приблизительно в 1.5 раза. В конце лета доля перекрывания участков обитания у родственных размножающихся самок была значительной, и в среднем составляла 45.6% (*n*=46), а у неродственных самок оставалась низкой (в среднем 12.9%, *n*=90). Вследствие филопатрии молодых самок образовались небольшие локальные группировки родственных особей этого пола с перекрывающимися участками обитания. У взрослых самцов на протяжении всего репродуктивного сезона степень перекрывания участков обитания оставалась неизменной. На основании полученных данных сделано заключение, что весной, когда соотношение полов в популяциях полевки Таунсенда равно 1:1, самцы и самки, занимающие перекрывающиеся участки обитания, образуют моногамные пары (Lambin, Krebs, 1991). Доля таких пар в некоторые годы достигает 50%. Летом, когда число самок (за счет прибылых сеголеток) увеличивается, и площадь их

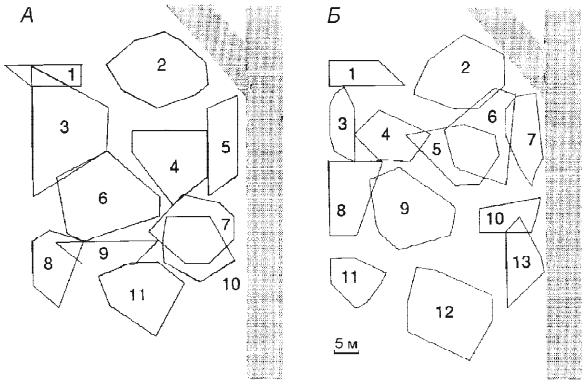


Рис. 2.1.3.13. Участки обитания 11 самцов (*А*) и 14 самок (*Б*) полевки Таунсенда, *Microtus townsendii*, на площадке размером 0.8 га в апреле-мае 1988 г. (90% *convex polygons*). Цифрами указаны номера зверьков. Штриховкой выделен ров, ограничивающий площадку (по: Lambin, Krebs, 1991, с изменениями).

участков обитания сокращается, система спариваний становится полигинической, поскольку участки обитания самцов перекрываются с участками двух, трех и даже четырех самок, но самки, при этом, спариваются преимущественно с одним самцом. В некоторых случаях отмечен и промискуитет. Полигиния отмечается не только летом, но и весной, если соотношение полов сдвигается в пользу самок, либо если самцы занимают очень крупные участки обитания. Таким образом, на протяжении годового репродуктивного цикла в популяциях полевки Таунсенда происходит смена системы спаривания от факультативной моногамии весной до полигинии или промискуитета в летний период.

Поскольку участки обитания особей одного пола располагаются обособленно, можно полагать, что и самцы, и самки охраняют занимаемую территорию. Этот вывод подтверждается наличием следов ран, обнаруживаемых у самцов, а также прямыми наблюдениями, в которых установлено, что особи этого пола преследуют "чужаков" на своих участках обитания. У самок, однако, следы ранений обнаруживаются гораздо реже, чем у самцов (Taitt, Krebs, 1982), поэтому можно полагать, что обособленность участков самок достигается не за счет прямых агрессивных взаимодействий, а за счет избегания контактов с партнерами. Территориальность самцов и самок рассматривается в качестве проксимального механизма, ограничивающего численность размножающихся особей (Taitt, Krebs, 1983).

Снежная полевка, *Microtus* (*Chionomys*) *nivalis*, распространена в горных районах Западной и Восточной Европы, Малой Азии, на Кавказе и в Закавказье. Сезон размножения этого вида в Восточных Карпатах растянут с конца апреля до начала сентября (Рогатко, 1980). Перезимовавшие самки могут приносить до 4 пометов, и среднее число детенышей в выводках невелико — 3.3 (Luque-Larena et al., 2002a). Зимой и весной в популяциях снежной полевки преобладают самки (до 80%). Вид в целом плохо приспособлен к роющей деятельности, и зверьки крайне редко занимаются устройством собственных нор, предпочитая использовать в качестве убежищ россыпи камней. Характерной чертой образа жизни снежной полевки является заготовка травянистых растений на зимний период (Мартиросян, 1970).

Пространственно-этологическая структура поселений снежной полевки изучена слабо. Исследование, проведенное в 1962–1963 гг. в Закавказье (Мартиросян, 1975) с использованием методики повторных отловов меченых зверьков на двух площадках (0.37 и 1.84 га), позволило оценить размеры участков обитания взрослых самцов и самок этого вида. Самцы занимали индивидуальные участки обитания, и их площадь составляла в среднем 600 м^2; у самок участки обитания были меньшей площади — в среднем 450 м^2. Взаимное расположение индивидуальных участков, показанное на рис. 2.1.3.14, свидетельствует о том, что взрослые особи одного пола живут, как правило, обособленно.

Взрослые самцы отличаются высокой подвижностью на протяжении всего сезона размножения. У перезимовавших самок интенсивность передвижений увеличивается перед началом размножения; беременные и кормящие самки наиболее оседлы. При высокой плотности населения отмечено частичное перекрывание участков обитания, но лишь в местах совместного сбора корма. При фуражировании зверьки совершают выходы за пределы своих участков обитания на расстояние до 40–50 м. Величина индивидуальных участков снежной полевки и их взаимное расположение зависят от многих факторов: пола и возраста особей, сезона года, индивидуальных особенностей питания.

Более позднее исследование, проведенное в 1998–2000 г. в Испании с использованием радиотелеметрии (Luque-Larena et al., 2002a, 2004), подтвердило, что самцы занимают значительно более крупные участки обитания (в среднем 5686±1409 м^2) по сравнению с самками (в среднем 1437±297 м^2), и размеры участков зверьков мало изменяются по годам.

Степень перекрывания участков обитания взрослых самцов в период размножения была существенно более высокой (в среднем 47.3± 9.3%), чем у самок (в среднем 5.3±3.2%). Участки обитания самцов и самок перекрывались лишь частично (рис. 2.1.3.15), что характерно для видов с промискуитетной системой спаривания (Luque-Larena et al., 2002a, 2004).

Несмотря на значительную степень перекрывания участков обитания взрослых самцов, особи этого пола используют жизненное пространство диффе-

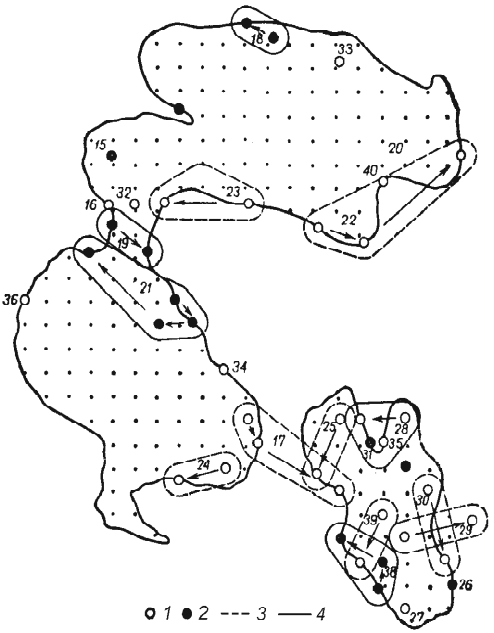


Рис. 2.1.3.14. Расположение индивидуальных участков обитания взрослых самцов (*1*, *3*) и самок (*2*, *4*) снежной полевки, *Microtus nivalis*, и схема их перемещений (показаны стрелками). Цифрами обозначены номера зверьков, точками — разметка площадок (по: Мартиросян, 1975, с изменениями).

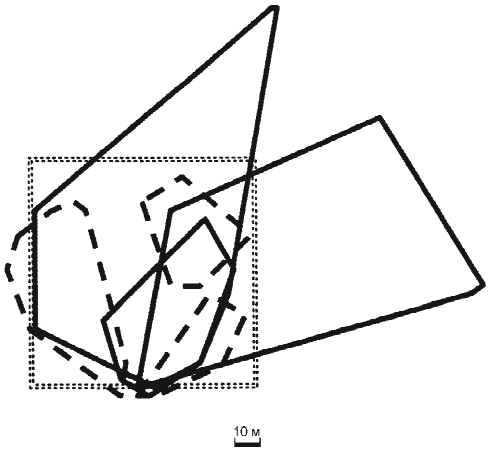


Рис. 2.1.3.15. Взаимное расположение участков обитания взрослых самцов и самок снежной полевки, *Microtus nivalis*, в первой половине сезона размножения (июнь-июль 2000 г.). Участки самцов выделены сплошными линиями, участки самок — штриховыми линиями, границы площадки вылова зверьков — двойной штриховой линией (по: Luque-Larena et al., 2004, с изменениями).

ренцированно, и, как показывают экспериментальные исследования, проявляют тенденцию частичной охраны территории в связи с установлением иерархии доминирования. В этой иерархии доминирующее положение занимают особи с большей массой тела (Luque-Larena et al., 2002b).

Детеныши по завершении периода молочного вскармливания расселяются, но некоторые из них обосновываются вблизи материнских участков обитания, благодаря чему формируются матрилинейные ассоциации.

Более подробные сведения о пространственно-этологической структуре поселений этого вида в доступных литературных источниках отсутствуют.

Норвежский лемминг, *Lemmus lemmus*, распространен на Скандинавском и Кольском полуостровах. Этот вид отличается высокой плодовитостью: в лабораторных условиях при постоянном содержании в парах самки приносят до 8 выводков в течение полугода (Покровский, Макаранец, 1980). Продолжительность беременности — 19–20 дней. Средняя величина выводка — 4.1±0.1 (n=282). По другим данным, в благоприятные годы в летних выводках насчитывается в среднем от 6.6 до 7.6 детеныша, а их максимальное число в одном помете достигает 13 (Кошкина, 1970). Число детенышей в зимних выводках меньше, и в среднем составляет 3.7 (Кошкина, Халанский, 1962). Выводковые норы устроены очень просто: от шарообразной гнездовой камеры на поверхность ведут 1-3 коротких хода длиной от 20 до 70 см. Зимой зверьки устраивают подснежные шарообразные гнезда (Кошкина, Халанский, 1963). Самое раннее половое созревание самок отмечено в возрасте 15 дней (Asp et al., 1963, цит. по Кошкина, 1970). Именно высокой плодовитостью объясняются периодические вспышки численности и массовые миграции этого вида, достигающие наибольшего размаха весной (во

второй и третьей декаде мая) и в конце лета (во второй и третьей декаде августа) и повторяющиеся каждые 4 года (Кошкина, 1962; Катаев, 1986). Для успешного размножения норвежскому леммингу необходимы зеленые подснежные корма. Зимой в условиях тундры многие кормовые растения сохраняют высокие питательные свойства, и благодаря этому в популяциях норвежского лемминга успешно проходит интенсивное подснежное размножение, обусловливающее лавинообразный рост численности в годы массовых миграций (Кошкина, 1962, 1970).

Массовые миграции норвежского лемминга на дальние расстояния некоторые исследователи объясняют сезонной сменой местообитаний (Kalela, 1961). Однако, по мнению Т.В. Кошкиной (1962), такое объяснение нельзя признать удовлетворительным по следующим причинам: (1) зимние и летние местообитания зачастую располагаются в непосредственной близости одно от другого; (2) во время массовых миграций зверьки попадают в лесные биотопы, где в массе погибают; (3) летне-осенние миграции начинаются в середине лета, т.е. задолго до смены летних местообитаний на зимние; (4) в годы массовых миграций сезонной смены местообитаний не наблюдается.

Возникновению массовых миграций норвежского лемминга способствуют некоторые черты его биологии, а именно стенотопность (обитание на небольших изолированных участках горной тундры), ранняя половая зрелость и высокая интенсивность размножения, стенофагия, высокая внутривидовая агрессивность, провоцирующая расселение молодняка и переуплотнение популяций в годы интенсивного подснежного размножения (Кошкина, 1962).

Как показывают наблюдения, взрослые оседлые особи занимают охраняемые индивидуальные участки обитания (Clough, 1965) и отличаются высокой агрессивностью к своим сородичам (Кошкина, 1970; Semb-Johanson, 1979). В лабораторных условиях половозрелые самки изгоняли со своей "территории" не только других взрослых самок, но и взрослых самцов, а также неполовозрелых зверьков. Между взрослыми особями происходят ожесточенные схватки, нередко заканчивающиеся гибелью одного из партнеров. Взрослые самки нападают на молодых зверьков, если они оказываются на их "территории". Агрессивность взрослых самок по отношению к молодняку может быть одной из причин, провоцирующих его расселение (Кошкина, 1970; Henttonen, 1980). О высоком уровне агрессивных взаимодействий между взрослыми особями свидетельствует значительное число зверьков (до 72%) со следами покусов (Огнев, 1948).

Оседлые особи ведут скрытный образ жизни и малоподвижны. У мигрантов резко изменяется поведение, они становятся агрессивными не только по отношению к сородичам, но и другим животным, в том числе хищникам (Насимович и др., 1948; Myllymäki et al., 1962). Возможно, на поведе-

ние расселяющихся особей влияет отсутствие постоянных убежищ и стимулы незнакомого окружения (Кошкина, 1962).

Важно подчеркнуть, что лемминги совершают массовые миграции не группами, а по одиночке, однако, поскольку расстояние между отдельными мигрирующими зверьками может быть небольшим, складывается впечатление, что они расселяются большими группировками (Myllymäki et al., 1962).

Эксперименты по парному ссаживанию взрослых особей на "нейтральной территории" в клетке размером 49×30×25 см (Arvola et al., 1962) показали, что относительно миролюбивые взаимодействия между самцами (взаимное обнюхивание), как правило, редки. Гораздо чаще отмечаются ожесточенные схватки, боксирование и угрожающие стойки. При ссаживании яловых самок, напротив, агрессивные взаимодействия не были типичными. К сожалению, соотношение миролюбивых, ритуализованных агонистических и агрессивных актов у самцов и самок оценить невозможно из-за отсутствия соответствующих количественных данных.

В дополнение к этим экспериментам провели наблюдения за парами беременных самок, помещенных в выгородку размером 8.1×5.4 м с деревянными гнездовыми домиками (Arvola et al., 1962). В этих условиях самки демонстрировали агрессивное поведение, если одна из них пыталась проникнуть в гнездо, занимаемое другой особью. При встрече вне гнездовых домиков самки обычно разбегались в разные стороны. Незадолго до наступления родов отмечена охрана границ занимаемой территории. В некоторых случаях между двумя охраняемыми "участками обитания" располагалась "нейтральная зона" шириной 0.5–1.0 м. После рождения детенышей каждая самка находилась только на своей территории. Если на эту территорию выпускали незнакомую самку, "хозяйка участка" немедленно ее атаковала.

Наблюдения за разнополыми особями в сезон размножения (Arvola et al., 1962) показали, что, если самка не готова к спариванию, она агрессивно реагирует на приближение самца. Нападение обычно следует после взаимного обнюхивания. Встреча самца с рецептивной самкой завершается быстрым спариванием.

Бурый лемминг, *Lemmus trimucronatus*, распространен на северо-западе Северной Америки. Для этого вида, как и для многих других представителей семейства Microtinae, характерна индуцированная овуляция.

Исследование, проведенное на Аляске в летние сезоны 1972–1973 гг. с использованием радиотелеметрии (Banks et al., 1975), показало, что взрослые самцы занимают индивидуальные участки обитания площадью в среднем 1.10 га (n=25), а беременные и кормящие самки — в среднем 0.51 га (n=17). Таким образом, участки обитания самцов значительно крупнее, чем у самок. Кроме того, у самцов обнаруживается более высокая под-

вижность и частая смена участков обитания. Подобные особенности поведения вполне соответствуют системе использования пространства, характерной для видов с промискуитетной системой спаривания. Самцы, постоянно перемещаясь в пределах своих обширных участков обитания в поисках рецептивных самок, обеспечивают себе максимальный репродуктивный успех.

Подводя итог, можно заключить, что к наиболее общим характеристикам пространственно-этологической структуры поселений рассмотренных выше представителей подсемейства *Microtinae* можно отнести высокую степень индивидуализации участков обитания взрослых особей благодаря территориальному поведению (охрана всего индивидуального участка или его определенной части), отсутствие прочных парных связей, формирование иерархии доминирования среди самцов, конкурирующих за самок в период размножения у некоторых видов, а также раннее расселение молодняка, обусловленное повышенной агрессивностью взрослых особей. Особо следует отметить сезонные изменения в системе использования пространства, выражающиеся в образовании временных агрегаций самцов с перекрывающимися участками обитания в репродуктивный период и последующем распаде этих агрегаций по окончании сезона размножения. Сезонные изменения пространственной структуры выражаются также в усилении территориальности к концу репродуктивного периода. В нерепродуктивный период (осень-зима) у взрослых особей отмечается тенденция обособления на индивидуальных участках обитания. Исключение составляют, по-видимому, представители рода *Lemmus*, у которых размножение происходит как летом, так и зимой, и пространственно-этологическая структура мало изменяется по сезонам года, за исключением периодов массовых миграций. Однако во время миграций не существует и устойчивой пространственно-этологической структуры. Следует также отметить и сезонные вариации в системе спаривания у ряда видов: весной, при относительно низкой плотности населения, отмечается факультативная моногамия (или квазимоногамные связи между половыми партнерами), а в летний период, при сдвиге полов в пользу самок, преобладает полигиния или промискуитет.

2.1.4. Подсемейство цокоров, Myospalacinae

Пространственно-этологическая структура популяций у представителей этого подсемейства изучена крайне слабо. Известно, что эти грызуны, ведущие подземный образ жизни, в том числе китайский цокор, *Myospalax* (=*Eospalax*) *fontanieri*, очень агрессивны к своим сородичам (Zhang, 2007). Взрослые особи занимают обособленные участки обитания, площадь которых составляет 1790±720 м^2 у самцов (n=5) и 260±112 м^2 у самок (n=6).

Таким образом, самцы обладают участками обитания значительно большей площади, чем самки, что характерно для видов с промискуитетной системой спаривания. Более подробных сведений о системе использования пространства и поведении этого вида не найдено.

2.2. Семейство беличьих, Sciuridae

Среди наземных беличьих к так называемым одиночным видам, у которых взрослые особи занимают обособленные индивидуальные участки обитания, относят лесного сурка, *Marmota monax*, и большинство видов сусликов, в том числе *Citellus (Spermophilus) richardsonii, C. beecheyi, C. armatus, C. franklinii, C. tereticaudus, C. lateralis* и других (Barash, 1974; Armitage, 1981).

Лесной сурок, *Marmota monax*, распространен во многих провинциях Канады и на северо-востоке США. Поселения этого вида чаще встречаются в равнинной или холмистой местности с сельскохозяйственными угодьями и вблизи лесных опушек (Barash, 1974). Для лесного сурка характерен самый продолжительный среди зимоспящих видов период наземной активности — с марта по октябрь (в общей сложности около 9 месяцев). Первые сурки, вышедшие из спячки, появляются на поверхности в начале марта. Спаривание начинается вскоре после выхода из спячки, и первые выводки рождаются в апреле. По наблюдениям в неволе, продолжительность беременности составляет 31 день (Hoyt S., Hoyt S., 1950). Число детенышей в выводках относительно невелико — от трех до четырех, в среднем 3.75 (de Vos, Gillespie, 1960). Период молочного вскармливания продолжается от 40 до 48 дней. Молодые зверьки расселяются в конце мая — начале июня и переходят к самостоятельному образу жизни. Часть молодых самок приносит потомство в текущем году (Snyder, Christian, 1960).

Взрослые особи занимают индивидуальные, не охраняемые участки обитания, которые располагаются обособленно один от другого, либо частично перекрываются (преимущественно, у особей противоположного пола) (рис. 2.2.1). 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 зверьков, вышедших из нор после первой зимней спячки (de Vos, Gillespie, 1960; Bronson, 1963, 1964). Отсутствие данных не позволяет оценить степень инди-

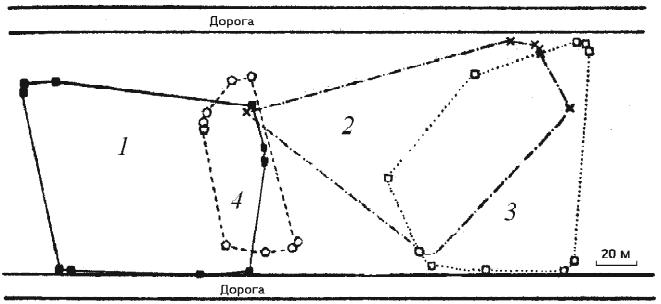


Рис. 2.2.1. Взаимное расположение участков обитания двух взрослых самок (*1, 2*), взрослого самца (*3*) и полувзрослого самца (*4*) в одном из поселений лесного сурка, *Marmota monax* (по: Bronson, 1964).

видуализации участков обитания, но у взрослых особей одного пола, судя по косвенным данным, монополизация пространства в пределах индивидуального участка приближается к максимальной.

На участке обитания взрослой особи располагается одна гнездовая нора либо система из нескольких нор (рис. 2.2.2). 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 детенышами 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 расчете на одну особь.

Во взаимодействиях между взрослыми партнерами преобладают агрессивные элементы поведения в виде преследования (40.1%), а также угрожаю-

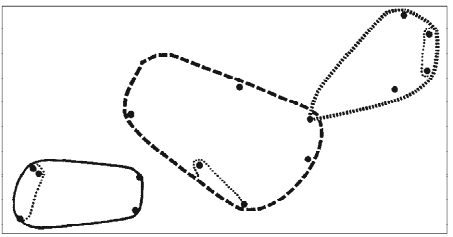


Рис. 2.2.2. Участки обитания трех взрослых самок лесного сурка, *Marmota monax*, на территории одной из сельскохозяйственных ферм в штате Онтарио (США) в период расселения молодняка (май-июнь). Мелким пунктиром выделены зоны активности самок в период беременности и лактации (март-апрель) (по: de Vos, Gillespie, 1960).

щие позы и избегание контакта (в сумме 19.7%). Преследование редко завершается прямым контактом (лишь в 7–8% случаев), 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), и к осени частота агрессивных контактов заметно сокращается (благодаря снижению уровня секреции андрогенов). У самок, в отличие от самцов, пик агрессивности приходится на период выкармливания детенышей (май-июнь).

Молодняк, расселяющийся во второй половине лета, а также полувзрослые зверьки, пережившие первую зимовку, избегают контактировать со взрослыми особями и занимают подчиненное положение в поселениях лесного сурка. Участки обитания сеголеток и годовалых особей нередко смещаются из-за контактов с агрессивными 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 изоляция поддерживается за счет агрессивной реакции резидентов, преследующих своих сородичей, независимо от их пола и возраста, на занимаемом участке обитания. Охрана территории, выражающаяся в патрулировании границ участка с регулярными пограничными демонстрациями при встрече особей-соседей, у лесного сурка не выражена. Прочные парные связи 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.

Более подробные сведения о пространственно-этологической структуре популяций лесного сурка в доступной литературе не обнаружены.

Относительно хорошо изучены пространственная структура поселений и социальное поведение суслика Ричардсона, *Citellus (Spermophilus) richardsoni*, распространенного во многих степных регионах Северной Америки (Quanstrom, 1971; Yeaton, 1972; Michener, 1973a, 1979; Davis, Murie, 1985). В годовом жизненном цикле этого вида выделяют несколько периодов, связанных с изменениями поведения и взаимоотношений особей: (1) период спариваний — приблизительно две недели после выхода из спячки; (2) период беременности и лактации самок, продолжительность которого составляет около восьми недель (апрель-май); (3) период наибольшей активности молодняка на поверхности — около четырех недель; (4) подготовка к спячке (нажировка) — с начала июля до сентября; (5) спячка — с сентября по март (Michener, 1973a, 1979).

Пространственная структура поселений и социальные взаимодействия у суслика Ричардсона относительно подробно изучены в результате поле-

вых исследований, проведенных в 1967-1968 гг. в провинции Саскачеван (Канада) с использованием методики повторных отловов и визуальных наблюдений (Yeaton, 1972). Как показали исследования, самцы занимают охраняемые участки обитания площадью в среднем около 0.6 га, в пределах которых располагаются гнездовые норы 3-5 самок. Самки спариваются с самцами в течение недели после выхода из спячки, после чего занимают обособленные охраняемые участки, средняя площадь которых составляет 0.16 га, с несколькими норами. До середины апреля самки не допускали самцов на свою территорию.

В другом исследовании (Davis, Murie, 1985) при наблюдении за мечеными зверьками на двух площадках по 1.3. га установлено, что участки обитания самцов и самок частично перекрываются, однако "ядра" участков остаются пространственно обособленными, в том числе и у самцов в период спариваний. Площадь участков обитания у 20 взрослых самцов до выхода на поверхность самок после зимней спячки составляла в среднем 0.65 га. Площадь "ядра" на участках самцов, в пределах которого они находились большую часть (80%) от общего времени активности на поверхности (рис. 2.2.3), составляла в среднем 0.16 га. Каждый самец активно охранял пространство в пределах "ядра" своего участка, изгоняя всех других самцов (Davis, Murie, 1985).

Начало периода спариваний характеризуется повышенной активностью самцов, и некоторые из них широко перемещаются между соседними поселениями. С окончанием периода спариваний самцы становятся оседлыми. В период, когда самки выкармливают детенышей, размеры участков обитания самцов сокращаются до минимума. Уровень агонистических взаимодействий между самцами резко снижается, но контакты между особями противоположного пола остаются агрессивными. Этим, возможно, и объясняется существенное сокращение размеров участков самцов (Michener, 1979).

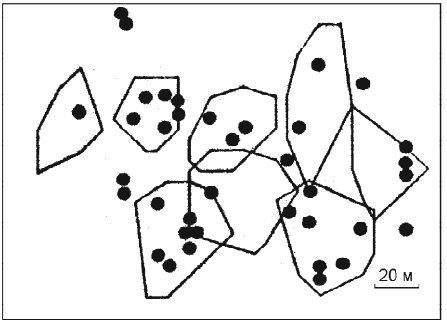


Рис. 2.2.3. Распределение "ядер" участков обитания взрослых территориальных самцов суслика Ричардсона, *Citellus richardsoni*, на одной из площадок мечения размером 1.3 га в марте-апреле 1980 г. (провинция Альберта, Канада). Черными кружками показаны места поимок самок после их выхода из спячки (по: Davis, Murie, 1985, с изменениями).

Участки обитания самок в период беременности и лактации частично перекрывались, но "ядра" участков были обособлены (рис. 2.2.4, *А*). Зоны

перекрывания участков использовались таким образом, что в каждый момент времени в пределах каждой зоны находилась единственная самка (резидент), другие же появлялись лишь в ее отсутствие. Иными словами, имела место пространственно-временнбя изоляция участков обитания. Другие самки заходили на территорию охраняемого "ядра", но лишь при условии, если хозяйки участка не было на поверхности. В противном случае самка-резидент прогоняет любого чужака. Таким образом, взаимоотношения взрослых размножающихся самок, равно как и взрослых самцов, у суслика Ричардсона могут быть определены как территориальное доминирование (Michener, 1979; Davis, Murie, 1985).

После выхода из нор молодняка взрослые самки становятся более активными на поверхности, и размеры их участков обитания увеличиваются, но без заметного увеличения размеров "ядра" (рис. 2.2.4, *Б*). Повышение активности самок не отражается на их взаимоотношениях, которые остаются, как и прежде, агрессивными, но взаимодействия между особями противоположного пола становятся более толерантными. Контакты между самцами в этот период чрезвычайно редки. В период нажировки и подготовки к спячке активность особей на поверхности снижается до минимума. Сокращаются также размеры их участков обитания. В период спячки зверьки, по-видимому, располагаются в отдельных гнездовых камерах (Michener, 1979).

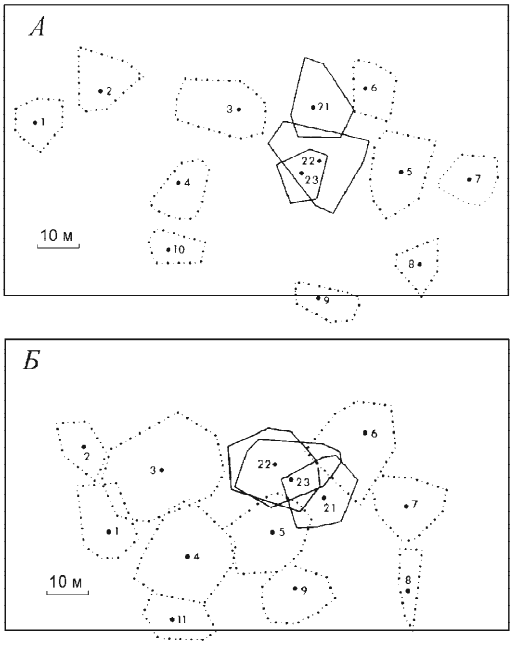


Рис. 2.2.4. Распределение "ядер" участков взрослых самцов (сплошные линии) и самок (пунктирные линии) суслика Ричардсона, *Citellus richardsoni*, на площадке мечения размером 0.84 га в мае-июне 1975 г. (провинция Альберта, Канада). *А* — период беременности и лактации самок, *Б* — после выхода молодняка. Цифры и точки указывают номера зверьков и центры их активности (по: Michener, 1979, с изменениями).

Суслик Ричардсона относится к видам,

у которых прямые контакты между взрослыми особями происходят только при спаривании и во время агрессивных стычек. Между особями-соседями постоянно сохраняется значительная дистанция — в среднем 20-25 м. Прочные социальные связи между особями противоположного пола отсутствуют. В период спариваний отмечается высокий уровень агонистических взаимодействий между самками и самцами, поскольку последние стараются проникнуть на охраняемые участки рецептивных самок. Агрессивные взаимодействия между оседлыми самками относительно редки, поскольку после выхода из спячки они занимают те же участки обитания (охраняемые территории), что и перед уходом в спячку. Участки самцов менее постоянны, но и между особями этого пола агрессивные взаимодействия отмечаются реже, чем между разнополыми особями. Наибольшее количество агрессивных контактов между самцами, в результате которых появляются раны на теле соперников, отмечается в период спариваний, когда самцы конкурируют за самок (Michener, 1979).

Контакты между самкой и ее потомством до начала расселения, которое происходит в возрасте 8 недель, в значительной степени толерантны, но любая взрослая самка агрессивно реагирует на чужих детенышей (Michener, 1973a).

Гистограммы на рис. 2.2.5 помогают составить более полное представление о характере взаимодействий между взрослыми и молодыми особями в поселениях суслика Ричардсона. Судя по соотношению агрессивных и

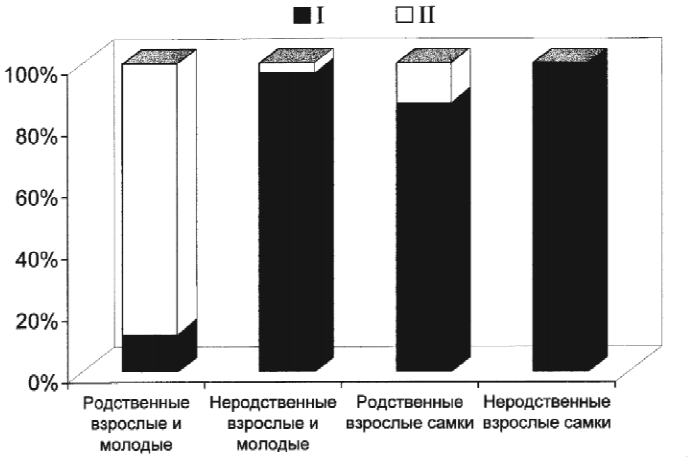


Рис. 2.2.5. Соотношение агрессивных (I) и миролюбивых (II) контактов между родственными и неродственными особями у суслика Ричардсона, *Citellus richardsoni* (по: Yeaton, 1972).

миролюбивых взаимодействий, наибольший антагонизм характерен для взрослых неродственных самок, а наиболее миролюбивые взаимодействия отмечаются между взрослыми самками и их подрастающим потомством.

Количественная оценка взаимодействий между взрослыми самцами и детенышами проведена в экспериментах по парному ссаживанию на "нейтральной территории" (Michener, 1973b). В ходе этих экспериментов зарегистрировано 320 социальных взаимодействий, из них 152 нейтральных, 19 миролюбивых и 149 агонистических. Среди последних 78% составляли акты подчинения взрослым самцам со стороны детенышей, 4% — агрессия со стороны взрослых самцов, 10% — ритуализованное агонистическое поведение, инициированное взрослыми самцами. Таким образом, в контактах между взрослыми самцами и детенышами прямая агрессия проявляется редко; преобладают, в основном, ритуализованные формы поведения, которые, однако, могут сменяться прямой агрессией по мере взросления молодняка. Расселение молодняка начинается через 4-10 недель после его выхода на поверхность. Молодые самцы удаляются на значительно большее расстояние от гнездового участка матери в сравнении с молодыми самками (G. Michener, D. Michener, 1977). Минимальное расстояние между точками поимок взрослой самки и ее годовалой дочери составляло 40 м (G. Michener, D. Michener, 1973). Иными словами, участки самок и их взрослых дочерей могут в значительной степени перекрываться. Взаимное перекрывание участков обитания обнаруживается и у особей из одного выводка (Michener, 1973a).

Таким образом, пространственно-этологическую структуру поселений суслика Ричардсона можно охарактеризовать как систему обособленных или частично перекрывающихся индивидуальных участков обитания с охраняемыми "ядрами". Взаимоотношения между взрослыми особями основаны на территориальном доминировании и характеризуются высокой степенью агрессивности и отсутствием прочных парных связей между половыми партнерами.

В связи с высоким уровнем смертности взрослых и молодых самцов в период расселения и во время зимней спячки, соотношение самцов и самок в некоторых популяциях суслика Ричардсона в весенний период составляет 0.3:1.0 (G. Michener, D. Michener, 1977). В зависимости от соотношения полов, система спаривания у этого вида варьирует от промискуитета (Quanstrom, 1971) до полигинии, основанной на охране самок самцами (*male defense polygyny*, Dobson, 1984). В последнем случае каждый взрослый самец спаривается с несколькими самками, чьи участки хотя бы частично совпадают с его собственным (Yeaton, 1972; G. Michener, D. Michener, 1977). Территориальное доминирование способствует повышению репродуктивного успеха самцов-резидентов, которые активно препятствуют спариванию конкурентов с выходящими из спячки самками.

Калифорнийский суслик, *Citellus (Otospermophilus) beecheyi*, распространен на западе и юго-западе США, а также на севере п-ова Калифорния. Период размножения у этого вида очень короткий — с февраля до середины апреля. Спаривания самцов с самками происходят в норах. Длительность беременности — около 30 дней. Большинство детенышей рождается в середине апреля. Средний размер выводка — 6.7. Период лактации длится от 6 до 8 недель. Молодые зверьки появляются на поверхности в последней декаде мая — первой половине июня. Расселение молодняка отмечается в возрасте 10–12 недель (приблизительно через 4 недели после выхода на поверхность). Наземная активность взрослых особей прекращается в конце сентября, когда они уходят в зимнюю спячку, а сеголетки остаются активными до декабря. В природе взрослые особи доживают до пяти лет. Соотношение полов в популяциях калифорнийского суслика обычно составляет 1:1 (Evans, Holdenried, 1943; Boellstorff, Owings, 1995).

Как показывают наблюдения в природе, взаимодействия между взрослыми особями этого вида бывают либо нейтральными, либо агонистическими (Evans, Holdenried, 1943; Fitch, 1948). Агрессивные контакты отмечаются регулярно, особенно зимой и ранней весной, и связаны либо с конкуренцией самцов за самок, либо с защитой кормовых ресурсов. У многих самцов обнаруживаются следы укусов и раны на голове и туловище. Следы ранений на теле самок отмечаются редко. В период размножения у конкурирующих самцов формируются отношения, основанные на иерархии доминирования (Fitch, 1948).

В поселениях калифорнийского суслика некоторые особи занимают постоянные участки обитания на протяжении всей своей жизни, другие же относительно часто перемещаются с места на место. Самцы менее оседлы в сравнении с самками (Fitch, 1948). Распределение участков обитания самцов и самок на одной из площадок мечения весной и в начале лета показано на рис. 2.2.6. Результаты повторных отловов свидетельствуют, что участки взрослых самцов в большинстве случаев обособлены один от другого либо слабо перекрываются. Участки самок перекрываются в большей степени, однако авторы исследования (Evans, Holdenried, 1943) не приводят никаких данных, позволяющих точно оценить степень перекрывания участков обитания особей одного пола. Установлено, что в значительной мере перекрываются участки и у молодых зверьков.

Среди самок и молодых зверьков с перекрывающимися участками обитания частых агрессивных конфликтов не отмечено. Взрослые самцы, напротив, гораздо более агрессивны. Они терпимо относятся лишь к детенышам, кормящимся рядом с ними, но в середине лета, когда молодняк подрастает, преследуют любого молодого зверька, который оказывается поблизости. На своих участках обитания самцы активно преследуют взрослых особей, особенно в апреле и начале мая, поэтому можно утверждать,

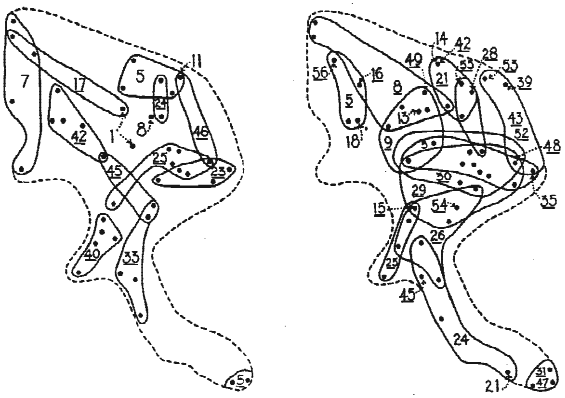


Рис. 2.2.6. Распределение участков обитания взрослых самцов (слева) и самок (справа) калифорнийского суслика, *Citellus beecheyi*, установленное по данным повторных отловов на площадке мечения с 16 апреля по 29 июня 1941 г. (границы площадки указаны пунктиром). Цифрами обозначены номера зверьков (по: Evans, Holdenried, 1943).

что они охраняют территорию (Evans, Holdenried, 1943), хотя существует и противоположная точка зрения (Fitch, 1948).

В исследовании, проведенном в Калифорнии в 1972–1973 гг. на двух площадках мечения размером 0.6 и 0.3 га (Owings et al., 1977), дана более точная оценка размеров и степени перекрывания участков обитания взрослых особей. В зависимости от локальной плотности населения площадь участков взрослых самцов варьировала от 43 до 5467 м^2, а у взрослых самок — от 21 до 4217 м^2. Степень перекрывания участков обитания у самцов составляла в среднем 33.3%, у самок — 55.8%. В пределах участка обитания каждого самца обычно располагались два-три значительно перекрывающихся участка взрослых самок.

Визуальные наблюдения позволили оценить соотношение агрессивных контактов, инициированных самцами и самками в разных ситуациях. Самцы в общей сложности инициировали 40 преследований, тогда как самки — только 14; самцы преследовали знакомых самцов в 27 случаях, а знакомых самок — в четырех случаях; между знакомыми самками агрессивные взаимодействия отмечены в трех случаях, и в пяти случаях самки преследовали знакомых самцов. Таким образом, основными инициаторами агрессивных взаимодействий являются самцы. Кроме агрессивных контактов отмечено избегание при приближении партнера. Такая форма поведения наиболее типична для самок. У самцов в период размножения зарегистрированы ритуализованные демонстрации при встрече с соперниками. Высказано мнение, что охрана территории у самцов калифорний-

ского суслика связана, прежде всего, с монополизацией готовых к размножению самок (Owings et al., 1977).

Наблюдения за мечеными зверьками, проведенные с марта 1977 г. по май 1978 г. на площадке размером 1 га (Dobson, 1983), показали, что пик агонистических взаимодействий, приходящийся на период с января по март, связан с сезоном спариваний. Некоторое увеличение числа агрессивных конфликтов наблюдали также в апреле и мае. Наибольшая частота агрессивных взаимодействий отмечается у самцов. Самки более толерантны к особям своего пола, но и у них частота агрессивных взаимодействий возрастала в сезон размножения. Самцы-резиденты в период размножения занимали участки обитания с обособленными "ядрами" и охраняли ближайших самок, с которыми спаривались. Наряду с территориальными, в поселениях калифорнийского суслика присутствуют самцы, не имеющие охраняемых участков обитания. Эти особи занимают подчиненное положение по отношению к территориальным самцам и, по-видимому, не участвуют в размножении, поскольку самки изгоняют их со своих участков обитания.

Таким образом, определенная часть самцов в популяциях калифорнийского суслика охраняет занимаемые участки обитания в сезон размножения, и наибольшее число агрессивных конфликтов между ними отмечается именно в этот период. Взаимоотношения между самцами можно определить как территориальное доминирование (в пределах "ядра" участка обитания). С окончанием сезона размножения агрессивные взаимодействия происходят редко (Dobson, 1983).

Еще одно обстоятельное исследование пространственной организации поселений калифорнийского суслика проведено в 1987-1989 гг. с использованием наблюдений за мечеными особями на площадке размером 0.5 га (Boellstorff, Owings, 1995). Исследование показало, что взрослые самцы занимали участки обитания площадью 347±53 м^2, в пределах которых располагалось "ядро" (часть участка, где зверек проводил 50% времени в периоды активности) размером 29±6 м^2. Площадь участков обитания самок была значительно большей — в среднем 746±109 м^2. Распределение участков самцов и самок на площадке мечения показано на рис. 2.2.7.

Размеры участков обитания самцов оставались неизменными на протяжении всего периода наблюдений, охватывающего и сезон размножения, и подготовку к зимней спячке. Степень перекрывания участков была высокой и у самцов (в среднем 70.1%), и у самок (в среднем 85.6%). В связи с относительно малыми размерами, участки самцов лишь частично перекрывали значительные по площади участки самок (рис. 2.2.7), при этом один участок самца накладывался на участки четырех-пяти самок. Вместе с тем, "ядра" участков и самцов, и самок оставались практически изолированными в пространстве от "ядер" других особей того же пола (рис. 2.2.8).

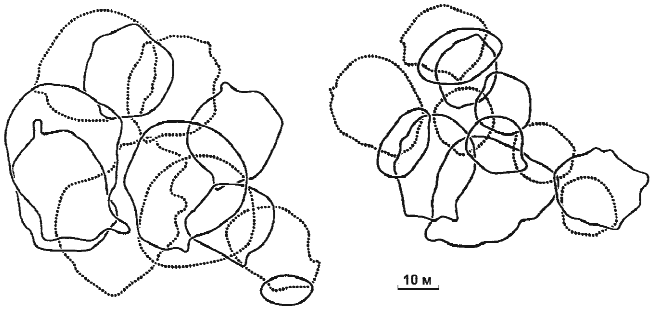


Рис. 2.2.7. Распределение участков обитания 11 самок (слева) и 11 самцов (справа) калифорнийского суслика, *Citellus beecheyi*, на площадке мечения размером 0.5 га в 1988 г. в Калифорнии, США (по: Boellstorff, Owings, 1995).

Авторы исследования, отмечая высокую степень перекрывания участков обитания самок и, в особенности, участков самцов, не ставят под сомнение охрану территории самцами, которая выражается в отсутствии перекрывания "ядер" участков обитания взрослых особей (рис. 2.2.8).

Важно также отметить, что по завершении расселения молодняка в пределах площадки мечения остались 40% молодых самок и только 19% молодых самцов. Это свидетельствует о более выраженной филопатрии среди самок этого вида в сравнении с самцами (Boellstorff, Owings, 1995).

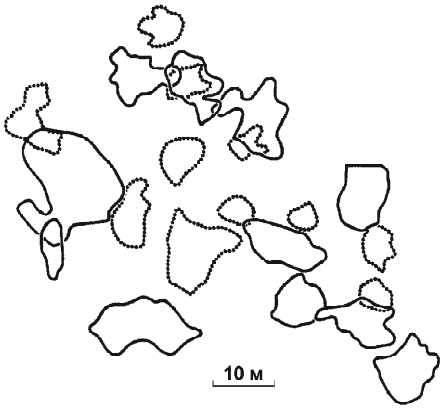


Рис. 2.2.8. Распределение "ядер" участков обитания 11 самок (сплошная линия) и 11 самцов (пунктирная линия) калифорнийского суслика, *Citellus beecheyi*, на площадке мечения размером 0.5 га в 1988 г. в Калифорнии, США (по: Boellstorff, Owings, 1995).

Других сведений о пространственно-этологической структуре поселений калифорнийского суслика в доступных литературных источниках не обнаружено.

Скалистый суслик, *Citellus (Otospermophilus) variegatus,* распространен в горных районах на юге США и в Мексике. В отличие от многих других видов, самки скалистого суслика в определенных условиях способны

приносить по два выводка за один репродуктивный сезон (Borell, Bryant, 1942). Взрослые самцы выходят на поверхность после зимней спячки во второй половине февраля — начале марта, но период спариваний откладывается до конца марта — середины апреля, когда после спячки появляются взрослые самки (Juelson, 1970, цит. по Michener, 1984). Годовалые самцы, по-видимому, не участвуют в размножении, тогда как многие годовалые самки приносят потомство. Продолжительность периода спариваний в разных частях ареала варьирует от 4 до 14 недель. Спаривающихся особей можно наблюдать с апреля до начала июля. В связи с растянутым сезоном размножения лактирующих самок можно обнаружить даже в начале октября, а молодые зверьки впервые появляются на поверхности в июле, августе и начале сентября (Ortega, 1990a). Число детенышей в выводках составляет в среднем 3.8 (Johnson, 1981). Как и у многих других видов сусликов, молодые самцы широко расселяются, но многие молодые самки остаются вблизи материнского участка (Johnson, 1981).

Согласно некоторым источникам (Juelson, 1970, цит. по Ortega, 1990b; Johnson, 1981), площадь участков обитания самцов скалистого суслика варьирует от 0.24 до 0.40 га, а у самок — от 0.15 до 0.43 га. По другим данным взрослые самцы занимают участки обитания площадью в среднем 11.8±10.3 га (n=10), а взрослые самки — 1.6±0.9 га (n=6). В среднем, 30±5% площади участка обитания самки перекрывается с участками других особей того же пола, среднее число которых равно 2.4±0.3 (Shriner, Stacey, 1991).

Наблюдения за мечеными зверьками в течение 5 лет (с 1983 по 1987 г.) в штате Аризона, США (Ortega, 1990a,b) с применением радиотелеметрии показали, что площадь участков обитания самцов в мае-июне составляет в среднем 5.7–7.9 га, а осенью (сентябрь-октябрь) сокращается до 1.3 га. У самок размеры участков обитания весной и летом меньше, чем у самцов (в среднем 3.1–4.5 га), а в октябре сокращаются до 2.8 га. На участке обитания каждого зверька располагается несколько нор, которые используются в течение всего сезона наземной активности.

Один из примеров пространственного распределения участков обитания взрослых самцов и самок показан на рис. 2.2.9.

Степень перекрывания участков обитания самцов-соседей в период спариваний высока и составляет более 77%. У самок также отмечена высокая степень перекрывания участков, достигающая 98%. Весной самцы широко перемещаются в поисках контактов с рецептивными самками, и именно этим объясняется взаимное перекрывание их участков обитания. Самцы с увеличенными семенниками занимали участки обитания значительно большей площади, чем годовалые, не участвовавшие в размножении зверьки. В определенные периоды взрослые особи охраняют пространство вблизи основной норы. Это в особенности характерно для кормящих самок (Ortega, 1990b).

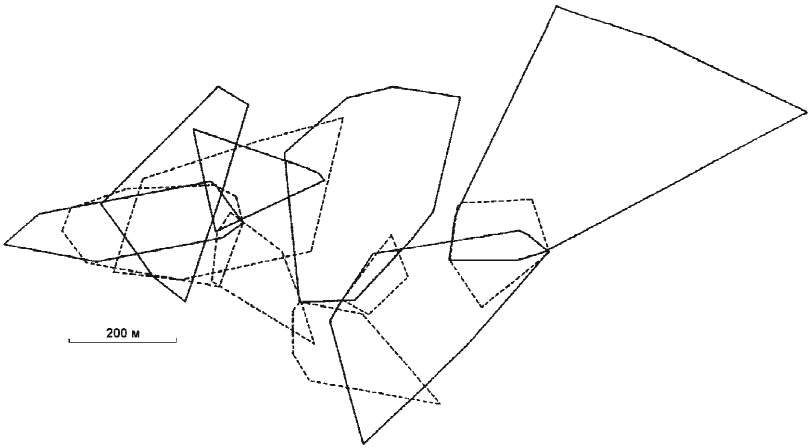


Рис. 2.2.9. Границы участков обитания шести самцов (сплошные линии) и шести самок (штриховые линии) скалистого суслика, *Citellus variegatus*, установленные методом радиотелеметрии в период спариваний (май 1987 г.) в штате Аризона, США (по: Ortega, 1990b).

По мнению одних авторов, охрана участков обитания у скалистого суслика практически не выражена (Ortega, 1990b), тогда как другие полагают, что самцы охраняют занимаемые территории, которые слабо перекрываются (Johnson, 1981). Охрана территории, представляющей собой "ядро" участка обитания с гнездовой норой, характерна и для кормящих самок (Johnson, 1981).

По наблюдениям в природе, прямые контакты между взрослыми особями, за исключением периода спариваний, а также взаимодействия между молодыми зверьками из разных выводков отмечаются редко (Shriner, Stacey, 1991).

Детальные наблюдения за оседлыми зверьками на площадке мечения размером 1 га проведены с 1 марта по 1 октября 1979 г. в штате Техас, США (Johnson, 1981). В марте оседлое население состояло из двух взрослых самцов (один из них годовалого возраста) и 11 взрослых самок; у шести из них позднее появилось потомство. Детеныши вышли на поверхность в июне, в возрасте 6-8 недель. Между двумя взрослыми самцами сложились отношения доминирования-подчинения, и более старший самец стал доминантом. Подчиненный самец держался на периферии территории, охраняемой самцом-доминантом. В период размножения на площадке появилось еще четыре взрослых самца, при этом два из них пытались спариваться с оседлыми самками. Доминирующий самец во всех случаях прогонял пришлых самцов со своей территории.

В период спариваний между самцами происходят частые агрессивные конфликты, и этот факт подтверждается тем, что у 77% особей этого пола на теле обнаруживаются раны и следы укусов. У самок телесных повреждений не отмечено (Johnson, 1981). Систему спариваний у скалистого суслика можно обозначить как полигинию, основанную на охране самок самцами (*male defense polygyny*, Emlen, Oring, 1977; Dobson, 1984).

Участки самок в период беременности и лактации, а также в течение месяца после выхода детенышей на поверхность, перекрывались в значительной степени, но их "ядра" оставались обособленными и охраняемыми. У самок, занимавших частично перекрывающиеся участки обитания, выявлена пространственно-временнбя изоляция, выражавшаяся в том, что в зоне перекрывания участков они кормились в разное время.

Соотношение агонистических и миролюбивых контактов между самками с апреля по июнь составляло 6:4, и на этом основании можно сделать вывод о преимущественно антагонистических отношениях между особями этого пола. Кормящие самки были агрессивными и по отношению к взрослым самцам (Johnson, 1981).

Площадь участков обитания, занимаемых детенышами в первые дни после выхода на поверхность, была минимальной (около 1 $м^2$), но через месяц сравнялась с размерами участков взрослых особей (Johnson, 1981).

Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре поселений скалистого суслика не обнаружено.

Американский суслик, *Citellus (Spermophilus) parryi,* распространен в Северо-Восточной Сибири, на Чукотке, Аляске, в северных провинциях Канады и на некоторых островах Берингова моря. Начало зимней спячки у этого вида приходится на октябрь или ноябрь (Carl, 1971; Watton, Keenleyside, 1974). Самцы выходят на поверхность после спячки в середине или конце апреля, самки — одной-двумя неделями позже (Hock, 1960, цит. по Michener, 1984; Green, 1977; Чернявский, 1984). Спаривания самцов с самками происходят в течение следующих двух недель. Беременность длится 25 дней. Среднее число детенышей в выводке составляет 7.6 (n=9). Молодняк рождается в июне (Mayer, 1953; Чернявский, 1984), около месяца находится в норе с самкой, после выхода на поверхность еще в течение месяца держится вместе с матерью на одном участке, и лишь позднее переходит к самостоятельной жизни. Иными словами, расселение молодых особей происходит через 4 недели после их выхода на поверхность. В возрасте 3-4 месяцев молодые зверьки достигают размеров взрослых особей. В августе между ними отмечаются первые агонистические контакты. В октябре взрослые и сеголетки занимают отдельные гнездовые норы и готовятся к зимней спячке (Mayer, 1953; Mitchell, 1959; Carl, 1971; Watton, Keenleyside, 1974; Чернявский, 1984).

Пространственную структуру поселений американского суслика изучали в 1960–1961 гг. на Аляске при наблюдении за мечеными особями на

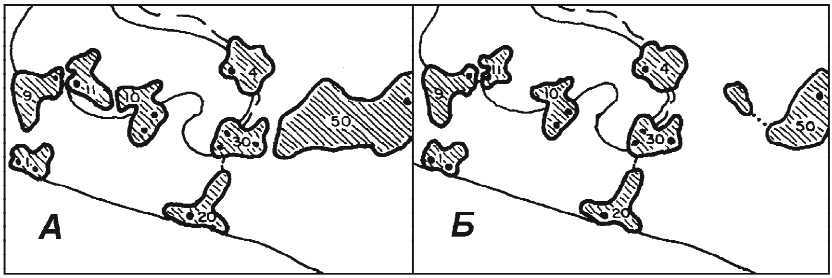


Рис. 2.2.10. Охраняемые территории (заштрихованы) восьми взрослых самцов американского суслика, *Citellus parryi*, в мае (*А*) и июне (*Б*) 1961 г. Цифрами указаны номера зверьков, точками — расположение гнездовых нор (по: Carl, 1971, с изменениями).

площадке размером 30 га (Carl, 1971). Пространственное размещение охраняемых участков самцов на площадке наблюдений в конце весны и начале лета показано на рис. 2.2.10.

Каждый самец весной занимает отдельный охраняемый участок, в пределах которого обосновываются вышедшие из спячки самки. Последние не участвуют в территориальных конфликтах. Если взрослая самка окончательно занимает гнездовую нору, другие особи того же пола избегают приближаться к ее норе. Кроме территориальных, в поселениях американского суслика могут присутствовать самцы, не имеющие охраняемых территорий, и соответственно, получающие меньше шансов на спаривание с самками. Они могут обосноваться на участке какого-либо самца-резидента в случае его гибели. В 1961 г. на площадке наблюдений размером 30 га насчитывали 13 самцов с охраняемыми участками обитания, часть которых показана на рис. 2.2.10. Размеры участков обитания самцов зависели от обилия кормов, и самые крупные из них располагались в биотопах, наиболее бедных кормами. Минимальный охраняемый участок самца занимал площадь 0.14 га, а самая большая территория охватывала 21.8 га. Средние размеры территории, занимаемой самцами весной, составляли 12.3 га. Самки выбирали подходящие гнездовые норы на участке ближайшего самца и в некоторых случаях беспрепятственно переходили на участки соседних самцов, если находили там более благоприятные условия. Самец не демонстрировал никакой агрессии в случае появления на своем участке незнакомой самки (Carl, 1971).

По другим данным, участки обитания самцов в период спариваний значительно перекрываются, но в пределах каждого участка остается изолированное “ядро”, площадь которого в среднем составляет 28% от площади

всего участка. В период, когда самки выкармливают детенышей, размеры абсолютно монополизированного самцом "ядра" участка увеличиваются на 75–80% (McLean, 1983). Наблюдения свидетельствуют, что в мае, в период массовых территориальных конфликтов и распределения участков обитания, самцы роют вдоль границ своих охраняемых территорий углубления в почве диаметром 5–8 см и глубиной от 10 до 25 см. Такие углубления появляются сразу после пограничных схваток между особями-соседями и, по-видимому, служат маркерами занимаемой территории (Carl, 1971).

Детальное исследование социального поведения арктического суслика проведено в условиях содержания зверьков в вольере площадью 700 м^2 (Watton, Keenleyside, 1974). Как показали наблюдения, даже на ограниченной площади вольеры у части взрослых особей проявлялось территориальное поведение: они охраняли пространство вблизи гнездовой норы. В территориальных конфликтах отмечены боковые стойки, выпады, преследования, схватки, а также маркировочное поведение — потирание щечными железами о различные объекты вблизи выходов из норы. Некоторые особи не имели охраняемых участков и занимали временные убежища на периферии вольеры. Ритуализованное агонистическое поведение в виде боковых стоек угрозы чаще всего демонстрировали территориальные самцы. Подобное поведение отмечено и в природе (Carl, 1971), когда самцы-соседи после взаимной демонстрации боковых стоек переходили к схваткам, длящимся от нескольких секунд до одной минуты. Преимущество в территориальных конфликтах чаще получают особи, первыми занявшие и пометившие свой участок, а также особи, отличающиеся большей массой тела. Однако основную роль в борьбе за территорию играет фактор первенства, тогда как вес зверька (как показатель возраста) имеет второстепенное значение (Watton, Keenleyside, 1974).

Наблюдения в природе показывают, что в июле агрессивные взаимодействия между особями прекращаются, но возобновляются в начале августа, и их частота постепенно увеличивается, причем агрессивные контакты отмечаются не только между взрослыми зверьками, но и между сеголетками. Предметом территориальных конфликтов в конце лета служат небольшие участки обитания, обычно не превышающие 30 м в поперечнике, с расположенной в центре гнездовой норой. К середине сентября территориальные конфликты вновь прекращаются, поскольку все подходящие для зимней спячки норы оказываются распределенными между взрослыми особями и сеголетками (Carl, 1971).

Изучение особенностей расселения молодняка американского суслика показало, что самцы перемещаются на значительно большее расстояние в сравнении с самками. В частности, лишь 1.3% от общего числа годовалых самцов занимали участки обитания в радиусе 200 м от материнского участка, тогда как доля годовалых самок на той же площади была значительно

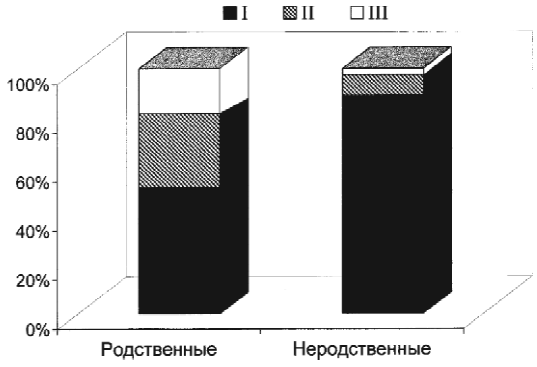


Рис. 2.2.11. Соотношение агонистических (I), нейтральных (II) и миролюбивых (III) актов во взаимодействиях между родственными и неродственными самками в поселениях американского суслика, *Citellus parryi* (по: McLean, 1982).

большей — 41.6% (McLean, 1982). Расселение самок, достигших половой зрелости, отмечается крайне редко, тогда как взрослые самцы могут перемещаться на значительные расстояния в поисках подходящего участка обитания. В результате, в поселениях американского суслика возникают диффузные агрегации самок, находящихся в близком родстве, например самки с взрослыми дочерьми либо сестринские группировки. Взаимодействия между родственными самками отличаются толерантностью (рис. 2.2.11), выражающейся в повышенной частоте миролюбивых контактов, в том числе взаимных чисток (аллогруминг), которые ни разу не зарегистрированы во взаимодействиях между неродственными самками. Аллогруминг отмечается только ранней весной, и лишь при условии, что хотя бы одна из самок в диаде еще не спаривалась с самцом. У родственных самок участки обитания перекрываются в значительно большей степени, чем у неродственных (McLean, 1982).

К рассматриваемой категории видов, по-видимому, можно отнести и крапчатого суслика, *Citellus suslicus*, распространенного в степных регионах Восточной Европы. Выход из спячки взрослых особей этого вида отмечается в феврале-марте, а залегание в спячку — в июне-июле. Молодые зверьки уходят в спячку на 1.5–2 месяца позже взрослых особей. В августе-сентябре отмечается кратковременный выход части самцов из спячки для пополнения истощившихся запасов жира. Полагают, что раннее снижение активности взрослых самцов, приходящееся на период расселения молодняка, ослабляет напряженность территориальных отношений в поселениях этого вида (Лобков, 1982).

Пространственную структуру поселений крапчатого суслика изучали в Одесской области с использованием методики повторных отловов, а также путем визуальных наблюдений за мечеными особями (Лобков, 1976, 1978, 2003). Первыми от зимней спячки пробуждаются самцы, которые поначалу малоподвижны и редко контактируют друг с другом. Позднее между ними отмечаются схватки и преследования, в результате которых у некоторых осо-

бей появляются следы покусов и укороченные хвосты. Именно весной, когда самки еще не вышли из спячки, можно наблюдать многочисленные схватки между самцами и продолжительные челночные преследования, когда соперники неоднократно меняются ролями, достигнув определенного рубежа на границе своих участков. Подобный характер взаимодействий тесно связан с охраной территории. На основании регистраций положения зверьков во время территориальных конфликтов можно определить границы их участков (рис. 2.2.12).

Формирование территориальной структуры в виде частично обособленных и охраняемых участков обитания самцов завершается к началу пробуждения самок. В период спариваний столкновения между самцами приобретают наиболее массовый характер. Если после выхода на поверхность первых самок отмечали один агрессивный контакт между самцами за 1 час наблюдений, то через 10 дней их среднее число возросло до 6.3 (Лобков, 1976, 1978). В период спариваний около рецептивной самки иногда собирается несколько самцов, и между ними возникают агрессивные столкновения. Уровень агрессивности самцов влияет на размеры их участков обитания. Отмечено, что некоторые самцы проявляли агрессивность к другим особям того же пола в радиусе 10–15 м от своей постоянной норы, другие же нападали на незнакомых самцов лишь в непосредственной близости от норы.

У самок охрана территории отмечается в период беременности, при этом они атакуют любую приближающуюся к их участку обитания особь. Охрана территории прекращается с началом расселения молодняка.

Молодые зверьки расселяются в возрасте 2–2.5 месяцев и занимают индивидуальные участки обитания. Со второй половины июня в популяциях крапчатого суслика наблюдаются агрессивные столкновения между сеголетками. Таким образом, у рассматриваемого вида охраняемые индивидуальные участки обитания занимают как взрослые, так и молодые особи.

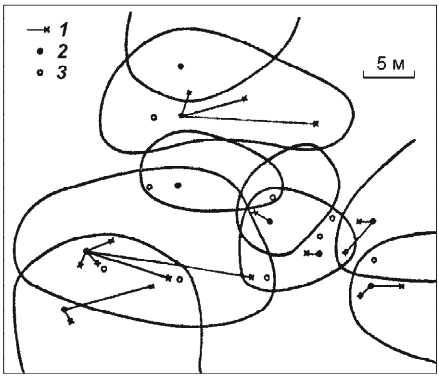


Рис. 2.2.12. Расположение охраняемых участков обитания самцов крапчатого суслика, *Citellus suslicus*, на одной из площадок мечения в феврале-марте 1975 г. в Одесской области. *1* — места нападений оседлых самцов на привязанных “чужаков”, *2* — норы самцов, *3* — норы самок (по: Лобков, 1978, с изменениями).

Крапчатому суслику свойственна достаточно ярко выраженная оседлость: зверьки, отловленные в марте-апреле, оставались на своих участках обитания в мае и летние месяцы, а многие из них — на протяжении двух-трех лет (Лобков, 1978).

Характерной особенностью территориального поведения крапчатого суслика является проявление повышенной толерантности к особям-соседям, и часть территории они используют совместно. Толерантность проявляется, прежде всего, в том, что прямые агрессивные контакты между зверьками-соседями отмечаются редко, а территориальные столкновения ограничиваются угрожающими позами и выпадами, не сопровождающимися преследованием.

Территориальность самцов сказывается на их участии в размножении. Пробуждение особей этого пола от спячки в отдельные годы растягивается на полтора месяца. Самцы, вышедшие из спячки последними, оказываются в ситуации, когда наиболее благоприятные участки уже заняты ранее пробудившимися соперниками. В связи с этим они вынуждены занимать подчиненное положение в поселении либо выселяться в менее оптимальные биотопы, и их возможности спаривания с самками в текущем году оказываются существенно ограниченными.

Территориальные самцы, пробудившиеся раньше других, спариваются с несколькими самками, чьи гнездовые участки оказались в пределах их охраняемых территорий (Лобков, 1976). На характере размножения сказывается и плотность популяции: в поселениях с высокой численностью возникает дефицит пригодных для заселения участков обитания, в связи с чем резко повышается агрессивность особей-резидентов по отношению к расселяющимся мигрантам, которые не имеют возможности закрепиться в переуплотненных поселениях. По этой причине, среди оседлого взрослого населения возрастает частота родственных спариваний, которые приводят к снижению плодовитости самок (Лобков, 2003).

Малый суслик, *Citellus pygmaeus*, распространен в степных районах юга России и Казахстана. Этот вид отличается относительно высокой плодовитостью: среднее число эмбрионов у беременных самок в разных регионах варьирует от 6.0 до 8.7 (Кыдырбаев, 1980; Удовиков и др., 2005).

Пространственно-этологическую структуру популяций малого суслика изучали в Предкавказье, Северном Прикаспии и Западном Казахстане (Варшавский, 1957; Солдатова, 1962; Соломатин, 1975; Кузнецов, 1976; Магомедов, 1980; Шилов, 1983; Удовиков и др., 2003). Согласно литературным данным, взрослые особи этого вида занимают охраняемые участки обитания, однако границы участков частично перекрываются, особенно при высокой плотности населения и в сезон спариваний. Тем не менее, “ядра” участков всегда остаются пространственно обособленными. В зоне перекрывания нескольких участков, где зверьки регулярно кормятся совме-

стно, их взаимоотношения могут быть в значительной степени толерантными и не сопровождаются агрессивными взаимодействиями. Самцы в период беременности самок и выкармливания молодняка нередко отселяются на соседние норы, располагающиеся рядом с участками самок (Варшавский, 1957; Кузнецов, 1976).

Размеры индивидуальных участков варьируют в зависимости от обилия кормов и физиологического состояния особей. Площадь участков обитания самцов постепенно уменьшается в течение периода наземной активности (от пробуждения до очередной спячки), а у самок, напротив, увеличивается после расселения молодняка (Удовиков и др., 2003).

Данные картирования свидетельствуют, что площадь участков взрослых особей зависит и от географических условий: в Северном Приаралье она составляет в среднем 0.42 га, а в Придонских степях — 0.15 га (Варшавский, 1957). В мезофильных местообитаниях пустынной зоны, богатых кормами, участки обитания существенно меньше (в среднем 0.34 га), чем на плакорных участках с плохими кормовыми условиями (в среднем 0.54 га). В условиях Северного Приаралья участки самцов и самок занимали площадь в среднем 0.40 и 0.37 га, соответственно. В Придонских степях самцы занимали участки вдвое меньшей площади (в среднем 0.09 га) в сравнении с самками (в среднем 0.17 га). Наибольшей величиной отличались гнездовые участки размножающихся самок (в среднем 0.47 га), особенно в период молочного вскармливания молодняка. По окончании расселения молодых особей и перед залеганием в спячку площадь участков обитания сокращалась приблизительно на 35% (Варшавский, 1957).

В Северном Прикаспии размеры суточных участков взрослых самцов от весны к лету закономерно уменьшались, и перед залеганием в спячку их площадь сокращалась до 240 м^2. У самок, напротив, размеры суточных участков от весны к лету увеличивались с 527–577 м^2 до 2750 м^2, и лишь перед залеганием в спячку уменьшались (Кузнецов, 1976).

Гнездовая нора у малого суслика чаще расположена не в центре индивидуального участка, а ближе к периферии. Помимо гнездовой норы, на участке располагается 7–8 (в пустынной зоне — 14-16) защитных нор (Варшавский, 1957).

Агрессивные конфликты между особями-соседями у малого суслика отмечаются очень часто. Характер взаимодействий меняется на протяжении всего сезона наземной активности этого вида. В период спариваний, а также с началом расселения молодняка, нарушения границ индивидуальных участков временны и краткосрочны. В другие периоды территориальные конфликты происходят регулярно, и частота агрессивных взаимодействий между взрослыми особями повышается. В результате может происходить перераспределение гнездовых участков и изменение плотности населения в локальных популяциях.

Расселяющиеся молодые зверьки могут занимать участки обитания залегших в спячку взрослых самцов и яловых самок. Это вторичное заселение приводит к перераспределению участков обитания следующей весной, поскольку перезимовавшие годовалые зверьки выходят на поверхность на уже занятых участках взрослых особей, пробудившихся в более ранние сроки. В результате годовалые зверьки вынуждены покидать зимовочные норы и мигрировать в поисках незанятой территории. Вследствие этого весеннее перераспределение плотности населения сусликов также закономерно, как и перераспределение в период расселения молодняка. В результате уже через две недели после окончания выхода из спячки перезимовавших зверьков плотность населения изменяется весьма существенно.

Характер использования пространства в поселениях малого суслика в Западном Казахстане и Волгоградской области более подробно изучен в период, захватывающий последние стадии беременности самок, выкармливание молодняка и первые дни после выхода молодых зверьков на поверхность (Солдатова, 1962). При низкой плотности населения самцы занимали участки обитания площадью от 0.65 до 1.10 га. По своим размерам участки самцов значительно превосходили участки обитания самок, площадь которых варьировала от 0.45 до 0.65 га. При высокой плотности населения участки обитания сокращались в размерах: у самцов в среднем до 0.38 га, у самок — до 0.24 га. Самцы при низкой плотности населения использовали свои участки неравномерно: выделялись наиболее предпочитаемые места кормежки и редко посещаемые локусы. У самок в тех же условиях структура использования участков была слабо дифференцированной из-за меньших их размеров. При значительном увеличении плотности населения структура использования пространства в пределах индивидуальных участков самцов и самок становилась более однородной.

При низкой плотности населения соседние участки обитания зверьков перекрывались лишь частично (рис. 2.2.13). Характер использования зоны перекрывания соседних участков определяется ее кормовой ценностью. Если таковая низка, особи-соседи редко посещают зону взаимного перекрывания участков и редко контактируют друг с другом. Если же область перекрывания располагается в местах с обилием кормовых растений, особи-соседи нередко кормятся в непосредственной близости друг от друга и посещают одни и те же защитные норы.

Степень перекрывания индивидуальных участков резко возрастает при высокой плотности населения (рис. 2.2.14). В этом случае трудно выделить ту часть индивидуального участка, которую использует один зверек, поскольку ее размеры невелики (обычно в радиусе 2-3 м от постоянной норы). Постоянная нора в этих условиях располагается в той части индивидуального участка, которая перекрывается наименьшим числом участков особей-соседей, и только эта нора используется одним зверьком. Значительная сте-

пень перекрывания индивидуальных участков нескольких особей в условиях высокой плотности населения приводит к резкому возрастанию числа контактов между особями-соседями.

Наблюдения показывают, что агрессивные конфликты между взрослыми особями в поселениях малого суслика относительно редки и отмечаются только в тех случаях, когда один зверек заходит в постоянную нору другого, т.е. оказывается на охраняемой территории, хотя ее размеры при высокой плотности населения очень невелики. Хозяин норы прогоняет пришельца, но преследование прекращается сразу, как только оба зверька оказываются вне норы и за пределами охраняемой территории. На совместно используемой территории зверьки не проявляют агрессивности по отношению друг к другу. Если на охраняемой территории оказывается зверек, участок которого располагается на значительном от нее удалении, он немедленно подвергается преследованию со стороны хозяина территории, к которому присоединяются и другие особи-соседи, участки которых взаимно перекрываются. Наибольшая агрессивность особей-резидентов проявляется во взаимодействиях со зверьками, которые перемещаются в поисках незанятой территории. Таким образом, охрана территории у малого суслика проявляется во всех случаях, но дифференцированно: “ядро” участка, сколь бы малым оно ни было, охраняется от всех особей своего вида; особи-соседи столь же активно охраняют всю площадь своих участков от незнакомых “чужаков”. Различия в использовании территории малым сусликом при разной плотности населения носят чисто количественный характер (Солдатова, 1962).

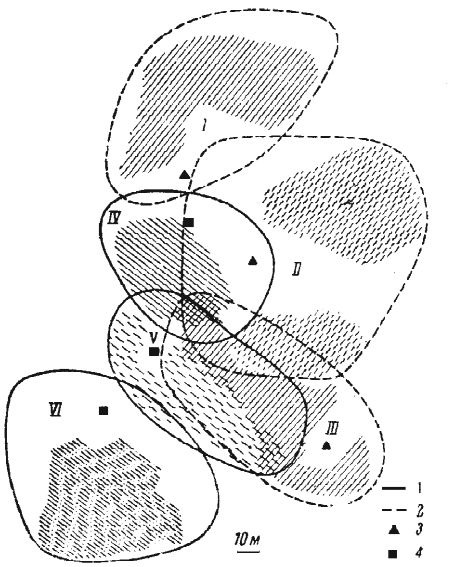


Рис. 2.2.13. Индивидуальные участки взрослых особей малого суслика, *Citellus pygmaeus*, при низкой плотности населения в мае 1952 г. в Волгоградской области. *1* — границы участков самок, *2* — границы участков самцов, *3* — постоянные норы самцов, *4* — постоянные норы самок. I-VI — номера зверьков. Штриховкой выделены предпочитаемые места кормежки (по: Солдатова, 1962).

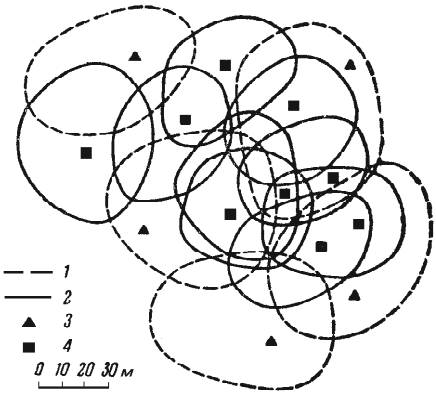


Рис. 2.2.14. Индивидуальные участки взрослых особей малого суслика, *Citellus pygmaeus*, при высокой плотности населения в мае-июне 1953 г. в Волгоградской области. *1* — границы участков самцов, *2* — границы участков самок, *3* — постоянные норы самцов, *4* — постоянные (выводковые) норы самок (по: Солдатова, 1962).

Сходные выводы сделаны в другом исследовании (Соломатин, 1975) при наблюдениях за мечеными особями в поселениях с высокой плотностью в Западном Казахстане. Территориальные конфликты между особями-соседями проявлялись не только в виде преследования, но и в ожесточенных схватках. Нередко отмечали челночные преследования, когда партнеры менялись ролями, пересекая определенный рубеж между их участками. Встречи особей-соседей вблизи границы участков сопровождались демонстрацией ритуализованного агонистического поведения (угрожающие позы) и запаховой маркировкой территории. Все эти факты не позволяют сомневаться в наличии охраны территории у малого суслика.

Уменьшение размеров участков обитания с увеличением плотности населения выявлено и в глинистых полупустынях северного Прикаспия (Джаныбек): в поселениях с низкой плотностью средние размеры участка обитания составляли 496±42 м^2, а при высокой плотности населения уменьшались в среднем до 89±11 м^2 (Магомедов, 1980). Параллельно с уменьшением площади индивидуальных участков возрастала агрессивность зверьков, связанная с охраной территории. Увеличение числа агрессивных контактов между взрослыми особями приводило к нарушению сексуального поведения, блокированию размножения, нарушению лактации у кормящих самок и даже к гибели молодняка. Плотность населения в 143 особи/га в популяциях малого суслика, по-видимому, является критической для успешного выживания вида. Тем не менее, увеличение числа агрессивных взаимодействий до определенного предела может служить механизмом поддержания оптимальной плотности, способствующим рассредоточению избыточной части населения (Шилов, 1983).

Относительно подробно изучена пространственно-этологическая структура поселений уинтского суслика, *Citellus (Spermophilus) armatus*, распространенного на северо-западе США (Slade, Balph, 1974; Clark, Russell,

1977). Зимняя спячка у этого вида заканчивается в последней декаде марта — середине апреля (Balph, 1984). Первыми выходят из спячки взрослые самцы, затем взрослые самки, за ними — годовалые самки и последними выходят годовалые самцы (Knopf, Balph, 1977). Сразу после выхода взрослых самок начинается спаривание взрослых особей, к которым присоединяются и годовалые самки. Самки, скорее всего, могут спариваться одновременно с двумя самцами (Balph, 1984). Беременность длится 23–26 дней. Число детенышей в выводках составляет в среднем 4.6±0.2 у годовалых самок и 6.0±0.3 у самок старше 1 года. Детеныши появляются из выводковых нор в конце мая — начале июня. Начало расселения молодняка отмечается в возрасте 2–3 недель после выхода на поверхность, когда молодые зверьки перестают возвращаться на ночевку в гнездовую нору своей матери (Balph, Stokes, 1963).

Взрослые самцы первые два дня после выхода из спячки мало активны, а позднее приступают к маркировке своих участков обитания и вступают в схватки с другими самцами. По данным одних авторов, значительная часть взрослых самцов занимает охраняемые участки обитания (территории), а другие не имеют постоянных участков и находятся в подчиненном положении по отношению к территориальным самцам (Burns, 1968, цит. по Clark, Russell, 1977). По другим данным, результат схватки, как правило, не зависит от места встречи соперников, хотя каждый самец доминирует в пределах “ядра” своего участка обитания, перекрывающегося с участками самцов-соседей (Balph, Stokes, 1963). Агрессивные стычки между самцами обусловлены конкуренцией за самок и приурочены, главным образом, к периоду спариваний. По его окончании самцы перестают охранять территорию (Balph, 1984). Один из примеров распределения участков обитания самцов по завершении сезона размножения показан на рис. 2.2.15.

Беременные и кормящие самки занимают слабо перекрывающиеся и охраняемые участки обитания (Ruff, 1971, цит. по Balph, 1984). Они агрессивно реагируют на сородичей любого пола и возраста, однако конфликты неизбежны лишь в том случае, если партнеры сближаются на расстояние до 1.5 м, соответствующее индивидуальной дистанции (Balph, Stokes, 1963; Burns, 1968, цит. по Clark, Russell, 1977).

Взрослые самцы избегают заходить на участки обитания, охраняемые беременными и кормящими самками (Balph, 1984). После родов самки периодически предпринимают вылазки за пределы своей территории, которые могут продолжаться от нескольких минут до нескольких часов. По окончании сезона размножения самки занимают неохраняемые участки обитания с перекрывающимися границами (рис. 2.2.16), однако центры активности вблизи гнездовой норы каждой самки остаются обособленными.

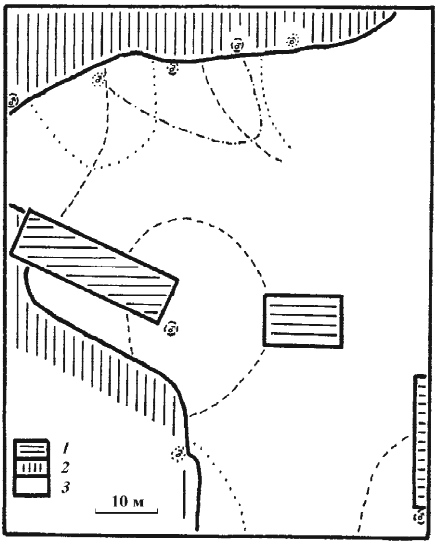


Рис. 2.2.15. Участки обитания и центры активности взрослых самцов уинтского суслика, *Citellus armatus*, по окончании сезона размножения. Границы участков определены на основе визуальных наблюдений за перемещениями зверьков в пределах газона на территории университетского городка в штате Юта (США). *1* — строения, *2* — деревья и кустарник, *3* — территория газона (по: Balph, Stokes, 1963, с изменениями).

Молодые особи, по мнению некоторых авторов, занимают широко перекрывающиеся и неохраняемые участки обитания (Balph, Stokes, 1963). По другим данным, каждый молодой зверек живет в отдельной норе и охраняет пространство вокруг нее от других, особенно неродственных, молодых особей (Saunders, 1970, цит. по Ferron, 1984). У молодых самок обнаруживается тенденция обосновываться после расселения вблизи материнского участка. Во всех случаях, когда участок, занятый взрослой самкой, освобождался после ее гибели, его занимала одна из дочерей. Взрослые особи, особенно самцы, агрессивно реагируют на подросших детенышей и начинают их преследовать (Balph, Stokes, 1963).

В июле взрослые особи начинают готовиться к зимней спячке. В этот период частота агрессивных контактов снижается, и в первой декаде сентября они перестают выходить на поверхность (Balph, Stokes, 1963; Slade, Balph, 1974).

Наблюдения за 13 мечеными особями, большинство из которых были либо соседями, либо членами одного выводка, показали, что агрессивные схватки между ними относительно редки и составляют приблизительно 11% от общего числа зарегистрированных агонистических взаимодействий (n=213). Большинство взаимодействий ограничивается угрожающими выпадами и защитными стойками, которые отражают иерархию доминирования среди самцов в сезон размножения. Территориальное доминирование у взрослых и молодых особей вне периода размножения в поселениях уинтского суслика также обеспечивается за счет агрессивного поведения (Balph, Stokes, 1963; Clark, Russell, 1977; Balph, 1984).

Длиннохвостый суслик, *Citellus undulatus*, распространен в горных областях Центральной Азии. Зимняя спячка у этого вида заканчивается в

середине апреля. Первыми после спячки на поверхность выходят годовалые самцы, затем самцы старшего возраста, за ними — годовалые самки, и последними появляются самки старше двух лет, которые выходят на поверхность в начале мая (Попов, Вержуцкий, 1988а). Период спариваний начинается после выхода годовалых самок и продолжается приблизительно две недели. Средняя плодовитость, оцениваемая по числу эмбрионов у беременных самок, в разных регионах варьирует от 5.3 до 9.0 (Кыдырбаев, 1980; Баранов, 1988; Смирнов и др., 2005).

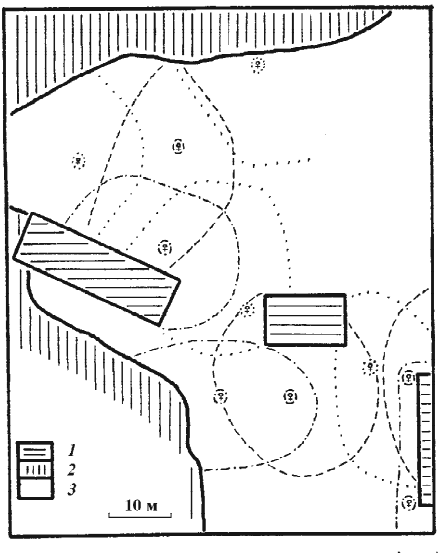


Рис. 2.2.16. Участки обитания и центры активности взрослых самок уинтского суслика, *Citellus armatus*, по окончании сезона размножения. Условные обозначения как на рис. 2.2.15 (по: Balph, Stokes, 1963, с изменениями).

В элементарных поселениях длиннохвостого суслика насчитывается от двух до 12 взрослых особей, участки обитания которых занимают общую площадь от 220 до 2100 м^2 (Вержуцкий, Попов, 2004).

В первые дни после выхода из спячки самцы держатся поблизости от зимовочных нор, позднее их подвижность увеличивается. До начала гона участки обитания самцов перекрываются, но агрессивные контакты в этот период (до пробуждения самок) не отмечены. В период гона участки обитания самцов перекрываются с участками нескольких (до 8) самок. По окончании гона происходит перераспределение участков, и на самые лучшие из них претендуют взрослые самки (Попов, Вержуцкий, 1988а).

В плотных поселениях этого вида (4–10 особей/га) выявлены относительно обособленные агрегации взрослых самок, вокруг которых располагались участки обитания взрослых самцов (Попов, Вержуцкий, 1988б). Расстояние между норами самок варьировало от 15 до 40 м. В составе агрегаций обнаруживались самки разных возрастных групп, причем рядом с двухгодовалыми самками селились преимущественно годовалые. В некоторых агрегациях преобладали самки старше двух лет. Образование агрегаций происходит в начале мая, после выхода из спячки самок стар-

шей возрастной группы и окончания периода спариваний. Распад агрегаций отмечается одновременно с расселением молодых зверьков.

Молодые зверьки в первые дни после выхода из выводковых нор редко контактируют друг с другом. К концу первой недели после выхода на поверхность у них начинает проявляться игровое поведение, которое постепенно замещается агрессивными контактами. Число последних постепенно растет и достигает максимума перед началом расселения (Шилов, 1982), которое приходится на первую половину июля (Баранов, 1988) и провоцируется как взаимной агрессивностью молодых особей, так и увеличением частоты агрессивных взаимодействий со взрослыми самками (Шилова и др., 1979). В середине лета отмечается наибольшее число агрессивных контактов между взрослыми и молодыми особями. В результате агрессивных взаимодействий в агрегациях, состоящих из взрослых самок и сеголеток, устанавливаются иерархические отношения, и доминирующее положение (оцениваемое по соотношению числа побед и поражений) может занимать один из молодых самцов. Биологическое значение такой иерархии доминирования не вполне понятно, но предполагается, что она обеспечивает наиболее рациональное использование кормовых ресурсов в период нажировки перед спячкой (Шилова и др., 1979).

В конце июля, когда зверьки начинают готовиться к зимней спячке, частота агрессивных взаимодействий резко снижается (Шилова и др., 1977, 1979; Шилов, 1982). Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре поселений длиннохвостого суслика не найдено.

Желтый суслик, *Citellus* (*Spermophilus*) *fulvus*, распространен в аридных регионах от Южного Заволжья до Юго-Восточного Казахстана, а также в Средней Азии и на севере Ирана и Афганистана. Для этого вида характерен короткий период наземной активности (2.5– 4 месяца), и большую часть года он проводит в зимней спячке (Миронов, 2004). В Узбекистане выход из спячки отмечается в январе-марте (Быкова, Есипов, 2005), на севере ареала — в более поздние сроки.

Желтый суслик относится к видам с высокой плодовитостью: среднее число эмбрионов у беременных самок в разных регионах варьирует от 8.2 до 9.7 (Кыдырбаев, 1980). В большинстве популяций самки приступают к размножению после второй зимовки, но иногда в размножении участвуют и годовалые самки. Например, в Саратовской области отмечено участие в размножении от 60 до 80% годовалых самок (Попов и др., 2005).

Для желтого суслика типичен условно одиночный образ жизни: взрослые особи занимают обособленные индивидуальные участки обитания и крайне редко вступают в прямые взаимодействия (Попов, Чабовский, 2007). Расселение молодняка в Поволжье происходит в конце июня (Стуколова и др., 2005), причем в короткие сроки после выхода из выводковых нор: уже через неделю может происходить перемешивание разных выводков (По-

пов и др., 2003). Филопатрия практически не выражена: расселяющиеся молодые особи перемещаются на значительное расстояние — до 900 м, при этом самцы обосновываются на новых участках обитания дальше, чем самки: средняя дистанция расселения для самцов составляла 190±149 м, для самок — 60±39 м (Попов, 2004). Между родственными самками обнаруживаются относительно устойчивые социальные связи, способствующие образованию матрилиний — эпифеномен ограниченного расселения особей этого пола (Попов, Чабовский, 2007). Успех размножения самок не связан с дистанцией их расселения (Стуколова, 2007).

Перед залеганием в спячку и молодые, и взрослые самцы занимают относительно небольшие индивидуальные участки. Исследование, проведенное в Центральных Кызылкумах (Бокштейн, Тупикова, 1988) в апреле 1983 г. (за 3-4 недели до залегания в спячку), показало, что взрослые особи занимали участки обитания площадью от 0.02 до 0.11 га (в среднем 0.06 га, n=6). В пределах индивидуального участка выделяется "ядро", занимающее 18–47% его площади, где взрослая особь находится 79–95% времени в периоды активности. Соседние участки обитания перекрывались на 9–53%, однако "ядра" всегда оставались обособленными. В Заунгузских Каракумах при плотности населения 0.3 особи/га площадь индивидуальных участков взрослых особей варьировала от 2 до 5 га (Миронов, 1988а).

Визуальные наблюдения, проведенные в Центральных Кызылкумах (Бокштейн, Тупикова, 1988), показали, что все зарегистрированные взаимодействия между взрослыми особями (n=52) были агонистическими: чаще всего отмечали нападение-бегство (54%), реже — схватки с преследованием (21%) и избегание контактов (21%). Агрессивные конфликты были связаны с охраной территории, и проникновение чужака на участок хозяина всегда заканчивалось схваткой с преследованием. Таким образом, перед залеганием в спячку у взрослых особей хорошо выражено территориальное поведение, и взаимоотношения между ними складываются на основе территориального доминирования.

Исследование, проведенное в 2002–2003 гг. в Саратовской области (Попов, 2004), показало, что при высокой плотности населения происходит сокращение площади участков обитания взрослых особей (приблизительно в 3-4 раза), однако это не приводит к увеличению степени их перекрывания и образованию агрегаций: взрослые особи, особенно самцы, в любых условиях предпочитают занимать обособленные участки обитания.

Голохвостый суслик, *Citellus (Xerospermophilus) tereticaudus*, распространен на юго-западе США и северо-западе Мексики. Взрослых самцов этого вида, вышедших на поверхность после зимней спячки, можно обнаружить уже в первых числах января. Самцы с увеличенными семенниками встречаются с 7 января по 23 апреля, беременные самки — с 2 марта

по 25 апреля, кормящие самки — с 27 марта по 15 мая. Длительность беременности составляет 25–30 дней. Количество детенышей в выводках варьирует от 1 до 12, в среднем 6.5. Расселение молодняка происходит в июле-августе (Neal, 1965; Reynolds, Turkowski, 1972; Drabek, 1973; Michener, 1984).

Пространственную структуру поселений голохвостого суслика изучали в штате Аризона, США (Drabek, 1973; Dunford, 1977a) методом повторных отловов и прямых наблюдений за мечеными зверьками. Исследование показало, что взрослые самцы и самки занимали участки обитания примерно одинакового размера, и их площадь составляла в среднем 0.30±0.06 га (n=23). У молодых зверьков также не обнаружено половых различий в размерах участков обитания, площадь которых составляла в среднем 0.31±0.03 га (n=40). Выявлено периодическое смещение участков обитания взрослых и молодых зверьков по мере выедания наиболее предпочитаемых кормовых растений, в особенности *Pectis papposa*. Вместе с тем, отмечена высокая степень оседлости особей-резидентов, занимающих из года в год (в некоторых случаях — до трех лет) одни и те же участки обитания.

В пределах каждого индивидуального участка можно выделить "ядро", где зверек проводит более 50% времени в периоды активности (Dunford, 1977a). Наблюдения показали, что "ядра" участков не охраняются с января до начала марта, но в конце марта — апреле и с июля по август отмечена активная охрана "ядра" участков.

В периоде наземной активности голохвостого суслика выделяют несколько фаз (Dunford, 1977a): (I) выход из спячки и подготовка к размножению (с января до начала марта); (II) период спариваний, беременности и выкармливания молодняка (с конца марта до начала мая); (III) выход на поверхность молодняка и его подготовка к расселению (май-июнь); (IV) расселение молодняка и подготовка к зимней спячке (июль-август). Для фазы I характерны высокая частота контактов между взрослыми особями и значительная степень перекрывания участков обитания (отсутствие территориальности). Перед началом спариваний самцы наиболее активны и часто контактируют с сородичами любого пола. Взаимодействия между самцами более агрессивны, чем контакты между особями противоположного пола. У самцов складываются отношения доминирования-подчинения, при этом особи старшего возраста оказываются на высшей ступени иерархии. Среди самцов одного возраста доминируют особи с большей массой тела. Для фазы II характерна низкая частота контактов, диффузное размещение участков обитания и снижение степени их перекрывания до минимума, что связано с активной охранной территории, в особенности "ядра" участка. Агрессивные взаимодействия между особями приводят к тому, что отношения между ними, независимо от пола партнеров, переходят в разряд территориального доминирования. После выхода молодняка (фаза III) отношения между взрослыми особями, основанные на террито-

риальном доминировании, остаются неизменными. Активность молодых особей сосредоточена, в основном, на материнских участках. Контакты между матерью и детенышами, а также между зверьками из одного выводка — исключительно миролюбивые, в противоположность ярко выраженной агрессии во взаимодействиях между неродственными особями любого пола и возраста. С началом расселения молодняка, которое происходит через 2–3 недели после выхода детенышей на поверхность, и в период подготовки к зимней спячке участки обитания и взрослых, и молодых особей становятся в значительной степени обособленными, а взаимодействия между их хозяевами — преимущественно агрессивными, независимо от родственных связей.

Детальный анализ расселения молодняка свидетельствует, что в июне из поселений голохвостого суслика исчезает больше самцов, чем самок. Ежегодно в популяциях этого вида также гибнет большее число самцов. Внутривидовая агрессивность не является основной причиной гибели молодых особей. Снижение численности популяции обусловлено многими факторами, в том числе расселением, территориальностью взрослых особей и физиологическим стрессом (Dunford, 1977b).

И взрослые, и молодые особи перед залеганием в спячку занимают отдельные норы. При увеличении плотности населения возрастает степень перекрывания участков обитания, равно как и число особей-соседей с перекрывающимися участками, но "ядра" участков остаются обособленными. Эта особенность прослеживается даже в тех случаях, когда молодые особи перед залеганием в спячку остаются на материнском участке (Dunford, 1977a).

Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре популяций голохвостого суслика в доступных литературных источниках не обнаружено.

Тринадцатиполосный суслик, *Citellus (Ictidomys) tridecemlineatus*, широко распространен в южных провинциях Канады и во многих североамериканских штатах. Выход из зимней спячки у особей этого вида происходит с середины марта до первой декады апреля (McCarley, 1966; Clark, 1971). Период спариваний взрослых особей, в зависимости от климатических условий, начинается в середине или конце апреля либо в первых числах мая и продолжается две недели (Rongstad, 1965; Schwagmeyer, Brown, 1983). Детеныши рождаются в последней декаде мая и выходят на поверхность в последней декаде июня. Среднее число детенышей в выводке варьирует в разных регионах от 8.5 до 9.0. Период молочного вскармливания молодняка длится 26–27 дней. Первые 7–10 дней после выхода на поверхность молодые зверьки держатся вблизи выводковой норы, затем выводки распадаются (Rongstad, 1965). Среднее расстояние отселения для молодых самок составляет 53.1±4.7 м (n=46), а для молодых самцов —

80.3±8.4 м (*n*=45). Окончательное расселение молодняка происходит через 4–12 недель после выхода на поверхность (Holekamp, 1984). К середине августа большинство взрослых самок уходит в спячку. Взрослые самцы остаются активными до начала октября. Последними залегают в спячку молодые особи, которых можно видеть на поверхности до последней декады ноября.

Размеры участков обитания взрослых и молодых особей оценивали путем измерения максимального расстояния между точками отлова (*RL*). Для взрослых самок этот показатель равен 90.1±15.9 м, для взрослых самцов — 88.2±17.2 м, для молодых самцов — 83.4±8.7 м, а для молодых самок — 59.5±5.1 м. Наблюдения свидетельствуют, что у самок проявляется тенденция занимать одни и те же участки обитания, по крайней мере, в течение двух лет (Evans, 1951; Rongstad, 1965). У самцов подобной тенденции не выявлено. Для взрослых особей характерна охрана занимаемой в данный момент норы, но не окружающей ее территории (Wistrand, 1974).

Социальные взаимодействия между взрослыми особями у тринадцатиполосного суслика можно отнести к разряду агонистических, и их характер варьирует в зависимости от пола партнеров и времени года (McCarley, 1966; Wistrand, 1974). В целом, прямые контакты в поселениях рассматриваемого вида относительно редки. Так, например, за девять месяцев исследований — с февраля по ноябрь 1969 г. (всего 150 часов наблюдений) — в поселении, насчитывающем 50 взрослых и 80 молодых зверьков, зарегистрировано лишь 19 агонистических взаимодействий (Wistrand, 1974). Гораздо чаще отмечается избегание контактов с партнерами. В течение первого месяца после выхода из спячки не зарегистрировано ни одного конфликта. Первый агрессивный контакт зафиксирован в начале периода спариваний, и в течение него между самцами зарегистрировано 15 из 19 указанных выше агонистических взаимодействий. В трех случаях из четырех оставшихся агрессивная реакция была адресована молодым зверькам со стороны взрослых особей, и в одном случае конфликт произошел между двумя самками перед залеганием в спячку. Таким образом, основную массу агонистических взаимодействий составляли агрессивные контакты (выпады, преследования, схватки) между самцами, конкурировавшими за самок в период размножения. Самки при встрече с самцами нередко демонстрировали подчинение. У самцов устанавливалась иерархия доминирования, в которой можно было выделить доминанта, субдоминанта и подчиненных особей. Доминирующий самец преследовал всех других самцов, оказавшихся в его поле зрения в период ухаживаний за самками. Самец-субдоминант также активно преследовал своих соперников, но потерпел поражение в трех случаях из четырех при встрече с доминирующим самцом (Wistrand, 1974). Иерархия доминирования устанавливалась среди самцов и в условиях вольерного содержания (Grubitz, 1963; цит. по Wistrand, 1974).

Систему спаривания у тринадцатиполосного суслика обозначают как полигиния с иерархией среди самцов (*male dominance polygyny*), поскольку самцы не охраняют ни территорию, ни самок в течение всего периода спариваний (Schwagmeyer, 1984). Самки в период гона, который продолжается около 12 дней, нередко спариваются с двумя самцами (McCarley, 1966; Schwagmeyer, 1984). Иерархические отношения у самцов складываются сразу после их выхода из спячки, а исход агрессивных стычек, которые проявляются в преследовании одного самца другим, зависит от массы тела соперников: более крупные самцы одерживают верх над относительно мелкими, и реверсия доминирования отмечается крайне редко. В целом, успех самцов в спариваниях с самками зависит от их возраста и массы тела: максимального преимущества добиваются самцы, относящиеся к старшей возрастной категории и отличающиеся большей массой тела (Schwagmeyer, Brown, 1983).

Золотистый суслик, *Citellus (Otospermophilus) lateralis*, распространенный в горных областях на западе США и юго-западе Канады (McKeever, 1964), населяет разреженные хвойные леса и кустарниковые пустоши. В мягких климатических условиях особи этого вида могут быть активными круглый год, но в высокогорье зверьки впадают в спячку зимой и не выходят на поверхность с конца ноября до начала марта, а иногда — и до апреля (McKeever, 1964). В еще более суровых климатических условиях выход из зимней спячки затягивается до середины апреля и даже до конца мая (Bronson, 1980; Phillips, 1984). Первыми после спячки выходят на поверхность самцы. В мае численность самок может вдвое превышать численность особей противоположного пола. С августа по ноябрь в популяциях этого вида вновь преобладают самцы. Беременные самки чаще встречаются в мае, но иногда и в июле. Длительность беременности по одним данным составляет 27-28 дней (Cameron, 1967; McKeever, 1965), по другим — 29–31 день (Phillips, 1984). Период лактации, в зависимости от величины выводка, длится 28–35 дней. Лактирующие самки встречаются с мая по июль, а их основная масса — в июне. Число детенышей в выводках варьирует от 3 до 8, и в среднем составляет 5.1 (McKeever, 1964). Молодняк расселяется через 1–2 месяца после выхода на поверхность (Bronson, 1977, цит. по Holekamp, 1984). Продолжительность наземной активности взрослых особей составляет в среднем 180 дней.

По мнению ряда авторов (Tevis, 1955; Armitage, 1981), взрослые особи золотистого суслика занимают обособленные индивидуальные участки обитания, однако подробных сведений о пространственно-этологической структуре поселений этого вида в доступных литературных источниках не обнаружено, за исключением исследования, проведенного в штате Орегон (США) и посвященного особенностям социального поведения (Wirtz, 1967). Под наблюдением находились 23 взрослых особи, которых подкармливали

овсом, рассыпанным в определенных местах, и тем самым приучали находиться в поле зрения наблюдателя. Наиболее регулярно на поверхности появлялись восемь зверьков, среди которых выделялся крупный самец-доминант *№ 4*. Он был инициатором 50 преследований, но сам ни разу не подвергался атакам со стороны других особей (рис. 2.2.17).

Самцы *№ 5* и *№ 6*, а также самка *№ 3* занимали субдоминирующее положение и преследовали других особей (самцов *№ 16* и *№ 20*, самку *№ 8* и немеченого зверька) чаще, чем сами подвергались преследованию. Четыре последних зверька занимали положение субординантов. Таким образом, среди указанных особей установилась нелинейная иерархия, проявлявшаяся в преимущественном доступе к корму у высокоранговых зверьков.

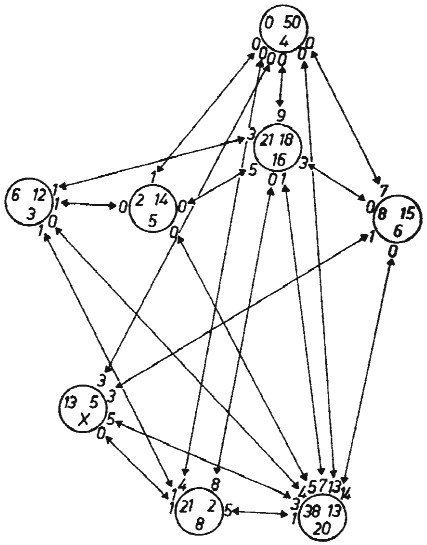


Рис. 2.2.17. Иерархия доминирования среди взрослых особей золотистого суслика, *Citellus lateralis*. Цифры в нижней части кружков обозначают номер зверька, цифры справа — число преследований, инициированных особью, цифры слева — число преследований со стороны других особей, цифры на концах стрелок показывают, сколько раз данная особь подвергалась преследованию своим оппонентом (по: Wirtz, 1967).

В тех случаях, когда на участке, где раскладывали овес, появлялись детеныши, отношение взрослых особей к ним было нейтральным.

Вблизи нор порядок иерархии существенно менялся, и особь, доминирующая в одной ситуации, становилась подчиненной в другой (Wirtz, 1967). На основании проведенного исследования сделан вывод, что доминирование у золотистого суслика проявляется в двух формах — иерархия доминирования (при конкуренции за корм) и территориальное доминирование (при охране участков обитания).

Суслик Белдинга, *Citellus* (*Spermophilus*) *beldingi*, распространен на западе североамериканского континента. Период наземной активности этого вида длится с мая по сентябрь. Спаривания самцов с самками происходят в маеиюне. Самки становятся рецептивными один раз в год и спариваются с несколькими самцами

(максимально — до 5) в течение 4–6 часов. Самцы также спариваются с несколькими самками (максимально — до 9). В результате во многих выводках (51.5%) обнаруживаются детеныши, по крайне мере, от двух или трех отцов. Половозрелыми зверьки становятся в возрасте около 2 лет (Sherman, 1977; Hanken, Sherman, 1981).

Пространственно-этологическая структура поселений суслика Белдинга изучена слабо. Имеются указания на одиночный образ жизни этого вида, при котором самцы и самки занимают обособленные индивидуальные участки (Sherman, 1977; Armitage, 1981). Размножающиеся самки из года в год занимают одни и те же участки обитания. Молодые самки достигают половой зрелости, не уходя далеко за пределы материнского участка; молодые самцы, напротив, расселяются на значительные расстояния. Дистанция между участками расселившихся половозрелых самцов из одного выводка составляет в среднем 341.3±107.6 м, тогда как у половозрелых родственных самок — значительно меньше (в среднем 39.2±9.2 м). Взрослые самцы не охраняют территорию и не принимают участия в заботе о потомстве. Кормящие самки охраняют гнездовые участки от других особей своего вида. Ко времени рождения детенышей самцы, наиболее активно спаривавшиеся с самками, покидают их участки обитания и держатся на значительном удалении. Подобное поведение не свойственно самцам, не принимавшим участия в размножении. Самки агрессивно реагируют на самцов, с которыми они спаривались, сразу по окончании эструса: в этой ситуации преследование партнера отмечено в 42 из 53 зарегистрированных случаев (79%). Лактирующие самки также агрессивно реагируют на самцов: преследование наблюдали в 32 из 38 подобных контактов, т.е. в 84% случаев. Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре поселений суслика Белдинга в доступных литературных источниках не найдено.

У суслика Франклина, *Citellus (Ictidomys) franklinii*, обитающего в степных регионах США и Канады (Iverson, Turner, 1972a; Murie, 1973), выход из зимней спячки и спаривание взрослых особей обычно происходит в первой декаде апреля, но в некоторых популяциях задерживается до первой декады мая (Sowls, 1948; Iverson, Turner, 1972a). Первыми после спячки появляются самцы, через неделю — самки (Sowls, 1948). В период спариваний, продолжающийся в течение трех недель после выхода из спячки, характерны частые агрессивные конфликты с ожесточенными схватками между самцами, конкурирующими за самок. В результате конкурентных взаимодействий у самцов устанавливается иерархия доминирования (Sowls, 1948). Каждая самка приносит один выводок за лето, и в помете присутствует довольно значительное число детенышей — от 4 до 11, в среднем 7.5 (Lyon, 1932; Sowls, 1948). Молодняк появляется на поверхности в конце июня — начале июля, расселяется приблизительно через 3–4

недели и остается активным до начала сентября, а в некоторых популяциях — до октября. Продолжительность периода наземной активности взрослых особей составляет 4–5 месяцев, и в последней декаде июля или начале августа они залегают в спячку (Jackson, 1961, цит. по Holekamp, 1984). По мнению ряда авторов (Iverson, Turner, 1972a; Armitage, 1981), взрослые особи *C. franklinii* занимают обособленные индивидуальные участки обитания, однако более подробных сведений о пространственно-этологической структуре поселений этого вида в доступных литературных источниках не обнаружено.

У многих видов древесных беличьих пространственно-этологическая структура также представлена системой обособленных индивидуальных участков обитания, как, например, у обыкновенной белки, *Sciurus vulgaris* (Wauters, Dhont, 1989, 1992; Wauters et al., 1990). Этот вид населяет хвойные, смешанные и широколиственные леса на широких пространствах Евразии. Продолжительность периода размножения обыкновенной белки, в зависимости от экологических условий, варьирует от 6 до 9 месяцев. За это время самки приносят 1–2 помета; число детенышей в выводке варьирует от 2 до 7, и в среднем составляет 5.3 (Смирнов, 1980).

Главными убежищами обыкновенной белке служат гнезда (гайна), которые подразделяются на основное и дополнительные. Основное гнездо как постоянное убежище используется и в дневное, и в ночное время. В светлое время суток для отдыха могут использоваться дополнительные гнезда. Основное гнездо находится, как правило, в центре участка обитания (Богодяж, 1980).

Исследование, проведенное в 1985-1987 гг. в лесах Центральной Европы (Бельгия), показало, что самцы обыкновенной белки занимают более крупные участки обитания в сравнении с самками, при этом размеры участков варьируют от сезона к сезону и по годам, а также в зависимости от типа леса — хвойного или широколиственного (Wauters, Dhont, 1992). Оценку размеров и конфигурации участков обитания проводили на основе регистраций особей радиотелеметрическим методом, при этом 70% регистраций каждой особи служили показателем величины “ядра” ее участка обитания (*minimum convex polygon*). У подавляющего большинства особей выделялось только одно “ядро” участка, но около 8% особей обладали участками с двумя обособленными “ядрами”. Максимальные размеры участков обитания зафиксированы в апреле-июне, минимальные — с января по март (во всех типах леса). В хвойном лесу с апреля по июнь участки самцов занимали площадь 4.24±0.07 га (n=15), а участки самок — 2.94±0.04 га (n=22); в январе-марте площадь участков составляла соответственно 3.65±0.06 га и 2.18±0.03 га. Размеры “ядер” вдвое уступали общей площади участков обитания. И в хвойном, и в широколиственном лесу белки использовали “ядра”

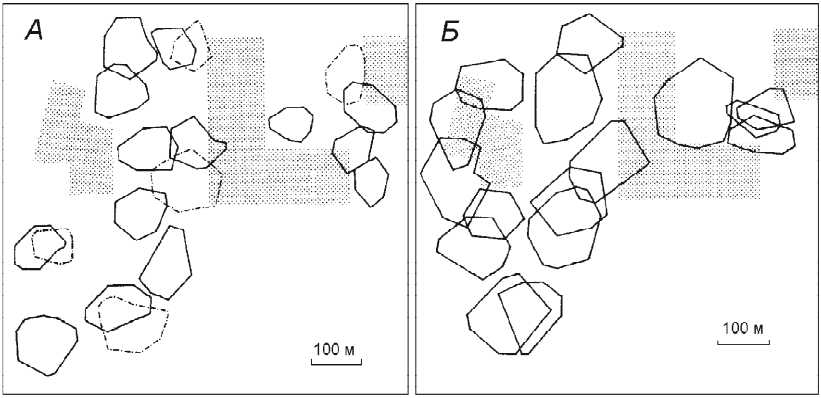


Рис. 2.2.18. Пространственное распределение “ядер” участков обитания самок (*А*) и самцов (*Б*) обыкновенной белки, *Sciurus vulgaris*, в одном из массивов хвойного леса. Пунктирной линией обозначены “ядра” участков подчиненных самок. Затенением выделены участки леса с бедной кормовой базой. Остальные пояснения в тексте (по: Wauters, Dhont, 1992).

участков обитания наиболее интенсивно, тогда как периферию участков посещали редко. Степень перекрывания “ядер” соседних участков служила надежным показателем напряженности внутривидовой конкуренции за жизненное пространство.

Как в хвойном, так и широколиственном лесу степень перекрывания участков обитания особей противоположного пола была достоверно выше, чем у особей одного пола (рис. 2.2.18 и 2.2.19).

Наибольшая степень монополизации “ядер” участков обитания обнаружена у самок в хвойном лесу, где среди особей этого пола можно было выделить доминантов (занимавших охраняемые территории, т.е. “ядра” участков) и подчиненных, не имевших охраняемой территории. Последняя необходима самкам, чтобы пережить неблагоприятный зимний период и успешно выкормить детенышей. Самки, не выдержавшие конкуренции с доминирующими особями, были вынуждены перемещаться в менее благоприятные биотопы. Осень и зима — критические периоды в жизни обыкновенной белки, когда она кормится преимущественно семенами хвойных деревьев, и благополучие популяции всецело зависит от урожая шишек. В широколиственном лесу участки обитания самцов и самок занимали вдвое большую площадь (рис. 2.2.19), чем в хвойном, и это объясняется более бедной кормовой базой, характерной для широколиственных лесов.

В смешанных лесах Псковской области участки обитания взрослых самцов во время гона занимали площадь 3–4 га, а в остальное время — 1.7 га

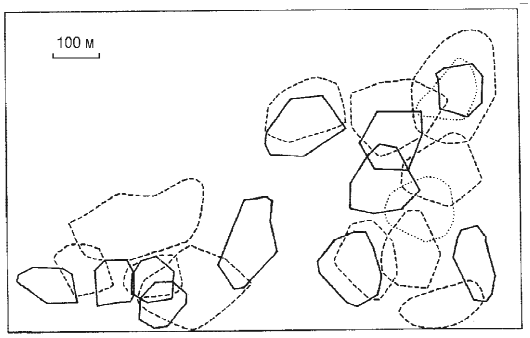


Рис. 2.2.19. Пространственное распределение "ядер" участков обитания самцов и самок *Sciurus vulgaris* в широколиственном лесу. "Ядра" участков самок обозначены сплошной линией, штриховой линией выделены "ядра" участков взрослых самцов, пунктиром — участки полувзрослых самцов (по: Wauters, Dhont, 1992).

(*n*=14). Средняя площадь участков обитания взрослых самок составляла 1.0 га (*n*=20). У кормящих самок, которые активно охраняли границы своих участков, площадь занимаемой территории сокращалась в среднем до 0.4 га (*n*=13), и их владения всегда были обособлены в пространстве от участков других особей того же пола. Участки обитания взрослых самцов перекрывали участки нескольких самок (Богодяж, 1980).

Размеры участков обитания обыкновенной белки существенно зависят от кормовой базы и варьируют по сезонам года. В хвойном лесу, где кормовая база наиболее богата, участки обитания самок невелики. Самки, занимающие лучшие кормовые участки, производят больше потомства. Самцы относительно мало подвижны даже в период спариваний и не покидают своих участков в погоне за самками, если они выходят за пределы гнездовой территории. Сезонные вариации размеров участков у самцов и самок связаны не с повышением активности зверьков в период размножения, а с изменением кормовой базы. Вместе с тем, положение "ядра" участка каждой самки остается стабильным во времени и пространстве (Wauters, Dhont, 1992).

Помимо сезонных вариаций, отмечено существенное изменение размеров участков обитания при снижении плотности населения: в популяциях с очень низкой численностью площадь индивидуального участка взрослой особи значительно увеличивается и может достигать 43 га (М. Онуфреня, А. Онуфреня, 1978).

Истощение запасов семян хвойных деревьев приводит к заметному снижению массы тела зверьков, которые переходят на питание второстепенными кормами, в том числе почками, побегами и насекомыми (Wauters, Dhont, 1989). Низкокалорийные, рассеянные в пространстве корма вынуждают белок быть активными все светлое время суток и перемещаться на значительные расстояния. Эта закономерность отмечена также в лесах северо-запада России, где в годы бескормицы подвижность как взрослых,

так и молодых особей более высока, чем в годы со средним и высоким урожаем семян хвойных (Богодяж, 1978).

Миграции в популяциях белки происходят преимущественно летом (в августе) и осенью (в октябре), что соответствует периодам расселения двух генераций молодняка. Число взрослых особей среди мигрантов обычно невелико — 17.4% (Богодяж, 1978).

Контакты между территориальными самками относительно редки, и основная масса взаимодействий отмечается у доминирующих (территориальных) и подчиненных (нетерриториальных) самок. У самцов, напротив, отмечается множество контактов между особями с равным социальным статусом.

Взаимодействия между особями одного пола проявляются, как правило, в агрессивной форме (Wauters, Dhont, 1989).

Среди подчиненных особей, не имеющих постоянных участков обитания, преобладают зверьки в возрасте 8–16 месяцев. Достигнув возраста двух лет, они получают возможность занять участки обитания, освободившиеся после гибели доминантов, и приобретают статус субдоминантов. Самые крупные самцы в возрасте 3–4 лет становятся доминантами и отличаются высокой агрессивностью. Доминирующие (территориальные) самки наиболее активны в пределах "ядра" участка, которое они защищают от других самок. Защита территории у самок служит поведенческим механизмом, обеспечивающим максимальный успех размножения (Wauters, Dhont, 1989).

Более крупные и широко перекрывающиеся участки обитания самцов обеспечивают им возможность контактировать с бóльшим числом самок, но одновременно увеличивают риск встречи с соперниками. Конкуренция, проявляющаяся в агрессивных взаимодействиях, приводит к формированию иерархии доминирования (Wauters, Dhont, 1989). Доминирующие самцы занимают более крупные участки обитания в сравнении с подчиненными. Это дает им преимущество в контактах с рецептивными самками и обеспечивает наибольший репродуктивный успех (Wauters et al., 1990). Среди самок-сеголеток размножающиеся особи встречаются редко, и это обусловлено, в основном, дефицитом массы тела. Установлено, что минимальный вес, при котором у самок обыкновенной белки может начаться эструс, составляет 300 г. Не все самки, у которых начинается эстральный цикл, успешно приносят потомство: доля таких самок в наиболее благоприятные годы составляет 70–90%. Кроме того, лишь 40–60% беременных самок успешно выкармливают детенышей в самых благоприятных условиях. В годы неурожая шишек хвойных деревьев эта доля снижается до 20%. Общая закономерность проявляется в том, что чем больше масса тела самки, тем большее число детенышей она может выкормить (Wauters, Dhont, 1989).

Половые различия в стратегии использования пространства у обыкновенной белки объясняются разным вкладом самцов и самок в процесс

размножения: самцам необходимы крупные участки обитания для обеспечения максимально возможного числа спариваний с самками; самки же нуждаются в обособленных и охраняемых гнездовых участках с наилучшими кормовыми угодьями, необходимыми для успешного выращивания потомства (Wauters, Dhont, 1992).

Белка Дугласа, *Tamiasciurus douglasii*, распространена на западе североамериканского континента, и ее ареал располагается узкой полосой вдоль тихоокеанского побережья. Репродуктивный сезон у белки Дугласа довольно продолжительный — с марта по июль, и связано это с тем, что молодые самки, родившиеся весной, приступают к размножению уже в середине лета. Активный сперматогенез у самцов продолжается до августа, а в некоторых случаях и до сентября. Сексуальные контакты самцов и самок отмечаются еще в августе, но в сентябре прекращаются (Koford, 1982).

Особенности пространственно-этологической структуры поселений белки Дугласа изучали в 1974-1978 гг. в Калифорнии (США) на площадке наблюдений размером 9 га, расположенной в смешанном лесу (Koford, 1982). Оседлых зверьков регулярно отлавливали ловушками и изучали их пространственное распределение в репродуктивный и нерепродуктивный периоды. Размеры и конфигурацию участков обитания определяли методом оптимального минимума (*minimum convex polygon*), при котором за основу брали 75% общего количества регистраций. Остальные регистрации (25%) служили показателем выходов зверьков за пределы минимального участка обитания (“ядра”). Распределение участков обитания самцов и самок на площадке наблюдений представлено на рис. 2.2.20.

В репродуктивный период самцы гораздо чаще совершали вылазки за пределы своих участков обитания в сравнении с другими сезонами. В частности, число регистраций самцов в центральной части участков других особей того же пола по окончании сезона размножения сократилось с 36 до 5%. У самок подобных сезонных различий не выявлено. Отмечено также, что с окончанием репродуктивного периода размеры участков обитания оседлых самцов сокращаются в среднем с 5754 м^2 до 2584 м^2, т.е. более чем в два раза.

Характерно, что в сезон размножения территориальное поведение самцов отмечалось в пределах участков обитания самок, но осенью ничего подобного не было. Самки в период размножения становились толерантными к самцам и допускали их на свои гнездовые участки, однако подавляющее большинство взаимодействий между разнополыми особями (94%) оставались агонистическими и, к тому же, довольно продолжительными — от 1 до 90 мин (в среднем 17 мин). Взаимодействия самцов на участках самок были исключительно агрессивными, и среди них можно было выделить доминантов, которые одерживали верх в стычках с другими (подчиненными) самцами. Последние, тем не менее, находили возможность спариваться с самками

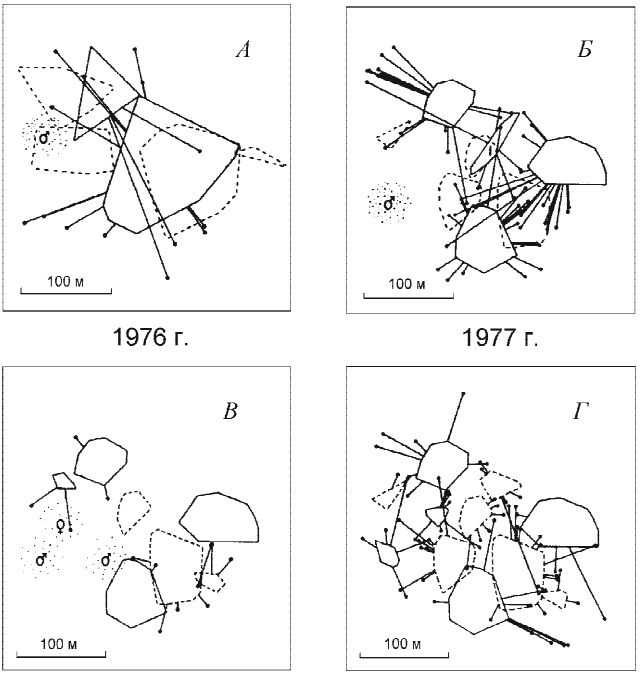


Рис. 2.2.20. Распределение участков обитания самцов и самок белки Дугласа, *Tamiasciurus douglasii*, на площадке наблюдений размером 9 га в 1976-77 гг. в Калифорнии (США). *А, Б* — репродуктивный период, *В, Г* — нерепродуктивный период. Сплошная линия — участки самцов, штриховая линия — участки самок. Прямыми линиями показаны выходы оседлых особей за пределы своих участков (по: Koford, 1982).

в отсутствие самцов-доминантов. Доминирование у самцов нельзя назвать абсолютным, поскольку высокоранговые особи могли терпеть поражение в схватках со своими конкурентами вне пределов знакомой (освоенной) территории. Однако доминирующее положение давало самцам преимущество в спариваниях с самками. Во всяком случае, самцы-доминанты находились рядом с самками в состоянии эструса 95% времени, тогда как подчиненные самцы — только 5%. Иными словами, самцы-доминанты монополизировали рецептивных самок, которые, при этом, могли спариваться, хотя и значительно реже, с подчиненными самцами.

Охрану территории у самцов, монополизирующих размножающихся самок, можно рассматривать в качестве стратегии поведения, обеспечивающей

максимально возможный репродуктивный успех. Вместе с тем, у белки Дугласа в сезон размножения формируются агрегации конкурирующих самцов, объединяющие обычно 2–3, реже большее число соперников, участки которых перекрывают гнездовые территории нескольких самок, так что последние имеют возможность спариваться с более чем одним самцом. Во временных агрегациях самцов формируется иерархия доминирования, обеспечивающая более высокий репродуктивный успех самцов-доминантов в сравнении с подчиненными. Последние не участвуют в гоне наравне с самцами-доминантами, но выбирают подходящий момент для успешного спаривания с самками в отсутствие доминанта. Репродуктивная стратегия самок, несомненно, основана на выборе полового партнера, поскольку каждая из них спаривается не только с самцом-доминантом, но и с подчиненными самцами.

Красная белка, *Tamiasciurus hudsonicus*, распространена в северной и западной областях североамериканского континента и питается преимущественно семенами, извлекаемыми из шишек хвойных деревьев. Семенная продукция хвойных обеспечивают половину годовых энергетических потребностей вида (Layne, 1954; Finley, 1969, цит. по Rusch, Reeder, 1978; Rusch, 1970). Размеры участков обитания взрослых особей находятся в обратно пропорциональной зависимости от урожая шишек (Smith, 1968a).

Пространственную структуру поселений красной белки изучали методом повторных отловов зверьков живоловками (Rusch, Reeder, 1978). Исследование показало, что красная белка ведет относительно оседлый образ жизни во все сезоны года. Наиболее значительные перемещения отмечаются весной, с началом размножения, когда взрослые особи, преимущественно самцы (81%), покидают зимние охраняемые участки (территории) и отправляются на поиски половых партнеров, перемещаясь на расстояние от 0.8 до 5.6 км. По окончании периода спариваний многие самцы возвращаются на прежние участки обитания, но часть из них теряет свои участки в пользу иммигрантов. Весенние перемещения взрослых особей обусловлены не только сезонностью размножения, но и поиском оптимальных мест обитания.

С августа по октябрь в популяциях красной белки отмечается второй пик подвижности, связанный с расселением молодняка. С июля по сентябрь отмечена значительная смертность беременных и кормящих самок (26%), а также детенышей (47%), при этом значительная часть выживших молодых зверьков (42%) гибнет в осенние и зимние месяцы (с октября по февраль). Наибольший отход взрослых самцов (13%) приходится на период размножения (с марта по май).

Взрослые особи занимают индивидуальные участки обитания, охраняемые от других представителей своего вида. Наиболее приметный ориентир в пределах индивидуального участка — большая куча мусора с за-

готовленными запасами шишек и их остатками, располагающаяся, как правило, в центре охраняемой территории. Одна из таких куч, образовавшаяся за 70-летний период, достигала 6.1 м в длину, 3.7 м в ширину и 1.2 м в высоту (Rusch, Reeder, 1978).

Границы охраняемых участков легко определить по месту положения территориальных конфликтов между особями-соседями, которые обычно проявляются в форме преследования, сопровождающегося специфическими акустическими сигналами. В наблюдениях за зверьками на одной из площадок мечения в 1962 г. в Британской Колумбии (Канада) за 111 часов зарегистрировано 63 территориальных конфликта (преследования), в которые были вовлечены 22 оседлых зверька (Smith, 1968b). Если во время преследования хозяин территории пересекал границу своего участка и оказывался на чужой территории, соперники менялись ролями, и бывший преследователь становился преследуемым.

Наибольшее число агрессивных взаимодействий отмечается весной между хозяевами территорий и пришлыми зверьками, в том числе особями-соседями. В подобных столкновениях верх всегда одерживают хозяева участков. Поэтому взаимоотношения между взрослыми особями в поселениях красной белки можно определить как территориальное доминирование. Самки, однако, допускают самцов на свои участки в период эструса.

В сезон спариваний среди самцов, привлеченных на участок рецептивной самки ее запахом, выделяется доминант, прогоняющий всех конкурентов. Спаривания всегда прекращаются по инициативе самки. Длительность беременности составляет около 40 дней (Hamilton, 1939), период молочного вскармливания детенышей — около двух месяцев (Smith, 1968b). По окончании кормления молоком самка уводит детенышей со своего участка либо сама перемещается на другой участок. На этом связь матери с детенышами прекращается, и впоследствии она реагирует на их приближение даже более агрессивно, чем на взрослых сородичей (Smith, 1968b). Детеныши, покинувшие гнездовую территорию самки, объединяются в когорты мигрирующих молодых зверьков, вступающих в стычки с оседлыми взрослыми особями. Расселение молодняка завершается к середине ноября.

Границы охраняемых территорий в поселениях красной белки в хвойных лесах оставались неизменными на протяжении всего четырехлетнего периода исследований (Rusch, Reeder, 1978). Площадь охраняемых индивидуальных участков варьировала от 0.19 до 1.11 га, и в среднем составляла 0.43 га (n=24). Ярко выраженная территориальность обусловлена необходимостью охраны кормовых ресурсов, чрезвычайно ценным источником которых является семенная продукция хвойных деревьев. Однако в условиях с более разнообразной и стабильной кормовой базой участки обитания взрослых особей могут существенно перекрываться (Layne, 1954).

В другом исследовании, проведенном осенью 1982 г. в штате Колорадо (США), изучали территориальное поведение и запасание корма у взрослых особей на площадке мечения размером 6 га (Gurnell, 1984). Взрослые самцы занимали участки обитания площадью в среднем 0.64 га, а самки — 0.55 га (рис. 2.2.21).

Охраняемая территория у взрослой особи по своим размерам меньше общей площади участка обитания, если учитывать все перемещения зверьков, связанные с поиском и запасанием шишек. Бóльшую часть времени в осенний сезон оседлые зверьки заняты кормежкой и запасанием корма (Smith, 1968a).

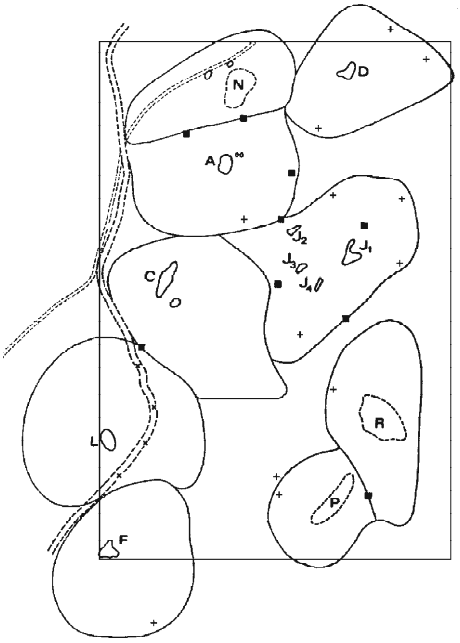


Рис. 2.2.21. Границы участков обитания самцов и самок красной белки, *Tamiasciurus hudsonicus*, на площадке наблюдений и ее окрестностях в штате Колорадо (США). Замкнутыми контурами с буквенными обозначениями в пределах участков обитания указано положение куч мусора с запасами шишек. Черными квадратиками показаны места территориальных конфликтов, крестиками — регистрации особей вблизи границ своих участков. Самцы — A, C, F, J, самки — D, N, L, R (по: Gurnell, 1984, с изменениями).

Фуражирование (поиск шишек) неизбежно сопряжено со значительными энергетическими затратами и повышенным риском встречи с хищниками. Поскольку запасание корма — жизненно необходимая функция, охрана территории у красной белки гарантирует возможность круглогодичного фуражирования, запасания и хранения сезонных кормов (Smith, 1968a; Gurnell, 1984). Охрана территории проявляется в агрессивной реакции на сородичей любого пола и возраста, а также на представителей родственных видов, например, обыкновенной белки или белки Дугласа. В уже упоминавшемся исследовании, проведенном в Британской Колумбии (Smith, 1968b), полностью обособленные участки обитания занимали не только представители одного вида, но и особи двух разных видов, а также гибридные особи (рис. 2.2.22). Одна-

ко отчетливо выраженная внутривидовая и межвидовая территориальность проявляется только в хвойных лесах. В лиственных лесах охрана территории оказывается менее успешной, поскольку красная белка не способна уберечь запасы корма от обыкновенной белки (Smith, 1968b).

Пространственно-этологическая структура поселений восточного бурундука, *Tamias striatus*, распространенного в восточных регионах США и юго-восточных провинциях Канады (Mares et al., 1976), также характеризуется высокой степенью разобщения взрослых особей, агрессивных по отношению к своим сородичам вне зависимости от их пола и возраста (Blair, 1942; Manville, 1949; Elliott, 1978; Mares et al., 1976, 1980a,b, 1982; Getty, 1981; Blackmore, Lishak, 1985).

Восточный бурундук активен в светлое время суток и ведет, в основном, наземный образ жизни, но, вместе с тем, хорошо лазает по деревьям. Убежищем ему служат норы, в которых можно обнаружить и запасы кормов. Размножение этого вида начинается в феврале-марте и продолжается все лето. Обычно выделяются два наиболее отчетливых периода спариваний: в конце февраля — начале марта и в июле. Беременность длится около 30 дней. Самки за сезон размножения приносят обычно два помета. Число детенышей в выводке варьирует от 1 до 4 (в среднем 1.8). Молодые особи выходят из выводковых нор в возрасте 45-52 дней и достигают половой зрелости в возрасте около 1 года (Blair, 1942; Manville, 1949; Dunford, 1972; Yahner, 1978). Высокая смертность в популяциях восточного бурундука отмечается осенью, в период расселения молодняка, а также в зимний сезон. Благополучное выживание зверьков в зим-

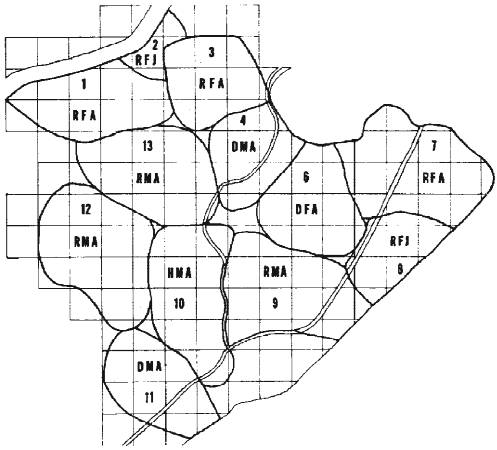


Рис. 2.2.22. Распределение участков обитания 13 особей двух видов белок рода *Tamiasciurus* на площадке мечения в Британской Колумбии (Канада) в сентябре 1963 г. R — *T. hudsonicus*, D — *T. douglasii*, H — гибрид *T. hudsonicus* и *T. douglasii*, M — самцы, F — самки, A — взрослые особи, J — молодые особи. Цифры обозначают номера меченых зверьков. Размер квадратов разметки площадки — 30×30 м (по: Smith, 1968b).

ний период зависит не от накопленного жира, а от кормовых запасов, заготовленных осенью (Tryon, Snyder, 1973).

По данным разных авторов, площадь участков обитания у восточного бурундука варьируют от 0.04 до 3.3 га (Blair, 1942; Manville, 1949; Yerger, 1953; Dunford, 1970; Forsyth, Smith, 1973; Mares et al., 1976, 1980b; Elliott, 1978). Наибольшая активность каждой особи отмечается в центре участка обитания, поэтому характер использования пространства в целом можно назвать унимодальным (Elliott, 1978). Размеры участков обитания меняются по сезонам года в зависимости от обилия корма и по ряду других причин (Forsyth, Smith, 1973; Elliott, 1978). Участки некоторых особей могут смещаться на значительное расстояние — до 250 м (Yerger, 1953). В период размножения участки обитания самцов существенно превышают по своим размерам участки самок, но по окончании репродуктивного сезона эти различия нивелируются (Ickes, 1974; цит. по Mares et al., 1976).

Одно из детальных исследований пространственной структуры поселений восточного бурундука проведено в США (Yerger, 1953). Под наблюдением в течение года находились 218 меченых самцов и самок разного возраста. Исследование показало, что индивидуальные участки зверьков широко перекрывались независимо от их пола и возраста. При этом взаимодействия между особями-соседями характеризовались ярко выраженным антагонизмом, в том числе и у особей противоположного пола в период спариваний. Наиболее высокая частота агрессивных взаимодействий отмечена осенью (сентябрь-октябрь), когда в популяциях восточного бурундука появляется множество молодых зверьков, занятых поисками свободных участков обитания. Детальный анализ взаимодействий показал, что как взрослые, так и молодые зверьки охраняют занимаемую территорию. Этот вывод не входит в противоречие с фактом значительного перекрывания участков обитания, поскольку, согласно традиционным методикам, границы индивидуальных участков определяют по крайним точкам перемещений зверьков. Для восточного бурундука характерны регулярные заходы на участки особей-соседей. Этим и объясняется высокая степень перекрывания их границ. Однако контакты между “хозяевами” территории и “чужаками” относительно редки, поскольку значительную часть времени зверьки проводят в норах. Это дает возможность многим особям беспрепятственно обследовать соседние участки во время отсутствия их “хозяев”. Если же “чужак” оказывается застигнутым “хозяином” на его территории, конфликт неизбежен.

Каждая особь занимается сбором корма не только в пределах “ядра” своего участка, но и на участках особей-соседей, при этом она постоянно подвергается риску нападения со стороны “хозяина” территории. Такую систему взаимоотношений называют “диффузной территориальностью” (*loose territoriality*, Dunford, 1970).

Характерная особенность пространственной структуры поселений восточного бурундука заключается в том, что участки обитания особей-соседей значительно перекрываются, но "ядра" участков, в пределах которых располагаются гнездовые норы, тщательно охраняются и по этой причине остаются изолированными, в особенности у самок. К такому же заключению пришли и другие исследователи (Blair, 1942; Dunford, 1970; Mares et al., 1976; Elliott, 1978; Blackmore, Lishak, 1985).

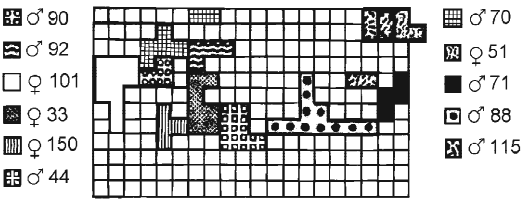


Рис. 2.2.23. Пространственное расположение "ядер" участков 11 взрослых особей восточного бурундука, *Tamias striatus*, на площадке мечения размером 1.76 га в апреле-мае 1981 г. Разметка площадки — квадраты 7×7 м (по: Blackmore, Lishak, 1985, с изменениями).

В качестве примера территориального распределения можно привести результаты картирования участков обитания 11 взрослых особей (6 самцов и 5 самок) на площадке мечения размером 1.76 га (рис. 2.2.23). Самцы и самки занимали примерно одинаковые по размерам участки обитания, площадь которых составляла в среднем 922 м^2 (Blackmore, Lishak, 1985). Участки обитания особей-соседей частично перекрывались, но охраняемые "ядра", каждое из которых занимало приблизительно $^1/_3$ его площади (в среднем 303 м^2), были полностью обособленными.

Оседлые зверьки запоминают ближайших соседей и реагируют на них менее агрессивно, чем на незнакомых особей (феномен "милого врага", Fisher, 1954; Healy, 1967; Elliott, 1978).

У взрослых особей хорошо выражена как пространственная, так и временнбя изоляция. Территориальные конфликты между особями-соседями возникали редко: за период наблюдений с 13 апреля по 14 мая 1981 г. зафиксировано лишь семь агрессивных стычек между особями-соседями (преследование одного резидента другим). Ситуация кардинально изменилась после того, как на участках некоторых особей разложили семена подсолнечника. Это привело к изменению активности зверьков, и они стали активно собирать семена не только на своей территории, но и на соседних участках. В центр площадки наблюдений стали заходить особи с периферии, а также зверьки, чьи участки располагались за пределами площадки наблюдений. В результате, число агрессивных контактов многократно возросло (Blackmore, Lishak, 1985).

Таким образом, можно сделать вывод, что пространственная структура поселений восточного бурундука существенно зависит от обилия и

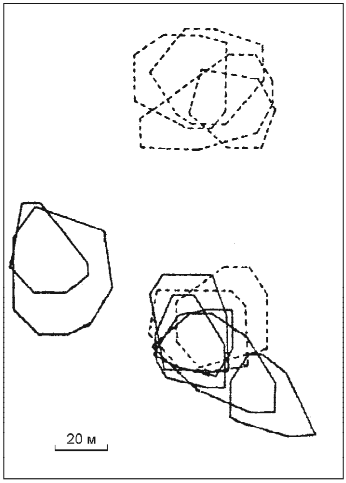


Рис. 2.2.24. Распределение индивидуальных участков взрослых особей восточного бурундука, *Tamias striatus*, на площадке мечения размером 2.5 га в летний (сплошные линии) и осенний сезоны (штриховые линии), установленное методом повторных отловов (по: Getty, 1981, с изменениями).

распределения кормов, и степень перекрывания участков обитания особей-соседей может варьировать в широких пределах. Иллюстрацией этому служит исследование, проведенное в 1976–1978 гг. в штате Мичиган (США), где наблюдали за мечеными особями на площадке размером 2.5 га (Getty, 1981). Пространственное распределение взрослых особей, выявленное путем повторных отловов зверьков, показано на рис. 2.2.24. Участки обитания взрослых особей в этом поселении значительно перекрывались. Кроме того, обнаруживались относительно обособленные агрегации участков, в пределах которых не было абсолютно обособленных "ядер" участков отдельных зверьков. Вместе с тем, особи-резиденты атаковали любого зверька, оказавшегося в непосредственной близости от них (на расстоянии менее 5 м). Периферия индивидуального участка каждой особи перекрывала "ядро" соседнего участка, и если какой-либо зверек оказывался в пределах "чужого" охраняемого "ядра", его прогоняли. В результате оседлые зверьки избегали заходить на охраняемую центральную часть участков своих соседей. Частота контактов особей-резидентов с другими зверьками летом и осенью составляла в среднем 1.7 и 3.2 за 1 час наблюдений, соответственно. Однако в подавляющем большинстве (76–86%), агрессивные взаимодействия происходили не между особями-соседями, а между резидентами и зверьками, совершавшими дальние выходы за пределы своих участков обитания, а также мигрирующими особями (Getty, 1981).

Эксперимент с удалением половины оседлых особей с площадки наблюдений показал, что освободившаяся территория в короткие сроки заселялась зверьками, не имевшими собственных охраняемых участков обитания (к этой категории относились преимущественно молодые особи), однако размеры их участков, равно как и участков других оседлых зверьков, остались прежними. Иными словами, изменение плотности популяции у восточного бурундука не приводит к существенному сокращению или увели-

чению площади участков обитания (Getty, 1981). Эта особенность связана со стратегией фуражирования вида, благодаря которой сохраняется оптимальное соотношение между характером распределения и калорийностью кормов и размерами участков обитания, ограничивающими кормодобывающую активность (Blackmore, Lishak, 1985).

Как уже отмечено выше, взрослые особи, занимающие постоянные участки обитания, агрессивны по отношению друг к другу: встреча двух зверьков в подавляющем большинстве случаев заканчивается преследованием, реже схваткой (Blair, 1942). Относительно подробные сведения об агонистическом поведении восточного бурундука получены при наблюдениях за группировкой из 12 взрослых особей, населявших лесополосу вблизи одного из аэропортов Нью-Йорка, США (Dunford, 1970). В качестве способа, стимулирующего социальные взаимодействия, использовали раскладку семян подсолнечника в разных местах в пределах лесополосы. За весь период наблюдений вблизи закладок с семенами подсолнечника зарегистрировано 398 социальных взаимодействий, в том числе 311 преследований (78%), 32 схватки (8%), и в 87 случаях (22%) отмечали бегство и избегание контактов с партнерами. Исход агонистических взаимодействий точно определен в 15 пунктах закладки семян. Установлено, что относительный социальный ранг зверька, оцениваемый по числу побед и поражений, менялся в зависимости от расположения закладки. Если семена, находящиеся поначалу вблизи норы одной из двух особей-соседей, перекладывали ближе к норе другого зверька, происходила реверсия доминирования: первая, изначально доминирующая, особь становилась подчиненной, причем независимо от ее пола и массы тела. Результаты наблюдений позволили сделать вывод, что каждая особь, независимо от ее пола, доминирует на некотором пространстве в пределах своего участка над другими особями своего вида, и это пространство приблизительно совпадает с расположением “ядра” участка обитания.

Эксперименты по парному ссаживанию 19 взрослых особей в сетчатых клетках размером 2×2.5×2.5 м (Wolfe, 1966) дополняют представления о характере взаимодействий у рассматриваемого вида. В ходе экспериментов зарегистрировано в общей сложности 517 агонистических контактов, из них 324 (63%) составляли преследования и 19 (3.7%) — схватки. В остальных случаях (33%) отмечали угрожающие позы и бегство. В одиннадцати случаях агрессивные взаимодействия закончились гибелью одного из партнеров. Таким образом, подавляющей формой взаимодействий между взрослыми особями у восточного бурундука является прямая агрессия, которая в условиях ограниченного пространства с высокой степенью вероятности приводит к гибели одного из партнеров. Эксперименты также показали, что в результате агрессивных взаимодействий в каждой паре зверьков устанавливались стабильные отношения доминирования-подчинения, причем доминирование было в большей степени связано не с полом, а с размерами

особи. Доминанты инициировали подавляющее большинство преследований и схваток и отличались большей массой тела в сравнении с подчиненными особями (Wolfe, 1966).

Еще одно исследование территориального поведения и социальной организации восточного бурундука выполнено в 1973-1976 гг. в штате Огайо (США) на двух площадках мечения общей площадью 5 га (Yahner, 1978). В этом исследовании показано, что вне периода размножения все зверьки занимали отдельные норы. Расстояние между норами особей-соседей составляло в среднем 34.8 м (n=132). Совместно в одной норе обитали только кормящие самки с детенышами. В период размножения самцы собирались группами вблизи рецептивных самок (число самцов в таких временных агрегациях варьировало от двух до восьми), и среди них устанавливалась иерархия доминирования. Во временных агрегациях обычно выделялись два-три самца, которые прогоняли других соперников, но среди них оставался только один доминант, который спаривался с самкой. Реже среди конкурирующих самцов выделялась единственная особь, способная изгнать всех других самцов, собравшихся на участке рецептивной самки. Доминирующий самец обычно отличался от своих соперников большей массой тела. Около самки в период эструса собирались ближайшие самцы-соседи, и к ним присоединялись некоторые самцы, участки которых располагались на удалении более 200 м. Основная масса взаимодействий между самцами проявлялась в форме преследования. Агрессивные контакты между особями этого пола в период спариваний составляли 75% от общего числа агрессивных взаимодействий (n=555), зарегистрированных за весь период исследований. Если около самки собиралось более шести самцов, доминирующий самец, постоянно занятый преследованием своих конкурентов, был не в состоянии спариваться с ней.

Аналогичный вывод сделан в другом исследовании, проведенном в 1974–1975 гг. в США (Elliott, 1978). Наблюдения за мечеными особями в период гона показали, что на участках обитания рецептивных самок собираются по пять-шесть самцов. Так, на участке самки *№ 22* (рис. 2.2.25) в период эструса находились шесть самцов, среди них *№ 24* — доминант, который преследовал других самцов, но сам ни разу не был объектом преследований; положение субдоминанта занимал самец *№ 60*, преследовавший всех соперников, кроме самца *№ 24*; более низкий ранг занимал самец *№ 16*, подвергавшийся преследованию со стороны доминанта и субдоминанта, а на низшей ступени иерархии находился самец *№ 37*, которого преследовали все другие самцы (рис. 2.2.25, *А*). Позднее четыре самца из этой группы (*№ 24, 60, 16, 6*) переместились на участок рецептивной самки *№ 30*, располагавшийся на расстоянии 10 м от участка самки *№ 22*, и в этом случае среди самцов поддерживался прежний порядок иерархии (рис. 2.2.25, *Б*). Но когда на участке обитания самки *№ 15*, граничащем с

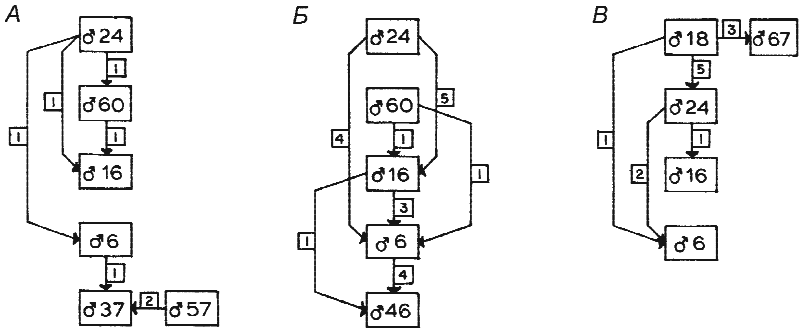


Рис. 2.2.25. Иерархия доминирования среди самцов восточного бурундука, *Tamias striatus*, в период гона при спаривании с самками *№ 22* (*А*), *№ 30* (*Б*) и *№ 15* (*В*). Стрелками показан порядок агрессивных взаимодействий (преследований). См. пояснения в тексте (по: Elliott, 1978, с изменениями).

участками самок *№ 22* и *№ 30*, появились еще два самца, один из которых (*№ 18*) стал доминантом, самец *№ 24* занял подчиненное положение. Вместе с тем, среди трех самцов *(№ 24*, *16* и *6*) сохранялся прежний порядок доминирования (рис. 2.2.25, *В*).

Проведенные наблюдения свидетельствуют о становлении иерархии доминирования среди самцов, конкурирующих за самок. Более того, эта иерархия характеризуется относительной стабильностью, если состав группировок самцов не меняется радикально.

Следует, однако, отметить, что прямая связь между иерархией доминирования и успехом спариваний отсутствовала. Во всяком случае, наряду с самцами-доминантами, с самками спаривались и другие самцы, в том числе низкоранговые (Elliott, 1978). Следовательно, репродуктивный успех доминирующих самцов нельзя считать абсолютным.

Самки в сезон размножения редко выходят на поверхность в первой половине дня и активны преимущественно в вечернее время. Однако во время эструса активность самок смещается на утренние часы, и они не покидают своих участков обитания в течение всего периода спаривания. Следует отметить высокую агрессивность самок по отношению к самцам в период размножения.

Детеныши восточного бурундука после выхода из выводковой норы несколько дней живут на материнском участке. Затем самка переводит весь выводок в одну из соседних нор в пределах своего участка обитания, где они живут до расселения, либо оставляет потомство в старой гнездовой норе, а сама переселяется в другую нору (Elliott, 1978).

Контакты между самкой и детенышами после их выхода на поверхность отмечаются редко. Детеныши иногда затевают игры с матерью, но последняя редко реагирует на их действия. У молодых зверьков отмечены агонистические взаимодействия, частота и экспрессивность которых со временем увеличивается. Через три дня после выхода из выводковой норы молодые зверьки, как правило, расселяются. В некоторых случаях расселение задерживается на 1–4 недели. Дистанция расселения молодняка варьирует в широких пределах (7.6–73.2 м); участки обитания многих молодых особей после расселения перекрываются, в том числе с материнским участком. Первые месяцы охрана территории у молодых зверьков не выражена, и редкие агрессивные взаимодействия наблюдаются только при нарушении индивидуальной дистанции. Охрана "ядра" участка обитания впервые отмечена у молодых особей в возрасте 10 месяцев (Elliott, 1978; Yahner, 1978).

В целом, пространственно-этологическая структура поселений восточного бурундука представляется достаточно простой (Elliott, 1978; Yahner, 1978). Каждая особь занимает отдельную нору или совокупность нор, которые распределены относительно равномерно. Гнездовая нора, находящаяся в пределах "ядра" участка обитания, форма которого приближается к окружности, фактически, обозначает его геометрический центр. "Ядро" участка охраняется во все сезоны года взрослыми, а в некоторых случаях, полувзрослыми и даже молодыми зверьками. Охрана территории обеспечивает оседлое население сезонными кормами, необходимыми для успешного выживания в зимний период. Агрессивное поведение несет и другую функциональную нагрузку — поддержание необходимой индивидуальной дистанции между особями и формирование иерархии доминирования среди самцов в период спариваний. Самцы-доминанты монополизируют самок и получают преимущество в спариваниях с ними. Однако при значительном числе конкурентов высокий социальный ранг не гарантирует максимального репродуктивного успеха доминантам, поскольку в спариваниях с самками принимают участие и подчиненные самцы. В период гона образуются альянсы разнополых особей, существующие очень короткое время. Состав временных агрегаций самцов, скапливающихся на участках рецептивных самок, постоянно меняется, при этом каждый самец спаривается с несколькими самками. Редкие проявления агрессивного поведения у полувзрослых и молодых особей связаны, в основном, с поддержанием индивидуальной дистанции. Раннее расселение молодняка провоцируется повышенной агрессивностью со стороны взрослых особей и отношениями территориального доминирования.

Сосновый бурундук, *Tamias* (*Eutamias*) *amoenus*, распространен в лесной полосе юго-запада Канады и северо-запада США. Исследование, проведенное в штате Вашингтон (США) в 1946–1950 гг. на площадке мечения разме-

ром 16.5 га (Broadbooks, 1970), показало, что взрослые самцы этого вида занимали участки обитания площадью в среднем 1.52 га (n=31); участки обитания самок значительно меньше — в среднем 0.89 га (n=36). У кормящих самок размеры участков обитания сокращались вдвое. Степень взаимного перекрывания участков обитания взрослых самок относительно невелика и в среднем составляла 21.7%. Основные убежища, в том числе гнездовые норы, располагались ближе к периферии участков обитания (рис. 2.2.26). Минимальное расстояние до ближайших четырех особей-соседей у самок составляло в среднем 28.2 м (n=77), а максимальное — 73.5 м. На самой населенной части площадки мечения расстояние между центрами активности 14 особей (8 самцов и 6 самок) составляло в среднем 16.4 м.

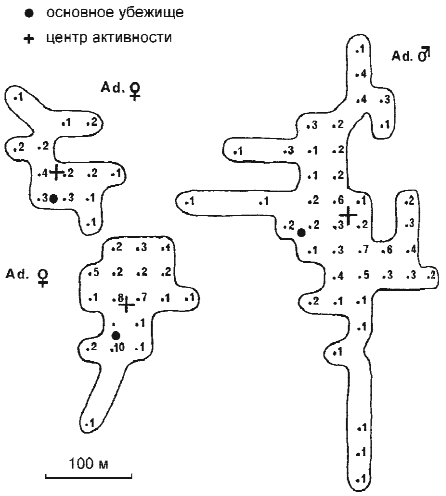


Рис. 2.2.26. Структура использования пространства в пределах участка обитания у двух взрослых самок и взрослого самца соснового бурундука, *Tamias amoenus*. Точками показано расположение ловушек, цифрами — число повторных отловов (по: Broadbooks, 1970, с изменениями).

Пространственное распределение участков обитания большинства взрослых особей оставалось неизменным на протяжении годового репродуктивного цикла; у 11 самок отмечено смещение центров активности в среднем на 18.6 м. Таким образом, пространственная структура поселений соснового бурундука характеризуется достаточно высокой стабильностью.

Расположение центров активности четырех взрослых самок на одном из участков площадки наблюдений показано на рис. 2.2.27. Визуальные наблюдения свидетельствуют, что кормящие самки активно охраняют ближайшие окрестности гнезда, однако при встрече особей-соседей вдали от основного убежища их взаимодействия могут быть нейтральными. Следовательно, охраняемой территорией у соснового бурундука можно считать относительно небольшое “ядро” участка обитания с гнездовой норой или другим постоянным убежищем, тогда как периферия служит нейтральной зоной, в которой нет агонистических взаимодействий с особями-соседями.

Аналогичный вывод сделан в более раннем исследовании (Gordon, 1943, цит. по Broadbooks, 1970). Небольшая часть взрослого населения (7.8% са-

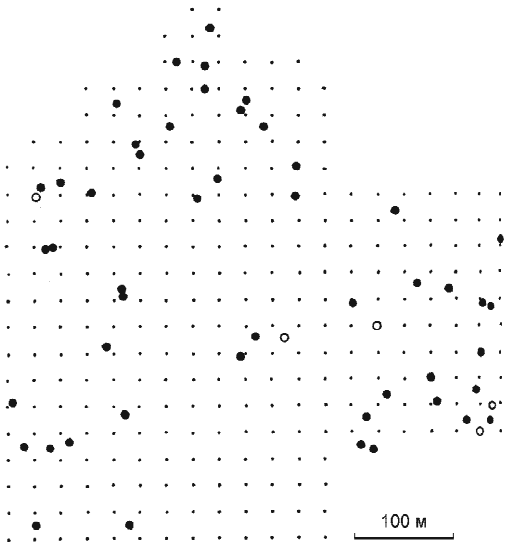


Рис. 2.2.27. Центры активности взрослых самок соснового бурундука, *Tamias amoenus*, на площадке мечения осенью 1947 г. (по результатам повторных отловов). Точками показана разметка площадки, белыми кружками обозначены локусы с одной-двумя поимками, черными — с тремя и большим числом поимок (по: Broadbooks, 1970).

мок и 11.9% самцов) отличается повышенной миграционной активностью. Дистанция расселения у самцов-сеголеток составляла в среднем 91 м, а у самок-сеголеток — 58 м, т.е. значительно меньше.

Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре поселений соснового бурундука в доступных литературных источниках не найдено.

Азиатский бурундук, *Tamias* (*Eutamias*) *sibiricus*, распространен на северо-востоке Европейской части России, Урале, Дальнем Востоке, в Сибири, Северо-Восточном Казахстане, Монголии, Северном и Северо-Восточном Китае. Этот вид древесных беличьих на зиму уходит в спячку, которая длится с конца сентября или октября до начала апреля. Гон начинается после выхода взрослых особей из спячки, и, в зависимости от географического региона, проходит в апреле или мае. Беременные самки встречаются с мая по июнь. Молодняк выходит из выводковых гнезд в конце июня или в середине июля. Приблизительно 10–15 дней молодые зверьки держатся поблизости от своего гнезда. Расселение молодняка по зимовочным стациям происходит в августе-сентябре (Штильмарк, 1963; Соломонова, Винокуров, 1988).

К основным особенностям экологии азиатского бурундука можно отнести индивидуальный образ жизни взрослых особей при развитой системе дистантной сигнализации (Смирин, 1976а). У этого вида очень ограничен набор элементов поведения, связанных с прямыми взаимодействиями, а система социальных отношений относительно лабильна. Исход взаимодействий зависит от преобладающей в данный момент формы активности. О

доминировании можно говорить только применительно к очень коротким отрезкам времени, поскольку поведенческие роли особей постоянно меняются. Такая форма взаимоотношений вполне укладывается в систему территориального доминирования, поскольку каждая особь одерживает верх над другими только в пределах своей охраняемой территории и вне ее границ подвергается преследованию. Следует отметить, что территориальное поведение азиатского бурундука тесно связано с охраной кормовых запасов, при этом запасы-тайники, представляющие собой отдельные порции корма, зарытые в разных местах, не охраняются, тогда как запасы в гнездовых камерах, напротив, охраняются очень активно.

У азиатского бурундука практически отсутствует ритуализация агрессивного поведения (Смирин, 1976а). Демонстрация угрозы, предшествующая нападению, отмечается крайне редко. Нападение следует чаще всего без всякого предупреждения, и само по себе служит сигналом для атакуемой особи. Существуют, однако, различия в поведении, связанные с разными проявлениями агрессии. Если атака обусловлена вторжением "чужака" на охраняемую территорию в летний период, нападение редко сопровождается укусами, поскольку "хозяин" территории перед броском замирает на несколько секунд, давая возможность "чужаку" отбежать на некоторое расстояние. Осенью, при расселении молодняка, наблюдается иная ситуация, когда взрослые зверьки нападают молниеносно и наносят "чужаку" серьезные, и даже смертельные, травмы укусом в затылок. Эти различия в агрессивном поведении, по-видимому, объясняются разницей в степени возбуждения "хозяина" территории, которое резко повышается при непрерывных конфликтах с нарушителями границ, и происходит это чаще всего в осенний период.

Такие формы социального поведения, как скучивание и взаимные чистки (*аллогруминг*), у азиатского бурундука практически не встречаются, особенно во взаимодействиях взрослых особей. Скучивание отмечается только у самок с детенышами, а также у молодых зверьков до распада выводков. При скучивании молодые зверьки не подлезают под партнера и не укладываются на него сверху, а лишь касаются боками, когда сидят рядом. В игровом поведении молодых особей в первые дни после выхода из выводкового гнезда отмечаются борьба и преследование. Впоследствии почти единственной формой взаимодействий становится имитация спаривания. Осенью, с началом расселения молодняка, в репертуаре подрастающих особей отмечается только агрессивное поведение.

Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре популяций азиатского бурундука не обнаружено.

Подводя итог изложенному, следует отметить, что, несмотря на существование определенных межвидовых различий, пространственно-этологическая структура популяций рассмотренных выше представителей на-

земных и древесных беличьих, несомненно, характеризуется некоторыми общими чертами. Взаимодействия между взрослыми особями в значительной степени агрессивны, и это неизбежно приводит к обособлению индивидуальных участков обитания. Даже в тех случаях, когда участки обитания перекрываются, как, например, у *T. striatus* или *S. vulgaris*, выделяется "ядро" участка, индивидуализация (монополизация) которого достигает высокой степени. В связи с этим, отношения между взрослыми особями у многих видов можно охарактеризовать как территориальное доминирование. Прочные парные связи отсутствуют, и объединение особей противоположного пола происходит только на период спариваний — от нескольких часов до 3-4 дней. У некоторых видов, как, например, у *M. monax*, территориальные самцы занимаются доминирующее положение по сравнению с нетерриториальными, и получают преимущество при спаривании с самками. У других видов, например, у многих представителей рода *Citellus* (=*Spermophilus*) и некоторых древесных беличьих, самцы в период спариваний собираются группами вблизи рецептивных самок, и в результате агонистических взаимодействий между ними формируется иерархия доминирования. Самец-доминант, находящийся на вершине иерархии, получает преимущественный доступ к рецептивной самке. Агрегации самцов, образующиеся в сезон размножения, нестабильны и распадаются по окончании периода спариваний. Самки относительно быстро теряют связь со своим потомством, поскольку молодые зверьки расселяется вскоре после выхода из выводковых нор. Расселение молодняка в значительной степени провоцируется агрессивным отношением со стороны взрослых территориальных особей. В нерепродуктивный период преобладает тенденция пространственной сегрегации, и каждая особь занимает в значительной степени обособленный индивидуальный участок либо отдельную гнездовую нору (у зимоспящих видов).

2.3. Семейство тушканчиковых, Dipodidae

В семействе тушканчиковых насчитывается 27 видов (Соколов, 1977), однако далеко не все они изучены в равной степени.

Характерная и отличительная особенность представителей этого семейства — бипедальный тип локомоции, который предопределяет их одиночный образ жизни и отсутствие альтруистических форм поведения, связанных с предупреждением об опасности. Однако, в отличие от других видов грызунов с подобным типом локомоции (род *Dipodomys*, см. раздел 2.4), для многих тушканчиков характерно смягчение территориальных отношений, использование относительно крупных, перекрывающихся участков обитания и формирование стереотипов поведения, ориентированных на избегание контактов с сородичами (Роговин, 1990).

Исследования пространственно-этологической структуры популяций разных видов тушканчиков (Роговин, 1982а, 1983) свидетельствуют, что система использования пространства у этих представителей грызунов в значительной степени зависит от характера питания: для семеноядных видов (например, *Salpingotus crassicauda*) характерен ярко выраженный одиночный образ жизни с высокой агрессивностью, свойственной особям любого пола; у видов, использующих в пищу вегетативные части растений и семена (например, *Allactaga elater, A. severtzovi*), охраняются только норы, а участки обитания, особенно у самцов, отличаются значительными размерами в связи с высокой степенью подвижности особей; у зеленоядных видов (например, *Alactagulus pygmaeus* и *Pygerethmus platyurus*, см. Главу 3) отмечается повышенная степень оседлости и использование системы охраняемых убежищ в пределах участков обитания с относительно неизменными границами. У обитателей песчаных биотопов (например, *Dipus sagitta* и *Paradipus ctenodactylus*, см. Главу 3) отсутствуют постоянные участки обитания и убежища, отмечается высокая степень подвижности особей, отсутствует ярко выраженная агрессивность по отношению к сородичам, в разнополых диадах (в условиях неволи) отмечаются миролюбивые взаимодействия, в том числе социальные чистки. Вместе с тем, у всех исследованных видов тушканчиков подсадка "чужака" вызывает агрессивную реакцию (Роговин, 1982а).

Жирнохвостый карликовый тушканчик, *Salpingotus crassicauda*, распространенный в Северо-Восточном Казахстане, Монголии и Китае, ведет исключительно одиночный образ жизни (Роговин, 1982а, б; Шенброт и др., 1995). В Зайсанской котловине выход из спячки у этого вида отмечается в конце апреля, а залегание в спячку — в середине сентября, т.е. период наземной активности занимает менее 5 месяцев в году (Сабилаев, 1982; Мазин, Мурзов, 1990). Размножение начинается в первой декаде мая, беременность длится не менее 25 дней. За лето самки приносят до двух выводков; среднее число детенышей в выводках варьирует от 2.3 до 3.6 (Фокин, 1978; Шенброт и др., 1995). На поверхность молодые зверьки выходят в месячном возрасте, будучи вполне готовыми к самостоятельной жизни; молодняк расселяется вскоре после выхода на поверхность, обычно во второй половине июня.

Наблюдения в природе показывают, что взрослые самцы занимают индивидуальные участки обитания, площадь которых весной составляет 1.5–1.8 га, а летом сокращается до 0.5 га. Кормящие самки занимают участки обитания площадью 0.08–0.35 га. Часть молодых особей после выхода на поверхность закрепляется вблизи материнского участка, другая часть расселяется на расстояние до 3.3 км (Мазин, Мурзов, 1990). При высокой плотности населения площадь участков обитания взрослых особей сокращается до 0.3 га; одновременно стираются половые различия в их размерах (Роговин, Шенброт, 1988).

По наблюдениям в Заалтайской Гоби, участки обитания взрослых особей вне периода размножения не перекрываются (рис. 2.3.1); прямые взаимодействия между зверьками не зарегистрированы (Роговин, 1983).

При содержании в небольшой вольере размером 2×2 м самцы и самки использовали разные норы, и совместная дневка половых партнеров не отмечена даже в период, когда самка находилась в состоянии эструса. В контактах между особями разного пола преобладают элементы агрессивного поведения либо избегание партнера; такие формы взаимодействий, как скучивание и социальные чистки, не характерны (Роговин, 1982б).

Пятипалый карликовый тушканчик, *Cardiocranius paradoxus*, распространенный в Северном Прибалхашье (Казахстан), Туве и Монголии, также относится в видам, условно называемым одиночными (Роговин, 1982б). В Казахстане выход из спячки у этого вида отмечается в середине апреля, а залегание в спячку — в конце августа — сентябре (Капитонов, 1977). Беременные и кормящие самки встречаются во второй декаде июня, а сеголетки — с июля (Капитонов, 1977; Мазин, Касабеков, 1983; Шенброт, Роговин, 1988). Среднее число детенышей в выводке варьирует от 3.3 до 3.8, в зависимости от региона (Мазин, 1982; Мазин, Касабеков, 1983; Шенброт, Роговин, 1988).

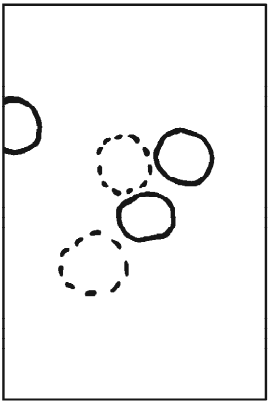


Рис. 2.3.1. Пространственное размещение участков обитания взрослых самцов и самок жирнохвостого карликового тушканчика, *Salpingotus crassicauda*, на площадке наблюдений в Заалтайской Гоби по окончании размножения. Участки самок выделены сплошной линией, участки самцов — штриховой линией (по: Роговин, 1983).

Пространственно-этологическая структура популяций пятипалого карликового тушканчика изучена очень слабо. Визуальные наблюдения, проведенные в Монголии, Туве и Казахстане (Кожемякин, 1974; Громов, 2002а; Громов, Есжанов, 2004), показали, что карликовые пятипалые тушканчики очень подвижны и перемещаются по участку обитания практически все время в периоды ночной активности. Кормежка, отдых и рытье в бюджете времени каждого зверька занимают не более 30%; все остальное время отводится исследовательской деятельности. Площадь суточных участков обитания трех особей варьировала от 1.4 до 4.4 га (рис. 1.7 и 2.3.2). Участок обитания каждого зверька имеет сложную структуру и состоит из нескольких относительно обособленных в пространстве локусов. В периоды ночной активности зверек некоторое время находится в пределах одного локуса, затем быстрыми

прыжками, преодолевая расстояние в несколько десятков метров, перемещается к следующему локусу, где продолжает кормиться и обследовать территорию.

О социальном поведении карликового пятипалого тушканчика известно очень немного. В неволе взрослые особи агрессивно реагировали друг на друга (Роговин, 1982б). При парном ссаживании на "нейтральной территории" отмечены атаки и преследование партнера (в 25% случаев), а также избегание контактов (в 65% случаев); скучивания и социальные чистки не характерны (Роговин, 1983). Взрослые разнополые зверьки при содержании в вольере размером 2×2 м предпочитали занимать отдельные убежища, но в 25% случаев самец и самка отдыхали в дневное время в одном убежище.

При опасности карликовый пятипалый тушканчик (точно так же, как и карликовый жирнохвостый тушканчик) не спасается бегством и не скрывается в ближайшей норе, а затаивается среди разреженной растительности и мелких камней.

Большой тушканчик, *Allactaga major*, широко распространен в лесостепной, степной и полупустынной зонах юга Европейской части России, Украины, Урала, Средней Азии и далее на восток до южного Алтая. Выход из зимней спячки у этого вида отмечается в конце марта — начале апреля. Размножение начинается сразу после выхода из спячки. Самки приносят 1-2 выводка в год. Число детенышей в выводках варьирует от 1 до 8 и, судя по числу эмбрионов, в среднем составляет 3.0-5.0 (в зависимости от

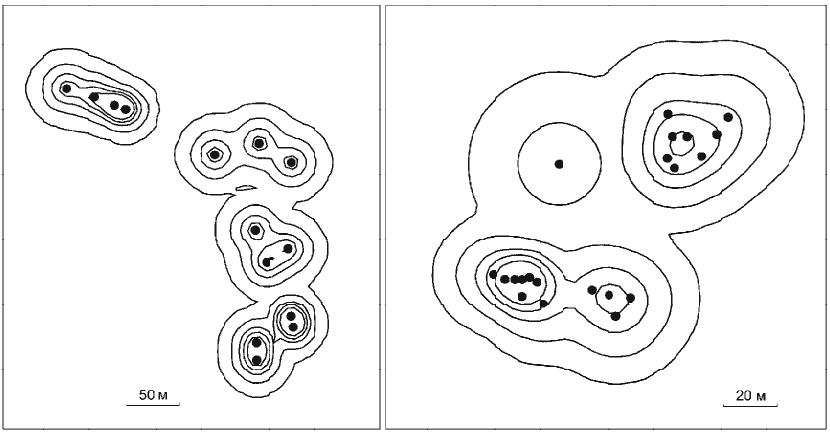


Рис. 2.3.2. Контуры суточных участков обитания взрослой самки (слева) и полувзрослого самца (справа) карликового пятипалого тушканчика, *Cardiocranius paradoxus*, полученные при компьютерной обработке данных о перемещениях зверьков с помощью программы HOME RANGER 1.0a.

географического региона). Массовое расселение молодняка происходит во второй половине июня. Сеголетки в размножении не участвуют (Фокин, 1978; Шенброт и др., 1995).

Взрослые особи этого вида занимают значительные по площади участки обитания диаметром 300–500 м (Токарский, Ронкин, 1990). В предгорьях Заилийского Алатау индивидуальные участки взрослых особей могут достигать 150 га (Мазин, 1973, цит. по Шенброт и др., 1995). Более подробные сведения о пространственной структуре поселений большого тушканчика отсутствуют. Контакты между особями в природе отмечаются редко. В неволе при ссаживании взрослых особей, особенно самцов, происходят ожесточенные схватки (Фенюк, 1928, цит. по Шенброт и др., 1995). Других данных о социальном поведении большого тушканчика не имеется.

Тушканчик Северцова, *Allactaga severtzovi*, распространен в равнинных пустынях Казахстана и Средней Азии. Размножение у этого вида начинается сразу после выхода из зимней спячки. На севере ареала первые беременные самки встречаются с начала апреля, а на юге — с конца февраля. Каждая самка приносит от одного до двух выводков, в которых насчитывается от 1 до 7 детенышей. Средний размер выводка, в зависимости от сезона, географического региона и возраста самок, варьирует от 3.6 до 5.5. Сеголетки обычно не участвуют в размножении (Слудский и др., 1977; Роговин, 1983; Давыдов, 1988; Шенброт и др., 1995).

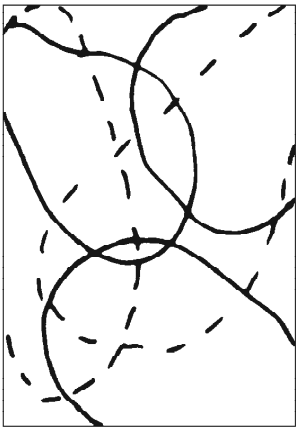


Рис. 2.3.3. Пространственное распределение участков обитания взрослых самцов и самок тушканчика Северцова, *Allactaga severtzovi*, на площадке наблюдений в период размножения. Участки самок выделены сплошной линией, участки самцов — штриховой линией (по: Роговин, 1983).

Взрослые особи занимают относительно крупные индивидуальные участки обитания. В Юго-Западных Кызылкумах в поселениях с высокой плотностью (2–3 особи/га) площадь участков обитания самцов составляла в среднем 5.4±0.2 га (n=5), а у самок — 3.8±0.1 га (n=6) (Роговин, 1983). В разреженных поселениях (0.5 особи/га) размеры участков обитания увеличивались до 7–12 га (Шенброт и др., 1995). В Юго-Восточном Казахстане выявлены самые крупные индивидуальные участки взрослых особей площадью от 30 до 160 га (Мазин, 1973, цит. по Шенброт и др., 1995). Участки особей одного пола частично перекрываются; максимальная степень перекрывания достигает 40% (рис. 2.3.3). Участок взрос-

лого самца в период размножения обычно перекрывает участки обитания 1–2 самок, поэтому систему спаривания у этого вида считают полигамной. Взрослые особи используют индивидуальные дневочные норы. В период размножения между взрослыми зверьками отмечаются преимущественно агонистические взаимодействия. В целом же, прямые контакты между взрослыми особями в природе редки. Признаков объединения пар разнополых зверьков на одном участке обитания не обнаружено. В экспериментах с парным ссаживанием взрослых особей на "нейтральной территории" преобладали агрессивные взаимодействия (88%); в остальных случаях (12%) зарегистрировано избегание партнера (Роговин, 1983).

Сходные особенности пространственно-этологической структуры обнаруживаются у тушканчика *Allactaga nataliae* (Роговин, 1983). Площадь участков обитания взрослых самцов этого вида составляет в среднем 4.3±0.8 га (n=3), а у взрослых самок — 3.2±0.4 га (n=3). Участки обитания взрослых особей одного пола в сезон размножения частично перекрываются, особенно у самцов. Максимальная степень перекрывания участков составляет 50%. Участок обитания взрослого самца обычно перекрывает участки 1–2 самок, поэтому систему спаривания у этого вида также считают полигамной. По окончании периода размножения степень перекрывания участков обитания снижается (при этом максимальное значение составляет 30%), и участки обитания многих самцов обособляются в пространстве (рис. 2.3.4).

Взрослые особи используют индивидуальные дневочные норы. В период размножения между ними отмечаются преимущественно агонистические взаимодействия, которые преобладают и в неволе при парном ссаживании на "нейтральной территории" (Роговин, 1983).

Малый тушканчик, *Allactaga elater*, распространен в полупустынях Закавказья, на равнинах Восточного Предкавказья, в пустынях Казахстана, Средней Азии, Ирана, Афганистана и Китая (Джунгария). Период размножения этого вида растянут с апреля по июнь. В Закавказье, где зверьки не впадают в зимнюю спячку, размножение начинается в феврале и продолжается до начала ноября. Выделяются два четких пика размножения — весенний (в апреле) и осен-

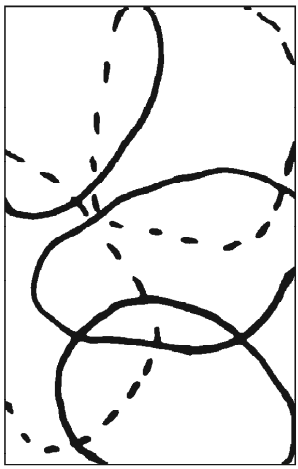


Рис. 2.3.4. Пространственное распределение участков обитания взрослых самцов и самок тушканчика *Allactaga nataliae* по окончании периода размножения. Обозначения как на рис. 2.3.3 (по: Роговин, 1983).

ний (в августе-сентябре). За год самки приносят 2–3 выводка, от 1 до 9 детенышей в каждом; среднее число эмбрионов на одну беременную самку в разных регионах варьирует от 3.8 до 5.6 (Фокин, 1978; Шенброт и др., 1995).

Исследования пространственной структуры поселений малого тушканчика показали, что индивидуальные участки взрослых особей отличаются довольно крупными размерами. В Западном Казахстане при относительно высокой плотности населения (2 особи/га) площадь участков обитания самцов составляла в среднем 1.06±0.07 га (n=7), а у самок — 0.18±0.03 га (n=5). Участки обитания особей-соседей как одного, так и противоположного пола частично перекрываются, и с увеличением плотности населения степень перекрывания увеличивается, достигая в некоторых случаях 100% (но, по-видимому, не у особей одного пола), причем как в сезон размножения, так и по его окончании (Роговин, 1983). В Юго-Восточном Казахстане средняя площадь участков обитания взрослых особей составляла 4.6 га (Мазин, 1973, цит. по Шенброт и др., 1995). Смещение границ индивидуального участка у некоторых особей может быть значительным — до 750 м (Мазин, 1973, цит. по Шенброт и др., 1995), но в ряде случаев расположение участков обитания остается практически неизменным в течение года (Шенброт и др., 1995).

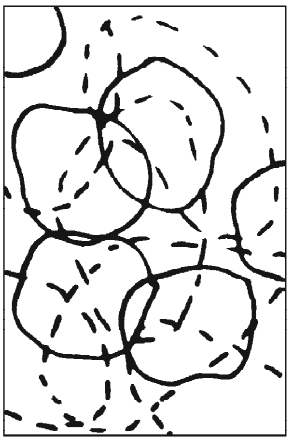


Рис. 2.3.5. Пространственное распределение участков обитания взрослых самцов и самок малого тушканчика, *Allactaga elater*, в период размножения. Обозначения как на рис. 2.3.3 (по: Роговин, 1983).

Пространственное распределение участков обитания взрослых особей показано на рис. 2.3.5. Индивидуальный участок каждого самца обычно перекрывает участки обитания одной-трех самок. Таким образом, систему спаривания у малого тушканчика можно считать полигамной, хотя постоянные парные связи у этого вида отсутствуют. Несмотря на значительную степень перекрывания и даже, в некоторых случаях, полное пространственное совмещение участков обитания разнополых особей, самцы и самки используют разные дневочные норы.

Взаимодействия самцов и самок в период размножения, как показывают наблюдения в природе, относятся к разряду агонистических, при этом в 35% случаев (n=14) зарегистрированы проявления агрессии (преследование), а в остальных ситуациях — избегание контактов (n=26). Вместе с тем установлено,

что взрослые самки не проявляют агрессии по отношению к молодым особям при их расселении. Молодые самки нередко занимают норы вблизи материнского участка, но молодые самцы, как правило, расселяются на значительные расстояния — максимально до 650 м (Роговин, 1980, 1983).

В экспериментах с парным ссаживанием взрослых особей на "нейтральной территории" агрессивные взаимодействия составляли 35% от их общего числа; в остальных случаях (65%) отмечено взаимное избегание контактов, т.е. соотношение контактов было таким же, как в природе (Роговин, 1983).

В целом, особенности пространственно-этологической структуры рассмотренных видов семейства тушканчиковых вполне соответствуют их условно одиночному образу жизни, для которого характерны высокая степень индивидуализации участков обитания взрослых особей одного пола (о чем косвенно можно судить по относительно небольшой степени перекрывания участков), отсутствие прочных парных связей, раннее расселение молодняка и преимущественно агрессивный характер взаимодействий между взрослыми особями.

2.4. Семейство мешотчатых прыгунов, Heteromyidae

Среди мешотчатых прыгунов, распространенных в Северной, Центральной и Южной Америке, относительно хорошо изучены кенгуровые крысы (род *Dipodomys*), населяющие пустынные и полупустынные регионы североамериканского континента. Для представителей этого рода характерны ночной образ жизни, семеноядность и значительная пространственная обособленность участков обитания взрослых особей. Сходные особенности пространственной структуры поселений обнаруживаются также у колючего прыгуна Сальвина, *Liomys salvini*, и мешотчатого прыгуна Десмареста, *Heteromys desmarestianus*.

Знамехвостый кенгуровый прыгун, *Dipodomys spectabilis*, распространен во многих засушливых районах США и Мексики и считается типичным одиночным видом (Reichman, 1983). Характерная особенность его биологии заключается в том, что взрослые особи устраивают относительно крупные "курганчики" из грунта, смешанного с растительными остатками, внутри которых располагается сложная система туннелей и подземных камер с запасами собранных летом семян (массой до 5 кг). Запасы корма помогают грызунам пережить бескормицу зимой и ранней весной. Число "курганчиков" в поселениях знамехвостого кенгурового прыгуна относительно постоянно. Каждый "курганчик" обычно занимает одна взрослая особь и охраняет его от других представителей своего вида (Monson, Kessler, 1940; Monson, 1943). "Курганчики" взрослых самцов и самок распределены по территории относительно равномерно (Holdenreid, 1957; Schroder, Geluso, 1975; Jones, 1984; Randall, 1984).

Сезон размножения знамехвостого кенгурового прыгуна приходится на конец зимы и весну. Самки приносят до 4 выводков с небольшим числом детенышей — от 1 до 3. Продолжительность молочного вскармливания — около месяца. После прекращения лактации самка оставляет своих подросших детенышей и переселяется в другую нору, либо детеныши сами выселяются из материнской норы (Jones, 1984; Waser, Jones, 1991).

В одном из исследований, посвященных изучению пространственной структуры поселений этого вида (Schroder, 1979), наблюдения за мечеными особями проводили с августа 1975 г. по август 1977 г. на площадке размером 4 га в штате Нью Мексико (США). Каждого пойманного зверька снабжали ушной меткой с номером и ошейником с радиопередатчиком. Отловы живоловками показали, что каждый "курганчик" заселяет одна взрослая особь. Если резидент погибает или мигрирует, освободившийся "курганчик" занимает другая особь. У каждого оседлого зверька имеется основная нора, располагающаяся в пределах наиболее активно используемой части ("ядра") участка. Размеры "ядра" в поперечнике составляли в среднем 2.4±0.35 м (n=12). У большинства особей конфигурация участков обитания оказалась близкой к окружности.

Расчеты размеров участков обитания методом соединения крайних точек регистраций (*convex polygon*) показали, что их площадь варьирует от 93 до 2654 м^2 и в среднем составляет 717±212 м^2 (n=12). Минимальные размеры площади, на которой зарегистрировано 95% времени активности зверьков, существенно меньше — в среднем 412±88 м^2 (n=12).

Исследование показало, что площадь участков обитания взрослых самцов приблизительно вдвое больше площади участков самок. Сезонные различия в размерах участков обитания были статистически недостоверными. Таким образом, у знамехвостого кенгурового прыгуна наибольшая активность во все сезоны года сосредоточена на небольшом по размерам участке обитания площадью около 0.05 га вокруг "курганчика", находящегося в центре участка.

Распределение участков обитания, занимаемых взрослыми особями на площадке наблюдений, оказалось приблизительно равномерным (рис. 2.4.1).

На протяжении всего полуторагодовалого периода наблюдений положение участков обитания всех зверьков оставалось практически неизменным. Перекрывание соседних участков практически отсутствовало. В двух случаях площадь перекрывания составляла менее 2%, и то лишь, возможно, потому, что были суммированы данные за длительный период наблюдений, в течение которого происходило некоторое смещение участков обитания (Schroder, 1979). Иными словами, это перекрывание является мнимым, что подтверждают и данные другого исследования (Randall, 1984).

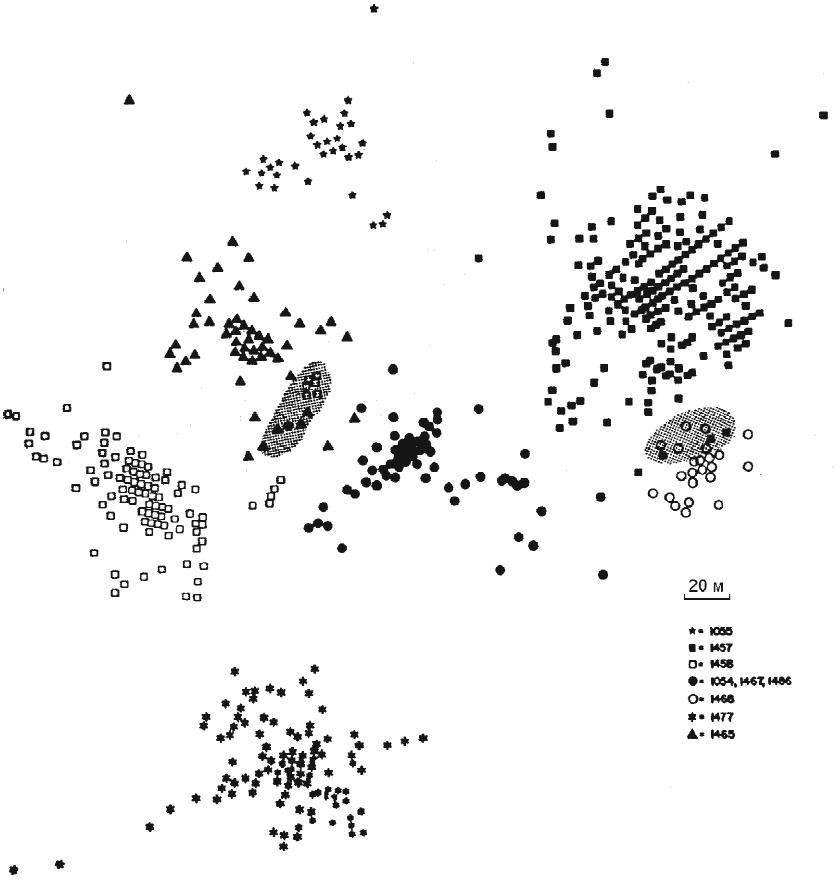


Рис. 2.4.1. Карта распределения регистраций, показывающих пределы перемещений семи взрослых особей *Dipodomys spectabilis* на площадке мечения за 18 месяцев наблюдений. Затененные области на карте обозначают возможные места перекрывания соседних участков обитания. Локусы регистрации разных особей показаны разными символами (по: Schroder, 1979).

Самцы в сезон размножения регулярно контактируют с самками, и это приводит к кратковременному перекрыванию участков обитания разнополых особей в репродуктивный период. Отмечено также, что самцы в сезон размножения перемещаются на значительные расстояния, (Randall, 1984, 1991).

Данные многолетних исследований указывают на высокую степень оседлости взрослых особей в поселениях *D. spectabilis*: 60-70% самцов и самок занимали одни и те же участки обитания на протяжении всей жизни, максимальная продолжительность которой достигает 6 лет (Jones, 1984, 1988; Randall, 1984; Waser, Jones, 1991).

Охрана границ участков обитания отсутствует, однако у оседлых зверьков обнаруживаются некоторые черты территориального поведения, проявляющегося в повышенной агрессивности к сородичам и запаховой маркировке территории (Eisenberg, 1963a). Наблюдения в природе и парные ссаживания взрослых особей в лабораторных условиях свидетельствуют о ярко выраженном агрессивном характере взаимодействий (Vorhies, Taylor, 1922, цит. по Schroder, 1979; Randall, 1984). Относительно равномерное распределение участков обитания и их конфигурация, близкая к округлой, указывают на то, что оседлые зверьки не допускают сородичей на занимаемую территорию, за исключением сезона размножения, когда рецептивные самки становятся более терпимыми к самцам и позволяют последним временно находиться вблизи их гнездовых нор (Randall, 1984, 1991; Ward, Randall, 1987). В целом, однако, агрессивные взаимодействия в поселениях знамехвостого кенгурового прыгуна отмечаются редко (Reichman, 1983).

Сезон размножения у *D. spectabilis*, как уже отмечено, приходится на конец осени — начало зимы, но может продолжаться и до мая (Randall, 1991; Waser, Jones, 1991). Самцы спариваются преимущественно с самками, живущими по соседству, и у них нередко возникает конкуренция за особей противоположного пола, выражающаяся в агрессивных взаимодействиях, при этом самец-доминант изгоняет своих соперников с участка самки, с которой спаривается (Randall, 1987, 1991). И самцы, и самки могут спариваться с более чем одним партнером.

Забота о потомстве выражена только у самок. Самка, выкормившая детенышей, может некоторое время находиться с ними на одном участке, и в этом случае она возводит себе дополнительный "курганчик", либо полностью отказывается от собственного "курганчика" в пользу детенышей и переселяется на свободный участок по соседству, где находится до тех пор, пока молодые зверьки не повзрослеют. Этот период может длиться до 5 месяцев. Таким образом, у знамехвостого кенгурового прыгуна формируются временные псевдосемейные группы, объединяющие самку с подрастающими детенышами (Jones, 1986; Waser, 1988).

Отчетливо выраженная постнатальная филопатрия молодых особей объясняется дефицитом свободных "курганчиков", поскольку новые "курганчики" появляются редко, и процесс их сооружения занимает около двух лет. Приблизительно 25% детенышей наследует материнский "курганчик", а остальные молодые зверьки переселяются на другие "курганчики" в пре-

делах 200 м от материнской норы, которые освобождаются в случае миграции или гибели их хозяев. Филопатрия молодняка, несомненно, способствует его лучшей выживаемости: молодые зверьки обеспечены надежным убежищем, куда они могут скрыться в случае опасности или в непогоду. Исследования показывают, что только 38% особей, вынужденных селиться вдали от материнского участка, доживает до первого репродуктивного сезона, тогда как доля молодых особей, поселившихся вблизи материн-

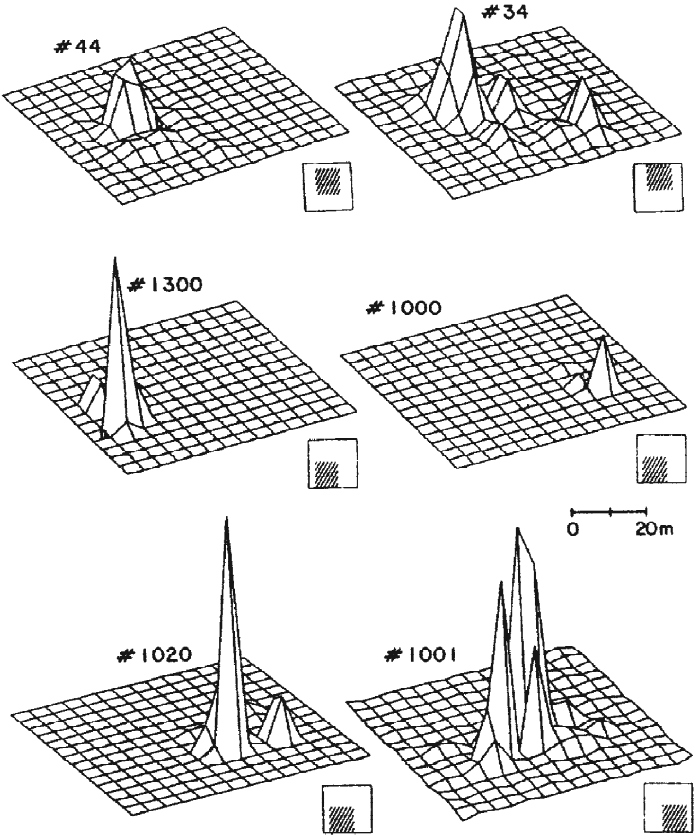


Рис. 2.4.2. Трехмерные проекции регистраций шести особей гигантского кенгурового прыгуна, *Dipodomys ingens*, на площадке мечения размером 1 га в апреле-мае 1982 г. (Калифорния, США). Разметка площадки — квадраты 5×5 м. Заштрихованные области показывают положение каждой проекции на площадке наблюдений. Самцы — # 34 и 1020, самки — # 44, 1000, 1001 и 1300 (по: Braun, 1985).

ской норы либо унаследовавших материнский "курганчик", составляет 65% (Jones, 1986; Waser, 1988).

У гигантского кенгурового прыгуна, *Dipodomys ingens*, участки обитания взрослых самцов и самок могут перекрываться, но особи одного пола занимают обособленные и, по-видимому, охраняемые территории, поскольку внутри нор при раскопках никогда не обнаруживали более одного зверька (Eisenberg, 1963a).

В исследовании, проведенном в 1981-1982 гг. в Калифорнии (США), наблюдали за мечеными особями на площадке размером 1 га (Braun, 1985). Для оценки размеров и конфигурации участков обитания использовали методы непараметрической статистики (Anderson, 1982). Внешние контуры участка обитания особи заключали в себе 95% ее регистраций. На основе полученных данных построены трехмерные проекции участков обитания (рис. 2.4.2).

Анализ регистраций шести особей, для которых получены наиболее репрезентативные выборки (более 50 независимых регистраций), показал, что у самца № 44 распределение регистраций было унимодальным, а у остальных пяти особей — мультимодальным. Площадь участков обитания (для 95% регистраций) составляла в среднем 326 м^2 у самцов и 196 м^2 у самок, тогда как расчеты методом *minimum convex polygon* дали следующие оценки средних размеров участков обитания: у самцов — 583 м^2, у самок — 238 м^2 (Braun, 1985). Таким образом, самцы занимали более крупные участки обитания в сравнении с самками. Перекрывание участков обитания отмечено только у особей противоположного пола, тогда как особи одного пола были полностью разделены в пространстве, за исключением самок, участки которых незначительно перекрывались, при этом площадь перекрывания не превышала 5%.

Итак, характерной особенностью пространственно-этологической структуры популяций двух видов кенгуровых прыгунов, *D. spectabilis* и *D. ingens*, является высокая степень индивидуализации участков обитания, особенно среди особей одного пола, объясняющаяся агрессивным характером их взаимодействий. Такие взаимоотношения классифицируются как территориальное доминирование, в особенности характерное для самок. У самцов *D. spectabilis* в сезон размножения территориальное доминирование, вследствие обострения конкуренции за самок, может трансформироваться в иерархию доминирования, при этом высокоранговые самцы получают преимущественный доступ к рецептивным самкам.

Колючий прыгун Сальвина, *Liomys salvini*, распространен в аридных регионах Центральной Америки. Как и многие представители семейства мешотчатых прыгунов — это зерноядный грызун с сезонным размножением, приходящимся на сухой сезон и начало периода дождей (с января по июнь). Взрослые самки приносят один-два выводка в год, при этом число детенышей в каждом выводке, судя по числу эмбрионов у беременных самок, невелико — 3.8±0.2 (n=9). Самки-сеголетки принимают участие в размножении,

но молодые самцы становятся половозрелыми только к началу следующего сухого сезона, т.е. приблизительно через 6 месяцев (Fleming, 1974a).

Исследование, проведенное в 1970-1972 г. в Коста Рике (Fleming, 1974a, b) с использованием методики повторных отловов зверьков на площадке мечения размером 5.1 га, показало, что взрослые самцы занимают индивидуальные участки обитания площадью в среднем 0.21 га (n=43), а взрослые самки — в среднем 0.16 га (n=49).

Эти данные свидетельствуют, что участки обитания у самцов крупнее, чем у самок, при этом в сезон размножения они увеличиваются в размерах еще на 13%, а по окончании репродуктивного периода — дополнительно на 16%. Пространственное расположение участков обитания самцов и самок остается относительно постоянным на протяжении длительного периода (рис. 2.4.3).

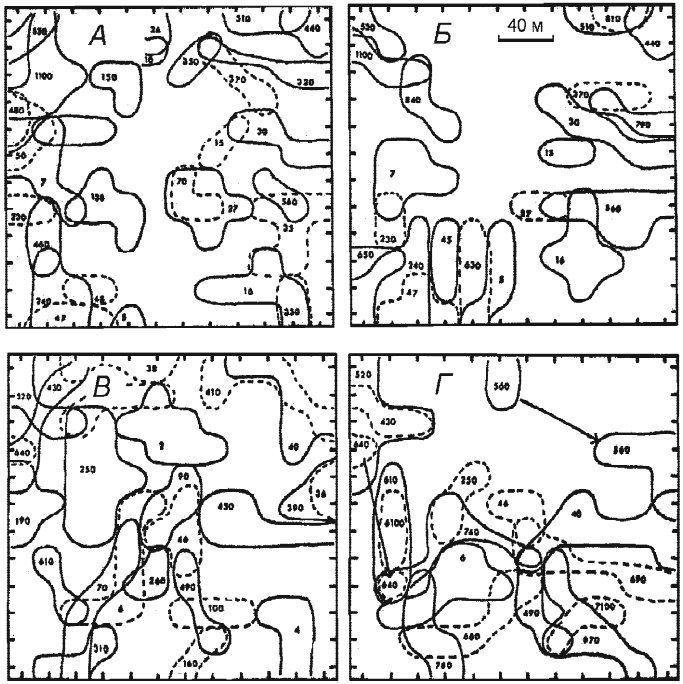


Рис. 2.4.3. Распределение участков обитания взрослых самок (*А, Б*) и самцов (*В, Г*) колючего прыгуна Сальвина, *Liomys salvini*, на площадке мечения размером 5.1 га до начала сезона размножения в сентябре-декабре 1970 г. (*А, В*) и в репродуктивный период (*Б, Г*) в январе-мае 1971 г. Границы участков некоторых особей выделены штриховой линией для облегчения восприятия их перекрывания. Цифрами указаны номера особей (по: Fleming, 1974b, с изменениями).

Анализ распределения участков обитания взрослых самок показывает, что большинство из них (84%) располагается обособленно один от другого как до начала сезона размножения, так и в репродуктивный период. Участки обитания взрослых самцов до начала размножения распределены случайным образом, и большинство из них (85%) также располагается обособленно один от другого, но с началом сезона размножения у самцов проявляется тенденция агрегированности, и степень взаимного перекрывания участков обитания увеличивается. Таким образом, можно сделать вывод, что в репродуктивный период у самцов формируются агрегации, образование которых, по-видимому, обусловлено конкуренцией самцов за самок в сезон размножения. Кроме того, участки обитания самцов в результате увеличения их подвижности в репродуктивный период могут смещаться (например, у самца *№ 560*, рис. 2.4.3, *Г*). По окончании сезона размножения распределение участков обитания самцов вновь становится случайным (Fleming, 1974b).

В экспериментах по парному ссаживанию особей, отловленных на площадке мечения, на "нейтральной территории" (Fleming, 1974b) установлено, что во взаимодействиях между "незнакомыми" зверьками ярко проявляется агрессивность. Число агрессивных контактов в диадах самцов составляло в среднем 25.8 за 10-минутный тест, а у самок — 6.8 за то же время. Можно полагать, что самцы агрессивнее особей противоположного пола. В результате подобных взаимодействий в однополых диадах самцов и самок складывались отношения доминирования-подчинения. Доминантами становились зверьки с большей массой тела, и, кроме того, среди самцов доминировали особи, принимавшие активное участие в размножении. Сезонных изменений в уровне агрессивных контактом между "незнакомыми" особями не выявлено.

Подводя итог, можно заключить, что для поселений колючего прыгуна Сальвина во все сезоны года характерна система обособленных или частично перекрывающихся участков обитания самок, на которые накладываются более крупные участки обитания самцов, распределяющиеся случайным образом вне сезона размножения и группирующиеся в репродуктивный период; с окончанием сезона размножения временные агрегации самцов распадаются. Взаимоотношения между взрослыми особями одного пола, судя по обособленным участкам обитания и результатам экспериментов по парному ссаживанию на "нейтральной территории", можно охарактеризовать как территориальное доминирование. Во временных агрегациях самцов, образующихся в сезон размножения, по-видимому, формируется иерархия доминирования, и доминантами становятся наиболее активные в размножении особи, отличающиеся, к тому же, большей массой тела.

Мешотчатый прыгун Десмареста, *Heteromys desmarestianus*, населяет влажные тропические леса Центральной Америки. Этот зерноядный гры-

зун активно размножается 10 месяцев в году (в мае и июне темпы размножения очень низки). Пик размножения приходится на сухой сезон. Взрослые самки приносят до 5 выводков в год, при этом число детенышей в каждом выводке, судя по числу эмбрионов у беременных самок, невелико — 3.1±0.2 (n=17). Молодые самки становятся половозрелыми в возрасте 7–8 месяцев, самцы — в возрасте 8-9 месяцев (Fleming, 1974a).

Исследование, проведенное в 1970-1972 г. в Коста Рике (Fleming, 1974a, b) с использованием методики повторных отловов зверьков на площадке мечения размером 5.1 га, показало, что взрослые самцы занимают индивидуальные участки обитания площадью в среднем 0.17 га (n=78), а взрослые самки — в среднем 0.12 га (n=99). Таким образом, участки обитания самцов приблизительно на треть крупнее, чем у самок. Расположение участков обитания взрослых особей остается относительно постоянным на протяжении длительного периода (более года). Участки обитания самок распределены в пространстве случайным образом или относительно равномерно, тогда как участки самцов группируются около участков самок. Охрана участков обитания не выявлена, но большинство из них (81%) располагается обособленно один от другого, в особенности у особей одного пола.

Эксперименты по парному ссаживанию зверьков, отловленных на площадке мечения, на “нейтральной территории” (Fleming, 1974b) показали, что во взаимодействиях между “незнакомыми” особями преобладают элементы агрессивного поведения. Число агрессивных контактов в диадах самцов составляло в среднем 20.3 за 10-минутный тест, а у самок — 12.9. В результате агрессивных взаимодействий в однополых диадах самцов и самок устанавливались отношения доминирования-подчинения. Доминантами становились особи, принимавшие активное участие в размножении. Однако явная асимметрия взаимодействий выявлена лишь в 85% тестов, тогда как в остальных парах установить доминантов и подчиненных (как среди самцов, так и среди самок) не удалось. Сезонных изменений в уровне агрессивных контактом между “незнакомыми” особями не выявлено.

Таким образом, можно заключить, что для мешотчатого прыгуна Десмареста характерна система обособленных или частично перекрывающихся участков обитания самок во все сезоны года, на которые накладываются более крупные участки обитания самцов, случайно распределяющиеся вне сезона размножения и группирующиеся в репродуктивный период. Взаимоотношения между взрослыми особями одного пола, судя по обособленным участкам обитания и результатам экспериментов по парному ссаживанию на “нейтральной территории”, можно отнести к территориальному доминированию. Во временных агрегациях самцов, привлеченных в сезон размножения на участки рецептивных самок, возможно, формируется

иерархия доминирования. По классификации Дж. Эйзенберга (Eisenberg, 1967), мешотчатый прыгун Десмареста относится к категории условно одиночных видов.

2.5. Семейство сонь, Gliridae

Пространственно-этологическая структура популяций этих грызунов изучена очень фрагментарно, и, прежде всего, ощущается недостаток данных о их поведении и социальной организации, которую, однако, признают характерной для условно одиночных видов (Pilastro, 1992; Marin, Pilastro, 1994).

Орешниковая соня, *Muscardinus avellanarius* — типичный обитатель широколиственных и смешанно-широколиственных лесов равнинного и горного ландшафта на европейском континенте, а также в Малой Азии. Зимнюю спячку (с октября по апрель) этот вид проводит в подземных норах. Первыми в спячку уходят взрослые самцы и яловые самки, затем размножавшиеся самки, и последними — сеголетки. После спячки первыми пробуждаются взрослые самцы, а спустя некоторое время — самки и перезимовавшие молодые зверьки. Начало гона в равнинных частях ареала приходится на апрель-май, а в горных районах — на июнь-июль. Детеныши рождаются с июня по октябрь. За сезон размножения самки приносят 1–2 помета, в каждом из которых бывает от 3 до 7 детенышей (в среднем — 4.2). Беременность длится 21-28 дней, лактация — 27–30 дней. Некоторые самки-сеголетки (10-13%) успевают принять участие в размножении до начала зимней спячки. Летние и выводковые гнезда орешниковая соня устраивает из травы и листьев в развилках ветвей. Расселяющийся молодняк, занимающий убежища на одну или несколько дневок, как правило, гнезд не устраивает (Соколов, 1977; Айрапетьянц, 1983; Buchner et al., 2003; Juškaitis, 2003).

Взрослые особи занимают обособленные участки обитания, площадь которых зависит от кормовых условий, густоты древостоя и плотности населения популяции. В пределах участка обитания располагается несколько временных и постоянных убежищ. Самки перед рождением второго выводка строят себе дополнительное гнездо. Реже оба выводка выращиваются в одном гнезде. В неволе одним гнездовым домиком могут одновременно пользоваться разнополые взрослые и полувзрослые особи, однако такие группировки нельзя назвать стабильными, поскольку их состав постоянно меняется (Айрапетьянц, 1983).

Размеры индивидуальных участков обитания взрослых особей относительно невелики, и, как показывают наблюдения, оседлые зверьки за активный период перемещаются не более чем на 50-75 м, при этом средняя площадь участка обитания (*minimum convex polygon*) составляет 0.45 га (Айрапетьянц, 1983; Bright, Morris, 1991, 1992). По другим данным (Juškaitis,

1997), взрослые самцы занимают участки обитания площадью 1.0 га ($n = 46$), а самки — 0.8 га ($n = 33$). Различия в оценках могут быть связаны с разными методами определения площади участков обитания, а также продолжительностью периода сбора данных (Juškaitis, 1997).

Как показывают многие исследования, участки особей противоположного пола частично перекрываются, тогда как участки размножающихся самок, а во многих случаях и самцов, располагаются обособленно один от другого или перекрываются в очень малой степени (рис. 2.5.1). Владения одного самца могут перекрывать участки обитания двух самок (Bright, Morris, 1991; Juškaitis, 1997). Графические данные на рис. 2.5.2. дополняют представления о характере использования пространства в поселениях орешниковой сони.

С помощью радиотелеметрии установлено, что взрослые особи, независимо от пола, наиболее интенсивно (90% регистраций) используют очень небольшое пространство в пределах участка обитания, площадь которого в среднем составляет 0.08 га (Bright, Morris, 1992).

Слабая степень перекрывания участков обитания и, возможно, территориальность особей одного пола подтверждается следующими наблюдениями: с апреля по июнь одиночные особи были зарегистрированы в гнездах 1001 раз, пары разнополых особей — 78 раз, две или три особи одного пола — лишь 9 раз, к тому же сразу после выхода из спячки, т.е. еще до начала сезона размножения (Juškaitis, 1997).

Самки старше двух лет практически всю свою жизнь проводят на одном участке обитания. Самцы также занимают относительно постоянные участки обитания, но их подвижность заметно выше, чем у самок, особенно в период гона, когда они удаляются от своих убежищ на 100–200 м. В некоторых случаях самец образует временную пару с беременной самкой (факультативная моногамия), но за 1–2 дня до появления потомства переселяется в другое убежище. Самка с детенышами обычно использует одно гнездо, но в некоторых случаях переселяется вместе с ними в другое убежище, располагающееся на расстоянии 50–70 м от первого. Перед рождением второго выводка самка, как правило (в 19 зарегистрированных случаях из 27) , перебирается в другое гнездо на удалении 50–70 м от прежнего (Айрапетьянц, 1983; Juškaitis, 1997).

Высокая степень пространственной изоляции участков обитания взрослых особей одного пола позволяет предположить, что взаимоотношения между ними основаны на территориальном доминировании, выражающемся во взаимном антагонизме и преимущественно агрессивных взаимодействиях либо избегании прямых контактов.

Напротив, характер взаимодействий между взрослыми разнополыми партнерами, а также между взрослыми и молодыми зверьками, определяют как преимущественно миролюбивый (Айрапетьянц, 1983; Juškaitis, 1997).

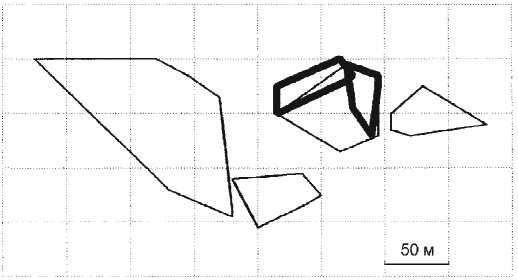


Рис. 2.5.1. Взаимное расположение участков обитания четырех самцов (выделены тонкими линиями) и двух самок (выделены жирными линиями) орешниковой сони, *Muscardinus avellanarius*, на площадке наблюдений в мае 1987 г. в юго-западной Англии (по: Bright, Morris, 1991, с изменениями).

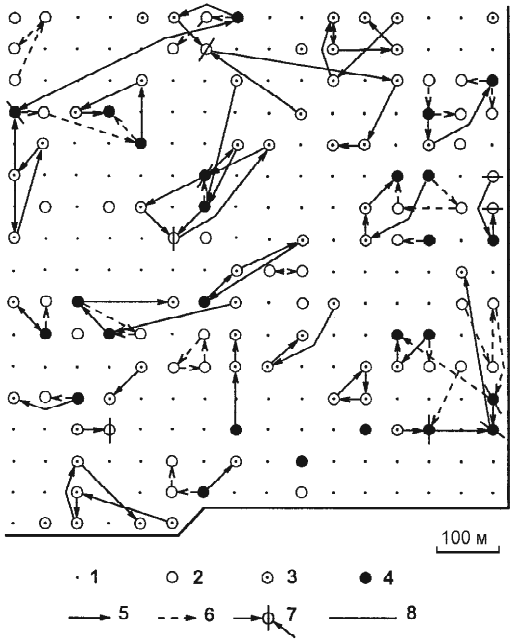


Рис. 2.5.2. Результаты повторных отловов взрослых особей орешниковой сони, *Muscardinus avellanarius*, на площадке наблюдений в апреле-октябре 1987 г. в Литве. 1 — гнездовые ящики, 2 — поимки самок, 3 — поимки самцов, 4 — места совместных поимок самцов и самок, 5 — перемещения самцов, 6 — перемещения самок. 7 — перекрывание участков самцов, 8 — граница леса (по: Juškaitis, 1997).

Молодые особи вскоре по окончании периода молочного вскармливания становятся самостоятельными и выселяются из выводкового гнезда на значительное расстояние — до 1200 м. Средняя дистанция расселения молодняка, рожденного с мая по июль, составляет 363±28 м (n=65), а детеныши, рожденные в августе или сентябре, удаляются от выводковых гнезд на меньшее расстояние — в среднем 127±12 м (n=109). Расселение одной генерации молодняка происходит в течение месяца. Половозрелыми молодые зверьки становятся в 4–5 месяцев. Во время осенних кочевок сеголетки нередко используют для дневок убежища, занятые взрослыми особями, и в этих случаях никаких конфликтов не возникает. Чаще всего отмечаются пары, состоящие из взрослого самца и молодой самки (n=61) либо взрослой самки и молодого самца (n=27). Нередко молодые зверьки зимуют группами, так что окончательное распределение по индивидуальным участкам происходит у них после первой спячки. До 80% молодых зверьков из последних (осенних) выводков не доживает до весны (Айрапетьянц, 1983; Juškaitis, 1997).

Лесная соня, *Dryomys nitedula*, распространена в Западной Евразии от Швеции до Северной Италии на западе и Алтая и Тянь-Шаня на востоке. Населяет широколиственные леса и лесостепь. В качестве убежищ зверьки используют дупла деревьев, а также устраивают гнезда в ветвях деревьев и кустарников, число которых достигает восьми на индивидуальном участке обитания. С середины сентября — начала октября зверьки приступают к подготовке зимовочных гнезд, покидают убежища на деревьях и перебираются в норы. Зимняя спячка длится с сентября-октября по апрель, и в южных частях ареала может прерываться. В центральных частях ареала период активности занимает около шести месяцев; на севере ареала зверьки бодрствуют приблизительно четыре с половиной месяца, а в Передней Азии зимняя спячка может вообще отсутствовать. После спячки первыми на поверхности появляются самцы, а через 7–10 дней просыпаются самки. Самки за сезон размножения, начинающийся апреле-мае, приносят 1–2 помета, в которых насчитывается от 2 до 7 детенышей (в среднем 4.0–4.1). Беременность длится 27–28 дней. Молодняк расселяется в возрасте 4–5 недель. Половозрелыми молодые особи становятся только после первой зимовки (Angermann, 1963; Айрапетьянц, 1983).

Индивидуальные участки взрослых особей довольно обширны, и их радиус в некоторых случаях достигает 300 м. Наибольшее расстояние между точками отлова меченых особей составляло 900 м. На своих участках взрослые особи держатся по несколько лет (Айрапетьянц, 1983). Более позднее исследование, проведенное в Беловежской Пуще (Ścinśki, Borowski, 2006), показало, что взрослые самцы занимают индивидуальные участки, площадь которых достигает 4.2 га, а участки самок значительно меньше — в среднем 0.74 га (рис. 2.5.3).

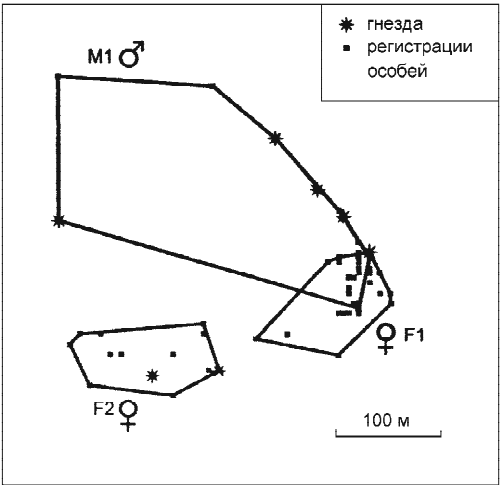


Рис. 2.5.3. Участки обитания (100% *minimum convex polygon*) взрослого самца и двух взрослых самок лесной сони, *Dryomys nitedula*, установленные с помощью радиотелеметрии в июне 2001 г. (по: Ścinśki, Borowski, 2006, с изменениями).

При встрече особей одного пола могут происходить агонистические взаимодействия, выражающиеся, чаще всего, в демонстрации поз угрозы, преследовании и бегстве менее уверенного в себе партнера. Реже конфликт заканчивается схваткой, в результате которой у побежденного соперника оказываются покусанными лапы, хвост и уши.

В период гона отмечается повышенная подвижность не самцов, а самок, которые все время находятся в поиске партнера. В связи с этим размеры участков обитания самок в период спариваний значительно больше, чем у кормящих особей того же пола. Самки в эструсе активно маркируют территорию, оставляя на ветвях, камнях и грунте секрет щечных и вагинальных желез для привлечения самцов. В сезон размножения возникают недолговременные пары, которые распадаются в течение первой половины беременности. Происходит это чаще всего по инициативе самки.

В условиях неволи самец и самка могут жить в одном убежище вплоть до рождения детенышей. Нередко самка выгоняет самца из гнезда за несколько дней до родов.

Детеныши в возрасте около полутора месяцев становятся вполне самостоятельными, но держатся одним выводком, иногда продолжая жить в материнском гнезде. В конце сезона размножения в поселениях лесной сони отмечаются группы особей — самка с подросшим выводком, пара или несколько разнополых особей (максимально до 7) — занимающих одно убежище. Агрессивных конфликтов в таких группировках не отмечено. Судя по литературным данным, гибель молодняка у этого вида невелика благодаря миролюбивому отношению со стороны взрослых особей (Angermann, 1963; Айрапетьянц, 1983).

Садовая соня, *Eliomys quercinus*, распространенная в Европе от Пиренейского п-ва и островов Средиземного моря на восток до Урала, на-

селяет смешанные и широколиственные леса. Садовая соня самая наземная из всех своих сородичей, обитающих в лесах. В разных типах местообитаний у этого вида на первое место выступает либо наземный, либо древесный тип убежища. Глубоких нор садовая соня не роет, но охотно использует подземные ходы лесных мышей и полевок, перестраивая их на свой лад. В настоящую спячку впадают особи лишь в северных и центральных частях ареала, тогда как у обитателей Южной Европы спячка отсутствует. Самый короткий период наземной активности отмечается в Ленинградской области — 4.5 месяца. Первыми засыпают крупные и старые особи, последними — сеголетки. На Европейской части России последние бодрствующие зверьки встречаются в конце сентября, а выход из спячки приурочен к концу апреля — началу мая, в зависимости от установления теплой погоды. У садовой сони отмечается особое пристрастие к животному корму, без которого уже через неделю зверьки впадают в оцепенение. Известны случаи каннибализма во время групповых зимовок, когда одна или две особи просыпаются раньше других и, не найдя другой пищи, нападают на спящих сородичей. На юге ареала самки за сезон размножения (с апреля по сентябрь) приносят по два выводка со средним числом детенышей равным 5.8 (Gil-Delgado et al., 2006), а на востоке и севере ареала — только один выводок, в котором бывает от 2 до 7 детенышей. Длительность беременности составляет 22–28 дней. В районах с теплым климатом отмечается и зимнее размножение (Соколов, 1977; Айрапетьянц, 1983; Bertolino et al., 2001; Gil-Delgado et al., 2006).

Садовая соня ведет в основном одиночный образ жизни, и лишь на зимовках можно обнаружить значительные скопления зверьков. Исследование, проведенное в Итальянских Альпах с использованием радиотелеметрии (Bertolino et al., 2001, 2003), показало, что самцы занимают более крупные участки обитания (до 1.0 га) в сравнении с самками, чьи участки покрывают площадь от 0.12 до 0.74 га. Участки разнополых особей в значительной степени перекрываются. У беременных и кормящих самок ярко выражена тенденция занимать обособленные участки обитания (рис. 2.5.4).

Для взрослых особей обоих полов характерна высокая степень оседлости: смещение центров активности в течение года составило в среднем 18.3 м для самцов (n=18) и 23.2 м для самок (n=59).

В период гона взрослые особи становятся более подвижными, и между ними нередко возникают агрессивные взаимодействия, при которых соперники угрожают и преследуют друг друга. Преследование, однако, никогда не бывает длительным, а серьезные покусы встречаются редко. В вольерных группировках между взрослыми особями устанавливаются иерархические отношения, и каждая особь ведет себя в соответствии со своим

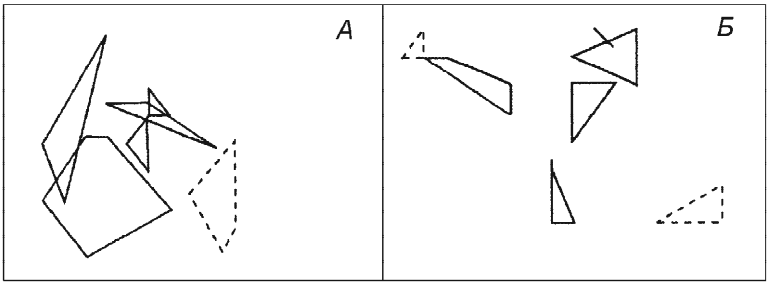


Рис. 2.5.4. Участки обитания взрослых самок садовой сони, *Eliomys quercinus*, в июне (период спариваний) и июле (период выкармливания детенышей). Сплошными линиями отмечены участки размножающихся самок, штриховыми — участки яловых самок (по: Bertolino et al., 2001).

рангом. В период спариваний возникают недолговременные пары, которые занимают совместное убежище и вместе кормятся. Однако вскоре после спаривания самка начинает избегать самца и, в конце концов, прогоняет его из убежища или уходит сама. Заботу о новорожденных проявляет только самка, и в этот период она становится агрессивной к своим сородичам, особенно противоположного пола, не подпуская их к убежищу и отпугивая угрожающими выпадами. Таким образом, для кормящих самок характерна охрана территории в непосредственной близости от гнезда. В неволе, однако, известны случаи совместного выкармливания детенышей в одном гнезде несколькими самками. По мере подрастания детенышей связь самки с выводком ослабевает, и в возрасте 50–60 дней молодые зверьки становятся полностью самостоятельными. Двухмесячные сеголетки начинают осваивать новую территорию в поисках будущих участков обитания. Половая зрелость у молодняка наступает после первой зимовки (Айрапетьянц, 1983).

В горных районах, среди каменистых россыпей, зверьки часто селятся группами, образуя подобие колоний, из-за недостатка пригодных для обитания мест (Айрапетьянц, 1983). В лесах Центральной Европы также описаны группировки самцов и самок, занимающих участки обитания площадью 0.1 га (Baudoin, 1980, 1984, цит. по Van Hensbergen, Channing, 1989). В этих группировках у самцов формируется иерархия доминирования, и подчиненные особи занимают менее благоприятные участки обитания.

Соня-полчок, *Glis glis*, распространена в Западной, Центральной и Восточной Европе, на Европейской части России до Волги, на Кавказе и в Закавказье, Малой и Передней Азии. Населяет широколиственные леса на равнинах и в горах. В качестве убежищ взрослые особи чаще всего используют дупла деревьев, реже строят открытые гнезда, сооруженные из

веток и выстланные изнутри мхом, травой и шерстью; изредка убежища устраиваются в норах. С середины или конца августа самки начинают готовиться к зимней спячке, которая проходит в норах, под землей, и продолжается 8–8.5 месяцев — до апреля, а в северо-восточной части ареала — до июня. Самцы укладываются в спячку позднее самок и иногда остаются активными до начала октября. Самки за период размножения — с июня по август — приносят один помет, в котором насчитывается от 1 до 10 детенышей (в среднем 4.7–4.9). Беременность длится около 25 дней, период молочного вскармливания — около месяца (Соколов, 1977; Айрапетьянц, 1983; Morris, Hoodless, 1992; Pilastro, 1992; Krystufek et al., 2003; Ivashkina, 2006).

Первыми после спячки появляются взрослые самцы. Период спариваний начинается на 1-2 недели позже, когда на поверхность выходят пробудившиеся самки. Перезимовавшие молодые особи принимают участие в размножении в более поздние сроки, зачастую после второй зимовки. Во время гона зверьки очень возбуждены. Между самцами нередко возникают стычки, которым обычно предшествуют ритуализованные демонстрации, подавляющие агрессию.

Средний диаметр участков обитания взрослых особей в Моравии составлял приблизительно 200 м (Gaisler et al., 1977). Наблюдения, проведенные в 1989 г. в Великобритании на территории лесного массива площадью 3.5 км^2 (Morris, Hoodless, 1992), показали, что взрослые самки в периоды ночной активности не удаляются от гнезда более чем на 95 м, тогда как самцы перемещаются на значительно большее расстояние — от 65 до 248 м. Площадь суточных участков обитания (*minimum convex polygon*) оказалось очень невелика: у самцов в среднем 0.56 га, у самок — 0.05 га.

В исследовании, проведенном в Польше на территории одного из ландшафтных парков (Jurczyszyn, 2006), получены оценки размеров сезонных участков. Установлено, что самцы в сезон размножения занимают участки обитания площадью в среднем 1.3 га, тогда как участки самок значительно мельче — в среднем 0.3 га. При низкой плотности населения самцы становятся более подвижными, и площадь их участков обитания увеличивается в еще большей степени, чем у особей противоположного пола. При высокой плотности населения различия в размерах участков обитания у разнополых особей сохраняются только в сезон размножения (Jurczyszyn, Zgrabczynska, 2007).

Брачные отношения между самцами и самками после спаривания не поддерживаются. Детеныши остаются в материнском гнезде в течение двух недель по окончании молочного вскармливания. В возрасте около полутора месяцев они уходят из родительского убежища и становятся самостоятельными. Некоторое время после выселения сеголетки из одного выводка

держатся вместе, занимают подходящее свободное гнездо и регулярно туда возвращаются (Айрапетьянц, 1983).

В некоторых случаях (преимущественно, при высокой плотности населения) отмечено коммунальное размножение самок (Pilastro, 1992; Pilastro et al., 1996), когда одно убежище (преимущественно, из-за недостатка таковых) занимала пара особей (в редких случаях — даже три самки), чаще всего дочь с матерью, при этом последняя иногда съедала детенышей своей дочери. За период исследований с 1991 по 1992 гг. (Marin, Pilastro, 1994) выявлено 109 гнезд, занятых одиночными самками с детенышами, 17 гнезд — парами самок и 2 гнезда — тремя самками. В шести случаях удалось установить, что самки, приносившие потомство в одном гнезде, находились в тесных родственных отношениях: в двух случаях это были сестры, в трех случаях — мать с дочерью, и в одном случае — мать с двумя дочерьми.

Во время зимней спячки в гнездах порой обнаруживаются небольшие группировки: самец с двумя самками или самка с двумя самцами (Morris, Hoodless, 1992). Это указывает на определенную тенденцию агрегированности (причем, скорее, среди молодых особей, хотя степень родства между этими особями установить не удалось) при подготовке к зимней спячке, которую можно рассматривать как адаптацию вида к суровым зимним условиям.

Очковая соня, *Graphiurus ocularis*, распространена на юге африканского континента в некоторых провинциях ЮАР. Этот вид грызунов активен в ночное время и предпочитает скалистые биотопы, где в качестве убежищ использует пустоты и расщелины между камнями. Самки приносят потомство дважды в год, и число детенышей в выводках варьирует от 4 до 6 (Channing, 1984; Webb, Skinner, 1994).

Пространственное распределение взрослых и молодых особей этого вида в наиболее предпочитаемых биотопах изучали в 1980–1982 гг. в ЮАР с использованием методики повторных отловов зверьков на площадке в 7.5 га; дополнительно регистрировали перемещения особей по следам флуоресцентной пудры, нанесенной на их шерсть (van Hensbergen, Channing, 1989). За период исследований получены данные о распределении 9 взрослых самцов, 11 взрослых самок и 12 полувзрослых особей.

Исследование показало, что самцы занимали участки обитания значительно большей площади (в среднем 2.9 га) по сравнению с самками (1.7 га). У многих особей выявлена сложная структура использования пространства в пределах участка обитания, выражающаяся в наличии нескольких пространственно обособленных локусов активности (рис. 2.5.5). Судя по распределению участков обитания, элементарными внутрипопуляционными группировками в поселениях южноафриканской

сони являются псевдомоногамные семейные пары с неполовозрелым потомством, занимающие обособленные и, по-видимому, охраняемые участки обитания. Так, с 1980 по 1981 гг. на площадке мечения обитала пара взрослых особей (самка *№ 1* и самец *№ 3*), а также молодой самец *№ 2*. Когда самец *№ 2* стал половозрелым, он образовал пару с самкой *№ 1*, а взрослый самец *№ 3* переселился на другой участок. В 1981 г. на площадке появились еще две пары — самка *№ 20* с самцом *№ 24* и самка *№ 21* с самцом *№ 13*. Кроме того, на площадке наблюдений обитали одиночные взрослые самки и полувзрослые зверьки. Факультативная моногамия у очковой сони, по-видимому, является результатом приспособления вида к недостатку пригодных мест обитания.

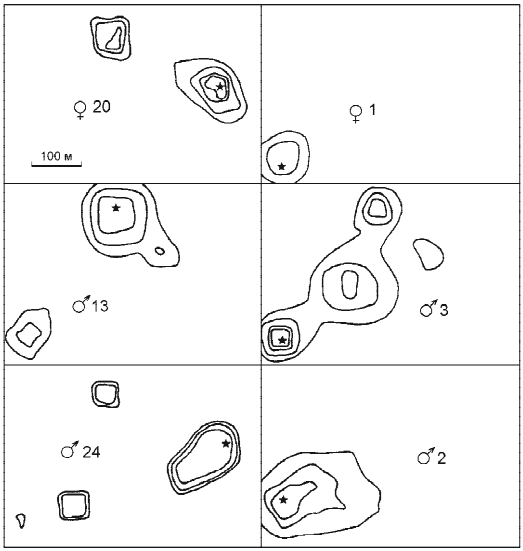


Рис. 2.5.5. Индивидуальные участки самцов и самок очковой сони, *Graphiurus ocularis*, в 1980-1982 гг. Звездочкой отмечены гармонические средние, указывающие на центры активности (по: Van Hensbergen, Channing, 1989, с изменениями).

Взрослые особи, занимающие постоянный участок обитания, агрессивны по отношению к другим представителям своего вида, и при подсадке "чужаков" на охраняемую территорию неизбежно возникали конфликты с резидентами. Вместе с тем, конкретные формы охраны территории остаются неизученными. Есть также основания полагать, что оседлые зверьки активно защищают лишь "ядро" участка обитания, поскольку четкие границы между ними отсутствуют.

Молодые особи, по мере взросления, выселяются на периферию наиболее пригодных биотопов. Однако, как показывает пример самца *№ 2*, они могут закрепиться и на материнском участке, при этом молодые самцы способны вытеснить взрослого самца.

Более подробные сведения о пространственно-этологической структуре популяций этого вида отсутствуют.

2.6. Семейство землекоповых, Bathyergidae

Среди представителей этого семейства выделяют ряд видов (*Georychus capensis, Bathyergus suillus, B. janetta, Heliophobius argenteocinereus*), относящихся к категории условно одиночных, поскольку вне сезона размножения каждая особь занимает отдельную гнездовую нору, и это правило нарушается лишь в сезон размножения, когда в норе самки можно обнаружить спаривающегося с ней взрослого самца или ее собственных детенышей (Bennett, Jarvis, 1988).

Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре поселений перечисленных выше видов в доступных литературных источниках не обнаружено.

2.7. Обобщенная характеристика пространственно-этологической структуры популяций рассмотренных видов

Материалы, изложенные в главе 2, свидетельствуют, что многие представители семейств Cricetidae, Sciuridae, Dipodidae, Heteromyidae, Gliridae и Bathyergidae относятся к видам, условно называемым одиночными. Для этой категории видов характерен преимущественно агрессивный характер взаимодействий не только между особями одного пола, но и между разнополыми партнерами. Высокий уровень внутривидовой конкуренции за кормовые и защитные ресурсы, характерный для этой категории видов, приводит к тому, что каждая взрослая особь занимает обособленный участок обитания с высокой (иногда даже абсолютной) степенью монополизации благодаря охране его границ или внутреннего "ядра". У некоторых представителей Gerbillinae (например, *Psammomys obesus*) и Dipodidae (*Allactaga elater*), пространственная сегрегация взрослых особей достигается преимущественно за счет взаимного избегания прямых контактов с сородичами.

Оценить степень индивидуализации участков обитания не всегда представляется возможным (в основном, из-за отсутствия соответствующих данных), однако можно полагаться и на такие косвенные показатели, как доля перекрывания соседних участков обитания или наличие обособленного и охраняемого "ядра" участка.

Взаимоотношения между взрослыми особями в целом можно отнести к разряду территориального доминирования, свойственного всем видам с пространственно-этологической структурой типа I (система обособленных индивидуальных участков). При территориальном доминировании асимметрия взаимодействий проявляется слабо: каждая особь одерживает верх над другими в пределах своего участка обитания (или "ядра" участка), и пересечение

границы между участками обычно приводит к смене ролей партнеров. Однако в популяциях некоторых видов, как, например, *Marmota monax* или *Sciurus vulgaris*, особи, занимающие оптимальные участки обитания, доминируют (одерживают верх в схватках) над нетерриториальными, особенно 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, находящиеся на вершине иерархии, получают преимущественный доступ к рецептивным самкам. Подчиненные самцы также могут достаточно успешно спариваться с самками, если доминирующий самец непрерывно занят преследованием своих соперников и не способен постоянно находиться рядом с самкой. Характерной особенностью иерархии доминирования у рассматриваемой категории видов является ее непостоянство, и порядок доминирования во временных группировках (агрегациях) самцов, формирующихся в период спариваний, меняется при смене 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 партнерами. 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, в зависимости от продолжительности эстрального цикла. Даже в тех случаях, когда обнаруживается постоянство в расположении перекрывающихся участков обитания некоторых самцов и самок (как, например, у *Arvicola terrestris, Microtus oeconomus, Neotoma cinerea* и ряда других видов с временными квазимоногамными связями), половые партнеры используют разные убежища и редко контактируют друг с другом вне периода спариваний.

При отсутствии прочных парных связей самки выращивают потомство без участия самцов. Однако у некоторых видов, как, например, *Phodopus campbelli*, самцы проявляют некоторую заботу о детенышах в условиях неволи. Это свидетельствует о потенциальной возможности образования слабо консолидированных семейных пар, характерных для видов с пространственно-этологической структурой типа III, однако для прояснения этого вопроса требуются дополнительные исследования, и, прежде всего, в природных популяциях, поскольку в отношении родительского поведения нельзя полностью полагаться на лабораторные исследования. Пока можно лишь предположить, что пространственно-этологическая структура поселений *Phodopus campbelli* является неким промежуточным вариантом между типом I и типом III.

Некоторые особенности экологии и поведения другого вида хомяковых, а именно *Cricetulus migratorius*, свидетельствуют о формировании некото-

рого подобия агрегаций разнополых особей с перекрывающимися участками обитания. В осенний и зимний периоды агрегации образуются и у некоторых представителей семейства Gliridae (например, *Muscardinus avellanarius*, *Dryomys nitedula, Eliomys quercinus*). Вследствие этого, пространственно-этологическую структуру поселений указанных видов также можно рассматривать в качестве переходного варианта между типами I и II. У лесной сони, *D. nitedula*, обнаруживается ряд признаков (образование недолговременных пар, задержка полового созревания молодняка, наличие зимующих семейных групп), сближающих ее с видами, у которых формируются слабо консолидированные семейные группы (тип III). Более подробно этот аспект будет обсуждаться в главе 6.

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

Еще 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 детенышей в старой норе перед появлением очередного выводка и 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 остаются вблизи материнского участка. Так формируются матрилинейные ассоциации самок, находящихся в близком родстве (материнско-дочерние или сестринские группировки). В конечном итоге это влияет на систему спариваний самцов с самками и общую репродуктивную стратегию вида.

3

ВИДЫ С СИСТЕМОЙ АГРЕГАЦИЙ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ ОБИТАНИЯ (ТИП II)

Пространственная структура поселений грызунов, относящихся к этой категории, представлена системой слабо перекрывающихся (реже — значительно перекрывающихся) участков обитания самок, на которую накладываются широко перекрывающиеся и, как правило, значительно большие по площади участки обитания самцов. В результате перекрывания участков обитания нескольких разнополых особей образуются *агрегации*, называемые также *парцеллами, демами, ассоциациями, колониями* (Наумов, 1971; Mihok, 1979; Bujalska, Saitoh, 2000). Агрегации относительно изолированы в пространстве от других подобных образований и объединяют знакомых (нередко родственных) особей. У многих видов степень агрегированности взрослых особей с окончанием сезона размножения не только не уменьшается, но, напротив, увеличивается.

3.1. Семейство хомяковых, Cricetidae

3.1.1 Подсемейство Cricetinae

Среди хомяковых можно выделить некоторые виды рода *Peromyscus*, в частности *P. leucopus* и *P. maniculatus*, у которых с окончанием сезона размножения, а также в зимний период взрослые особи и сеголетки могут объединяться в агрегации.

Белоногий хомячок, *Peromyscus leucopus*, распространен на североамериканском континенте от Канады до Мексики. Размножение в популяциях этого вида происходит с марта по октябрь. Система спаривания — промискуитет (Nicholson, 1941; Xia, Millar, 1988). Длительность беременности — 23 дня (Svihla, 1932, цит. по Nicholson, 1941). Самки приносят до 9 детенышей в одном выводке, и их среднее число составляет 4.7 (Drickamer, Vestal, 1973). Молодняк расселяется в возрасте 30–45 дней (Nicholson, 1941; Sheppe, 1966). Первый эструс у молодых самок наступает в возрасте 40–45 дней (Clark, 1938).

Обстоятельное исследование, характеризующее образ жизни белоногого хомячка, проведено в 1935–1937 гг. в штате Мичиган, США (Nicholson, 1941). В этом исследовании использовали деревянные гнездовые ящики, которые размещали на площадках наблюдения размером от 0.8 до 3.1 га.

Регулярные проверки гнездовых ящиков позволили собрать данные о посещении и совместном использовании этих убежищ как взрослыми, так и молодыми зверьками. Исследование показало, что в репродуктивный период для белоногого хомячка характерен преимущественно одиночный образ жизни. Взрослые и молодые особи используют несколько убежищ, располагающихся на индивидуальных участках обитания. Кормящие самки занимают убежища, находящиеся на значительном удалении одно от другого. Расположение участков обитания взрослых особей остается относительно постоянным на протяжении всего сезона размножения. Гнездовые участки самок перекрываются в редких случаях. Самки в период лактации не допускают взрослых самцов в гнезда с детенышами. Для спаривания с самцом во время послеродового эструса самка покидает гнездо. Самцы в период размножения посещают гнезда нескольких рецептивных самок.

По окончании периода молочного вскармливания (25–30 дней) самка покидает подросших детенышей и переселяется в другое убежище, где приносит очередное потомство. Молодые зверьки, оставленные самкой в старом гнезде, расселяются приблизительно через три недели. При расселении они преодолевают значительные расстояния — до 450 м, однако большинство молодых особей обосновывается на индивидуальных участках обитания, удаленных от материнского участка не более чем на 50–60 м.

В некоторых случаях незадолго до окончания периода молочного вскармливания к самке с подросшими детенышами присоединяется самец и остается с молодыми зверьками до начала их расселения. Нередко он образует пару с одной из молодых самок после выселения всех молодых зверьков. Как показывают наблюдения, в популяциях белоногого хомячка часто происходит близкородственное скрещивание, и в спариваниях могут участвовать отец и дочь, мать и сын, а также братья и сестры.

Некоторые взрослые самцы в сезон размножения образуют временные пары с взрослыми самками, существующие относительно короткий период времени — 1–2 недели.

По завершении сезона размножения многие взрослые особи держатся поодиночке (54.5% от общего числа регистраций), но периодически объединяются во временные агрегации — пары разнополых особей или взрослых самцов, а также группы из нескольких разнополых зверьков разного возраста, в том числе взрослых самок с подросшими детенышами. Продолжительность существования зимних агрегаций самок с последним выводком варьирует от 45 до 60 дней. Образование подобных агрегаций объясняется стремлением зверьков к скучиванию, чтобы пережить наиболее холодное время года (Nicholson, 1941). По данным некоторых авторов, в зимовочных агрегациях отмечаются признаки иерархии доминирования (Thomsen, 1945). В марте-апреле агрегации распадаются, и перезимовав-

шие зверьки вновь занимают обособленные участки обитания, что сопряжено с началом сезона размножения.

Наблюдения в лабораторных условиях показывают, что формирование и распад зимовочных агрегаций зависят от частоты агрессивных взаимодействий между взрослыми особями. В летний период частота таких взаимодействий существенно выше, чем зимой, и если одного взрослого зверька поместить в клетку к другому того же пола, то "чужак", подвергаемый непрерывным атакам, в конечном итоге, погибнет (Nicholson, 1941). Самки, выкармливающие молодняк в лабораторных условиях, не допускают в гнездо ни взрослого самца, ни подросших детенышей из первого выводка (Svihla, 1932, цит. по Nicholson, 1941).

Более позднее исследование, проведенное в 1966–1967 гг. в штате Мичиган (США) с использованием методики повторных отловов зверьков на площадке мечения размером 5.2 га (Metzgar, 1971), подтвердило ранее сделанный вывод о том, что в весенне-летний период участки обитания взрослых самок белоногого хомячка располагаются обособленно один от другого либо слабо перекрываются (рис. 3.1.1.1), и это вполне согласуется с данными других исследований (Burt, 1940; Nicholson, 1941; Sheppe, 1966, цит. по Metzgar, 1971).

При высокой плотности населения участки обитания особей одного пола соприкасаются своими границами, но остаются практически обособленными, в особенности у самок.

По мнению ряда исследователей, самки охраняют гнездовые участки, тогда как у самцов охрана территории отсутствует (Nicholson, 1941; Stickel, 1968, цит. по Xia, Millar, 1988). При низкой плотности населения между индивидуальными участками располагается свобод-

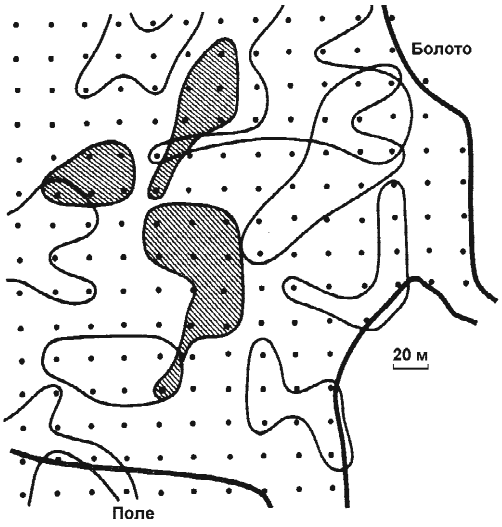


Рис. 3.1.1.1. Участки обитания взрослых самок белоногого хомячка, *Peromyscus leucopus*, на площадке мечения размером 5.2.га, выявленные путем повторных отловов зверьков за период с 13 по 30 июня 1967 г. Штриховкой выделены участки самок, вселившихся на площадку 23 июня (по: Metzgar, 1971, с изменениями).

ное, не заселенное пространство, и в этой ситуации участки самцов по своей площади значительно превосходят участки самок. Полное совпадение границ участков обитания самцов и самок отсутствует, к тому же зверьки используют разные гнездовые норы (рис. 3.1.1.2). Это также свидетельствует об отсутствии прочных парных связей у белоногого хомячка (Nicholson, 1941; Metzgar, 1971).

По оценкам разных авторов, самцы занимают участки обитания площадью от 0.53 до 1.26 га, а самки — от 0.50 до 0.91 га; половые различия в размерах участков обитания выражены слабо (Burt, 1940; Beer, 1961; Metzgar, 1973a; Mineau, Madison, 1977). По другим данным (Stickel, 1968), площадь участков обитания самцов значительно больше, чем у самок.

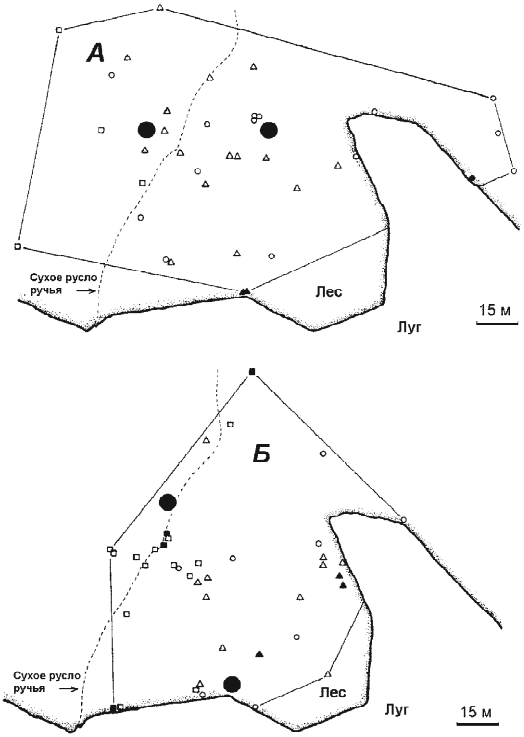


Рис. 3.1.1.2. Участки обитания самца (*А*) и самки (*Б*) белоногого хомячка, *Peromyscus leucopus*, границы которых установлены с использованием радиотелеметрии за период с 28 июля по 1 сентября. Черными кружками обозначено расположение гнездовых нор (по: Mineau, Madison, 1977, с изменениями).

Размеры участков обитания практически не меняются при увеличении плотности населения. Как при низкой, так и высокой численности в популяциях присутствуют особи, временно не имеющие постоянного участка обитания и перемещающиеся в пределах одного или нескольких поселений.

Наблюдения, проведенные в лабораторных условиях при содержании семейных пар в пластиковых клетках размером 44×19×12 см с одним гнездовым домиком, показали, что в условиях крайне ограниченного пространства самцы значительное время проводили в гнезде с самкой, а также проявляли родительскую заботу, вылизывая детенышей (McCarty, Southwick, 1977). Если же семейные пары находились в выгородках площадью 4.3 м^2 с четырьмя гнездовыми домиками, то самец в каждой паре занимал общее гнездо с самкой лишь во время беременности, а после рождения детенышей переселялся в отдельное гнездо (Xia, Millar, 1988). Более того, в пяти из 14 находившихся под наблюдением семейных пар, самки были крайне агрессивны по отношению к самцам, а еще в трех парах они препятствовали проникновению самцов внутрь гнезда. Эти данные вполне согласуются с наблюдениями, проведенными в природе, свидетельствующими о слабых парных связях у белоногого хомячка (Nicholson, 1941), но показывают также, что в неволе, в условиях крайне ограниченного пространства, можно наблюдать проявление родительского поведения у самцов, которое не характерно для них в естественных условиях.

Олений хомячок, *Peromyscus maniculatus*, распространен на большей части североамериканского материка. Период размножения у этого вида очень растянутый — с марта по декабрь. Беременность длится 23–25 дней, среднее число эмбрионов составляет 5.9, а среднее число детенышей в выводках — 4.7. У молодых самок первый эструс отмечается в возрасте 28 дней, но чаще позднее — в возрасте 36–48 дней. В зимний период, с ноября по февраль, приблизительно 28% самок продолжают приносить потомство. У самок, рожденных весной и летом, может быть до трех выводков. У перезимовавших самок два выводка появляются весной и еще два — осенью, т.е. в совокупности каждая самка приносит четыре выводка. Смертность в зимний сезон очень высока — лишь около 25% особей, составлявших популяцию в осенний период, доживает до начала весеннего размножения (Clark, 1938; Blair, 1940, 1942; Storer et al., 1944; Beer, MacLeod, 1966; Drickamer, Vestal, 1973; Mihok, 1979).

Обстоятельное исследование в поселениях оленьего хомячка проведено в 1938-1939 гг. в штате Мичиган, США (Blair, 1940) с использованием методики повторных отловов меченых особей на нескольких площадках размером от 1.5 до 3.7 га. Исследование показало, что взрослые самцы занимали участки обитания площадью в среднем 0.26±0.02 га (n=70), а у самок их площадь составляла в среднем 0.21±0.02 га (n=64).

Расположение участков обитания взрослых особей оставалось относительно постоянным на протяжении длительного периода (до года), хотя их конфигурация и размеры могли меняться ежемесячно. Участки обитания взрослых самцов и самок могут перекрываться с участками других особей своего или противоположного пола. Перекрывание участков отмечается как в репродуктивный период, так и по окончании сезона размножения. Степень перекрывания возрастала при увеличении плотности населения популяции, что свидетельствует об отсутствии охраны территории, в том числе и у взрослых размножающихся самок. Примеры взаимного размещения участков обитания самцов и самок показаны на рис. 3.1.1.3.

Хотя охрана территории отсутствует, имеются доказательства, что у самок оленьего хомячка проявляется взаимное избегание контактов (Terman, 1961, 1962) и даже взаимная агрессия, в результате которой происходит обособление участков обитания, равно как и у самцов (Healey,

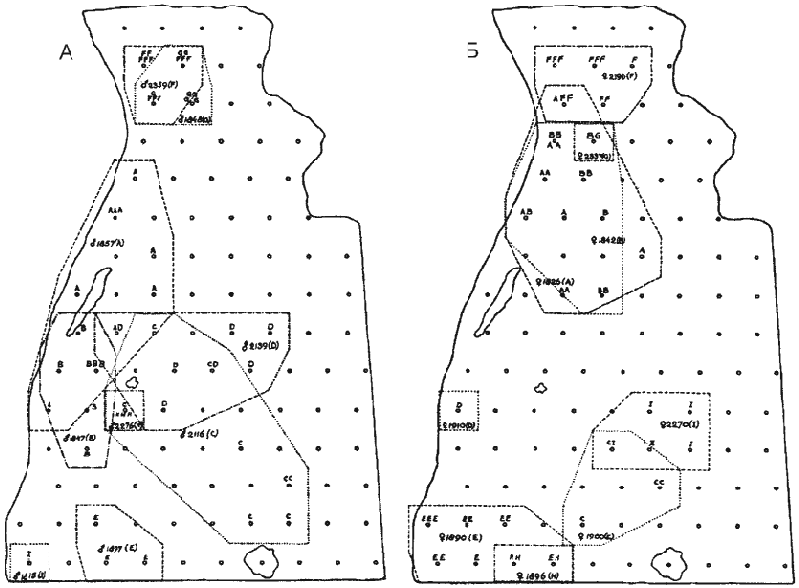


Рис. 3.1.1.3. Участки обитания самцов (А) и самок (Б) оленьего хомячка, *Peromyscus maniculatus*, на площадке мечения в сентябре 1938 г. (штат Мичиган, США). Кружками показано расположение ловушек. Цифрами обозначены номера особей, буквами — ловушки, в которые они попадались; число буквенных обозначений равно числу отловов (по: Blair, 1940, с изменениями).

1967). В тех случаях, когда участки обитания самца и самки совпадали, они не проявляли агрессию по отношению друг к другу и совместно охраняли занимаемую территорию от других особей своего пола. С другой стороны, наблюдения за искусственными группировками, в состав которых входили по 8 взрослых особей (4 самца и 4 самки) в вольерах площадью 1900 м^2, указывают на отсутствие охраны индивидуальных участков (Terman, 1961, 1962).

Подвижность самцов в период размножения значительно увеличивается, и отдельные особи этого пола перемещаются на значительное расстояние, которое, однако, не превышает 10-кратного диаметра участка обитания. Самки в сравнении с самцами отличаются меньшей подвижностью.

Зимой в популяциях оленьего хомячка обнаруживаются агрегации, в состав которых могут входить пара взрослых особей с последним выводком (Howard, 1949, цит. по Healey, 1967). В марте зимовочные агрегации распадаются в связи с расселением перезимовавших молодых зверьков. Распадаются, по-видимому, и перезимовавшие семейные пары. Расселяющиеся зверьки перемещаются на расстояние, не превышающее поперечные размеры индивидуального зимнего участка более чем в 4 раза. Весной взрослые самцы нередко образуют пары с дочерними самками, что повышает степень инбридинга в популяциях этого вида.

Другими исследователями (Blair, 1942; Stickel, 1968; Mihok, 1979), которые также использовали методику повторных отловов на площадках мечения до 7.3 га, показано, что взрослые самцы занимают участки обитания большей площади (в среднем 0.94 га) в сравнении с взрослыми самками (средняя площадь их участков — 0.57 га).

Участки самок могут в значительной степени перекрываться (рис. 3.1.1.4, *А, Б*), при этом 2–3 перезимовавшие самки иногда попадали в одну ловушку, что, возможно, свидетельствует о то-

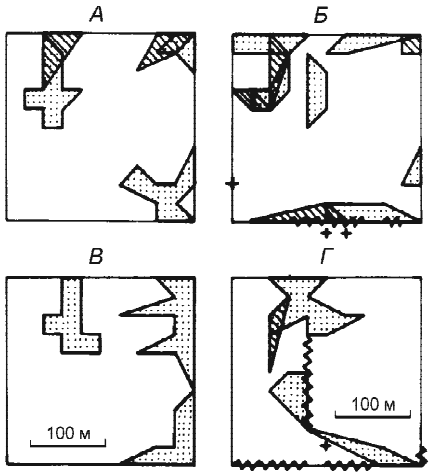


Рис. 3.1.1.4. Участки обитания перезимовавших самок (*А, Б*) и самцов (*В, Г*) оленьего хомячка, *Peromyscus maniculatus*, на двух площадках мечения в 1977 г. на северо-западе Канады (по: Mihok, 1979, с изменениями).

лерантных отношениях между ними (Mihok, 1979). Участки обитания, занимаемые перезимовавшими самцами, напротив, полностью обособлены в пространстве либо слабо перекрываются (рис. 3.1.1.4, *В, Г*). Участок обитания каждого перезимовавшего самца перекрывал гнездовые участки 1–2 самок.

Взаимоотношения между особями, занимающими обособленные участки обитания, основаны как на взаимной агрессии, так и на взаимном избегании контактов (Terman, 1961, 1962).

Участки обитания сеголеток в значительной степени перекрываются. Отношения между особями, занимающими перекрывающиеся участки обитания, характеризуются взаимной толерантностью, о чем свидетельствуют одновременные попадания в ловушку самцов и самок, а также взрослых особей с молодыми (до 9 зверьков в одной ловушке).

Репродуктивная стратегия оленьего хомячка очень изменчива. При низкой плотности населения система спаривания близка к промискуитету. При высокой плотности населения формируются разнополые ассоциации, основу которых составляют охраняемые участки обитания перезимовавших самцов, перекрывающие участки одной, двух или трех самок, и система спаривания становится полигамной (полигинической). Ассоциации самцов с самками не распадаются в течение относительно длительного периода, но половозрелые самцы-сеголетки вытесняются из подобных группировок доминирующим взрослым самцом (Mihok, 1979).

Изучению особенностей поведения оленьего хомячка в лабораторных условиях посвящен ряд исследований (Eisenberg, 1962, 1963b; Hill, 1977; Perrigo, 1987), однако в одних работах приводится лишь описание репертуара социального поведения либо характеристика взаимодействий между особями без подробного количественного анализа, а в других обсуждаются результаты экспериментов с парным ссаживанием зверьков на "нейтральной территории", которые дают очень мало информации о социальной структуре элементарных внутрипопуляционных группировок. Тем не менее, в экспериментальных условиях выявлено становление иерархии доминирования среди самцов, которая может поддерживаться длительное время, по крайней мере, более месяца (Sadleir, 1965). Кроме того, на основании лабораторных наблюдений и экспериментов сделан вывод об относительно слабых парных связях у оленьего хомячка в сравнении, например, с калифорнийским хомячком, *P. californicus* (Eisenberg, 1963b).

Исследования, проведенные в 1962–1963 гг. в Канаде (Sadleir, 1965), а также эксперименты в лабораторных условиях (Healey, 1967) показали, что высокая смертность молодняка в популяциях оленьего хомячка может быть связана не только с гибелью от хищников, но и с высокой агрессивностью взрослых самцов, вытесняющих молодых особей за пределы своих участков обитания в течение всего репродуктивного сезона, особенно в период

весеннего расселения. Лишь осенью, когда агрессивность взрослых самцов резко снижается в связи с прекращением размножения, численность сеголеток значительно возрастает. Таким образом, агрессивное поведение может служить регулятором плотности населения в популяциях оленьего хомячка, обеспечивая рассредоточение участков обитания взрослых особей в сезон размножения и провоцируя весеннее расселение молодняка, перезимовавшего в составе зимовочных агрегаций. Вместе с тем, сведения о проявлении территориального поведения у взрослых особей противоречивы, и этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Золотистый хомячок, *Ochrotomys (Peromyscus) nuttalli*, распространен в южных и юго-восточных штатах США. Ведет в основном древесный образ жизни. На деревьях и кустах строит шаровидные убежища-гнезда диаметром около 20 см. Питается в основном семенами растений. В ряде регионов размножается круглый год, а на юге ареала — в течение осени, зимы и весны. Взрослые самки потенциально могут приносить до восьми выводков в течение года. Длительность беременности — 29–30 дней. В помете обычно бывает 2–3 детеныша (Goodpaster, Hoffmeister, 1954; Соколов, 1977).

Исследование, проведенное в штате Кентуки, США (Goodpaster, Hoffmeister, 1954), показало, что, если двух особей противоположного пола поместить в одну клетку, поначалу они ведут себя очень возбужденно и пытаются выбраться на волю. По истечении суток зверьки успокаиваются и в дальнейшем ведут себя очень спокойно. Если в клетку поместить их собственное гнездо, большую часть суток зверьки проводят внутри него. В тех случаях, когда в клетку с уже освоившимися там зверьками помещали еще одну особь, она вела себя очень осторожно, но "хозяева" клетки не проявляли никакой агрессии по отношению к "чужаку". Последний, освоившись, проникал в гнездо, не встречая сопротивления со стороны "хозяев", и вскоре становился одним из полноправных членов группы. Лишь в двух случаях "чужак" не был принят в состав группы и был вынужден находиться вне общего гнезда.

Обследование гнезд золотистого хомячка в природе показало, что их обитателями могут быть одиночные самцы и самки (n=4), пары самцов (n=1) и группы разнополых особей (от двух до шести, n=12). Иными словами, в популяциях этого вида гнезда занимают чаще всего группировки (агрегации), в состав которых входят от двух до шести взрослых особей (в 70% случаев).

Наблюдения за парой взрослых особей в неволе показали, что самец оставался с самкой в одном гнезде в течение всего срока ее беременности, но после рождения детенышей проявлял признаки беспокойства, пытался выбраться из клетки и не заходил в гнездо с самкой и ее выводком. Самка не демонстрировала никакой агрессии по отношению к самцу, но он успо-

коился лишь после того, как его пересадили в другую клетку. Эти наблюдения свидетельствуют, что самцы золотистого хомячка в природе, по-видимому, не проявляют никакой заботы о потомстве, и самки воспитывают детенышей в одиночестве.

Использование пространства взрослыми особями в поселениях золотистого хомячка не исследовано. Приводятся лишь данные, согласно которым отдельные гнезда располагаются на расстоянии не менее 75 м одно от другого. Каждое гнездо может использоваться несколькими поколениями его обитателей. Хотя имеются указания на совместное обитание разнополых особей в одном гнезде, постоянные семейные пары и, тем более, семейные группы у этого вида, по-видимому, не образуются. На это указывает то обстоятельство, что к паре взрослых особей, содержащихся в неволе, легко присоединяется "чужак" любого пола, что не характерно для видов с семейно-групповым образом жизни. Кроме того, нет никаких данных о сроках расселения молодняка или указаний на его задержку (Goodpaster, Hoffmeister, 1954).

В целом, пространственно-этологическая структура популяций рассмотренных представителей подсемейства Cricetinae характеризуется относительно высокой степенью индивидуализации участков обитания взрослых особей одного пола (об этом, за отсутствием точных количественных данных, можно судить лишь косвенно, например, по небольшой степени перекрывания участков обитания), относительно слабыми парными связями в сезон размножения и ранним расселением весенних и летних выводков. Молодые зверьки, рожденные осенью и зимой, по-видимому, не расселяются, и входят в состав относительно устойчивых зимовочных агрегаций, объединяющих разнополых взрослых и полувзрослых особей. В лабораторных условиях выявлена возможность формирования иерархии доминирования среди самцов. Проявление родительского поведения у особей этого пола, отмеченное в лабораторных условиях, не подтверждается данными наблюдений за искусственными группировками в небольших вольерах, а также в естественных поселениях.

3.1.2. Подсемейство песчанок, Gerbillinae

Среди относительно хорошо изученных представителей этого подсемейства к рассматриваемой категории видов с системой агрегаций индивидуальных участков можно отнести полуденную песчанку, *Meriones meridianus* (Ралль, 1940*а*, 1940*б*; Гамбарян и др., 1960; Папанян, 1966; Смирнов, 1979; Веревкин, 1981, 1982; Шилова и др., 1983; Воробей, 1987; Веревкин, Миронов, 1988, 1989, 1990; Попов и др., 1989; Ефимов и др., 1989; Громов, Воробьева, 1995, 1996), песчанку Вагнера, *Gerbillus dasyurus* (Shenbrot et al., 1997; Gromov et al., 1999, 2000a), а также, по-видимому,

синдскую песчанку, *Meriones hurrianae* (Prakash, 1962; Agrawal, 1967; Fitzwater, Prakash, 1969; Advani, 1981; Kumari, Prakash, 1981), индийскую гололапую песчанку, *Tatera indica* (Idris, Prakash, 1985, 1987), персидскую песчанку, *Meriones persicus* (Погосян, 1949; Папанян, 1976; Емельянов и др., 1978; Пасхина, 1981; Пасхина, Самохина, 1981; Пасхина, Бодяк, 1990; Komerovsky, 1987), песчанку Кювье, *Taterillus pygargus* (Poulet, 1972), южноафриканскую песчанку, *Gerbillurus paeba*, и песчанку Брантса, *Tatera brantsii* (Nel, 1975).

Основное внимание в этом разделе уделено двум наиболее изученным видам — полуденной песчанке и песчанке Вагнера, для которых характерна ночная активность и питание, в основном, семенами злаков и других растений.

Полуденная песчанка, *Meriones meridianus*, распространенная в засушливых районах Восточного Предкавказья, Нижнего Поволжья, Центральной Азии, Казахстана, Северо-Восточного Ирана, Северного Афганистана, Монголии и Северного Китая, относится к ярко выраженным псаммофилам, но встречается и в щебнистых биотопах. Наиболее интенсивное размножение у этого вида происходит с апреля по август. Внешние признаки готовности к весеннему размножению у самцов отмечаются примерно на два месяца раньше, чем у самок. Перезимовавшие самки приносят от 2 до 4 пометов в год, самки-сеголетки — 1–2 помета. Среднее число детенышей в выводках, в зависимости от природных условий и возраста самок, варьирует от 2.9 до 4.1 (Ралль, 1940б; Петров, Шейкина, 1950; Мокроусов, 1977; Смирнов, 1979). Молодые зверьки после выхода из выводковой норы в течение нескольких дней остаются на участке обитания матери, занимая временные норы, а позднее расселяются (Веревкин, 1982).

Из всех элементов, которые формируют пространственную структуру поселений полуденной песчанки, наиболее стабильны индивидуальные участки взрослых самок, которые охраняются 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 скопления из 2–3 или большего числа участков.

На протяжении длительного периода, по крайней мере, в течение сезона размножения, самки демонстрируют отчетливо выраженный территориальный консерватизм и постоянно держатся на одних и тех же участках (Фенюк, Демяшев, 1936; Гамбарян и др., 1960; Веревкин, 1981, 1982; Попов, 1981; Шилова и др., 1983; Попов и др., 1989а; Gromov et al., 1999, 2000а). Более того, многолетние наблюдение показывают, что характер распределения участков взрослых самок мало изменяется не только в весенний и осенний периоды, но и по годам (Попов и др., 1989а). По данным А. В. Чабовского (1993), среднемесячное смещение центра активности

участков взрослых оседлых самок на протяжении репродуктивного периода составляет 9.1±1.8 м (n=27), что достоверно меньше средней максимальной длины участка, равной 37.8±2.4 м. Это позволяет рассматривать систему индивидуальных участков самок в качестве стабильной основы, вокруг которой группируются участки обитания взрослых самцов и молодых особей.

Площадь участков обитания взрослых самок относительно невелика и составляет в среднем от 330±49 м^2 (Калмыкия) до 2363±1150 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 неохраняемыми границами, которые по площади в 4-5 раз превышают участки самок (Веревкин, 1981, 1982). В Калмыкии средняя площадь участков обитания самцов составляла 1053±220 м^2 (Попов и др., 1989). Степень взаимного перекрывания участков обитания самцов в среднем значительно выше, чем у самок (рис. 3.1.2.1).

У некоторых взрослых самцов выявлено использование сложных по конфигурации участков обитания, состоящих из 2–3 разделенных в пространстве частей, посещаемых попеременно (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) разделились на пять агрегаций, связанных 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 определенной

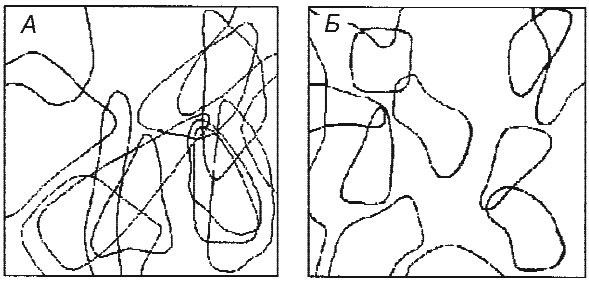


Рис. 3.1.2.1. Распределение индивидуальных участков обитания взрослых самцов (*А*) и самок (*Б*) полуденной песчанки, *Meriones meridianus*, на площадке мечения размером 100×100 м в апреле 1984 г. в Калмыкии (по: Чабовский, 1993).

Таблица 3.1.2.1. Коэффициенты исключительно используемого пространства (*КИИП,* M±m) у самцов и самок полуденной песчанки, *Meriones meridianus*, в природе и вольерах

Внешние условия	Сезон размножения		Вне сезона размножения	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Природа	0.96±0.02 (*n*=42)	1.00 (*n*=8)	0.87±0.08 (*n*=10)	0.99±0.01 (*n*=50)
Вольеры	0.70±0.02 (*n*=42)	0.77±0.04 (*n*=18)	–	–

n — число диад

группы самок, и относительно реже посещаемой периферии, захватывающей пространство, занимаемое одной или несколькими соседними группировками (Попов и др., 1989).

В природных популяциях 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 (Чабовский, 1993). Таким образом, для самок полуденной песчанки характерна высокая степень индивидуализации участков обитания, самцы же монополизируют пространство в значительно меньшей степени. Эти различия отражены в соответствующих величинах *КИИП* (табл. 3.1.2.1).

Наблюдения за тремя вольерными группировками, в состав которых входили не менее 3 самцов и 3 самок, показали, что половые различия в характере использования пространства у взрослых размножающихся особей этого вида проявляются и в условиях открытых вольер (Громов, Воробьева, 1995). На рис. 3.1.2.2 показана структура использования пространства в репродуктивный период в одной из вольерных группировок, в состав которой входили три самца (*№ 2*, *4* и *35*) и три самки (*№ 1*, *3* и *14*). Наблюдения проводили в июне-августе 1990 г. в ночные часы при дополнительном электрическом освещении, позволяющем наблюдать за мечеными особями на протяжении всего ночного периода активности. Регистрация особей в разных квадратах вольеры позволяла выделять их центры активности (наиболее посещаемые локусы).

В этой группировке самец *№ 35* отличался наибольшей активностью, использовал практически все пространство вольеры, и центры его активности совпадали с центрами активности всех трех самок, занимавших частично перекрывающиеся участки обитания. Центры активности самок

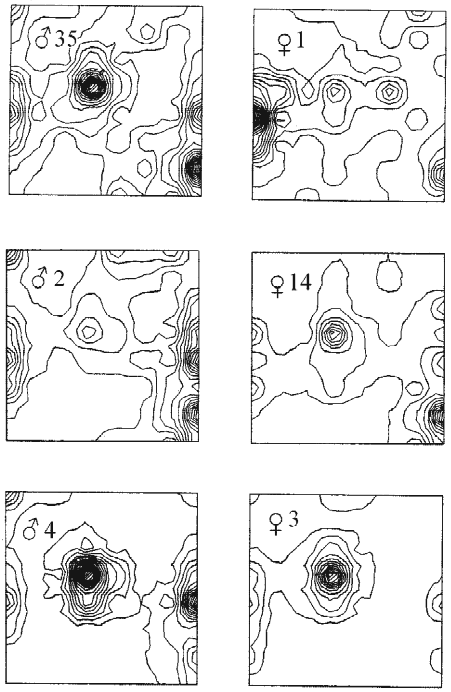


Рис. 3.1.2.2. Структура использования пространства вольеры взрослыми самцами и самками полуденной песчанки, *Meriones meridianus*, в вольере 20×20 м. Данные регистраций особей в квадратах вольеры обработаны с помощью компьютерной программы SURFER 4.03. Высокая плотность концентрических линий указывает на центры активности особей.

располагались обособленно и совпадали с расположением гнездовых нор. Активность самца *№ 2* была сосредоточена на участках самок *№ 1* и *№ 14*, тогда как третий самец (*№ 4*) проводил больше времени на участках самок *№ 14* и *№ 3*. Таким образом, несмотря на отсутствие полной пространственной обособленности участков самцов в вольере, структура использования пространства у них была дифференцированной. Эта дифференциация обусловлена социальными отношениями, о которых подробнее будет сказано ниже.

Наблюдения в вольерах позволили собрать репрезентативный материал, характеризующий взаимодействия между взрослыми особями в репродуктивный период, а также структуру их взаимоотношений.

Анализ контактов между особями в однополых и разнополых диадах (рис. 3.1.2.3), прежде всего, показал высокий уровень агрессивности во взаимодействиях самок — 62% контактов от их общего числа (n=235) были агрессивными. Именно ярко выраженный антагонизм во взаимоотношениях между самками, конкурирующими за гнездовую территорию, приводит к практически полному обособлению их участков обитания как в природе, так и в вольерах. 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 территориальному обособлению их участков обитания.

Что касается взаимодействий между особями противоположного пола, то они были преимущественно миролюбивыми: доля контактов подобно-

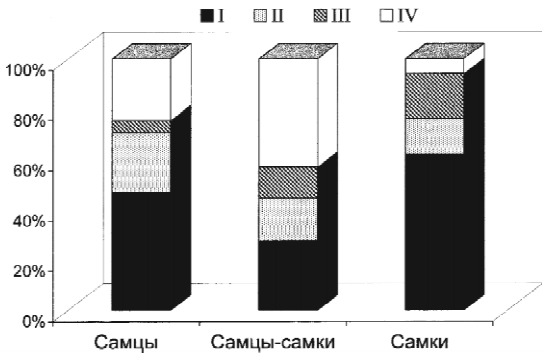


Рис. 3.1.2.3. Соотношение различных форм взаимодействий в однополых и разнополых диадах в вольерных группировках полуденной песчанки, *Meriones meridianus.* Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные агонистические, IV — миролюбивые.

го рода составляла 43% от их общего числа (*n*=2049). Однако, 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.

Агрессивные взаимодействия самок характеризуются относительно низкой степенью асимметрии (табл. 3.1.2.2), и это вполне соответствует их взаимоотношениям, которые можно обозначить как территориальное доминирование, поскольку каждая самка изгоняет других особей своего пола с участка обитания. Напротив, агонистические взаимодействия сам-

Таблица 3.1.2.2. Средние величины индексов асимметрии социальных взаимодействий в вольерных группировках полуденной песчанки, *Meriones meridianus*

Взаимодействия	Самцы	Самки
Миролюбивые	0.68 (*n*=11)	0.55 (*n*=1)
Агрессивные	0.95 (*n*=17)	0.72 (*n*=7)
Ритуализованные агонистические	–	–
Избегание контактов	0.90 (*n*=12)	0.74 (*n*=7)

n — число валидных диад с суммой контактов не менее 5.

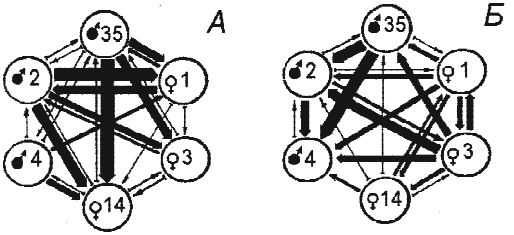


Рис. 3.1.2.4. Социограммы взаимодействий самцов и самок в вольерной группировке полуденной песчанки, *Meriones meridianus.* Взаимодействия: *А* — миролюбивые (*n*=513), *Б* — агрессивные (*n*=530). Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных актов.

цов характеризуются высокой степенью асимметрии, и это указывает на формирование иерархии доминирования в агрегациях самцов, занимающих перекрывающиеся участки обитания.

На рис. 3.1.2.4 показаны социограммы миролюбивых и агрессивных взаимодействий между особями в описанной выше вольерной группировке, в состав которой входили три самца и три самки.

Анализ социограмм показывает, что миролюбивые взаимодействия между взрослыми разнополыми особями не относятся к категории эквипотенциальных (рис. 3.1.2.4, *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 редки. Число и адресация агрессивных актов (рис. 3.1.2.4, *Б*) свидетельствуют, что взаимодействия подобного рода чаще отмечаются между самцами, причем самец *№ 35* доминировал над двумя другими самцами, а самец *№ 2* доминировал над самцом *№ 4*. Такая структура взаимоотношений характерна для линейной иерархии доминирования. У самок асимметрия агрессивных контактов почти не выражена, и это свидетельствует об эквипотенциальном характере их взаимодействий, свойственных отношениям территориального доминирования. Иерархия доминирования обеспечивает наибольший репродуктивный успех высокоранговым самцам: наблюдения в вольерах свидетельствуют, что в 75% случаев с самками спаривались самцы-доминанты и субдоминанты.

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 детеныши (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 среди взрослых особей, наиболее отчетливо выраженная в репродуктивный период, в конце сезона размножения ослабевает и, более того, сменяется противоположной тенденцией пространственной агрегации. Известно, что в осенне-зимний период полуденные песчанки собираются группами по пять и более особей в обширных зимовочных норах (Ралль, 1940а; Папанян, 1966; Веревкин, Миронов, 1989). Этому предшествуют перераспределение участков обитания в октябре-ноябре и последующая концентрация зверьков на сравнительно небольшой площади (рис. 3.1.2.5). Зимовочные группировки, состоящие из разновозрастных, преимущественно неродственных разнополых особей, занимают относительно небольшие, совместно используемые участки обитания площадью 300–400 м^2, на которых располагается одна основная нора. Более подробных сведений о характере использования пространства и взаимоотношениях особей в зимовочных группировках полуденной песчанки нет.

Уникальная для весенне-летнего периода пространственная структура одного из локальных поселений полуденной песчанки обнаружена на территории заброшенной кошары в Калмыкии (Шилова и др., 1983; Попов и др., 1989). Особенность этого поселения (назовем его кошарным) заключалась, во-первых, в значительной концентрации взрослых особей на земляных валах с мягким грунтом, расположенных на территории кошары, и, во-вторых, в совместном использовании пространства взрослыми самками, участки которых широко перекрывались без заметного сокращения площади. Пространственная структура этого поселения была стабильной в течение всего весенне-летнего сезона. Самки, заселявшие определенный земляной вал, не попадались в ловушки за его пределами и на других валах; самцы, напротив, широко перемещались по территории кошары. Скопление взрослых и молодых особей на валах и широкое перекрывание их участков обитания отмечали и

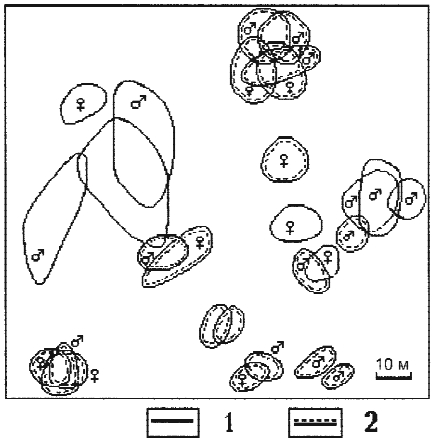


Рис. 3.1.2.5. Пространственное распределение участков обитания взрослых особей полуденной песчанки, *Meriones meridianus*, на площадке мечения в феврале 1984 г. 1 — “аборигены”, 2 — “пришельцы” (по: Чабовский, 1993).

в зимний период, когда поселение представляло собой систему зимовочных нор, расположенных, в основном, на земляных валах (Попов и др., 1989). Зимовочные группировки, занимавшие участки обитания площадью 200-300 м^2, отличались по составу от летних группировок, поскольку доля взрослых особей (зверьков старше 6 месяцев) была относительно мала, и к ним присоединялись молодые зверьки из последних (осенних) выводков и иммигранты.

Уникальность пространственно-этологической структуры кошарного поселения заключалась, прежде всего, в том, что взаимоотношения между взрослыми размножающимися самками в составе относительно обособленных агрегаций отличались высокой степенью толерантности. Именно благодаря этому самки занимали широко перекрывающиеся участки обитания. Более того, между некоторыми самками обнаруживались относительно тесные социальные связи (альянсы), проявлявшиеся в синхронизации их активности, миролюбивых взаимодействиях и агрессивном отношении к другим самкам (Попов и др., 1989). Такое поведение нельзя назвать типичным для самок в период размножения, поскольку отношения между ними обычно основаны на взаимной агрессии либо избегании прямых контактов, как это отмечено в других исследованиях (Веревкин, 1981, 1982; Веревкин, Миронов, 1988, 1990; Громов, Воробьева, 1995).

Возникает вопрос о причинах возникновения такой аномалии поведения, и, отвечая на него, следует обратить внимание на определенные параллели в социальной организации зимовочных группировок полуденной песчанки и кошарного поселения, а именно: повышенная концентрация особей на ограниченной территории, совместное использование пространства, повышенная толерантность особей одного пола друг к другу. Можно предположить, что, в силу не известных пока причин и под влиянием не до конца определенных внешних и внутренних, в том числе генетических, факторов (например, генетический "дрейф"), зимовочные группировки на кошарном поселении не распались с началом очередного сезона размножения и продолжили свое существование в весенне-летний период. Если это предположение верно, то становятся объяснимыми многие не вполне типичные особенности пространственной структуры кошарного поселения. В пользу такого предположения, подчеркивающего уникальность ситуации, свидетельствует и тот факт, что других подобных поселений на кошарах не обнаружено (Попов и др., 1989). Более того, через несколько лет состав населения на кошаре полностью обновился, численность зверьков резко снизилась, и пространственная структура кошарной группировки приобрела черты, типичные для этого вида в сезон размножения. Это могло произойти в результате гибели всех (или почти всех) особей "аномального" поселения и последующего заселения освободившейся территории мигрантами, у которых отсутствовали какие-либо отклонения в поведении.

Песчанка Вагнера, *Gerbillus dasyurus,* распространена в песчаных и каменистых пустынях Западной Индии, Ирака, Саудовской Аравии, Египта, Ливии и Алжира. Для этого вида характерна активность в ночное время.

Наблюдения, проведенные в октябре-ноябре 1997 г. в пустыне Негев (Израиль) на площадке мечения размером 1.25 га показали, что участки обитания самок этого вида невелики по размерам, и площадь их в среднем составляла 423±45 м^2 (рис. 3.1.2.6). Участки самцов значительно крупнее, и их площадь составляла в среднем 862±142 м^2 (Gromov et al., 1999, 2000a). Степень монополизации пространства у всех находившихся под наблюдением оседлых особей была относительно высокой: средние значения *КИИП* для самцов составляли 0.89±0.02 (n=12), для самок — 0.98±0.01 (n=10); половые различия достоверны. Высокие значения *КИИП* свидетельствуют о тенденции пространственной сегрегации, исключающей возможность формирования замкнутых группировок, образующихся на родственной основе, таких, например, как семейные группы.

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

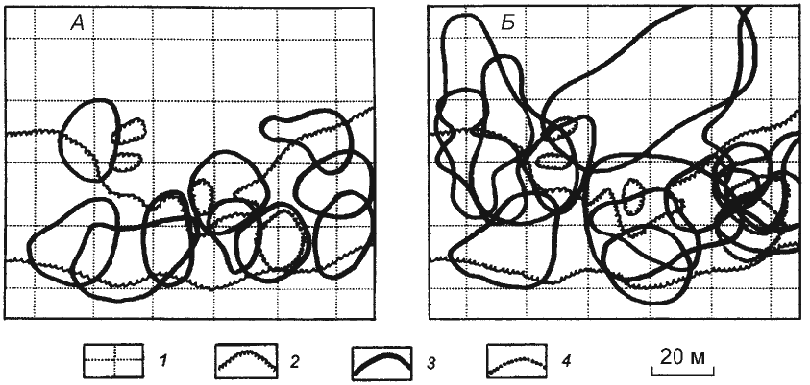


Рис. 3.1.2.6. Пространственное распределение участков обитания самок (*А*) и самцов (*Б*) песчанки Вагнера, *Gerbillus dasyurus*, на площадке мечения размером 1.25 га в октябре-ноябре 1997 г. (Центральный Негев, Израиль). *1* — разметка площадки, *2* — граница кустарниковой растительности в сухом русле реки, *3* — границы участков взрослых особей, *4* — участки полувзрослых особей.

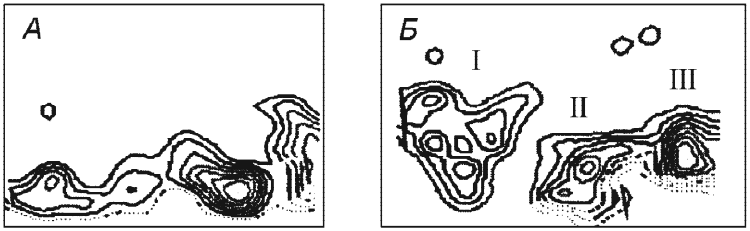


Рис. 3.1.2.7. Распределение контуров плотности регистраций самок (*А*) и самцов (*Б*) *Gerbillus dasyurus* на площадке мечения (обработка данных проведена с помощью программы HOME RANGER 1.0a). I, II, III — обособленные кластеры распределения самцов.

На рис. 3.1.2.7 показано распределение контуров плотности точек регистраций особей, чьи участки изображены на рис. 3.1.2.6 (данные обработаны с использованием компьютерной программы Home Ranger 1.0a). Распределение самок, как и следовало ожидать, характеризуется большей равномерностью в сравнении с распределением самцов. Последние сгруппировались в три отчетливо выраженных кластера, и на этом основании можно говорить о существовании трех относительно изолированных агрегаций особей этого пола, связанных с участками обитания самок.

Степень монополизации участков обитания самцов в пределах каждой агрегации ($КИИП_{ср} = 0.89 \pm 0.02$) была достоверно ниже, чем у особей из разных агрегаций ($КИИП_{ср} = 0.99 \pm 0.01$). У самок степень индивидуализации участков обитания оставалась одинаково высокой вне зависимости от их принадлежности к той или иной агрегации. Таким образом, в пределах площадки наблюдений можно выделить 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, 2000a).

Эксперименты по парному ссаживанию зверьков, отловленных на площадке наблюдений, на “нейтральной территории” (Gromov et al., 2000b) показали, что самцы по-разному реагируют на “знакомых” и “незнакомых” особей своего пола (под “знакомыми” подразумеваются особи, входящие в состав одной агрегации, т.е. соседи, а под “незнакомыми” — особи из разных агрегаций). В экспериментах участвовали пары либо потенциально “знакомых” либо “незнакомых” зверьков, у которых регистрировали частоту проявлений миролюбивых контактов, агрессивных актов и элементов ритуализованного агонистического поведения.

В определенных парах самцов выявлены “доминанты” и “подчиненные”, при этом доминанты по массе тела незначительно превосходили подчиненных: 25.0±0.6 г и 23.6±0.5 г, соответственно. Кроме того, у особей

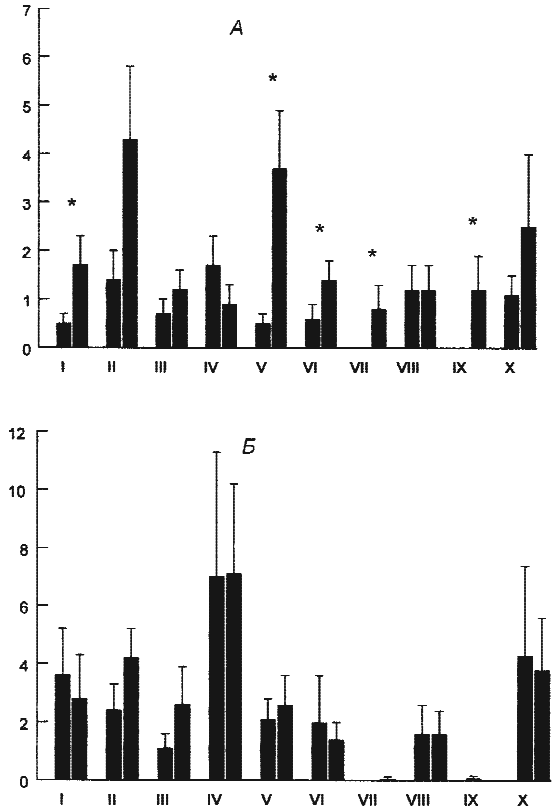


Рис. 3.1.2.8. Различия в поведении “незнакомых” особей (левые столбики в каждой паре) и “знакомых” (правые столбики) в экспериментах по парному ссаживанию самцов (*А*) и самок (*Б*) песчанки Вагнера, *Gerbillus dasyurus*, на “нейтральной территории”. Взаимодействия: I — следование, II — чистка, III — подставление под чистку, IV — подлезание, V — налезание, VI — боковая стойка, VII — принудительная чистка, VIII — защитная стойка, IX — агрессия (атака), X — избегание контакта. По оси ординат — среднее число инициированных актов. Вертикальными штрихами обозначены пределы ошибок средних. Оценка различий: * $p<0.05$ (Kruskal-Wallis ANOVA).

этого пола обнаружилась достоверная корреляция между репродуктивным состоянием и социальным статусом: Spearmen $R=0.387$, $p=0.02$. Иными словами, участвующие в размножении самцы чаще доминировали над теми особями своего пола, которые не принимали участия в размножении.

У самцов-соседей (категория “знакомых”) оказалось более высоким число миролюбивых взаимодействий, особенно следований за партнером

и налезаний на партнера, тогда как частота агрессивных контактов была низкой, равно как число элементов ритуализованного агонистического поведения, особенно боковых стоек и принудительных чисток.

В целом, взаимодействия у "знакомых" самцов были более дружелюбными, чем у "незнакомых" (рис. 3.1.2.8, *А*). Существенных различий в поведении "знакомых" и "незнакомых" самок не обнаружено (рис. 3.1.2.8, *Б*).

Среди "знакомых" самцов в пяти парах выявлены доминанты и субординанты (подчиненные). Статистический анализ показал, что последние инициировали большее число миролюбивых взаимодействий, особенно чисток, подставлений под чистку, подлезаний под партнера, а также защитных стоек и избегания контактов по сравнению с доминантами. Однако из-за небольшого объема выборки достоверные различия получены только по одному показателю — защитные стойки (рис. 3.1.2.9).

Результаты проведенного тестирования свидетельствуют, что на основе различий в частоте миролюбивых контактов и элементов ритуализованного агонистического поведения в элементарных внутрипопуляционных группировках песчанки Вагнера можно выделять разные социальные классы и категории особей, в частности, "доминантов" и "подчиненных". В репертуаре поведения доминантов частота демонстраций элементов ритуализованного агонистического поведения существенно ниже, чем у подчиненных.

Преобладание миролюбивых и ритуализованных взаимодействий над агрессивными, по всей видимости, является отличительной особенностью пове-

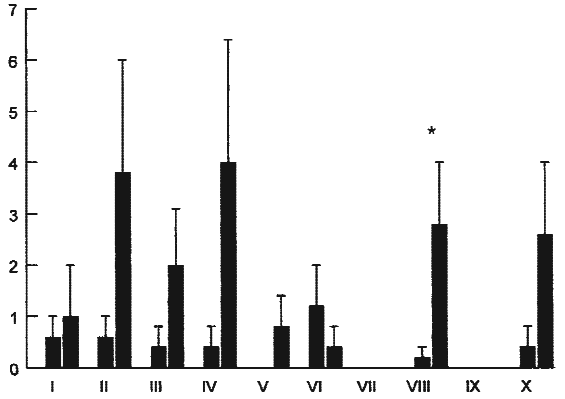


Рис. 3.1.2.9. Различия в поведении самцов-доминантов (левые столбики в каждой паре) и самцов-субординантов (правые столбики) в категории "знакомых" особей в экспериментах по парному ссаживанию. Остальные обозначения — как на рис. 3.1.2.8.

дения особей в группировках песчанки Вагнера, хотя нельзя исключить, что агрессивное поведение играет существенную роль в период становления иерархических отношений. Такое заключение основывается на том факте, что частота агрессивных взаимодействий между "незнакомыми" самцами существенно выше, чем между "знакомыми". Различия в поведении между указанными категориями особей свидетельствуют, что они способны отличать ближайших соседей от других особей своего вида и, по-видимому, поддерживают с ними отношения, основанные на иерархии доминирования.

Персидская песчанка, *Meriones persicus,* судя по немногочисленным литературным данным, ведет преимущественно одиночный образ жизни, но при высокой плотности населения в популяциях этого вида образуются агрегации взрослых особей (Погосян, 1949; Папанян, 1976; Пасхина, Лапин, 1983; Komerovsky, 1987). В частности, во многих районах Армении численность этого вида может достигать 300 особей/га. В таких плотных поселениях выделяются зоны еще более высокой концентрации особей. Лабораторные наблюдения также указывают на возможность существования крупных зимовочных группировок (Пасхина, 1981; Пасхина, Бодяк, 1990). В естественных условиях может происходить объединение молодых зверьков из разных выводков, при этом образуются группировки, в состав которых входит до 16 особей (Пасхина, Лапин, 1983).

Синдская песчанка, *Meriones hurrianae* — преимущественно зерноядный вид с дневной активностью (Agrawal, 1967). Участки обитания самок этого вида и, особенно, самцов в значительной мере перекрываются (рис. 3.1.2.10), однако взрослые особи при этом занимают отдельные гнездовые норы (Prakash, 1962; Fitzwater, Prakash, 1969). У самок во все сезоны года площадь участков обитания составляла в среднем 155±25 м^2, у самцов в нерепродуктивный период — в среднем 89±14 м^2, а в сезон размножения вдвое больше — 159±44 м^2. Пространственная структура, при которой участки обитания особей, независимо от их пола, перекрываются (при этом, однако, у самок в меньшей степени, чем у самцов), не меняется по сезонам года (Fitzwater, Prakash, 1969).

Территориальное поведение у этого вида выражено слабо: взрослые особи не охраняют занимаемые участки обитания на всем их протяжении, но самки преследуют своих сородичей, особенно того же пола, в непосредственной близости от гнездовой норы, т.е. в пределах относительно небольшого по величине "ядра" участка. Немногочисленные литературные данные о поведении этого вида в природе (Prakash, 1962; Agrawal, 1967; Fitzwater, Prakash, 1969) свидетельствуют о низкой толерантности в отношениях между взрослыми особями, не способствующей формированию прочных социальных связей.

Информация о социальной структуре элементарных группировок синдской песчанки основана на результатах наблюдений за небольшой груп-

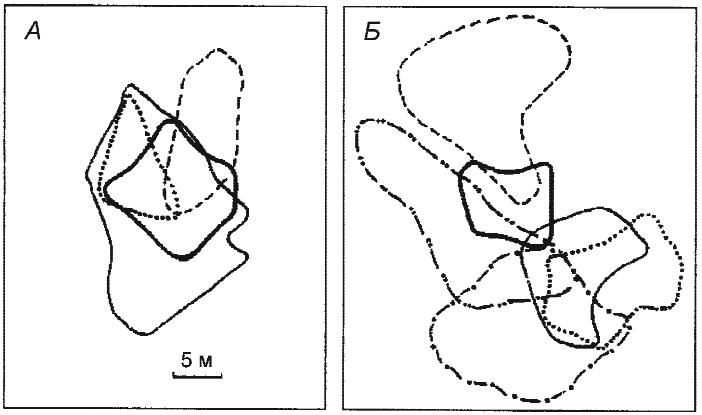


Рис. 3.1.2.10. Участки обитания четырех самцов (*А*) и шести самок (*Б*) синдской песчанки, *Meriones hurrianae*, на площадке мечения размером 45×35 м в репродуктивный период (март-июнь) (по: Fitzwater, Prakash, 1969).

пой взрослых особей (3 самца и 6 самок) в вольере площадью 90 м^2 (Kumari, Prakash, 1981, 1984). Авторы этого исследования не приводят социограмм и подробных данных о частоте и направленности социальных актов. Судить о социальном ранжировании в этой группировке можно только на основании данных об инициированных элементах агрессивного поведения (преследования и схватки) и следования за партнером. В указанной группировке прямые взаимодействия зарегистрированы только у двух самцов и трех самок. Инициаторами большинства агрессивных актов (35 из 54) были самцы, причем один из них отличался наиболее высокой активностью и нападал на других особей в 30 случаях. Одна из трех самок также была наиболее активной и инициировала 18 из 19 зарегистрированных преследований и схваток. Таким образом, в данной группировке можно выделить одного доминирующего самца, одного самца-субдоминанта и одну доминирующую самку. Эти особи, к тому же, отличались самой высокой маркировочной активностью. Остальные зверьки (самец и три самки) активно избегали контактов с наиболее активным "ядром" вольерной группировки. Социальную структуру в этой группировке можно обозначить как иерархию доминирования, причем не только среди самцов, но и среди самок.

Индийская гололапая песчанка, *Tatera indica*, населяет степи и полупустыни с кустарниковой растительностью, где образует достаточно разреженные поселения, в которых взрослые особи занимают в той или иной мере изолированные индивидуальные участки обитания или живут парами на од-

ной норе. Этот вид интенсивно заселяет небольшие города и поселки, расположенные в пустынной зоне, и успешно конкурируют здесь с черной крысой, *Rattus rattus* (Idris, Prakash, 1985, 1987). Образ жизни индийской гололапой песчанки в урбанизированных популяциях разительно отличается от того, что наблюдается в пустынных биотопах: зверьки живут группировками численностью до 70 особей, пользуясь общей системой нор.

Наблюдения за группировкой песчанок (6 самцов и 6 самок), отловленных в природе и помещенных в вольеру площадью 90 м^2, показали, что отношения между взрослыми особями, независимо от их пола, основаны, преимущественно, на взаимной агрессии. Социальный ранг особи оценивали на основе индексов доминирования, сопоставляя число побед и поражений в конфликтных ситуациях. Агрессивные взаимодействия происходили между всеми без исключения членами группировки, и индексы доминирования, рассчитанные по указанной схеме, варьировали от 0.53 до 3.00 у самцов и от 0.21 до 3.75 у самок. Это позволило присвоить особям соответствующие ранги от I (наивысший) до VI (самый низкий). Анализируя результаты проведенных наблюдений, авторы исследования утверждают, что социальная организация в группировках индийской гололапой песчанки основывается на иерархии доминирования, свойственной как самцам, так и самкам. У самцов обнаружена положительная корреляция между социальным рангом и маркировочной активностью: высокоранговые особи отличались самым высоким уровнем маркировки. Среди самок маркировочное поведение было зарегистрировано только у двух особей (I и V ранга).

Есть основания полагать, что в урбанизированных группировках этого вида складывается линейная иерархия доминирования (Idris, Prakash, 1985, 1987). Вместе с тем, взаимоотношения в таких группировках характеризуются высокой степенью толерантности (Idris, Prakash, 1985, 1987). К сожалению, более подробных данных о характере использования пространства и социальной организации элементарных внутрипопуляционных группировок *T. indica* пока нет.

К рассматриваемой категории видов, возможно, относится и песчанка Кювье, *Taterillus pygargus*. Данные о пространственной структуре поселений этого вида получены на севере Сенегальской Сахары при наблюдениях на площадке мечения размером 9 га (Poulet, 1972). Установлено, что взрослые особи этого вида живут оседло. У молодых зверьков обнаруживается короткий, но интенсивный период расселения. Взрослые самцы в репродуктивный период занимают относительно крупные участки обитания (площадью в среднем 1100 м^2), перекрывающие участки обитания нескольких самок. Взрослые самки и молодые зверьки занимают небольшие участки обитания площадью около 500 м^2, которые перекрываются участками взрослых самцов. Зверьки группируются в небольшие объеди-

нения. Анализ состава этих группировок показывает, что они объединяют размножающихся особей, в том числе до 5 взрослых самцов, до 10 взрослых самок и несколько молодых особей. Общее число зверьков в таких группировках варьирует от 8 до 34. Более подробных данных о пространственно-этологической структуре поселений этого вида нет.

Итак, пространственно-этологическая структура поселений рассмотренных выше представителей подсемейства Gerbillinae характеризуется следующими наиболее общими чертами: (1) высокая степень индивидуализации участков обитания самок, на которые накладываются перекрывающиеся и менее монополизированные участки обитания самцов; (2) в результате перекрывания участков обитания взрослых разнополых особей образуются устойчивые агрегации, относительно изолированные в пространстве от других подобных объединений; (3) взаимоотношения между взрослыми самками в агрегациях основаны на территориальном доминировании, а у самцов, занимающих существенно перекрывающиеся участки обитания, формируется иерархия доминирования, способствующая повышению репродуктивного успеха высокоранговых особей; (4) устойчивые парные связи отсутствуют, и преобладающей стратегией размножения является промискуитет; (5) расселение молодняка происходит в короткие сроки после выхода из выводковых нор; (6) с окончанием репродуктивного периода в агрегациях происходит перераспределение особей, сопровождающееся образованием зимовочных группировок, в состав которых входят как родственные, так и неродственные особи. Таким образом, сезонные изменения в системе использования пространства выражены слабо (можно говорить лишь об усилении тенденции агрегирования по окончании сезона размножения), и образование агрегаций взрослых разнополых особей происходит как в сезон размножения, так и в нерепродуктивный период.

3.1.3. Подсемейство полевок, Microtinae

Среди относительно хорошо изученных представителей этого подсемейства к рассматриваемой категории видов, в первую очередь, следует отнести лесных полевок рода *Clethrionomys*, у которых взрослые размножающиеся самки, как правило, территориальны, а у самцов, занимающих перекрывающиеся участки обитания, формируются агрегации (так называемые кланы, Kalela, 1957; Viitala, 1977; Bujalska, Saitoh, 2000) с иерархической социальной структурой (Kock, Rohn, 1971; Кошкина и др., 1972; Шилов, 1972; Swrensen, 1981; Соколов и др., 1988; Осипова, Сербенюк, 1992; Осипова, 1993).

Рыжая полевка, *Clethrionomys glareolus*, широко распространена в лесах Европы и Западной Сибири. В репродуктивный период (с конца марта

до середины октября) взрослые самки этого вида живут преимущественно оседло и занимают обособленные участки обитания. Взрослые самцы в сезон размножения наиболее подвижны, их участки широко перекрываются между собой, а также с участками обитания взрослых самок (Наумов, 1951; Mazurkiewicz, 1971; Миронов, 1979, 1982; Bujalska, 1985; Bondrup-Nielsen, Ims, 1986; Bujalska, Saitoh, 2000).

В сезон размножения участки обитания самок занимают площадь от 33 до 1323 м^2, а участки самцов — от 83 до 3260 м^2 (Наумов, 1951; Никитина, 1972; Миронов, 1979; 2003; Жигарев, 2004). Отмечены сезонные изменения размером участков обитания с увеличением их площади от весны к лету: у самок средние значения составляли в апреле 147 м^2, в июле 387 м^2; у самцов, соответственно, 516 и 1800 м^2 (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 м^2), тогда как у самок остается приблизительно той же (в среднем 191 м^2) (Миронов, 1979, 2003; Чистова, 1998). Выявлена положительная корреляция размеров участка обитания самки с величиной ее выводка (Mappes et al., 1995).

С началом весеннего размножения площадь участков обитания взрослых особей существенно увеличивается. Так, по наблюдениям в Московской области, в феврале средняя площадь участков составляла 750 м^2, а в апреле возросла до 2250 м^2 (Ильенко, Зубчанинова, 1963).

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. 3.1.3.1. Доля перекрывания их участков была невелика и не превышала 10% (Наумов, 1951). По другим данным, доля совместно используемой площади участков взрослых самок в условиях разной плотности населения может варьировать от 12 до18%.

Слабое перекрывание участков 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 кратковременных периодов эструса (Миронов, 1976а, 1979, 1982).

Пространственное размещение участков обитания взрослых самцов в репродуктивный период характеризуется иными особенностями (рис. 3.1.3.2). В связи с высокой подвижностью особей этого пола, их участки обитания широко перекрываются между собой и накладываются на участки несколь-

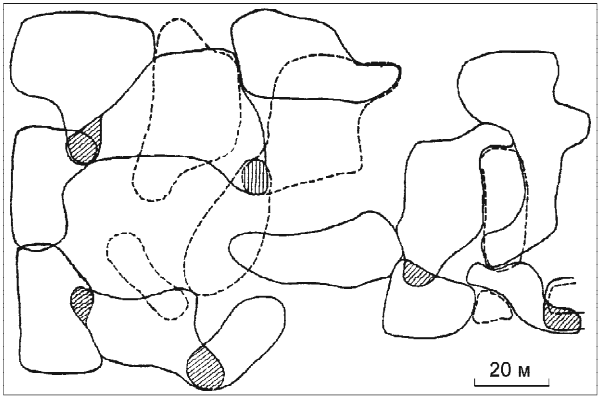


Рис. 3.1.3.1. Распределение участков обитания самок рыжей полевки, *Clethrionomys glareolus*, на площадке мечения размером 1.2 га летом 1948 г. в Московской области. Сплошные линии — границы участков перезимовавших самок, штриховые линии — границы участков взрослых и полувзрослых самок первого весеннего выводка. Заштрихованы области перекрывания участков зверьков, относящихся к одной возрастной категории (по: Наумов, 1951, с изменениями).

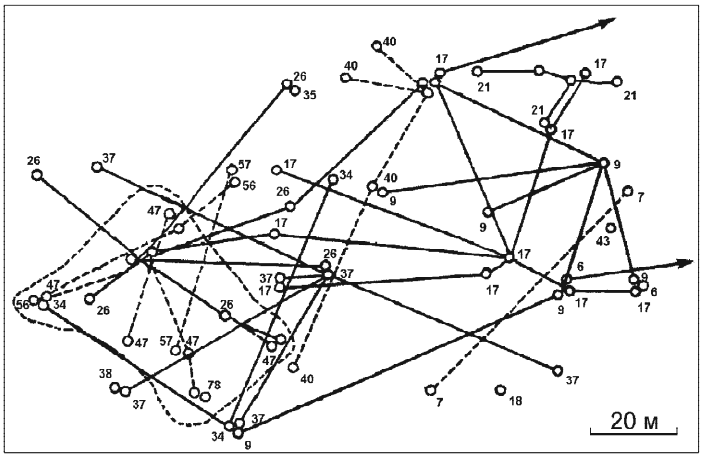


Рис. 3.1.3.2. Схема поимок (отмечены кружками) и перемещений (сплошные и штриховые линии) взрослых самцов рыжей полевки, *Clethrionomys glareolus*, на площадке мечения размером 1.2 га, позволяющая судить об их пространственном распределении и размерах участков обитания. Цифрами указаны номера зверьков (по: Наумов, 1951, с изменениями).

ких самок. Как показывают наблюдения, каждый взрослый самец некоторое время держится на участке одной взрослой самки, а затем переходит к следующей, последовательно перемещаясь, таким образом, из одного локуса в другой в пределах своего обширного участка обитания. Собственная гнездовая нора самца располагается отдельно от гнездовых нор самок (Наумов, 1951). Подобная стратегия поведения обеспечивает самцам возможность спариваться с наибольшим числом самок. В период спариваний на участке одной рецептивной самки одновременно собираются 3–4 самца (Миронов, 1979; Иванкина, 1986), а при высокой плотности населения — до 12 самцов (Чистова, Осипова, 2005).

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 особей этого пола, однако они охраняют не весь участок обитания, а лишь часть территории, где в данный момент находится самка (Миронов, 1976а). 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 в связи с этим вынужденно покидает самку на довольно продолжительный период времени (до получаса). В его отсутствие с самкой могут спариваться низкоранговые самцы.

Самка спаривается с самцами, собравшимися на ее участке, в течение 2–3 дней. Позднее она изгоняет самцов со своей гнездовой территории, и они отправляются на поиски другой рецептивной самки (Миронов, 1979, 1982).

Участки обитания молодых самцов и самок в значительной степени перекрываются и совмещаются с участками взрослых самок, как правило, их матерей (Наумов, 1951). Неполовозрелые особи нередко образуют временные группировки (агрегации) и совместно используют одну гнездовую нору и окружающую ее территорию. Участок, занимаемый группировкой сеголеток, располагается обычно вне пределов "ядер" участков обитания взрослых особей. Его площадь составляет в среднем 300 м^2, тогда как площадь индивидуальных участков молодых особей — 150 м^2 (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 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 зависимо-

сти (Чистова, 1998). Агрегации молодых самцов, остающиеся после расселения молодых самок, могут существовать до весны следующего года (Миронов, 1976б). Таким образом, для молодняка рыжей полевки характерно групповое использование участков обитания.

В целом, охраняемые участки обитания (территории) взрослых самок составляют основу пространственной организации поселений рыжей полевки и предопределяют размещение участков обитания взрослых самцов и молодых особей.

Наблюдения в открытых вольерах площадью 0.25 га (Koskela et al., 1997) позволили установить, что размеры участков обитания размножающихся самок и степень их перекрывания варьируют в зависимости от фазы репродуктивного цикла: участки обитания самок, находящихся на поздних стадиях беременности, занимают минимальную площадь и перекрываются в наименьшей степени. Ко времени рождения детенышей площадь всего участка обитания (фактически, участок фуражирования) сокращается до минимума, тогда как размеры охраняемой территории (гнездового участка) становятся максимальными. Результаты этих наблюдений свидетельствуют в пользу гипотезы, согласно которой охрана территории у самок рыжей полевки связана, в первую очередь, с защитой выводка (Bujalska, 1991; Wolff, 1993).

Период молочного вскармливания детенышей у рыжей полевки 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, причем нередко из-за агрессивного отношения к ним со стороны матери (Чистова, 1998). Самка после рождения второго выводка не проявляет никакой заботы о первом выводке и агрессивно реагирует на подрастающих детенышей (Миронов, 1976*б*).

Таким образом, в репродуктивный период в поселениях рыжей полевки формируются три типа элементарных группировок: (1) агрегации взрослых размножающихся особей, в состав которых входят до 6 территориальных самок и до 8 самцов; (2) простые семьи, объединяющие кормящих самок и детенышей в возрасте до 20–25 дней; (3) выводковые группы, составляющие основу зимовочных агрегаций (Krylov, 1975; Кутенков, 1979; Миронов, 1979; Чистова, 1998; Bujalska, Saitoh, 2000). Образование агрегаций в зимнее время сопряжено с изменениями в поведении зверьков: у них происходит гормональная перестройка, повышается толерантность к сородичам и проявляется стремление к скучиванию (Гергилевич, 1970; Ylönen, Viitala, 1985).

В зимний период, как показывают наблюдения, индивидуальные участки и взрослых, и молодых особей существенно перекрываются (рис. 3.1.3.3).

Следует отметить, что при благоприятных внешних условиях с относительно мягкой зимой и обилием кормов в популяциях рыжей полевки размножение происходит и в зимний период, при этом доля размножающихся особей, среди которых преобладают относительно молодые зверьки летних и осенних выводков, достигает 38%. Число детенышей в выводках, рожденных зимой, относительно невелико — в среднем 3.6 (Zejda, 1962). В популяциях с зимним размножением сохраняется территориальная обособленность самок и поддерживается относительно высокий уровень агрессивных взаимодействий между ними.

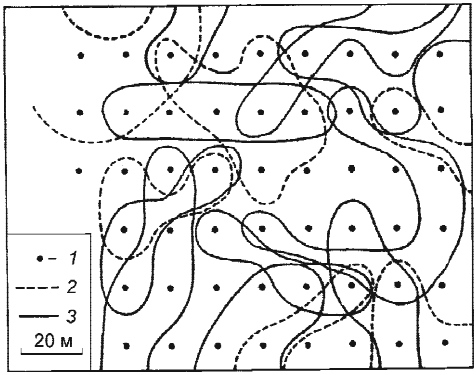


Рис. 3.1.3.3. Пространственное распределение индивидуальных участков в поселении рыжей полевки, *Clethrionomys glareolus*, в декабре 1960 г. в Московской области на площадке мечения размером 3.3. га. *1* — ловушки, *2* — границы участков самцов, *3* — границы участков самок (по: Ильенко, Зубчанинова, 1963).

Подробные наблюдения за формированием агрегаций рыжей полевки проведены летом и зимой 1983–1984 гг. в условиях обширной вольеры площадью 0.77 га (Ylönen, Viitala, 1985). В летний период население вольеры было представлено девятью взрослыми самками и семью самцами. Самки занимали изолированные участки обитания (охраняемые территории), тогда как самцы использовали площадь всей вольеры, и их участки обитания широко перекрывались. Зверьки успешно размножались. В конце октября – начале ноября начали формироваться зимние агрегации, в которых участки и самок, и самцов широко перекрывались. Степень перекрывания участков обитания самок зимой была даже большей, чем у самцов (Karlsson, 1986). В начале зимы в вольере сформировалась одна из наиболее крупных агрегаций, состоявшая из пяти самок и двух самцов. В январе агрегации стали менее отчетливыми, поскольку самки приступили к размножению, и в последней декаде января у одной из них родился первый выводок. В феврале все самки принесли по первому выводку, и пространство вольеры в пределах ранее существовавших агрегаций вновь было поделено между взрослыми самками. Участки самцов по-прежнему широко перекрывались.

Авторы другого исследования (Karlsson, Es, 1987), основываясь на результатах регулярных отловов меченых зверьков в январе-феврале 1985 г. на

площадке наблюдений размером 3.6 га, показали, что и в естественных, ничем не ограниченных, поселениях зимой образуются агрегации взрослых особей, занимающих один или два общих гнезда в пределах общего участка обитания. Активность особей в таких агрегациях оказалась синхронизированной, однако кооперативного фуражирования при этом не отмечено.

Непосредственные наблюдения в природе позволили собрать данные, на основании которых можно судить о характере взаимодействий между особями, относящимися к разным половозрастным категориям и группам (Чистова, 1998). Взаимодействия между взрослыми особями одного пола при значительной плотности популяции характеризуются высоким уровнем агрессивности: доля соответствующих контактов составляет около 90%. Напротив, взаимодействия между разнополыми партнерами характеризуются значительной частотой миролюбивых контактов (рис. 3.1.3.4).

При низкой плотности населения взаимодействия взрослых самок остаются агрессивными, тогда как доля агрессивных контактов у самцов снижается до 38%, а доля нейтральных и миролюбивых возрастает в сумме до 57% (Чистова, 1998).

Взаимодействия между особями в простых семьях (самки с детенышами) и выводковых группах были преимущественно миролюбивыми (рис. 3.1.3.5). В зимовочных группировках, представляющих собой не распавшиеся или частично распавшиеся выводковые группы, взаимодействия между партнерами можно обозначить как нейтральные.

В наблюдениях за искусственными вольерными группировками рыжей полевки 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).

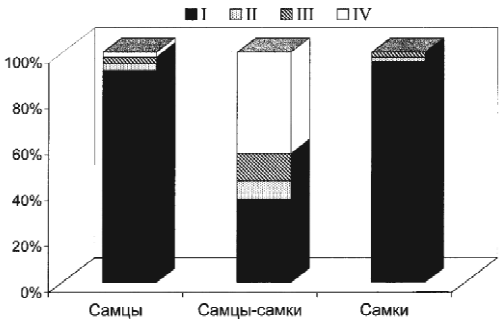


Рис. 3.1.3.4. Соотношение различных форм взаимодействий в однополых и разнополых диадах взрослых особей в естественных поселениях рыжей полевки, *Clethrionomys glareolus*. Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — нейтральные, IV — миролюбивые (по: Чистова, 1998).

Наблюдения проводили за группами взрослых особей (4 самца и 2 самки в каждой группе) в вольерах площадью 36 м^2. Социальное положение каждого зверька оценивали по

соотношению инициированных им и адресованных ему агрессивных контактов (*индекс доминирования*). Доминирующей признавали особь с максимальным индексом доминирования. Субдоминантами считали особей, подвергавшихся нападениям со стороны доминанта и атаковавших, в свою очередь, других партнеров по группе. Подчиненные особи (субординанты) крайне редко инициировали агрессивные взаимодействия (Соколов и др., 1988).

Следует отметить, что социальные взаимодействия в вольерных группировках рыжей полевки были преимущественно агрессивными (рис. 3.1.3.6).

Сравнение гистограмм, изображенных на рис. 3.1.3.4 и 3.1.3.6, позволяет сделать заключение, что соотношение основных типов взаимодействий в искусственных вольерных группировках рыжей полевки и естественных поселениях этого вида различается в очень незначительной степени (некоторые различия обнаруживаются только в однополых диадах). Основная масса взаимодействий между самцами (рис. 3.1.3.6) представлена агрессивными контактами

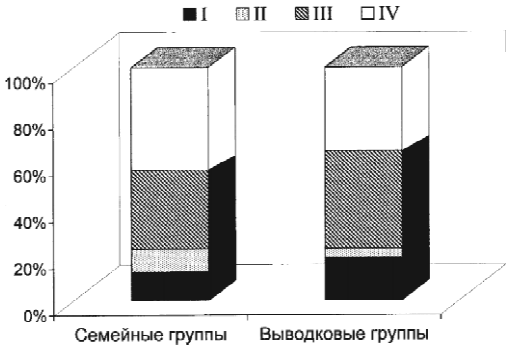


Рис. 3.1.3.5. Соотношение различных форм взаимодействий в семейных и выводковых группах в естественных поселениях рыжей полевки, *Clethrionomys glareolus*. Обозначения как на рис. 3.1.3.4 (по: Чистова, 1998).

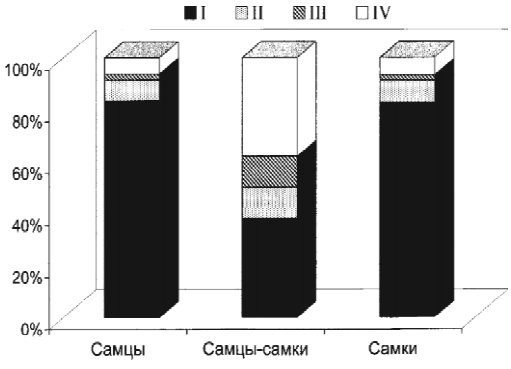


Рис. 3.1.3.6. Соотношение различных форм взаимодействий в однополых и разнополых диадах взрослых особей в вольерных группировках рыжей полевки, *Clethrionomys glareolus*, в репродуктивный период. Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные, IV — миролюбивые (по: Соколов и др., 1988).

(83.3%), тогда как миролюбивые контакты отмечены в редких случаях (6.3%). 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, причем 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. 3.1.3.7). В 12 группах (из 33) выявлены только две категории самцов — доминанты и подчиненные (субординанты). В остальных группах можно было выделить еще одну категорию — субдоминантов. В восьми группах отмечена гибель одного из подчиненных 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 относительно неизменными продолжительное время.

Наблюдения в природе и вольерах свидетельствуют, что поддержание стабильных отношений в группировках рыжей полевки основано на агрессивных взаимодействиях, которые приводят к формированию иерархии доминирования среди самцов, конкурирующих за самок; у самок агрессивные контакты обеспечивают территориальную изоляцию участков обитания. В вольерных группировках, при отсутствии возможности раздела территории, обычно размножалась только одна из двух самок. У второй самки эстральные циклы прекращались, и влагалище закрывалось. При ус-

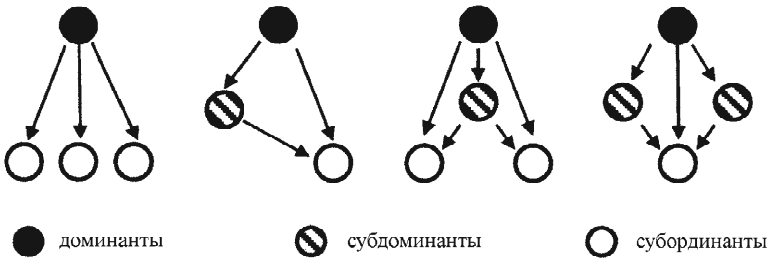


Рис. 3.1.3.7. Различные варианты организации иерархических отношений среди самцов в вольерных группировках рыжей полевки, *Clethrionomys glareolus*, в репродуктивный период. Стрелки показывают направленность агрессивных актов (по: Соколов и др., 1988, с изменениями).

пешном спаривании беременность и роды происходили у обеих самок, но выводок выживал только у одной, более агрессивной самки.

Социальную организацию у рыжей полевки можно назвать "гиноцентрической", поскольку взрослые территориальные самки играют роль "ядра" размножающейся группировки (агрегации). Агрессивные взаимодействия между самками и, особенно, между самцами из разных кланов поддерживают 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, при этом вагинальная пробка, возникающая после первого спаривания, не препятствует последующим спариваниям с другими самцами. В результате во многих выводках (35.5%) обнаруживается множественное отцовство (Ratkiewich, Borkowska, 2000).

В осенне-зимний период, если нет зимнего размножения, внутрипопуляционные группировки рыжей полевки целиком состоят из неразмножающихся особей. Их активность снижается, и подавляющую часть времени зверьки проводят под снегом (Ильенко, Зубчанинова, 1965; Смирин, 1970; Никитина, 1980). В состав зимующих группировок входил молодняк последней (осенней) генерации и взрослые особи, размножавшиеся летом.

Учитывая это обстоятельство, искусственные группировки, за которыми наблюдали в вольерных условиях с ноября по февраль в 1979–1986 гг., формировали таким образом, чтобы в их состав входили молодые зверьки, рожденные осенью (в возрасте 3–4 месяцев) и взрослые особи в возрасте 6–10 месяцев с инволюцией половой системы (Соколов и др., 1989). В состав каж-

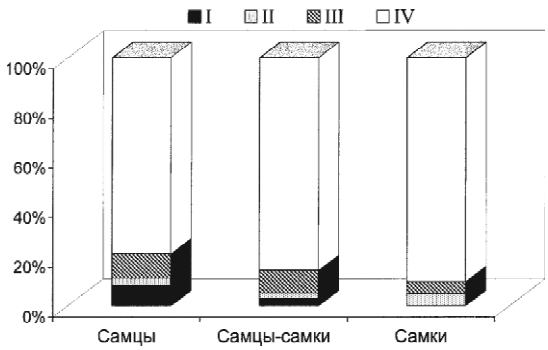


Рис. 3.1.3.8. Соотношение различных форм взаимодействий в однополых и разнополых диадах взрослых особей в вольерных группировках рыжей полевки, *C. glareolus*, в нерепродуктивный период. Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные, IV — миролюбивые (по: Соколов и др., 1989).

дой из 12 находившихся под наблюдением группировок входили размножавшиеся летом самка и два самца, а также самка и пара самцов, рожденных в августе-сентябре. Наблюдения проводили в ноябре-декабре в вольере площадью 36 м^2, находившейся в не отапливаемом помещении.

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 происходили редко, поэтому за весь период наблюдений зарегистрировано лишь 296 контактов, среди которых преобладали неагрессивные (рис. 3.1.3.8.). Исход взаимодействий практически не зависел от пола партнеров, что, наряду с малым количеством агрессивных контактов, разительно отличается от ситуации, наблюдаемой в репродуктивный период (рис. 3.1.3.6).

Отличительной чертой поведения особей в искусственных группировках в нерепродуктивный период является совместное использование убежищ. Приблизительно $^1/_3$ 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 проявлялись.

Два различных 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 неблагоприятный зимний период, тогда как весной и летом внутривидовая агрессия, обеспечивающая достаточный уровень дисперсии особей в пространстве, создает предпосылки для наиболее рационального использования ресурсов среды обитания и успешного размножения (Соколов и др., 1989).

Сходный тип пространственно-этологической структуры поселений свойствен, по-видимому, и шикотанской полевке, *Clethrionomys sikotanensis*, в искусственных группировках которой описано формирование иерархии доминирования среди самцов (Сербенюк, 1990), однако система использования пространства и поведение этого вида в природе не изучены.

Красная полевка, *Clethrionomys rutilus*, широко распространена на евразийском континенте — от Скандинавии до Дальнего Востока, а также на северо-западе Северной Америки. Экологии и поведению этого вида посвящены многие исследования (Кошкина и др., 1972; Кривошеев, Добринский, 1984; Gilbert et al., 1986; Осипова, Сербенюк, 1992; Осипова, 1993; Соколов и др., 1996). Начало репродуктивного сезона в популяциях красной полевки относят к середине апреля. Судя по среднему числу эмбрио-

нов у беременных самок (от 5.1 до 9.2 в разных регионах), числу детенышей в выводках (от 2 до 13) и короткому интервалу между появлением очередных выводков (20-25 дней), этот вид характеризуется высоким репродуктивным потенциалом (Кошкина, 1967; Москвитина, Сучкова, 1974; Ревин, Вольперт, 1982; Сурков, 1983).

Весьма обстоятельное исследование выполнено Т.В. Кошкиной с соавторами (1972), изучавшими естественные поселения красной полевки в предгорьях Кузнецкого Алатау и Салаирского хребта в 1963-70 гг. с использованием методики повторных отловов на площадках мечения размером 2 га в летние месяцы (с июня по август). Это исследование показало, что в популяциях красной полевки к наиболее оседлой части населения относятся размножающиеся самки, в особенности перезимовавшие. Для взрослых самцов характерна более высокая подвижность, а к наименее оседлой категории можно отнести подрастающих молодых зверьков. Проведенный в 1970 г. эксперимент с полным изъятием оседлого населения на одной из площадок мечения показал, что уже через десять дней освободившееся пространство заселяется молодыми зверьками в возрасте около 1 месяца. Перезимовавшие особи среди "вселенцев" полностью отсутствовали. Следовательно, перемещения молодых зверьков способствуют выравниванию плотности населения в популяциях красной полевки.

Участки обитания большинства перезимовавших особей располагались на одних и тех же местах на протяжении всего летнего периода исследований. Наибольшим постоянством в своем расположении отличались участки размножающихся самок, и их площадь иногда увеличивалась во второй половине лета. Участки некоторых самок незначительно сдвигались.

Размеры и степень перекрывания участков обитания в определенной мере зависят от пола и возраста зверьков, а также от плотности популяции и кормности биотопов. При высокой численности и лучшей обеспеченности кормами взрослые особи занимали участки обитания меньшей площади. У перезимовавших самок площадь участков обитания варьировала от 400 до 5600 м^2 (в среднем — 1320 м^2). Размножающиеся самки занимали наиболее обособленные участки минимальной величины (коэффициенты их перекрывания варьировали от 0.04 до 0.31). Перезимовавшие самцы занимали участки обитания площадью от 400 до 8800 м^2 (в среднем — 3625 м^2), т.е. в 2.5–3 раза больше, чем у самок. Коэффициенты взаимного перекрывания участков самцов также были более высокими — 0.24–0.73. По данным других авторов, площадь участков обитания у взрослых самок может достигать 3700 м^2, а у взрослых самцов — 6.8 га (Никитина, 1972; Кривошеев, Добринский, 1984; Viitala, Hoffmeyer, 1985). При низкой плотности населения доля перекрывания участков обитания самцов не превышала 18%, а участки самок были полностью обособленными (Кривошеев, Добринский, 1984).

Участки обитания размножающихся самок-сеголеток обычно перекрываются и частично накладываются на участки перезимовавших самок (их матерей). У каждой половозрелой самки в течение сезона размножения сохраняется полностью обособленная часть участка, площадь которой, как правило, значительно превышает размеры совместно используемого пространства соседних участков обитания. Лишь в годы подъема численности либо в наименее подходящих биотопах доля обособленной территории у размножающихся самок сокращалась до 30%, а число самок с взаимно перекрывающимися участками обитания достигало 5.

Для перезимовавших самцов, в отличие от самок, характерна не монополизация участков обитания, а групповое использование жизненного пространства. Даже в самых благоприятных условиях и при невысокой численности перезимовавшие самцы распределялись на площадке мечения не поодиночке, а агрегациями. Летом 1966 г. одна из таких агрегаций на площадке мечения состояла из шести перезимовавших самцов и четырех половозрелых самцов-сеголеток со значительно перекрывающимися участками обитания. Во время депрессии численности в 1968 г. на одной из площадок мечения размером 4 га обитали две группировки перезимовавших самцов с перекрывающимися участками обитания, при этом самцы из разных группировок между собой не контактировали.

Участки обитания молодых особей в значительной степени перекрываются и одновременно накладываются на участки обитания взрослых особей. При таком пространственном распределении присутствие взрослых размножающихся самок приводит к задержке полового созревания самок-сеголеток. У особей противоположного пола подобного эффекта не выявлено (Gilbert et al., 1986). При невысокой численности популяции участки обитания самцов, образующих агрегации, могут частично перекрываться с участками нескольких самок. Самки, живущие в стороне от агрегаций самцов, совершают кратковременные выходы за пределы своих участков обитания (максимальное расстояние — 235 м) по направлению к агрегациям самцов. Самцы, в свою очередь, также посещают живущих в стороне самок. В годы пика численности ситуация меняется. Размеры участков обитания и у самцов, и у самок сокращаются, степень их перекрывания увеличивается, и отдельные агрегации взрослых самцов сливаются. Молодые зверьки вытесняются из тех мест, где отмечается концентрация перезимовавших особей.

Самцы крайне неравномерно используют пространство и посещают различные локусы в пределах своих крупных участков обитания в разные периоды активности. Это позволяет им избегать частых контактов друг с другом, особенно при низкой плотности населения. Однако в годы высокой численности частота контактов самцов существенно возрастает.

Наблюдения и эксперименты, проведенные на указанных выше площад-

ках мечения, свидетельствуют, что в агрегациях самцов формируется иерархия доминирования. Для изучения социальных взаимодействий между особями этого пола на одной из площадок мечения установили клетку из плексигласа с двумя камерами, куда на короткое время помещали зверьков, отловленных на той же площадке. Различия в поведении самцов в этом эксперименте позволили условно разделить их на три категории — доминанты, субдоминанты и подчиненные. Самцы-доминанты отличались наибольшей активностью и высокой агрессивностью. Самцы-субдоминанты избегали контактов с доминантами и при их приближении принимали позу подчинения. Эксперименты показали, что перезимовавшие самцы занимали доминирующее положение, тогда как молодые половозрелые самцы были подчиненными. Наиболее ожесточенные схватки происходили между тремя самцами, относящимися к категории доминантов. Их участки обитания располагались в противоположных углах площадки мечения, и частые контакты между ними были маловероятны. Перезимовавшие самцы проявляли активный интерес к самкам, подсаженным в клетку, и при этом не демонстрировали никакой агрессии. Беременные и кормящие самки враждовали друг с другом. Напротив, самки, не размножавшиеся в период проведения экспериментов либо находившиеся на ранних стадиях беременности, относились друг к другу миролюбиво. Агрессивные контакты при ссаживании неполовозрелых особей не зарегистрированы.

Проведенные наблюдения и эксперименты позволили авторам (Кошкина и др., 1972) сделать заключение, что взаимная агрессивность у размножающихся самок способствует их пространственной сегрегации. Иерархия доминирования среди самцов упорядочивает использование пространства не только в пределах одной агрегации, но и всей микропопуляции в целом. Конкурентные отношения в виде иерархии доминирования не проявляются в условиях низкой плотности населения, однако в годы подъема численности конкуренция обостряется, и отношения доминирования-подчинения становятся более напряженными. Территориальное поведение самок и иерархия доминирования среди самцов являются поведенческими механизмами, обеспечивающими адаптивные изменения сообщества грызунов в зависимости от условий внешней среды и плотности популяции (Кошкина и др., 1972).

Наблюдения за 13 искусственными группировками красной полевки (по 2 самки и 4 самца в каждой) в вольерах площадью 36 м^2 с несколькими деревянными гнездовыми домиками позволили дополнить ранее полученные сведения об иерархии доминирования среди самцов (Осипова, Сербенюк, 1992; Осипова, 1993; Соколов и др., 1996).

Анализ динамики частоты агрессивных контактов в искусственных группировках выявил два варианта становления социальных отношений. При варианте I (в 6 группировках) число агрессивных взаимодействий уве-

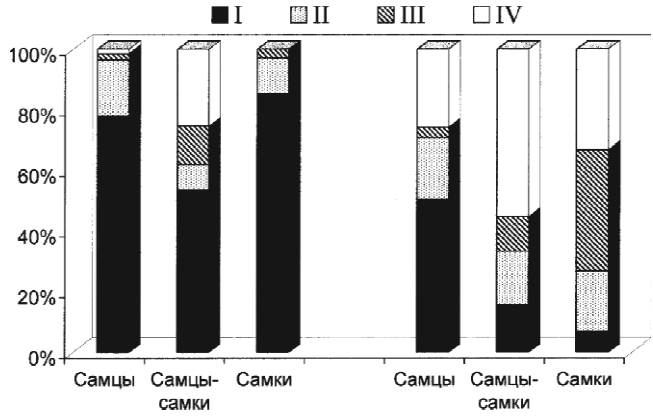


Рис. 3.1.3.9. Соотношение различных форм взаимодействий в однополых и разнополых диадах взрослых особей в вольерных группировках красной полевки, *Clethrionomys rutilus*. Вариант I — левые столбики, вариант II — правые столбики. Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные, IV — миролюбивые (по: Осипова, Сербенюк, 1992).

личивалось до 8-11 дня с момента формирования группировки и затем стабилизировалось на уровне, превышающем первоначальный (в 1-й день) в 2 раза. При варианте II (также в 6 группировках) число агрессивных контактов на протяжении всего времени наблюдений было небольшим. Группировки с разными вариантами формирования социальных отношений различались и на фазе их стабилизации по абсолютному и относительному числу различных типов контактов: при варианте I частота взаимодействий составляла в среднем 4.4 за 1 час наблюдений, а при варианте II — лишь 1.6.

Соотношение различных форм взаимодействий в группировках с разными вариантами становления социальной структуры показано на рис. 3.1.3.9.

При варианте I преобладали агрессивные взаимодействия (70-80% от общего числа контактов). Напротив, при варианте II число агрессивных конфликтов было существенно меньшим, особенно в диадах самок и разнополых особей. Выявленные различия отразились на иерархии доминирования среди самцов (рис. 3.1.3.10). В группировках, где становление отношений происходило в соответствии с вариантом I, с равной вероятностью могла сформироваться иерархическая структура без субдоминирующих самцов (рис. 3.1.3.10, *А*) либо с одним или двумя субординантами (рис. 3.1.3.10, *Б*). Ни в одной из таких группировок не было двух субдоминантов, как при варианте II (рис. 3.1.3.10, *В*). Проведенные наблюдения показали, что у самцов в вольерных группировках формируется иерархия доминирования, основанная на агрессивных взаимодействиях (Осипова, Сербенюк,

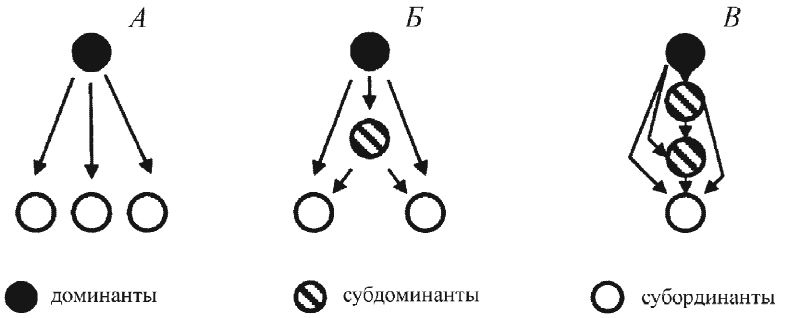


Рис. 3.1.3.10. Разные варианты (*А-В*) организации иерархических отношений среди самцов в вольерных группировках красной полевки, *Clethrionomys rutilus*. Стрелки указывают направленность агрессивных актов (по: Осипова, Сербенюк, 1992, с изменениями).

1992). Иерархическая структура обладает определенной пластичностью, выражающейся в наличии или отсутствии двух самцов-субдоминантов. К сожалению, авторы не поясняют биологический смысл этих различий.

Формирование двух вариантов группировок, различающихся по уровню агрессивных взаимодействий, может быть связано с сезонными изменениями в поведении красной полевки. Группы с высоким уровнем агрессии (вариант I) находились под наблюдением в апреле-июле, т.е. в период активного размножения особей в популяциях этого вида (Fuller, 1969; Куприянова, Наумов, 1986). Все группы с низким уровнем агрессии (вариант II) были сформированы ранней весной (март-апрель) либо в конце лета — начале осени (август-сентябрь). Тем не менее, во всех группах зверьки были репродуктивно активными, самки успешно размножались и приносили потомство даже в конце сентября. Таким образом, различия в формировании социальных отношений не связаны с влиянием сезонных условий (Осипова, Сербенюк, 1992).

Судя по наблюдениям в вольерах, самцы красной полевки не принимают участия в воспитании потомства, поскольку избегают заходить в гнездовые домики, где находятся кормящие самки с детенышами (О.В. Осипова, личное сообщение).

В зимний период в популяциях красной полевки образуются агрегации разнополых особей (Sealander, 1966; West, 1977). Тенденция агрегирования начинает проявляться в конце ноября и достигает максимума в феврале (рис. 3.1.3.11). В зимний период зарегистрировано подавляющее большинство случаев (76.5%), когда две особи одновременно попадали в ловушку. Среди них пары самок составляли 38.5%, пары самцов — 15.4%, в остальных случаях — разнополые зверьки. Тенденция агрегированности совпадает со

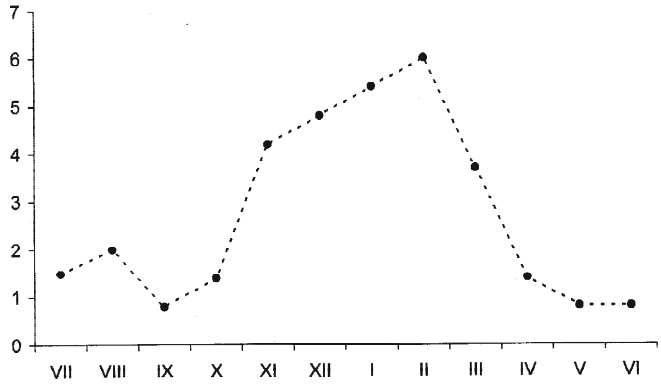


Рис. 3.1.3.11. Величины индекса агрегированности (вертикальная шкала), вычисленные по результатам повторных отловов красной полевки, *Clethrionomys rutilus*, на площадке мечения размером 1 га с июля 1972 г. по июнь 1973 г. Горизонтальная шкала — месяцы (по: West, 1977).

снижением агрессивности во взаимодействиях особей одного пола. В зимний период популяция состоит из небольшого числа взрослых неразмножающихся особей и молодых зверьков, относящихся преимущественно к последней генерации, появившейся в течение прошедшего сезона размножения. Эти молодые особи достигают половой зрелости только с наступлением весны. Причины образования зимовочных агрегаций красной полевки до конца не ясны, хотя высказано предположение, что, группируясь, зверьки компенсируют дополнительные потери энергии в зимний сезон (West, 1977).

Полевка Гаппера, *Clethrionomys gapperi*, населяет леса в северных и центральных регионах Северной Америки. В суровых условиях Арктики первые выводки у этого вида появляются только в конце мая — начале июня, последние — в конце августа или начале сентября. Продолжительность беременности составляет 21 день, среднее число детенышей в выводке — 6.0. Некоторые самки приносят до четырех выводков за сезон размножения. Детеныши покидают материнское гнездо по окончании периода молочного вскармливания (в возрасте 16–17 дней); в других случаях самка оставляет их в старом гнезде и находит себе новое убежище. Осенью популяция состоит преимущественно из неполовозрелых сеголеток, а участвовавшие в размножении самки зимой составляют не более 7% от их общего числа (Stebbins, 1976; Mihok, 1979; Clulow et al., 1982). К наиболее критическим факторам, от которых зависит благополучное выживание популяций полевки Гаппера, следует отнести осенние заморозки, суровые зимние холода и весеннее таяние снега (Merritt, 1985).

Исследование пространственно-этологической структуры поселений полевки Гаппера, проведенное в 1976-1978 гг. в Канаде на площадке мечения размером 18 га (Mihok, 1979), показало, что в весенне-летний сезон (с мая по сентябрь) прямые агрессивные взаимодействия между взрослыми особями относительно редки (судя по доле зверьков со следами ран, которая не превышает 1%). Распределение участков обитания взрослых самцов и самок в сезон размножения отражено на рис. 3.1.3.12. В репродуктивный период взрослые самки занимают обособленные или слабо перекрывающиеся участки обитания. Хотя на рис. 3.1.3.12, *А* показано частичное перекрывание нескольких участков, фактически в каждый момент времени они были практически обособленными. Напротив, участки обитания взрослых самцов значительно перекрываются и образуют агрегации, в состав которых входит до шести особей этого пола. Участок каждого самца перекрывает участки нескольких взрослых самок. Однако такие агрегации, как показывают данные повторных отловов, не отличаются высокой стабильностью и существуют относительно короткий период времени. Результаты повторных отловов также позволяют предположить, что для полевки Гаппера характерны промискуитет и отсутствие устойчивых парных связей. Во всяком случае, ни один из взрослых самцов не находился на площадке мечения постоянно рядом с какой-нибудь одной взрослой самкой.

Молодые зверьки впервые попадали в ловушки в возрасте около 30 дней. Их пространственное распределение указывает на отсутствие заметной связи с участками взрослых самок. Следовательно, тесные взаимоотношения между самкой и ее потомством ограничиваются исключительно периодом молочного вскармливания.

В зимний период площадь индивидуальных участков (*minimum convex polygon*) самцов и самок составляет 0.15 и 0.10 га, соответственно (Iverson, Turner, 1972b).

В полевых условиях проведены эксперименты с целью изучения возможного влияния агрессивных взаимодействий, инициированных взрослыми особями, на поведение молодняка (Watts, 1970a). В ходе этих экспериментов на четырех площадках мечения (размером около 4 га каждая) провели предварительные отловы для выявления оседлого населения. Затем

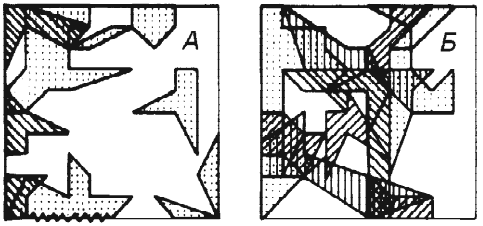


Рис. 3.1.3.12. Распределение участков обитания (*minimum area home range*) взрослых самок (*А*) и самцов (*Б*) полевки Гаппера, *Clethrionomys gapperi*, в репродуктивный период на площадке размером 425×425 м в июле-августе 1977 г. (по: Mihok, 1979).

на одной половине каждой площадки выловили всех взрослых самцов, а вторую половину использовали в качестве контроля. После изъятия взрослых самцов на трех площадках значительно увеличилась численность сеголеток, а их появление на освобожденной территории произошло на три недели раньше, чем на контрольных участках. Результаты экспериментов свидетельствуют, что присутствие взрослых самцов оказывает заметное влияние на поведение молодых особей. В частности, доминирующие самцы могут ограничивать их доступ к ловушкам.

Поведение полевки Гаппера изучали также в лабораторных условиях при парном ссаживании на "нейтральной территории" (Mihok, 1976). Тесты показали, что в разнополых диадах доминировали размножающиеся самки, при этом взаимодействия между партнерами проявлялись в миролюбивой форме. По другим данным, в аналогичной экспериментальной ситуации доминировали самцы, проявлявшие агрессию по отношению к самкам, если они относились к категории особей, не принимавших участия в размножении (Johst, 1967, цит. по Mihok, 1976). При ссаживании особей одного пола выявлена значительная доля элементов агрессивного поведения, а также избегание контактов с партнером (рис. 3.1.3.13).

Среди самок доминировали особи, относящиеся к старшей возрастной категории либо находившиеся на более поздних стадиях беременности. Повышенная агрессивность беременных самок вполне согласуется с проявлениями территориального поведения, как и у других видов рода *Clethrionomys*.

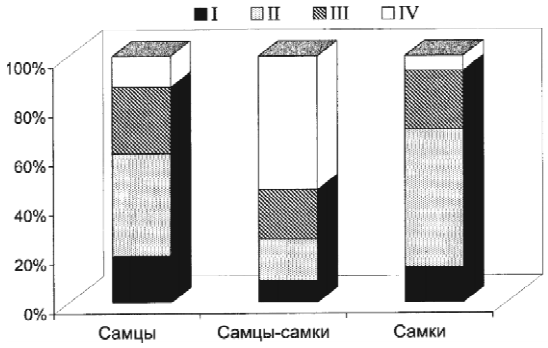


Рис. 3.1.3.13. Соотношение различных форм взаимодействий в однополых и разнополых диадах у полевки Гаппера, *Clethrionomys gapperi*, в тестах парного ссаживания. на "нейтральной территории". Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные агонистические, IV — миролюбивые (по: Mihok, 1976).

У самцов четкой зависимости между характером взаимодействий, с одной стороны, и массой тела, возрастом и репродуктивным статусом, с другой стороны, не выявлено. Тем не менее, результаты проведенных экспериментов не противоречат возможности су-

ществования иерархии доминирования среди особей этого пола в естественных условиях (Mihok, 1976).

Наблюдения за восемью парами в условиях неволи показали, что в четырех из них самцы и самки устраивали отдельные гнезда, если их помещали в одну клетку размером 1.3×1.3 м (McGuire, 1997). В тех парах, где самцы занимали общее гнездо с самками, они не проявляли никакой заботы о потомстве, хотя пассивное присутствие самца в гнезде способствовало согреванию детенышей. Такое поведение самцов типично для многих видов грызунов со слабыми парными связями.

Красно-серая полевка, *Clethrionomys rufocanus*, широко распространена в лесной полосе от Скандинавского полуострова до Дальнего Востока. Размножение в популяциях этого вида происходит, преимущественно, с апреля по ноябрь. Некоторые особи из первых (весенних) выводков становятся половозрелыми в текущий сезон размножения, а молодняк из последних выводков приступает к размножению после зимовки. Самки могут приносить потомство в возрасте 40 дней.

Детальное исследование пространственно-этологической структуры поселений красно-серой полевки проведено в 1967–1970 гг. в Финляндии (Viitala, 1977) с использованием методики повторных отловов на площадке мечения размером 2.4 га в летне-осенний период (с июня по сентябрь). Исследование показало, что взрослые самки демонстрируют высокую степень оседлости: их гнездовые участки смещались не более чем на 20–30 м за один сезон наблюдений. При этом они могли совершать кратковременные выходы за пределы участков обитания на расстояние более 100 м. Распределение участков обитания взрослых самок на площадке мечения показано на рис. 3.1.3.14.

Характер использования пространства у взрослых самцов в период размножения позволил разделить их на две категории — доминанты и субординанты. Расположение индивидуальных участков доминантов не менялось на протяжении всего сезона размножения; они занимали обширные участки обитания, между которыми располагались меньшие по размеру индивидуальные участки самцов-субординантов. Степень оседлости последних была низкой, и некоторые особи, относящиеся к этой категории, перемещались с одной части площадки на другую либо вообще исчезали с площадки. При низкой плотности населения все самцы становились оседлыми и занимали обширные участки обитания. Следовательно, существование двух категорий самцов в популяциях этого вида является производной от плотности населения. Оценка площади участков обитания (без учета половых различий) показала, что при низкой плотности населения каждая особь занимает втрое больший участок (в среднем 900 м^2), чем при высокой плотности (в среднем 300 м^2). Площадь участков обитания доминирующих самцов в среднем составляла 1170 м^2 (рис. 3.1.3.15).

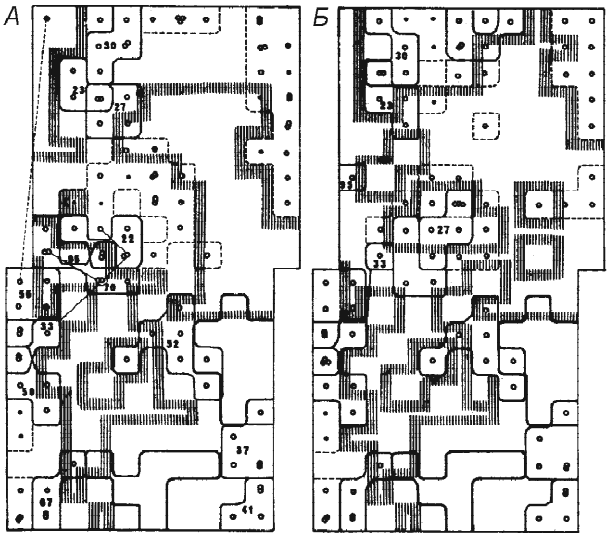


Рис. 3.1.3.14. Участки обитания взрослых самок красно-серой полевки, *Clethrionomys rufocanus*, на площадке мечения размером 2.4.га в июле (*А*) и августе (*Б*) 1969 г. Цифрами указаны номера оседлых зверьков. Штриховкой выделены области, заселенные темной полевкой, *Microtus agrestis* (по: Viitala, 1977).

Молодые особи в течение сезона размножения держались группами на участках своих матерей, при этом отмечены переходы некоторых зверьков из одной группы в другую, так что не все члены подобных группировок состояли в кровном родстве. Высокая подвижность и активность самцов-доминантов оказывала угнетающее воздействие на поведение молодых самцов, вследствие чего у последних существенно задерживалось наступление половой зрелости (Kalela, 1971). Молодые зверьки из последней генерации оставались неполовозрелыми до осени, когда происходило их окончательное расселение (в конце сентября), при этом они отселялись на несколько десятков метров от материнского участка.

Осенью, по завершении расселения молодняка, степень пространственного обособления участков обитания взрослых самок и молодых неполовозрелых зверьков была очень высокой, так что правомерно говорить о существовании территориальных отношений между особями-соседями вне зависимости от их возраста. Наряду с территориальностью обнаружена определенная степень агрегированности, благодаря которой выделялись группировки особей, пространственно изолированные от других подобных образований. Одна из таких агрегаций, образовавшихся на площадке мечения осенью 1968 г., состояла из семи самок и шести самцов.

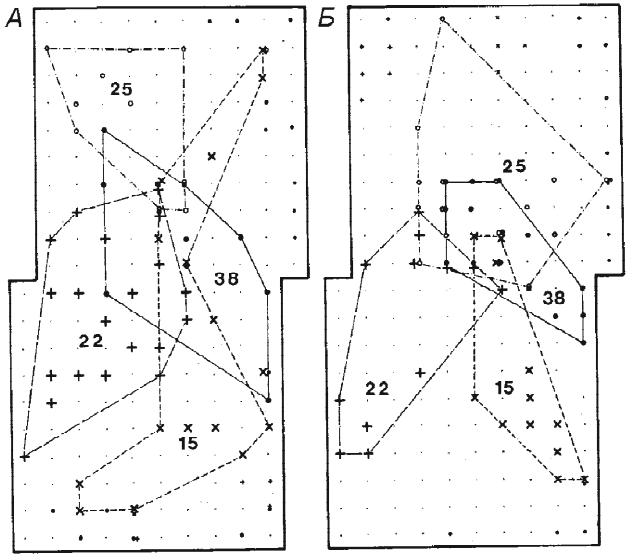


Рис. 3.1.3.15. Участки обитания четырех доминирующих самцов красно-серой полевки, *Clethrionomys rufocanus*, на площадке мечения размером 2.4.га в июле (*А*) и августе (*Б*) 1969 г. Цифры обозначают номера зверьков (по: Viitala, 1977).

Зимовочные группировки красно-серой полевки служат основой образования размножающихся колоний (летних агрегаций), которые характерны для этого вида в сезон размножения (Kalela, 1957). Первые отличаются от вторых по двум признакам: а) неполовозрелые молодые зверьки и прекратившиеся размножаться взрослые особи обладают одинаковым социальным статусом; б) половые различия в системе использования пространства отсутствуют — и самцы, и самки занимают в одинаковой степени обособленные участки обитания приблизительно равной площади.

Когда зимовочная группировка превращается в размножающуюся колонию (летнюю агрегацию), основные изменения в системе использования пространства заметны только у самцов, чьи индивидуальные участки многократно увеличиваются в размерах (Kalela, 1957). В этот период они становятся агрессивными по отношению к другим особям своего пола. Весной 1969 г. большинство самцов из первых выводков достигли половой зрелости. В июле 1969 г. на площадке обитали 23 самца (в том числе 4 перезимовавших), из них 8 были доминантами, а 15 — субординантами.

Участки четырех доминирующих самцов, составляющих основу размножающейся группировки (летней агрегации), перекрывались в центре площадки мечения (рис. 3.1.3.15), где располагался и центр этой летней

агрегации. Расположение участков самцов-доминантов оставалось неизменным до осени. Границы летней агрегации можно было определить по периферии участков самцов, где они не перерываются.

Для оценки взаимоотношений оседлых зверьков автор (Viitala, 1977) использовал специальные ловушки с двумя входами и центральной камерой, разделенной сетчатой перегородкой на две половины. Такие ловушки позволяли отлавливать одновременно двух зверьков и наблюдать за их взаимодействиями через перегородку. Отловы показали, что контакты самцов были исключительно агрессивными. Самки, напротив, относились к особям своего пола более терпимо. Агрессивные взаимодействия самцов вполне вписываются в иерархическую систему их взаимоотношений. Осталось, однако, неясным, препятствуют ли самцы-доминанты спариванию самцов-субординантов с самками. Отмечено, что в период размножения рецептивную самку могут преследовать одновременно два или три самца, однако не было возможности их идентифицировать.

Еще одно обстоятельное исследование проведено в 1983-1984 гг. на острове Хоккайдо в Японии, где пространственно-этологическую структуру поселений красно-серой полевки изучали на площадке мечения размером 1.2 га, расположенной в лесополосе (Kawata, 1985, 1988; Ishibashi et al., 1998a,b). В этом исследовании также использован традиционный метод повторных отловов.

Исследование показало, что взрослые самки занимали обособленные участки обитания, тогда как участки самцов значительно перекрывались между собой и с участками самок (рис. 3.1.3.16). Вместе с тем, на периферии площадки были обнаружены перекрывающиеся участки нескольких самок. Участки некоторых половозрелых самок, родившихся ранней весной, также перекрывались между собой и с участками обитания перезимовавших самок. Максимальное расстояние между точками поимок самцов в среднем было вдвое большим, чем у самок: 38.6 м и 18.6 м, соответственно (Kawata, 1985).

Аналогичная пространственная структура обнаруживается в поселениях красно-серой полевки в конце сезона размножения (Ishibasi et al., 1998a). Охраняемые территории самок занимали площадь 200–600 м^2 (рис. 3.1.3.17). Площадь участков обитания самцов, перекрывающих территории нескольких самок, варьировала в пределах 400-1400 м^2 (Ota, 1984, цит. по Ishibasi et al., 1998a). Молодые самки, не обладающие собственной охраняемой территорией, не достигали половой зрелости. Если участок обитания самки перекрывался с участками других самок, она не принимала участия в размножении.

Молодые самцы демонстрировали тенденцию расселения из материнских семейных групп независимо от внешних условий, тогда как молодые самки предпочитали селиться вблизи материнского участка. Средняя дис-

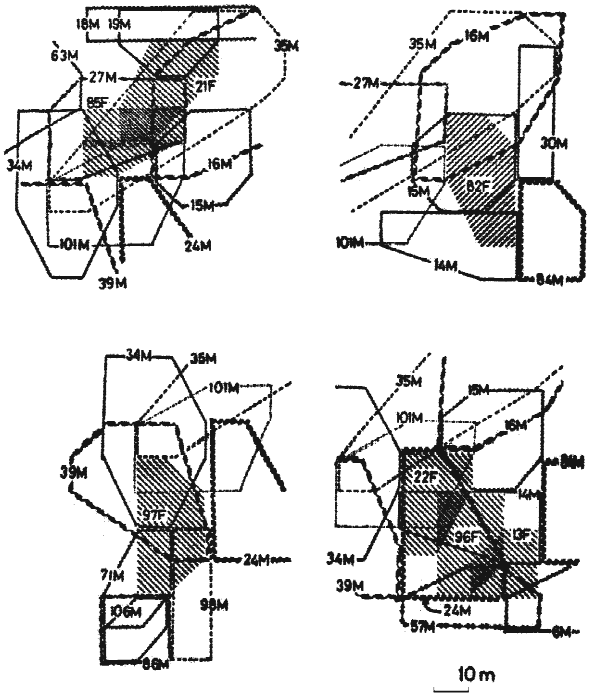


Рис. 3.1.3.16. Распределение участков обитания семи самок и двух-трех десятков самцов красно-серой полевки, *Clethrionomys rufocanus*, на площадке мечения размером 1.2 га в лесополосе о. Хоккайдо (Япония) весной и в начале лета (май-июнь) 1983 г. F — участки самок, M — участки самцов, цифры указывают номера зверьков (по: Kawata, 1985).

танция расселения у молодых самцов составляла 64.9 м, а у молодых самок — лишь 35.3 м (Saitoh, 1995).

Пространственное распределение участков обитания взрослых разнополых особей позволяет предположить, что система спаривания у красно-серой полевки — промискуитет. Как показывают наблюдения, рецептивную самку могут преследовать и успешно с ней спариваться одновременно несколько самцов (Kalela, 1957; Viitala, 1977). В связи с этим вполне закономерен факт обнаружения в выводках красно-серой полевки множественного отцовства. Осенью 1992 г. на площадке мечения размером около 3 га были зарегистрированы 18 оседлых самок и 12 оседлых самцов. Самки в общей сложности принесли 32 выводка, и в двух из них были обнаружены детеныши от двух самцов (Ishibasi et al., 1998b).

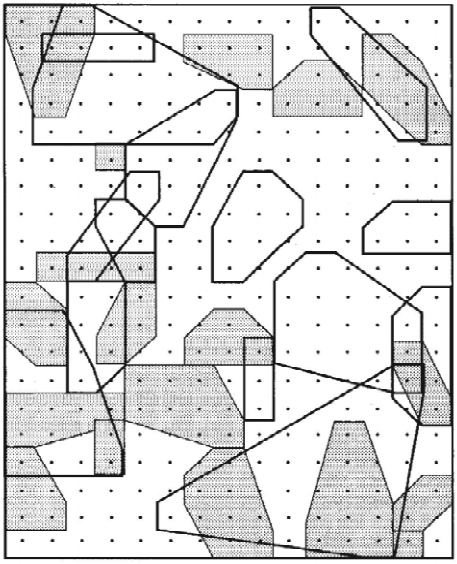


Рис. 3.1.3.17. Распределение участков обитания самцов и самок красно-серой полевки, *Clethrionomys rufocanus*, на площадке размером 3 га осенью (октябрь) 1992 г. Жирные линии — границы участков самцов, затененные области — участки самок. Точками отмечено размещение ловушек с интервалом 10 м (по: Ishibashi et al., 1998a).

В течение зимы, когда размножение прекращается, формируются агрегации, в которых зверьки совместно используют общие убежища и норы (Kalela, 1957; Ylönen, Viitala, 1987; Saitoh, 1989, цит. по Ishibashi et al., 1998a). В состав большей части зимовочных агрегаций входят зверьки, участки которых взаимно перекрывались в конце сезона размножения. Поскольку осенью у молодых зверьков отчетливо выражена филопатрия, зимовочные агрегации состоят преимущественно из самок с подросшими детенышами либо из сибсов. В составе некоторых агрегаций обнаруживаются взрослые самцы, а также неродственные особи. Молодые зверьки, выселяющиеся осенью из семейных групп и живущие обособленно, в период зимовки также образуют агрегации, состоящие из неродственных особей (Ishibasi et al., 1998b).

В качестве примера распределения особей в зимний период показано взаимное расположение их участков обитания одной из площадок мечения (рис. 3.1.3.18), где отлов проводили осенью и зимой 1992–1993 гг.

С началом весеннего сезона размножения зимовочные агрегации распадаются, но участки самок, находящихся в кровном родстве, благодаря отчетливо выраженной постнатальной филопатрии, образуют достаточно обособленные кластеры.

Наблюдения за искусственными группировками (по 2 самки и 4 самца в каждой) в вольерах площадью 100 и 120 м^2 с деревянными гнездовыми домиками свидетельствуют о существовании иерархии доминирования среди самцов (Осипова, 2001, 2003). Взаимоотношения между самцами в вольерных группировках красно-серой полевки аналогичны тем, что описаны выше для рыжей и красной полевок.

Наблюдения за группировками красно-серой полевки в вольерах площадью 0.7 га (Kawata, 1988) показали, что репродуктивный успех самцов в значительной мере зависит от массы тела: наиболее крупные и, по-видимому, доминирующие самцы спаривались с самками чаще, чем относительно мелкие. Самцы, чьи участки обитания перекрывали участки трех и большего числа самок (но не более 8), успешно спаривались со всеми самками. Более того, эти самцы прогоняли других самцов и, тем самым, монополизировали самок, находящихся в эструсе. Самцы, чьи участки обитания перекрывали участки восьми самок, не спаривались ни с одной из них. Самки могли спариваться с несколькими самцами, если таковые находились на их участках в период эструса. В результате беспорядочного спаривания рождались выводки от нескольких (обычно двух) самцов. Множественное отцовство имеет место в том случае, если доминирующий самец не в состоянии прогнать других самцов с участка рецептивной самки, либо в случае, если пришлые самцы спариваются с самкой в отсутствие доминирующего самца (Kawata, 1988).

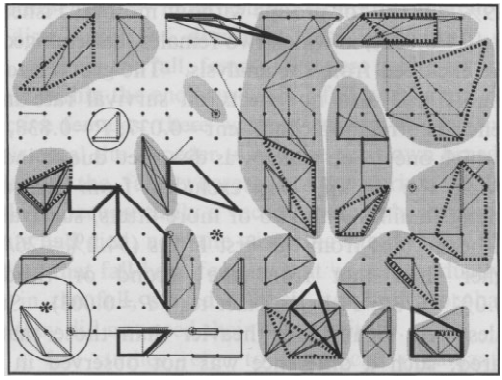


Рис. 3.1.3.18. Распределение участков обитания взрослых и молодых особей красно-серой полевки, *Clethrionomys rufocanus*, на площадке мечения размером 3 га зимой 1993 г. Сплошные жирные линии — участки взрослых самцов, жирные пунктирные линии — участки взрослых самок, тонкие сплошные и пунктирные линии — участки молодых самцов и самок. Затененными областями выделены группы родственных зверьков. Точками показано размещение ловушек с интервалом 10 м (по: Ishibashi et al., 1998б).

Помимо полевок рода *Clethrionomys*, в составе подсемейства Microtinae обнаруживаются и другие виды, для которых характерно образование летних агрегаций разнополых особей и тенденция усиления агрегированности с окончанием сезона размножения. Среди них можно отметить пенсильванскую полевку, *Microtus pennsylvanicus*, вересковую полевку, *Phenacomys ungava*, сибирского лемминга, *Lemmus sibiricus*, и лемминга Виноградова, *Dicrostonyx vinogradovi*.

Пенсильванская полевка, *M. pennsylvanicus*, широко распространена на территории США и Канады и заселяет относительно влажные луговые и заболоченные биотопы, тяготеющие к понижениям рельефа.

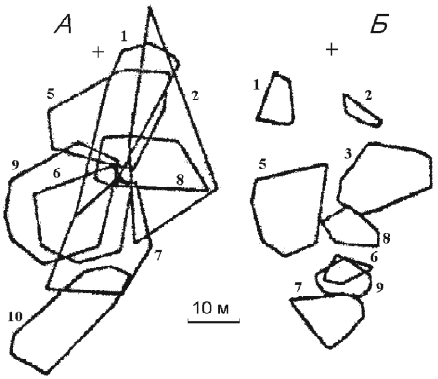


Рис. 3.1.3.19. Конфигурация и расположение суточных участков обитания взрослых самцов (*А*) и самок (*Б*) пенсильванской полевки, *Microtus pennsylvanicus*, установленные методом радиотелеметрии в августе 1975 г. (Вирджиния, США). Участки самцов и самок изображены отдельно; интегрированную картину можно получить путем совмещения крестиков на схеме. Цифрами обозначены номера меченых зверьков (по: Madison, 1980a).

Взрослые особи этого вида занимают индивидуальные участки обитания, при этом участки самок располагаются, как правило, обособленно один от другого, а участки самцов в репродуктивный период в той или иной степени перекрываются. Участки обитания самцов в сезон размножения по своей площади в 2–3 раза превышают участки обитания самок. С окончанием сезона размножения площадь участков обитания самцов сокращается, и половые различия в их размерах, характерные для весенне-летнего периода, нивелируются (Getz, 1961, 1962; Madison, 1979, 1980b). Охрана территории у самцов пенсильванской полевки отсутствует (Ambrose, 1973).

Об основных чертах пространственной структуры поселений пенсильванской полевки в репродуктивный период можно судить по распределению участков обитания, показанному на рис. 3.1.3.19. Эти данные получены с помощью радиотелеметрии при слежении за 16 взрослыми самцами и 15 самками, обитавшими на старой залежи площадью 900 м^2 (Madison, 1980a).

Площадь суточных участков обитания самцов составляла в среднем 192.3±109.7 м^2, а у самок — 68.6±39.4 м^2. Конфигурация и расположение участков обитания самцов периодически менялись (см. рис. 1.9, стр. 20). О половых различиях в степени перекрывания участков обитания можно судить по следующим показателям: у самцов локусы регистраций не совпадали с соответствующими локусами других особей того же пола в 43% случаев, тогда как у самок этот показатель равен 94%. Участок каждого самца перекрывал участки обитания 2-3 самок (в среднем 2.14±0.82). Размножающиеся самки занимали, как правило, обособленные гнездовые участки.

Аналогичные данные получены в другом исследовании (Ostfeld et al., 1988), авторы которого с помощью радиотелеметрии оценивали не только размеры (*minimum convex polygon*), но и степень перекрывания участков

обитания самцов и самок в репродуктивный период. Вычисленные ими средние показатели площади участков составили для самцов 824±99 м^2 (n=15), для самок — 373±55 м^2 (n=13); коэффициенты перекрывания участков обитания у самцов — 0.71±0.08, у самок — 0.08±0.03. Таким образом, участки обитания самцов, площадь которых превышала размеры участков самок более чем в 2 раза, перекрывались в значительной степени, тогда как самки занимали небольшие и практически обособленные гнездовые участки. Наблюдения в природе свидетельствуют, что у самок имеются признаки территориального поведения (Getz, 1961, 1962).

Исследование сезонных вариаций размеров участков обитания взрослых особей с помощью радиотелеметрии, проведенное в августе-ноябре 1977 г. и январе-марте 1978 г. (Webster, Brooks, 1981), показало, что суточный участок взрослого самца в сезон размножения (август-ноябрь) занимает площадь в среднем 102±12 м^2 (n=17), а у взрослой размножающейся самки — 57±6 м^2 (n=15). В январе-марте взрослые особи занимали существенно меньшие участки обитания, и их площадь у самцов составляла в среднем 17±4 м^2 (n=10), а у самок — 28±3 м^2 (n=13). Доля перекрывания участков обитания самцов в сезон размножения составляла в среднем 9±3% (n=7), у самок — 2±1% (n=4). По окончании сезона размножения степень перекрывания участков обитания самок многократно возросла и достигла 62±9% (n=5). Для самцов соответствующие данные отсутствуют (Webster, Brooks, 1981).

Как показывают исследования, взаимодействия между взрослыми особями происходят, преимущественно, в агрессивной форме (Getz, 1962, 1972; Turner, Iverson, 1973). Доля травмированных в схватках самцов составляет 82%, а среди самок этот показатель равен 57% (Rose, 1979). Максимальное число травмированных особей приходится на период размножения. В нерепродуктивный период агрессивность существенно снижается.

Существование отчетливо выраженной сезонной динамики агрессивных взаимодействий, связанной с сезонностью размножения в популяциях пенсильванской полевки, подтверждено в экспериментах с парным ссаживанием особей, которых регулярно отлавливали на площадке мечения размером около 20 га (Turner, Iverson, 1973). Эксперименты показали, что взрослые перезимовавшие особи отличались наибольшей агрессивностью и занимали самые крупные участки обитания. Оседлые зверьки, в свою очередь, были агрессивнее мигрантов. При парном ссаживании на “нейтральной территории” выявлены доминирующие особи (с высоким рейтингом побед в схватках) и субординанты (потерпевшие поражение). Самцы-доминанты отличались от субординантов большей массой тела. Взаимодействия между особями-соседями характеризовались повышенной толерантностью. Интересен факт, что существенной зависимости между уров-

нем агрессивности и плотностью популяции у пенсильванской полевки не обнаружено (Turner, Iverson, 1973).

Визуальные наблюдения в естественных поселениях, проведенные в сезон размножения, свидетельствуют о существовании линейной иерархии доминирования, основанной на агрессивных взаимодействиях, причем как среди самцов, так и среди самок (Ambrose, 1973). Агрессивные конфликты между самцами отмечаются только в период спариваний, при этом одни самцы прогоняют других, оказавшихся в непосредственной близости от самки в эструсе (Webster, 1979; Madison, 1980b). Зарегистрирован случай, когда на участке одной из самок одновременно находилось пять самцов, и четыре из них пытались спариваться с ней. Наиболее крупный самец активно патрулировал участок самки в течение нескольких часов и прогонял других самцов-конкурентов (Webster, Brooks, 1981).

Как показывают исследования, система спаривания у пенсильванской полевки — промискуитет. Высокая подвижность самцов, группирующихся около рецептивных самок, вполне соответствует их стратегии поведения, направленной на обеспечение максимально возможного успеха в размножении. Самцы проявляют все признаки активной конкуренции за самок, и наиболее успешными среди них, т.е. доминантами, оказываются особи с большей массой тела. Подчиненные самцы, обнаружившие самку в эструсе на участке другого самца, также предпринимают попытки спаривания с ней в короткие периоды отсутствия более сильного конкурента. Как показывают экспериментальные исследования (Spritzer et al., 2006), больше потомства оставляют не те самцы, которые занимают доминирующее положение, а те, которые, по тем или иным причинам, чаще контактируют с самками. Таким образом, положительной связи между доминирующим статусом и репродуктивным успехом у самцов этого вида не существует. Установлено также, что в выборе полового партнера определенную роль играет предпочтение самки, при этом вес самца не имеет большого значения. Результатом промискуитетной системы спаривания является множественное отцовство (Berteaux et al., 1999).

В связи с промискуитетом постоянные пары у пенсильванской полевки не образуются. За многие часы наблюдений зафиксирован единственный случай, когда самец находился рядом с самкой относительно продолжительное время — в течение двух часов (Madison, 1980a). Самцы не принимают никакого участия в заботе о потомстве, поэтому самки выкармливают детенышей в одиночестве. Кормящая самка часто оставляет детенышей одних и может находиться вне гнезда в общей сложности до 10 часов в сутки. Продолжительность молочного вскармливания составляет 10–14 дней (Lee, Hovarth, 1969), после чего молодые зверьки покидают материнскую нору. Самцы-сеголетки обычно расселяются на значительное расстояние от материнского участка, тогда как для молодых самок характерна филопат-

рия, и они нередко селятся поблизости от гнездовой норы своей матери. В результате образуются разреженные агрегации родственных особей, объединяющие самку и часть ее потомства. Взрослые самцы, по-видимому, не входят в состав этих агрегаций, хотя их участки обитания зимой могут перекрываться с участками обитания самок. В тех случаях, когда отмечается зимнее размножение, подобные агрегации распадаются из-за высокой частоты агрессивных взаимодействий (Rose, 1979).

Таким образом, в поселениях пенсильванской полевки прослеживается сезонная цикличность в системе использования пространства и социальных отношениях. В репродуктивный период взрослые особи занимают более крупные участки обитания, которые у самок перекрываются в очень малой степени и, по-видимому, охраняются, о чем свидетельствует довольно высокая частота конфликтных взаимодействий и относительно большое число травмированных самок в сезон размножения. У самцов, конкурирующих за самок, участки обитания в сезон размножения перекрываются в значительной степени (более чем наполовину), в результате чего образуются агрегации, в которых самцы регулярно вступают в агрессивные взаимодействия. В этот период у них, судя по косвенным данным, складываются отношения доминирования-подчинения, при этом доминирующие самцы, отличающиеся крупными размерами тела, получают определенные преимущества в спаривании с самками. С окончанием репродуктивного периода участки взрослых особей сокращаются в размерах, временные агрегации самцов распадаются, и уровень агрессивных взаимодействий резко падает. Это сопровождается увеличением степени перекрывания участков обитания взрослых особей одного пола, так что в зимний период, возможно, образуются зимовочные агрегации, объединяющие особей-соседей с перекрывающимися участками обитания. С началом весеннего размножения число агрессивных контактов вновь возрастает, и годичный цикл, связанный с изменением характера использования пространства и внутрипопуляционных отношений, повторяется.

Вересковая полевка, или фенакомис, *Phenacomys ungava*, широко распространена на североамериканском континенте от бассейна р. Маккензи до полуострова Лабрадор и на юг до границы между США и Канадой. Размножение этого вида начинается в конце мая — начале июня и заканчивается в сентябре. Беременность длится 19–24 дня. Самки за сезон размножения приносят 2–3 выводка, от 2 до 8 детенышей в каждом (в среднем 4.8). Самки-сеголетки становятся половозрелыми в возрасте 4–6 недель, но молодые самцы приступают к размножению только после зимовки (Foster, 1961).

Основная черта поведения взрослых особей — взаимное избегание контактов, хотя в неволе в зимний период отмечено совместное обитание нескольких особей в одном гнезде, при этом зверьки не проявляли никакого

антагонизма по отношению друг к другу. Этот факт указывает на возможное существование зимовочных агрегаций. С началом размножения кормящие самки становятся агрессивными и изгоняют из гнезда любую особь своего вида. У самцов в сезон размножения отмечаются агрессивные схватки, и на их теле нередко обнаруживаются следы покусов. Мечение взрослых особей в природных популяциях показало, что частота повторных отловов оседлых особей очень невелика. Удалось лишь установить, что максимальное расстояние между точками повторных поимок у взрослых самцов составляет более 600 м (Foster, 1961). Других сведений о пространственно-этологической структуре поселений этого вида в доступных литературных источниках не обнаружено.

Сибирский лемминг, *Lemmus sibiricus*, распространен в тундровой и лесотундровой зонах от Белого моря до Чукотки, Камчатки и Канады. Размножение этого вида в условиях Арктики происходит круглый год (Ануфриев, 2004), и самки отличаются высокой плодовитостью: в лабораторных условиях при содержании в парах они приносят до девяти выводков в течение полугода (Покровский, Макаранец, 1980). Особое значение для активации размножения сибирского лемминга, как и ряда других арктических грызунов, имеет содержание в некоторых растениях Арктики особого вещества — 6-метоксибензоксазолинона (Sanders et al., 1981; Negus, Berger, 1998). Продолжительность беременности составляет 19-20 дней. Средняя величина выводка — 4.6–4.8 (Покровский, Макаранец, 1980; Кузнецова и др., 1993). В зимний период число детенышей в выводке уменьшается в среднем до 2.9 (Чернявский, 1975). Наиболее раннее половое созревание самок отмечено в возрасте двух недель, на чаще всего сеголетки приступают к размножению в возрасте трех-четырех недель (Negus, Berger, 1998). Расселение молодняка происходит почти сразу по окончании периода молочного вскармливания. Высокой плодовитостью этого вида и интенсивным подснежным размножением объясняются периодические вспышки численности и массовые миграции с периодом 4 года (Кошкина, 1970; Чернявский, Ткачев, 1980; Чернявский, 1984, 1986). Амплитуда колебаний между фазами пика и депрессии численности составляет 600 крат.

Сибирский лемминг — полигам (Орлов, 1976). В период размножения самцы активно перемещаются в поисках рецептивных самок, и взаимодействия между ними отличаются высокой агрессивностью, о чем можно судить по следам укусов, остающихся на теле зверьков. При ссаживании нескольких разновозрастных самцов в условиях ограниченного пространства (в клетке площадью 0.8 м^2) драки между ними были редкими и скоротечными. На фазе пика численности зверьки становились очень нервными, и схватки между ними происходили постоянно (Орлов, 1976). В конце лета агрессивные контакты отмечаются редко (Бернштейн, Денисенко, 1990).

По данным радиоактивного мечения, площадь суточных участков обитания взрослых самцов сибирского лемминга составляет 0.8-0.9 га, а у взрослых самок — 0.13 га (Карулин и др., 1982). По другим данным, площадь суточных участков обитания взрослых особей варьирует от 0.08 до 0.44 га, а их суммарные размеры за летний сезон могут достигать 3 га (Миронов и др., 2003). На северо-западе Канады (Rodgers, Lewis, 1986) самцы занимали гораздо более крупные участки обитания площадью в среднем 4.23 га (n=6), а самки — 2.11 га (n=12).

Участки обитания особей-соседей значительно перекрываются. Подросшие сеголетки держатся обособленно и занимают свободные норы (Бернштейн, Денисенко, 1990). Основу пространственной структуры поселений составляют индивидуальные участки размножающихся самок, территориальная обособленность которых достигается, вероятно, за счет агрессивного поведения. В период массовых миграций территориальное поведение ослабевает, но агрессивные контакты между особями не прекращаются (Бубличенко, 2003).

Исследование, проведенное в 1991 г. на острове Врангеля с использованием методики повторных отловов (Травина, 1999), показало, что в пределах площадки мечения размером 2 га в середине лета обитали пять оседлых особей — 3 кормящие самки и 2 самца. Самки занимали постоянные и относительно небольшие участки обитания площадью от 236 до 394 м^2, тогда как самцы были очень подвижны и длительное время находились за пределами площадки мечения, так что определить конфигурацию и размеры их участков обитания не удалось. Участки взрослых самок располагались обособленно, на значительном расстоянии один от другого. Выводки, появившиеся в середине июля, сразу распались. Из 12 детенышей, помеченных в июле, только два оставались на площадке мечения длительное время. Взрослые самки исчезли с площадки с появлением основной массы молодняка из первых летних выводков. В конце лета все население площадки состояло из сеголеток, и 6 из них стали ее постоянными обитателями. Молодые зверьки и одна из взрослых самок, вернувшаяся на площадку в августе, образовали группировку (агрегацию), в которой их участки обитания значительно перекрывались.

Эксперименты по парному ссаживанию взрослых разнополых особей на “нейтральной” территории в камере размером 50×50 см (Травина, 2001) показали, что во взаимодействиях самцов и самок отмечаются как миролюбивые контакты (назо-назальные, назо-анальные, подлезание под партнера, налезание и перелезание через него, скучивание), так и агонистические (фронтальные стойки, выпады, боксирование, атаки с укусами). Важно отметить, что доля агонистических взаимодействий между разнополыми партнерами была высока и варьировала от 30 до 95%, причем самки были инициаторами большего числа подобных контактов.

В другом исследовании с парным ссаживанием самцов на “нейтральной территории” установлена положительная корреляция между доминирующим положением, частотой инициированных агрессивных контактов и уровнем тестостерона в их крови (Huck et al., 1986). Результаты экспериментальных исследований свидетельствуют в пользу существования иерархии доминирования среди самцов, конкурирующих за самок в сезон размножения, что вполне согласуется с особенностями пространственно-этологической структуры популяций сибирского лемминга.

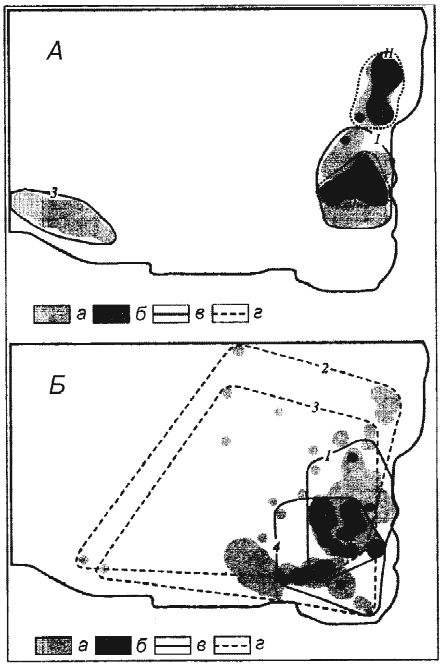


Рис. 3.1.3.20. Расположение участков обитания взрослых и молодых особей лемминга Виноградова, *Dicrostonyx vinogradovi*, на площадке размером 2 га в июле 1991 г. на о. Врангеля. *А* — взрослые самки и их выводки: *а* — места отлова одного зверька, *б* — места отлова двух зверьков и более, *в* — границы участков самок, *г* — участки, занимаемые выводками. *Б* — взрослые самцы: *а, б* — то же, что и на рис. *А*, *в* — неразмножающиеся особи, *г* — размножающиеся особи. *1-4* — номера зверьков; *I* и *II* — номера выводков (по: Травина, 1999, с изменениями).

Лемминг Виноградова, *Dicrostonyx vinogradovi*, распространен только на о-ве Врангеля. Пространственную структуру поселений этого вида изучали летом 1991 г. с использованием методики повторных отловов на площадке мечения размером 2 га, где среди взрослых особей постоянными обитателями были 4 самца и 4 самки (Травина, 1999). Расположение их участков обитания показано на рис. 3.1.3.20.

Взрослые кормящие самки занимали небольшие по площади (приблизительно 800 м^2) и обособленные участки обитания, расположенные на значительном удалении один от другого. Гораздо более крупные (около 8000 м^2) участки обитания размножающихся самцов в значительной степени перекрывались и налагались на участки самок. На периферии площадки мечения

регулярно попадали в ловушки еще 3 взрослые особи — самка со следами лактации и два размножающихся самца.

Распределение участков обитания взрослых особей дает основание полагать, что система спаривания у лемминга Виноградова — либо промискуитет, либо полигамия (полигиния).

Начало выхода летних выводков было приурочено к 18 июля. За 7 последующих дней помечено 14 сеголеток, из них 10 детенышей принадлежали к двум выводкам самок — *№ 1* и *№ 2* (погибшей в начале исследования). Расселение молодняка началось в первой декаде августа. К концу второй декады августа на площадке мечения оставались только два молодых зверька из выводка самки *№ 1*.

В первых числах августа увеличился поток мигрантов через территорию площадки, и большинство оседлых особей, за исключением самки *№ 1* и самца *№ 4*, также покинули ее пределы. Среди мигрантов преобладали сеголетки (53.3%).

Ссаживание взрослых особей, составлявших семейную пару, на "нейтральной" территории в камере площадью 50×50 см (Травина, 2001) показало, что во взаимодействиях половых партнеров отмечаются как миролюбивые контакты (назо-назальные, назо-анальные, подлезание под партнера, налезание и перелезание через него, следование, скучивание), так и агонистические (вертикальные фронтальные стойки, выпады, принудительные чистки). Важно отметить, что доля инициированных агонистических взаимодействий, в том числе агрессивных актов, была относительно высока и составляла около 30% у самца и приблизительно 45% у самки.

Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре поселений лемминга Виноградова не имеется.

Обсуждая особенности пространственно-этологической структуры поселений рассмотренных выше представителей подсемейства Microtinae, можно выделить следующие наиболее общие ее черты. В сезон размножения характерной особенностью является высокая степень индивидуализации участков обитания самок, на которые накладываются перекрывающиеся, значительно большие по площади и менее монополизированные участки обитания самцов. Благодаря значительному перекрыванию участков обитания самцов и самок образуются агрегации взрослых разнополых особей, относительно изолированные в пространстве от других подобных объединений. Взаимоотношения между взрослыми самками в агрегациях основаны на территориальном доминировании (либо взаимном избегании), а у самцов, конкурирующих за самок, формируется иерархия доминирования, которая, по-видимому, способствует повышению репродуктивного успеха особей, занимающих доминирующее положение. Устойчивые парные связи отсутствуют, и преобладающей стратегией размножения является промискуитет. Расселение молодняка происходит в

короткие сроки после его выхода из выводковых нор. С окончанием репродуктивного сезона происходит перераспределение особей, сопровождающееся образованием зимовочных агрегаций, в состав которых входят как родственные, так и неродственные особи; взаимоотношения между особями в таких агрегациях становятся относительно толерантными. В целом, сезонные изменения в системе использования пространства выражены относительно слабо (можно говорить лишь о некотором усилении тенденции агрегирования в осенне-зимний период), и образование агрегаций у взрослых и молодых особей происходит как в сезон размножения, так и по его окончании. У таких видов, как *M. pennsylvanicus* и *P. ungava*, тенденция агрегирования взрослых особей в репродуктивный период выражена слабо. Можно полагать, что пространственно-этологическая структура популяций этих видов представляет собой некий промежуточный вариант между типами I и II. Подробнее этот аспект будет рассмотрен в Главе 6.

3.2. Семейство беличьих, Sciuridae

Пространственно-этологическая структура с системой агрегаций индивидуальных участков обнаруживается у некоторых видов наземных беличьих (например, *Xerus inauris*) и целого ряда видов древесных беличьих, в том числе *Sciurus niger*, *S. carolinensis*, *S. aberti*, *Callosciurus erythraeus* и *Funambulus pennanti* (Flyger, 1955, 1960; Hoover, Yeager, 1953; Longley, 1963; Taylor, 1966; Pack et al., 1967; Herzig-Straschil, 1978, 1979; Prakash et al., 1968; Farentinos, 1972, 1974; Tamura et al., 1988; Koprowski, 1996).

Земляная белка *Xerus inauris* распространена на юге и юго-западе африканского континента. По образу жизни этот вид сходен с сусликами, но не залегает в спячку. Размножение в популяциях *X. inauris* происходит круглогодично, но каждая взрослая самка в течение года обычно приносит только один выводок. Пик появления молодняка приходится на зимние и весенние месяцы (июнь и сентябрь-октябрь). Число детенышей в выводках невелико — 1-3, в среднем 1.9. Соотношение полов среди новорожденных равно 1:1. Расселение молодняка происходит на втором году жизни (Herzig-Straschil, 1978, 1979; Waterman, 1996).

Пространственную структуру поселений и социальную организацию земляной белки изучали в 1973-1974 гг. в ЮАР (Herzig-Straschil, 1978) путем визуальных наблюдений за индивидуально мечеными зверьками. Исследование показало, что взрослые самцы занимают участки обитания площадью в среднем 3345 м^2, тогда как у взрослых самок размеры участков вдвое меньше — в среднем 1654 м^2.

В поселениях земляной белки выявлены агрегации, в которых насчитывается от 2 до 14 особей. Каждая агрегация занимает определенную

систему нор, в которой может быть до 100 выходов (в среднем 32, *n*=15). Норы, занимаемые соседними агрегациями, не сообщаются. В составе стабильных агрегаций насчитывается до четырех взрослых самок с неполовозрелым потомством. Наряду со стабильными, отмечены и нестабильные агрегации, в состав которых могут входить взрослые самцы, взрослые самки и полувзрослые зверьки, находящиеся, по-видимому, в родстве с взрослыми особями (Herzig-Straschil, 1978). Взрослые самцы не связаны постоянно с одной агрегацией и широко перемещаются в пределах всего поселения. Кормящие самки обычно агрессивны к самцам, и миролюбивые контакты между разнополыми зверьками отмечаются только в период спариваний, когда самец может оставаться на одном участке вместе с самкой и ее потомством, родившимся в предшествующий сезон размножения, в течение нескольких недель. Миролюбивые взаимодействия, в том числе груминг, в подобных агрегациях отмечены как между взрослыми, так и молодыми особями. Взрослый самец может быть объектом социальных чисток, инициированных самками или полувзрослыми зверьками.

Пространство вокруг основной норы, занимаемой членами агрегации (“ядро” группового участка), наиболее активно охраняется доминирующей самкой. Другие взрослые самки также принимают участие в охране “ядра” участка, но в меньшей степени.

Роды у самок, входящих в состав одной агрегации, происходят практически синхронно (разница в сроках не превышает нескольких дней). В этот период полувзрослые (годовалые) зверьки еще держатся вместе со взрослыми, но постепенно начинают расселяться. Взаимодействия между взрослыми и годовалыми особями остаются миролюбивыми, однако взрослые самки гораздо больше времени проводят с новыми выводками.

Участок, занимаемый членами одной агрегации, регулярно посещают особи из других агрегаций, обследующие норы ближайших соседей, но взрослые самки изгоняют их с охраняемой территории. В пылу преследования доминирующая самка может оказаться на “чужом” участке. В этом случае она становится объектом преследования со стороны его “хозяев”.

Схватки чаще отмечаются во взаимодействиях взрослых самцов, а также при встрече взрослого и годовалого самца, однако они не приводят к серьезным травмам. Во взаимодействиях детенышей и годовалых зверьков чаще отмечается игровое поведение.

В исследовании, проведенном в Намибии на площадке наблюдений размером 14 га (Waterman, 1995, 1996, 1997), установлено, что в состав стабильных агрегаций самок входили от 1 до 3 взрослых и до 9 полувзрослых особей этого пола, находящихся в родстве. Расстояние между соседними агрегациями составляло в среднем 195±32 м (Waterman, 1995). Полувзрослые (годовалые) самцы, как правило, отселялись на значительное расстояние от материнского участка.

В дополнение к этим данным установлено, что у самцов также образуются агрегации, в которых насчитывается до 19 особей. В крупных агрегациях обнаруживаются более мелкие подгруппы из 4-5 самцов, в которых происходит постоянная смена состава, и такие подгруппы редко существуют более одного дня. Самцы, объединяющиеся в агрегации, занимают общий участок обитания, перекрывающий участки обитания нескольких агрегаций самок. Агрегации самцов существуют длительное время, по крайней мере, в течение года. Вне периода спариваний самцы обитают в отдельных норах, расположенных в стороне от нор, занимаемых самками.

Взаимодействия между самцами носят относительно миролюбивый характер, однако в каждой агрегации устанавливается линейная иерархия доминирования. Особи, занимающие доминирующее положение, относятся к старшей возрастной категории (более 3 лет), а возраст подчиненных самцов варьирует от 8 месяцев до 3 лет (Waterman, 1995). Как показывают наблюдения, самцы не охраняют занимаемые участки обитания и не конкурируют друг с другом за доступ к самкам (по крайней мере, конкуренция не проявляется в форме жестких агрессивных взаимодействий).

Самцы, входящие в состав одной подгруппы, редко отдыхают в норах поодиночке. Чаще в одной норе во время отдыха собирается несколько особей. В период спариваний они постоянно находятся на участках обитания рецептивных самок, при этом доминирующие самцы контактируют с самками чаще, чем низкоранговые. Схватки между самцами отмечаются редко, поскольку починенные особи избегают прямых контактов с доминантами. В связи с отсутствием жесткой иерархии доминирования в агрегациях самцов, равно как и признаков конкурентной борьбы за самок, высказано предположение, что объединение самцов в группы является специфической реакцией вида на пресс хищников, среди которых наибольший урон наносят змеи (Waterman, 1997).

Черная белка, *Sciurus niger*, обитает в центральных и восточных районах США. Пик размножения в популяциях этого вида приходится на январь-март. Беременные самки встречаются с февраля по апрель. Среднее число детенышей в выводках в разных популяциях варьирует от 3.2 до 3.7 (Hoover, Yeager, 1953; Longley, 1963).

Пространственную структуру поселений и социальную организацию этого вида изучали в 1970–1973 гг. в штате Иллинойс путем визуальных наблюдений за зверьками, населяющими участок дубравы площадью 6.8 га, размеченный на квадраты 15×15 м. Дополнительно проводили наблюдения за взрослыми особями, помещенными в вольеру площадью 2.7 га (Benson, 1980).

Исследование показало, что у взрослых особей отсутствует охрана территории, и каждый зверек занимает индивидуальный участок обитания, который значительно перекрывается с участками обитания особей-сосе-

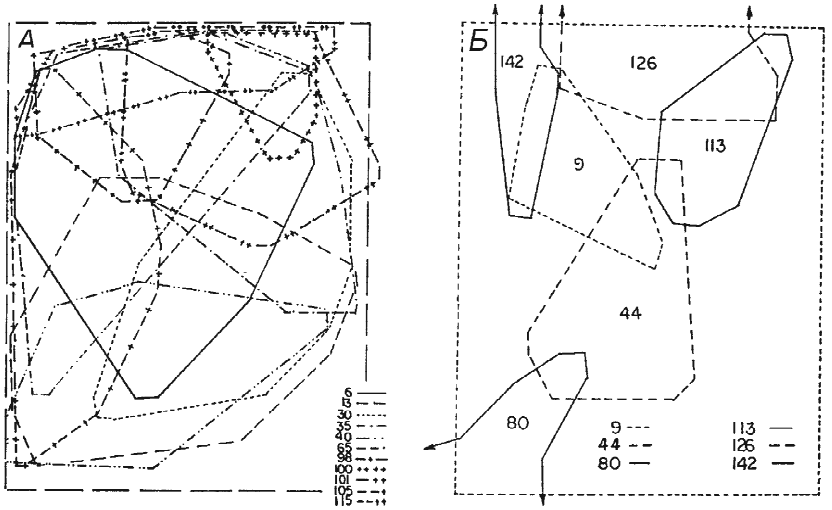


Рис. 3.2.1. Границы индивидуальных участков обитания самцов (*А*) и самок (*Б*) черной белки, *Sciurus niger*, участвовавших в размножении зимой 1971 г. в штате Иллинойс (США). Цифрами обозначены номера зверьков (по: Benson, 1980).

дей (рис. 3.2.1). Самцы располагают значительно большими участками обитания (их площадь составляет в среднем 1.54 га) в сравнении с самками (в среднем 0.85 га). В репродуктивный период участки самцов, принимавших участие в размножении, были намного крупнее участков неразмножавшихся самцов (соответственно, 1.92 и 1.15 га). Степень перекрывания соседних участков у самцов существенно выше, чем у самок (рис. 3.2.1).

В период размножения зарегистрированы, в основном, агонистические взаимодействия между взрослыми особями, в том числе схватки, преследование и избегание контактов с партнерами (Benson, 1980). Преобладающей формой взаимодействий были преследования (n=159), тогда как схватки отмечены в единичных случаях (n=4). Доминантами считали самцов, которые преследовали своих партнеров, но не подвергались преследованиям с их стороны.

Максимальное число агрессивных контактов отмечено поздней осенью, зимой и в начале весны (с ноября по март). Самцы-доминанты сохраняли высокий иерархический статус на протяжении всего периода исследований. Агонистические взаимодействия между самцами с перекрывающимися участками обитания возникали в период обострения конкурентных отношений. Большая часть преследований отмечена в сезон спариваний, когда самцы собирались группами и конкурировали друг с другом за доступ к самкам, находящимся в эструсе. Иерархический ранг самца уста-

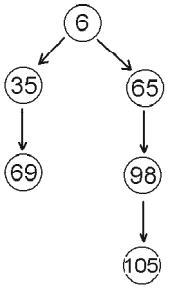


Рис. 3.2.2. Пример линейной иерархии доминирования среди самцов черной белки, *Sciurus niger*, в период размножения. Цифрами обозначены номера зверьков, стрелками — порядок преследований (по: Benson, 1980, с изменениями).

навливали в зависимости от того, преследовал ли он других самцов или сам был объектом преследований (рис. 3.2.2).

Так, наблюдения за одной из группировок показали, что доминирующий самец (*№ 6*) преследовал всех самцов более низкого ранга, оказавшихся на участке рецептивной самки (рис. 3.2.2). Однако пока он был увлечен преследованием одного из низкоранговых самцов, другие самцы могли приблизиться к самке и спариться с ней. Тем не менее, число контактов с рецептивной самкой, равно как и число спариваний, зависело от ранга самцов, и наиболее успешным был самец-доминант *№ 6*.

Самки редко общались друг с другом, и иерархия доминирования среди них не выявлена. В агонистических взаимодействиях разнополых особей самцы старше 4 лет одерживали верх над самками, а самки того же возраста доминировали над молодыми самцами. Прочные парные связи отсутствовали, и регулярные контакты самцов с самками отмечены только в период спариваний. Самки выращивали детенышей без участия самцов. Расселение молодых зверьков происходило вскоре по окончании периода молочного вскармливания. Все расселяющиеся молодые особи покидали материнские участки и переходили к самостоятельному существованию.

О характере взаимодействий между особями разного пола и возраста можно судить по результатам наблюдений за мечеными зверьками, проведенных в 1986–1990 гг. в штате Канзас (США) в одном из парков площадью 4.2 га (Koprowski, 1996). В общей сложности зарегистрировано 315 взаимодействий взрослых особей (в среднем, 0.25 контакта за 1 час наблюдений), в том числе назо-назальные контакты, взаимные чистки, некоторые элементы ритуализованного агонистического поведения (в частности, боксирование), а также агрессивные контакты (преследования и схватки). Соотношение миролюбивых и агрессивных взаимодействий в зависимости от пола партнеров показано на рис. 3.2.3.

Во взаимодействиях между взрослыми особями преобладали агрессивные контакты, в особенности среди самок. В основном отмечены преследования, тогда как доля схваток была очень небольшой (1.4%).

Во взаимодействиях между взрослыми и молодыми особями также зарегистрированы преимущественно элементы агрессивного поведения, при этом взрослые самцы чаще преследовали молодых самцов, но не самок.

Частота миролюбивых взаимодействий самок была ниже теоретически ожидаемой, а у самцов, напротив, выше теоретически предсказанной. У взрослых особей подавляющее большинство этих взаимодействий (85.5%) зарегистрировано в те периоды, когда они находились внутри совместно используемого гнезда. Осенью, зимой и весной взрослые зверьки нередко собирались группами от двух до пяти особей в одном гнезде. В состав подавляющего большинства агрегаций (35 из 48, или 72.9%) входили только самцы. Самки преимущественно использовали гнезда поодиночке, и лишь в пяти случаях зарегистрировано совместное пребывание двух неродственных взрослых самок в одном гнезде. Полагают, что коммунальное использование гнезд в холодный период года выполняет терморегуляторную функцию (Koprowski, 1996).

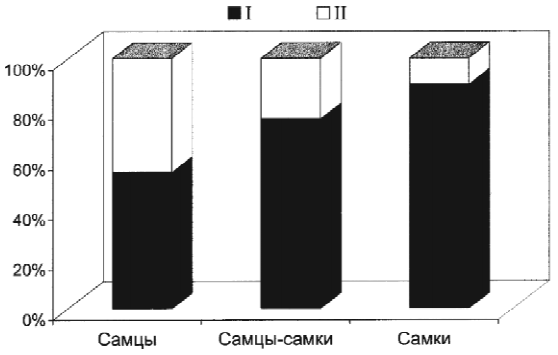


Рис. 3.2.3. Соотношение агрессивных (I) и миролюбивых (II) взаимодействий взрослых особей в поселениях черной белки, *Sciurus niger* (по: Koprowski, 1996).

Итак, для поселений черной белки характерны слабо перекрывающиеся участки обитания самок, на которые накладываются значительно более крупные и существенно перекрывающиеся участки самцов, конкурирующих за самок в сезон размножения. Систему спаривания у черной белки можно отнести к полигинии или промискуитету. Среди самцов, конкурирующих за рецептивных самок, устанавливается иерархия доминирования, и высокоранговые самцы получают преимущество в спариваниях (Benson, 1980; Koprowski, 1993, 1996). Наряду с этим, на протяжении всего годичного цикла размножения у взрослых особей обострена конкуренция за кормовые ресурсы и убежища. В холодные периоды года (зимой и весной) формируются агрегации, состоящие преимущественно из самцов, которые занимают общие гнезда.

Каролинская белка, *Sciurus carolinensis*, широко распространена на юго-востоке Канады и восточной половине США. Беременные самки в популяциях этого вида встречаются с февраля по март. Среднее число детенышей в выводках составляет 2.7. Молодняк впервые выходит из гнезд на 52-61 день, и в возрасте от 6 до 12 месяцев расселяется в поисках свободной территории. Большинство молодых особей (89.6%) остается в том же поселении, где родились, причем у молодых самок хорошо выражена филопатрия, и боль-

шинство из них обосновывается вблизи материнских участков. Молодняк достигает половой зрелости в возрасте 11-15 месяцев (Longley, 1963; Horwich, 1972; Thompson, 1977; Koprowski, 1996).

Пространственно-этологическую структуру поселений каролинской белки изучали в 1974–1975 гг. в провинции Онтарио, Канада (Thompson, 1978). Наблюдения проводили за индивидуально мечеными зверьками, населяющими участок леса площадью 28.7 га. В общей сложности под наблюдением находились 127 особей в 1974 г. и 125 особей в 1975 г. (соотношение полов — 1:1). Исследование показало, что взрослые самки занимают индивидуальные участки обитания, площадь которых слабо меняется по сезонам года: в среднем 1.3±0.1 га летом и 1.5±0.2 га зимой (некоторое увеличение до 2.0±0.2 га отмечается весной). Взрослые самцы занимают индивидуальные участки значительно большей площади: летом — 8.8±3.0 га, зимой — 5.7±1.0 га. У молодых особей участки обитания значительно меньше (в среднем 1.1±0.2 га), и максимальных размеров они достигают, когда молодняку исполняется 3–4 месяца. Самцы во всех возрастных группах и во все сезоны года занимают участки обитания значительно большей площади в сравнении с самками. По достижении максимальной площади участок обитания не меняет ни своих размеров, ни расположения на протяжении всей жизни зверька (Thompson, 1978).

Сходные, хотя и меньшие, оценки получены ранее в других исследованиях, где размеры участков обитания взрослых особей оценивали путем повторных отловов на площадках мечения и с использованием радиотелеметрии (Flyger, 1960; Doebel, McGinnes, 1974). Согласно этим данным, самцы занимали крупные участки обитания, площадь которых составляла в среднем 0.53-0.76 га, участки самок были существенно меньше — в среднем 0.40-0.48 га, а у неполовозрелых особей — 0.36–0.45 га.

Взаимное расположение индивидуальных участков обычно таково, что они значительно перекрываются (Flyger, 1955, 1960; Thompson, 1978). В результате формируются достаточно плотные агрегации (рис. 3.2.4), в которых любая взрослая особь, независимо от ее пола и возраста, может занимать центральное положение (как, например, самец *№ 1*, участок которого на рисунке выделен жирным контуром). В пределах индивидуального участка любой особи невозможно выделить какую-либо часть, которую она использовала бы абсолютно монопольно. Во время кормежки зверьки беспрепятственно передвигаются по участкам ближайших соседей. Некоторые различия в степени перекрывания соседних участков объясняются, скорее всего, характеристиками биотопов (например, мозаичностью распределения кормов и убежищ). В некоторых популяциях у кормящих самок отмечена охрана “ядра” участка (Nixon et al., 1975). Сезонных вариаций в системе использования пространства у каролинской белки не обнаружено (Thompson, 1978).

Состав агрегаций в поселениях каролинской белки определяется исключительно числом особей с взаимно перекрывающимися участками обитания, при этом никаких ограничений, связанных с полом или возрастом зверьков, не обнаружено. Агрессивные взаимодействия между особями, принадлежащими к одной агрегации, могут происходить в любой части их участков обитания. При этом одна и та же особь может в одних случаях быть победителем в схватках, а в других — терпеть поражение на своем же участке обитания.

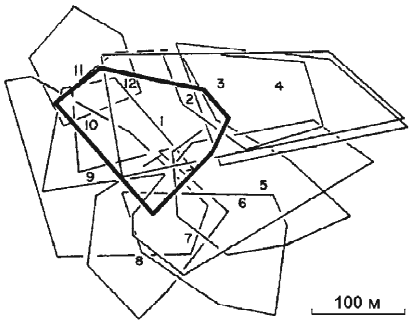


Рис. 3.2.4. Распределение участков обитания взрослых и молодых особей каролинской белки, *Sciurus carolinensis*, на площадке мечения в провинции Онтарио, Канада. Цифрами указаны номера меченых особей (по: Thompson, 1978).

За весь период исследований (3290 часов наблюдений) зарегистрировано 530 агонистических взаимодействий (большинство из них — преследования). За период с 1 июня 1974 г. по 1 июня 1975 г. зафиксировано 410 агрессивных контактов, при этом в агрессивные конфликты были вовлечены самцы и самки всех возрастных категорий. Особи, относящиеся к старшей возрастной группе, как правило, доминировали над молодыми зверьками.

Частота агрессивных взаимодействий снижалась до минимума в зимние месяцы. В другое время года отмечено несколько периодов резкого увеличения частоты конфликтов (рис. 3.2.5), которые совпадали с весенней (апрель-май) и осенней (сентябрь-октябрь) миграцией взрослых особей, а также с осенним (ноябрь-декабрь) расселением молодняка, рожденного летом. Мигрирующие зверьки уступали оседлым особям в подавляющем большинстве случаев (84.8%). Расселяющиеся молодые мигранты, как правило (в 97.1% случаев), терпели поражение во взаимодействиях с особями-резидентами, но в более чем половине случаев (58.3%) одерживали верх над взрослыми мигрантами.

О характере взаимодействий между особями разного пола и возраста можно судить по результатам другого исследования (Koprowski, 1996), в котором зарегистрировано 900 взаимодействий среди взрослых особей (в среднем, 0.71 контакта за 1 час наблюдений), в том числе миролюбивые (назо-назальные контакты и взаимные чистки), ритуализованные агонистические (в частности, боксирование) и агрессивные (преследования и схват-

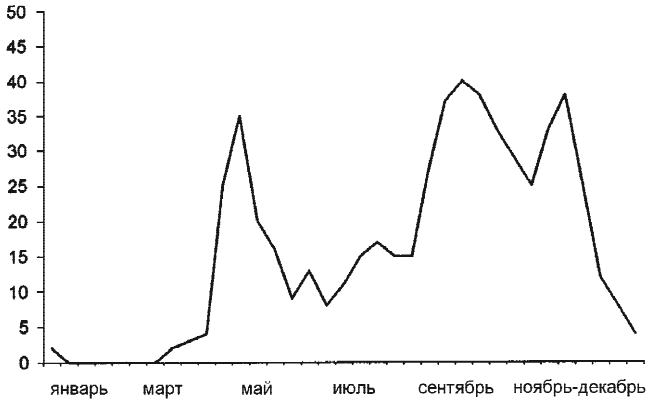


Рис. 3.2.5. Сезонная динамика агрессивных взаимодействий в популяциях каролинской белки, *Sciurus carolinensis.* По вертикали — число агрессивных контактов за 100 часов наблюдений (по: Thompson, 1978).

ки). Соотношение миролюбивых и агрессивных контактов в зависимости от пола партнеров показано на рис. 3.2.6.

Во взаимодействиях между взрослыми особями преобладали элементы агрессивного поведения (в основном, преследования). Отношение взрослых особей к молодым также было преимущественно агрессивным, при этом взрослые самцы преследовали молодых самцов чаще, чем молодых самок.

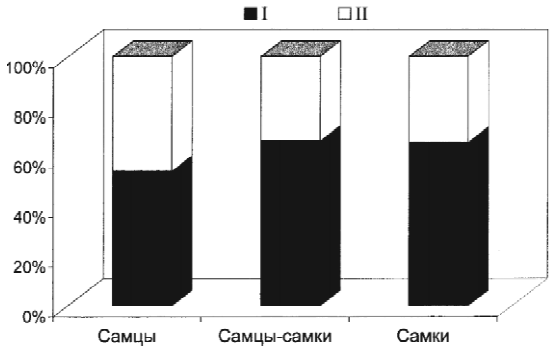


Рис. 3.2.6. Соотношение агрессивных (I) и миролюбивых (II) взаимодействий взрослых особей в поселениях каролинской белки, *Sciurus carolinensis* (по: Koprowski, 1996).

В составе агрегаций насчитывалось от 2 до 9 особей, занимающих одно общее гнездо, при этом и самцы, и самки старались объединиться с особями своего пола. Миролюбивые взаимодействия отмечены, прежде всего, между теми зверьками, которые совместно использовали одно гнездо.

Анализ состава агрегаций, включаю-

щих только самок, показал, что родственные особи этого пола объединялись в 82.7% случаев. Лишь в 9 из 52 обследованных агрегаций, состоящих из самок, обнаружены неродственные зверьки. Самые крупные агрегации отмечены осенью и зимой, т.е. в наиболее холодное время года.

У расселяющихся молодых самок хорошо выражена филопатрия: из 43 особей, отловленных в возрасте около месяца, 16 (37%) оставались в пределах материнских участков в течение года и трех месяцев, тогда как 32 из 34 молодых самцов (94%) покинули материнские участки.

В агрегациях, состоящих из родственных самок (самка с взрослыми дочерьми либо сибсы), доля миролюбивых взаимодействий была высокой. Напротив, в агрегациях, состоящих из неродственных самок, преобладали агонистические контакты (Koprowski, 1996).

Судя по характеру взаимодействий между взрослыми особями, охрана территории у них отсутствует. Вместе с тем, исход конфликтов указывает на существование возрастной иерархии, в которой особи старшего возраста доминируют над младшими, а самцы, как правило, доминируют над самками. Доминирование проявляется в виде преследования партнера, а подчинение — в виде избегания контактов. Взаимоотношения между особями-резидентами, основанные на подобной иерархии, остаются стабильными на протяжении годового репродуктивного цикла (Pack et al., 1967; Thompson, 1978).

Миролюбивые взаимодействия между особями противоположного пола вне периода гона редки и ограничиваются, преимущественно, чистками самок, инициаторами которых выступают самцы.

Эструс у самок длится около суток, и спаривание с самцом происходит лишь один или два раза (Thompson, 1977). Самцы в период гона (декабрь) активно преследуют особей противоположного пола, причем нередко несколько самцов ухаживают за одной самкой. В одном из поселений насчитывалось 18 взрослых самцов, и у четырех из них, наиболее высокоранговых, зарегистрировано подавляющее большинство (65%) сексуальных контактов с самками (Pack et al., 1967). Следовательно, самцы, обладающие высоким социальным статусом, несомненно, получают преимущество в спариваниях. В целом, систему спаривания у каролинской белки можно обозначить как полигинию или промискуитет с проявлением иерархии доминирования среди самцов, конкурирующих за самок (Koprowski, 1996).

Пространственно-этологическую структуру поселений каролинской белки можно обрисовать следующим образом. Каждая особь занимает постоянный участок обитания, расположение которого остается почти неизменным на протяжении всей ее жизни. Часть участка взрослой особи перекрывается с участками нескольких соседей, так что образуются группировки (агрегации) наиболее близко знакомых особей, у которых складываются отношения, проявляющиеся в форме иерархии доминирова-

ния. Частота агрессивных взаимодействий между особями-соседями невелика (в основном, благодаря постоянству состава агрегаций), и каждая особь полностью свободна в перемещениях по своему участку обитания, в том числе в зоне перекрывания с соседними участками. Взаимоотношения между особями в агрегациях в определенной степени зависят от их пола и возраста. При изменении состава группировки, объединяющей ближайших соседей, сложившаяся система взаимоотношений перестраивается. Молодые зверьки, рожденные в локальном поселении, получают больше шансов войти в состав размножающейся группировки (агрегации) в сравнении с пришлыми взрослыми особями (мигрантами). У молодых самок хорошо выражена филопатрия, тогда как молодые самцы расселяются далеко за пределы материнского участка. Агрессивность особей-резидентов по отношению к мигрантам и подросшим молодым самцам можно рассматривать в качестве поведенческого механизма, регулирующего плотность населения. В осенне-зимний период формируются агрегации, состоящие преимущественно из особей одного пола, занимающих одно общее гнездо. Образование таких агрегаций рассматривается как адаптация вида к низким зимним температурам (Thompson, 1977, 1978; Koprowski, 1996).

Белка Аберта, *Sciurus aberti*, распространенная на западе и юго-западе США, а также на северо-западе Мексики, населяет сосновые леса в Скалистых горах. Размножение этого вида происходит в мае-июне. Самки спариваются многократно с несколькими самцами. Продолжительность периода спариваний, который у взрослых самок бывает только раз в году, составляет от 9 до 13 часов, в среднем 11.3 часа (Farentinos, 1972, 1980). Беременность длится 38–46 дней. Молодняк рождается со второй декады июня до середины июля. Число детенышей в помете варьирует от 2 до 5 (в среднем 3.4). Период молочного вскармливания длится около 10 недель. Молодые зверьки выходят из гнезд с конца августа до середины сентября (Keith, 1965).

Площадь участков обитания у взрослых особей варьирует от 4.0 до 9.8 га и в среднем составляет 7.2 га. В летний период расположение участков обитания остается практически неизменным, но осенью они смещаются на значительное расстояние. Зимой размеры участков обитания сокращаются. Весной, в сезон размножения, площадь участков обитания самцов значительно увеличивается, поскольку особи этого пола постоянно перемещаются, покрывая за короткое время значительное расстояние. Охрана территории не выражена (Keith, 1965).

Подробное исследование пространственно-этологической структуры поселений белки Аберта проведено в 1969-1971 гг. в штате Колорадо (США) в сосновом лесу на участке площадью 72 га, где под наблюдением находились 60 меченых особей (Farentinos, 1972, 1974).

Вне периода размножения взрослые особи этого вида занимали в значительной степени обособленные участки обитания. На протяжении большей части года их перемещения были связаны, в основном, с добыванием корма. В зимний период во время кормежки они чаще держались обособленно, сохраняя значительную индивидуальную дистанцию (как правило, не менее 30 м). Один из наиболее предпочитаемых кормов у белки Аберта — молодые веточки сосны желтой (*Pinus ponderosa*), и на отдельных деревьях во время кормежки можно было видеть по две-три особи, у которых порой возникали агрессивные конфликты. Зимой эти конфликты ограничивались кратковременной демонстрацией атаки, не переходящей в преследование. Подобные столкновения случались и на земле при поиске грибов или опавших шишек. С декабря 1969 г. по апрель 1970 г. в общей сложности зарегистрировано 27 подобных агрессивных взаимодействий, в которых самцы одерживали верх над особями своего (n=6), а также противоположного пола (n=7). Самки побеждали в конфликтах только между особями своего пола (n=8). В сезон размножения ситуация меняется, и рецептивные, а также беременные и кормящие самки становятся крайне агрессивными и активно преследуют самцов.

В репродуктивный период к наиболее заметным группировкам в популяциях белки Аберта можно отнести ассоциации самок с детенышами. Тесная связь самки с ее потомством сохраняется и некоторое время после завершения молочного вскармливания. В начале осени выводки молодых зверьков все еще держатся вместе с самками, и хотя последние перестают обращать внимание на подросшее потомство, семья по-прежнему собирается на ночной отдых в одном гнезде. В октябре-ноябре связь между матерью и детенышами заметно ослабевает, и молодняк постепенно переходит к самостоятельному существованию.

Еще одна форма агрегаций, отмеченных у белки Аберта в нерепродуктивный период — объединение особей, использующих одно общее гнездо. В состав подобных агрегаций могут входить не только самки с полувзрослым потомством, но и несколько взрослых разнополых особей.

В сезон размножения пространственная структура поселений белки Аберта претерпевает существенные изменения, связанные с повышенной активностью самцов, собирающихся на участках рецептивных самок. Они постоянно следуют за самками, и если за одной самкой ухаживают два самца, между ними регулярно возникают агрессивные взаимодействия. Нередко самок одновременно преследуют несколько особей противоположного пола (максимум — до 8). Среди них выделяется доминант, который прогоняет приближающихся к самке конкурентов. Во время гона доминант не отдыхает и не кормится, он постоянно находится рядом с самкой и отгоняет от нее подчиненных самцов. Состав самцов в таких временных агрегациях постоянно меняется, за исключением доминанта, который спаривается

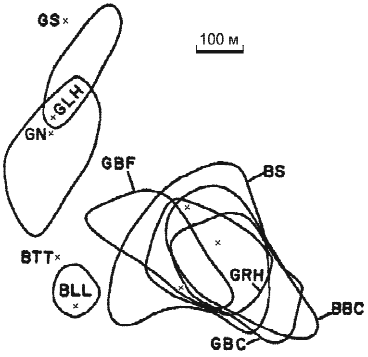


Рис. 3.2.7. Распределение индивидуальных участков четырех самцов-доминантов и шести самок в сезон спариваний (апрель-май) у белки Аберта, *Sciurus aberti*. Ассоциации самцов-доминантов и самок: GLH-GN, GS; BLL-BTT; BS-GBF, GRH; BBC-GBC. х — точки первых поимок (по: Farentinos, 1972, с изменениями).

с самкой в первую очередь и наиболее часто (Keith, 1965; Farentinos, 1972, 1974, 1980). Один из примеров пространственного размещения участков обитания самцов и самок в сезон размножения показан на рис. 3.2.7.

В этой группировке самец BS доминировал над другими особями своего пола в период гона, когда самки GBF и GRH, участки которых перекрывались с участком самца BS, находились в состоянии эструса. Самец BBC был доминантом в период спариваний с самкой GBS. В указанные периоды участки самцов и самок перекрывались почти целиком. Меньшая степень взаимного перекрывания участков обитания обнаружена в парах самцов и самок BLL-BTT и GLH-GN, GS.

И у самок, и у самцов во время гона отмечается высокий уровень агрессивности. Самец-доминант в перерывах между преследованиями подчиненных самцов пытается спариваться с самкой. Последняя агрессивно реагирует на приближение любой особи противоположного пола, и в связи с этим, в поведении самцов обнаруживается двойственная мотивация — стремление сблизиться с самкой и избежать нападения с ее стороны.

Каждая самка за период гона спаривается в среднем с четырьмя самцами. Преследование партнера — наиболее часто наблюдаемая форма взаимодействий самцов, ухаживающих за самкой в состоянии эструса. Дистанция преследования у разнополых партнеров обычно небольшая — 1–2 м, тогда как у конкурирующих самцов достигает 20 м и нередко заканчивается яростной схваткой. Агрессивные стычки между подчиненными самцами возникают существенно реже.

Если самец-доминант по какой-либо причине теряет самку из виду, один из подчиненных самцов обязательно делает попытку спариться с ней. Во многих случаях такие спаривания бывают успешными, поскольку самка менее агрессивна по отношению к подчиненным самцам. Доминант в момент спаривания с самкой может быть атакован одним из подчиненных самцов. Среди последних существенного разделения по рангам не выявлено (Farentinos, 1972, 1974, 1980).

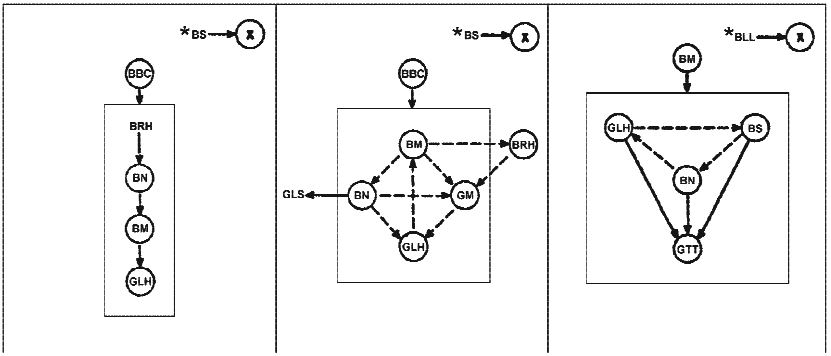


Рис. 3.2.8. Социограммы, характеризующие отношения доминирования-подчинения во временных агрегациях самцов белки Аберта, *Sciurus aberti*, в сезон спариваний (апрель-май). Доминирующий самец отмечен звездочкой. Сплошными линиями указаны асимметричные связи, штриховыми — симметричные связи. Прямоугольником очерчены подгруппы, подчиняющиеся одному самцу. Крестиком обозначена любая особь в агрегации, занимающая подчиненное положение. Буквенными символами обозначены конкретные особи (по: Farentinos, 1972, с изменениями).

На рис. 3.2.8 изображены социограммы, характеризующие отношения доминирования-подчинения среди самцов во временных агрегациях.

Беременные и кормящие самки демонстрируют некоторые признаки территориального поведения, охраняя гнезда от других представителей своего вида. Самцы-доминанты, напротив, временно монополизируют не участок местности, а самок, находящихся в эструсе.

Таким образом, пространственно-этологическая структура поселений белки Аберта в нерепродуктивный период характеризуется системой частично перекрывающихся индивидуальных участков обитания разнополых особей, которые образуют разреженные агрегации относительно постоянного состава, однако особи, входящие в состав этих агрегаций, не связаны тесными социальными узами. В сезон размножения формируются агрегации взрослых особей с более сложной социальной структурой, которая характеризуется, прежде всего, формированием иерархии доминирования среди самцов, конкурирующих за самок. Иерархия не линейная, и при наличии доминанта, которым становится один из наиболее агрессивных самцов, отчетливого разделения по рангам среди подчиненных особей не обнаруживается.

Помимо временных агрегаций самцов, конкурирующих за самок, в популяциях белки Аберта образуются зимовочные агрегации, объединяющие разнополых особей, использующих общие убежища (гнезда). Стратегия размножения у белки Аберта основана на более высоком репродуктив-

ном успехе самцов-доминантов, спаривающихся с самками чаще подчиненных самцов, а также на селективном поведении самок, которые отдают предпочтение подчиненным самцам, если доминант уступает им по тем или иным качествам (Farentinos, 1972, 1980).

Белка *Callosciurus erythraeus* населяет некоторые районы юго-восточной Азии и ближайшие к этому региону острова. Поведение *C. erythraeus* изучали в 1982–1985 гг. в Японии путем наблюдений за мечеными особями на участке вечнозеленого леса площадью 6 га (Tamura et al., 1988). Оценку площади участков обитания (*minimum convex polygon*) проводили на основе визуальных регистраций особей в зимне-весенний период (с января по июнь) и в осенне-зимний сезон (с сентября по февраль).

У самцов участки обитания в зимне-весенний период были значительно большей величины (в среднем 2.62±0.18 га), чем в осенне-зимний сезон (в среднем 1.25±0.11 га). Площадь участков обитания самок была существенно меньшей: 0.69±0.11 га в зимне-весенний период и 0.48±0.10 га в осенне-зимний сезон. В осенне-зимний период отмечено значительное перекрывание участков обитания среди особей одного пола, при этом среднее число ближайших соседей составляло 2.3 у самок и 12.6 у самцов. Степень взаимного перекрывания участков обитания у самцов была более высокой, чем у особей другого пола.

Взаимное перекрывание участков обитания способствовало увеличению частоты взаимодействий между особями-соседями. В общей сложности зарегистрировано 224 контакта между 22 зверьками (15 самцов и 7 самок), в том числе 64 (29%) преследования, 43 (19%) следования за партнером и в 117 (52%) случаях зарегистрировали отсутствие реакции на приближение партнера. Преследование отмечали в тех ситуациях, когда белки занимались поиском и сбором крупных фруктов. Если же они кормились на одном дереве с множеством семян, реакция на сородичей отсутствовала. На таких деревьях одновременно собирались до семи особей. В диадных взаимодействиях преследования составляли 33% у самцов, 39% у самок и 36% у особей противоположного пола.

Наблюдения засвидетельствовали, что агонистические взаимодействия были связаны с конкуренцией за корм, и на основании исхода стычек можно выделять доминанта и подчиненных. Доминантом признавали особь, которая преследовала всех других зверьков и ограничивала их доступ к корму. Ранг особи оценивали по доле побед в схватках, и этот показатель варьировал от 4 до 100%. Доминант редко подвергался преследованию со стороны партнеров, занимавших подчиненное положение. Установившийся порядок иерархии сохранялся в течение трех лет наблюдений. Ранг особи повышался с возрастом, однако среди представителей одного пола иерархия доминирования оставалась неизменной. В ряде случаев самки повысили свой статус по отношению к самцам.

Спаривания происходили в любое время года, но чаще всего с марта по август. Обычно несколько взрослых самцов (от 9 до 17, в среднем 12.0±2.4) группировались на участке одной рецептивной самки. В период гона два-три высокоранговых самца, статус которых был предварительно установлен при анализе конкурентных взаимодействий за корм, постоянно находились в непосредственной близости от самки (менее 3 м), тогда как остальные самцы держались на расстоянии от 20 до 100 м. После серии взаимных преследований среди высокоранговых самцов окончательно выделялся доминант, который приближался к самке и спаривался с ней. Число спариваний варьировало от 1 до 4, и их продолжительность была небольшой (0.5–3.0 мин.). По завершении спариваний доминант покидал участок самки, и вслед за этим начинались схватки между другими самцами. В результате среди них выделялся очередной доминант, который подходил к самке и, в свою очередь, спаривался с ней. Затем его сменял самец более низкого ранга. В итоге, число самцов, с которыми спаривалась каждая самка, варьировало от 4 до 11. Таким образом, можно утверждать, что прочные парные связи у *C. erythraeus* отсутствуют.

Сезонные вариации в размерах участков обитания самцов объясняются различиями в их половой активности. Увеличение размеров индивидуальных участков в конце зимы и весной, по-видимому, связано с тем, что именно в этот период спаривания отмечаются чаще, самцы активно заняты поисками рецептивных самок и шире перемещаются в пределах поселения.

Несмотря на относительно высокий уровень внутривидовой конкуренции, взрослые особи во многих случаях демонстрируют нейтралитет по отношению друг к другу. Такая реакция, по-видимому, объясняется стабильностью сложившейся иерархической структуры и способностью оценивать социальный ранг партнера. Это особенно ярко проявляется в период гона. Перед началом спариваний наиболее яростные стычки возникают, прежде всего, между высокоранговыми самцами. Низкоранговые самцы не вступают в схватки с высокоранговыми партнерами и ждут подходящего случая, чтобы приблизиться к самке после того, как доминант покинет ее участок. Таким образом, самцы *C. erythraeus* не охраняют самок в период размножения, однако за счет большой продолжительности этого периода они способны спариваться со многими самками. Последние участвуют в размножении многократно. У одной из самок эструс зарегистрирован четыре раза в году, а максимальное число пометов равнялось трем (Tamura et al., 1988).

Северная пальмовая белка, *Funambulus pennanti*, населяет леса Пакистана, Северной Индии и Непала. Размножение этого вида происходит круглый год, но наиболее интенсивно — с марта по август. Самки в период эструса спариваются с одним или несколькими самцами. Число детены-

шей в выводках варьирует от 2 до 4. Период молочного вскармливания молодняка длится 25–30 дней (Sahi, Sharma, 2004).

Пространственно-этологическая структура поселений этого вида изучена слабо. Исследование, проведенное в 1963-1964 гг. на севере Индии с использованием методики повторных отловов на территории городского парка площадью 1.16 га (Prakash et al., 1968), показало, что участки 12 находившихся под наблюдением взрослых особей значительно перекрывались (рис. 3.2.9). Границы участков обитания самок *№ 72* и *№ 108* прак-

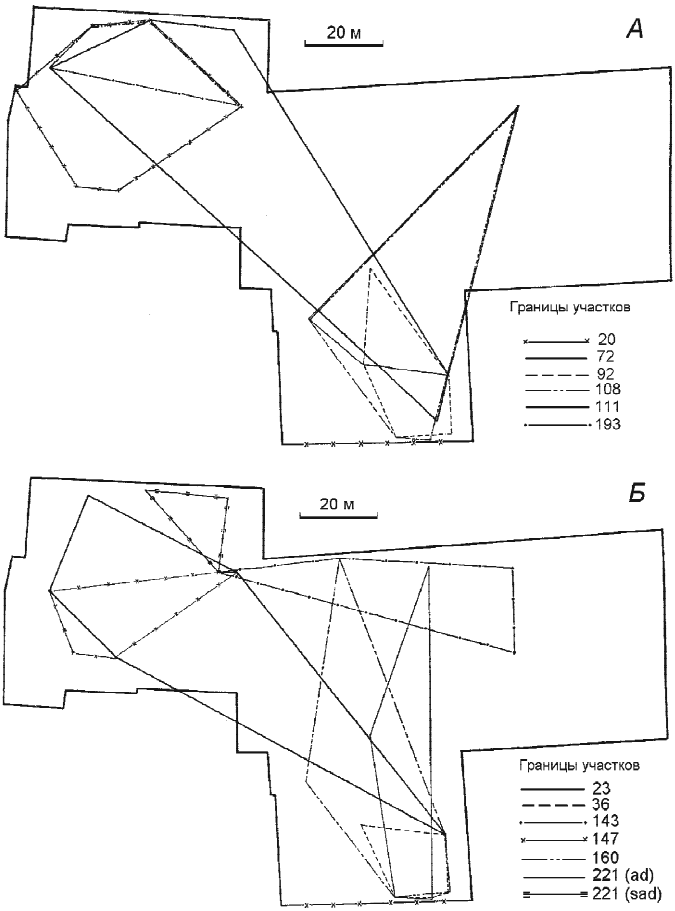


Рис. 3.2.9. Пространственное распределение участков обитания самок (*А*) и самцов (*Б*) северной пальмовой белки, *Funambulus pennanti*, на территории городского сада площадью 1.16 га (по: Prakash et al., 1968, с изменениями).

тически совпадали и перекрывали участки двух других самок и пяти самцов. Площадь участков обитания взрослых самцов составляла в среднем 0.21±0.07 га (*n*=6), а у самок — 0.15±0.03 га (*n*=6).

Визуальные наблюдения показали, что взрослые особи не охраняют участки обитания целиком, но проявляют признаки территориального поведения вблизи временных убежищ и гнезд. Особь, находящаяся вблизи своего убежища, атакует любого приближающегося сородича. Однако на общих кормовых участках 4-5 особей могли находиться на расстоянии 2-3 м друг от друга, и никаких конфликтов между ними не возникало.

В период гона самцы, ухаживающие за самками, попеременно преследовали друг друга. Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре поселений северной пальмовой белки в доступной литературе не обнаружено.

Итак, к наиболее общим особенностям пространственно-этологической структуры поселений рассмотренных выше представителей семейства Sciuridae можно отнести следующие: (1) существование агрегаций самцов и самок с перекрывающимися индивидуальными участками, пространственно обособленных от других подобных образований; (2) низкая степень индивидуализации участков обитания особей в пределах агрегаций; (3) наличие охраняемого "ядра" ("групповой территории") в пределах агрегаций (например, у *X. inauris*) или индивидуальных участков самок (например, у *S. aberti, S. carolinensis, F. pennanti*) либо отсутствие охраняемой территории как таковой (как, например, у *S. niger, C. erythraeus*); (4) отсутствие территориального поведения у самцов (за исключением таких видов, как *F. pennanti*) и увеличение площади их участков обитания в репродуктивный период; (5) преимущественно агрессивный характер взаимодействий между взрослыми особями в сезон размножения; (6) формирование иерархии доминирования среди самцов, конкурирующих за самок; (7) отсутствие устойчивых парных связей (преобладающая стратегия размножения — полигиния или промискуитет); (8) расселение молодняка в короткие сроки после выхода из выводковых нор; (9) перераспределение особей с окончанием репродуктивного периода и образование агрегаций из родственных и неродственных особей.

3.3. Семейство мышиных, Muridae

Среди представителей этого семейства относительно хорошо изучены лесная, полевая и желтогорлая мыши (*Apodemus sylvaticus*, *A. agrarius*, *A. flavicollis*), а также рыжая колючая крыса, *Maxomys surifer*.

Лесная мышь, *Apodemus sylvaticus*, широко распространена на европейском континенте в лесной и лесостепной зонах. Репродуктивный период

у этого вида довольно продолжительный: сперматогенез у самцов начинается в феврале, а беременные самки встречаются с апреля по ноябрь, с учетом размножения в популяциях Западной Европы (Attuquayefio et al., 1986). На севере африканского континента размножение происходит преимущественно осенью и зимой: у самцов половая активность отмечается с сентября по февраль, а беременные и кормящие самки встречаются с октября по май (Kowalski, 1985). В Скандинавии и на европейской части России размножение в популяциях лесной мыши начинается в конце марта — начале апреля и заканчивается в октябре; самки приносят до двух выводков; среднее число эмбрионов — 5.6 (Bergstedt, 1965; Евтушенко, 1982).

Исследование пространственной структуры поселений лесной мыши в Ставропольском крае в 1950–1951 гг. на площадке мечения размером 2 га (Тупикова и др., 1956) показало, что взрослые особи в осенний период (по окончании размножения) занимали относительно небольшие участки обитания — их средний диаметр у самцов составлял 21 м, а у самок — 27 м. Участки особей из разных половозрастных групп значительно перекрывались. Те же характеристики пространственной структуры свойственны поселениям лесной мыши в Московской области (Наумов, 1951). В целом, для взрослых и молодых особей в осенний и, по-видимому, зимний периоды характерен преимущественно оседлый образ жизни, однако некоторые зверьки могут совершать перемещения на значительное расстояние — до 1.5 км. Этот факт отмечен и другими исследователями (Watts, 1970b). Снижение подвижности в зимний период объясняется, по-видимому, наличием запасов корма (Ильенко, Зубчанинова, 1963).

Данные, полученные методом повторных отловов меченых особей в лесном массиве площадью около 2 га в графстве Беркшир (Великобритания) за длительный период (с декабря 1955 г. по февраль 1957 г.), позволили оценить размеры их участков обитания (Kikkawa, 1964). Площадь участков самцов составляла в среднем 0.18 га, а у самок — 0.11 га, при этом самки демонстрировали более высокую степень оседлости в сравнении с самцами. Сходные оценки получены еще одним автором (Montgomery, 1979), изучавшим пространственную структуру поселений лесной мыши в Южной Англии: самцы занимали участки обитания площадью в среднем 0.16 га (n=59), а самки — 0.14 га (n=52).

В другом исследовании, проведенном в 1974 г. в том же графстве Беркшир, оценивали размеры и конфигурацию участков обитания в репродуктивный период (с января по август) путем повторных отловов на площадке размером 4.84 га, размеченной на квадраты 20×20 м (Randolph, 1977). На основании этого исследования сделан вывод о том, что участки обитания взрослых особей имеют эллиптическую форму, и их площадь у взрослых самцов в январе-феврале составляла в среднем 1.07 га, а у взрос-

лых самок в этот же период — 0.87 га. С началом размножения участки, занимаемые самцами, увеличились практически вдвое, и с апреля по август их площадь достигала в среднем 2.18 га, тогда как участки обитания самок, напротив, сократились в среднем до 0.72 га. Молодые самцы занимали индивидуальные участки площадью в среднем 1.14 га, а молодые самки — 0.66 га.

В отличие от данных, полученных на Европейской части России (Наумов, 1951; Тупикова и др., 1956), на Британских островах выявлено постепенное смещение центров активности оседлых зверьков и, соответственно, их участков обитания по ходу сезона размножения. У взрослых самцов это смещение с января по февраль составило в среднем 10.1 м, а в последующие месяцы — 23.0 м. У взрослых самок ежемесячное смещение центра активности на протяжении всего периода наблюдений (январь-август) было постоянным и составляло в среднем 9.7 м (Randolph, 1977).

Распределение участков обитания самцов показывает, что взрослые особи этого пола объединяются в агрегации, существующие как в нерепродуктивный период (январь-февраль), так и на протяжении сезона размножения (март-август). Менее выраженные, но достаточно отчетливые агрегации образуются и у самок (рис. 3.3.1). До начала размножения группировки самцов и самок разобщены, но в репродуктивный период они объединяются, и, таким образом, формируются агрегации разнополых особей (*breeding colonies*). Степень перекрывания участков обитания самцов была максимальной в январе-феврале ($КПУ_{ср}$ = 79.5%), а в июле сни-

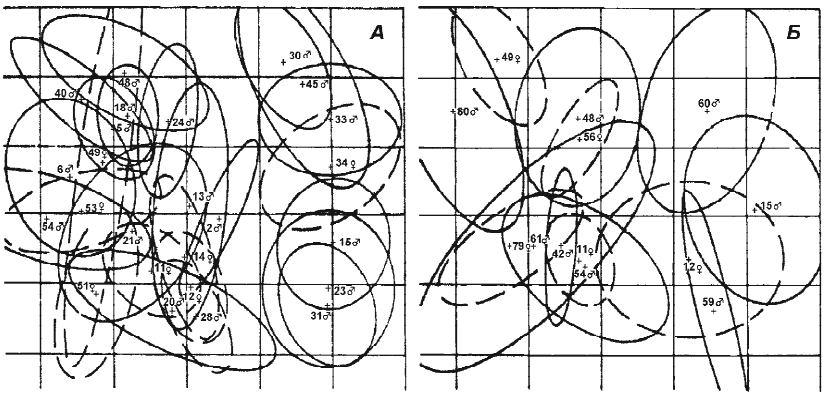


Рис. 3.3.1. Распределение участков обитания взрослых самцов (сплошные линии) и самок (штриховые линии) лесной мыши, *Apodemus sylvaticus*, на площадке мечения размером 4.84 га в январе-феврале (*А*) и июне-июле (*Б*) 1974 г. Цифрами обозначены номера зверьков, крестиками — центры их активности. Разметка площадки — квадраты 40×40 м (по: Randolph, 1977).

зилась до 52.4%. Участки обитания самок перекрывались в максимальной степени в марте ($КПУ_{ср}$ = 63.0%), а в июле степень перекрывания была минимальной ($КПУ_{ср}$ = 46.6%).

Исследования, проведенные в Шотландии с применением радиотелеметрии (Wolton, 1985; Attuquayefio et al., 1986), дополняют приведенные выше данные о размерах и конфигурации участков обитания взрослых особей. В поселениях на песчаных дюнах, поросших кустарниковой растительностью, в нерепродуктивный период участки обитания взрослых самцов занимали площадь в среднем 1.88 га, а участки самок — 1.23 га. В период размножения участки самцов увеличились вдвое, а участки самок — лишь на 30%. В поселениях среди листопадного леса размеры участков обитания взрослых особей были существенно меньше: в нерепродуктивный период у самцов в среднем 0.31 га, у самок — 0.19 га; в сезон размножения участки самцов увеличились в среднем до 0.63 га, у самок, напротив, уменьшились до 0.17 га. В поселениях на песчаных дюнах форма участков обитания была близкой к окружности, а в листопадном лесу они имели неправильную вытянутую форму.

Общая закономерность выражается в увеличении площади участков обитания взрослых самцов в сезон размножения. Это объясняется повышением их активности при поиске рецептивных самок. Самцы, участвующие в размножении, занимают перекрывающиеся участки обитания, тогда как участки размножающихся самок обособлены в пространстве (рис.3.3.2).

Радиотелеметрические данные свидетельствуют, что участки обитания оседлых зверьков имеют сложную конфигурацию, которую можно представить в виде многоугольника с минимальной площадью (*restricted polygon*). Такой метод аппроксимации, по мнению автора исследования (Wolton, 1985), точнее отражает систему использования пространства у лесной мыши в сравнении с другими методиками, в которых оценивается площадь выпуклого многоугольника (*minimum convex polygon*, Hayne, 1949; Layne, 1954), проводится эллиптическая аппроксимация (Mazurkiewich, 1971; Randolph, 1977) или же вычисляется гармоническая средняя (Dixon, Chapman, 1980). Существенный недостаток трех последних способов заключается в отсутствии дифференцированного подхода к анализу использования пространства в пределах участка обитания. Как и в Великобритании (Randolph, 1977), в поселениях лесной мыши в Шотландии отмечено постоянное смещение участков обитания размножающихся особей по ходу сезона размножения (Wolton, 1985). Точная причина такого смещения не установлена.

Приведенные выше данные о пространственном распределении самцов и самок в поселениях лесной мыши свидетельствуют об отсутствии охраны участков обитания. С началом размножения площадь участков сам-

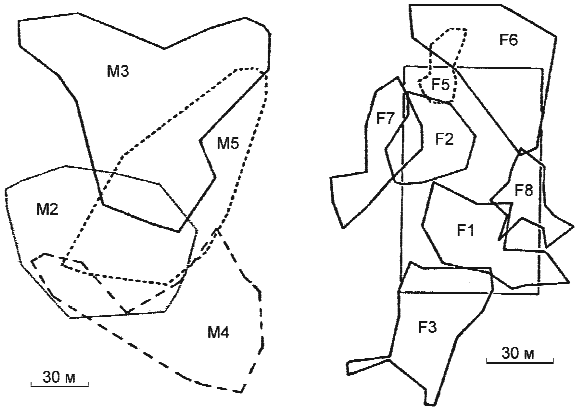


Рис. 3.3.2. Границы участков обитания четырех самцов (M2-M5) и семи самок (F1-F8) лесной мыши, *Apodemus sylvaticus*, в широколиственном лесу, установленные методом радиотелеметрии в период с 30 июня по 10 июля (для самцов) и с 9 июля по 1 сентября (для самок) в 1980 г. в Шотландии. Прямоугольником обозначена площадь, на которой зарегистрированы только самки, находившиеся под постоянным наблюдением (по: Wolton, 1985, с изменениями).

цов увеличивается вдвое, тогда как размеры участков самок почти не меняются по сезонам года. Расположение участков обитания взрослых особей также остается относительно постоянным в разные сезоны года. Самцы и самки до начала размножения относительно разобщены и входят в состав однополых агрегаций. Подобная сегрегация полов в нерепродуктивный период отмечена и другими авторами (Montgomery, 1980). В репродуктивный период формируются группировки (агрегации) разнополых особей (Randolph, 1977).

Результаты исследования, проведенного в Шотландии, показывают, что в сезон размножения самцы лесной мыши избегают контактов с особями своего пола в местах перекрывания их участков обитания (Wolton, 1985; Attuquayefio et al., 1986). Такое избегание может быть следствием иерархии доминирования среди самцов, при этом самцы-доминанты могут занимать более крупные участки обитания в сравнении с подчиненными самцами (Brown, 1966, 1969). Об иерархии доминирования свидетельствуют и наблюдения за группировками лесной мыши в неволе (Смирин, 1977; Richard-Yris, 1979; Смирин, Шилова, 1989).

Эксперименты и наблюдения, проведенные в неволе (Bovet, 1972; Flowerdew, 1974; Gurnell, 1977; Смирин, 1977), позволяют сделать вывод об относительно низком уровне агрессивности взрослых особей, особенно при контактах разнополых партнеров или взрослых зверьков с молодыми. Однако некоторые взрослые самцы в экспериментальных условиях

демонстрировали высокий уровень агрессивности по отношению к незнакомым детенышам (Flowerdew, 1974).

Эксперименты с парным ссаживанием взрослых особей (без учета половой принадлежности) на "нейтральной территории" показали, что в этих условиях наблюдаются в основном миролюбивые взаимодействия (54.8%), тогда как элементы ритулизованного агонистического поведения составляют лишь 1/4 от общего числа контактов, проявления агрессивного поведения — 8.3%, а избегание партнера — 12.1% (Gurnell, 1977). Некоторые самцы доминировали над другими во всех тестовых ситуациях, однако зависимости между социальным рангом и массой тела у особей этого пола не обнаружено.

Сходные результаты получены в другом исследовании (Montgomery, 1978): при парном ссаживании особей на "нейтральной территории" установлено, что во взаимодействиях самцов преобладали миролюбивые контакты (назо-назальные и обнюхивание партнера, подлезание под партнера, аллогруминг), доля которых составляла 88.2%, а на долю агонистических форм поведения (атаки, преследования, угрожающие стойки и боксирование) приходилось 17.8%. Приблизительно такое же соотношение получено при парном ссаживании самок: миролюбивые контакты составляли 84.5%, а агонистические — 15.5% от общего числа взаимодействий.

В экспериментальных группах, состоящих из четырех самцов и трех самок, помещенных в небольшую вольеру площадью 9 м^2 (Bovet, 1972), частота агрессивных взаимодействий снижалась вдвое после установления стабильной социальной структуры. Важную роль в социальных взаимодействиях играли элементы ритуализованного агонистического поведения.

У самок в искусственных экспериментальных группировках взаимоотношения, основанные на доминировании-подчинении, не выявлены. У самцов, напротив, в подобных группировках в репродуктивный период складываются отношения, основанные на иерархии доминирования, в которой выделяется единственный доминант, а другие особи того же пола занимают подчиненное положение (Смирин, 1976б, 1977, 1982). Доминирующий самец чаще спаривался с самками в сравнении с подчиненными (Смирин, 1979). Длительные наблюдения за экспериментальными группировками позволяют утверждать, что в популяциях лесной мыши могут формироваться относительно стабильные по составу агрегации разнополых особей со сложной и устойчивой социальной структурой.

Наблюдения за размножающейся группировкой, содержавшейся в просторном помещении размером 4.5×4.5 м, показали, что успешное размножение может происходить только при определенном составе группировки (Смирин, 1979, 1982). В данном случае группировка состояла из двух взрос-

лых самцов (*№ 54* и *56*), между которыми установились отношения доминирования-подчинения, и двух взрослых самок (*№ 50* и 53).

Когда одна из самок (*№ 53*) находилась в состоянии эструса, доминирующий самец (*№ 54*) отгонял от нее подчиненного самца (*№ 56*), если все три особи встречались вне убежища. Однако оба самца могли длительное время находиться вместе с самкой *№ 53* в одном гнезде. В мае у самки родился выводок из двух детенышей-самцов (*№ 57* и *58*), и она вместе с выводком переселилась в отдельное убежище, которое, однако, не охраняла, так что другие взрослые особи могли беспрепятственно заходить внутрь гнезда. У второй самки (*№ 50*) за весь период наблюдений (с конца марта по конец августа) несколько раз отмечали эструс, но спариваний с самцами не наблюдали, и выводков в течение всего летнего сезона у этой самки не было. Детеныши в возрасте около 3 недель стали выходить из гнезда, и самка *№ 53*, присоединившись к другим взрослым особям, оставила молодняк в старом гнезде. В середине июня самка *№ 53* принесла второй выводок из четырех детенышей. Во время послеродового эструса у самки *№ 53* между самцами происходили ожесточенные схватки, и подчиненный самец *№ 56* через несколько дней исчез из помещения, в котором проводили наблюдения.

Взаимоотношения между особями в этой группировке до исчезновения подчиненного самца *№ 56* иллюстрируют социограммы на рис. 3.3.3. Следует обратить внимание, что миролюбивые контакты доминирующего самца *№ 54* отмечены только во взаимодействиях с размножающейся

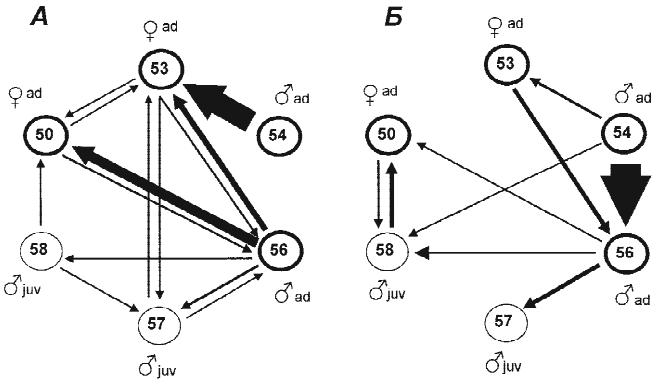


Рис. 3.3.3. Социограммы взаимодействий между взрослыми и молодыми особями в экспериментальной группировке лесной мыши, *Apodemus sylvaticus*. Взаимодействия: *А* — миролюбивые, *Б* — агрессивные. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных взаимодействий (по: Смирин, 1979, с изменениями).

самкой *№ 53*, тогда как подчиненный самец *№ 56* контактировал с обеими самками. Самка *№ 53* неоднократно нападала на подчиненного самца, но ни разу ее агрессивная реакция не была направлена на самца-доминанта. Последний многократно преследовал подчиненного самца *№ 56*.

Агрессивные контакты отмечены также во взаимодействиях между яловой самкой *№ 50* и одним из молодых самцов. Оба взрослых самца агрессивно реагировали на молодых самцов из первого выводка, когда тем исполнилось около двух месяцев, и у них стали проявляться признаки полового поведения. В возрасте двух месяцев отмечены и первые столкновения между молодыми самцами. К детенышам из второго выводка все взрослые особи относились толерантно. В конце августа яловая самка *№ 50* и два молодых зверька из второго выводка самки *№ 53* погибли. Оставшиеся зверьки использовали одно общее убежище, и взаимоотношения между ними оставались стабильными до глубокой осени (Смирин, 1979).

Результаты этих наблюдений свидетельствуют о существовании социальной иерархии среди самцов, конкурирующих за самок в сезон размножения. Можно также предположить, что существует механизм социального подавления репродуктивных функций среди самок, поскольку в экспериментальной группировке (в условиях крайне ограниченного пространства) успешно размножалась только одна из них. Агрессивность взрослых самцов по отношению к молодым самцам может служить поведенческим механизмом, провоцирующим их расселение по достижении определенного возраста. Агрессивное поведение также служит регулятором пространственного распределения взрослых особей. Уровень агрессивности снижается с окончанием сезона размножения, и повышенная толерантность в отношениях между взрослыми и молодыми особями способствует формированию зимовочных группировок (агрегаций) лесной мыши.

Образование зимовочных группировок может происходить в осенний период за счет иммиграции молодых зверьков. В частности, зарегистрирован факт (Смирин, 1979), когда на одной из площадок мечения с десятью оседлыми особями в сентябре 1961 г. появились четыре молодых зверька, которые на относительно свободной территории образовали новую достаточно обособленную группировку (рис. 3.3.4).

Сходные черты имеет, по-видимому, пространственно-этологическая структура поселений видов-двойников лесной мыши — *A. uralensis* и *A. fulvipectus* (Щипанов и др., 1997), однако конкретных данных, характеризующих особенности использования пространства и социального поведения этих двух видов пока нет.

Полевая мышь, *Apodemus agrarius* — вид, широко распространенный на европейском континенте, в Казахстане, Киргизии, а также в Сибири на восток до Байкала. В условиях Дагестана размножение полевой мыши на-

чинается в конце марта и продолжается до октября. Беременность длится 22 дня, в помете обычно насчитывается 5–7 детенышей. Сеголетки достигают половой зрелости в возрасте 3–4 месяцев (Рамазанов, 1986).

Исследование, проведенное в 1956 г. в Волго-Ахтубинской пойме (Никитина, 1958) с использованием методики повторных отловов на площадке мечения размером 3.5 га, показало, что в летний период (июнь-июль) взрослые особи, особенно самцы, отличаются высокой подвижностью и широко перемещаются в поисках семян злаков. Площадь участков обитания взрослых самцов в этот период составляла в среднем 3200 м^2 (n=6), а у размножающихся самок — 1300 м^2 (n=12). По другим данным (Хляп и др., 1986), в середине августа суточный участок обитания взрослого самца занимал площадь 0.16 га, а у взрослой самки — 0.18 га.

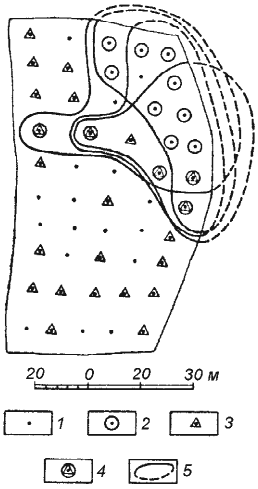


Рис. 3.3.4. Участки обитания у лесной мыши, *Apodemus sylvaticus*, в сентябре 1961 г. *1* — разметка площадки, *2* — места поимок вселившихся молодых особей, *3* — места поимок других оседлых зверьков, *4* — места совместных поимок вселившихся особей и особей-резидентов, *5* — границы участков обитания вселившихся особей (по: Смирин, 1979).

Повторных попаданий в одну ловушку у оседлых зверьков было мало, и это служит еще одним показателем их высокой подвижности в летний период. Индивидуальные участки и взрослых, и молодых особей широко перекрывались (рис. 3.3.5).

В июле 1956 г. на части площадки мечения было выявлено взаимное перекрывание участков обитания 19 особей, в том числе у двух взрослых самцов, четырех взрослых самок и 13 молодых зверьков. Гнездовые участки беременных самок не были обособленными. В частности, у двух особей, относящихся к этой категории, доля взаимного перекрывание участков обитания составляла около 50%. Участки некоторых взрослых самцов перекрывались на 75–80%. Высокая степень перекрывания участков обнаруживается и у молодых особей (Никитина, 1958).

В сентябре 1956 г. подвижность оседлых зверьков резко снизилась, что могло быть связано с увеличением кормности угодий при появлении семян лесных трав и желудей. В этот период участки обитания взрослых самцов сократились в среднем до 1500 м^2 (n=5), а у размножающихся самок — до 600 м^2 (n=12). С уменьшением площади участков обитания понизилась и

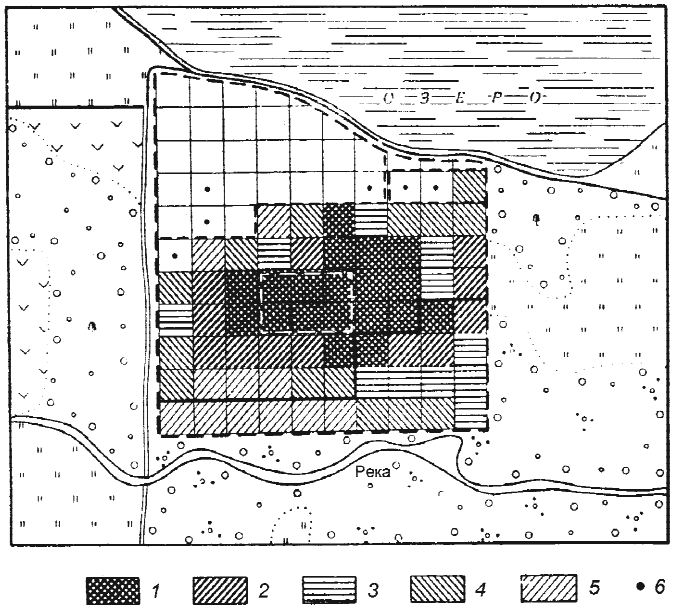


Рис. 3.3.5. Схема взаимного перекрывания участков обитания оседлых особей полевой мыши, *Apodemus agrarius*, на площадке, размеченной на квадраты 10×10 м, в Волго-Ахтубинской пойме в июле 1956 г. Перекрывание участков: *1* — более 10 особей, *2* — 8–10 особей, *3* — 5–7 особей, *4* — 3-4 особи, *5* — две особи, *6* — одиночные зверьки (по: Никитина, 1958).

степень их перекрывания. Участки обитания пяти беременных самок осенью были полностью обособленными, а в остальных случаях перекрывались попарно, и лишь в одном случае — одновременно у трех самок. Доля перекрывания участков обитания составляла 20–30%. Участки взрослых самцов перекрывались в той же степени, что и летом (Никитина, 1958).

В другом исследовании, проведенном в 1979–1980 гг. в Черкасской и Полтавской областях (Панченко, 1983), подтверждено, что в летне-осенний период участки взрослых самцов и самок широко перекрываются. К наиболее подвижной части населения относятся молодые особи. Средняя площадь участков обитания взрослых самцов составляла 3200 м^2. Взрослые самки с выводками занимали меньшие участки обитания (в среднем 1200 м^2) без строгой пространственной изоляции. Таким образом, участки самцов в 2–3 раза крупнее, чем участки самок.

Участки рецептивных самок в летний период посещали все взрослые самцы. Молодые зверьки после выхода из выводковой норы в течение нескольких дней могли оставаться на материнском участке, где занима-

ли временные норы, а в последствии расселялись на расстояние до 1 км. Осенью размеры участков обитания взрослых особей сокращались в 2–3 раза. Сведения о поведении взрослых особей в природе практически отсутствуют. Имеется лишь указание на то, что при встрече самки с другими особями своего вида наблюдали взаимные преследования (Хляп и др., 1986).

Эксперименты по парному ссаживанию взрослых и молодых особей на "нейтральной территории" (Золотарев, 1983) свидетельствуют, что взрослые самцы агрессивно реагируют на молодых зверьков. В связи с этим можно полагать, что агрессивность взрослых самцов служит одним из механизмов регуляции плотности населения и способствует расселению молодняка. Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре поселений полевой мыши не обнаружено.

Желтогорлая мышь, *Apodemus flavicollis*, широко распространена в лесной зоне европейского континента, на Британских островах и в Закавказье. Самцы в популяциях этого вида готовы к размножению с конца марта, а самки — с начала апреля. В течение сезона размножения появляется только одна генерация молодых зверьков — либо весной или в начале лета, либо осенью. Лактирующие самки встречаются в отловах до октября (Adamczewska, 1961; Bergstedt, 1965). Гнезда желтогорлой мыши нередко обнаруживаются в дуплах деревьев и искусственных птичьих гнездовьях (дуплянках). Дупла используются для размещения запасов корма на зиму, а также для дневок и размножения.

Обстоятельное исследование пространственной структуры поселений желтогорлой мыши проведено в 1950 г. в Московской области с помощью методики повторных отловов меченых зверьков на площадке размером 2.93 га (Меркова, 1955).

Результаты этого исследования показали, что весной и в начале лета перемещения взрослых особей ограничены относительно малыми участками обитания. В июне площадь участков самок не превышала 100 м^2. В конце июля — начале августа, с началом опада желудей, их размеры увеличились и достигли в среднем 2447 м^2. Площадь участков обитания беременных и кормящих самок составляла в среднем 934 м^2, а у неразмножающихся взрослых самок — 1670 м^2 (рис. 3.3.6).

С окончанием сезона размножения (в сентябре) взрослые особи приступили к заготовке кормов (преимущественно, желудей) на зиму, и в этот период их подвижность существенно возросла. Площадь участков обитания некоторых особей достигала 2880 м^2, однако оценить размеры всех участков не удалось, так как некоторые особи выходили за пределы площадки мечения. Исследование показало, что в период размножения взрослые самцы значительно подвижнее самок, и их участки обитания обычно перекрывали участки 3-4 особей другого пола (рис. 3.3.7). Средняя площадь участка, занимаемого взрослым самцом, в конце июля — начале ав-

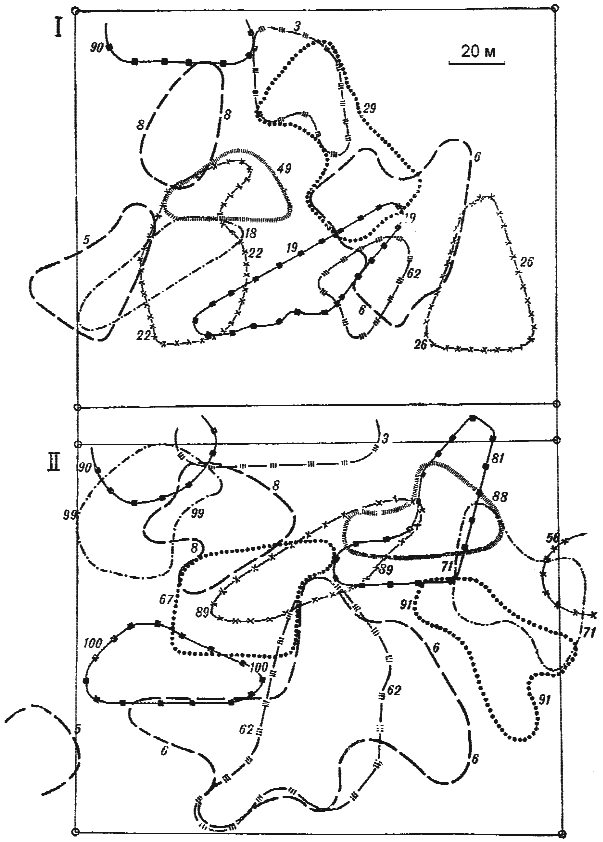


Рис. 3.3.6. Участки обитания взрослых самок желтогорлой мыши, *Apodemus flavicollis*, на площадке мечения размером 2.93 га в конце июля – начале августа (I) и в сентябре 1950 г. (II). Цифрами обозначены номера зверьков (по: Меркова, 1955).

густа, равнялась 2110 м^2. По окончании сезона размножения (в сентябре) величина участков, занятых взрослыми самцами, существенно не изменилась, однако стал иным характер использования пространства, связанный с увеличением степени перекрывания участков обитания.

Исследование, проведенное в 1974–1976 гг. в Англии (Montgomery, 1979, 1980) с использованием методики повторных отловов на трех гектарных площадках, показало, что взрослые самцы занимали участки обитания, площадь которых в среднем равнялась 2238 м^2 (n=26), а у самок — 1917 м^2 (n=13). Исследование, проведенное в 2005 г. в Италии с использованием повторных отловов зверьков на площадке мечения в 6.7 га

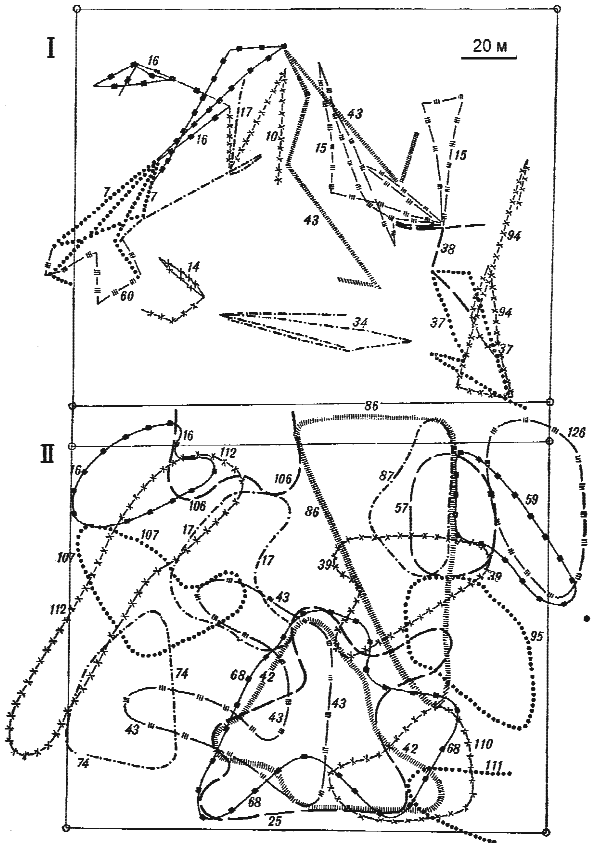


Рис. 3.3.7. Участки обитания взрослых самцов желтогорлой мыши, *Apodemus flavicollis*, на площадке мечения размером 2.93 га в конце июля – начале августа (I) и в сентябре 1950 г. (II). Цифрами обозначены номера зверьков (по: Меркова, 1955).

(Stradiotto et al., 2006), показало, что размеры участков обитания взрослых особей во второй половине лета и начале осени могут быть значительно большими: у самцов в среднем 9057 м^2 (n=30), у самок 6530 м^2 (n=30). Таким образом, участки обитания самцов обычно значительно крупнее, чем у самок. Установлено, что степень перекрывания участков обитания, принадлежащих особям противоположного пола, относительно высока.

По наблюдениям в Московской области (Меркова, 1955), молодые особи после выхода из выводковых нор несколько дней держатся на материнских участках, но постепенно их подвижность увеличивается, и это приводит

к значительному увеличению участков обитания, которые, зачастую, превосходят по своим размерам участки взрослых самок.

Исследование, проведенное в Приокско-Террасном заповеднике (Лихачев, 1962) показало, что в летний период в убежищах встречались, как правило, одиночные взрослые особи, реже — по два зверька. По другим данным (Montgomery, 1979, 1980), взрослые разнополые особи объединялись в устойчивые ассоциации (агрегации), существовавшие на протяжении всего периода размножения (с марта по август). Выявлено образование агрегаций и среди особей одного пола, однако агрегации самцов были более устойчивыми, чем соответствующие группировки самок.

Вне периода размножения самцы и самки живут в значительной степени обособленно. В течение осени и зимы относительно устойчивые агрегации обнаруживаются только среди сеголеток. Степень агрегированности взрослых и молодых особей в популяциях желтогорлой мыши увеличивается как по ходу размножения, так и с увеличением плотности населения (Montgomery, 1979, 1980).

Наблюдения в неволе (Andrzejewski, Olszewski, 1963) свидетельствуют, что контакты между взрослыми особями могут быть как миролюбивыми, так и агрессивными, при этом доля миролюбивых взаимодействий, в том числе между самками, оказывается высокой — 67% от общего числа зарегистрированных контактов.

Эксперименты по парному ссаживанию особей на “нейтральной территории” (Montgomery, 1978) показали, что во взаимодействиях самцов преобладают миролюбивые контакты (назо-назальные и обнюхивание партнера, подлезание под партнера, аллогруминг), и их доля составляет 94.4%. На долю агонистических контактов (атаки, преследования, угрожающие стойки и боксирование) приходится лишь 5.6%. Приблизительно такое же соотношение получено при парном ссаживании самок: миролюбивые контакты составляли 87.5%, а агонистические — 12.5% от общего числа взаимодействий.

Более подробных сведений о социальном поведении желтогорлой мыши в доступных литературных источниках не обнаружено.

Рыжая колючая крыса, *Maxomys surifer*, распространена в тропических лесах Юго-Восточной Азии. Изучение пространственно-этологической структуры поселений этого вида проводили в 1990 и 1994 гг. на юге Вьетнама в сухой сезон, с ноября по май (Соколов и др., 1993; Шекарова и др., 1995; Шекарова, 1998). В размножении *M. surifer* хорошо выражена сезонность: у самцов репродуктивный период начинается в декабре и заканчивается в июне; беременные самки встречаются, в основном, с марта по май; массовый выход молодняка отмечается в апреле-мае.

Исследования показали, что пространственное распределение взрослых особей, в особенности самцов, достоверно отличается от равномер-

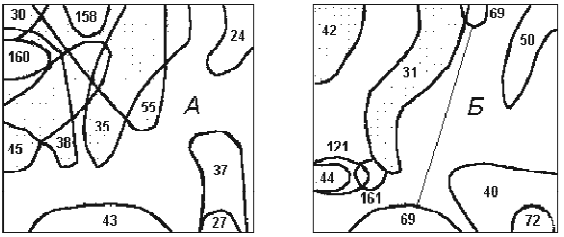


Рис. 3.3.8. Распределение индивидуальных участков взрослых самцов (*А*) и самок (*Б*) рыжей колючей крысы, *Maxomys surifer*, на площадке мечения размером 100×100 м в сухой сезон (январь-февраль) 1994 г. в Южном Вьетнаме. Цифрами указаны номера зверьков (по: Шекарова и др., 1995).

ного: выделяются относительно обособленные агрегации, в состав которых входят от 2 до 7 самцов и от 1 до 3 самок (рис. 3.3.8). Средняя площадь индивидуальных участков самцов составляла 1125±221 м^2, у самок — 1567±348 м^2. Степень перекрывания участков самцов в агрегациях была существенно выше (17.6±4.3%), чем у самок (5.4±2.9%). В наибольшей степени перекрывались участки обитания разнополых особей (24.1±4.8%).

Степень оседлости в поселениях рыжей колючей крысы очень высока. Состав агрегаций был также стабилен и оставался неизменным на протяжении нескольких месяцев: мигрирующие особи составляли лишь 3.1±1.6% в суточных уловах. Эксперименты с изъятием части оседлого населения показали, что темпы восстановления численности у этого вида очень низки (Шекарова, 1998). Степень индивидуализации пространства у самцов, входящих в состав агрегаций, была достоверно более низкой (табл. 3.3.1), чем у самцов, принадлежащих к разным агрегациям. Монополизация участков обитания самок во всех случаях была высокой.

Таблица 3.3.1. Коэффициенты исключительно используемого пространства (*КИИП*, M±m) у взрослых самцов и самок рыжей колючей крысы, *Maxomys surifer*

Внутри агрегаций		Между агрегациями	
Самцы	Самки	Самцы	Самки
0.78±0.03 (*n*=11)	0.99±0.01 (*n*=14)	0.98±0.01 (*n*=22)	0.99±0.01 (*n*=14)

n — число сравниваемых диад

Поведение молодых особей (в возрасте 2.5-3 месяцев), не достигших половой зрелости, изучали в двух экспериментальных группах разного состава: группа 1 — самец с двумя самками, группа 2 — самка с двумя самцами. За этими группами, помещенными в клетки площадью 1 м^2, проводили регулярные наблюдения в течение двух месяцев, которые показали, что взаимодействия между членами групп были преимущественно миролюбивыми (89-95% от общего числа контактов, n=3441). Агрессивные контакты отмечены в единичных случаях, а ритуализованные агонистические взаимодействия были редкими (в среднем 1.4%). Половые различия в соотношении типов контактов выражены слабо (рис. 3.3.9).

Дополнительно проведены наблюдения за группами взрослых особей, каждая из которых состояла из 3 самцов и 3 самок, в открытой вольере площадью 140 м^2, оборудованной электрическим освещением. Наблюдения показали, что зверьки чаще выходили из нор поодиночке (в среднем 85% общего времени активности) и редко находились на поверхности парами или группами. Между особями одного пола зарегистрированы исключительно агрессивные взаимодействия, а в разнополых диадах — миролюбивые (тактильные контакты и обнюхивание). Большинство агонистических контактов (240 из 334) зарегистрировано у самцов. У особей этого пола, а в некоторых случаях — и у самок, выявлена стабильная асимметрия взаимоотношений. У самцов формировалась либо линейная, либо деспотическая иерархия доминирования, при этом наиболее старший по возрасту и/или самый крупный самец занимал положение доминанта и инициировал подавляющее большинство агрессивных контактов.

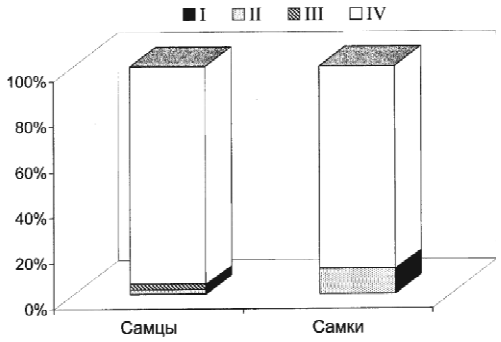


Рис. 3.3.9. Соотношение различных форм взаимодействий среди полувзрослых особей в экспериментальных группах рыжей колючей крысы, *Maxomys surifer*. Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные агонистические, IV — миролюбивые (по: Соколов и др., 1993).

Эксперименты с подсадкой в вольеру "самцов-чужаков" показали, что их активно преследовали самцы-доминанты. В двух случаях зарегистрирована агрессивная реакция на "чужого" самца со стороны высокоранговой самки. Самок-"чужаков" преследовали и самец-доминант, и высокоранговая самка.

Дополнительно к этим наблюдениям проведены парные ссаживания с це-

лью оценки эффекта освоенного пространства на исход взаимодействий между особями одного пола. Результаты этих экспериментов показали, что знакомство с территорией не влияет на исход поединков между самцами, занимающими доминирующее и подчиненное положение: доминанты неизменно одерживали верх над подчиненными самцами на "нейтральной", освоенной и "чужой" территории. У самок агонистические взаимодействия чаще происходили на освоенной и "нейтральной" территории, и практически отсутствовали на "чужой" территории. Таким образом, иерархические отношения среди самцов формируются вне связи с расположением их участков обитания, тогда как для самок важно наличие освоенной территории.

Проведенные исследования позволяют утверждать, что в естественных поселениях рыжей колючей крысы формируются элементарные группировки (агрегации), состоящие из взрослых разнополых особей. Взаимоотношения между особями в агрегациях зависят от их пола и возраста. Взаимодействия между молодыми, не достигшими половой зрелости, происходят, в основном, в миролюбивой форме. Напротив, отношения между взрослыми особями одного пола основаны на взаимном антагонизме. У самок агрессивные взаимодействия приводят к обособлению их участков обитания, а у самцов — к формированию иерархии доминирования.

К наиболее общим характеристикам пространственно-этологической структуры поселений рассмотренных выше представителей семейства Muridae можно отнести следующие: (1) относительно высокая степень индивидуализации участков обитания самок, на которые накладываются перекрывающиеся и значительно большие по площади участки обитания самцов при отсутствии охраны территории; (2) в сезон размножения образуются агрегации взрослых разнополых особей, которые относительно изолированы в пространстве от других подобных формаций; (3) у взрослых особей в составе агрегаций отмечается значительная доля миролюбивых контактов; тем не менее, для самок характерны отношения территориального доминирования, основанные на взаимном антагонизме, а у самцов, конкурирующих за самок, агонистические взаимодействия приводят к формированию иерархии доминирования; (4) устойчивые парные связи отсутствуют, и преобладающей стратегией размножения является полигиния или промискуитет; (5) расселение молодняка происходит в короткие сроки после выхода из выводковых нор; (6) с окончанием репродуктивного периода в агрегациях происходит перераспределение особей, сопровождающееся образованием зимовочных группировок, в состав которых входят преимущественно особи одного пола. Таким образом, сезонные изменения в системе использования пространства выражены относительно слабо, и можно говорить лишь о перераспределении особей в агрегациях по ходу годового цикла размножения.

3.4. Семейство мышовок, Zapodidae

В пределах семейства мышовок выделяют род собственно мышовок (*Sicista*), род полутушканчиков, или прыгунчиков (*Zapus*), род китайских мышовок (*Eozapus*) и род полумышей (*Napaeozapus*). Мышовки распространены только на евразийском континенте, полутушканчики и полумыши — в Северной Америке, а китайские мышовки, как следует из их названия, обитают в некоторых провинциях Китая (Соколов, 1977).

Среди мышовок относительно хорошо изучены лесная (*S. betulina*) и степная (*S. subtilis*), однако сведения об этих видах ограничиваются преимущественно их географическим распространением, питанием, размножением и некоторыми особенностями поведения, тогда как данные о пространственно-этологической структуре популяций крайне скудны (Фокин, 1978; Шенброт и др., 1995).

Как известно, на зиму мышовки залегают в спячку, которая длится 6-8 месяцев (Кулик и др., 1968). Выход из спячки приурочен к маю и начинается после таяния снега и наступления устойчивого потепления. Самцы спариваются с самками почти сразу после выхода из спячки. Беременность длится около 30 дней, период молочного вскармливания детенышей — 35–37 дней. Самки приносят по одному выводку, причем в размножении участвуют только перезимовавшие особи (Айрапетьянц, 1969; Демидов, Воронов, 1978; Фокин, 1978; Назарова, Мовчаренко, 1980; Зинченко, 1986). Средний размер выводка в разных регионах варьирует от 4.3 до 6.8 (Назарова, Мовчаренко, 1980; Шенброт и др., 1995). Молодняк расселяется во второй половине июля. Кривая расселения во все годы имеет одну вершину, что свидетельствует о появлении лишь одной генерации сеголеток за сезон. В августе размножение прекращается (Кулик и др., 1968). У степной мышовки в размножении могут участвовать самки-сеголетки (Ходикина, 1965), тогда как молодняк лесной мышовки приступает к размножению только после зимней спячки (Кулик и др., 1968).

Исследования, проведенные в Кировской области (Кулик и др., 1968), показали, что на площадке мечения размером 3.5 га регулярно ловились два взрослых самца и самка лесной мышовки (*S. betulina*). Их участки обитания лишь частично перекрывали площадку, при этом 0.4 га занимала самка, а самцы использовали площадь от 0.9 до 1.3 га. Участки самцов и самок перекрывались, и на одной и той же территории встречались особи разного пола и возраста. На основании данных о подвижности и характере перемещений меченых особей авторы (Кулик и др., 1968) делают заключение о сходстве пространственно-этологической структуры у лесной мышовки и лесной мыши (*Apodemus silvaticus*).

В неволе несколько зверьков, помещенных в небольшую клетку, легко уживались друг с другом и использовали одно общее гнездо (Фокин, 1978).

Среди членов такой группы выделялась одна доминирующая особь (обычно взрослая самка), которая инициировала наибольшее число агонистических взаимодействий. Перед наступлением родов она выгоняла из своего гнезда самца. По другим данным (Ю.М. Ковальская, личное сообщение), взрослые незнакомые особи редко уживаются друг с другом в одной клетке, а если речь идет о самке с выводком, то по достижении детенышами определенного возраста самка начинает реагировать на них агрессивно, и молодых зверьков приходится отсаживать.

Что касается степной мышовки (*S. subtilis*), то данных о пространственном распределении и поведении особей этого вида еще меньше. На Южном Урале в сентябре 1940 г. зарегистрирован случай, когда при пахоте на зябь отловили 9 особей на площади около 2 га (Кириков, 1952, цит. по Шенброт и др., 1995). На основании этих чрезвычайно скудных данных трудно судить о степени агрегированности взрослых особей в популяциях *S. subtilis*.

В целом, для лесной и степной мышовок характерны высокая подвижность и значительные размеры индивидуальных участков, площадь которых трудно оценить обычными методами, в частности, путем повторных отловов на площадках, не превышающих 3–4 га.

Сходный образ жизни, по-видимому, характерен и для полутушканчиков, в частности, лугового прыгунчика, *Zapus hudsonicus* (Sheldon, 1938). В отличие от мышовок, для этого вида характерны два пика размножения — весенний и осенний, и самки могут приносить два выводка за сезон размножения (Фокин, 1978). В связи с низкой численностью и высокой подвижностью взрослых особей лугового прыгунчика размеры их индивидуальных участков не удалось определить даже в течение четырехлетнего периода исследований (Sheldon, 1938). Известен случай зимовки двух зверьков в одном убежище непосредственно под толстым слоем подстилки (Фокин, 1978).

Что касается китайских мышовок (*Eozapus*) и полумышей (*Napaeozapus*), никаких данных о пространственно-этологической структуре популяций этих грызунов в доступных литературных источниках не найдено.

Несмотря на высказанное предположение о сходстве пространственно-этологической структуры у представителей семейства мышовок и лесных мышей, этот вопрос до сих пор остается открытым и требует проведения дальнейших исследований.

3.5. Семейство тушканчиковых, Dipodidae

Пространственно-этологическая структура некоторых видов тушканчиков, например, тарбаганчика (*Alactagulus acontion*), мохноногого (*Dipus sagitta*) и емуранчика обыкновенного (*Stylodipus telum*), характеризуется значительной степенью перекрывания участков обитания взрослых особей и образованием агрегаций при высокой плотности населения, причем как в

сезон размножения, так и по его окончании. С увеличением степени агрегированности частота агрессивных взаимодействий, как правило, снижается, и связано это с тенденцией избегания прямых контактов с сородичами (Роговин, 1983).

Земляной зайчик, или тарбаганчик, *Alactagulus acontion* (= *A. pygmaeus, Pygerethmus pumilio*), распространен в Восточном Предкавказье, Нижнем Поволжье, Казахстане, Средней Азии, Монголии и Северном Китае. Сезон размножения этого вида начинается сразу после выхода из спячки. На севере ареала первые беременные самки встречаются в конце февраля — начале марта. Второй пик размножения приходится на август-сентябрь, когда в размножение вступают самки-сеголетки (Фокин, 1978). В Западном Казахстане также отмечены два периода размножения — весной (апрель-май) и в конце лета (август). В каждый из этих периодов взрослые самки приносят по одному выводку, в которых может быть от 2 до 6 детенышей (Фокин, 1978; Роговин, 1981). Среднее число детенышей в выводке (оцененное по числу эмбрионов), в зависимости от сезона размножения и возраста самок, варьирует от 2.8 до 4.0 (Роговин, 1983).

Изучение пространственно-этологической структуры популяций тарбаганчика проводили в 1975–1977 гг. в Западном Казахстане при наблюдениях за индивидуально мечеными зверьками на площадках размером от 5 до 30 га (Иваницкая, Роговин, 1976; Роговин, 1981, 1983). Исследования показали, что в течение лета взрослые особи занимали постоянные участки обитания, площадь которых (*minimum convex polygon*) у самцов составляла в среднем 1.6 га, а у самок — 0.53 га. Участки самок в период беременности и начала лактации были минимальными (в среднем 0.39±0.03 га); по окончании лактации они увеличивались в среднем до 0.82±0.08 га. У самцов в период гона (июль) участки обитания достигали максимальных размеров — в среднем 2.0±0.4 га (Роговин, 1981). Взаимное размещение участков обитания взрослых самцов и самок в поселениях тарбаганчика показано на рис. 3.5.1.

Пространство внутри участка обитания используется неравномерно: выделяется основная часть — "ядро", в пределах которого располагаются защитные и дневочные норы, и реже посещаемая периферия. "Ядра" участков взрослых особей не перекрываются. Кормовые участки, в зависимости от характера распределения растительности, располагаются либо в пределах "ядра", либо на периферии индивидуального участка. В последнем случае наблюдается совместное использование кормовых участков особями-соседями, при этом агрессивные взаимодействия между ними не зарегистрированы. Таким образом, для взрослых особей характерно частичное перекрывание участков обитания.

Взрослые самцы периодически совершают дальние выходы за пределы своих участков — до 200 м от центра активности. Увеличение подвижности самцов в

период гона приводит к их переселению с одного участка на другой (Роговин, 1983).

Каждая особь единовременно использует 5–6 временных (защитных) нор, расположенных в пределах "ядра" участка, а число постоянных (дневочных) нор варьирует в зависимости от пола зверька: у самок обычно имеется одна постоянная дневочная (гнездовая) нора, которая используется в течение 2–2.5 месяца, тогда как самцы посещают регулярно 2–3 дневочные норы. Случаи совместного использования одной норы двумя взрослыми особями не зарегистрированы.

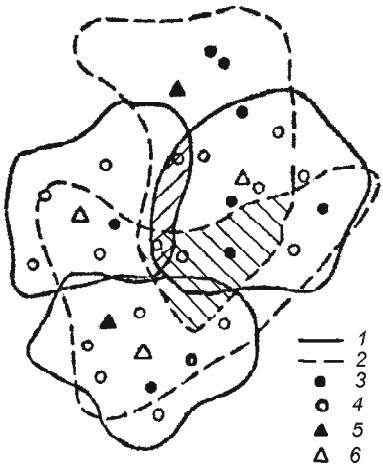


Рис. 3.5.1. Пространственное распределение участков обитания трех самок и двух самцов тарбаганчика, *Alactagulus acontion*, на площадке мечения в июле 1976 г. в Западном Казахстане. *1* — границы участков самок, *2* — границы участков самцов, *3* — защитные норы самцов, *4* — защитные норы самок, *5* — постоянные норы самцов, *6* — постоянные норы самок. Штриховкой выделены зоны перекрывания участков обитания особей одного пола (по: Роговин, 1981, с изменениями).

Взрослые зверьки охраняют пространство около постоянных нор, расположенных в пределах "ядра" участка обитания (наибольшее число агрессивных контактов зарегистрировано именно вблизи нор). Чужаки во всех случаях изгонялись за пределы охраняемой территории.

Через неделю после выхода молодняка самка покидает старую гнездовую нору и устраивает новую в пределах своего участка обитания. Молодые зверьки остаются в выводковой норе в течение недели, а затем расселяются (причем, преимущественно, самцы). Молодые самки, родившиеся весной, оседают на периферии материнских участков и приступают к размножению, занимая относительно небольшие по площади участки обитания. Гибель взрослой самки может способствовать вселению на освободившийся участок дочерней самки. При расселении молодые особи, прежде всего, занимают свободные участки и незанятые норы в пределах своего поселения (Роговин, 1983).

Молодые зверьки, родившиеся в конце августа и вышедшие на поверхность в середине сентября, не расселяются и оседают поблизости от выводковых нор на периферии материнских участков.

Анализ пространственного распределения участков обитания взрослых особей свидетельствует, что участки обитания самок в период беременно-

сти и начала лактации перекрываются в очень малой степени: $КПУ_{ср}$ = 4.0±0.5% (n=11). В период наибольшей подвижности самок (июнь-июль) степень перекрывания участков увеличивается: $КПУ_{ср}$ = 19.5±4.6% (n=11). У самцов доля взаимного перекрывания участков обитания остается практически неизменной на протяжении всего сезона наземной активности и составляет в среднем 34.8% (n=12). В наибольшей степени перекрываются участки обитания особей противоположного пола, особенно в течение летнего гона: $КПУ_{ср}$ = 87.5±6.4% (n=23). Поскольку участок каждого самца перекрывает участки 2-3 самок, систему спаривания тарбаганчика принято считать полигамной (Роговин, 1983). При низкой плотности населения участки обитания взрослых особей одного пола не перекрывались, но в плотных поселениях степень перекрывания участков существенно возрастала, так что образовывались скопления (агрегации) из нескольких разнополых особей (рис. 3.5.2). Основу подобных агрегаций, или парцеллярных группировок, составляют участки взрослых самок, которые, приступив к размножению, остаются на одном месте в течение всей жизни, т.е. 1–2 года (Лобачев и др., 1978).

В целом, можно указать на следующие общие закономерности в системе использования пространства у тарбаганчика. Для взрослых самок характерна высокая степень оседлости. Размеры их участков обитания периодически изменяются в зависимости от фазы репродуктивного цикла. Взрослые самцы между периодами гона также ведут относительно оседлый образ жизни, но во время гона их подвижность резко увеличивается, а связь с определенной территорией ослабевает. Постоянные перемещения самцов могут завершиться переселением с одного участка на другой или привести к циклической смене нескольких участков обитания. Дальность перемещений зависит от плотности населения, но увеличение последней практически не сказывается на размерах участков обитания самцов (Лобачев и др., 1978; Роговин, 1983).

Перекрывание участков обитания особей-соседей способствует увеличению частоты контактов между ними. Однако, как показывают наблюдения в природе, взрослые особи обычно избегают встреч со своими сородичами. После первого назо-назального контакта они, как правило, разбегаются в разные стороны (n=93, 66%). Реже, если встреча происходит вблизи норы одного из резидентов, отмечаются агрессивные взаимодействия (n=48, 34%) в виде атаки на партнера. Во взаимодействиях взрослых самок (n=7) в пяти случаях отмечено взаимное избегание, а в двух случаях — проявление агрессии. Во взаимодействиях взрослых самцов (n=12) соотношение избегания контактов с партнером и агрессивных взаимодействий было приблизительно таким же — 8:4 (Роговин, 1980, 1981). С увеличением плотности населения агрессивное поведение подавляется и одновременно возрастает тенденция активного избегания контактов с сородичами (Роговин, 1983).

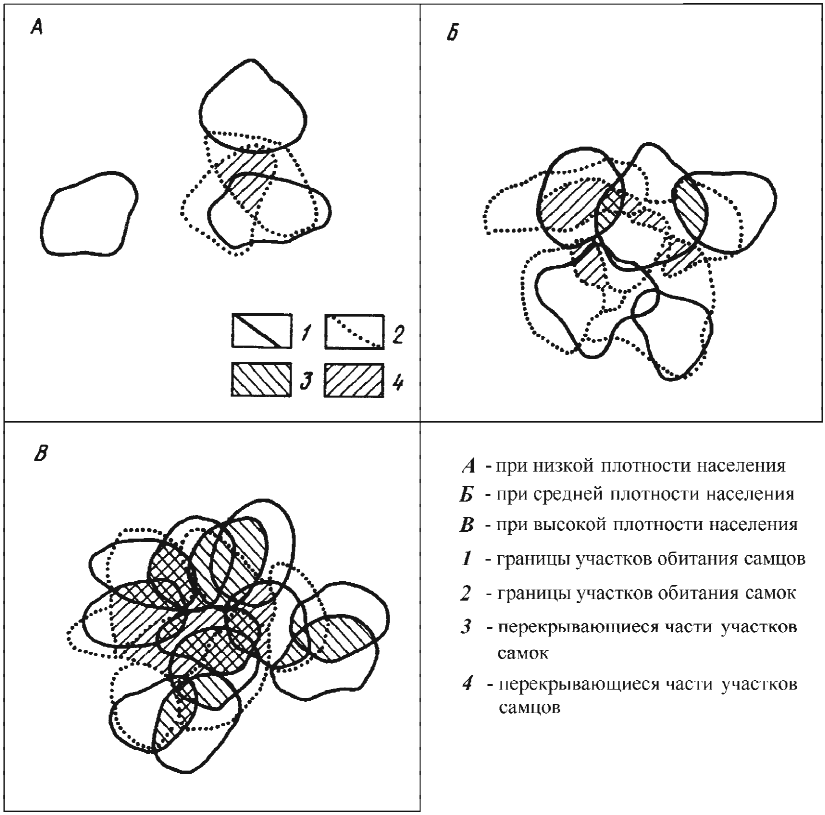


Рис. 3.5.2. Распределение участков обитания взрослых особей тарбаганчика, *Alactagulus acontion*, в зависимости от плотности населения (по: Роговин, 1985б, с изменениями).

В целом, взаимоотношения между особями в популяциях тарбаганчика можно назвать антагонистическими, в особенности у самок. Это выражается в пространственной обособленности их участков обитания и стремлении к взаимному избеганию контактов.

Мохноногий тушканчик, *Dipus sagitta*, ареал которого простирается от Волжско-Донских песков на западе до северо-восточного Китая на востоке, населяет ленточные боры Западной Сибири и песчаные пустыни Средней Азии, Казахстана, Монголии и Китая. В северной части ареала этот вид зимой впадает в спячку, а в южной активен круглый год. Период размножения на юге ареала растянут с февраля по октябрь (Фокин, 1978), однако массовое размножение приходится на апрель-май (весенний пик) и июль-

август (летний пик). Беременность длится около месяца, и столько же продолжается период молочного вскармливания детенышей. За сезон размножения самки приносят от 1 до 3 выводков. Часть самок, родившихся весной, принимает участие в размножении в августе (Самарин и др., 1985; Шенброт и др., 1995). Число детенышей в выводках варьирует от 1 до 8; среднее число эмбрионов на одну самку в разных регионах колеблется от 3.1 до 5.5 (Шенброт и др., 1995).

Первые несколько дней после выхода из выводковой норы детеныши держатся рядом с матерью, и у них хорошо выражен инстинкт следования. В возрасте 35–37 дней молодые зверьки начинают рыть собственные убежища в 30–50 метрах от выводковой норы (Фокин, 1978).

Форма и размеры участков обитания взрослых особей зависят от множества факторов — сезона года, характеристик биотопа, распределения растительности, а также от степени подвижности зверьков. Наблюдения, проведенные в Туркмении за самцом мохноногого тушканчика, которого пометили радиоактивным кобальтом (^{60}Co), показали, что общий пробег зверька за ночь составил 4678 м; суточный участок самца покрывал площадь 1.27 га, а расстояние между крайними точками регистраций на этом участке равнялось 135 и 330 м (Кулик, Карулин, 1980).

В структуре индивидуального участка мохноногого тушканчика выделяют три составные части: норовый и кормовой участки, вместе составляющие его основную часть, и зону дальних поисковых забегов. Норовый и кормовой участки интенсивно используются зверьком каждую ночь. В пределах норового участка располагаются 2–3 попеременно используемые норы. Площадь основной части участка обитания взрослой особи обычно составляет 2–3 га. Дальность поисковых забегов, которые совершаются 2–3 раза за ночь, может достигать 1 км (Шенброт и др., 1995). В Западных Кызылкумах площадь индивидуальных участков (с учетом крайних точек дальних поисковых забегов) у самцов и самок была одинаковой и составляла 12–15 га (Орлов, 1957). В Западном Казахстане размеры участков обитания мохноногого тушканчика были относительно невелики: у самцов в среднем 4.0±0.7 га (n=4), у самок — 2.9±0.6 га (n=3).

Максимальная степень перекрывания участков обитания достигала 100% как в сезон размножения, так и по окончании его (однако, по-видимому, не у особей одного пола). Границы участков обитания некоторых самцов и самок совпадали, но партнеры при этом использовали разные, хотя и располагающиеся относительно близко одна от другой, дневочные норы. В связи с этим сделан вывод, что во взаимоотношениях особей противоположного пола проявляются некоторые элементы моногамии (Роговин, 1983). Однако парные связи непрочные, и при увеличении плотности населения, по-видимому, сменяются промискуитетом.

В пустынях Средней Азии индивидуальные участки взрослых самок обычно располагались обособленно один от другого, тогда как участки обитания взрослых самцов широко перекрывались, в том числе с участками самок (Веревкин и др., 1988). В Монголии, в условиях плотных поселений (6-18 особей/га), отмечено широкое перекрывание участков обитания особей одного пола, чему способствует подавление взаимной агрессивности при увеличении плотности населения (Шенброт и др., 1995). Один из примеров пространственного распределения участков обитания взрослых особей показан на рис. 3.5.3.

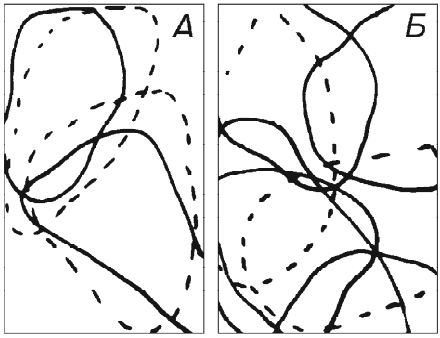


Рис. 3.5.3. Пространственное распределение участков обитания взрослых самцов и самок мохноногого тушканчика, *Dipus sagitta*, в период размножения (*А*) и по его окончании (*Б*). Участки самок выделены сплошной линией, участки самцов — штриховой линией (по: Роговин, 1983).

Большинство особей в поселениях мохноногого тушканчика живет оседло, по крайней мере, в течение 2–3 месяцев, но у некоторых зверьков отмечено смещение основной части участка обитания: у самок оно составляло 300–900 м, у самцов — 500–1700 м. Смещение могло быть кратковременным (на 4–5 дней), с последующим восстановлением участка обитания в прежних границах, либо поэтапным, с полной сменой занимаемых участков в течение 2–3 недель (Орлов, 1957; Веревкин и др., 1988). По наблюдениям в неволе, взрослые особи крайне агрессивно реагируют друг на друга, и содержать вместе двух и более зверьков практически невозможно (Фокин, 1978). По другим данным, при парном ссаживании незнакомых особей одного пола на “нейтральной территории” отмечаются преимущественно миролюбивые взаимодействия (56% от общего числа контактов), при этом число подходов к партнеру в 2.5 раза превышает число избеганий контактов с ним (доля последних равна 11%); агрессивные взаимодействия отмечены в 33% случаев (Роговин, 1983). Среди миролюбивых форм поведения отмечены назо-назальные и назо-анальные контакты, подлезание под партнера, подставление под чистку, груминг партнера и следование за ним. При ссаживании особей, сходных по своему темпераменту, отмечаются агонистические взаимодействия — боксирование, выпады и схватки (Роговин, 1985а). В природе в период размножения между конкурирующими самцами возникают агрессивные конфликты (Казанцева, Фенюк, 1937, цит. по Шенброт и др., 1995).

Емуранчик обыкновенный, *Stylodipus (Scirtopoda) telum*, распространен в степной и пустынной зонах Юго-Востока России и Южной Украины, в Казахстане, Монголии и Китае (Джунгария). Период размножения этого вида сильно растянут, и беременные самки встречаются с середины марта до середины августа (Соколов, 1977). Каждая самка приносит один помет в году, и в нем насчитывается от 1 до 9 детенышей (в среднем, в зависимости от региона, 4.4–5.2). Сеголетки не принимают участи в размножении (Мокроусов, 1957; Лобачев, Шенброт, 1976; Фокин, 1978; Роговин, 1983; Шенброт и др., 1995).

Площадь индивидуальных участков взрослых особей сравнительно невелика — от 0.04 до 0.47 га (Ходашева, 1953; Лобачев, Шенброт, 1980; Роговин, 1983). Участки обитания у самцов в среднем крупнее, чем у самок — 2.7±0.3 га (n=9) и 2.1±0.3 га (n=6), соответственно (Роговин, 1983). Половые различия обнаруживаются не только в размерах участков обитания, но и в характере их использования. Самцы относительно равномерно используют пространство в пределах своих участков обитания с расположенной в центре постоянной дневочной норой. Самки, напротив, более интенсивно используют центральную часть участка, где отсутствуют постоянные дневочные норы, расположенные на периферии. Участки обитания самцов частично перекрываются, тогда как участки самок обычно располагаются обособленно и могут соприкасаться своими границами (рис. 3.5.4).

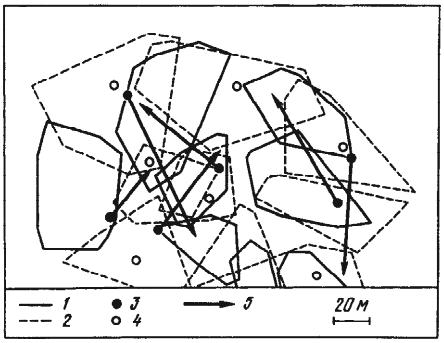


Рис. 3.5.4. Пространственное распределение участков обитания взрослых самцов и самок емуранчика обыкновенного, *Stylodipus telum*, в Дагестане (Ногайская степь, май 1991 г.). 1 — границы индивидуальных участков самок, 2 — границы индивидуальных участков самцов, 3 — выводковые норы самок, 4 — дневочные норы самцов, 5 — кратковременные дальние выходы самок за пределы своих участков (по: Шенброт и др., 1995).

Иная пространственная структура обнаружена в поселениях емуранчика обыкновенного в Западном Казахстане (Роговин, 1983). В этих поселениях степень перекрывания участков обитания, как среди однополых, так и среди разнополых особей, была высокой и в некоторых случаях (но, по-видимому, не у особей одного пола) достигала 100% (рис. 3.5.5). Границы участков обитания некоторых самцов и самок практически совпадали, но партнеры при этом использовали разные дневочные норы.

Часть особей в поселениях емуранчика обыкновенного постоянно живет на одних и тех же участках обитания в течение длительного периода — до полутора лет; у других особей участки обитания могут смещаться на 350–600 м (Шенброт и др., 1995).

Таким образом, для емуранчика обыкновенного характерна высокая пластичность пространственно-этологической структуры.

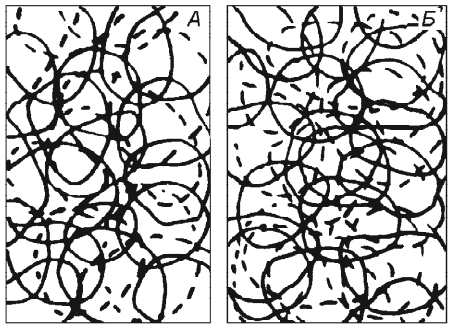


Рис. 3.5.5. Пространственное распределение участков обитания взрослых самцов и самок емуранчика обыкновенного, *Stylodipus telum*, в Западном Казахстане в период размножения (*А*) и по его окончании (*Б*). Обозначения как на рис. 3.5.3 (по: Роговин, 1983).

В природе зверьки почти не проявляют агрессии по отношению к сородичам и зачастую кормятся рядом (Фенюк, 1929, цит. по Шенброт и др., 1995; Андриевский, Елисеев, 1952; Роговин, 1983). Миролюбивые контакты отмечены в 58% случаев; в 22% случаев зверьки демонстрировали взаимное избегание контактов, а на долю агрессивных взаимодействий приходилось 19% (Роговин, 1983).

Гребнепалый тушканчик, *Paradipus ctenodactylus* — наиболее специализированный обитатель песков, встречающийся только в пустынях Средней Азии (Кызылкумы и Каракумы). Сезон размножения этого вида приходится на весенние (апрель-май) и летние месяцы (вторая половина июля). Самки приносят по 2–3 детеныша в одном выводке (Шенброт, 1980).

Данные о пространственно-этологической структуре популяций этого вида очень скудны. Известно, что индивидуальные участки взрослых особей имеют узкую, вытянутую форму, поскольку они используют, преимущественно, вершины песчаных гряд. Длина индивидуальных участков варьирует от 500 м до 2 км (Сабилаев, 1969; Шенброт и др., 1995). При низкой плотности населения (4 особи/км^2) размеры индивидуальных участков взрослых самцов достигают 50 га, а у самок — 20–30 га, при этом участки обитания особей-соседей широко перекрываются (Миронов, 1988б).

Особенности социального поведения гребнепалого тушканчика не изучены.

Тушканчик Бобринского, *Allactodipus bobrinskii*, — эндемик, распространенный только в пустынях Средней Азии (Туранская низменность). Размножение этого вида начинается в конце марта — начале апреля и, с перерывом в середине лета, продолжается до середины октября. В выводках

самок насчитывается от 2 до 7 детенышей, в среднем — 2.5–5.3, в зависимости от возраста самок (Шенброт, 1980).

Данные о пространственно-этологической структуре популяций этого вида также очень скудны. При средней плотности населения (1 особь/га), взрослые самцы занимали индивидуальные участки обитания площадью 2.56 га, а взрослые самки — в среднем 1.45 га. Участки обитания особей-соседей широко перекрываются и, по-видимому, не охраняются (Шенброт и др., 1995).

Особенности социального поведения тушканчика Бобринского не изучены.

Итак, к общим характеристикам пространственно-этологической структуры поселений рассмотренных видов семейства Dipodidae следует отнести значительную степень перекрывания индивидуальных участков особей одного пола, которые при высокой плотности популяции образуют локальные скопления (агрегации), существующие как в период размножения, так и по его окончании. Несмотря на наличие таких агрегаций, взрослые особи используют разные норы, и, соответственно, парные связи в популяциях тушканчиков остаются слабыми, а молодняк расселяется в короткие сроки после выхода из выводковых нор. Особо следует отметить сравнительно низкую частоту агрессивных взаимодействий между взрослыми особями и преобладающую тенденцию избегания контактов, особенно при высокой плотности населения. Перечисленные особенности пространственно-этологической структуры заметно выделяют тушканчиков среди других видов рассматриваемой категории.

3.6. Семейство мешотчатых прыгунов, Heteromyidae

Среди представителей этого семейства относительно хорошо изучен кенгуровый прыгун Мерриама, *Dipodomys merriami*, живущий в пустынях на юге и юго-западе США. Особи этого вида отличаются большой продолжительностью жизни в неволе — до 7 лет (Egoscue et al., 1970), хотя в природе они живут в среднем 8.3 месяца (McClenaghan, 1984). Размножение кенгурового прыгуна Мерриама происходит круглый год, но пик репродуктивной активности приходится на весну и начало лета (McClenaghan, 1984). Самки приносят не менее двух выводков в год, но в каждом выводке бывает только 2–3 детеныша (Reynolds, 1960; French et al., 1967; Daly et al., 1984; Randall, 1993). В отличие от знамехвостого кенгурового прыгуна, *D. spectabilis*, кенгуровый прыгун Мерриама не запасает в своих норах большого количества семян растений (Jones, 1982, цит. по Behrends et al., 1986a).

Размножающиеся самки занимают, преимущественно, обособленные участки обитания, тогда как самцы образуют агрегации с перекрывающи-

мися участками. Средняя площадь участков обитания (*minimum convex polygon*), по данным разных авторов, варьирует от 0.19 до 2.6 га у самцов и от 0.16 до 1.4 га у самок (Reynolds, 1960; O'Farrell, 1980; Behrends et al., 1986a; Jones, 1989). Таким образом, самцы занимают более крупные участки обитания в сравнении с самками.

В одном из исследований, проведенном в 1972–1973 гг. в пустыне Невада (США), изучали пространственное распределение взрослых особей на площадке мечения размером 2.7 га (O'Farrell, 1980). Исследование показало, что взаимное перекрывание участков обитания взрослых самок (причем, не более чем у двух особей) отмечается редко, преимущественно зимой и весной. Однако степень перекрывания может быть относительно высокой — до 60%. Участки обитания многих самцов группируются, при этом число самцов со взаимно перекрывающимися участками может достигать 14 (Behrends et al., 1986b). Доля совместно используемой площади участков обитания у самцов варьирует от 20 до 50%. Участки разнополых особей в наибольшей степени перекрываются в сезон размножения, за исключением периодов беременности самок, когда последние становятся агрессивными по отношению к самцам. В сезон размножения самцы менее толерантны по отношению друг к другу, и степень взаимного перекрывания их участков снижается (O'Farrell, 1980).

Один из примеров пространственного распределения участков обитания самцов и самок *D. merriami* показан на рис. 3.6.1.

Участки обитания зверьков на этом рисунке представлены в виде эллиптической аппроксимации, позволяющей оценить их размеры, ориентацию в пространстве и степень перекрывания (O'Farrell, 1980). Рисунок наглядно демонстрирует малую степень перекрывания участков двух самок (*№ 8* и *10*) и, напротив, значительную степень перекрывания участков нескольких самцов.

На протяжении годового цикла наблюдений удалось проследить изменение степени перекрывания участков в зависимости от колебаний плотности населения. Установлено, что с увеличением плотности популяции степень перекрывания участков обитания возрастала. В период размножения участки особей противоположного пола перекрывались в наибольшей степени; в этот же период участки особей одного пола были максимально разобщенными (O'Farrell, 1980).

Сходные данные получены в другом исследовании, авторы которого установили, что степень перекрывания участков обитания самцов, равно как и разнополых особей, приблизительно одинакова, и значительно больше степени взаимного перекрывания участков самок (Behrends et al., 1986a).

В другом исследовании, проведенном в штате Аризона (США), в течение ряда лет (с 1977 по 1984 гг.) изучали распределение взрослых особей на площадке мечения размером 20 га (Zeng, Brown, 1987). Авторы этого исследова-

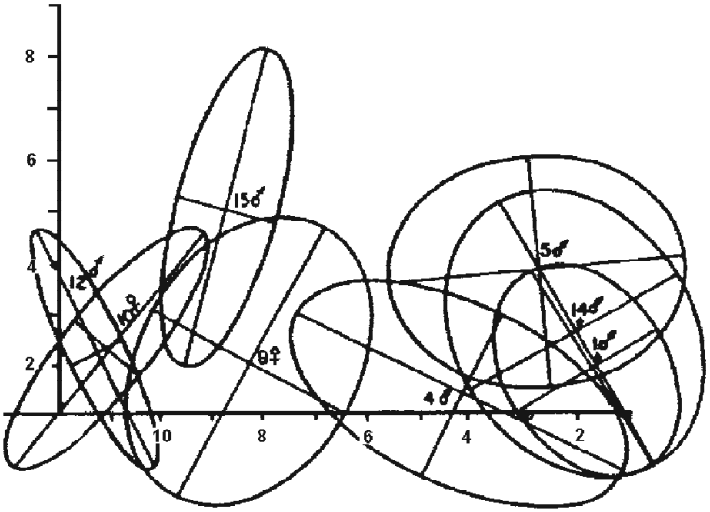


Рис. 3.6.1. Распределение участков обитания шести самцов и двух самок кенгурового прыгуна Мерриама, *Dipodomys merriami*, на площадке мечения размером 2.7 га в пустыне Невада (США) в марте 1972 г. Участки показаны в виде эллиптической аппроксимации. Цифрами обозначены номера зверьков. Шкала — расстояние в сотнях метров (по: O'Farrell, 1980, с изменениями).

ния установили, что характерной особенностью экологии и поведения *D. merriami* являются частые перемещения взрослых самцов и самок на значительные, в сравнении с размерами их участков, расстояния. Так, например, смещение центров активности большей части самок в течение месяца составляло 20 метров, а у некоторых самок — 280 м. Аналогичная картина обнаружена и у самцов, среди которых встречаются особи, смещение участков которых за месяц составляло 390 м. Причины смещения центров активности взрослых особей были различными, но главные из них две: изменение в распределении кормовых ресурсов и смена социального окружения.

Более подробные наблюдения с использованием радиотелеметрии в течение трех лет на площадке мечения размером 25 га показали, что и у самцов, и у самок можно выделить наиболее активно используемое "ядро" участка обитания, за пределы которого зверьки совершают регулярные выходы для обследования окружающей территории (Jones, 1989). Площадь "ядра" составляла в среднем 6670 м^2 у самцов (n=5) и 1660 м^2 у самок (n=4). Взаимное расположение "ядер" участков обитания самцов и самок на площадке мечения показано на рис. 3.6.2.

"Ядра" участков обитания самок обычно расположены изолированно одно от другого, тогда как "ядра" участков самцов могут перекрываться в значительной степени.

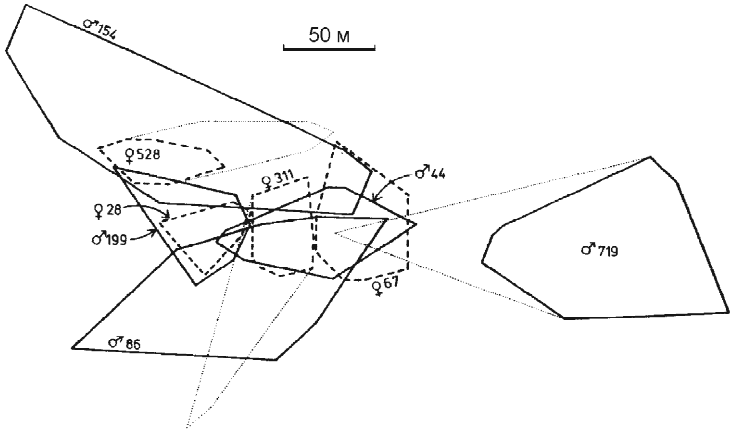


Рис. 3.6.2. Взаимное расположение “ядер” участков обитания пяти самцов и четырех самок кенгурового прыгуна Мерриама, *Dipodomys merriami*, на площадке мечения размером 25 га в пустыне Аризона (США). Сплошные линии — участки самцов, штриховые линии — участки самок, пунктирные линии — выходы зверьков за пределы “ядра” участка обитания. Цифрами обозначены номера зверьков (по: Jones, 1989).

На участке обитания каждого зверька располагается несколько нор (Behrends et al., 1986a; Jones, 1989), и они последовательно используются особью-резидентом в течение определенного периода. Так, например, на участке одной из самок насчитали 11 нор, которые она регулярно посещала в течение 35 дней (Jones, 1989).

Самцы, у которых площадь “ядра” участка составляла в среднем 0.67 га, что приблизительно соответствует окружности диаметром 92 м, регулярно выходили за его пределы на расстояние до 214 м. Площадь “ядра” участка самок равнялась в среднем 0.17 га, и это соответствует окружности диаметром 46 м. Две самки, участки которых показаны на рис. 3.6.2, совершали выходы за пределы “ядра” на расстояние 101 и 123 м.

Подобные “экскурсии” наблюдаются у оседлых зверьков преимущественно в сезон размножения и объясняются, прежде всего, изменением физиологического состояния ближайших соседей. Смещение участков самцов может быть реакцией на рецептивных самок. У самок самые значительные перемещения зарегистрированы в период эструса, и это связывают с поиском наиболее подходящих партнеров для спаривания (Behrends et al., 1986a).

Наблюдения показывают, что самец спаривается с несколькими самками, чьи участки находятся в пределах его владений. Самки, напротив, оказы-

вают предпочтение выборочным самцам, а других избегают. В конечном итоге, и у тех, и у других, насчитывается несколько половых партнеров, поэтому систему спаривания у кенгурового прыгуна Мерриама называют как полигинической, так и полиандрической (Randall, 1987, 1989, 1991).

Вследствие перекрывания участков обитания в период размножения у самцов обостряется конкуренция за самок. Среди конкурирующих самцов выделяется доминирующая особь, которая прогоняет с участка рецептивной самки более слабых соперников (Randall, 1993). В целом, и у самцов, и у самок агрессивное поведение по отношению к особям-соседям выражено в меньшей степени, чем по отношению к незнакомым сородичам (рис. 3.6.3), поэтому можно утверждать, что *D. merriami* — менее агрессивный вид в сравнении, например, с *D. spectabilis* (Randall, 1989).

Агрессивные взаимодействия между особями-соседями у кенгурового прыгуна Мерриама относительно редки. В ряде случаев отмечали преследование одного зверька другим, если они сближались на расстояние от 1 до 5 метров, но в других ситуациях те же самые зверьки могли обходиться без взаимной агрессии, даже если находились в непосредственной близости друг от друга (Behrends et al., 1986a).

Забота о потомстве выражена только у самок (Behrends et al., 1986b). По окончании периода молочного вскармливания они перестают обращать внимание на своих детенышей, которые в скором времени расселяются из материнской норы. В некоторых случаях самка оставляет нору с подросшими детенышами и переселяется на другое место (Reichman, 1983).

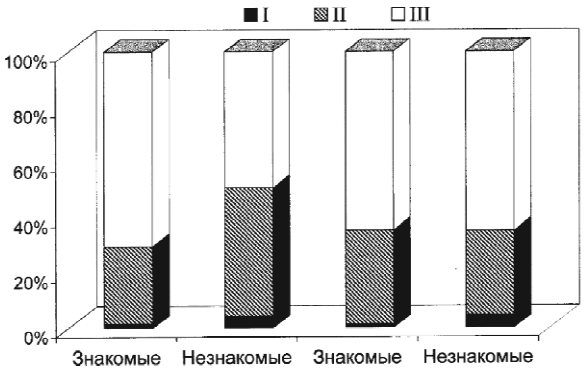


Рис. 3.6.3. Соотношение различных форм взаимодействий в опытах по ссаживанию взрослых самцов (левые столбики) и самок (правые столбики) кенгурового прыгуна Мерриама, *Dipodomys merriami,* на нейтральной территории в течение 15 минут. Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — миролюбивые (по: Randall, 1989).

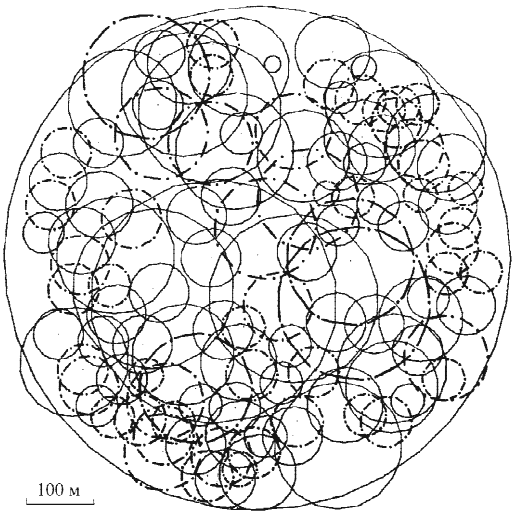


Рис. 3.6.4. Распределение участков обитания самцов (сплошная линия) и самок (штрихпунктирная линия) длиннохвостого мешотчатого прыгуна, *Perognathus formosus*, на площадке мечения размером 9 га летом 1966 г. (по: Maza et al., 1973, с изменениями).

Длиннохвостый мешотчатый прыгун, *Perognathus formosus*, распространен в аридных регионах на западе США. Пространственно-этологическую структуру поселений этого вида изучали на круговых площадках мечения размером 9 га, оборудованных по периметру непроницаемым для грызунов ограждением (Maza et al., 1973). Распределение участков обитания самцов и самок, средняя площадь которых составляла 5500 м^2, в середине репродуктивного сезона показано на рис. 3.6.4.

В пределах площадки мечения располагались участки обитания 125 особей, относящихся к разным половозрастным группам. Следует отметить, что степень перекрывания участков обитания была высокой как среди особей одного пола, так и у самцов с самками. Самые крупные участки обитания, показанные кругами наибольшего диаметра, занимали взрослые, размножающиеся самцы; они перемещались в пределах площадки мечения на значительные расстояния. Размножающиеся самки относились к категории наиболее оседлых особей. Подвижность молодых и взрослых самцов и самок, не принимавших участия в размножении, была самой низкой (Maza et al., 1973).

Зимой, с окончанием размножения, число особей в пределах площадки мечения сократилось в 2.5 раза (рис. 3.6.5).

Степень перекрывания участков самок существенно снизилась, но у самцов сохранились агрегации из 3–5 особей с перекрывающимися участками обитания. Особо следует отметить высокую стабильность сложившейся пространственной структуры: за семилетний период наблюдений лишь у 5% особей участки обитания переместились на значительное рас-

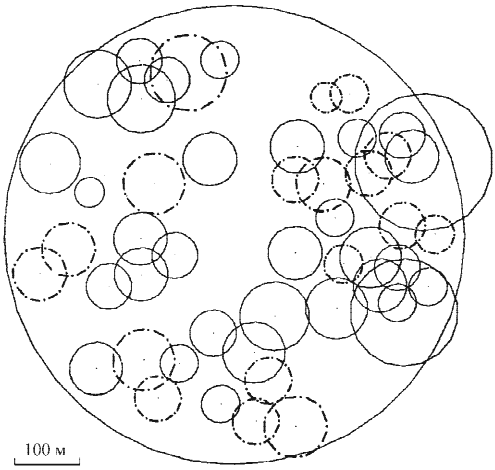


Рис. 3.6.5. Распределение участков обитания самцов и самок длиннохвостого мешотчатого прыгуна, *Perognathus formosus*, на площадке мечения размером 9 га зимой 1966–1967 гг. Обозначения как на рис. 3.6.4 (по: Maza et al., 1973, с изменениями).

стояние, тогда как у остальных зверьков смещение центра участка за многолетний период не превышало 7.5 м.

Эксперименты с изъятием части особей-резидентов на две недели с последующим их возвращением показали, что освободившиеся участки обитания быстро занимали особи с периферии площадки наблюдений. Однако возвращение временно удаленных резидентов приводило к восстановлению пространственной структуры, сложившейся до начала эксперимента, причем все резиденты без исключения заняли свои прежние участки обитания (Smith et al., 1980).

Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре поселений этого вида в доступных литературных источниках не обнаружено.

Пространственно-этологическая структура поселений двух рассмотренных видов мешотчатых прыгунов, прежде всего, характеризуется значительной степенью перекрывания участков обитания взрослых самцов, а также молодых особей вне зависимости от их пола. У размножающихся самок в репродуктивный период обнаруживается достаточно отчетливо выраженная пространственная сегрегация, которая поддерживается, судя по результатам лабораторных экспериментов, не агрессивными взаимодействиями, а взаимным избеганием контактов. Особо следует отметить высокую степень оседлости взрослых самок. Агрегации взрослых и молодых особей, существующие в течение сезона размножения, сохраняются и по его окончании, хотя состав агрегаций меняется на разных фазах годового репродуктивного цикла. Устойчивые парные связи у *D. merriami* и *P. formosus*, по-видимому, отсутствуют, и самки выращи-

вают потомство без участия самцов. Распределение участков обитания взрослых особей в репродуктивный период позволяет утверждать, что система спариваний у рассматриваемых видов — промискуитет, хотя некоторые исследователи употребляют такие термины, как полигиния или полиандрия. Среди самцов, конкурирующих за самок, скорее всего, устанавливается иерархия доминирования, как, например, у *D. merriami*, и доминирующие самцы получают преимущественный доступ к рецептивным самкам.

3.7. Семейство свинковых, Caviidae

Среди представителей семейства свинковых можно выделить ряд видов, у которых формируются агрегации взрослых разнополых особей. В их числе горная свинка (*Microcavia australis*), куи (*Galea musteloides*), и морские свинки (*Cavia aperea* и *Cavia porcellus*).

Горная свинка, *Microcavia australis*, распространенная в степях и полупустынях Аргентины, внешним обликом напоминает бесхвостого суслика. Этот вид может существовать при полном отсутствии травяного покрова, поскольку взрослые особи свободно лазают по ветвям деревьев и кустарников, используя в пищу их плоды и листья. Излюбленные места обитания горной свинки — заросли колючих кустарников (в особенности *Schinus fasiculatus* и *Condalia microphylla*), которые служат надежным убежищем от непогоды и хищников (Rood, 1970; Tognelli et al., 1995). Вокруг кустов, облюбованных зверьками, со временем образуются лишенные растительности площадки шириной 1–2 метра, на которых сосредоточена их основная активность. Под кронами кустов они делают пологие углубления, где отдыхают в ночные часы и непогоду, а также выкапывают просто устроенные норы без гнездовых камер.

Репродуктивный период у горной свинки очень продолжительный — с августа по апрель, однако пик размножения приходится на октябрь-декабрь. Беременность длится 54 дня. За сезон размножения каждая взрослая самка приносит до 5 выводков, в которых бывает от 1 до 5 детенышей (в среднем — 2.8±0.3, n=16). Зверьки в возрасте от 1 до 3 месяцев считаются полувзрослыми, а старше 3 месяцев — взрослыми. Самки-сеголетки могут приносить потомство по достижении 3-4 месяцев. Смертность в популяциях горной свинки очень высока (до 90%), главным образом, из-за хищников (Rood, 1970).

Исследования, проведенные в 1966-1967 гг. в Аргентине (Rood, 1970, 1972) с использованием наблюдений за мечеными особями на площадке размером 1.8 га, а также в вольерах площадью 25 м^2, позволили составить достаточно полное представление о пространственно-этологической структуре популяций горной свинки. Установлено, что самцы этого вида зани-

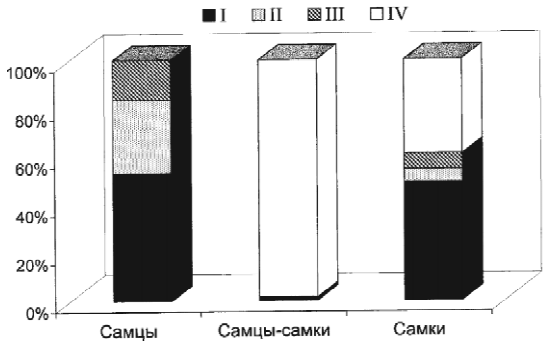


Рис. 3.7.1. Соотношение различных форм взаимодействий между взрослыми особями горной свинки, *Microcavia australis*, в однополых и разнополых диадах. Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные агонистические, IV — миролюбивые (по: Rood, 1972).

мают участки обитания площадью в среднем 3942±516 м^2 (n=22). Они по своим размерам практически вдвое превышают участки обитания самок, площадь которых составляет в среднем 2187±235 м^2 (n=16).

Участки обитания разнополых особей в значительной степени перекрываются, равно как и участки особей одного пола. Пространственное распределение взрослых особей таково, что можно выделить относительно постоянные агрегации, объединяющие нескольких ближайших соседей. В таких агрегациях каждая взрослая самка занимает постоянное убежище под двумя-тремя кустами либо под одним крупным кустом, а взрослые самцы постоянно перемещаются, задерживаясь несколько дней на участке какой-либо готовой к спариванию самки.

Взаимодействия между взрослыми самцами преимущественно агрессивны (рис. 3.7.1) и организованы в систему иерархического доминирования. Каждый самец знаком с несколькими ближайшими соседями своего пола, чьи участки обитания перекрываются с его собственным участком. Поведение самца при встрече с партнерами зависит от предварительного общения с ними. Подчиненные самцы обычно избегают прямых контактов с самцом-доминантом, но если последний замечает подчиненного самца на дистанции прямой видимости, их встреча чаще всего заканчивается преследованием (в 53% случаев, n=131).

Наибольшее число контактов между самцами отмечено в тех случаях, когда они собираются на участке рецептивной самки. Доминант активно отгоняет конкурентов от куста, под которым располагается убежище самки, но подчиненные самцы стараются использовать любую возможность приблизиться к самке и спариться с ней. Тем не менее, преимущество в обладании самкой всегда остается за доминантом.

Порядок доминирования среди самцов не меняется, если состав группировки (агрегации) остается постоянным. В одной из подобных агрегаций, состоящей из нескольких самцов, два самца занимали положение доминан-

та и субдоминанта в течение длительного периода — с апреля по декабрь. После возобновления наблюдений в феврале следующего года обнаружилось исчезновение этих самцов, а доминантом в группировке стал самец, ранее занимавший третью позицию в иерархии.

Характер взаимоотношений между взрослыми самками зависит от многих факторов. Обычно каждая самка занимает обособленный участок обитания и редко общается с другими особями своего пола. Немногочисленные контакты, в том числе с полувзрослыми и молодыми самками, чаще всего бывают агрессивными (рис. 3.7.1). Такое поведение можно интерпретировать как территориальное, т.е. связанное с охраной территории. Наряду с этим, известны ситуации, когда две или три кормящие самки жили под одним кустом и занимали общий участок обитания. При встрече они обнюхивали друг друга (назо-назальный контакт), нередко сидели бок о бок (скучивание) и чистили друг друга (аллогруминг). При совместном обитании самки кормили молоком не только своих, но и чужих детенышей. Подобные взаимоотношения устанавливаются, по-видимому, среди родственных особей (например, между матерью и ее взрослой дочерью либо между сестрами). В одной из групп, объединявшей трех самок, наиболее тесные и миролюбивые отношения сложились между двумя самками, и они нередко преследовали третью, которая, в свою очередь, избегала прямых контактов с первыми двумя. Таким образом, некоторое подобие иерархии может устанавливаться и среди самок.

Взаимодействия, зарегистрированные между особями противоположного пола, были, как правило, миролюбивыми (в 98.4% случаев, n=232), и их инициаторами чаще всего выступали самцы (рис. 3.7.1). Отношение взрослых самцов к полувзрослым и яловым самкам было нейтральным, и в этом случае взаимодействия между особями противоположного пола были кратковременными. Самцы гораздо чаще контактировали с беременными или кормящими самками и могли неотлучно находиться на их участках обитания в течение многих часов.

Взаимодействия между взрослыми самцами и детенышами были преимущественно миролюбивыми: из 119 зарегистрированных контактов лишь один отнесен к агонистическим (кратковременное преследование).

Самки дружелюбно относятся к своим детенышам, но лишь до появления очередного выводка. После этого отношение к подросшему молодняку кардинально меняется, и самка агрессивно преследует детенышей из первого выводка, если те оказываются поблизости.

Первую неделю после появления на свет детеныши, как правило, не удаляются от основного убежища (куста), обычно располагающегося в центре материнского участка (хотя отмечен факт, когда один из детенышей в возрасте трех дней предпринял попытку отойти от куста на 50 м). При

появлении самки детеныши подбегают к ней и начинают сосать молоко. Если две или три самки живут под одним кустом, они могут кормить молоком не только своих, но и чужих детенышей. При этом каждая самка распознает своих детенышей, а на чужих может реагировать агрессивно.

У детенышей из одного выводка отмечается высокая частота миролюбивых контактов, в том числе назо-назальных, налезаний на партнера, скучиваний, а также игровых преследований.

В возрасте от одной до двух недель молодые зверьки могут следовать за самкой, удалясь от основного убежища на значительное расстояние. Молодые самки в этом возрасте становятся сексуально привлекательными для взрослых самцов, и последние нередко делают попытки спариваться с ними. В двухнедельном возрасте детеныши начинают испытывать нехватку молока, получаемого от матери, и это может стать причиной, провоцирующей подрастающих детенышей сосать молоко у какой-либо другой самки с более поздним выводком. Показательно, что в этом случае никаких конфликтов между самками и детенышами не происходит. У детенышей старше трех недель возникают первые конфликты с взрослыми особями. Они не оставляют попыток сосать молоко у своей матери, и это неизменно вызывает агрессивную реакцию с ее стороны.

В возрасте около месяца молодые особи занимают обособленные участки обитания с подходящим убежищем-кустом. Их дальнейшая судьба в значительной мере зависит от плотности популяции. В поселениях с высокой плотностью молодняк вынужден мигрировать, и это резко повышает вероятность его гибели. При низкой численности молодые самки могут образовывать тесные ассоциации со своими матерями, и позднее, в случае гибели взрослой особи, “унаследовать” материнский участок. Полувзрослые самцы чаще всего мигрируют, и основной причиной их расселения является агрессивное отношение со стороны взрослых особей. В результате молодые мигрирующие самцы становятся жертвой хищников гораздо чаще, чем самки.

Полевые исследования дополнены наблюдениями за группой взрослых особей, помещенных в небольшую вольеру (Rood, 1972). Они показали, что реакция резидентов на подсаживаемых “чужаков” зависит от их половой принадлежности. Самцы-резиденты миролюбиво относились к подсаженным самкам и пытались спариваться с ними, тогда как самки-резиденты неизменно атаковали всех “чужаков” своего пола. “Чужаки” никогда не пытались активно обороняться и спасались бегством, забираясь на ветви растущего в вольере кустарника.

Подводя итог этим исследованиям, остается подчеркнуть, что пространственно-этологическая структура поселений горной свинки хорошо адаптирована к условиям, в которых, из-за значительного пресса хищников, происходит ускоренное обновление состава популяции (Rood, 1970). Агрессивное поведе-

ние рассматривается как механизм регуляции пространственного распределения взрослых особей и стимуляции расселения молодняка. Взаимоотношения между взрослыми самками основаны, как правило, на территориальном доминировании. Иерархия доминирования среди самцов оптимизирует систему спаривания, при которой максимальный репродуктивный успех получают особи старшего возраста. Из-за высокого уровня смертности самцов в агрегациях происходит регулярная смена доминантов, и низкоранговые особи со временем получают возможность занять высокое иерархическое положение. Миролюбивые взаимодействия между половыми партнерами обеспечивают максимальный успех размножения. Самки спариваются с любыми самцами в составе агрегаций. Адаптивными являются и определенные формы кооперации: скучивание особей в убежищах в непогоду, акустическая сигнализация при появлении хищника, взаимные социальные чистки. Кроме того, некоторые (по-видимому, родственные) самки могут занимать общий участок обитания и совместно выкармливать потомство, хотя адаптивный смысл такого поведения не вполне понятен. С одной стороны, дополнительные порции молока, получаемые детенышами от приемной матери, ускоряют темпы их роста. Кроме того, у детенышей, оставшихся без матери (в случае ее гибели), увеличиваются шансы на выживание. С другой стороны, приемная мать, выкармливающая чужих детенышей, в какой-то мере лишает молока свой собственный выводок. В этой ситуации агрессивность самки по отношению к чужим детенышам может рассматриваться как поведенческий механизм, способствующий выживанию ее потомства (Rood, 1970).

Дикая морская свинка *Cavia aperea*, распространенная в высокотравных степях (пампасах) Бразилии, Парагвая и Аргентины — исключительно зеленоядный вид, способный размножаться круглогодично, однако пик размножения приходится на весенние месяцы. Беременность длится 67–68 дней. Число детенышей в выводках варьирует от 1 до 6, и в среднем составляет 2.2 (Rood, 1972).

Исследование, проведенное в 1966–1967 гг. в Аргентине (Rood, 1972), с использованием наблюдений за мечеными зверьками на площадке вылова размером около 1.2 га, а также в вольерах 5×5 м, показало, что взрослые самцы занимают участки обитания площадью в среднем 1387±219 м^2 (n=9), а самки — 1173±164 м^2 (n=8). Участки самцов и самок, равно как и особей одного пола, перекрывались в значительной степени; полностью обособленного участка не обнаружено ни у одного зверька. Расположение участков обитания оставалось неизменным, если биотопы, по тем или иным причинам (например, вследствие интенсивного выпаса скота), не нарушались. В ряде случаев отмечено смещение участков обитания на 40–60 м по мере выедания наиболее предпочитаемых кормовых растений.

Как показали наблюдения, взрослые особи нередко кормятся группами, при этом индивидуальная дистанция между ними нередко составляет всего

1–2 метра. Из-за высокой и густой растительности, произрастающей на площадке вылова, за весь период наблюдений зарегистрировано лишь 24 контакта. Большинство взаимодействий отмечено между взрослыми особями одного пола, а также между самками и полувзрослыми зверьками. Среди агонистических взаимодействий преобладали преследования и избегание контактов. Схватку самцов наблюдали лишь в одном случае — в присутствии рецептивной самки.

Наблюдения в вольерах (Rood, 1972) показали, что у самцов устанавливается линейная иерархия доминирования, и в некоторых ситуациях происходит смена доминантов. В одном случае зарегистрировано изменение иерархического статуса у двух самцов в возрасте старше 6 месяцев, среди которых один был доминантом, а другой субдоминантом. Через два месяца доминант был смещен субдоминантом, набравшим дополнительный вес, превышающий вес доминанта. В другом случае важную роль сыграл фактор предварительно освоенного пространства. В вольеру выпустили самца-"чужака", вес которого на 200 г превосходил вес доминанта в группе резидентов. "Чужак" был немедленно атакован более мелким доминантом и долгое время занимал подчиненное положение в группировке, однако через 7 месяцев стал доминантом. Если состав группы остается постоянным, порядок иерархии среди самцов обычно не меняется.

Взрослые самки в вольерных группировках крайне агрессивно реагировали друг на друга, и у них, как и среди самцов, устанавливалась линейная иерархия доминирования, порядок которой почти не нарушался. Социальные чистки в вольерных группировках были редкими.

В период спариваний на участке рецептивной самки собирается несколько самцов, и доминирующий самец агрессивно реагирует на приближающихся к самке низкоранговых соперников, отгоняя их на некоторое расстояние. Поскольку доминант нередко занят преследованием конкурентов, низкоранговые самцы в его отсутствие приближаются к самке и спариваются с ней. Тем не менее, доминант чаще контактирует с самкой и спаривается первым. После успешного спаривания он уходит, и его место занимают подчиненные самцы. Они постоянно преследуют самку, и когда она останавливается, спариваются с ней. В итоге, с самкой, помимо доминанта, спаривается и большинство подчиненных самцов.

В наблюдениях за вольерными группировками установлено, что реакция самцов-резидентов на подсаживаемых самцов-"чужаков" крайне агрессивна. Самки также нападали на подсаживаемых "чужаков" своего пола. Поведение самцов по отношению к незнакомым самкам было амбивалентным: периодические попытки к садкам сменялись атаками и преследованием.

В другом исследовании проводили наблюдения за группировкой из четырех самцов и двух самок в вольере площадью 16 м^2 (Sachser, Hendrichs,

1982). За счет активного размножения численность группировки через два года увеличилась до 50 особей. Самцы активно ухаживали за рецептивными и нерецептивными самками и объединялись в подгруппы, отдававшие предпочтение опрелеленным партнерам. В каждой подгруппе выделялся доминант, который монополизировал самок, находящихся в состоянии эструса, отдавая им особое предпочтение. Самки также предпочитали спариваться с определенными самцами. В агонистических взаимодействиях они могли одерживать верх над низкоранговыми особями другого пола. В некоторых случаях между половыми партнерами поддерживались относительно устойчивые социальные связи, сохранявшиеся на протяжении всего периода наблюдений (27 месяцев), хотя в целом это не характерно для представителей рода *Cavia*.

В целом, пространственно-этологическую структуру поселений *C. aperea* можно представить в виде системы агрегаций взрослых разнополых особей с частично или полностью перекрывающимися участками обитания. В этих агрегациях и у самцов, и у самок устанавливается иерархия доминирования. Доминантами обычно становятся особи старшего возраста, отличающиеся, к тому же, более крупными размерами. Самцы-доминанты получают определенное преимущество в спариваниях с самками, однако и низкоранговые самцы принимают активное участие в размножении. Определенную роль в регуляции спариваний играет предпочтение полового партнера со стороны самок (Rood, 1972).

Сходные черты пространственно-этологической структуры обнаруживаются и у морской свинки, *Cavia porcellus*, распространенной в Центральной и Южной Америке, однако у этого вида есть существенное отличие: взрослые самки, как правило, игнорируют друг друга, и агрессивные взаимодействия между ними редки, поэтому иерархия доминирования устанавливается только среди самцов (Rood, 1972).

Наблюдения за группировкой из шести самцов и восьми самок в вольере площадью 144 м^2 (Fuchs, 1980) показали, что во время отдыха зверьки часто скучивались друг с другом, но взаимные социальные чистки были, тем не менее, редкими. Взаимодействия, зарегистрированные вне периодов отдыха, относились, в основном, к агонистическим, и среди них преобладали, главным образом, угрожающие выпады (толчки головой) и преследования. Выпады чаще отмечали во взаимодействиях самцов — в среднем 21.6/особь; у самок частота контактов подобного рода была существенно ниже — в среднем 6.9/особь. Преследования также чаще отмечали в диадах самцов (в среднем 30.0/особь); у самок, соответственно — 6.6/особь. Самки, в большинстве случаев, преследовали сородичей не своего, а противоположного пола.

Социограмма на рис. 3.7.2 иллюстрирует иерархию доминирования среди самцов, выявленную на основании анализа 177 зарегистрированных пре-

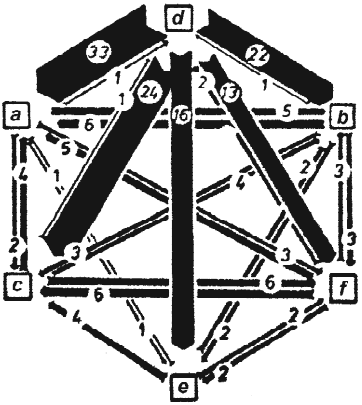


Рис. 3.7.2. Социограмма агрессивных взаимодействий шести самцов (*a-f*) морской свинки, *Cavia porcellus*, в вольерной группировке. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных преследований, указанному на стрелках (по: Fuchs, 1980).

следований. В этой группировке самец *d*, инициировавший 61% преследований, был доминантом. Существенной асимметрии во взаимодействиях других самцов не выявлено, и это отличается данных, полученных в другом исследовании (Rood, 1972). Доминирующий самец наиболее активно ухаживал за самками и во время спариваний отгонял других самцов. Еще одна особенность, характеризующая поведение доминирующего самца, заключалась в том, что он чаще других находился в основном убежище, располагавшемся в центре вольеры.

Более подробных данных о пространственно-этологической структуре популяций *C. porcellus* не обнаружено.

Куи, *Galea musteloides*, распространена в Боливии, Аргентине и Перу, населяет каменистые биотопы и размножается круглый год, однако пик размножения приходится на весну и лето (с сентября по февраль). Беременность длится 54.0±1.5 дня (n=40). Число детенышей в выводках варьирует от 1 до 5, и в среднем составляет 2.7±0.1, n=69 (Rood, 1972; Künkele, Hoeck, 1995).

Исследование, проведенное в 1965-1967 гг. в Аргентине (Rood, 1972), с использованием визуальных наблюдений за мечеными зверьками на каменистом участке площадью около 0.1 га, а также в вольерах площадью 25 м^2, показало, что взрослые особи занимают перекрывающиеся участки обитания, при этом степень перекрывания высока не только у самцов и самок, но и у особей одного пола. У некоторых взрослых самок, занимавших перекрывающиеся участки обитания и использовавших одно общее убежище, отмечено совместное выкармливание выводков.

У взрослых самцов с перекрывающимися участками обитания формируется линейная иерархия доминирования. Во взаимодействиях партнеров преобладают такие элементы поведения, как преследование (у доминантов) либо избегание контактов (у подчиненных). Самцы старшей возрастной категории (6 месяцев и более) доминировали над младшими (от 3 до 6 месяцев). Порядок доминирования в группировках самцов оставался неизменным на протяжении всего периода наблюдений в вольерах (около пяти ме-

сяцев). Резкое возрастание агрессивных взаимодействий среди самцов отмечено в периоды эструса у самок.

Ритуализованное агонистическое поведение, в частности, противостояние партнеров в угрожающих позах, более характерно для поведения самок. Отношения доминирования-подчинения среди особей этого пола не были стабильными. Лактирующие самки отличались повышенной агрессивностью и чаще занимали доминирующее положение.

Взрослые самки были агрессивными по отношению к молодым особям любого пола, тогда как у взрослых самцов агрессивность проявлялась только в контактах с молодыми самцами, но не самками. Взрослые самцы начинают преследовать молодых самцов в возрасте около 1 месяца. Социальный статус молодых особей со временем повышается, и они достигают вершины иерархии в возрасте старше 6 месяцев.

Наблюдения за группой взрослых особей, помещенных в вольеру (Rood, 1972), показали, что реакция резидентов на подсаживаемых "чужаков" была неизменно агрессивной, особенно по отношению к особям своего пола. Если одного из резидентов удаляли из вольеры на несколько дней, а затем возвращали обратно, его встречали как "чужака".

Сравнивая социальную организацию разных представителей семейства Caviidae, следует особо подчеркнуть, что для большинства видов характерна частая смена состава популяции из-за высокого уровня смертности, и этим объясняется отсутствие прочных социальных связей. Система спаривания — преимущественно промискуитет. Агрегации разнополых особей формируются на основе совместного использования кормовых ресурсов, но не благодаря притяжению полов. В подобных агрегациях, особенно у *C. aperea* и *C. porcellus*, обнаруживается так называемая "тяга к контактам" при кормежке. Совместное использование убежищ также способствует формированию агрегаций, как, например, у самок *M. australis*, которые не только поддерживают миролюбивые отношения друг с другом, но и сообща выкармливают потомство. Такие группировки, вероятно, образуются на родственной основе, т.е. у матери с дочерью или у самок из одного выводка. Взрослые самки толерантно относятся к своему потомству в возрасте до 3 недель (по крайней мере, у *M. australis*). Еще один тип группировок — агрегации самцов, чьи участки перекрываются с участками нескольких самок. В агрегациях самцов устанавливается иерархия доминирования. Доминирование, по-видимому, характерно и для самок *C. aperea*. Порядок доминирования не меняется на протяжении длительного периода, если не происходит никаких изменений в составе группировки. Поведение каждой особи, ее роль в сообществе и репродуктивный успех во многом зависят от социального статуса. Резидент хорошо знаком со своими ближайшими соседями, и взаимодействия между ними зависят от предшествующего социального опыта. Подчиненные осо-

би избегают контактов с доминантами, и это способствует снижению риска получения травм в агрессивных конфликтах. Самцы не агрессивны по отношению к самкам, и несколько самцов могут спариваться с одной самкой, находящейся в состоянии эструса. Взаимодействия между половыми партнерами у *M. australis* характеризуются крайне низкой частотой агрессивных контактов. Напротив, у *G. musteloides*, *C. aperea* и *C. porcellus* рецептивные самки агрессивно реагируют на приближающихся самцов. Взрослые самки *C. aperea* и *C. porcellus* по отношению к своему потомству более агрессивны, чем самки *M. australis* и *G. musteloides*. У самок *M. australis* и *G. musteloides* известны случаи совместного выкармливания молодняка (Künkele, Hoeck, 1995), тогда как самки *C. aperea* и *C. porcellus* всегда отвергают чужих детенышей. Полагают, что подобная социальная организация адаптирована к высокому уровню смертности и быстрому обновлению состава группировок в популяциях рассмотренных представителей семейства Caviidae (Rood, 1972).

3.8. Семейство хутиевых, Capromyidae

В семействе хутиевых насчитывается более 20 видов (Соколов, 1977), однако экология и поведение многих из них изучены слабо.

Хутия Инграхама, *Geocapromys ingrahami*, ранее широко распространенная на Багамских островах, в настоящее время обитает на единственном острове, где отсутствуют конкуренты и хищники (Howe, 1976). Этот крупный травоядный грызун активен в ночное время и предпочитает каменистые биотопы, используя в качестве убежищ расщелины между камней. Размножение круглогодичное, беременность длится от 85 до 120 дней, и самки в каждом помете приносят по одному детенышу. Интенсивность размножения в целом низка. Поскольку детеныши рождаются зрелыми, гнездостроение отсутствует. Отдельные особи в природе доживают до 6 лет (Howe, Clough, 1971; Howe, 1976).

Пространственно-этологическая структура поселений хутии Инграхама адаптирована к постоянно высокой плотности населения и отсутствию резких колебаний численности. Дальние миграции в условиях относительно небольшого острова исключены. В островной популяции поддерживается относительный баланс между плотностью населения и доступными кормовыми ресурсами (Clough, 1972).

Наблюдения в природе свидетельствуют, что взрослые особи стремятся к обособлению (Clough, 1972), однако при высокой плотности населения между ними неизбежны регулярные контакты. Взаимодействия при этом остаются вполне миролюбивыми, и агрессивные конфликты редки. Следы ран и покусов у взрослых особей не обнаруживаются. Детеныш держится рядом с матерью в течение нескольких недель после появления на свет и

постоянно следует за ней. Самка в определенных ситуациях проявляет защиту о своем потомстве.

Наблюдения за тремя группами (по 3–4 взрослых особи в каждой) в выгородках площадью около 35 м^2 (Howe, 1976) показали, что репертуар социального поведения у хутии Инграхама вполне типичен для многих грызунов: среди миролюбивых взаимодействий отмечены назо-назальные и назо-анальные контакты, следование, подлезание под партнера, социальные чистки, в том числе аллогруминг; из элементов агонистического поведения зарегистрированы позы угрозы, напоминающие боковые стойки, боксирование в вертикальной стойке, избегание контактов, атаки и преследование.

Первые 1–2 дня после формирования группы отмечали агонистические взаимодействия, среди которых преобладали угрожающие позы и боксирование. У самцов относительно быстро установилась иерархия доминирования, и на первых этапах ее становления доминирующий самец атаковал и преследовал своих соперников. Впоследствии агрессивные контакты самцов отмечали в присутствии рецептивной самки: доминант в перерывах между ухаживаниями за самкой преследовал подчиненных самцов.

Характер взаимодействий между особями в одной из искусственных вольерных группировок отражают социограммы на рис. 3.8.1. В этой группировке доминантом был самец *№ 69*. В период спариваний с самкой *№ 67* он преследовал двух других самцов (рис. 3.8.1, *Б*). Самец *№ 60* занимал подчиненное положение в группе, и его преследовали оба высокоранговых самца, особенно доминант *№ 69*. Вместе с тем, у самцов отмечали и миролюбивые взаимодействия (рис. 3.8.1, *А*). Спаривания с самкой зарегистрированы только у самца-доминанта.

В вольерных группировках с установившей социальной структурой агонистические взаимодействия были редкими, и порядок доминирования сохранялся на протяжении всего периода наблюдений, если не изменялся состав группы.

В каждой группировке самец-доминант поддерживал наиболее тесные отношения с самками, особенно в периоды

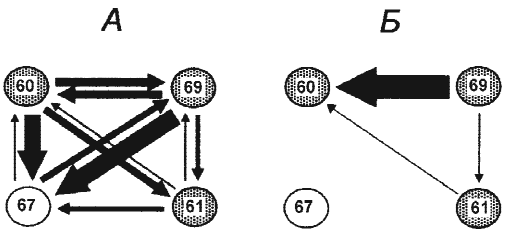


Рис. 3.8.1. Социограммы взаимодействий трех самцов и рецептивной самки в одной из вольерных группировок хутии Инграхама, *Geocapromys ingrahami*. Самцы выделены серым цветом. Взаимодействия: *А* — миролюбивые (n=91), *Б* — агрессивные (n=30) (по: Howe, 1976, с изменениями).

спаривания. Беременные самки также чаще контактировали с доминирующим самцом.

Фрагментарные наблюдения в природе (Clough, 1972), а также результаты исследований в неволе (Howe, 1976) позволяют предположить, что в поселениях хутии Инграхама существуют агрегации, объединяющие нескольких взрослых разнополых особей. В этих агрегациях среди самцов устанавливается иерархия доминирования, обеспечивающая доминантам более высокий успех размножения и способствующая снижению частоты агрессивных взаимодействий между конкурирующими самцами. После установления стабильной социальной структуры агонистические взаимодействия становятся редкими, и это рассматривается как адаптивное приспособление вида к условиям постоянно высокой плотности населения.

3.9. Семейство водосвинковых, Hydrochoeridae

Водосвинка, или капибара, *Hydrochoerus hydrochaeris*, широко распространена 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, 1981). 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. Активна в светлое время суток. Беременность длится 104–111 дней. Самки приносят один помет в год, в котором насчитывается от 2 до 8 детенышей. Продолжительность жизни составляет 8–10 лет (Соколов, 1977). Места обитания водосвинки тесно связаны с водоемами — реками, прудами, болотами, где они скрываются от хищников и дневного зноя, кормятся и спариваются (Macdonald, 1981). Крупные кошачьи, а также пернатые хищники, кайманы и одичавшие собаки наносят существенный урон популяциям водосвинки (Ojasti, Sosa Burgos, 1985).

Исследования показывают, что взрослые особи этого вида ведут одиночный образ жизни либо объединяются в группировки, насчитывающие порой более 60 особей, в том числе полувзрослых и детенышей. Одиночки или небольшие группы чаще встречаются в сезон дождей (июль-август), а наиболее крупные группировки — в сухой сезон, с ноября по март (Macdonald, 1981; Schaller, Crawshaw, 1981). Исследование, проведенное в 1978–1979 гг. на юге Бразилии (Schaller, Crawshaw, 1981), показало, что одиночки составляли 7.4% от общего числа особей (n=5985), учтенных на обследованной территории площадью около 20 км^2, малочисленные группы (2–10 особей) — 60.6%, а крупные группировки (более 11 особей) — 32%.

Более обстоятельные наблюдения проведены за девятью группировками, в состав которых входили от 1 до 8 взрослых самцов, от 1 до 12 взрос-

лых самок, до 4 годовалых особей и до 11 детенышей. Численный состав группировок варьировал от 5 до 32. Самыми многочисленными были группировки VIII (32 особи) и IX (26 особей) (рис. 3.9.1).

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 на 1–1.5 км от мест кормежки вблизи прудов к местам отдыха. Группировки VIII и IX держались в густых зарослях около водоемов, и общая площадь их участков обитания составляла 200 и 125 га, соответственно.

Участки обитания соседствующих группировок значительно перекрывались. Более того, некоторые мелкие группировки перемещались внутри участков обитания крупных группировок. Это указывает на отсутствие охраны групповой территории, хотя в некоторых случаях отмечены элементы территориального поведения при встрече самцов из разных группировок. Кормовые участки вблизи водоемов использовались одновременно несколькими группировками. Относительно обособленными были лишь места дневного отдыха. Состав группировок оставался неизменным на протяжении

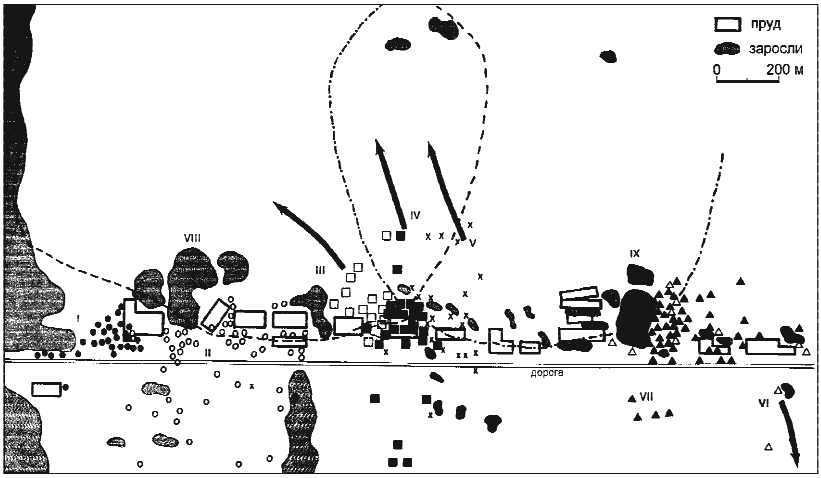


Рис. 3.9.1. Распределение девяти группировок (I-IX) водосвинки, *Hydrochoerus hydrochaeris*, на участке местности вдоль дороги, протяженностью 2.5 км. Каждая группировка показана отдельными значками. Участки обитания группировок VIII и IX очерчены штриховой и штрихпунктирной линиями. Стрелками показаны перемещения некоторых группировок в сторону от дороги (по: Schaller, Crawshaw, 1981, с изменениями).

относительно длительного периода, но к некоторым группировкам временно присоединялись чужие особи.

Наблюдения показывают, что основными механизмами, обеспечивающими относительную пространственную обособленность группировок, служат запаховая маркировка территории и агрессивное поведение (Schaller, Crawshaw, 1981). У взрослых особей хорошо выражены носовые и анальные железы, секретом которых они метят ветви 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, причем с участием самцом — 84 (93%).

Если в группировке присутствуют несколько самцов, между ними устанавливается иерархия доминирования, влияющая на 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 подчиненное положение в группе.

Еще одно обстоятельное исследование выполнено в 1980 г. в Венесуэле на территории частной фермы площадью 78000 га (Macdonald, 1981). Наблюдения за группировками водосвинки проводили в светлое время суток с помощью бинокля. За весь период работы на обследованной территории 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 сплоченно при перемещениях, пастьбе и на отдыхе.

К двум основным формам активности у водосвинки можно отнести пастьбу и отдых. В утренние часы животные обычно отдыхали вблизи водоема, в середине дня начинали пастись рядом с водоемом и временами заходили в воду, а в вечерние и ночные часы кормились в открытой степи. Такой режим позволяет 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. 3.9.2).

Особей, принадлежащих к одной группировке, легче всего идентифицировать во время утреннего отдыха, когда они располагаются одной линией

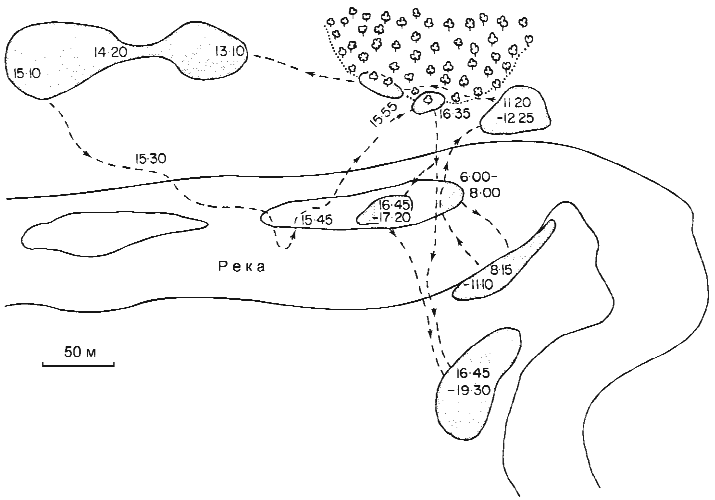


Рис. 3.9.2. Один из типичных примеров перемещения группировки водосвинки, *Hydrochoerus hydrochaeris* (приблизительно 30 особей), вблизи реки на своем участке обитания. Штриховой линией и стрелками обозначен приблизительный маршрут; цифрами указано время суток (по: Macdonald, 1981).

(не более 2–3 особей в глубину) вдоль берега водоема на небольшом расстоянии друг от друга. Дистанция увеличивается только на концах линии, где отдыхают, как правило, самцы, занимающие подчиненное положение. Между группировками вдоль берега водоема рассредоточены особи-одиночки, среди которых преобладают 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 выделяются подгруппы (ассоциации), объединяющие, в основном, молодых особей и детенышей, которые располагаются компактно и во время отдыха, и во время пастьбы.

В целом, характер взаимодействий между членами одной группировки можно обозначить как миролюбивый или нейтральный. Однако периодически среди самцов (реже у самок или молодых особей) возникают конфликты различной степени напряженности. Чаще всего они разворачиваются следующим образом. Один из самцов начинает медленно, но настойчиво преследовать другого, постепенно вытесняя его на периферию группы, где преследование либо прекращается, либо становится более активным и завершается ожесточенной схваткой. За период исследований зарегистрировано 140 агрессивных взаимодействий между самцами, самками и молодыми особями, и их распределение по половозрастным группам показано на рис. 3.9.3.

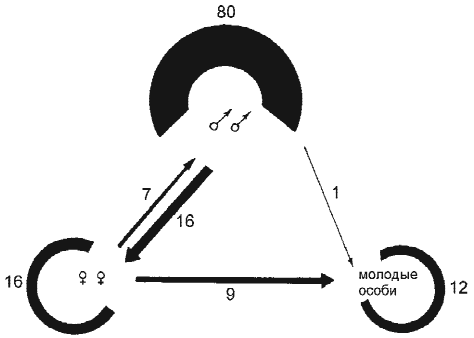


Рис. 3.9.3. Агрессивные взаимодействия между самцами, самками и молодыми особями в группировках водосвинки, *Hydrochoerus hydrochaeris*. Цифрами указано число контактов в каждой половозрастной группе, стрелками — инициаторы взаимодействий (по: Macdonald, 1981).

Большинство стычек, как уже отмечено выше, зарегистрировано между самцами (56.7%), хотя численность особей этого пола была вдвое меньшей по сравнению с самками. Именно конфликты между самцами приводили к тому, что они чаще располагались на периферии группировок. В некоторых случаях доминирующий самец полностью изгонял из группировки кого-либо из подчиненных самцов. Следует обратить внимание (рис. 3.9.3), что взрослые особи нередко преследовали молодых.

Причины, обусловливающие проявление агрессии в группировках водосвинки, в особенности среди самцов, не вполне понятны. Одна из возможных — вынужденное сосуществование нескольких самцов-конкурентов на одной территории. Во всяком случае, число агрессивных контактов прямо пропорционально числу особей этого пола, и в наиболее многочисленных группировках у самцов обнаруживали серьезные раны на задней части туловища, оставленные, по-видимому, зубами соперников. Влияет ли присутствие самок в эструсе на взаимоотношения между самцами, осталось не выясненным.

Наблюдения за группировками водосвинки в зоопарках (Donaldson et al., 1975) свидетельствуют, что в этих условиях среди самцов устанавливается жесткая иерархия доминирования, и у подчиненных 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 в разнополых диадах. В одной из групп ежедневные стычки между двумя самками происходили в течение нескольких месяцев. Доминантом в этой паре была более крупная самка. Она объединилась с самцом-доминантом, и между ними никаких конфликтов не происходило. 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 популяции ($м^2$/особь). Показатели размножения были наилучшими в небольших группах, смертность же была самой высокой в

группировках большого размера (Ojasti, Sosa Burgos, 1985).

Наблюдения в естественных условиях (Yaber, Herrera, 1994) позволили установить, что подчиненные самцы, располагающиеся, как правило, на периферии 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 затруднен из-за небольшого числа эпизодов (Macdonald, 1981). Во время пастьбы некоторые особи касаются друг друга (тактильный контакт), останавливаясь для взаимного обнюхивания. В двух случаях зарегистрирована инициированная самцом чистка самки, причем это не было связано с ухаживанием. У молодых особей отмечены игровые контакты, когда они находились в воде.

Половое ухаживание зафиксировано в пяти случаях. В трех 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, который периодически спаривался с самкой (в общей сложности 12 раз). Подчиненные самцы также делали попытки приблизиться к самке, но встречали отпор со стороны доминанта. Тем не менее, одному из подчиненных самцов удалось дважды спариться с самкой.

Ряд наблюдений свидетельствует, что самки кормят молоком не только своих, но и чужих детенышей. Когда группа находится на отдыхе, несколько детенышей разного возраста подходят к какой-нибудь кормящей самке и слегка толкают ее головой. В ответ самка поднимается, и детеныши устремляются к ее соскам. Когда самка вновь ложится, кормление заканчивается. Детеныши отправляются к другой самке, и все повторяется сначала. Во время пастьбы молодые особи подходят к разным самкам и у каждой пытаются сосать молоко. Если самка останавливается, несколько детенышей одновременно подбегают к ней, и она кормит всех без разбора. Нередко одна или две взрослых особи пасутся в окружении большой компании детенышей. Зарегистрированы случаи, когда около взрослой самки собралось 18 детенышей, рядом с парой самок — 12 детенышей, а один из взрослых самцов ходил в окружении 9 молодых особей. Во всех случаях детеныши были разного возраста.

Анализируя особенности пространственно-этологической структуры популяций водосвинки, следует особо подчеркнуть, что размеры элементарных группировок этого вида зависят от близости крупных естественных водоемов, которые служат естественной защитой от хищников и солнечной радиации, а также необходимы для обеспечения других форм жизнедеятельности, в особенности размножения. Группировки, занимающие

участки обитания рядом с пересыхающими в сухой сезон водоемами, вынуждены 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 околоводному образу жизни. Жесткая зависимость от внешних условий и, прежде всего, от близости водоемов, 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, насчитывающие несколько десятков особей. В целом, пространственно-этологическая структура популяций водосвинки отличается очень высокой пластичностью.

3.10. Обобщенные характеристики пространственно-этологической структуры популяций рассмотренной категории видов

У многих представителей семейств Cricetidae, Sciuridae, Muridae, Dipodidae, Heteromyidae, Caviidae, Capromyidae и Hydrochoeridae обнаруживаются пространственно обособленные агрегации взрослых разнополых особей, которые существуют как в репродуктивный период, так и вне сезона размножения, при этом состав агрегаций может меняться от сезона к сезону. Указанные агрегации легко обнаруживаются при анализе данных о пространственном распределении особей. Эти данные могут быть получены в результате прямых наблюдений за видами с дневной активностью (например, *Sciurus niger*, *S. carolinensis*, *S. aberti* или *Hydrochoerus hydrochaeris*), либо косвенным путем — при повторных отловах зверьков на постоянных площадках мечения или с помощью радиотелеметрии (как у *Peromyscus leucopus, P. maniculatus, Meriones meridianus, Gerbillus dasyurus, Clethriomomys glareolus, C. rutilus, C. rufocanus, Apodemus sylvaticus, A. agrarius, Dipodomys merriami, Perognathus formosus* и многих других грызунов).

Характерной особенностью пространственно-этологической структуры у рассматриваемой категории видов является отсутствие отчетливо выраженной сезонной динамики в системе использования пространства. Можно указать лишь на тенденцию увеличения степени агрегированности разнополых особей в сезон размножения и уменьшение размеров участков обита-

ния самцов по окончании репродуктивного периода, а также на образование зимовочных агрегаций, в состав которых входят самки с не расселившимися 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. Исключение составляют такие виды, как *X. inauris* с коллективной охраной группового участка обитания или его "ядра", а также *S. carolinensis* и *H. hydrochaeris*, у которых, по-видимому, вообще нет охраняемых территорий.

У многих видов участки обитания самцов обычно крупнее, чем у самок, и, к тому же, в значительной мере перекрываются. Точно оценить степень индивидуализации участков обитания не всегда представляется возможным (в основном, из-за отсутствия соответствующих данных), однако можно полагаться и на косвенные показатели, такие как доля перекрывания соседних участков обитания или наличие обособленного и охраняемого "ядра".

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. Подобная иерархия обнаруживается у самцов почти всех рассмотренных выше видов, а также у самок *Xerus inauris, Cavia aperea* и *Hydrochoerus hydrochaeris*.

Формирование иерархии доминирования у самцов обусловлено, как правило, конкуренцией за самок в сезон размножения. Доминанты, занявшие высшее положение в этой иерархии в результате агрессивных взаимодействий с соперниками, получают преимущественный доступ к рецептивным самкам и спариваются с ними чаще низкоранговых самцов. Статус доминанта не гарантирует самцу абсолютного преимущества перед конкурентами, но обеспечивает ему большую степень свободы в ухаживаниях за самками и, вероятно, более высокий репродуктивный успех. Порядок доминирования среди самцов обычно не меняется до тех пор, пока остается постоянным состав агрегации. Иерархия доминирования среди самок также создает неравные условия для их размножения, поскольку потомство приносят только высокоранговые особи этого пола.

Стратегия размножения у видов, относящихся к рассматриваемой категории — промискуитет или полигиния, и каждая взрослая особь обычно спаривается с несколькими половыми партнерами. В связи с этим прочные парные связи отсутствуют, и самцы образуют временные альянсы с

самками лишь на относительно короткий период (максимум — на одну-две недели). Даже в тех случаях, когда обнаруживается постоянство в расположении перекрывающихся участков обитания некоторых самцов и самок, половые партнеры используют разные убежища и редко контактируют друг с другом вне периодов спаривания.

В отсутствие прочных парных связей самки выращивают потомство без участия самцов. У некоторых видов, как, например, у *Peromyscus leucopus*, самцы в лабораторных условиях проявляют заботу о детенышах. Однако в небольших вольерах, не говоря уже об естественных условиях, самцы не принимали участия в воспитании детенышей. Это свидетельствует о том, что резкое ограничение пространства может оказывать заметное влияние на поведение самцов, хотя нельзя отрицать и некоторого, возможно, генетически заложенного потенциала к проявлению родительского поведения у самцов ряда видов, относящихся к этой категории.

Расселение молодняка происходит обычно в короткие сроки по окончании периода молочного вскармливания. У многих видов этому способствует агрессивность самок (а иногда и самцов) к подросшим детенышам. 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 подросшими детенышами (а иногда и с самцом, как, например, у *Peromyscus maniculatus*), закладывают основу для образования зимовочных агрегаций.

Следует также отметить, что отношения между особями, находящимися в составе одной агрегации, характеризуются относительно низкой частотой агрессивных взаимодействий, особенно в разнополых диадах (в отличие от условно одиночных видов, тип I). В связи с этим зверьки, травмированные в результате жестких агрессивных конфликтов, у видов с агрегациями взрослых особей встречаются относительно редко. Снижению частоты агрессивных взаимодействий способствует и иерархия доминирования, благодаря которой у подчиненных вырабатывается стереотип избегания контактов с доминантами. У некоторых видов (например, *Alactagulus pygmaeus*, *Dipus sagitta* и *Stylodipus telum*) преобладает тенденция избегания прямых контактов с сородичами, причем даже в условиях высокой плотности населения.

В популяциях белоногих хомячков (*P. leucopus* и *P. maniculatus*) агрегации выражены слабо, поэтому можно полагать, что пространственно-этологическая структура поселений этих видов представляет собой переходный вариант от типа I к типу II. Такой же вывод можно сделать и в отношении тушканчиков (*A. pygmaeus*, *D. sagitta* и *S. telum*) и мышовок (*S. betulina* и *S. subtilis*), поскольку в репродуктивный период агрегации у них

выражены слабо и, к тому же, распадаются по окончании периода размножения, когда зверьки готовятся к зимней спячке в отдельных норах.

Особое положение занимают некоторые представители Hystricomorpha, социальная организация которых адаптирована к высокому уровню смертности и частому обновлению состава группировок (например, *Microcavia australis, Cavia aperea* и *Galea musteloides*), либо к околоводному образу жизни, связанному с периодическими кочевками от водоемов к местам кормежки и отдыха (*H. hydrochaeris*). У самок *M. australis, G. musteloides* и *H. hydrochaeris* известны примеры коммунального выкармливания детенышей, что крайне редко встречается среди грызунов (за исключением некоторых видов с семейно-групповым образом жизни). Пространственно-этологическая структура поселений перечисленных видов характеризуется некоторыми уникальными чертами, однако существование агрегаций разнополых особей, иерархия доминирования среди самцов, ранний переход молодняка к самостоятельной жизни, промискуитет, отсутствие прочных парных связей и заботы о потомстве у самцов, вне всяких сомнений, сближают их с другими видами, относящимися к рассматриваемой категории (тип II).

4

ВИДЫ СО СЛАБО КОНСОЛИДИРОВАННЫМИ СЕМЕЙНЫМИ ГРУППАМИ (ТИП III)

К этой категории отнесены виды, у которых в сезон размножения образуются семейные пары или семейные группы с первым выводком детенышей, расселяющихся вскоре по окончании молочного вскармливания или после рождения у самки второго выводка. У ряда видов семейные группы распадаются с окончанием сезона размножения, а в зимний период родственные и неродственные особи объединяются в агрегации. С началом весеннего сезона размножения зимовочные агрегации распадаются с образованием новых семейных пар. У зимоспящих видов годовой репродуктивный цикл связан с периодом спячки семейной группы в одной норе, последующим рассредоточением особей по определенной территории после выхода из спячки и расселением перезимовавшего молодняка. Парные связи относительно слабые, и самцы нередко занимают отдельные норы, расположенные в стороне от гнездовых нор самок.

4.1. Семейство хомяковых, Cricetidae

4.1.1 Подсемейство Cricetinae

Среди представителей этого подсемейства известны три вида белоногих хомячков (*Peromyscus californicus, P. eremicus*, *P. polionotus*), у которых описаны относительно постоянные семейные пары и проявление родительской заботы у самцов в условиях неволи (Horner, 1947; Eisenberg, 1968; Hatton, Meyer, 1973; Dudley, 1974a, b; Foltz, 1981; Gubernick, Alberts, 1987, 1989).

Наибольшее число публикаций посвящено калифорнийскому хомячку, *Peromyscus californicus*, распространенному, как следует из его названия, на полуострове Калифорния и сопредельной территории. Этот вид отличается относительно слабым репродуктивным потенциалом: среднее число детенышей в выводках составляет 1.9, а максимальное — 4 (Drickamer, Vestal, 1973). Плотность популяции обычно невысока и варьирует от 1.2 до 25.7 особи/га (Ribble, Salvioni, 1990).

Изучению пространственно-этологической структуры поселений калифорнийского хомячка посвящено очень ограниченное число исследований. Установлено, что участки обитания самцов и самок существенно пе-

рекрываются, тогда как участки особей одного пола в значительной степени разделены (McCabe, Blanchard, 1950). Более позднее исследование, проведенное в 1987-1988 гг. в штате Калифорния (США) с использованием радиотелеметрии и методики повторных отловов (Ribble, Salvioni, 1990), показало, что самцы и самки занимают участки обитания приблизительно одинаковой площади — в среднем1237 м^2 (n=6) и 1116 м^2 (n=10), соответственно. Следует отметить, что размеры участков за весь период исследований (около 9 месяцев) практически не изменялись. Один из примеров пространственного распределения взрослых особей показан на рис. 4.1.1.1.

Самцы и самки обычно живут парами, и участки обитания половых партнеров почти полностью перекрываются, тогда как участки, занимаемые соседними парами, располагаются обособленно или перекрываются в незначительной степени (рис. 4.1.1.1).

Данные радиотелеметрии свидетельствуют, что самцы используют общие гнездовые норы с беременными и кормящими самками. Доля времени, в течение которого самец находился в норе самки, варьировала от 3 до 64%. Самки, в свою очередь, проводили в норе 47-100% времени (Ribble, Salvioni, 1990). Следует, однако, отметить, что у каждого самца имелась

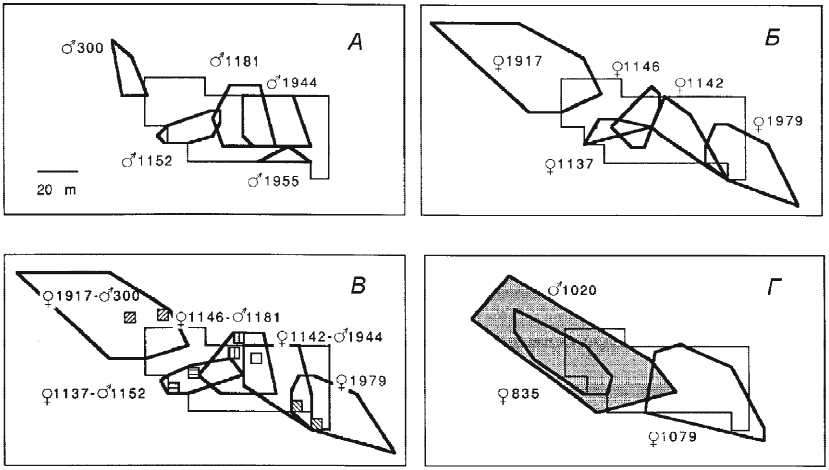


Рис. 4.1.1.1. Пространственное распределение участков обитания самцов (*А*) и самок (*Б*) калифорнийского хомячка, *Peromyscus californicus*, а также семейных пар (*В-Г*) по данным радиотелеметрии в апреле 1988 г. (*А-В*) и октябре 1987 г. (*Г*, при низкой плотности населения). Многоугольник с прямыми углами, выделенный тонкой линией, обозначает площадку, где отлавливали зверьков ловушками. Заштрихованными и пустыми квадратами показаны гнездовые норы (по: Ribble, Salvioni, 1990, с изменениями).

своя гнездовая нора, расположенная на некотором расстоянии от норы самки (см. рис. 4.1.1.1).

Таким образом, можно утверждать, что самцы и самки в поселениях калифорнийского хомячка живут моногамными парами, в пользу чего свидетельствуют перекрывание участков самца и самки, образующих пару, минимальные различия в размерах их участков, и значительная доля времени, которое самец проводит в гнезде с беременной или кормящей самкой.

В тестах парного ссаживания установлено, что самцы очень агрессивны по отношению друг к другу, и у них обычно устанавливаются отношения доминирования-подчинения, проявляющиеся в форме принудительного груминга и преследования партнера (Eisenberg, 1968).

Ряд публикаций посвящен родительскому поведению калифорнийского хомячка в лабораторных условиях (Horner, 1947; Dudley, 1974a, b; Gubernick, Alberts, 1987, 1989). Наблюдения за родительскими парами, выкармливающими потомство, проводили в пластиковых клетках размером 51×36××23 или 76×25×25 см, в которые подкладывали фильтровальную бумагу для устройства гнезда или помещали цветочный горшок размером 8×8×10 см с той же целью (Dudley, 1974a, b). В других случаях использовали стандартные клетки, предназначенные для разведения лабораторных мышей (Gubernick, Alberts, 1989). Исследования показали, что самец с самкой проводили в гнезде со своим потомством приблизительно равное количество времени и никогда не отдыхали вне гнезда. Оба родителя затаскивали детенышей в гнездо, если они по какой-либо причине оказывались снаружи. Самцы вылизывали детенышей, однако делали это значительно реже, чем самки. Агонистические взаимодействия между особями-родителями ограничивались несколькими эпизодами, когда самка совершала короткий выпад в сторону самца.

Установлено, что основным стимулом к проявлению родительской заботы у самца служит присутствие самки и ольфакторных раздражителей, источником которых является ее моча и помет; в отсутствие самки самец значительно реже демонстрировал родительское поведение (Gubernick, Alberts, 1989).

Надежных данных о сроках расселения молодняка у калифорнийского хомячка нет, поэтому трудно судить о том, насколько устойчивы семейные группы этого вида. Принимая во внимание высокую агрессивность по отношению к молодняку, свойственную взрослым особям у большинства представителей хомяковых, можно предположить, что молодняк расселяется вскоре по окончании периода молочного вскармливания, либо после рождения у самки второго выводка. Во всяком случае, нет никаких указаний на то, что у калифорнийского хомячка имеются сложные семейные группы с двумя-тремя разновозрастными выводками.

Что касается пространственно-этологической структуры популяций *P. eremicus* и *P. polionotus*, то, за неимением данных полевых исследований, делать какие-либо обобщения крайне затруднительно, однако есть основания полагать, что в естественных поселениях этих видов существуют моногамные пары и семейные группы. На это, в частности, указывают генетические исследования (Foltz, 1981), а также результаты лабораторных наблюдений, свидетельствующих о проявлении родительской заботы у самцов *P. eremicus* и *P. polionotus* (Blair, 1951, цит. по Eisenberg, 1968; Hatton, Meyer, 1973; Margulis, 1998). Вместе с тем, для окончательного ответа на вопрос о сходстве пространственно-этологической структуры популяций трех рассматриваемых видов рода *Peromyscus* требуются дальнейшие, и в первую очередь, полевые исследования.

4.1.2. Подсемейство песчанок, Gerbillinae

Среди относительно хорошо изученных представителей этого подсемейства к рассматриваемой категории можно отнести краснохвостую песчанку, *Meriones libycus*, распространенную в Средней Азии, Иране, Ираке, Афганистане, Сирии, Саудовской Аравии, Египте, Ливии и Алжире. Это относительно плодовитый вид: самки могут приносить 3–4 помета в течение года, число эмбрионов у них варьирует от 2 до 9, а 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. Вариабельность пространственной структуры обусловлена годовой цикличностью размножения, по ходу которого формируются семейные группы, преобразующиеся в конце репродуктивного сезона в зимовочные агрегации, куда могут входить неродственные особи. Эти агрегации распадаются с началом очередного репродуктивного периода, когда вновь происходит образование семейных пар (Колесников, 1935; Daly M., Daly S., 1975b; Egren, 1979; Пасхина, 1981; Крылова, 1985; Махмудов, 1987; Чабовский, 1988; Чабовский, Лапин, 1989; Чабовский, Попов, 1989; Чабовский и др., 1990; Громов, 1997а).

По наблюдениям в Алжирской Сахаре (Daly M., Daly S., 1975b; Egren, 1979), в условиях низкой плотности популяции (в среднем, не более 0.1 особи/га) поселения *M. libycus*, площадь которых составляет несколько гектаров, распределены мозаично на расстоянии от нескольких сот метров до 1.5 км одно от другого. На рис. 4.1.2.1. показана пространственная структура одного из таких поселений (5 взрослых самок и 4 самца) в нерепродуктивный период (ноябрь-февраль).

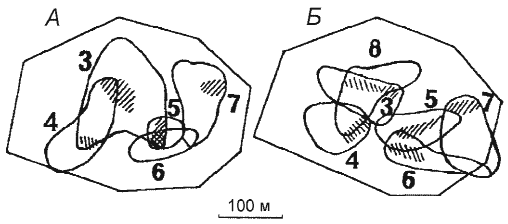


Рис. 4.1.2.1. Границы индивидуальных участков обитания шести самок краснохвостой песчанки, *Meriones libycus,* (3-8) на площадке мечения (многоугольник) в ноябре-декабре (*А*) и феврале-марте (*Б*). Штриховкой выделены "ядра" участков (по: Daly M., Daly S., 1975b).

В пределах участка обитания каждой самки можно выделить центральную часть ("ядро"), где отмечено максимальное число ее регистраций (70–80%), и периферическую часть, используемую менее интенсивно. На протяжении достаточно 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. Важно также отметить, что участки самок располагались не изолированно один от другого, но значительно перекрывались, причем 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. 4.1.2.2).

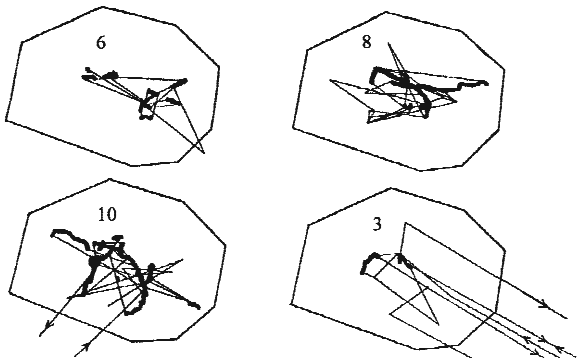


Рис. 4.1.2.2. Участки обитания и перемещения четырех самцов краснохвостой песчанки, *Meriones libycus* (3, 6, 8, 10) на площадке мечения в феврале-марте. Жирными линиями показаны визуально наблюдаемые перемещения, тонкими линиями соединены последовательно используемые части сложных участков самцов. Стрелки указывают направление их перемещений (по: Daly M., Daly S., 1975b).

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

В феврале-марте характер использования пространства у самок практически не изменился ($RL_{ср}$=140 м, *n*=9), тогда как подвижность самцов резко возросла, и они стали перемещаться на значительно большее расстояние ($RL_{ср}$=1420 м, *n*=5). Увеличение подвижности самцов было 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, следует рассматривать его как относительно сложную систему разобщенных и попеременно используемых локусов, связанных с участками обитания размножающихся самок. Отдельные локусы могут использоваться одновременно или последовательно несколькими особями. Наряду с этим, участки обитания некоторых самцов и в период размножения сохраняли простую, компактную структуру.

В южной Туркмении в поселениях с относительно высокой плотностью (до 23 особей/га) и, особенно, при дефиците оптимальных биотопов, 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 распадаются (Egren, 1979; Чабовский и др., 1990; Чабовский, 1993), и этот процесс сопровождается увеличением степени монополизации их участков обитания. В апреле-мае участки самок в значительной степени индивидуализированы ($КИИП_{ср}$ = 0.89, *n*=14), а в августе-сентябре монополизация достигала максимума ($КИИП_{ср}$ = 1.0, *n*=8). Более того, самки в этот период активно охраняли границы своих участков от других взрослых особей того же пола. Наряду с этим ярко проявлялся территориальный консерватизм: смещение центров активности самок с февраля по май составило в среднем 15.1 м, что значительно меньше линейных размеров участков обитания, которые составляли в среднем 50.6 м (Чабовский, 1993).

Самцы в нерепродуктивный период в поселениях с относительно высокой плотностью 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, и степень взаимного перекрывания заметно снизилась (рис. 4.1.2.3). О возрастании монополизации использования пространства самцами свидетельствуют и более высокие значения *КИИП* (в среднем, 0.78, n=10), которые, однако, оставались ниже, чем у самок. Осенью (август-сентябрь) степень монополизации участков обитания самцов была максимальной ($КИИП_{ср}$ = 0.93, n=3), но все же более низкой, чем у особей другого пола (Чабовский, 1993).

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 перераспреде-

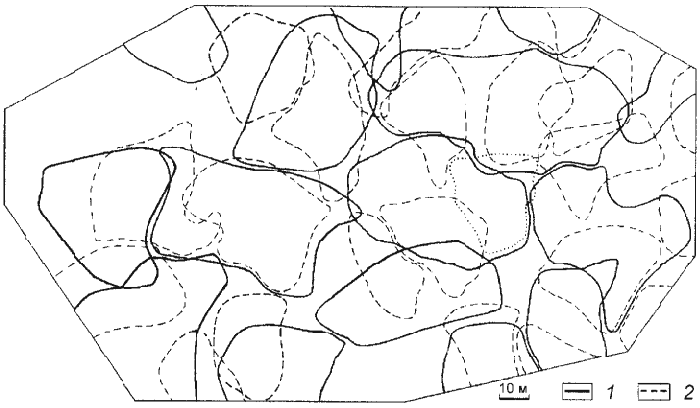


Рис. 4.1.2.3. Распределение участков обитания взрослых самцов (*1*) и самок (*2*) краснохвостой песчанки, *Meriones libycus*, на площадке мечения в середине репродуктивного периода (май) (по: Чабовский и др., 1990).

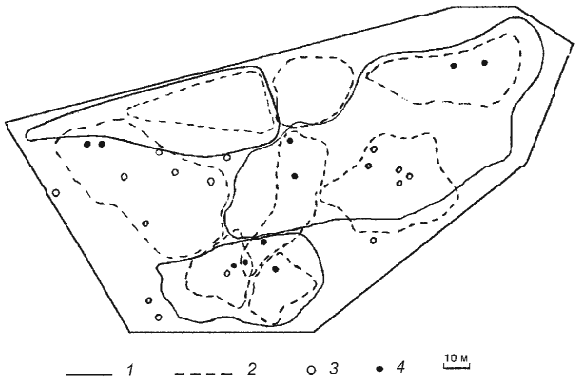


Рис. 4.1.2.4. Пространственное распределение взрослых и молодых особей краснохвостой песчанки, *Meriones libycus*, на площадке наблюдений в июле-августе 1986 г. в Туркмении. *1* — границы участков взрослых самцов, *2* — границы участков взрослых самок, *3* — центры активности сеголеток I генерации, *4* — центры активности сеголеток II генерации (по: Чабовский, 1993).

ление 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 значительно 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 у краснохвостой песчанки не расселяется после выхода из выводковых нор и остается в пределах материнских участков. По данным А.В. Чабовского (1993), проводившего наблюдения в Туркмении в июле 1986 г. на участке площадью 2 га, лишь у 5 из 26 молодых особей в возрасте 30 и 60 дней центры активности располагались за пределами материнских участков (рис. 4.1.2.4). Остальные молодые зверьки оставались в составе семейных групп до следующей весны.

Образование сложных семейных группировок за счет неполного распада весенних выводков отмечено и другими исследователями (Махмудов, 1987).

Таким образом, у сеголеток хорошо выражена привязанность к материнскому участку (постнатальная филопатрия), подкрепленная толерантностью особей-родителей к своему потомству, в результате чего подавляющее большинство молодых особей 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 одной норой. Число зверьков в смешанных зимовочных группировках может достигать 15 (Махмудов, 1987).

Формирование сложных по составу группировок наблюдали также после стихийных бедствий или масштабной распашки земель, когда оседлые зверьки были вынуждены покидать занимаемые участки обитания. Особи, оказавшиеся на свободной или не освоенной территории, объединялись в группировки, при этом их агрессивность была подавлена (Махмудов, 1987).

Система использования пространства, характерная для краснохвостой песчанки в репродуктивный период, прослеживается и в условиях открытых вольер. Наблюдения за искусственными группировками из 5-6 взрослых разнополых особей, проведенные автором (Громов, 1995, 1998, 2000а), показали, что самки, участвующие в размножении, занимали обособленные гнездовые территории, самцы же использовали всю площадь вольеры (рис. 4.1.2.5).

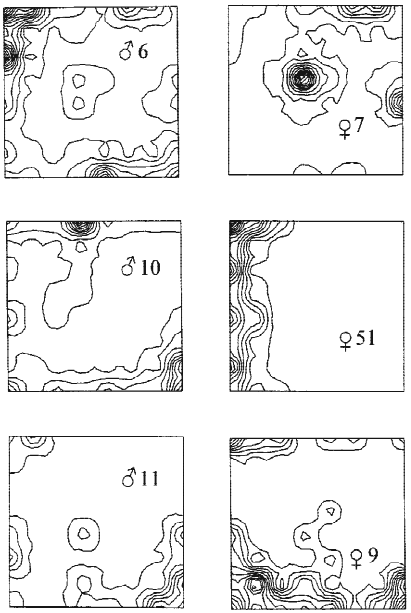


Рис. 4.1.2.5. Структура использования пространства взрослыми самцами и самками краснохвостой песчанки, *Meriones libycus*, в вольере 20×20 м. Данные регистраций особей в квадратах вольеры обработаны с помощью компьютерной программы SURFER 4.03. Высокая плотность концентрических линий указывает на центры активности особей.

В одной из вольерных группировок (рис. 4.1.2.5), состоящей из трех самцов (*№ 6*, *10, 11*) и трех самок (*№ 7*, *9, 51*), наибольшей активностью отличался самец *№ 6*, образовавший семейную пару с самкой *№ 7*, чей охраняемый гнездовой участок занимал значительную часть вольеры. Самка *№ 51* также занимала обособленную и охраняемую территорию, а третья самка (*№ 9*) не имела охраняемого участка и подвергалась постоянным преследованиям со стороны первых двух самок. Тем не менее, она успешно выкормила один выводок, который был уничтожен самкой *№ 7*, ког-

Таблица 4.1.2.1. Величины коэффициентов исключительно используемого пространства (*КИИП*) у краснохвостой песчанки, *Meriones libycus*, в вольерах в середине репродуктивного периода

Особи-соседи		Семейные группы
Самцы	Самки	
0.67±0.02 (*n*=16)	0.84±0.03 (*n*=14)	0.63±0.01 (*n*=28)

n — число сравниваемых диад.

да детеныши стали выходить на поверхность из гнездовой норы, и были лишены защиты своей матери.

У самцов сформировалась иерархия доминирования, о чем подробнее будет сказано ниже, а взаимоотношения самок *№ 7* и *№ 51* можно отнести к территориальному доминированию.

О высокой степени монополизации пространства взрослыми самками в вольере свидетельствуют соответствующие величины *КИИП* (табл. 4.1.2.1).

Монополизация участков обитания самцов была незначительной, равно как и степень индивидуализации пространства у особей, относящихся к одной семейной группе.

В природе молодые особи живут относительно обособленно. Совместная активность и перемещения характерны лишь первые 1–2 недели после их выхода на поверхность. В дальнейшем молодняк держится обособленно, но остается в пределах семейно-группового участка (Чабовский, 1993). В вольерах, при дефиците жизненного пространства, молодые зверьки из одного выводка поддерживали тесные социальные связи друг с другом на протяжении длительного периода — 3–4 месяца (Громов, 1997).

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.

Как показали наблюдения за вольерными группировками краснохвостой песчанки в репродуктивный период (Громов, 1997), во взаимодействиях взрослых особей одного пола преобладают элементы агонистического поведения, в особенности проявления открытой агрессии. Миролюбивые контакты отмечаются лишь у взрослых разнополых особей. Взаимоотношения между членами одной семейной группы, за исключением взрослых

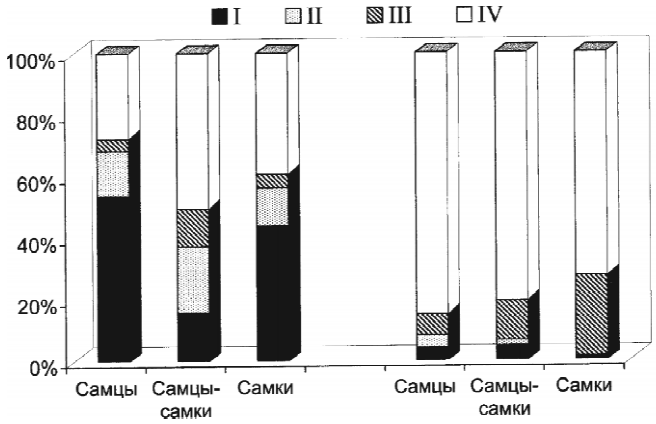


Рис. 4.1.2.6. Соотношение различных форм взаимодействий в однополых и разнополых диадах у краснохвостой песчанки, *Meriones libycus*, в вольерах. Слева — особи-соседи, справа — члены семейных групп. Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные агонистические, IV — миролюбивые.

территориальных самок, характеризуются толерантностью и миролюбием (рис. 4.1.2.6).

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 отношения агонистического доминирования, проявляющиеся в асимметрии агонистических взаимодействий и избегании контактов с партнерами, занимающими более высокое социальное положение, не вполне стабильны, и в этой систе-

ме взаимоотношений со временем происходят определенные перестройки, связанные с изменением социального статуса отдельных членов группы (Чабовский, Попов, 1989; Чабовский, 1993).

Аналогичная структура взаимоотношений устанавливалась и в искусственных вольерных группировках краснохвостой песчанки (Громов, 1997; Громов, Воробьева, 1998). На рис. 4.1.2.7 показаны социограммы взаимодействий между особями в одной из таких группировок, в составе которой были 3 самца и 3 самки. Миролюбивые контакты в этой группировке зарегистрированы, в основном, между разнополыми особями, при этом подавляющее их число инициировал самец *№ 6* (рис. 4.1.2.7, *А*). Он же был инициатором почти всех агрессивных контактов, адресованных двум другим самцам (рис. 4.1.2.7, *Б*). У самок не зарегистрировано ни одного миролюбивого контакта. Основным инициатором агрессивных взаимодействий была самка *№ 7*, постоянно преследовавшая на своем 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 партнерами у самца *№ 6* зарегистрировано лишь в единичных случаях, а у самки *№ 7* не зарегистрировано вовсе (рис. 4.1.2.7, *В*). Самца *№ 6* можно рассматривать как доминанта в этой группировке, а двух других самцов как субординантов.

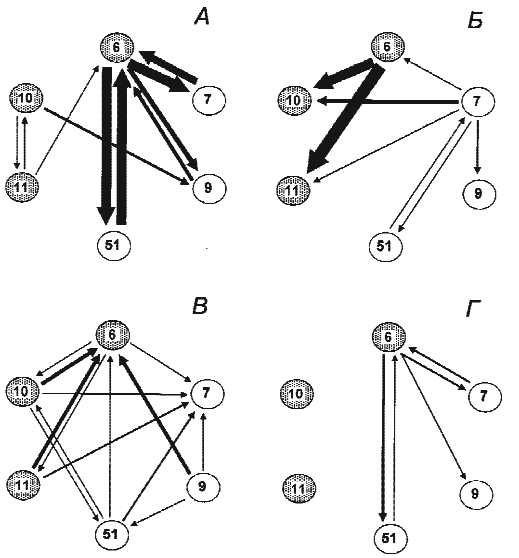


Рис. 4.1.2.7. Социограммы взаимодействий между взрослыми особями в одной из вольерных группировок краснохвостой песчанки, *Meriones libycus*. Взаимодействия: *А* — миролюбивые (*n*=109), *Б* — агрессивные (*n*=80), *В* — избегание контактов (*n*=60), *Г* — ритуализованные агонистические (*n*=26). Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных актов. Самцы выделены серым цветом.

Элементы ритуализованного агонистического поведения зафиксированы только у самца-доминанта в его контактах с самками. Они входили в сложный комплекс сексу-

ального поведения и не имели отношения к системе иерархического доминирования (рис. 4.1.2.7, *Г*).

Принципиально иначе организованы взаимоотношения между особями в семейных группах. Наблюдения за одной из таких групп в естественных поселениях проведены А.В. Чабовским (1988). В состав группы 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. Социограммы их взаимодействий представлены на рис. 4.1.2.8.

Все особи в этой семейной группе совместно использовали участок обитания площадью около 0.15 га. Перезимовавшие самец с самкой занимали доминирующее положение, взрослый самец из первого выводка - положение субдоминанта, а всех молодых зверьков можно было отнести к категории субординантов. Два высокоранговых самца и взрослая самка были почти единственными инициаторами агрессивных взаимодействий (рис. 4.1.2.8, *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. 4.1.2.8, *Б*). Социальная активность взрослой самки была низкой: у нее зарегистрированы лишь единичные агонистические взаимодействия с самцом-субдоминантом. Проявления ритуализованного агонистического поведения, адресованного молодым особям, отмечены только у двух высокоранговых самцов (рис. 4.1.2.8, *В*). Миролюби-

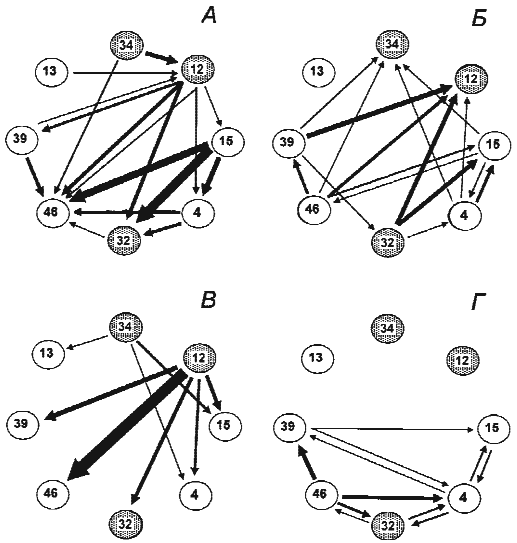


Рис. 4.1.2.8. Социограммы взаимодействий особей в одной из семейных групп краснохвостой песчанки, *Meriones libycus*, в естественном поселении: *А* — преследования (n=96), *Б* — избегание контактов (n=49), *В* — боковые стойки (n=67), *Г* — налезания и подлезания (n=27). Остальные обозначения как на рис. 4.1.2.7 (по: Чабовский, 1988, с изменениями).

вые взаимодействия, связанные с демонстрацией аффилиативных форм поведения (налезание и подлезание), зарегистрированы лишь у молодых членов группы (рис. 4.1.2.8, *Г*). Их частота и направленность позволяют говорить о существовании иерархии 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 социальной иерархии.

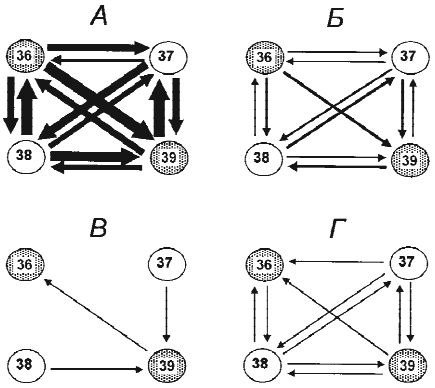


Рис. 4.1.2.9. Социограммы взаимодействий в неполной семейной группе краснохвостой песчанки, *Meriones libycus*, состоящей из выводка полувзрослых зверьков: *А* — миролюбивые взаимодействия (n=182), *Б* — следование и налезание (n=35), *В* — преследование и избегание контактов (n=3), *Г* — ритуализованные агонистические взаимодействия (n=10). Остальные обозначения как на рис. 4.1.2.7.

В качестве дополнительной иллюстрации можно привести социограммы взаимодействий между полувзрослыми особями из одного выводка, оставшегося без родителей и занимавшего обособленный участок обитания в вольере (рис. 4.1.2.9). Возраст молодых зверьков к началу наблюдений составлял около трех месяцев (Громов, 1997).

Социограммы на рис. 4.1.2.9 показывают, что подавляющее большинство взаимодействий в этом выводке относилось к категории миролюбивых (рис. 4.1.2.9, *А*). Кроме них, зарегистрирован один агрессивный контакт в форме преследования, в двух случаях — избегание контактов с партнерами, а также единичные ритуализованные агонистические взаимодействия (рис. 4.1.2.9, *В*, *Г*). Структура миролюбивых взаимодействий с демонстрацией элементов подчинения (следование и налезание) позволяет выделить в этой группе самца *№ 39* и самку *№ 37* как особей самого высокого ранга, а самца *№ 36* — как низкорангового (рис. 4.1.2.9, *Б*).

Результаты проведенных исследований позволяют сделать заключение, что 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 обобществленных 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 составе семейных групп; 5) формирование иерархии доминирования среди определенной 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; 7) формирование зимовочных группировок на основе семейных групп с не расселившимся молодняком, к которым могут присоединяться взрослые неродственные особи.

4.1.3. Подсемейство полевок, Microtinae

Среди представителей подсемейства Microtinae можно выделить ряд видов, у которых описаны семейные группировки со слабыми парными связями, объединяющие половых партнеров на относительно короткий период, либо существующие ограниченное время в сезон размножения. К таковым относятся, прежде всего, полевки: обыкновенная (*Microtus arvalis*), восточноевропейская (*M. rossiaemeridionalis*), общественная (*M. socialis*), полевка Гюнтера (*M. guentheri*), желтощекая (*M. xanthognathus*) и калифорнийская (*M. californicus*). Некоторые авторы обнаруживают признаки семейно-группового образа жизни у копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus*) и узкочерепной полевки (*M. gregalis*).

Обыкновенная полевка, *Microtus arvalis*, широко распространена на европейском 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 детенышей в выводках варьирует, в зависимости от различных условий, от 3.7 до 6.2 (Башенина, 1962; Тесленко, Шевченко, 1988; Чепракова, 2003). Полагают, что для обыкновенной полевки 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 полевки описаны так называемые *колонии* (Николаевский, 1918, цит. по Башенина, 1962), в которых насчитывается до 20 взрослых и молодых особей. Площадь, занимаемая одной колонией, невелика, и чаще всего не превышает 300 м^2 (Башенина, 1962). Взрослые самки привязаны к своим участкам обитания в большей степени, чем самцы и молодые особи, но и те, и другие ведут оседлый образ жизни (Малыгин, Деулин, 1979).

Динамика половозрастного состава колоний обыкновенной полевки подробно изучена Н.В. Башениной (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 остается в старой норе с первым выводком и выкармливает второй выводок вместе с подросшими молодыми зверьками первого помета. В сложных группировках две самки могут устраивать гнезда рядом или же выкармливать детенышей в одном гнезде. 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). Молодые особи способны к расселению в возрасте около 3 недель, но часто живут вместе значительно дольше. Выводки разного возраста 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 м^2, у самок — от 100 до 600 м^2 (Карасева, Кучерук, 1954; Никитина, 1972). Перекрывание индивидуальных участков самцов объясняется тем, что их активность не ограничена территорией одной группировки, и они нередко выходят за ее пределы (Карасева, 1955; Наумов, 1956; Mackin, Rogalska, 1979). Между взрослыми самцами из разных группировок зачастую возникают агрессивные конфликты.

Анализ пространственного распределения взрослых и молодых особей позволяет утверждать, что элементарной структурной единицей в поселениях обыкновенной полевки является семейная группа (пара взрослых особей или самец с двумя-тремя самками и их потомство), занимающая ограниченный участок обитания, эксплуатируемый в течение достаточно длительного периода (Башенина, 1962), хотя, по мнению Ф. Франка (Frank, 1954), самцов следует исключить из состава семейных групп. Действительно, парные связи у обыкновенной полевки относительно слабые. Наблюдения в природе показывают, что присутствие в норе самца и самки определяется, главным образом, физиологическим состоянием последней, поэтому самец не находится в семейной группе постоянно. Во взаимоотношениях между полами у этого вида следует различать два типа связей: постоянство в сексуальных контактах у самок (каждая самка спаривается с одним самцом) и полигамия у самцов, спаривающихся с несколькими самками (Зоренко, 1994а).

Исследование, проведенное в 1983 г. на юге Московской области (Барановский, Охотский, 1988), показало, что зверьки относительно равно-

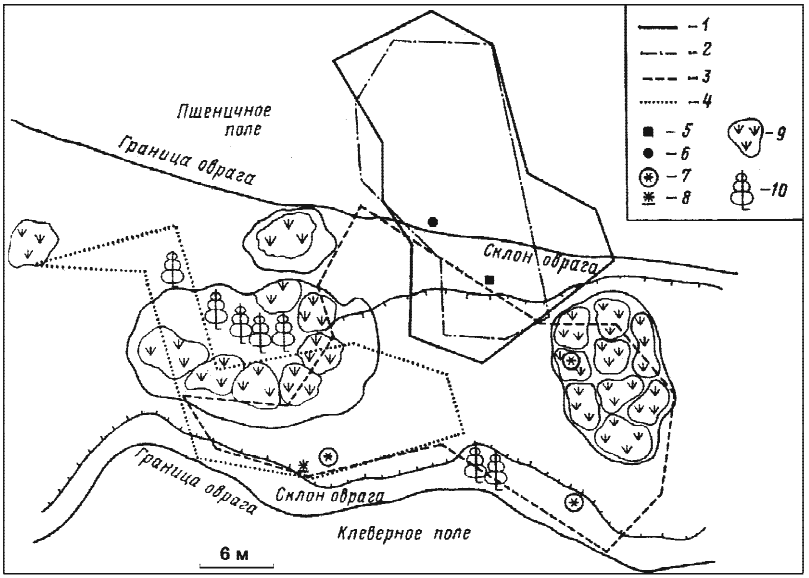


Рис. 4.1.3.1. Границы участков обитания и убежища обыкновенной, *Microtus arvalis*, и восточноевропейской, *Microtus rossiaemeridionalis*, полевок в одном из совместных поселений на юге Московской области в июле 1983 г. *M. rossiaemeridionalis*: *1, 5* — самец, *2, 6* — самка. *M. arvalis*: *3, 7* — самец, *4, 8* — самка. *9* — кустарник, *10* — деревья (по: Барановский, Охотский, 1988).

мерно использовали пространство в пределах своих участков обитания. Взаимное расположение участков взрослого самца и самки обыкновенной полевки в одном из поселений, где отмечено их совместное обитание с видом-двойником, восточноевропейской полевкой (*M. rossiaemeridionalis*), показано на рис. 4.1.3.1. Следует отметить, что значительная часть индивидуального участка самца обыкновенной полевки, равно как и два из трех 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 полевки.

Наблюдения за искусственной группировкой взрослых особей в неволе вполне согласуются с данными, полученными в природных популяциях (De Jonge, 1983). В состав группировки входили незнакомые особи (4 самца и 4 самки), которых выпустили в помещение размером 3.9×4.6 м с искусственными убежищами, кормушками и поилками. У трех из четырех самок в первый же день наблюдений были отмечены спаривания, при этом каждая

самка спаривалась с одним постоянным партнером. Образовавшиеся пары существовали в течение всего периода наблюдений (около 5 месяцев), и распадались только после гибели одного из партнеров. Одна из пар, занявшая доминирующее положение, оккупировала самые надежные убежища и преследовала других особей на своей территории. Две подчиненные пары занимали менее надежные, но раздельные и также охраняемые убежища. Оставшиеся два зверька (самец и самка) не имели собственных убежищ и вскоре погибли.

Через три недели у самок родились первые выводки, которые благополучно выжили, и все молодые особи достигли половой зрелости. Взрослые самцы в каждой паре постоянно находились с кормящими самками и принимали активное участие в воспитании потомства — обогревали детенышей 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 спарились с самцами, при этом спаривание происходило не с прежними половыми партнерами, а с другими самцами. По завершении выкармливания первого выводка каждая самка родила второй выводок в том же гнезде. Детеныши 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 стала расширять свою территорию за счет пространства, занимаемого двумя другими семьями. В результате особи из этих семей стали погибать одна за другой, а оставшиеся в живых зверьки не выдержали конкуренции в борьбе за существование, и, в конечном итоге, также погибли. Доминирующая семейная группа осталась единственной в этом помещении, и через некоторое время в ее составе насчитывалось 150 особей. После этого размножение прекратилось, поскольку самки были не в состоянии выкармливать потомство из-за постоянного присутствия множества других особей в гнезде (De Jonge, 1983).

Самые многочисленные и сложные семейные группировки 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 полевки 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 простых семей, включающих пару взрослых особей и их потомство. К осени в составе семьи может насчитываться три поколения молодых зверьков, и ее численность увеличивается до 20 особей. Выводки живут 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 группировка, объединяющая двух-трех самок с несколькими выводками. В семейной группе любого состава может быть только один размножающийся самец.

Сложные семейные группировки образуются, скорее всего, за счет участия в размножении прибылых самок, у которых хорошо выражена филопатрия. 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 полевки в Западной Германии (Boyce, Boyce, 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, в котором опирались на данные радиотелеметрии, показало, что среди размножающихся самок были и особи-одиночки, и группы из двух-трех особей, обитающих в одной норе, причем групповое (коммунальное) размножение происходило как при низкой, так и при высокой плотности населения. Однако в последнем случае самки, занимающие общий участок обитания, обособлялись в отдельных гнездовых норах. При коммунальном размножении самки занимали сложные норы с запасами корма, несколькими гнездовыми камерами и множеством запасных выходов. У одиночных самок была простая нора, вырытая в плотной, каменистой почве, 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, мягкой почвой, облегчающей 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 детенышей. Участие самцов в воспитании потомства подтверждено и лабораторными исследованиями (Gromov, Smorkatcheva, 2004).

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, скоре 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, проведенного 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 неохраняемые 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, проведенном в Германии (Heise et al., 1999), установлено, что взрослые самки, находящиеся в родстве, объединяются в группы по 3–4 особи и сообща охраняют свой участок обитания; охраняемая территория самца включает в себя гнездовые участки нескольких самок.

Существуют, таким образом, разные и, в некоторой степени, противоречивые мнения в отношении территориального поведения обыкновенной полевки.

Социальное поведение этого вида изучали в экспериментальных условиях, в том числе в тестах парного ссаживания взрослых особей на "нейтральной территории" (Зоренко, 1979). Результаты опытов отражены на рис. 4.1.3.2. Сравнивая взаимодействия самцов и самок в однополых диадах, можно утверждать, что последние относительно толерантны к особям своего пола, в особенности, к знакомым. Самцы гораздо более агрессивны, в первую очередь, к незнакомым сородичам: в диадных взаимодействиях среди этой категории особей преобладали агонистические контакты (61.1%).

Подробные наблюдения за пятью семейными группами обыкновенной полевки проведены в лабораторных условиях при содержании в клетках площадью 1 м^2 (Громов, 2004б). Под наблюдением находились семьи, каждая из которых состояла из пары взрослых особей и выводка из 4–6 молодых зверьков, возраст которых к началу наблюдений составлял 1.5–2 месяца.

Наблюдения показали, что в семейных группах преобладают миролюбивые взаимодействия (рис. 4.1.3.3), доля которых составляет 86.5% от их

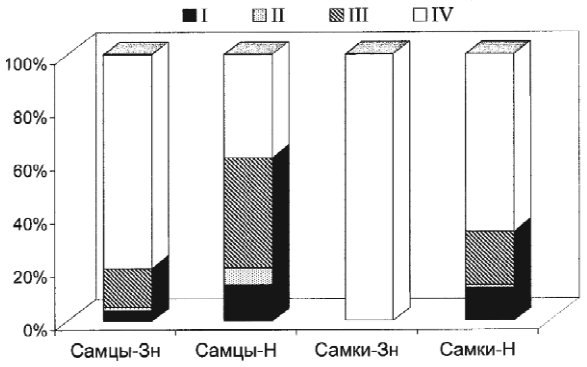


Рис. 4.1.3.2. Соотношение разных форм взаимодействий в тестах парного ссаживания взрослых самцов и самок обыкновенной полевки, *Microtus arvalis*, на "нейтральной территории". Зн — знакомые, Н — незнакомые. Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные агонистические, IV — миролюбивые (по: Зоренко, 1979).

общего числа (n=1853). Доля демонстраций ритуализованного агонистического поведения невелика — 1–8% от общего числа контактов. Агрессивные взаимодействия также редки и ограничивались преследованиями молодых самцов, инициированными взрослыми самцами.

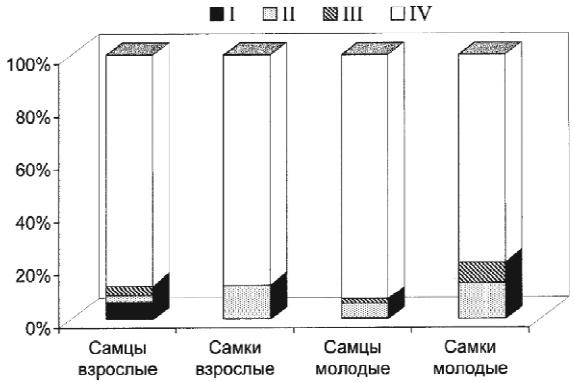


Рис. 4.1.3.3. Соотношение различных форм взаимодействий, инициированных взрослыми и молодыми особями в семейных группах обыкновенной полевки, *Microtus arvalis*, в условиях неволи. Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные агонистические, IV — миролюбивые.

Среди миролюбивых отмечены, в основном, взаимодействия, связанные с опознаванием партнеров (назоназальные контакты, обнюхивание, следование). Другие формы дружелюбных взаимодействий, кроме социальных чисток, отмечались редко. Таким образом, характер взаимодействий между особями в семейных группах этого вида в целом можно определить как нейтрально-дружелюбный.

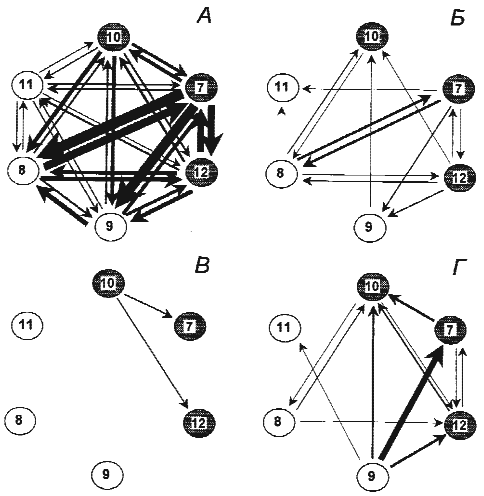


Рис. 4.1.3.4. Социограммы взаимодействий в семейной группе обыкновенной полевки, *Microtus arvalis*. *А* — назо-назальные контакты и обнюхивание партнера (n=525), *Б* — чистки (n=52), *В* — агрессивные контакты (n=11), *Г* — избегание (n=78). Состав группы: взрослые самец *№ 10* и самка *№ 11*, молодые самцы *№ 7* и *№ 12*, молодые самки *№ 8* и *№ 9*. Самцы выделены серым цветом. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных актов.

Степень асимметрии миролюбивых взаимодействий в семейных группах низка (средний индекс асимметрии равен 0.60±0.01), и это указывает на отсутствие отчетливого распределения социальных ролей, что наглядно демонстрируют социограммы на рисунке 4.1.3.4. В этой семейной группе социальные акты, связанные с обследованием партнера (назо-назальные контакты и обнюхивания, рис. 4.1.3.4, *А*) зарегистрированы во всех диадах. Инициаторами и реципиентами большинства взаимодействий были молодые особи, среди которых наибольшей активностью отличались самцы *№ 7* и *№ 12*. Эта же закономерность прослеживается и в социальных чистках (рис. 4.1.3.4, *Б*), относительная частота которых, однако, заметно уступала частоте актов обследования. Во взаимодействиях, связанных с проявлением агрессии (рис. 4.1.3.4, *В*), абсолютно лидировал взрослый самец *№ 10*, однако число агрессивных актов было невелико. Взаимодействия, связанные с избеганием партнера (рис. 4.1.3.4, *Г*), инициированы, в основном, молодой самкой *№ 9*, которая регулярно подвергалась половому преследованию со стороны молодых самцов. Последние, в свою очередь, избегали встреч с взрослым самцом *№ 10*, который периодически преследовал молодых самцов. Таким образом, признаки агонистического

доминирования в семейных группах обыкновенной полевки обнаруживаются только у взрослых самцов в виде агрессивной реакции на полувзрослых особей, особенно самцов.

Можно полагать, что сходные черты имеет пространственно-этологическая структура поселений вида-двойника обыкновенной полевки, а именно восточноевропейской полевки, *Microtus rossiaemeridionalis*. Однако при использовании литературных данных, опубликованных до 1969 г., не всегда можно с уверенностью утверждать, идет ли речь об обыкновенной полевке или же о виде-двойнике, поскольку в те годы еще не было разделения *M. arvalis* на два вида (Мейер и др., 1969).

Парные связи у восточноевропейской полевки, по-видимому, прочнее, чем у обыкновенной полевки, и косвенно это подтверждается совпадением границ участков самца и самки (рис. 4.1.3.1), а также некоторыми другими данными. В частности, показано, что восточноевропейские полевки более толерантны к незнакомым сородичам, более коммуникабельны и стремятся к поддержанию контактов друг с другом; самцы менее агрессивны по отношению к самкам (Малыгин, Деулин, 1979; Зоренко, 1984, 1994б; Тихонова и др., 2003). В отличие от обыкновенной, у восточноевропейской полевки часто отмечается скрещивание особей, находящихся в близком родстве (Зоренко, Капрале, 2003).

Наблюдения за группами восточноевропейской полевки, каждая из которых состояла из трех взрослых особей (самец с двумя самками), в условиях вольеры площадью 34 м^2, показали, что основную массу взаимодействий составляют миролюбивые контакты (87-98%); элементы ритуализованного агонистического поведения очень редки (0.3%), избегание контактов с партнерами зарегистрировано в 1.5% случаев, а проявления агрессивного поведения вообще отсутствовали. Поведенческий репертуар более сложен и разнообразен, чем у обыкновенной полевки (Тихонова и др., 2003).

Пространственно-этологическая структура с системой индивидуальных и семейно-групповых участков характерна и для общественной полевки, *Microtus socialis*, распространенной в открытых равнинных и низкогорных ландшафтах Малой Азии, Сирии, Ирана, на Кавказе, в Крыму, Украине, Казахстане и некоторых районах Китая. В период размножения для этого вида характерен семейно-групповой образ жизни (Золотухина, 1988; Емельянов, Золотухина, 1990). Семейные группы включают одного взрослого самца, одну или пару размножающихся самок и их потомство, расселение которого происходит при достижении половой зрелости (Касаткин, 1990, 1995, 1997, 2002; Касаткин и др., 1998; Шилова, Касаткин, 2000). Размножение общественной полевки, как и многих других зеленоядных видов полевок, тесно сопряжено с вегетацией растительности, поскольку в зеленом корме содержатся особые вещества (*gonadotropic green*

plant factor, Bodenheimer, Sulman, 1946), необходимые для активизации половой системы. Потенциально, общественная полевка 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 детенышей, а в среднем — 4–6 (Зубко, 1962; Башенина, 1977; Емельянов, 1988). Для общественной полевки характерно инцест-табу, т.е. избегание размножения между близкими родственниками (Зоренко, Капрале, 2003).

Пространственная структура поселений общественной полевки подробно изучена в Дагестане и Калмыкии в 1987–2001 гг. с использованием методики повторных отловов на площадках от 1 до 4 га (Касаткин, 1990, 2002; Шилова, Касаткин, 2000). В этих исследованиях показано, 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 м^2 (Касаткин и др., 1998). На участках семейных пар в течение некоторого времени обитают молодые зверьки из 1–2 выводков. Число членов семейной группы варьирует, но качественный состав семьи, за редкими исключениями, остается постоянным. Один из примеров пространственной структуры поселений общественной полевки показан на рис. 4.1.3.5.

В некоторых поселениях отмечены одиночные самки, занимающие постоянные норы, а также одиночные самцы, широко перемещающиеся в

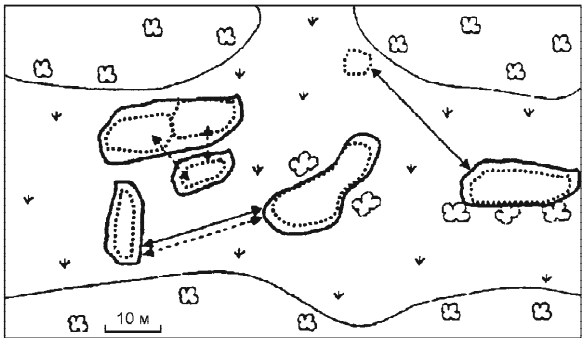


Рис. 4.1.3.5. Границы индивидуальных участков взрослых самцов (сплошные линии) и самок (пунктир) общественной полевки, *Microtus socialis*, на площадке мечения в Дагестане осенью 1987 г. Стрелками показано посещение взрослыми особями соседних участков (по: Касаткин, 2002).

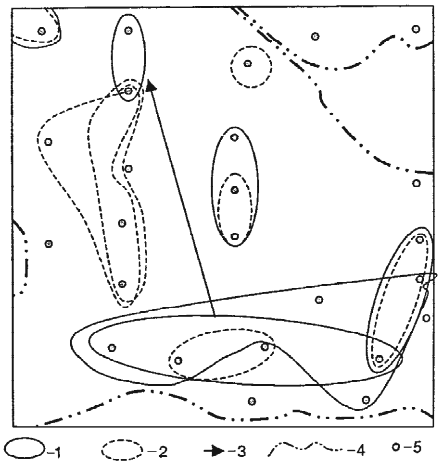


Рис. 4.1.3.6. Взаимное расположение индивидуальных участков взрослых особей общественной полевки, *Microtus socialis*, на площадке мечения размером 0.25 га осенью 2001 г. в Калмыкии. 1 — участки самцов, 2 — участки самок, 3 — перемещения зверьков, 4 — границы такыров, 5 — места расположения ловушек (по: Касаткин, Неронов, 2005).

пределах поселения и заходящие на участки особей-соседей (рис. 4.1.3.6).

В случае гибели или ухода из семейной группы одного из взрослых партнеров (чаще самца), "вакансия" замещается за счет 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 живет в норах обеих самок. Размножение молодняка в семейных группах подавлено. После выселения из семьи молодые особи чаще живут поодиночке, пока не сформируют пару с особью противоположного пола.

Семейные пары общественной полевки относительно постоянны. Так, на одной из площадок мечения в Калмыкии осенью 1995 г. сохранились шесть пар, образовавшихся весной. Четыре пары осенью жили на своих прежних норах, одна пара переместилась на соседнюю нору, расположенную в 40 м от старой норы, а последняя пара переместилась 120 м от своего прежнего участка. Самец из этой пары перебрался на участок другой самки, но периодически появлялся в норе по соседству, где жила самка, с которой он образовал пару весной. В данном случае сформировалась сложная семейная группа с одним самцом и двумя самками.

Наблюдения, продолженные весной 1996 г., показали, что из всех помеченных в 1995 г. зверьков остался единственный самец, занимавший вместе с немеченой самкой новую нору, расположенную в 80 м от старой норы. Всего же на этой площадке в 1996 г. отловили 52 особи (Касаткин и др., 1998). Следовательно, в популяциях общественной полевки в Калмыкии ежегодно происходит существенное, порой полное обновление населения.

При высокой плотности населения образуются группы взрослых особей, состоящие из двух самцов и самки, двух пар разнополых особей, самца

с тремя самками, пары самок. Каждая такая группа занимала одну нору. Подобная ситуация, по-видимому, вызвана нехваткой пригодных для заселения нор и не вполне типична для этого вида (Касаткин, 2002; Касаткин, Неронов, 2005).

В целом, можно полагать, что семейные группы общественной полевки — относительно устойчивые образования с ярко выраженным территориальным консерватизмом. Высокая степень оседлости характерна и для взрослых особей, большинство из которых, как показывают наблюдения, занимает одни и те же норы в течение длительного периода. 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 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 долю мигрантов в популяциях общественной полевки составляют молодые расселяющиеся особи (Золотухина, 1980).

Территориальные и внутригрупповые отношения у общественной полевки подробно изучены при наблюдениях в открытых вольерах площадью 400 м^2 (Громов, 2001а, 2003а). В июне 2001 г. в одну из этих вольер запустили группу молодых особей (трех самцов и трех самок из двух разных выводков) в возрасте около 2 месяцев. В июле, за две недели до начала наблюдений, в вольеру запустили еще трех молодых особей в возрасте 2.5 месяца (двух самцов и самку из одного выводка) и 8 детенышей (5 самцов и 3 самки из двух разных выводков) в возрасте около 4 недель. К началу наблюдений в августе 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, подсаженных на месяц позднее. Зверьки, происходящие из одного выводка, образовали две семейные пары и разделили пространство вольеры на две неравные части, при этом каждая семейная пара охраняла занимаемую территорию. 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, не имевшим собственного участка (см. ниже). Последний скрывался в норах на периферии вольеры, спасаясь от постоянного преследования со стороны территориальных особей.

Восемь детенышей, подсаженных в вольеру за две недели до начала наблюдений, объединились в одну группу и мирно сосуществовали с семейной парой, оккупировавшей значительную часть вольеры (самец *№ 2* и самка *№ 3*). Поначалу все зверьки 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.

Структура использования пространства двумя семейными парами в вольере, сложившаяся к завершению первого цикла наблюдений, показана на рис. 4.1.3.7. Взрослые особи одного пола занимали практически полностью разобщенные участки обитания. Соответственно, обособленными были и семейно-групповые территории. В пределах каждой из них выделялись 2–3 наиболее интенсивно используемых локуса, где располагались гнездовые норы. Семейные пары использовали общие гнезда.

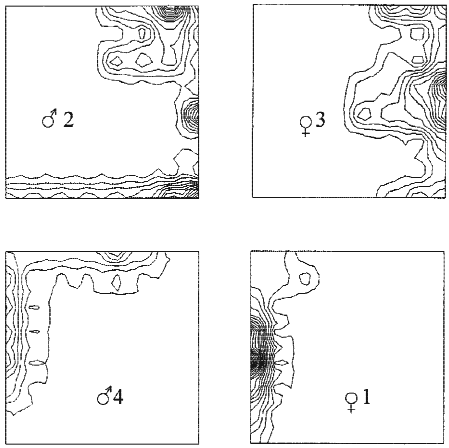


Рис. 4.1.3.7. Структура использования пространства взрослыми особями общественной полевки, *Microtus socialis*, в вольере 20×20 м. Данные регистраций особей в квадратах вольеры обработаны с помощью компьютерной программы SURFER 4.03. Семейная группа I: самец *№ 2* и самка *№ 3*; семейная группа II: самец *№ 4* и самка *№ 1*. Высокая плотность концентрических линий указывает на центры активности особей.

Количественный анализ показал, что пространство в пределах участков обитания семейных пар в значительной степени обобществлено ($КИИП_{ср} = 0.62$); напротив, территория, занимаемая каждой парой, практически полностью обособлена в пространстве ($КИИП_{ср} = 0.98$).

В конце сентября наблюдения были прекращены и возобновились в апреле следующего года. К тому времени вольерная группировка сократилась до шести особей: в ней остались 3 самца и 3 самки из двух выводков детенышей, выпущенных в вольеру летом 2001 г. Очередной цикл наблюдений начали 20 апреля и завершили 19 сентября 2002 г. По невыясненным причинам размножение в вольерной группировке задержалось до середины лета: первые спаривания были зарегистрированы 4 июля, а первый выводок появился на поверхности 11 августа. Структура использования пространства в вольерной группировке до начала размножения показана на рис. 4.1.3.8.

Следует отметить, что до начала размножения относительная пространственная обособленность была только у самцов ($КИИП_{ср} = 0.75$), тогда как

самки занимали один, в значительной степени обобществленный, участок обитания ($КИИП_{ср} = 0.63$). О характере взаимодействий между особями можно судить только в самых общих чертах, поскольку, в силу скрытного образа жизни, с 20 апреля по 4 июля зарегистрировано только 11 прямых социальных контактов. Все контакты были миролюбивыми и ограничивались, в основном, взаимным обнюхиванием или следованием одного зверька за другим. Косвенные данные, например, поведение после вероятной встречи внутри норы, свидетельствующее об отсутствии агрессии (которая обычно выражается в настороженности, возбуждении, или стремительном бегстве одного из партнеров), также подтверждают миролюбивый характер отношений в этот период. И самцов, и самок можно было видеть выходящими после очередного периода отдыха из одной норы, либо выбегающими поочередно за кормом из одного выхода.

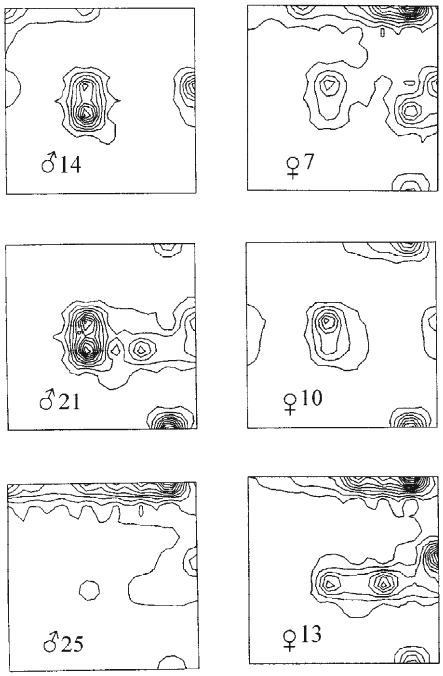


Рис. 4.1.3.8. Структура использования пространства в вольерной группировке общественной полевки, *Microtus socialis*, до начала размножения. Обозначения как на рис. 4.1.3.7.

С началом размножения отношения между особями в этой группировке 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 трех самок погибла. Из оставшихся особей сформировались две семейные пары, каждая из которых заняла свою часть вольеры. Одиночный самец, лишенный пары, не имел собственной территории и скрывался от других особей 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 (после начала размножения) было зарегистрировано всего лишь 6 прямых контактов между взрослы-

ми особями одного пола (2 — между самцами и 4 — между самками). Все контакты были агрессивными. Как следствие агонистических взаимодействий, семейные пары занимали слабо перекрывающиеся и высоко монополизированные участки обитания (0.87<*КИИП*<0.97). Территориальная структура вольерной группировки в августе-сентябре стала, фактически, такой же, как летом 2001 г. (рис. 4.1.3.7).

Более подробные данные, характеризующие поведение общественной полевки в репродуктивный период, получены в наблюдениях, проведенных с 15 апреля по 10 августа 2002 г. в другой вольере. В начале апреля в эту вольеру выпустили группу из восьми перезимовавших неродственных особей (4 самца и 4 самки). Зверьков выпускали парами перед входом в заранее подготовленные искусственные норы. Как показали дальнейшие наблюдения, полевки использовали искусственные убежища, но, наряду с этим, рыли и углубляли собственные норы.

В этой группировке зарегистрировано 319 элементарных социальных актов. Взаимодействия между взрослыми особями одного пола были, в основном, агрессивными. Один из четырех самцов исчез через несколько дней после выпуска в вольеру и, по всей видимости, погиб. Среди оставшихся трех самцов выделились два сильнейших. Они поделили пространство вольеры на две неравные части, и каждый контролировал свою территорию. Третий самец не имел своей территории и скрывался во временных норах. Три самки также заняли отдельные гнездовые норы, поделив пространство вольеры на три обособленных участка. Четвертая 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 трех 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 сложившейся вольерной группировки оставалась без изменений до 8 июня, когда самка *№ 13* исчезла (по неизвестной причине). К этому времени у нее родились детеныши, 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. 4.1.3.9): бóльшую часть волье-

ры занимала сложная семейная группа (самец *№ 4* с двумя территориальными самками *№ 1* и *№ 6*), меньшую — семейная пара (самец *№ 12* и самка *№ 9*). Особи, объединившиеся в семейные пары или группы, монополизировали пространство в пределах своих участков в наименьшей степени (для самцов $КИИП_{ср} = 0.75$, для самок — 0.63), тогда как участки особей-соседей были в значительной мере обособленными (для самцов $КИИП_{ср} = 0.87$, для самок — 0.97).

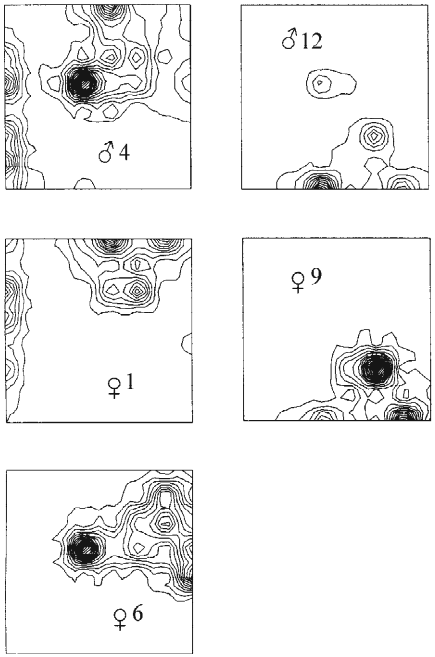


Рис. 4.1.3.9. Структура использования пространства в вольерной группировке взрослых особей *Microtus socialis*, в июле-сентябре 2002 г. Семейная группа I: самец *№ 4* и две территориальные самки (*№ 1* и *№ 6*); семейная группа II: самец *№ 12* и самка *№ 9*. Обозначения как на рис. 4.1.3.7.

О характере взаимодействий между взрослыми особями можно судить по гистограммам (рис. 4.1.3.10), 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). Во взаимодействиях самцов преобладали агрессивные акты и избегание контактов (соответственно, 45.2 и 52.9%). Миролюбивые и ритуализованные агонистические взаимодействия практически отсутствовали: за весь период наблюдений отмечен единственный назоназальный 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 ми-

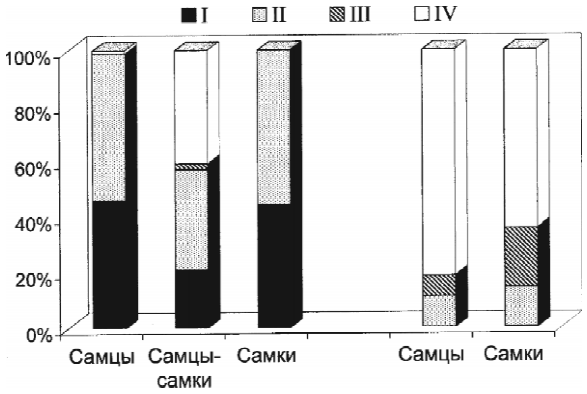


Рис. 4.1.3.10. Соотношение различных форм взаимодействий, инициированных в вольерных группировках общественной полевки, *Microtus socialis*, в однополых и разнополых диадах. Столбики слева — особи-соседи, справа — члены семейных групп. Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные агонистические, IV — миролюбивые.

ролюбивые взаимодействия, инициированные преимущественно самцами (81.5%) и несколько реже самками (64.3%). Ритуализованные агонистические взаимодействия, инициированные, преимущественно, самками, составляли значительно меньшую долю (21.4%), а агрессивные контакты не отмечены вовсе. Следует, однако, указать на достаточно высокую долю избегания контактов с партнерами — 11–14%.

В табл. 4.1.3.1 приведены индексы асимметрии взаимодействий в однополых диадах. Поскольку общее количество зарегистрированных контактов относительно невелико, вычислить индексы асимметрии для всех типов взаимодействий в силу известного методического ограничения не удалось. В целом, индексы асимметрии невысоки и не указывают на существование иерархии доминирования. Напротив, характер взаимодействий между взрослыми особями одного пола свидетельствует об отношениях территориального доминирования.

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 особей-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

Таблица 4.1.3.1. Индексы асимметрии взаимодействий (M±SE) в вольерных группировках общественной полевки, Microtus socialis, в зависимости от групповой принадлежности особей

Взаимодействия	Взрослые особи-соседи		Семейные группы *	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Миролюбивые	–	–	0.59±0.03 (*n*=19)	0.61±0.04 (*n*=14)
Ритуализованные	–	–	0.62±0.04 (*n*=12)	0.74±0.08 (*n*=6)
Агрессивные	0.59±0.08 (*n*=5)	–	–	–
Избегание контактов	0.52±0.09 (*n*=5)	0.53±0.11 (*n*=2)	0.81±0.04 (*n*=9)	0.73±0.07 (*n*=7)

* с учетом молодых зверьков; *n* — число валидных диад.

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 полевки не отмечены.

Территориальное поведение взрослых самцов, в целом, не отличалось от поведения самок, за исключением того, что они чаще посещали соседние участки в поисках контактов с самками. Как отмечено выше, самки могли спариваться не только с самцом из своей пары, но и с самцами-соседями. Однако успех последних в спариваниях был ограниченным, поскольку самки во многих случаях агрессивно реагировали на “чужих” самцов.

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 демонстрациям, были непродолжительными и прекращались после нескольких, обычно двух-трех, 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

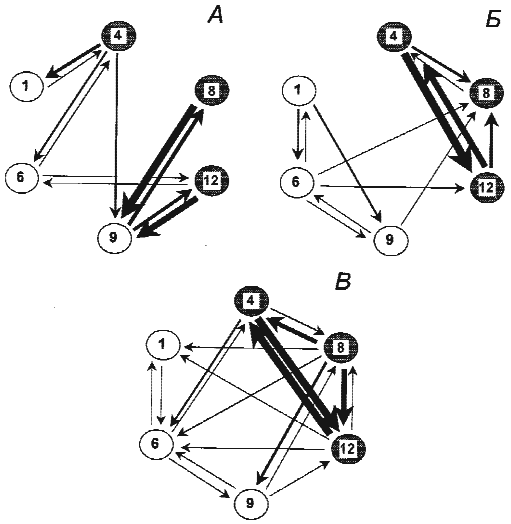


Рис. 4.1.3.11. Социограммы взаимодействий между взрослыми особями в одной из вольерных группировок общественной полевки, *Microtus socialis*. *А* — миролюбивые контакты, *Б* — агрессивные взаимодействия, *В* — избегание контактов. Самцы выделены серым цветом. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных социальных актов.

метров. Эти наблюдения свидетельствуют, что взаимоотношения между взрослыми особями одного пола в период размножения основаны на территориальном доминировании.

Дополнительной иллюстрацией служат социограммы взаимодействий между взрослыми особями (рис. 4.1.3.11). Они наглядно демонстрируют наличие антагонизма в отношениях между особями одного пола, выражающегося в агрессивных взаимодействиях (рис. 4.1.3.11, *Б*), наравне с тенденцией избегания прямых контактов (рис. 4.1.3.11, *В*). Отсутствие выраженной асимметрии этих взаимодействий указывает на их эквипотенциальный характер, свойственный отношениям территориального доминирования. Миролюбивые взаимодействия отмечены, преимущественно, в семейных парах и группах (рис. 4.1.3.11, *А*).

Детеныши, появившиеся в этой вольерной группировке во второй половине мая, первые две недели не отходили далеко от выводковых нор. Позднее они стали шире осваивать окружающее пространство, но избегали заходить на участки других взрослых самок. За весь период наблюдений зарегистрировано 72 взаимодействия между детенышами и взрослыми особями в семейных группах (табл. 4.1.3.2) и 12 взаимодействий детенышей с другими взрослыми зверьками.

Контакты между детенышами в семейных группах были, в основном, миролюбивыми (табл. 4.1.3.2) и в единичных случаях — агонистическими. Взаимодействия с особями-родителями также были чаще миролюбивыми, но иногда детеныши скрывались в норе при приближении взрослых особей. Последние при встрече с детенышами обычно мирно их обнюхивали.

Таблица 4.1.3.2. Число взаимодействий между взрослыми и молодыми особями в семейных группах общественной полевки, *Microtus socialis,* в вольерах

Взаимодействия	Контакты молодых особей, адресованные		Контакты взрослых особей с молодыми
	молодым особям	взрослым особям	
Миролюбивые	18	21	6
Ритуализованные	4	0	0
Агрессивные	0	0	11*
Избегание контактов	2	11	0

* контакты взрослых самцов с молодыми зверьками, преимущественно самцами.

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.

Взрослые особи при встрече с чужими молодыми зверьками чаще всего уходили от контакта (n=8), но иногда преследовали их (n=2). В четырех случаях зарегистрированы атаки и выпады молодых зверьков на “чужих” взрослых особей.

Признаков, указывающих на существование иерархической структуры в семейных группах общественной полевки, 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.

Таким образом, наблюдения за вольерными группировками общественной полевки позволили проследить генезис территориальных и социальных отношений у этого вида на протяжении годового репродуктивного цикла. Группировка перезимовавших зверьков до начала размножения занимала в значительной степени обобществленный 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 изолиро-

ванные и охраняемые участки обитания. В репродуктивный период отношения между взрослыми особями одного пола проявляются в агрессивной форме, либо в виде взаимного избегания, которое, в свою очередь, является следствием агрессивных взаимодействий.

Основным механизмом территориальной изоляции семейно-групповых участков у общественной полевки служит агрессивное поведение, одинаково хорошо выраженное как у самцов, так и у самок. 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. В связи с этим, четких границ между соседними участками не существует, за исключением ситуаций, когда они располагаются в тесном соседстве в условиях высокой плотности населения либо в вольерах. Выявленные в результате прямых наблюдений в вольерах особенности территориальной структуры семейных группировок общественной полевки вполне согласуются с литературными данными.

Семейные группы общественной полевки можно назвать слабо консолидированными, поскольку социальные связи между особями-родителями и их потомством быстро ослабевают. Внешне это проявляется в виде пространственного рассредоточения молодых зверьков в результате нарастания напряженности 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 полевки способствует тому, что заботу о потомстве проявляют не только самки этого вида, но и самцы (Anisimova, Gromov, 2006).

Можно полагать, что сходные особенности пространственно-этологической структуры обнаруживаются и у другого, близкородственного вида — полевки Гюнтера, *Microtus guenthery*, хотя судить об этом приходится по косвенным признакам, в частности, по наличию инцест-табу (German, 1998) и участию самцов в воспитании потомства (Libhaber, Eilam, 2004). Других данных о поведении и социальной организации этого вида в доступных литературных источниках не обнаружено.

Еще один вид, относящийся к рассматриваемой категории — желтощекая полевка, *Microtus xanthognathus*, распространенная в таежных лесах северо-западной части североамериканского континента и населяющая преимущественно биотопы с неповрежденным моховым покровом и молодым древесным подростом на местах бывших лесных пожаров. Для желтощекой полевки характерно относительно позднее начало репродуктивно-

го сезона, зависящее от сроков таяния снега. Спаривания перезимовавших особей начинаются в конце апреля — начале мая. Самки приносят за сезон размножения максимум два выводка, от 6 до 13 детенышей в каждом (средний размер выводка — 8.8). Последние выводки рождаются в июле. Молодняк достигает половой зрелости только в следующем году. В суровых климатических условиях зверьки делают запасы кормов на зиму, которые хранятся в особых подземных камерах. Для желтощекой полевки характерны отсутствие резких колебаний численности и хорошо развитая акустическая сигнализация (Wolff, Lidicker, 1980).

Исследование, проведенное в 1976-1977 гг. на Аляске с использованием методики повторных отловов на площадке мечения размером 0.25 га (Wolff, Lidicker, 1980), показало, что взрослые самцы занимали участки обитания площадью в среднем 650 м^2, а самки — 583 м^2. Площадь участков молодых зверьков в среднем составляла 500 м^2. Обособленное расположение участков обитания позволяет сделать вывод об охране занимаемой территории. В пределах охраняемой территории самца располагаются перекрывающиеся гнездовые участки нескольких самок, которые, по-видимому, в значительной степени обобществлены. В неволе самки, помещенные в общую клетку, занимали отдельные охраняемые гнезда, но не проявляли агрессивности по отношению друг к другу в других частях клетки. В естественных поселениях несколько самок, связанных с одним самцом, возможно, образуют сложную семейную группировку (Wolff, Lidicker, 1980).

Молодые особи выселяются из семейных групп по окончании сезона размножения. В июле 1977 г. на площадке было помечено 10 молодых самцов и 15 молодых самок. В конце августа 1977 г. из них остались только 7 молодых самок, а остальные зверьки расселились. Молодые самцы отселились на значительное расстояние — от 200 до 800 м.

По завершении размножения у желтощекой полевки образуются зимовочные группировки, в состав которых входят как родственные, так и неродственные особи. Группировки зимуют в особых “курганчиках” из грунта и растительных остатков. В каждом “курганчике” имеется гнездовая нора и камера с запасами корма. Весной зимовочные группировки распадаются, и этот распад сопровождается перераспределением особей: только 22% самцов и 56% самок остаются на прежних участках обитания, которые они занимали в предыдущий сезон размножения (Wolff, Lidicker, 1980).

Более подробные сведения о пространственной структуре поселений и социальной организации желтощекой полевки получены при проведении повторных отловов меченых зверьков на той же площадке в 1977–1978 гг., а также при наблюдении за ними в вольере размером 2×3 м (Wolff, 1980).

О пространственной структуре поселений в сезон размножения (май-июнь) можно судить по распределению индивидуальных участков взрослых особей (рис. 4.1.3.12). Их площадь составляла в среднем 625 м^2 (суще-

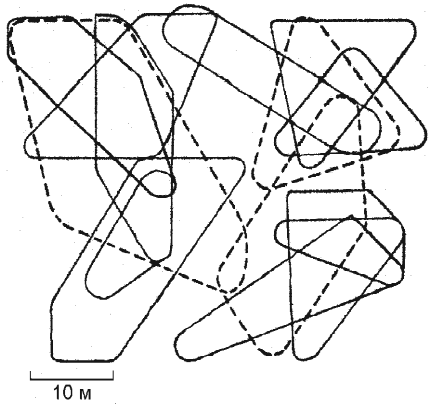


Рис. 4.1.3.12. Участки обитания взрослых самцов (штриховые линии) и самок (сплошные линии) желтощекой полевки, *Microtus xanthognathus*, на площадке мечения размером 50×50 м в мае-июне 1978 г. на Аляске (по: Wolff, 1980).

ственных половых различий не обнаружено). Участки самцов перекрывались в очень малой степени ($0<КПУ<0.25$); напротив, самки занимали значительно перекрывающиеся участки обитания ($0.40<КПУ<1.0$).

Во второй половине лета пространственная структура поселения существенно изменилась. Границы участков обитания стали неопределенными, и активность всех зверьков была сосредоточена вблизи "курганчиков". В середине июля размножение полностью прекратилось, а последние детеныши, выкормленные самками, вышли в конце июля. К концу августа завершилось расселение молодняка.

Наблюдения в вольере площадью 6 м^2 показали, что взрослые самцы вместе практически не уживаются. Родственные самки (из одного выводка) успешно выкармливали потомство в условиях вольеры и не проявляли агрессивности по отношению друг к другу. Незнакомые самки, напротив, реагировали друг на друга крайне агрессивно. В некоторых случаях среди незнакомых самок устанавливалась иерархия доминирования, при этом каждая самка занимала отдельное гнездо и активно охраняла его от других особей своего пола. Агрессивные контакты между неродственными молодыми зверьками, равно как и неразмножающимися взрослыми особями, были редкими, и зверьки обычно скучивались в одном гнезде.

Судя по наблюдениям в неволе, самцы не проявляют заботы о детенышах, хотя могут занимать общее гнездо вместе с самкой и ее потомством.

Итак, можно подытожить, что в сезон размножения самцы желтощекой полевки активно охраняют участки обитания, в пределах которых могут находиться несколько самок с выводками. Число самок, спаривающихся с одним самцом, зависит от размеров его территории. В конце лета взрослые особи прекращают охранять участки обитания, а молодняк (преимущественно самцы) расселяется. Осенью образуются зимовочные группировки (агрегации) из 5-10, как правило, неродственных особей, которые устраивают сложные норы с запасами корма под "курганчиками". В состав зимовочных агрегаций могут входить родственные самки, но не разнополые особи из одного вывод-

ка. Полевки остаются активными на протяжении всей зимы. Весной агрегации распадаются, среди самцов выделяется доминант, который начинает охранять территорию вокруг "курганчика" и спариваться с самками, перезимовавшими вместе с ним. Родственные самки устраивают гнездовые норы поблизости одна от другой. Можно полагать, что формирование зимовочных агрегаций из неродственных особей способствует избеганию инбридинга. Как полагают, социальная организация у желтощекой полевки хорошо адаптирована к существованию вида в суровых условиях Арктики (Wolff, 1980; Wolff, Lidicker, 1980).

Калифорнийская полевка, *Microtus californicus*, распространенная на юго-западе США и северо-западе Мексики, относится к зеленоядным видам с достаточно высоким репродуктивным потенциалом и ранним расселением молодняка (Batzli, Pitelka, 1971; Lidicker, 1973; 1979).

Исследование, проведенное в 1957 г. в штате Калифорния (США), показало, что большую часть времени в периоды активности и взрослые, и молодые зверьки проводят под землей, а на поверхности появляются только для сбора корма (продолжительность выходов из норы не превышает 5 минут). Взрослые особи живут оседло, и расположение их участков обитания не меняется в течение многих месяцев. Самцы с самками образуют относительно постоянные семейные пары, занимающие общий участок обитания вместе со своим потомством. Вместе с тем, активность самцов слабо связана с активностью самок. Самки не проявляют агрессивности по отношению к самцам в период беременности и лактации (Pearson, 1960).

Наблюдения, проведенные в вольерах площадью 83 м^2 (Lidicker, 1979, 1980), свидетельствуют, что если искусственная группировка изначально состоит из нескольких взрослых незнакомых особей, между ними происходят непрерывные агрессивные взаимодействия, и размножение не начинается, пока в вольере не останется одна пара. Подобная ситуация отмечена в пяти случаях из семи. В одном случае в вольере выжили самец и две самки, причем обе самки разделили пространство вольеры на две части, и каждая вскоре принесла потомство, а самец свободно перемещался по всей территории вольеры. В другом случае выжили две пары, которые разделили пространство вольеры на две приблизительно равные части, и каждая пара охраняла свою территорию в течение длительного периода (3.5 месяца). Таким образом, в шести случаях из семи в результате агрессивных взаимодействий в вольерных группировках калифорнийской полевки выживали моногамные пары. Половое созревание молодняка, рожденного в вольерах, задерживалось из-за невозможности своевременного расселения. Задержка полового созревания указывает на существование механизмов социального торможения репродуктивных функций молодых особей в присутствии родителей (Lidicker, 1980).

Проведенные исследования позволяют сделать вывод, что для калифорнийской полевки характерен семейно-групповой образ жизни и преимущественно моногамная система спаривания, особенно при низкой плотности населения. В составе семейных групп насчитывается от 2 до 12 особей (в среднем 6). Во взаимодействиях между взрослыми особями одного пола проявляется ярко выраженный антагонизм. Взрослые самцы нередко агрессивно реагируют и на незнакомых самок. Вместе с тем, отношения между двумя взрослыми самками могут быть вполне миролюбивыми, если поблизости нет взрослого самца (Lidicker, 1979, 1980).

Более поздние исследования, проведенные в 1983-1984 гг. в штате Калифорния (США) с использованием методики повторных отловов на площадках мечения размером около 8 га (Ostfeld et al., 1985, 1986), показали, что взрослые самцы занимают обособленные и, по-видимому, охраняемые территории, тогда как участки обитания самок могут значительно перекрываться (рис. 4.1.3.13).

Характер использования территории самцами и самками не меняется при увеличении плотности населения. Самцы занимали значительно более крупные участки обитания (в среднем 165.8 м^2, n=11) в сравнении с самками (в среднем 100.1 м^2, n=14), что вполне согласуется с данными, полученными ранее другими исследователями (Batzli, Pitelka, 1971; Lidicker, 1973). Несмотря на различия в размерах участков обитания самцов и самок, площадь "ядра" участков и у тех, и у других была практически одинаковой (Ford, Krumme, 1979). Центры активности самцов-соседей располагались на

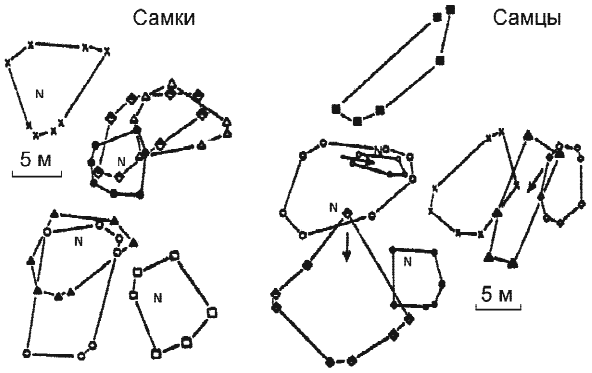


Рис. 4.1.3.13. Участки обитания (*minimum convex polygons*) взрослых самцов и самок калифорнийской полевки, *Microtus californicus*, в марте-апреле 1984 г. в Калифорнии, США. Стрелками показано мнимое перекрывание участков обитания самцов в результате захвата освободившейся территории. N — положение гнездовых нор (по: Ostfeld, 1986, с изменениями).

расстоянии более 10 м один от другого, а дистанция между ближайшими соседями составляла в среднем 23.2 м. У самок этот показатель был существенно меньшим — в среднем 9.6 м. Минимальное расстояние до ближайшего соседа зарегистрировано в разнополых диадах — в среднем 5.7 м. Участки обитания взрослых самцов перекрывали гнездовые участки 1–5 самок (в последнем случае — частично). Полного совпадения границ участков обитания разнополых особей не выявлено. Степень перекрывания участка самца с участками нескольких самок особенно возрастала в периоды эструса. Наблюдения показали, что самцы могли находиться в гнездовой норе рецептивной самки в течение нескольких часов. Наибольшая подвижность самцов отмечена в конце зимы, т.е. с началом размножения (Lidicker, 1973).

Наряду с перекрыванием участков обитания самок известны случаи, когда две или даже три размножающиеся самки занимали одно общее гнездо как минимум в течение шести недель. Однако, несмотря на значительную степень перекрывания гнездовых участков, самки могут проявлять агрессивность по отношению к незнакомым особям своего пола. Возможно, именно у родственных самок образуются ассоциации с перекрывающимися участками обитания. Отсутствие территориальности у самок объясняется относительно равномерным распределением и быстрым восстановлением кормовых ресурсов, тогда как территориальность самцов связана с охраной не кормовых ресурсов, а половых партнеров (Ostfeld, 1986).

Принимая во внимание результаты проведенных исследований, можно полагать, что система спаривания у калифорнийской полевки очень пластична — от моногамии (при низкой численности) до полигинии (при высокой численности и сдвиге соотношения полов в пользу самок), и, кроме того, основана на охране самок самцами (*female defence monogamy or polygyny*, Emlen, Oring, 1977).

Что касается проявления родительской заботы у самцов калифорнийской полевки, на этот счет имеются противоречивые сведения. При содержании семейных пар в лабораторных клетках самец занимал общее гнездо с самкой и обогревал детенышей, скучиваясь с ними в гнездовой камере (Hatfield, 1935), а также доставлял гнездовой материал и затаскивал детенышей в гнездо, если они оказывались снаружи, не встречая сопротивления со стороны самки (Hartung, Dewsbery, 1979; Lidicker, 1980). Однако наблюдения, проведенные в природе (хотя и очень фрагментарные), указывают на отсутствие заботы о потомстве у самцов (Ostfeld, 1986).

Узкочерепная полевка, *Microtus gregalis*, распространена в тундровой и лесотундровой зоне от Белого моря до Берингова пролива, а также в степях Казахстана, Западной и Восточной Сибири, Монголии и Северо-Восточного Китая. Образ жизни узкочерепной полевки изучен слабо. Известно, что у этого вида существуют колонии, приравниваемые к семейным

группам, структура и пространственное расположение которых меняется по сезонам года в зависимости от плотности населения и фазы популяционного цикла (Малькова, Пальчех, 2003).

Пространственно-этологическую структуру поселений узкочерепной полевки изучали в Якутии на площадках мечения размером от 0.5 до 1.4 га (Прокопьев, 1986). К категории наиболее оседлых особей у этого вида относятся перезимовавшие самки. Взрослые самцы характеризуются относительно высокой подвижностью. Размеры участков обитания взрослых особей от весны к лету увеличиваются: у самцов их площадь составляет в среднем 790 м^2 и 1675 м^2, соответственно; у самок — 380 м^2 и 1150 м^2. От осени к зиме площадь участков обитания самцов уменьшается с 625 м^2 до 425 м^2, а у самок остается почти неизменной — соответственно, 360 м^2 и 400 м^2. Весной участки обитания перезимовавших самок частично перекрываются: каждая особь этого пола использует 21.4% площади своего участка совместно с 4–5 соседями. В летний период взрослые самки живут наиболее обособленно, используя индивидуально 73% площади своих гнездовых участков. Участки обитания взрослых самцов весной перекрываются в значительно большей степени, чем у самок. Летом степень перекрывания участков самцов уменьшается, и они используют индивидуально 87.9% площади своих участков. Участок обитания каждого самца перекрывает гнездовые участки нескольких самок. В зимнее время отмечается образование агрегаций молодых особей, занимающих значительно перекрывающиеся участки обитания. В целом можно констатировать, что в летний период участки обитания взрослых особей и сеголеток распределены по площади относительно равномерно, а весной и зимой образуются агрегации в микростациях, отличающихся наилучшими кормовыми и защитными условиями.

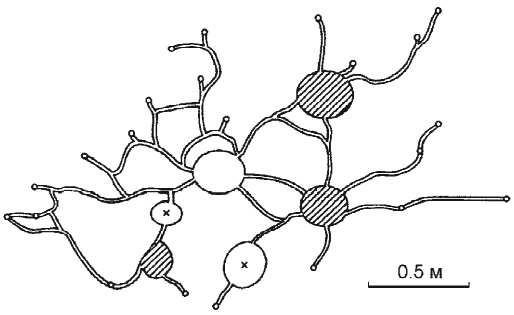


Рис. 4.1.3.14. Схема норы, занимаемой колонией (семейной группой) узкочерепной полевки, *Microtus gregalis*, в ерниково-кочкарниковой тундре на территории Ямало-Ненецкого национального округа. Крестиком обозначены старые гнезда (по: Пальчех и др., 2003, с изменениями).

Авторы исследования, проведенного в 1999–2000 гг. в Западной Сибири (Пальчех и др., 2003), полагают, что колонии узкочерепной полевки представляют собой семейные группы, занимающие несколько убежищ разного назначения (гнезда, норы, ук-

рытия и т.п.), соединенных сетью троп с кормовыми площадками в единое целое. Площадь гнездовых колоний в Омской области варьировала от 20.2 до 41.6 м^2 весной и от 0.4 до 8.6 м^2 осенью. В Ямало-Ненецком автономном округе их площадь составляла 0.7–11.8 м^2 (рис. 4.1.3.14).

Данных о составе семейных групп узкочерепной полевки, характере внутри- и меж групповых отношений, сроках расселения молодняка не имеется.

Копытный лемминг, *Dicrostonyx torquatus* (= *groenlandicus*), распространен в тундровой и лесотундровой зонах от п-ова Канина до Берингова пролива, на островах Арктического бассейна, на севере Канады и в Гренландии. Размножение этого вида начинается в конце зимы и заканчивается осенью, т.е. в значительной степени зависит от длины светового дня. Особое значение для активации размножения копытного лемминга, как и ряда других арктических грызунов, имеет содержание в некоторых растениях Арктики 6-метоксибензоксазолинона (Sanders et al., 1981; Negus, Berger, 1998). Беременность длится от 20 до 30 дней. Увеличение длительности беременности происходит в тех случаях, когда кормящая самка спаривается с незнакомым самцом, и в этом случае происходит блокирование предыдущей беременности. Взрослые самки приносят за сезон 2–3 помета, в которых может быть от 4 до 12 детенышей, а в среднем — 6.7 (Меженный, 1975; Mallory, Brooks, 1978). По окончании периода молочного вскармливания (на 16–17 день) самка оставляет потомство в старой норе и переходит в другую, удаленную от прежней на значительное расстояние (50-200 м), где у нее рождается следующий выводок (Brooks, Banks, 1971). Молодые особи около 10 дней остаются в старой материнской норе, а затем расселяются; половозрелыми они становятся в возрасте 8-10 недель (Brooks, 1993, цит. по Predavec, Krebs, 2000; Negus, Berger, 1998).

Исследование пространственной структуры поселений копытного лемминга, проведенное в 1968–1970 гг. в Канаде с использованием радиотелеметрии (Brooks, Banks, 1971), показало, что взрослые самки до спариваний с самцами и в течение первых двух недель беременности занимали участки обитания площадью в среднем 0.16 га (n=8). На последних стадиях беременности размеры участков обитания самок сокращались в несколько раз — в среднем до 0.02 га. Самцы занимали значительно более крупные участки обитания, площадь которых составляла в среднем 2.03 га (n=16). Размеры участков самцов в значительной степени зависели от локальной плотности населения и существенно уменьшались в поселениях с высокой плотностью. Детальные наблюдения за одним из самцов показали, что у него не было одного центра активности, и он широко перемещался в пределах своего участка обитания, посещая гнездовые норы самок, чьи участки перекрывались с его собственным. На участке каждой самки самец оставался 1–2 дня (Brooks, Banks, 1971). Более крупные участки обитания обнаружены у взрослых особей в

одном из поселений на северо-западе Канады (Rodgers, Lewis, 1986): у самцов их средняя площадь составляла 4.05 га (n=19), у самок — 1.81 га (n=14). Доля взаимного перекрывания участков обитания взрослых самцов в летний период составляла в среднем 32–43%, тогда как у взрослых самок была на порядок ниже — 3.2–5.0% (Predavec, Krebs, 2000; Schmidt et al., 2002). Отмечена парадоксальная особенность: крупные самцы занимали участки обитания гораздо меньшей площади (в среднем 480 м^2, n=7), чем более мелкие — в среднем 6680 м^2, n=2 (Schmidt et al., 2002). Согласно данным другого исследования, в котором использовали методику радиоактивного мечения, площадь суточного участка взрослой самки составляла 143 м^2, а у взрослого самца — до 6000 м^2 (Карулин и др., 1982).

Таким образом, самцы в популяциях копытного лемминга занимают значительно более крупные участки обитания в сравнении с самками.

Более позднее исследование, проведенное 1995 г. на северо-западе Канады с использованием методики повторных отловов на участке местности площадью 7.3 га и радиотелеметрии (Predavec, Krebs, 2000), позволило собрать более полные данные о пространственной структуре поселений этого вида. Исследование показало, что взрослые самцы практически одинаково активны на всей площади своего участка обитания, тогда как активность самок сосредоточена вблизи одной или двух гнездовых нор (рис. 4.1.3.15).

Самки редко меняют свои гнездовые норы, тогда как самцы используют несколько нор и постоянно перемещаются от одной норы к другой. Периодически самцы остаются в норе одной из самок, но непродолжительное время — до 8 часов. Несмотря на взаимное перекрывание участков обитания, самцы-соседи никогда не занимают одни и тех же норы.

Прямые наблюдения и данные радиотелеметрии свидетельствуют, что размножающиеся самки охраняют свои гнездовые участки от других особей того же пола, тогда как у самцов территориальное поведение не выражено (Predavec, Krebs, 2000).

По мнению ряда авторов (Меженный, 1975; Орлов, 1976; Shilton, Brooks, 1989; Бернштейн, Денисенко, 1990), для копытного лемминга характерен семейно-групповой образ жизни. Семейная группа, изначально состоящая из пары взрослых особей и выводка молодых зверьков, занимает участок обитания, частично перекрывающийся с участками соседних семейных групп. Расселение первых выводков происходит относительно рано, но детеныши из последних выводков (по крайней мере, некоторые из них) доживают вместе с матерью в одной норе до весны (Меженный, 1975). Исследование, проведенное на северо-западе Канады с использованием радиотелеметрии (Blackburn et al., 1998), показало, что в условиях высокой плотности населения у сеголеток может отмечаться длительная отсрочка расселения, сопровождающаяся задержкой полового созревания.

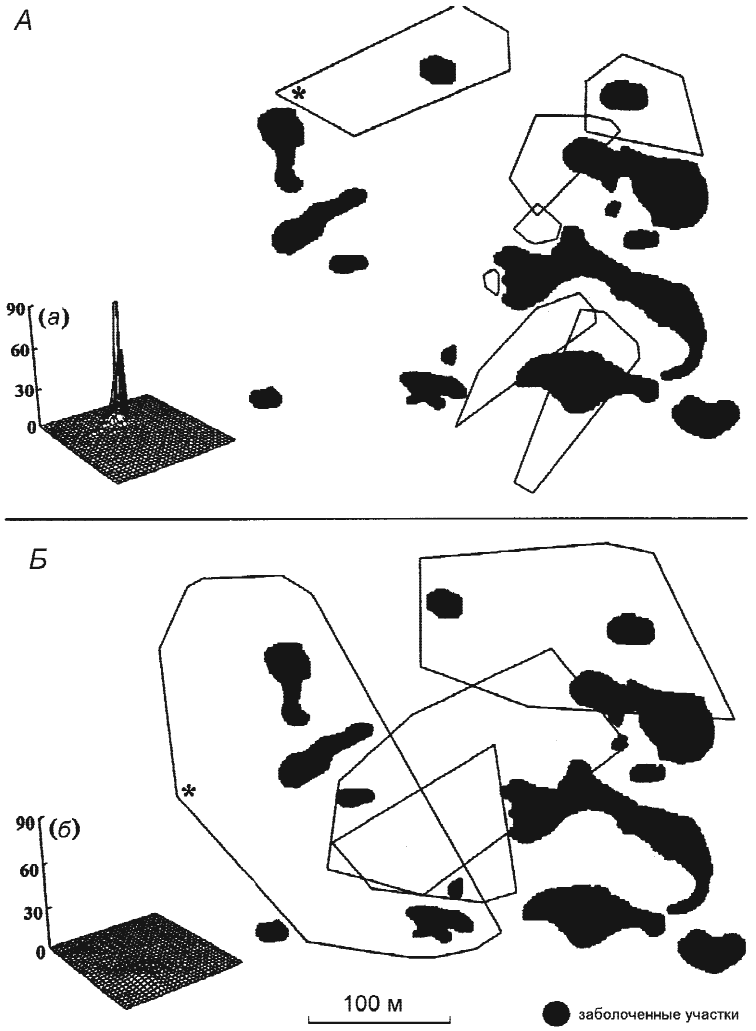


Рис. 4.1.3.15. Участки обитания (*minimum convex polygons*) семи самок (*А*) и четырех самцов (*Б*) копытного лемминга, *Dicrostonyx groenlandicus*, на одном из участков наблюдений на северо-западе Канады. Звездочкой отмечены участки обитания особей, показанные слева в виде трехмерных проекций (*а* и *б*), отражающих их активность: высота графа пропорциональна числу регистраций в разных локусах (по: Predavec, Krebs, 2000, с изменениями).

Наблюдения за пятью искусственными группировками, в состав которых входили по 4 самца, помещенных в вольеру площадью 25.5 м^2 (Bowen, Brooks, 1978), показали, что для особей этого пола характерны преимущественно агонистические взаимодействия. Среди основных элементов поведения отмечены атаки и преследования (32%), защитные стойки и боксирование (40%), а также избегание контактов (23%). Другие элементы поведения (в основном, подходы к партнеру) составляли 5% от их общего числа (n=530). Во всех пяти группировках установилась иерархия доминирования: доминант–субдоминант–два подчиненных самца. Доминант в каждой группировке отличался наибольшей агрессивностью и почти не имел ран, полученных в схватках с другими самцами, тогда как у каждого из подчиненных самцов обнаруживалось множество покусов (Bowen, Brooks, 1978). Результаты этих экспериментов трудно соотнести с данными, полученными при наблюдениях в естественных поселениях, поскольку размеры вольеры не сопоставимы с размерами участков обитания самцов в природе.

Наблюдения в неволе свидетельствуют также, что между самцом и самкой в семейной группе поддерживается относительно прочная социальная связь (Орлов, 1976). Во взаимодействиях между половыми партнерами отмечены преимущественно миролюбивые акты, в том числе взаимные чистки. Самец находился с самкой в одном гнезде до момента рождения детенышей, а иногда и дольше. После рождения второго выводка молодые зверьки из первого выводка проявляли заботу о новорожденных.

Если к самке с детенышами подсаживали незнакомого самца, она непрерывно его атаковала, и это могло привести к гибели зверька. Если же атаки самки прекращались, самец убивал детенышей и через некоторое время спаривался с самкой. В тех случаях, когда к самке подсаживали самца своей пары, предварительного удаленного из клетки на несколько дней, реакция самки поначалу также была агрессивной, но после взаимного обнюхивания оба зверька уходили в гнездо, где самец помогал самке ухаживать за детенышами (Mallory, Brooks, 1978). Дальнейшие исследования показали, что в лабораторных условиях самцы принимали активное участие в ухаживании за детенышами, обогревали их в гнезде, вылизывали, приносили подстилку для обустройства гнезда (Shilton, Brooks, 1989).

Переходя к обсуждению основных характеристик пространственно-этологической структуры популяций рассмотренных видов, необходимо отметить, что элементарными структурными группировками в поселениях этих видов являются семейные пары или небольшие семейные группы, объединяющие самца с несколькими самками. Самец с самкой, образующие семейную пару, занимают в значительной степени перекрывающиеся, иногда — полностью совпадающие, участки обитания, как, например, у *M.*

arvalis, *M. rossiaemeridionalis*, *M. californicus* и *M. socialis*. У других видов преобладают сложные семейные группы, в которых на обширной территории самца живут несколько размножающихся самок, как, например, у желтощекой полевки, *M. xanthognathus*. Строго говоря, сложные семейные группы обнаруживаются и у других видов, в частности, у *M. arvalis*, *M. rossiaemeridionalis*, *M. socialis*.

Семейные пары и группы у ряда видов (например, *M. socialis*, *M. californicus*, *M. xanthognathus*) занимают обособленные участки обитания с высокой степенью их монополизации за счет активной охраны территории (преимущественно самцами). Самки в сложных семейных группах могут занимать как общие (с низкой степенью индивидуализации), так и отдельные гнездовые участки (с высокой степенью индивидуализации благодаря охране территории). Четких границ между участками самок, равно как и между соседними семейными территориями, как правило, не существует, поскольку охраняются, главным образом, "ядра" участков с гнездовыми норами. У других видов (например, *M. arvalis*, *M. rossiaemeridionalis*, *D. torquatus*) самцы, по-видимому, не занимаются охраной территории, либо охраняют ее в меньшей степени, чем самки.

У ряда видов (*M. socialis*, *M. xanthognathus*) 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. В составе зимовочных агрегаций обнаруживаются как родственные, так и неродственные особи.

Отношения между соседствующими семейными парами и группами можно охарактеризовать как территориальное доминирование, поскольку члены семейной группы изгоняют со своей территории всех "чужаков". Подобные же отношения складываются между территориальными самками в сложных семейных группах. У некоторых видов (например, *M. arvalis* и *D. torquatus*) при высокой плотности населения обнаруживаются признаки иерархии доминирования среди самцов, конкурирующих за самок.

Система спаривания очень лабильна. При низкой плотности населения у многих видов образуются моногамные пары, однако половые партнеры (особенно самцы) в сезон размножения спариваются с особями из соседних семейных групп. Поэтому, наряду с моногамией, отмечается полигиния (полиандрия).

Взаимодействия между особями в семейных группах можно охарактеризовать как толерантные, без явных проявлений иерархии доминирования или распределения поведенческих ролей. Однако приоритет в охране территории и размножении всегда остается за основателями семейной группы. По мере подрастания молодняка напряженность отношений между

молодыми и взрослыми особями возрастает, и агрессивное поведение последних (особенно самцов) провоцирует относительно раннее выселение выводков.

В лабораторных условиях у многих видов выявлено проявление заботы самцов о потомстве. В целом, слабая консолидация семейных групп у полевок прослеживается в существенном ослаблении парных связей по окончании сезона размножения (вплоть до полного распада семейных групп) и агрессивности взрослых особей, особенно самцов, к подрастающему молодняку, что провоцирует раннее расселение выводков.

Необходимо отметить, что пространственно-этологическая структура поселений копытного лемминга, *D. torquatus* (= *groenlandicus*), характеризующаяся значительной степенью перекрывания участков обитания самцов, становлением иерархии доминирования среди особей этого пола (по крайней мере, в условиях неволи), ранним расселением молодняка (за исключением отдельных ситуаций, связанных с высокой плотностью популяции) и отсутствием прочных парных связей, не вполне соответствует критериям рассматриваемого типа. Такую структуру, по-видимому, следует считать промежуточным (переходным) вариантом между типами II (система агрегаций взрослых особей) и III (система слабо консолидированных семейных групп). Пространственно-этологическая структура поселений узкочерепной полевки, *M. gregalis*, отнесена к рассматриваемому типу (III) также достаточно условно, поскольку надежных доказательств семейно-группового образа жизни этого вида пока не имеется. Подробнее этот аспект будет рассматриваться в главе 6.

4.1.4. Подсемейство мадагаскарских хомяков, Nesomyinae

Экология и поведение многих представителей этого подсемейства, в котором насчитывается 12 видов, практически не изучены.

Хипогеомис, *Hypogeomys antimena*, распространен на о-ве Мадагаскар. Это относительно крупный грызун с массой тела до 1.8 кг, длиной тела до 35 см, а длиной хвоста до 25 см. Экология хипогеомиса изучена слабо. Имеются указания, что этот вид ведет ночной образ жизни, роет обширные норы, питается преимущественно опавшими плодами, а в приплоде у самки обычно бывает только один детеныш (Соколов, 1977; Cook et al., 1991).

Исследование, проведенное в 1988 г. с использованием методики повторных отловов и радиотелеметрии (Cook et al., 1991), показало, что этому виду свойствен семейно-групповой образ жизни. Семейные группы небольшие и объединяют обычно пару взрослых особей с детенышем. Каждая семейная группа занимает обособленный и, по-видимому, охраняемый участок обитания, площадь которого составляет в среднем 3.5 га (рис. 4.1.4.1).

В некоторых случаях в одной норе обнаруживали двух самцов или двух самок.

Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре поселений этого вида не имеется.

4.2. Семейство беличьих, Sciuridae

Среди наземных беличьих имеется ряд видов со слабо консолидированными семейными группами, и в их числе — колумбийский суслик, *Citellus (Spermophilus) columbianus*, луговые собачки *Cynomys leucurus* и *C. gunnisoni*, а также желтобрюхий сурок, *Marmota flaviventris*.

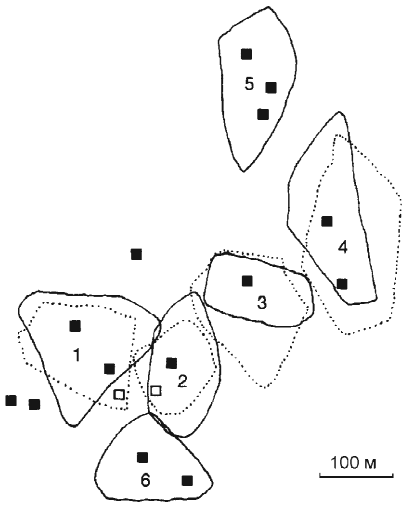


Рис. 4.1.4.1. Участки обитания двух одиночных особей и четырех семейных пар (1-4) хипогеомиса, *Hypogeomys antimena*, установленные с помощью радиотелеметрии в сентябре-октябре 1988 г. Участки самцов выделены сплошными линиями, участки самок — пунктиром. Квадратами обозначено положение основных нор (по: Cook et al., 1991, с изменениями).

У колумбийского суслика, *Citellus columbianus*, распространенного в степных регионах Канады и США (Manville, 1959; Steiner, 1970, 1971; Michener, 1973b; Betts, 1976; Murie, Harris, 1978; Festa-Bianchet, Boag, 1982; Harris, Murie, 1984; Murie, Harris, 1984; Waterman, 1986), зимняя спячка заканчивается в конце апреля — начале мая. Первыми из спячки выходят взрослые самцы, неделей позже — взрослые самки, а еще через неделю — годовалые особи. Вышедшие из спячки взрослые (старше 2 лет) особи спариваются, и самки через 24 дня беременности приносят единственный выводок, в котором насчитывается от 1 до 7 детенышей, в среднем 2.8 (Murie et al., 1980; Murie, Harris, 1982). Детеныши появляются из выводковых нор в конце июня – начале июля. В эти же сроки происходит расселение годовалых особей, которые становятся половозрелыми только на следующий год (Harris, Murie, 1984). В конце июля — первой половине августа взрослые самки вновь залегают в спячку (Festa-Bianchet, Boag, 1982).

Элементарные внутрипопуляционные группировки в поселениях колумбийского суслика состоят из взрослого самца, нескольких взрослых самок и молодых зверьков (Michener, 1973b). Самцы занимают охраняемые участки обитания и агрессивно относятся ко всем взрослым и полувзрослым (годо-

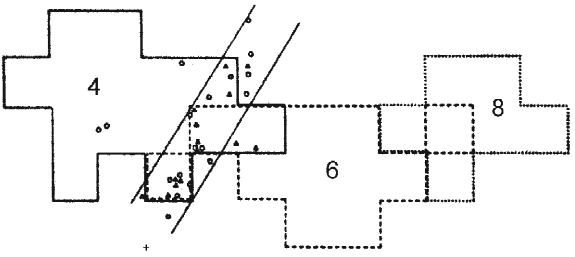


Рис. 4.2.1. Границы "ядер" участков трех самцов колумбийского суслика, *Citellus columbianus*, на площадке мечения размером 2 га в апреле-мае (разметка — квадраты 10×10 м). Цифрами указаны номера зверьков. Кружками обозначены локусы, где самец *4* преследовал самца *6*, треугольниками — локусы, где самец *6* преследовал самца *4*. Прямыми линиями выделена полоса территориальных конфликтов между самцами *4* и *6* (по: Murie, Harris, 1978).

валым) особям своего пола (Murie, Harris, 1978). Агрессивная реакция самцов, по-видимому, провоцирует расселение молодняка (Steiner, 1970).

Детальное исследование системы использования пространства и взаимоотношений среди взрослых самцов проведено в 1976–1977 гг. в провинции Альберта (Канада), где проводили наблюдения за 36 особями этого пола на двух площадках размером 1 и 2 га (Murie, Harris, 1978).

Исследование показало, что самцы занимали перекрывающиеся участки обитания с относительно обособленными "ядрами" (рис. 4.2.1). Между особями-соседями регулярно происходили территориальные конфликты, при этом в большинстве случаев (79%) хозяин участка одерживал верх над соперниками в пределах "ядра", однако некоторые самцы терпели поражение в той же ситуации. Первую категорию самцов обозначили доминантами, вторую — подчиненными. Площадь участков обитания у доминантов и подчиненных была практически одинаковой — в среднем 0.42 и 0.43 га, соответственно. Площадь "ядра" участка у доминантов составляла в среднем 660 м^2 (n=14), а у подчиненных — 480 м^2 (n=8) (Murie, Harris, 1978). Степень перекрывания "ядер" участков особей-соседей среди доминантов была минимальной, тогда как "ядра" участков доминирующих и подчиненных самцов перекрывались в значительной степени. Отсутствие полной изолированности "ядер" участков можно объяснить высокой подвижностью самцов в течение сезона размножения и по его окончании.

Социальный статус самцов зависел, скорее всего, от возраста. Так, например, средний возраст 7 доминантов составлял 3.6 года, а у 11 подчиненных — 2.3 года (Murie, Harris, 1978). Следовательно, в возрасте 3–4 лет самцы становились доминантами и занимали участки обитания с практически полностью обособленным "ядром".

Частота территориальных конфликтов между самцами была максимальной в конце апреля — начале мая (в среднем 2.04 конфликта за 1 час наблюдений), затем постепенно снизилась, и в конце июня стала минимальной — 0.03 за 1 час наблюдений (Murie, Harris, 1978). Такая динамика отношений объясняется тем, что в начале сезона размножения самцы, на участках которых находились рецептивные самки, регулярно преследовали других особей своего пола, привлеченных запахом самок в состоянии эструса. В конце сезона размножения подобные стычки происходили редко.

Территориальные отношения у самок колумбийского суслика изучали в 1979–1980 гг. в провинции Альберта (Канада) на площадках наблюдений размером 0.3 и 0.76 га (Festa-Bianchet, Boag, 1982). Для облегчения анализа полученных результатов весенне-летний сезон наблюдений (с апреля по август) разделили на двенадцать 8-дневных периодов: I–II — спаривания, II–IV — беременность, IV–VII — лактация, VII–VIII — выход молодняка, IV–XII — подготовка самок к зимней спячке (этот период наблюдений был самым продолжительным: с 21 июля по 13 августа).

Как показало исследование, на площадке наблюдений размером 0.76 га в 1979–1980 гг. обитали от 2 до 4 взрослых самцов, от 10 до 13 взрослых самок и от 52 до 90 годовалых особей и детенышей (Festa-Bianchet, Boag, 1982). Поскольку число самцов было небольшим, каждый из них спаривался с несколькими самками.

Взрослые самки занимали участки обитания площадью от 200 до 800 м^2. За промежуток времени между I и VII периодами центры активности самок сместились в среднем на 24.6 м. Семь из девяти находившихся под наблюдением самок занимали одни и те же участки обитания в разные годы. Степень перекрывания участков обитания была максимальной сразу после выхода из спячки (от 50 до 70%), затем снизилась до минимума (10–12%) во II–IV периодах (беременность) и вновь возросла до 40–60% к концу сезона наземной активности (рис. 4.2.2).

Увеличение численности самок в 1980 г. привело к сокращению площади их участков обитания в среднем с 620 м^2 до 450 м^2, однако степень перекрывания участков не изменилась (Festa-Bianchet, Boag, 1982). Взрослые самки охраняли “ядра” своих участков от проникновения других взрослых особей своего пола, так что систему отношений между ними можно обозначить как территориальное доминирование. В территориальных конфликтах чаще отмечали преследования и схватки. Преследования зачастую были челночными, т.е. особи менялись ролями при пересечении границы между участками. Челночные преследования чаще отмечали в период лактации и после выхода молодняка. Динамика агрессивных взаимодействий зависела от изменения степени перекрывания участков обитания самок: частота территориальных конфликтов была высокой в период спариваний, снижалась до минимума в конце беременности, а в период лактации и вы-

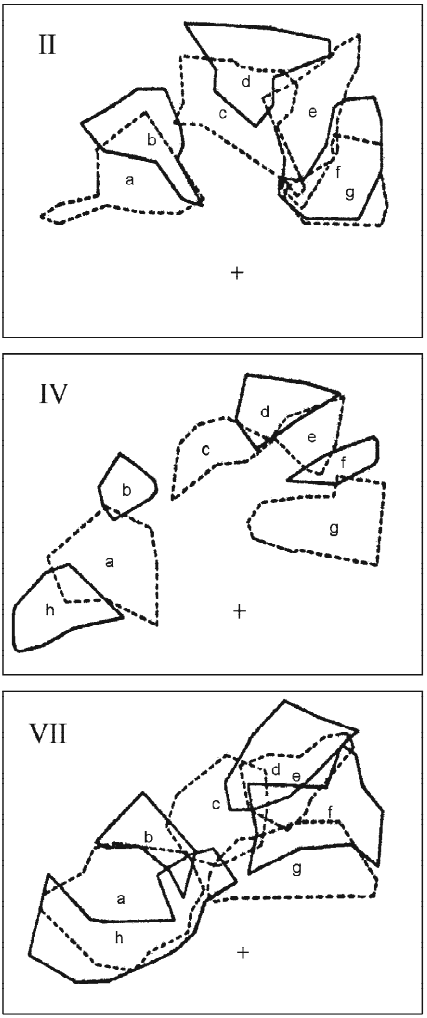


Рис. 4.2.2. Участки обитания самок колумбийского суслика, *Citellus columbianus* (a-h), в разные периоды наблюдений (II, IV, VII) на площадке наблюдений 0.76. га в 1979 г. в провинции Альберта (Канада). Буквенные обозначения совпадают с центрами активности самок. Крестиком указана топологическая привязка площадки (по: Festa-Bianchet, Boag, 1982).

хода молодняка вновь возрастала. Через несколько дней после появления детенышей из выводковых нор самки стали более терпимыми друг к другу, и за две недели до ухода в спячку можно было наблюдать, как они мирно кормились на расстоянии менее полуметра одна от другой.

Детальное этологическое исследование в поселениях колумбийского суслика проведено 1968–1971 гг. в штате Монтана, США (Betts, 1976). Автор этого исследования наблюдала за поведением меченых особей на площадке размером 0.6 га. Наблюдения показали, что агрессивные взаимодействия взрослых самцов ограничивались, в основном, преследованием партнера, вторгшегося на охраняемую территорию. Схватки между самцами наблюдали крайне редко. У взрослых самок также отмечены территориальные конфликты с челночными преследованиями. Агонистические взаимодействия нередко происходили между взрослыми и молодыми зверьками, особенно в тех случаях, когда соперником взрослой особи был молодой самец.

Детеныши в семейных группировках колумбийского суслика первые 1–2 дня после выхода на поверхность почти не отходили от выводковой норы, а в течение следу-

ющей недели перемещались в радиусе 10 м от убежища. В течение последующих 4–6 недель дальность перемещений детенышей увеличивалась, отражая увеличение размеров их индивидуальных участков в пределах материнской территории. Площадь участков детенышей на 50-й день после их выхода на поверхность составляла в среднем 600 м^2. В течение всего лета детеныши жили в гнездовых норах самок, а центры их активности находились в пределах материнского участка (рис. 4.2.3).

Молодые самцы отходили от норы на значительно большее расстояние в сравнении с молодыми самками, однако центры активности и тех, и других располагались на равном удалении от центра материнского участка (Waterman, 1986). Наиболее типичным для детенышей из одного выводка было игровое поведение, но частота игровых контактов в течение лета неуклонно снижалась.

Как отмечено выше, для колумбийского суслика характерна отсрочка расселения молодняка. Молодые особи расселяются после зимовки на втором году жизни и приступают к размножению еще через год (Harris, Murie, 1984). Годовалые самцы перемещаются на значительные расстояния, а годовалые самки могут остаться в составе семьи, особенно в том случае, если гибнет одна из взрослых самок. Если в семейной группе остается хотя бы одна перезимовавшая годовалая самка, взрослая самка может переселиться в другую нору. Подобные переселения отмечены в 65% случаев при условии наличия свободных нор. Годовалая самка остается в освободившейся материнской норе. В этой ситуации не происходит резкого увеличения частоты агрессивных взаимодействий между родственными особями: из общего числа контактов 40% были миролюбивыми и 60% агонистическими — мать преследовала годовалую дочь, если та приближалась к ней на короткое расстояние. Следует отметить, что при контактах взрослых самок с годовалыми особями того же пола из дру-

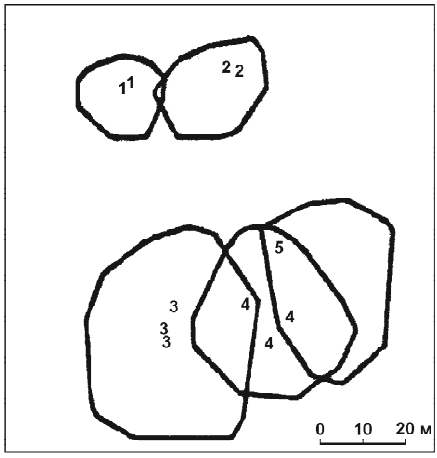


Рис. 4.2.3. Распределение центров активности детенышей в пяти выводках колумбийского суслика, *Citellus columbianus*, в пределах материнских участков, выделенных жирными контурами. Детеныши из одного выводка обозначены одинаковыми номерами (по: Waterman, 1986).

гих выводков все взаимодействия (100%) были агрессивными. Годовалые самки никогда не проявляли агрессии по отношению к взрослым самкам. Отношения между взрослыми самками и годовалыми самцами были во многом сходными (Harris, Murie, 1984).

Как показывают наблюдения, коэффициент перекрывания участков обитания (*КПУ*) годовалых самок с материнским участком составляет в среднем 0.41, а с участками других взрослых самок существенно меньше — 0.17. Эта же тенденция сохраняется, когда годовалая самка становится половозрелой и приступает к размножению: при сравнении с материнским участком $КПУ_{ср} = 0.38$, при сопоставлении с другими взрослыми самками $КПУ_{ср} = 0.13$. Подобная тенденция приводит к тому, что в популяциях колумбийского суслика формируются агрегации родственных самок.

У годовалых самцов также обнаруживается значительная степень перекрывания участков обитания с материнским участком, но половозрелые самцы, как правило, отселяются на значительное расстояние.

Белохвостая луговая собачка, *Cynomys leucurus*, распространена на западе и юго-западе США. Период наземной активности этого вида относительно короток (4–5 месяцев), поскольку уже в конце июля или начале августа зверьки залегают в спячку, продолжающуюся до февраля-марта. По окончании спячки первыми на поверхность выходят взрослые самцы, а на 2–3 недели позднее появляются взрослые самки (Bakko, Brown, 1967). Спаривания происходят в конце марта — начале апреля. Длительность беременности составляет 30 дней. Самки приносят по одному выводку в год. Средний размер выводка — 5.6. Детеныши рождаются в начале мая, выходят на поверхность в первой половине июня (в возрасте 5–7 недель) и остаются активными до конца октября или начала ноября (Bakko, Brown, 1967). У взрослых самок нажировка перед спячкой продолжается до середины августа. Молодые особи становятся половозрелыми на втором году жизни, но только самки приступают к размножению в этом возрасте (после первой зимней спячки, Hoogland, 1978). Во время спячки все члены семейной группы находятся в одной гнездовой камере (Hoogland, 1981). Для популяций белохвостой луговой собачки характерна высокая смертность, особенно в зимний период, достигающая 75% численности популяции (Tileston, Lechleitner, 1966).

Наблюдения в штате Колорадо за шестью семейными группами, называемыми “кланами” (Tileston, Lechleitner, 1966), показали, что отчетливые границы между соседними семейно-групповыми участками отсутствуют (рис. 4.2.4.).

В составе семейных групп насчитывалось от 1 до 2 взрослых самцов, от 1 до 3 взрослых самок и до 9 молодых особей. В двух семейных группах взрослые самцы отсутствовали. Каждая семейная группа занимала отдель-

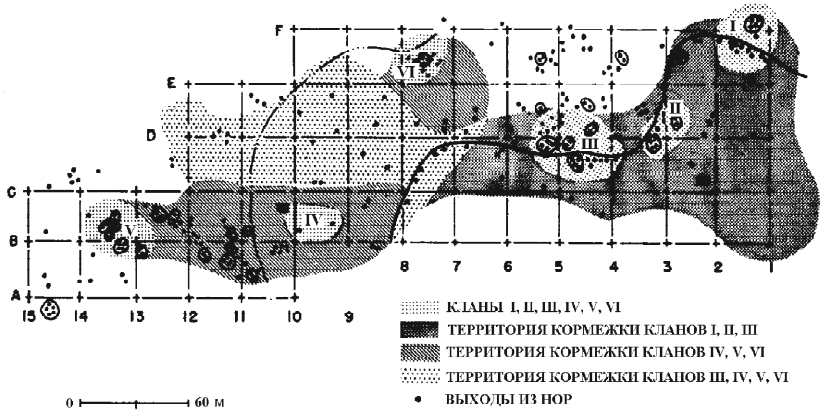


Рис. 4.2.4. Распределение шести семейно-групповых участков белохвостой луговой собачки, *Cynomys leucurus*, на площадке наблюдений в 1960 г. в штате Колорадо, США (по: Tileston, Lechleitner, 1966, с изменениями).

ную систему нор и посещала относительно постоянные места кормежки. Если к норам приближались члены других семейных групп, никаких агрессивных конфликтов не возникало. Члены разных семей периодически встречались на общих местах кормежки. Детеныши в каждой семейной группе предпочитали держаться вместе, однако они регулярно кормились и играли с детенышами из других семей.

Тесная взаимосвязь между самкой и выводком существенно ослабевает вскоре после окончания периода молочного вскармливания и выхода детенышей из выводковых нор. Взрослый самец также может агрессивно реагировать на приближающихся сеголеток. Среди детенышей отмечено соперничество, проявляющееся в игровой борьбе и преследовании партнера. Взаимные чистки не зарегистрированы (Tileston, Lechleitner, 1966).

Сходный образ жизни описан у луговой собачки Гуннисона, *Cynomys gunnisoni*, распространенной в юго-западных районах США (Longhurst, 1944). Размножение этого вида, характеризующегося исключительно дневной активностью, начинается в июне. Беременность длится 27-33 дня. Среднее число детенышей в выводке составляет 3.9 (n=55), а максимальное, судя по числу эмбрионов — 8. Лактирующие самки встречаются до третьей декады июля. Детеныши остаются в норе в течение 3 недель до выхода на поверхность, и это можно использовать как показатель длительности молочного вскармливания. Через неделю после выхода на поверхность молодые зверьки полностью переходят на самостоятельное питание. Взрослая самка после выхода детенышей на поверхность оставляет их в старой

гнездовой норе, а сама переселяется в свободную нору либо роет себе новую. Детеныши остаются в старой гнездовой норе в течение 2–3 недель, а позднее расселяются, занимая ближайшие свободные норы (Longhurst, 1944).

У взрослых самцов обнаруживаются определенные признаки территориального поведения, поскольку они преследуют других особей своего вида, приближающихся в норе (Longhurst, 1944). Вместе с тем, как показывают наблюдения, несколько взрослых самцов могут относительно мирно кормиться на небольшом расстоянии друг от друга, если находятся вдали от своих нор. В конце июня у них начинает проявляться тенденция обособления от сородичей, которая заметно усиливается в августе. Годовалые самцы обычно живут поблизости от взрослых самок с выводками.

Более подробное исследование, проведенное в штате Колорадо в 1965–1966 гг. (Fitzgerald, Lechleitner, 1974), показало, что элементарные внутрипопуляционные группировки луговой собачки Гуннисона представляют собой семейные группы (называемые "кланами"), которые объединяют чаще всего пару взрослых особей с потомством либо самца с 2–3 самками и их выводками. В состав сложных семейных групп могут входить 2–3 взрослых самца. 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 их потомство.

В составе сложных семейных группировок этого вида, помимо 1–2 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).

Каждая семейная группа охраняет территорию, границы которой, однако, четко не определены, и члены соседних семейных групп могут периодически кормиться на кормовых 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. 4.2.5). Чужак, зашедший на охраняемую территорию, немедленно изгоняется ее хозяевами. Последние охраняют, однако, не весь участок, занимаемый семейной группой, а, в основном, пространство вблизи нор и наиболее предпочитаемые места кормежки самок и сеголеток. У особей-соседей нередко возникают конфликты при встрече на нейтральной территории во время кормежки.

Пространственная структура поселений (колоний) оставалась практически неизменной на протяжении длительного периода, по крайней мере, более года, и миграционные процессы не оказывали на нее заметного влияния (Fitzgerald, Lechleitner, 1974).

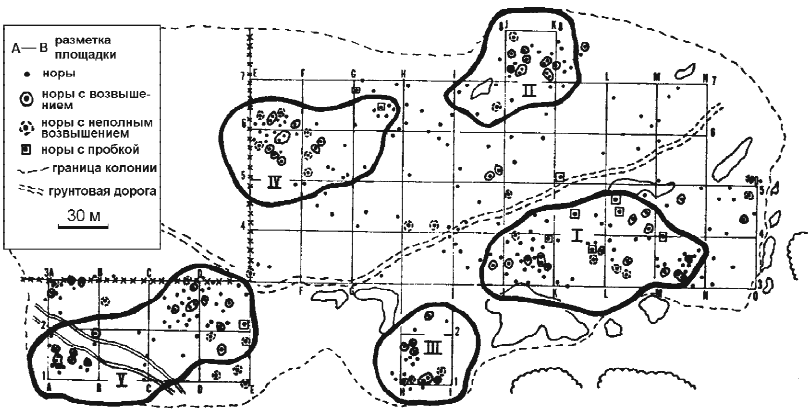


Рис. 4.2.5. Пространственная структура одного из поселений луговой собачки Гуннисона, *Cynomys gunnisoni*, с пятью семейно-групповыми участками (I-V) в 1966 г., штат Колорадо (по: Fitzgerald, Lechleitner, 1974, с изменениями)

Что касается социальной организации семейных групп луговой собачки Гуннисона, то главная особенность заключается в толерантности внутригрупповых отношений, которая сочетается с отсутствием строгой иерархии и проявления фиксированных поведенческих ролей.

Инициаторами социальных взаимодействий в семейных группах выступали, как правило, взрослые самки. Контакты, в основном, были парными, и привлечение других особей происходило крайне редко.

В состав двух семейных групп входили несколько взрослых самцов, и взаимоотношения между ними были вполне миролюбивыми. В одной группе 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 в единичных случаях.

Взаимодействия между взрослыми самцами и самками в семейных группах были, как правило, миролюбивыми. Однако кормящие самки не допускали в нору с детенышами других членов своей группы. В конфликтных ситуациях, возникавших во время кормежки, самцы обычно одерживали верх над самками. Взаимные чистки были крайне редкими. Между взрослыми самками, входящими в состав одной семейной группы, под-

держивались миролюбивые или нейтральные отношения без явно выраженного доминирования (за исключением ситуаций, когда они охраняли гнездовые норы с детенышами). При встрече самки обнюхивали друг друга (чаще всего отмечали назо-назальный контакт) и нередко скучивались (сидели бок о бок) вблизи выхода из норы.

Детеныши первые две недели после выхода из выводковой норы не отходили далеко от своего убежища. В этот период у них отмечены скучивания с матерью вблизи норы и игры, в которых принимала участие и самка. В игровом поведении преобладали элементы ритуализованной агрессии и попытки к садкам, инициированные всеми детенышами, вне независимости от их пола. 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 подросшим детенышам на протяжении всего периода наблюдений. Взрослые самцы, напротив, зачастую преследовали молодых особей во время кормежки. Схватки между сеголетками и взрослыми особями в семейных группах не отмечены, однако взрослые члены группы преследовали чужих детенышей при встрече на нейтральной территории.

Кооперативные формы деятельности в семейных группах отсутствовали, за исключением сигналов тревоги при появлении хищника.

В исследовании, проведенном в 1979-1981 гг. в штате Колорадо (Rayor, 1988), сравнивали характеристики использования пространства и особенности поведения *C. gunnisoni* в двух поселениях, различающихся 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 расселения. Существенных различий в размерах индивидуальных участков, связанных с полом и возрастом особей, входивших в состав семейных групп, не обнаружено: в поселении I площадь участков обитания составляла в среднем 774 м^2 (n=14), в поселении II — 684 м^2 (n=26); различия статистически недостоверны. Отсутствовали различия и по другим показателям, характеризующим пространственную и социальную структуру. В частности, степень перекрывания участков обитания взрослых самок в семейных группах была одинаковой. В обоих поселениях детеныши из разных выводков объединялись, когда выходили на поверхность. Взрослые члены семейных групп и годовалые особи принимали активное участие в охране территории. Единственное различие было связано с тем, что в поселении II, где некоторые годовалые самки были половозрелыми, степень перекрывания участков взрослых и годовалых самок была более низкой, чем в поселении I, хотя соотношение миролюбивых и агонистических взаимодействий меж-

ду ними 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 (Rayor, 1988). Однако, по-видимому, все 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 встречаются одиночные семейные пары, тогда как при обилии кормов, распределенных мозаично, формируются сложные семейные группы, объединяющие самца с 2–3 самками. В сложных семейных группах взрослые особи, в том числе и самки, охраняют не только гнездовые норы, но и кормовые участки. В моногамных семьях территориальное поведение свойственно, в основном, самцам, охраняющим самок.

Желтобрюхий сурок, *Marmota flaviventris*, распространен в южных провинциях Канады и во многих горных областях США. Выход из зимней спячки у этого вида, в зависимости от погодных условий, приходится на начало или конец апреля . Период наземной активности длится 5 месяцев. Сразу после выхода из спячки самцы спариваются с самками. Беременность длится 30–32 дня. Молодняк рождается в конце мая — начале июня и через месяц выходит на поверхность. Самые поздние выводки появляются на поверхности в начале августа. Среднее число детенышей в помете, по данным разных авторов, варьирует от 4.07 до 4.75 (Nee, 1969; Johns, Armitage, 1979; Armitage, 1984).

Элементарная внутрипопуляционная группировка в поселениях желтобрюхого сурка — сложная семейная группа, куда входит взрослый самец (в возрасте старше 3 лет), 2–3 или большее число взрослых самок и разновозрастное потомство, которое расселяется, преимущественно, на втором году жизни после первой зимней спячки, обычно в конце июня. Некоторые молодые особи расселяются на первом году жизни, а отдельные прибылые зверьки вообще не расселяются и остаются в составе семейных групп. Годовалые самцы, за редким исключением, отселяются на значительное расстояние, тогда как молодые самки могут закрепиться вблизи материнского участка. Наряду с семейными группами, в поселениях желтобрюхого сурка присутствуют немногочисленные особи-одиночки, в том числе одиночные взрослые самцы, живущие оседло на периферии семейных групп, а также самцы-мигранты, которые задерживаются вблизи семейно-групповых участков на короткий период (обычно несколько дней).

Взрослые самцы, входящие в состав семейных групп, охраняют занимаемые участки обитания и изгоняют со своей территории взрослых и годовалых самцов из других семейных групп. Состав взрослого населения относительно стабилен, и колебания численности происходят, в основном, за счет

прибылых молодых и годовалых особей. Расселение последних провоцируется, в основном, агрессивностью беременных и кормящих самок. Численность самок и процесс их расселения не зависят от плотности популяции (Armitage, 1962, 1974, 1975, 1977, 1984; Armitage, Downhower, 1974; Johns, Armitage).

Согласно исследованию, проведенному в 1957 г. в Йеллоустоунском национальном парке США (Armitage, 1962), в пределах обширных охраняемых территорий самцов располагаются гнездовые участки нескольких самок, площадь которых варьирует от 0.13 до 1.02 га. Некоторые гнездовые участки самок, относящихся к одной семейной группе, могут быть полностью обособленными, а другие перекрываются практически полностью (*КПУ* = 0.97). Один из примеров пространственного распределения участков обитания самок показан на рис. 4.2.6. В этой сложной группировке участки трех из восьми самок располагались изолированно один от другого, а у других — частично перекрывались, причем у трех самок степень перекрывания была значительной.

Форма участков обитания зависит от многих факторов, в том числе, от расположения мест кормежки, плотности популяции и частоты агонистических взаимодействий. Охрана участков отсутствовала, однако самки с детенышами агрессивно реагировали на других особей вблизи своей норы (Armitage, 1962).

Исследование, проведенное в 1962–1972 гг. в штате Колорадо, США (Armitage, 1974), показало, что площадь участков обитания, занимаемых территориальными самцами, составляла в среднем 0.67 га (n=24). Размеры их участков сокращались при повышении локальной плотности населения, либо, напротив, увеличивались при уменьшении числа взрослых самцов. В пределах охраняемого участка каждого территориального самца располагались гнездовые участки 1–4 взрослых самок (рис. 4.2.7).

Для поведения взрослых территориальных самцов характерно регулярное патрулирование участка обитания, особенно в тех местах, где затруднен его обзор с так называемых “постов наблюдения”, располагающихся на возвышениях (чаще всего, среди скал и валунов). Частота агрессивных взаимодействий между взрослыми самцами из соседних семейных групп находилась в прямо пропорциональной зависимости от плотности населения.

Эксперименты с удалением территориальных самцов показали, что освободившуюся территорию занимает пришлый взрослый самец, либо свободное пространство присоединяется к соседней семейной группе. Все взрослые самцы, выпускаемые в пределах уже занятой территории, не имели шансов закрепиться на ней.

Еще один пример взаимного распределения участков обитания взрослых и годовалых особей показан на рис. 4.2.8. В этом поселении, находив-

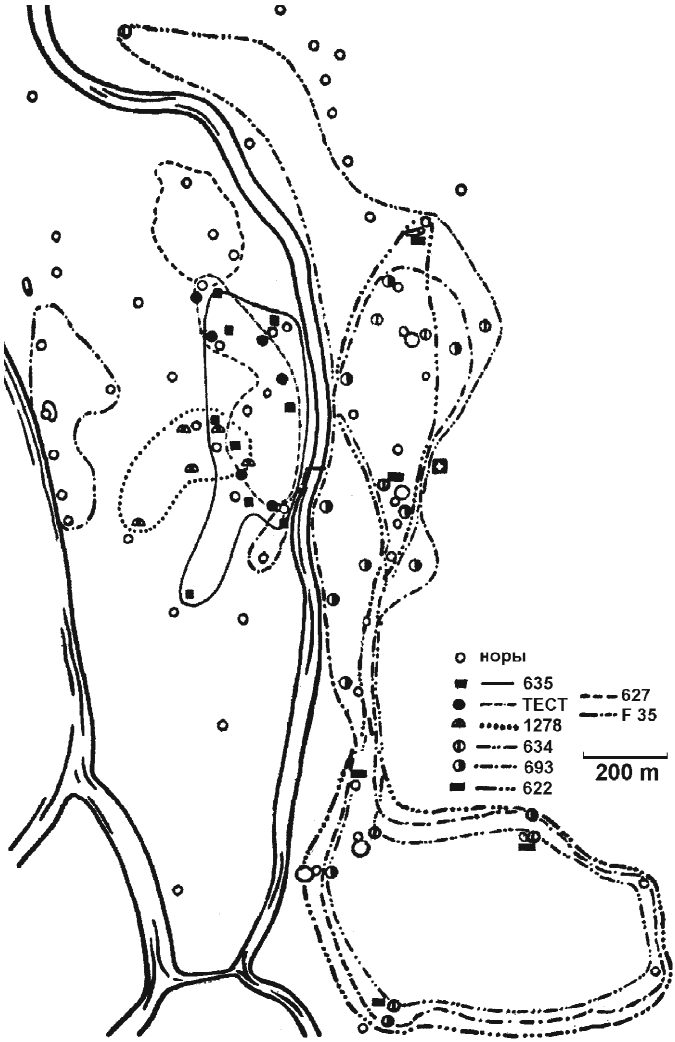


Рис. 4.2.6. Участки обитания восьми взрослых самок желтобрюхого сурка, *Marmota flaviventris*, на площадке наблюдений размером 6.8 га в июле-августе 1957 г. в Йеллоустоунском национальном парке (США). Цифрами обозначены номера зверьков (по: Armitage, 1962, с изменениями).

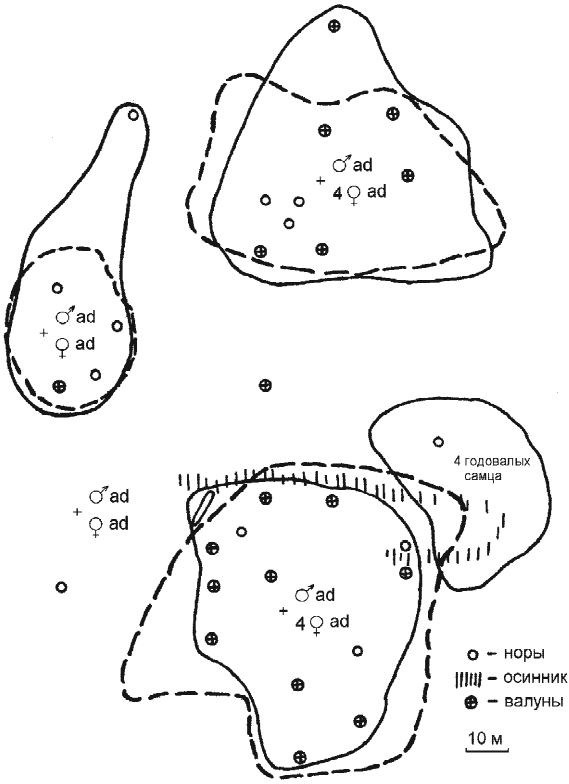


Рис. 4.2.7. Участки обитания трех семейных групп желтобрюхого сурка, *Marmota flaviventris*, а также участок, занимаемый четырьмя годовалыми самцами, на одной из площадок наблюдений в штате Колорадо (США) в июне 1967 г. Территории самцов выделены сплошными линиями; площадь, занимаемая участками взрослых самок, обозначена штриховыми линиями (из: Armitage, 1974, с изменениями).

шемся на высоте 2650 м над уровнем моря, два взрослых самца занимали обособленные и охраняемые участки обитания площадью около 2000 м^2 каждый. Участки обитания самок значительно перекрывались, и их границы были не вполне определенными, поскольку самки редко посещали периферию своих участков. Однако пространство вблизи гнездовых нор они тщательно охраняли от других взрослых особей того же пола. Общая площадь этого поселения составляла около 5000 м^2. В другом поселении, находившемся значительно выше (на высоте 3850 м н.у.м.), жила сложная семейная группа, в том числе взрослый самец, две взрослых самки, два годо-

валых зверька и выводок из трех детенышей. Пространственное распределение особей в этом поселении было более компактным, поскольку все они располагались в двух гнездовых норах: в одной норе жила самка с выводком, в другой — остальные члены семейной группы. Общая площадь семейно-группового участка обитания не превышала 300 м^2.

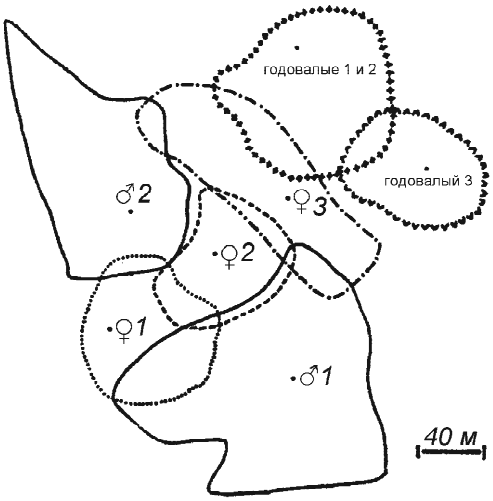


Рис. 4.2.8. Локальное поселение желтобрюхого сурка, *Marmota flaviventris*, включающее двух взрослых самцов, трех взрослых самок, трех годовалых особей и два выводка сеголеток (по: Barash, 1973a, с изменениями).

Основные различия, характеризующие поведение особей в двух описанных группировках, сводились к тому, что число агонистических взаимодействий между членами компактной семейной группы было существенно меньшим (Barash, 1973a).

Как показывают наблюдения, степень перекрывания участков обитания самок зависит от изначального (видимо, наследуемого) уровня агрессивности, который предопределяет характер отношений между ними (Armitage, 1962). Значительное число агрессивных взаимодействий отмечается в тех случаях, когда гнездовой участок одной или двух агрессивных самок перекрывается с участками других, менее агрессивных особей того же пола. У самок с изначально низким уровнем агрессивности даже в случае значительного перекрывания гнездовых участков отношения остаются миролюбивыми или нейтральными. Характерно, что наиболее агрессивные самки входили в состав самых малочисленных семейных групп, объединяющих пару взрослых разнополых особей либо самца и двух территориальных самок (Armitage, 1962, 1975, 1977; Svendsen, 1974; Armitage, Johns, 1982).

Семейные группы с несколькими взрослыми самками существуют во многих поселениях желтобрюхого сурка, и этому способствует сдвиг в соотношении полов в пользу самок: среди годовалых особей оно составляет 1:1.8, а среди особей старше двух лет — 1:1.56 (Svendsen, 1974). В одном из поселений отмечен максимальный перевес в пользу самок: среди

33 находившихся под наблюдением взрослых особей присутствовали лишь два самца (Armitage, 1962). Состав взрослого населения в поселениях желтобрюхого сурка относительно стабилен по годам, и изменение числа особей в семейных группах происходит, в основном, за счет расселения годовалых зверьков и рождения молодняка. Убыль взрослых особей (например, в связи с их гибелью) компенсируется только за счет молодняка, рожденного в семейной группе (Armitage, 1973).

Социальные взаимодействия в поселениях желтобрюхого сурка могут быть как миролюбивыми, так и агонистическими, в зависимости от пола и возраста партнеров (Armitage, 1974). Большинство взаимодействий между годовалыми самцами можно отнести к игровой борьбе. Подобное поведение отмечается и при встрече взрослого самца с самкой. Контакты между годовалыми самцами и самками также преимущественно миролюбивые. В агонистических взаимодействиях годовалые самки занимали подчиненное положение. Отношения между годовалыми самцами и взрослыми самками можно охарактеризовать как преимущественно агонистические (соотношение агонистических и миролюбивых контактов в этих взаимодействиях равно 2:1), при этом годовалые самцы демонстрировали подчинение.

Почти все взаимодействия между взрослыми и годовалыми самцами были агонистическими (в их числе — преследование, элементы ритуализованного агонистического поведения, избегание контактов). Годовалые самцы занимали подчиненное положение по отношению к взрослым самцам. Соотношение контактов во взаимодействиях самцов разного возраста показано на рис. 4.2.9.

Исследование, проведенное в 1973–1976 гг. в штате Колорадо (США) на площадке наблюдений размером 7.3 га, в пределах которой обитало от 25 до 35 взрослых и годовалых особей, показало, что минимальное число миролюбивых взаимодействий отмечается в мае и первой половине июня. Позднее их число увеличивается и достигает максимума во второй половине июля и начале августа. Соответственно, уровень агрессивных контактов максимален весной и в начале июня, и минимален в конце июля — начале августа. Агрессивные взаимодействия происходили как вблизи нор, так и в других местах (Johns, Armitage, 1979).

Характер отношений между особями в семейных группах желтобрюхого сурка иллюстрирует рис. 4.2.10.

В целом, взаимодействия между членами семейной группы можно охарактеризовать как преимущественно агонистические с относительно малой долей миролюбивых контактов (Armitage, 1973, 1975). Значительная доля последних (51.5%) зарегистрирована лишь во взаимодействиях взрослых самцов и самок. Во взаимодействиях между взрослыми самками доля миролюбивых контактов составляла немногим более трети (37.8%). Отно-

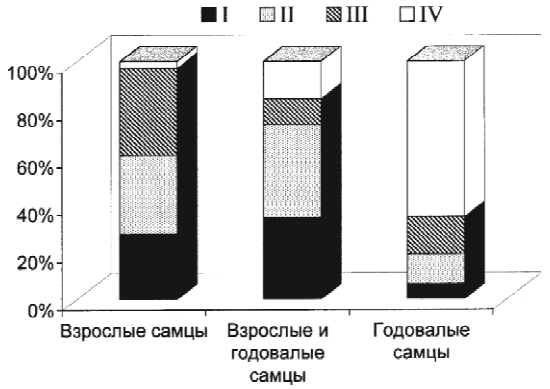


Рис. 4.2.9. Соотношение различных форм взаимодействий между самцами в поселениях желтобрюхого сурка, *Marmota flaviventris.* Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные, IV — миролюбивые (по: Armitage, 1974).

шения между взрослыми и молодыми (в возрасте одного года) особями также можно охарактеризовать как преимущественно агонистические, поскольку доля контактов подобного рода была значительной (74.4%). Молодые особи демонстрировали подчинение в агонистических взаимодействиях с взрослыми самцами и самками. Последние, в свою очередь,

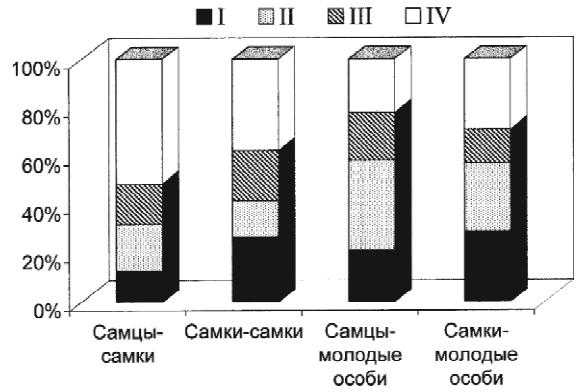


Рис. 4.2.10. Соотношение различных форм взаимодействий между взрослыми особями и молодыми зверьками (в возрасте 1 года) в семейных группах желтобрюхого сурка, *Marmota flaviventris.* Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные, IV — миролюбивые (по: Armitage, 1975).

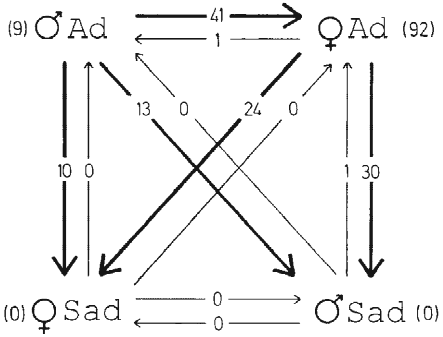


Рис. 4.2.11. Социограмма агрессивных взаимодействий, отражающих отношения доминирования-подчинения в семейных группах желтобрюхого сурка, *Marmota flaviventris*. Цифры на стрелках — число инициированных взаимодействий между особями разного пола и возраста; цифры в скобках — число контактов между особями, относящимися к одной половозрастной группе. Данные получены за весь период наблюдений в 1974-1976 гг. на одной из площадок мечения в штате Колорадо, США (по: Johns, Armitage, 1979).

занимали подчиненное положение по отношению к взрослым самцам (Armitage, 1975).

Таким образом, взрослый самец занимает доминирующее положение в семейной группе и является инициатором наибольшего числа агрессивных контактов (схваток и преследований). Взрослые самки доминируют над годовалыми особями (Johns, Armitage, 1979). Взрослые (территориальные) самцы демонстрируют агрессивное поведение и по отношению к полувзрослым (двухгодовалым самцам), по какой-либо причине задержавшимся на территории семейной группы. У взрослых самок складываются отношения территориального доминирования: в агонистических взаимодействиях верх всегда одерживает самка, находящаяся ближе к своей норе.

Дополнительной иллюстрацией к характеристике внутригрупповых отношений служит социограмма, изображенная на рис. 4.2.11. Она показывает, что инициаторами большинства взаимодействий (64.7%) были взрослые особи. Агрессивные контакты между взрослыми территориальными самцами единичны (отмечено девять подобных случаев за три сезона наблюдений). В подавляющем большинстве (98.7%), инициаторами агрессивных взаимодействий были взрослые особи, преследовавшие полувзрослых (годовалых) членов группы. Лишь однажды зарегистрирована агрессивная реакция годовалого самца на взрослую самку. Агрессивных контактов между годовалыми особями не зарегистрировано (рис. 4.2.11).

Преобладание агонистических взаимодействий, инициированных взрослыми особями, приводит к тому, что после первой зимовки из семейных групп выселяются все годовалые самцы и более половины годовалых самок (Armitage, 1962, 1975). Среди последних в составе семейных групп (при условии наличия вакантных мест) остаются наиболее агрессивные особи, способные выдержать социальное давление со стороны взрослых основателей

семейной группировки. Самки, демонстрирующие элементы подчинения, выселяются из семейных групп с наибольшей вероятностью (Svendsen, 1974).

Детальные исследования социального поведения желтобрюхого сурка, основанные на анализе взаимодействий между особями с известным происхождением, показывают, что внутрисемейные отношения зависят от степени родства, состава семейной группы и принадлежности особей к определенной половозрастной категории. Самки миролюбиво взаимодействуют со своими сестрами и дочерьми, но менее терпимы к сыновьям и агрессивно реагируют на неродственных самок. Самцы миролюбиво реагируют на самок и агрессивны по отношению к другим особями своего пола, включая собственных сыновей. Различия в поведении самцов и самок являются следствием разных репродуктивных стратегий, свойственных каждому полу. Сложные семейные группировки, фактически, состоят из конкурирующих подгрупп, объединяющих самок, находящихся в той или иной степени родства. Формирование подгрупп из родственных самок характерно для видов, стратегию размножения которых можно назвать полигинией. Преобладание самцов среди расселяющихся особей рассматривается как один из механизмов снижения инбридинга (Armitage, Johns, 1982; Armitage, 1984).

Среди древесных беличьих черты семейно-группового образа жизни прослеживаются, по крайней мере, у одного вида — кустарниковой белки, *Paraxerus cepapi*, широко распространенной в Центральной и Южной Африке. Отличительными чертами репродуктивной биологии этого вида являются относительно длительная беременность, превышающая 45 дней, небольшая величина выводков (в среднем 1.9±0.6) и относительно короткий период молочного вскармливания молодняка (от 4 до 6 недель), что объясняется ограниченностью кормовых ресурсов (Viljoen, Du Toit, 1985).

Исследование, проведенное в 1968 г. в Замбии (Dobroruka, 1970), показало, что взрослые особи этого вида занимают частично перекрывающиеся участки обитания, на которых обязательно присутствуют деревья *Gyrocarpus americanus*, поскольку их плоды служат основным источником корма. На каждом участке обитания площадью от 0.14 до 0.34 га находилось не менее четырех таких деревьев.

Перекрывание участков обитания неизбежно приводит к увеличению числа контактов между особями-соседями. Все зарегистрированные взаимодействия были исключительно агонистическими (взаимное преследование, сопровождающееся характерной акустической сигнализацией). Атакованная особь не предпринимала никаких попыток сопротивления, поэтому погоня быстро прекращалась. В последующем особи могли меняться ролями, и исход конфликта зависел от места встречи: зверек, находившийся вблизи своего постоянного места кормежки, всегда одерживал верх и прогонял пришельца. Если встреча происходила вдали от кормовых

участков, агрессивных конфликтов не было. Таким образом, взаимоотношения между взрослыми особями относятся к разряду территориального доминирования. Охраняемую территорию (постоянные места кормежки) зверьки метили секретом щечных желез.

В период гона несколько особей могли кормиться в непосредственной близости друг от друга без демонстрации взаимной агрессии, поскольку в это время над всеми другими формами поведения доминировала половая мотивация.

В исследовании, проведенном в 1973–1974 гг. в Южной Африке на участке леса площадью 54 га (Viljoen, 1977, 1983), получены более подробные данные о пространственно-этологической структуре поселений и поведении кустарниковой белки, в основном благодаря длительным наблюдениям за мечеными особями. Визуальные наблюдения показали, что у взрослых особей агрессивные взаимодействия действительно превалируют над всеми другими. Этот факт подтверждается также наличием ран, обнаруженных у 59% обследованных взрослых особей (n=58) и у 19% молодых зверьков (n=22). И самцы, и самки агрессивно реагировали на взрослых особей любого пола, а также на молодых зверьков старше 6 месяцев. Последние, в свою очередь, могли нападать на взрослых сородичей.

Наблюдения свидетельствуют, что агрессивные контакты связаны преимущественно с охраной территории. Кроме того, обнаруживается прямая взаимосвязь между агрессивным поведением, запаховой маркировкой территории и социальным статусом: особи, проявляющие наибольшую активность в охране семейно-групповых участков, отличаются повышенной маркировочной активностью и занимают высокое социальное положение.

Состав элементарных внутрипопуляционных группировок кустарниковой белки позволяет говорить о том, что они являются, фактически, семейными группами, объединяющими взрослого самца (реже двух взрослых особей этого пола) с одной, двумя или тремя взрослыми самками и их потомством (до 7 молодых или полувзрослых зверьков). Число особей в семейных группах составляло в среднем 5.1, при этом в сентябре чаще встречались семейные пары, а в ноябре, с появлением подросших детенышей, в составе семейных групп насчитывали до 12 особей.

Каждая семейная группа занимала охраняемый участок обитания, границы которого во многих случаях были вполне отчетливыми, поскольку имели прямую связь с распределением древесной растительности.

Охраняемые территории, занимаемые пятью семейными группами на одной из площадок наблюдений, показаны на рис. 4.2.12.

Площадь семейно-групповых участков была относительно небольшой — в среднем 0.43 га. Члены семейных групп периодически выходили за пределы охраняемой территории, перемещаясь на значительное расстояние (в среднем 75 м). Максимальное удаление от охраняемого участка

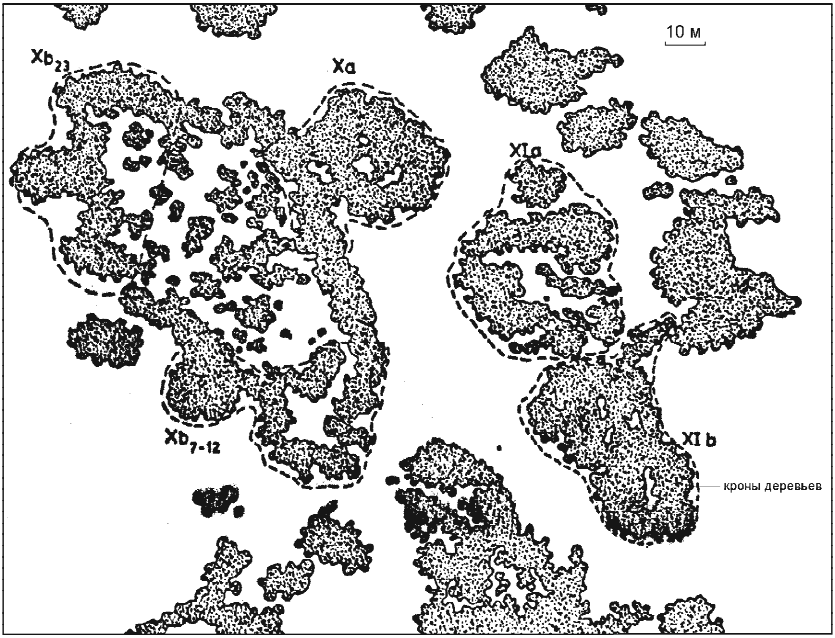


Рис. 4.2.12. Пространственное распределение пяти семейно-групповых участков (Xa, XIa, XIb, Xb_{23}, Xb_{7-12}) кустарниковой белки, *Paraxerus cepapi*, на площадке наблюдений размером 5.4 га в 1973–1974 гг. Границы охраняемых территорий очерчены штриховыми линиями (по: Viljoen, 1977, с изменениями).

обитания (125 м) зафиксировано у одного из взрослых самцов, который преследовал самку в эструсе на другом участке.

Несмотря на хорошо выраженную охрану семейно-групповых участков, в период гона на охраняемую территорию допускаются “чужие” самцы, и самку могут одновременно преследовать 3–5 самцов, которые зачастую не являются ближайшими соседями. Самка может реагировать на приближающихся самцов агрессивно и периодически преследует их. Самцы, в свою очередь, могут преследовать друг друга, но это рассматривается не как проявление иерархических отношений, а как результат дезориентации самцов вблизи рецептивной самки в сочетании с подавлением территориального поведения во время гона (Viljoen, 1977).

Парные связи у кустарниковой белки относительно слабые. Об этом свидетельствует система спариваний, приближающаяся к промискуитету, а также слабое проявление родительской заботы у самцов. В естественных поселениях самцы держатся вблизи выводковых гнезд, но практически не заходят внутрь. Их активность в этот период связана преимуществен-

но с охраной территории от “чужаков”. В неволе и самец, и самка могли находиться в одном гнезде с детенышами, при этом самка не проявляла никакой агрессии по отношению к самцу. Вместе с тем, прямая родительская забота (в частности, затаскивание детенышей в гнездо и их вылизывание) отмечена только у самок.

В природе детеныши начинают выходить из гнезда в возрасте около 5 недель, а в возрасте 11–13 недель свободно перемещаются по всему семейно-групповому участку. Расселение молодняка происходит в возрасте около 10–12 месяцев. При этом некоторые молодые особи, достигшие половой зрелости, остаются в составе семьи, и так образуются сложные семейные группы с двумя взрослыми самцами или двумя-тремя размножающимися самками. В связи с этим есть основания утверждать, что взрослые особи в составе сложных семейных групп находятся в близком родстве.

Контакты между взрослыми и полувзрослыми особями в семейных группах могут быть нейтральными, миролюбивыми и агонистическими. Среди миролюбивых взаимодействий преобладает груминг, а среди агонистических — принудительные социальные чистки, инициаторами которых по отношению к молодым зверькам выступают исключительно взрослые особи.

Более подробные сведения о пространственно-этологической структуре поселений кустарниковой белки отсутствуют.

Резюмируя изложенное, выделим следующие основные характеристики пространственно-этологической структуры популяций рассмотренных представителей семейства Sciuridae. Элементарные внутрипопуляционные группировки у *C. columbianus*, *C. leucurus*, *C. gunnisoni*, *M. flaviventris* и *P. cepapi* представляют собой либо простые, либо сложные семейные группы, занимающие обособленные участки обитания без четко обозначенных границ (возможно, за исключением *P. cepapi*), поскольку взрослые особи охраняют не все пространство в переделах семейно-группового участка, а лишь “ядро” с гнездовыми норами или наиболее предпочитаемые места кормежки. Территориальное поведение у взрослых самок выражено слабо, исключая периоды выкармливания детенышей, когда они отгоняют от гнездовой норы любых сородичей. Парные связи относительно слабые. Взаимодействия между членами семейной группы можно охарактеризовать как преимущественно агонистические, за исключением отношений между самками и детенышами. Для всех рассмотренных видов характерна отсрочка расселения и задержка половой зрелости молодняка. Расселение молодых особей провоцируется, преимущественно, агрессивной реакцией со стороны взрослых самцов (у *C. columbianus*, *C. leucurus*, *C. gunnisoni*) либо самок (у *M. flaviventris*). В целом, социальную организацию перечисленных видов можно охарактеризовать как систему внутригрупповых толерантных отношений в сочетании с возрастной иерархией: взрослые особи доминируют над молодыми, а среди

молодняка — старшие доминируют над младшими. Судя по тому, что самки не допускают в норы с детенышами никого из членов семейной группы, взрослые самцы не принимают непосредственного участия в воспитании потомства. Родительский вклад самцов проявляется опосредованно, например, через охрану семейно-группового участка.

4.3. Семейство мышиных, Muridae

Среди представителей этого семейства некоторые признаки, свидетельствующие о семейно-групповом образе жизни, обнаруживаются у аборигенной мыши, *Mus spretus*, и карликовой мыши, *M. minutoides*.

Аборигенная мышь, *M. spretus*, распространена в Испании, на юге Франции и на севере африканского континента (Britton-Davidian, Thaler, 1978; Marshall, Sage, 1981). Пространственно-этологическая структура поселений этого вида изучена крайне слабо. Известно, что особи одного пола занимают обособленные участки обитания площадью до 924 м^2, но у самцов и самок они в значительной степени перекрываются. Более того, есть сведения, что разнополые особи объединяются в пары или небольшие семейные группы (самец с двумя самками), которые занимают постоянные и охраняемые участки обитания. Территориальное поведение взрослых самцов проявляется в виде патрулирования границ охраняемой территории (Cassaing, Croset, 1985; Котенкова, Мунтяну, 2006). На охрану территории указывают и некоторые косвенные данные, полученные в лабораторных исследованиях. В частности, показано, что взрослые особи, помещенные в клетку с запахом незнакомых сородичей, демонстрируют элементы подчинения (Hurst et al., 1994), поэтому можно полагать, что в природе они избегают заходить на "чужие" участки. Однако уровень агрессивности при контактах "чужаков" с "хозяевами" территории, как показывают эксперименты, существенно ниже, чем, например, у домовой мыши, *Mus musculus* (Hurst et al., 1996).

Имеющихся данных пока недостаточно, чтобы делать окончательные выводы о специфических особенностях пространственно-этологической структуры поселений *M. spretus*. Нет точных сведений о составе семейных группировок этого вида, а также данных о сроках расселения молодняка и участии самцов в воспитании потомства.

Карликовая мышь, *M. minutoides*, широко распространенная на африканском континенте, также очень слабо изучена. Имеются сведения, что элементарные внутрипопуляционные группировки в популяциях этого вида представляют собой моногамные пары с детенышами; последние до определенного возраста живут вместе с особями-родителями (Nel, 1975). Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре популяций этого вида в доступной литературе не обнаружено.

4.4. Семейство шиншилловых, Chinchillidae

Для многих представителей этого семейства, в том числе горных вискаш (род *Lagidium*) и шиншилл (род *Chinchilla*), характерен семейно-групповой образ жизни (Pearson, 1948; Branch, 1993; Ebensperger, 1998), однако сложная социальная организация в семейных группах этих южноамериканских грызунов отсутствует.

Перуанская вискаша, *Lagidium peruanum*, распространенная в горных областях Перу, Боливии, Аргентины и Чили, предпочитает каменистые биотопы. В отличие от других представителей семейства Chinchillidae, этот вид ведет дневной образ жизни. По внешним признакам перуанская вискаша напоминает кролика с длинным хвостом. Взрослые самцы весят в среднем 1220 г, а взрослые самки — 1250 г. Половозрелыми самцы становятся в возрасте 7 месяцев при весе около 900 г. Самки той же весовой категории сразу приступают к размножению, если достигают необходимого веса в октябре, ноябре или декабре. Если же они набирают необходимый вес летом или в начале осени, размножение откладывается на более поздний сезон. Период спариваний обычно начинается в середине октября. Самка вынашивает только одного детеныша, и беременность длится около 3 месяцев. За год каждая самка приносит 2-3 зрелых детенышей, способных сразу после рождения есть траву. Период молочного вскармливания длится около месяца. Детеныши относительно долго остаются вместе с матерью. Нередко в норе с самкой живут два детеныша, рожденных в разное время, при этом старший, наряду с младшим, может сосать молоко, хотя практически в нем не нуждается (Pearson, 1948).

Исследование, проведенное в 1946 г. в Перу (Pearson, 1948), показало, что перуанские вискаши ведут колониальный образ жизни, и одиночные особи в поселениях этого вида практически не встречаются. Чаще встречаются колонии из 10–20 особей, а в наиболее крупных насчитывается до 80 особей. В каждой колонии выделяются элементарные группировки, в состав которых входит от 2 до 5 особей, занимающих одну нору. Членов такой группировки выделить достаточно легко, наблюдая за тем, как они скучиваются, греясь на солнце.

Агрессивные конфликты между группировками не отмечены даже в том случае, если расстояние между их убежищами не превышает нескольких метров. Внешних признаков охраны территории также не обнаружено. Наблюдения в неволе показывают, что если в одну клетку поместить нескольких незнакомых особей, они будут вести себя вполне миролюбиво.

Незадолго до начала гона самки становятся агрессивными по отношению к самцам и полувзрослым особям, и либо изгоняют их из своей норы, либо сами переселяются в другую нору. В таких убежищах могут скапливаться по 2-3 самки в состоянии эструса. Во время гона самцы спариваются с несколь-

кими самками, равно как и самки спариваются с несколькими самцами. Наряду с этим отдельные самцы сохраняют привязанность к постоянным партнершам и отгоняют от них других соперников. У беременных самок агрессивность идет на спад, и члены группы вновь воссоединяются.

Судя по всему, элементарные внутрипопуляционные группировки в поселениях перуанской вискаши — это семейные группы. На первом этапе формирования такой группы образуется семейная пара. По мере рождения детенышей размеры семей увеличиваются, и в некоторых из них насчитывается до трех молодых зверьков разного возраста, причем самый старший становится половозрелым, находясь в семейной группе. Состав некоторых семей может быть не вполне типичным. Так, в одной из семейных групп, наряду с взрослой и полувзрослой самкой, присутствовали два взрослых самца.

Несмотря на близкое расположение нор, занимаемых соседними семейными группами, и отсутствие охраны территории, использование пространства в пределах поселения-колонии строго дифференцировано. Каждая пара или семейная группа занимает свой участок обитания, и особи-соседи не предпринимают никаких попыток вторжения на "чужую" территорию. Избегание заходов на соседние участки не связано с агрессивной реакцией их хозяев, не предпринимающих никаких попыток преследования "чужаков". Пространственная структура поселения оставалась неизменной, по крайней мере, в течение нескольких месяцев.

Система спаривания, близкая к промискуитету, свидетельствует о слабых парных связях в семейных группах перуанской вискаши. Недостаток полевых исследований и отсутствие количественных данных, характеризующих взаимоотношения между особями в составе семейных групп, не позволяют надежно оценить положение этого вида среди других грызунов с семейно-групповым образом жизни. Образование небольших агрегаций самок, находящихся в состоянии эструса, и беспорядочное спаривание самцов указывают на то, что пространственно-этологическая структура поселений этого вида является, по-видимому, неким промежуточным вариантом между типами II и III. Подробнее этот аспект будет рассмотрен в Главе 6.

4.5. Семейство свинковых, Caviidae

Патагонская мара, *Dolichotis patagonum* — крупный грызун весом около 8 кг, населяющий полупустыни Аргентины со скудной растительностью и по внешнему виду напоминающий мелкое копытное. Самки этого вида приносят 1–2 выводка в год, и в каждом обычно бывает 2 детеныша (в 70% случаев), реже — один (в 25% случаев) или трое детенышей (5% выводков); крайне редко в выводке может быть 4 детеныша. Период эструса у

самок очень короткий — около получаса, и повторяется раз в 3-4 месяца (Dubost, Genest, 1974; Genest, Dubost, 1974; Taber, Macdonald, 1992b).

Одно из исследований, посвященных изучению пространственно-этологической структуры поселений мары, проведено в 1971-1972 гг. при наблюдениях за крупной колонией этого вида на территории огороженного парка Branfere площадью около 10 га (Dubost, Genest, 1974; Genest, Dubost, 1974).

Исследование показало, что у мары существуют относительно прочные парные связи. Самец и самка в каждой паре постоянно держатся вместе, не отходят друг от друга более чем на несколько метров (средняя дистанция между партнерами составляет 7.2 м, n=479, Taber, Macdonald, 1992a), и один партнер следует за другим в любом направлении. Самка чаще играет роль лидера и обычно первой начинает движение, пастьбу, подходит к норе с детенышами или укладывается на отдых. Однако лидерство проявляется в пассивной форме, и самка не обращает внимания на отсутствие самца, если его какое-то время нет поблизости.

Партнеры способны узнавать друг друга лишь на относительно небольшом расстоянии (в пределах нескольких метров), и самец, чтобы не потерять "свою" самку среди прочих, вынужден постоянно находиться рядом. 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 короткой дистанции, и это также принуждает их не удаляться друг от друга.

При столь отчетливо выраженной аудиовизуальной связи непосредственные контакты между партнерами очень редки и ограничиваются обнюхиванием ано-генитальной области, копуляцией или скучиванием в холодные дни и непогоду. 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 "свою" самку — мочой (von Kirchshofer, 1960). Если эти действия не отпугивают соперника, самец приближается к нему с опущенной головой и нападает. После схватки "чужак" обычно ретируется, и самец некоторое время преследует его, а затем возвращается к самке и вновь метит ее 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 партнера. Поскольку каждая семейная пара передвигается в пределах ограниченного пространства, и охраняемая зона также перемещается 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. 4.5.1) и пользуются общими норами, пространственная структура поселения мары представляет собой постоянно меняющуюся мозаику "мобильных территорий", закрепленных за каждой парой.

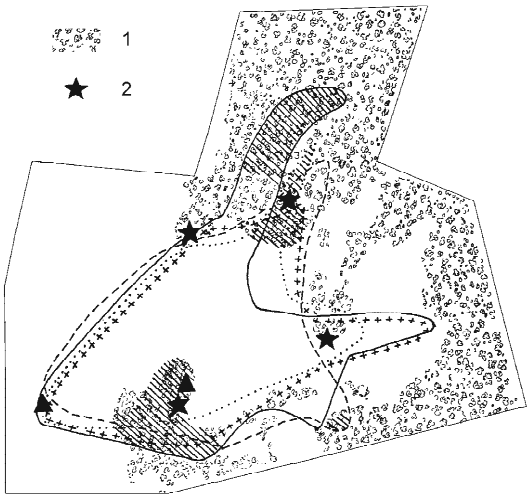


Рис. 4.5.1. Участки обитания, используемые четырьмя семейными парами патагонской мары, *Dolichotis patagonum,* на территории парка Branfere площадью около 10 га в августе-сентябре 1971 г. 1 — лесистая территория парка, 2 — кормушки с подкормкой; штриховкой выделены места ночного отдыха (по: Dubost, Genest, 1974, с изменениями).

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

Парные связи у мары поддерживаются, по крайней мере, на протяжении года, и семейные пары распадаются только после гибели одного из партнеров. У некоторых самцов, образовавших постоянную пару, отмечаются кратковременные альянсы с другими самками, но они через некоторое время обязательно возвращаются к своим постоянным партнершам. Образование таких временных ассоциаций происходит в период спариваний, когда рецептивные самки привлекают самцов из других пар, и в этот период между самцами, соперничающими за самок, возникают ожесточенные схватки.

Самец, образовавший постоянную пару с самкой, становится неизменным победителем в схватках с одиночными самцами благодаря более высокой мотивации в присутствии своей партнерши.

Моногамные 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 партнершам.

Несмотря на прочность парных связей, самцы мары не принимают участия в воспитании потомства. Роды, как показывают наблюдения (Dubost, Genest, 1974; Taber, Macdonald, 1992b), происходят вне норы. Незадолго до рождения детенышей самка выкапывает неглубокую нору или находит для них другое подходящее убежище. Новорожденные, оставленные матерью у входа в нору, обсыхают и заползают внутрь убежища. В возрасте до 3-6 недель они покидают нору 3–4 раза в сутки, когда самка приходит покормить их молоком. В возрасте от 4 до 13 недель детеныши залезают в нору только для ночевки, а остальное время следуют за особями-родителями. Период молочного вскармливания заканчивается, когда детенышам исполняется 14 недель, и в этом возрасте они все время проводят вне норы (Ganslosser, Wehnelt, 1997).

Наблюдения за группой, состоящей из двух самцов (взрослого и молодого) и трех взрослых самок в вольере площадью около 500 м^2 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 свежевырытую нору с выходом шириной 25 см и высотой 7.5 см, из которой в конце месяца вышел первый выводок из двух детенышей в возрасте менее суток. Через 23 дня из норы вышел второй выводок, в котором также было два детеныша. После рождения второго выводка детеныши, родившиеся первыми, все светлое время суток проводили вне норы и возвращались в нее только на время ночного отдыха.

Детеныши мары рождаются зрелыми, и вскоре после появления на свет могут употреблять твердую пищу. Наблюдения показали, что в двухдневном возрасте они выходили из норы и грелись на солнце в течение нескольких часов на расстоянии около 10 м от выхода, а в возрасте около недели проводили вне норы большую часть времени. Взрослые самки отгоняли чужих детенышей, толкая головой, если те приближались к ним во время пастьбы. С первого дня рождения детеныши находятся в норе без матери, которая несколько раз в сутки приходит покормить их. Подойдя к норе, самка останавливается у входа и подает особый голосовой сигнал, услышав который детеныши выбегают из норы и принимаются сосать молоко. В вольере выводки двух самок находились в одной норе, однако каждая самка кормила только своих детенышей (MacNamara, 1980).

Во время родов и по их окончании самец не проявлял никаких признаков агрессии по отношению к самкам. В периоды кормления детенышей

молоком он нередко находился поблизости от самки. Однажды самец атаковал яловую самку, которая укусила детеныша. Он терпимо относился к детенышам, когда они подходили к нему, обнюхивали и лизали его бока.

Исследования, проведенные в 1981–1988 гг. на полуострове Вальдес (Taber, Macdonald, 1992a, b), показали, что при определенных условиях выводковые норы разных семейных пар располагались относительно компактно, образуя кластеры ("городки") из нескольких отдельных убежищ, находящихся на расстоянии не более 20 м одно от другого. Дистанция между соседними "городками" варьировала от 50 до 500 м. В наиболее крупных "городках" находились детеныши нескольких (до 20) семейных пар, при этом в некоторых норах находились до 14 детенышей одновременно. В этих условиях наблюдали 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 детенышей (максимум — четырех). Следует, однако, отметить, что многие самки отличали своих детенышей от чужих, если их размеры существенно различались, и отдавали им предпочтение при кормежке. В частности, среднее время сосания молока собственными детенышами составляло 28.8 мин, а чужими — 1.9 мин. Более того, некоторые самки агрессивно реагировали на чужих детенышей.

Коммунальное выкармливание детенышей у мары следует рассматривать как побочный эффект, связанный с особенностями размножения этого вида. В норах, как уже отмечено выше, находятся только детеныши в возрасте до 14 недель. Самка может самостоятельно вырыть нору перед наступлением родов, но нередко находит готовое убежище для своего будущего потомства, которое может быть либо пустующим, либо уже занятым. Однако последнее обстоятельство, по-видимому, не влияет на поведение самки, поскольку взрослые особи норами не пользуются. Ситуация с поиском готовых убежищ облегчается, если имеется участок территории с мягкими почвами, наиболее благоприятными 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 детеныши от разных пар, родившиеся в разные сроки. Самка, запомнившая расположение норы со своими детенышами, приходит кормить их в определенное время и подает специфический звуковой сигнал. В ответ на него из убежища выходят не только ее собственные детеныши, но и чужие (если они там находятся), и самка вынуждена делиться с ними молоком (кстати, в ущерб своем потомству). Во многих случаях, когда самка уверенно отличает чужих детенышей от своих, она отдает предпочтение последним. В целом, особенности коммунального кормления потомства у мары сходны с аналогичным феноменом, описанным для капибары (см. раздел 3.9), и различия связаны лишь с пребыванием детенышей мары

в подземных убежищах, а также с моногамными парными связями этого вида.

Подводя итог, остается отметить, что элементарными структурными группировками в поселениях (колониях) мары являются относительно постоянные моногамные пары. Однако моногамия проявляется как определенная форма социальных отношений, но не как система спариваний, которая, в свою очередь, имеет черты полигинии и даже промискуитета. В период размножения самцы конкурируют за рецептивных самок. Забота о потомстве у кормящих самок выражена в минимальной степени, и, фактически, сводится к подготовке простейшего убежища для новорожденных и периодического кормления их молоком. Молодняк с первых дней жизни приспособлен к вполне самостоятельному существованию. Взрослые самцы практически не принимают участия в заботе о потомстве.

4.6. Обобщенная характеристика пространственно-этологической структуры популяций рассмотренных видов

Материалы, изложенные в этой главе, свидетельствуют, что у ряда представителей семейств Cricetidae, Sciuridae, Muridae, Chinchillidae и Caviidae самцы с самками в сезон размножения объединяются в семейные пары или небольшие группировки, в состав которых входят 1-2 самца и несколько самок. Самец с самкой, образующие пару, занимают в значительной степени перекрывающиеся, иногда полностью совпадающие, участки обитания, как, например, у *Peromyscus californicus*, *Meriones libycus*, *Microtus arvalis*, *M. rossiaemeridionalis*, *M. californicus, M. socialis* и *Mus spretus*. У других видов преобладают сложные семейные группы, в которых на обширной территории самца обитают несколько самок, как, например, у *Microtus xanthognathus*, *Dicrostonyx torquatus*, *Citellus columbianus*, *Cynomys leucurus, C. gunnisoni* и *Marmota flaviventris*.

Семейные пары и группы занимают обособленные участки обитания с относительно высокой степенью их монополизации за счет активной охраны территории (преимущественно самцами). Самки в сложных семейных группах могут занимать как общие (с низкой степенью индивидуализации), так и отдельные гнездовые участки (с высокой степенью монополизации благодаря охране территории). Четких 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 кормежки. У патагонской мары *Dolichotis patagonum* семейные пары постоянно перемещаются между местами кормежки и отдыха, поэтому охраняемую территорию в этом случае описывают как “мобильную”.

У ряда видов (*M. socialis*, *M. xanthognathus*, *M. libycus*) 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 полувзрослые особи принимают участие в охране семейно-групповых участков, агрессивно реагируя на любых "чужаков". 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, у *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, относящимися к одной возрастной категории, близки к эквипотенциальным.

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

Система спаривания у видов, относящихся к рассматриваемой категории, весьма лабильна. У многих образуются моногамные пары, однако половые партнеры (особенно самцы) в сезон размножения спариваются с особями из соседних семейных групп. Поэтому, наряду с моногамией, отмечается полигиния, полиандрия и даже промискуитет (как у *P. cepapi*).

Следует отметить, что рассматриваемая категория объединяет довольно разнородную группу видов с пространственно-этологической структурой переходного типа — от II к IV (см. следующую главу). Поэтому у некоторых видов, особенно среди Microtinae, Sciuridae и Chinchillidae, про-

являются некоторые черты, сближающие их с видами, для которых характерно образование агрегаций разнополых особей (тип II). Для других наиболее типичны моногамные пары, и это сближает их с видами, пространственно-этологическая структура которых относится к типу IV. Однако в таких семейных группах парные связи все же остаются относительно слабыми, молодые особи расселяются на первом году жизни, и, кроме того, отсутствует сложная иерархическая организация с распределением поведенческих ролей, поскольку молодняк относительно быстро выселяется из семейных групп.

Положение некоторых видов остается условным, поскольку недостаток данных не позволяет надежно отнести их к той или иной категории.

5

ВИДЫ СО СТРУКТУРИРОВАННЫМИ СЕМЕЙНЫМИ ГРУППАМИ (ТИП IV)

5.1. Семейство хомяковых, Cricetidae

5.1.1. Подсемейство Cricetinae

Среди представителей подсемейства хомяковых виды с ярко выраженным семейно-групповым образом жизни, отсроченным расселением молодняка, хорошо развитой кооперацией при добывании или запасании корма, охраной семейно-групповой территории и сложной социальной организацией, по-видимому, отсутствуют.

5.1.2. Подсемейство песчанок, Gerbillinae

Среди представителей этого подсемейства к видам со структурированными семейными группами можно отнести монгольскую песчанку, *Meriones unguiculatus*, большую песчанку, *Rhombomys opimus*, и песчанку Виноградова, *Meriones vinogradovi* (Камбулин, 1941; Хамаганов, 1954; Алиева, 1961; Леонтьев, 1962; Емельянов, 1970, 1972; Папанян, 1973; Egren, 1976, 1980; Гольцман и др., 1977; Крылова, Громов, 1977; Карпов, Корнеев, 1979; Громов, Попов, 1979; Громов, 1981а, 1981б, 1992, 1997; Пасхина, 1981; Васильева, Исаев, 1981; Орленев, 1987; Egren et al., 1989; Дубровский, 1989; Кузнецов, 1989; Попов и др., 1989, 1997). В этот список можно включить, по-видимому, и королевскую песчанку, *Meriones rex*, поскольку имеются указания на дневную активность и семейно-групповой образ жизни этого вида (Павлинов и др., 1990), однако подробных сведений о пространственно-этологической структуре популяций королевской песчанки нет.

Монгольская, или когтистая, песчанка, *Meriones unguiculatus*, распространена 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 трех пометов, а с июня приступают к размножению самки из первых, весенних выводков. Число эмбрионов у беременных самок варьирует от 3 до 11 (в среднем составляет 6.4). В конце лета происходит частичное расселение молодняка, достигшего половой зрелости. Для монгольской песчанки, в отличие от многих других представителей этого подсемейства, 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).

Пространственно-этологическая структура поселений монгольской песчанки в репродуктивный период подробно изучена автором при проведении полевых исследований в 1976–1978 гг. и 1990 г. в южных районах Тувы; дополнительно наблюдали за семейными группами этого вида в обширных вольерах (Громов, Попов, 1979; Громов, 1981, 1992, 2000б).

Исследования показали, что семейные группы состоят обычно из одного взрослого самца, одной или двух, реже трех взрослых самок и их потомства. Семьи с одной или двумя самками преобладают в поселениях этого вида и составляют 70% от их общего числа (n=27). Встречаются также неполные семейные группы (22%), в которых отсутствует один или оба взрослых зверька. 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. Часть молодых зверьков, достигших половой зрелости, выселяется из семейных групп в конце лета.

Каждая семейная группа занимает отдельный участок обитания с 2–3 гнездовыми норами и активно охраняет его от других особей своего вида. Границы охраняемой территории, особенно в зоне перекрывания соседних семейно-групповых участков, выделяются достаточно отчетливо, при этом ширина зоны перекрывания невелика и составляет 0.5–2 метра (рис. 5.1.2.1).

В охране семейно-групповых участков принимают участие, как правило, все взрослые и полувзрослые особи (Громов, Попов, 1979; Громов, 1992).

При относительно высокой плотности населения семейно-групповые территории частично перекрываются, а при низкой плотности популяции полностью обособлены одна от другой (рис. 5.1.2.2).

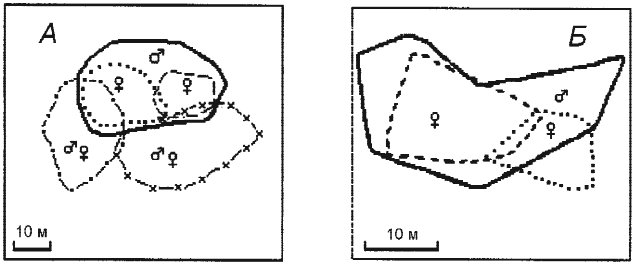


Рис. 5.1.2.1. Территориальная структура изолированных локальных поселений монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, в составе трех семейных групп на кошаре (*А*) и одной сложной семейной группы в целинной степи (*Б*), Тува, 1977 г.

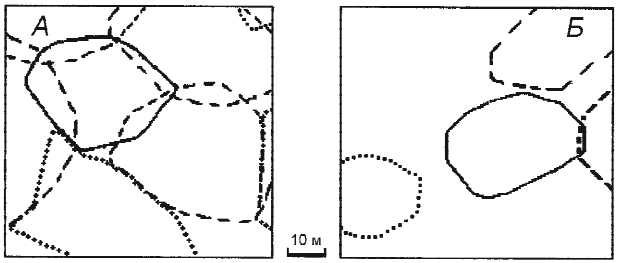


Рис. 5.1.2.2. Примеры распределения семейно-групповых участков монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, в поселениях на залежных полях при высокой (*А*) и низкой (*Б*) численности.

В сложных по составу семейных группах с двумя-тремя взрослыми самками (рис. 5.1.2.1) 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.

Перемещения детенышей в раннем возрасте ограничены преимущественно материнским участком, но подросшие молодые особи могут использовать всю территорию сложной семейной группы, за исключением пространства, занятого гнездовыми участками других кормящих самок.

Еще один пример взаимного размещения семейно-групповых участков монгольской песчанки показан на рис. 5.1.2.3.

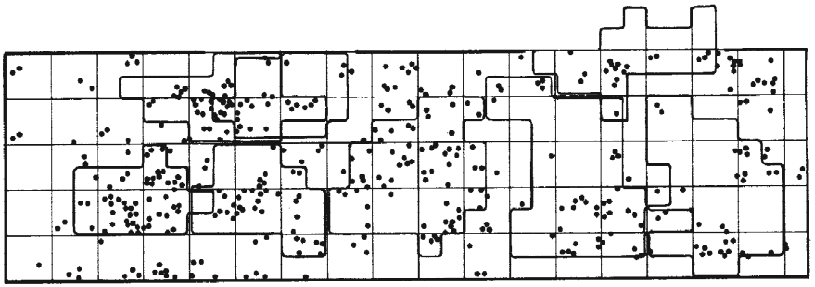


Рис. 5.1.2.3. Расположение семейно-групповых территорий монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, на площадке мечения размером 50×175 м. Границы семейных групп выделены сплошными линиями. Черными точками отмечены выходы из нор (по: Egren et al., 1989).

Размеры семейно-групповых участков относительно невелики, и их площадь варьируют от 100 до 1600 м^2 (в среднем 750 м^2, n=22). У территориальных самок в составе сложных семейных групп участки занимают меньшую площадь - от 100 до 1000 м^2 (в среднем 520 м^2, n=6).

Система использования пространства в пределах семейно-группового участка свидетельствует о неоднородности его структуры: выделяется активно посещаемая центральная часть ("ядро") вблизи гнездовой норы и реже посещаемая периферия. Такая структура наиболее типична для простых семей и гнездовых участков самок в составе сложных семейных групп (см. рис. 1.4 на стр. 14). Территория взрослого самца в группах с двумя-тремя самками имеет более сложную структуру, в которой выделяются 2–3 (по числу самок) "центра активности", связанных с гнездовыми участками самок, и реже посещаемая периферия. Однако, несмотря на структурную неоднородность, охраняется вся территория семейной группы.

Благодаря защите семейно-групповых участков, степень монополизации пространства взрослыми особями очень высока (табл. 5.1.2.1). У членов одной семейной группы степень индивидуализации пространства крайне мала и остается таковой на протяжении всего сезона размножения. В простых семейных группах, включающих пару взрослых особей с потомством, занимаемая территория обобществлена всеми членами группы, они активно маркируют ее и охраняют.

Наблюдения за семейными группами монгольской песчанки в вольерах площадью 400 м^2 свидетельствуют, что пространственная структура с высокой степенью монополизации охраняемой территории поддерживается и в этих условиях, причем взрослые особи занимали участки обитания с практически неизменными границами в течение длительного периода (до 2 лет).

Таблица 5.1.2.1. Величины коэффициентов исключительно используемого пространства (*КИИП*, *M±m*) у монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, в природе и вольерах

Внешние условия	Особи-соседи		Семейные группы	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Природа	0.87±0.05 (n=14)	0.98±0.01 (n=16)	0.57±0.02 (n=14)	0.59±0.02 (n=16)
Вольеры	0.67±0.02 (n=16)	0.84±0.03 (n=14)	0.62±0.02 (n=16)	0.64±0.03 (n=12)

n — число сравниваемых диад.

В качестве примера на рис. 5.1.2.4 показана структура использования пространства членами двух семейных групп, поделивших площадь вольеры на две неравные части. Одну часть занимала семья из двух взрослых перезимовавших особей (самец *№ 30* и самка *№ 31*) и одного полувзрослого самца *№ 43*, рожденного 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 перекрывания семейно-групповых участков) была крайне незначительной: лишь в центре вольеры выделяются 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, в пределах которых располагались гнездовые и защитные норы. У соседних семей подобные локусы обособлены в максимальной степени.

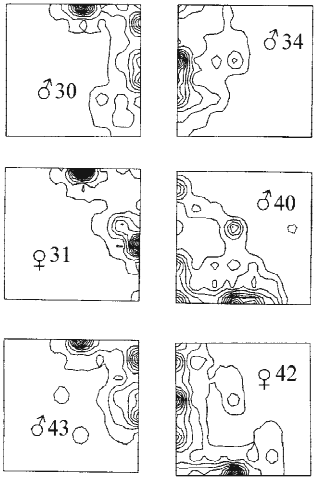


Рис. 5.1.2.4. Структура использования пространства двумя семейными группами монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, в вольере 20×20 м. Данные регистраций особей в квадратах вольеры обработаны с помощью компьютерной программы SURFER 4.03. Семейная группа I: взрослые самец *№ 30* и самка *№ 31* 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, занятых поисками партнеров для образования пары, и выселением части полувзрослых зверьков из первых (весенних) выводков.

Формирование семейных пар автор наблюдал в конце весны и начале лета в кошарных поселениях, которые обновляются из года в год, а также в открытых вольерах. В 5 из 11 зарегистрированных случаев основателями

семейно-группового участка были самки, в 3 случаях самцы и еще в 3 случаях — пары разнополых особей. Формирование новых семейных пар в результате распада семей или гибели особей-основателей семейных групп происходит, в основном, в конце зимы или начале весны.

Семейные пары и простые семейные группы, объединяющие изначально 2–3 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, остается зимовать в составе своей семьи.

Взаимоотношения между взрослыми и молодыми членами группы остаются толерантными на протяжении всего периода совместного существования. Весной, с началом очередного сезона размножения, происходит частичный распад семейных групп — социотомия, выражающаяся в выселении 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 описанной социотомии, зарегистрированы переходы взрослых особей из одной семейной группы в другую. Так, например, в одной из семей взрослый самец, оставив на прежнем участке обитания двух самок с выводком молодых зверьков, перешел в соседнюю группу, из которой исчез взрослый самец. В первые дни происходили регулярные конфликты между пришлым самцом и молодыми особями, но позднее взаимоотношения между ними нормализовались. Подобные ситуации в поселениях монгольской песчанки отмечены и другими исследователями (Орленев, 1983, 1987).

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).

Частичную социотомию семейных групп во второй половине лета можно считать достаточно закономерным явлением, имеющим важное биологическое значение. Во-первых, социотомия позволяет популяции в максимальной степени реализовать репродуктивный потенциал за счет включения в процесс размножения сеголеток из первых, весенних выводков, которые достигают

половой зрелости во второй половине репродуктивного сезона. Во-вторых, социотомия служит механизмом, обеспечивающим отселение избыточной части молодых особей из наиболее крупных семейных групп, и, таким образом, снижает напряженность внутригрупповых отношений.

На протяжении годового репродуктивного цикла пространственная структура поселений монгольской песчанки претерпевает закономерные 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. Циклические процессы, сопряженные с распадом и формированием семейных групп, схематически показаны на рис. 5.1.2.5.

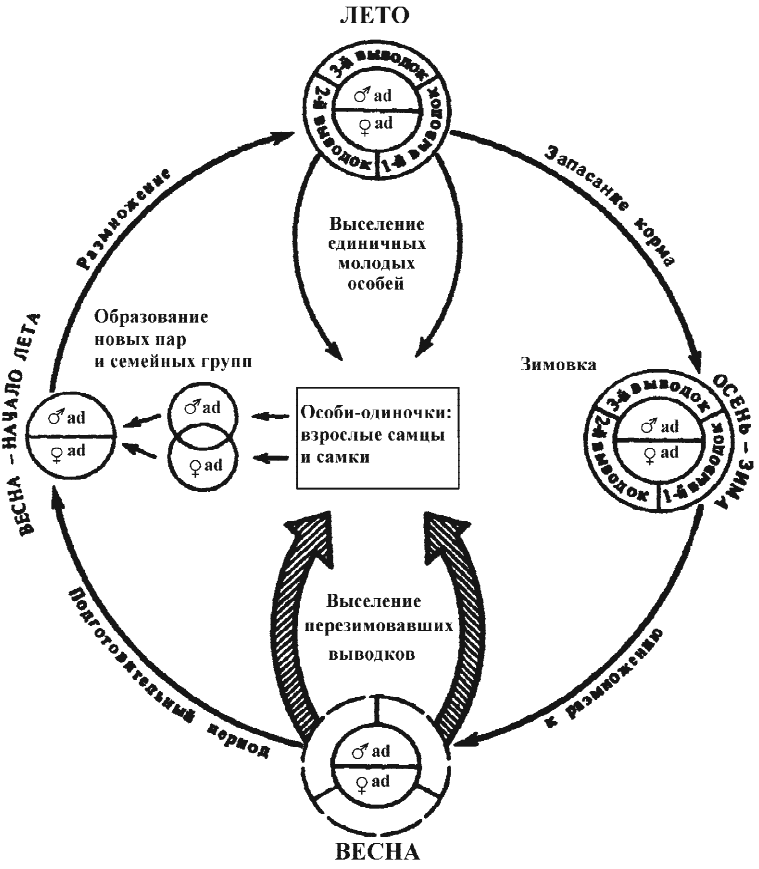


Рис. 5.1.2.5. Циклические процессы формирования и распада семейных групп в популяциях монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*.

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 численности и дефиците свободного пространства территориальная структура может оставаться относительно неизменной на протяжении длительного периода, сравнимого с продолжительностью сезона размножения. При низкой плотности популяции и мозаичном распределении семейно-групповых участков периодически отмечаются перемещения семейных групп с одного участка на другой на значительное, в несколько десятков метров, расстояние (Громов, 1981б).

Дестабилизация пространственной структуры приобретает особенно крупные масштабы при резком падении численности в результате катастрофических явлений, например, после сильных ливневых дождей или сплошных дератизационных обработок (Орленев, Переладов, 1981; Орленев, 1987). В этой ситуации происходит распад семейных групп с хаотическим перемещением выживших особей и формированием новых семейных пар и пространственно обособленных группировок, состоящих из неродственных особей.

Социальную организацию семейных групп монгольской песчанки изучали путем наблюдений за мечеными особями в природе, открытых вольерах и лабораторных группах (Громов, Попов, 1979; Громов, 1981, 1990, 1992, 2000а). 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 с него всех других представителей своего вида. Миролюбивые взаимодействия отмечены лишь у взрослых разнополых особей. Взаимоотношения между членами одной семейной группы, за исключением взрослых территориальных самок, характеризуются толерантностью и миролюбием. Иллюстрацией этому служат гистограммы на рис. 5.1.2.6.

Дополнительной иллюстрацией служат социограммы на рис. 5.1.2.7, где отражены взаимодействия между членами двух семейных групп, участки которых в вольере показаны выше (рис. 5.1.2.4).

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. Миролю-

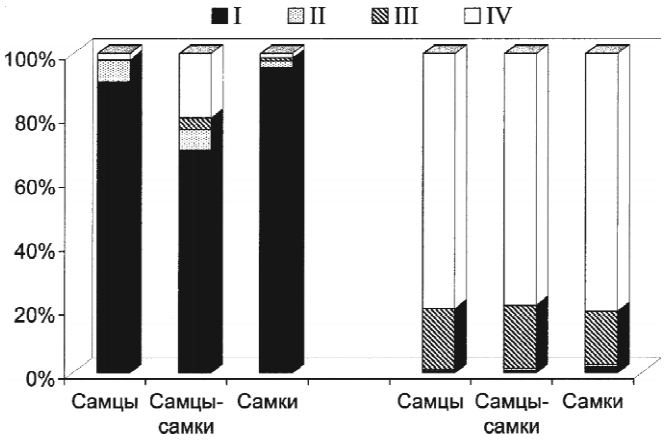


Рис. 5.1.2.6. Соотношение различных форм взаимодействий в однополых и разнополых диадах у монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus* (по наблюдениям в природе и вольерах). Слева — особи-соседи, справа — члены семейных групп. Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные агонистические, IV — миролюбивые.

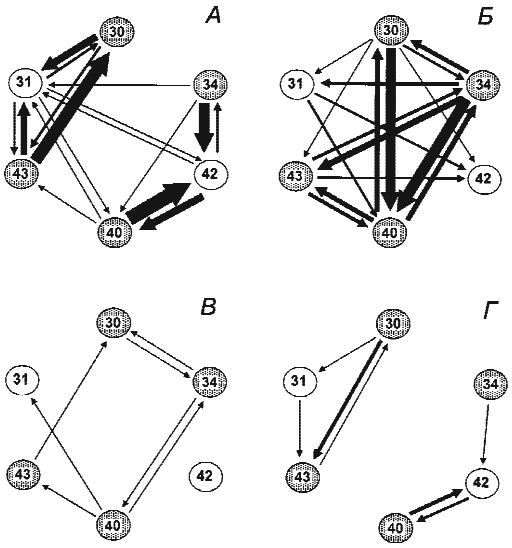


Рис. 5.1.2.7. Социограммы взаимодействий особей в двух семейных группах монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, в вольере. Семейная группа I — *№ 30, 31, 43*. Семейная группа II — *№ 34, 40, 42*. Самцы выделены серым цветом. Взаимодействия: *А* — миролюбивые (n=265), *Б* — агрессивные (n=173), *В* — избегание контактов (n=8), *Г* — ритуализованные агонистические (n=34). Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных взаимодействий.

бивые взаимодействия, как и следовало ожидать, отмечали преимущественно между членами семейных групп, и в редких случаях - между особями из разных семей (рис. 5.1.2.7, *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. 5.1.2.7, *Б*). Избегание контактов не является характерной чертой поведения монгольской песчанки и отмечается редко (рис. 5.1.2.7, *В*). Ритуализованные агонистические взаимодействия происходили преимущественно между членами одной семьи (рис. 5.1.2.7, *Г*).

О социальном ранжировании особей в семейных группах монгольской песчанки можно судить по элементам ритуализованного агонистического поведения (боковые стойки, принудительные чистки и т.п.) и аффилиативным контактам (следование за партнером, налезание на партнера, 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 агрессивных чисток в сравнении с другими, более молодыми самцами (Payman, Swanson, 1981). На этом основании самцов-основателей относили к категории доминантов (α-особи).

Аналогичные результаты получены автором в наблюдениях за семейными группами в естественных условиях и обширных вольерах. В качестве примера на рис. 5.1.2.8 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 партнера (рис. 5.1.2.8, *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

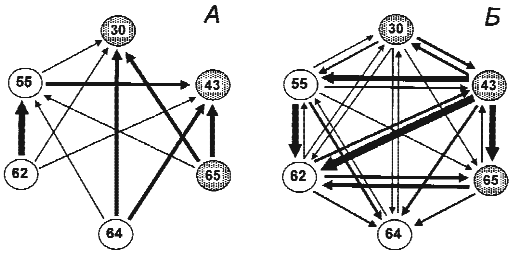


Рис. 5.1.2.8. Социограммы взаимодействий в одной из семейных групп монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus* (по наблюдениям в вольере). *А* — следование и налезание на партнера (n=43), *Б* — ритуализованные агонистические взаимодействия (n=81). Обозначения, как на рис. 5.1.2.7.

(*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. 5.1.2.8, *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).

Следует подчеркнуть, что иерархию доминирования в семейных группах монгольской песчанки нельзя назвать абсолютной, поскольку индексы асимметрии миролюбивых и ритуализованных агонистических взаимодействий, в которых она проявляется, относительно низки и не превышают 0.72 (табл. 5.1.2.2). Исключение составляют лишь некоторые аффилиативные взаимодействия (следование за партнером, налезание на партнера), асимметрия которых может достигать максимума (рис. 5.1.2.8). Взрослым особям, занимающим высшее иерархическое положение, могут быть адресованы ритуализованные агонистические акты со стороны младших, подчиненных особей. Однако общий баланс в демонстрациях агонистических форм поведения и элементов подчинения складывается в пользу высокоранговых особей, подтверждая их высокий социальный статус.

Таблица 5.1.2.2. Индексы асимметрии взаимодействий (M±SE) у монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, вычисленные на основе данных, полученных в природе и вольерах

Взаимодействия	Особи-соседи		Семейные группы *	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Миролюбивые	–	–	0.72±0.01 (*n*=40)	0.67±0.01 (*n*=42)
Ритуализованные агонистические	–	–	0.64±0.06 (*n*=7)	0.72±0.01 (*n*=21)
Агрессивные	0.68±0.04 (*n*=12)	0.87±0.03 (*n*=15)	–	–

n — число валидных диад.

Низкие индексы асимметрии агрессивных взаимодействий между особями-соседями вполне соответствуют системе взаимоотношений, основанной на территориальном доминировании.

Более высокие индексы асимметрии взаимодействий территориальных самок объясняются тем, что отношения между особями этого пола в составе семейных групп могут быть не вполне эквипотенциальными. Например, взрослый самец может отдавать предпочтение одной из самок (см. рис. 1.4 на стр. 14), и это приводит к повышению ее социального статуса.

Социальный ранг особи в семейной группе, в первую очередь, детерминируется ее 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 подрос-шими детенышами. 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 партнера, 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 особенность стереотипа поведения подчиненной особи (субординанта) — *поведенческий инфантилизм*, проявляющийся в демонстрации поведения, типичного для детенышей (инициирование большего числа таких актов, как обследование партнера, следование за ним, налезание на партнера, пассивное подчинение принудительной чистке), в сочетании с низкой частотой демонстраций ритуализованного агонистического поведения. Эту закономерность иллюстрируют данные, приведенные табл. 5.1.2.3.

Следует отметить, что преобладание элементов подчинения в репертуаре поведения низкоранговых зверьков не провоцируется действиями доминантов, но, напротив, целиком определяется инициативой подчиненных особей, выражающих повышенный интерес к высокоранговым членам группы. Иерархия в семенных группах проявляется, главным образом, в демонстрации подчинения, и различия в ранговых позициях членов семейной группы возникают в связи активной демонстрацией аффилиативного поведения низкоранговыми особями. В связи с этим термин “иерар-

Таблица 5.1.2.3 . Соотношение миролюбивых и ритуализованных агонистических элементов поведения (% от общего числа контактов в расчете на одну особь) во взаимодействиях, инициированных взрослыми, полувзрослыми и молодыми особями в семейных группах монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*

Социальные акты	Инициаторы взаимодействий		
	Взрослые особи (*n*=14)	Полувзрослые особи (*n*=35)	Молодые особи (*n*=10)
Обследование партнера (назо-назальные контакты и обнюхивание партнера)	12.8	17.0	12.0
Следование за партнером *	1.4	20.7	15.8
Налезание на партнера *	1.3	18.2	20.7
Боковые стойки	19.2	11.7	2.9
Принудительные чистки	20.2	11.3	4.4

* за исключением контактов между взрослыми самцами и самками.

хия соподчинения", по аналогии с сообществами некоторых приматов (Rowell, 1966, 1974), представляется более точным для описания взаимоотношений в семейных группах монгольской песчанки.

Наблюдения в неволе свидетельствуют, что самцы, наравне с самками, ухаживают за новорожденными детенышами: согревают их своим теплом, вылизывают и возвращают в гнездо, если они выползают наружу (Elwood, 1975; Waring, Perper, 1979, 1980; Weinandy, Gattermann, 1999). В ухаживании за детенышами принимают участие и молодые зверьки из старших выводков. У молодых самок, остающихся в семейной группе, отмечается задержка полового созревания и стимуляция поведения, связанного с заботой о детенышах (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 полигамной. Более того, наблюдения в природе и вольерах показывают, что самцы, равно как и самки, нередко спариваются не только со своим постоянным партнером, но и с особями из соседних

семейных групп (Громов, 2000а). 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*).

Большая песчанка, *Rhombomys opimus*, распространена в равнинных и предгорных полупустынях и пустынях от восточного Прикаспия и центральной части Передней Азии до южного Прибалхашья, Монголии, Северо-Западного и Северного Китая. Активна в светлое время суток. Период размножения сильно растянут — с марта по август, но большинство перезимовавших самок приносит последние (обычно вторые) выводки в июне. Число эмбрионов варьирует от 5 до 9, и в среднем составляет 6.3. Выход молодняка на поверхность начинается в конце мая. Массового расселения молодняка не происходит, и молодые зверьки обоих поколений зимуют в одной норе вместе с особями-родителями (Камбулин, 1941; Крылова и др., 1954; Лобачев, 1967; Кучерук и др., 1972; Лобачев, Хамданова, 1972; Наумов и др., 1972; Карпов, 1974; Дубровский, 1978). Элементарной ячейкой является семейная группа, живущая обычно в одной норе (Ротшильд, 1962; Дубянский, 1963; Дубровский и др., 1967; Наумов и др., 1972; Кучерук и др., 1972; Карпов, Корнеев, 1979; Карпов, 1984, 1986).

Нора большой песчанки - достаточно уникальное сооружение и заслуживает хотя бы краткого описания. Обычно нора заметна уже издали как группа отверстий диаметром более 10 см, рассеянных с интервалом 1–2 м на округлом или овальном участке местности до 50 м в поперечнике (рис. 5.1.2.9, *А*). Входных отверстий особенно много в центре участка, где растительный покров уничтожен или изменен деятельностью песчанок. Общая длина подземных ходов в норе составляет 300-400 м, а в особенно крупных норах — в 2-3 раза больше. Глубина подземных коммуникаций достигает 2.5-3 м. Отдельные норы располагаются не ближе 50 м одна от другой (рис. 5.1.2.9, *Б*). При среднем уровне численности популяции часть нор не имеет постоянных обитателей. На одном гектаре могут жить до 2-3 семей. При максимальной численности, когда семейные группы занимают почти все норы, на площади 1 га бывает, как правило, не более 4 семей, а плотность населения не превышает 30 особей/га (Наумов и др., 1972; Кучерук и др., 1972; Дубровский, 1978).

Особи, входящие в состав семейной группы, совместно используют территорию норы, под которой подразумевается совокупность подземных коммуникаций и участка поверхности, на котором расположены выходные отверстия. На большой норе зверьки попеременно используют разные части занимаемой территории (Кулик, 1955; Лобачев, 1967). Нередко

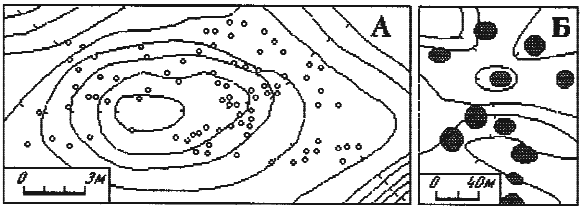


Рис. 5.1.2.9. Расположение норы большой песчанки, *Rhombomys opimus*, на мезорельефе (*А*, кружками показаны выходные отверстия) и нескольких нор (заштрихованы) на рельефе местности (*Б*) (по: Дубровский, 1978).

отмечается и совместное использование одной группой зверьков территории двух-трех соседних нор (рис. 5.1.2.10).

Территория основной норы охраняется, а дополнительные защитные норы беспрепятственно посещают особи из соседних семейных групп (Кулик, 1955; Сидорова, 1959; Руденчик, 1963; Наумов, Лобачев, 1965; Леонтьева, 1969; Бурделов и др., 1984; Карпов, 1984, 1986; Минаев, Лапшов, 1986; Расин и др., 1990).

Следует отметить, что семейно-групповой участок как место регулярного сбора корма и отдыха большинства членов семьи по размеру меньше индивидуального участка взрослого самца. Последний может на некоторое время уходить с территории норы, в которой живет его семья, и посещать другие норы, расположенные в радиусе 200 м. Взрослый самец активно охраняет и маркирует семейный участок, знакомится с соседними

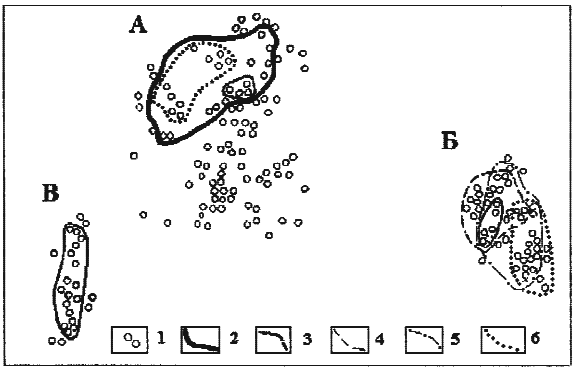


Рис. 5.1.2.10. Использование семьей большой песчанки, *Rhombomys opimus*, нескольких нор в разные сроки (периодическое смещение семейного участка). *1* — выходы из нор; кормовые участки в разные сроки: *2* — 11 мая, *3* — 29 мая, *4* — 4 июня, *5* — 7 июня, *6* — 4 июля. *А*, *Б*, *В* — отдельные норы (по: Дубровский, 1978).

норами, и, в случае необходимости, подготавливает одну из них для переселения всей группы.

"Ядром" семейно-группового участка служит пространство с многочисленными выходами из норы. Оно активно охраняется, и в его пределах отмечается наибольшая активность членов семейной группы. Периферия участка, расположенная на некотором удалении от норы, реже посещается и не охраняется. В этом заключается основное различие в системе использования пространства у большой песчанки в сравнении с монгольской песчанкой. К сожалению, оценить степень индивидуализации территории у большой песчанки невозможно из-за отсутствия необходимых данных. Тем не менее, можно полагать, что взрослые особи монополизируют значительную часть участка обитания благодаря его охране. Степень индивидуализации пространства у особей одной семейной группы, по-видимому, очень низка.

Члены семейной группы изгоняют с охраняемой территории всех других особей своего вида. Особенно жесткие формы территориального поведения отмечаются в репродуктивный период при высокой плотности популяции. Размеры семейно-групповых участков в этих условиях бывают минимальными (Карпов, 1986).

Состав семейных групп большой песчанки характеризуется значительным постоянством. Из семьи периодически выселяются только достигшие половой зрелости прибылые зверьки (Карпов, 1986).

Взаимоотношения между разнополыми особями свидетельствуют о моногамных связях (Бурделов и др., 1964; Акопян, Кривоносов, 1965; Свиридов, Губайдуллин, 1969; Соколов, Скурат, 1969; Лобачев, Пасхина, 1972), хотя у самцов и, гораздо реже, у самок проявляется склонность к полигамии (полиандрии), особенно в условиях высокой плотности населения (Карпов, 1974; Корнеев, Карпов, 1983; Пятницкая, Пятницкий, 1989). В обычные годы во многих семейных группах (до 50% от их общего числа) бывает по 2–3 взрослых самки (Дятлов, 1971), которые, по-видимому, не занимают отдельные охраняемые участки в пределах общей семейной норы, хотя может иметь место определенная дифференциация (индивидуализация) используемого пространства.

В воспитании потомства активное участие принимают и самки, и самцы (Крученкова, Гольцман, 1977; Крученкова, 2002). Взрослые особи вполне терпимо относятся к подросшим молодым зверькам, поэтому потомство одной пары может жить до полутора лет вместе с родителями (Свиридов, Губайдуллин, 1969), хотя в норме распад семейных групп обычно происходит после совместной зимовки ранней весной (Бурделов, 1974). Высокий уровень толерантности в отношениях между членами семьи обеспечивает возможность образования крупных семейных группировок, в которых насчитывается до 20 особей.

Период образования семейных пар, сопряженный с высокой подвижностью самцов и самок, начинается ранней весной и продолжается не менее 4–5 недель (Бурделов и др., 1964; Руденчик, Солдаткин, 1969; Панченко и др., 1971; Наумов и др., 1972). Однако даже в этот период 90–95% особей не совершают дальних перемещений (Алексеев, 1974). Вторая половина весны знаменуется переходом к оседлому образу жизни (Кулик, 1955; Руденчик, 1963; Бурделов и др., 1964), однако подвижность некоторых особей, в особенности самцов, остается высокой, поскольку они посещают норы, находящиеся на расстоянии 200-300 м (Панченко и др., 1971). Отмечены также перемещения целых семейных групп на расстояние до 300 м (Кулик, 1955; Наумов и др., 1972). Летом размеры кормовых участков семей увеличиваются, и общая подвижность зверьков также возрастает (Бурделов и др., 1971; Панченко и др., 1971). Характерная черта летних передвижений — преобладание групповых перемещений в пределах 100–350 м (Кулик, 1955; Бурделов и др., 1964; Руденчик, Солдаткин, 1969; Панченко и др., 1971; Наумов и др., 1972; Алексеев, 1974).

В первые летние месяцы (июнь-июль) отмечается ночная активность. Сезонная динамика ночной активности свидетельствует о связи этого явления с расселением молодняка, достигшего половой зрелости (Марин, Ротшильд, 1961). Однако из семей выселяется лишь часть половозрелых сеголеток.

Осенью, в связи с подготовкой нор к зимовке, увеличивается частота посещений соседних нор (Руденчик, Солдаткин, 1969; Бурделов и др., 1971; Панченко и др., 1971; Дубровский, 1978). Зимой, с ноября по февраль, активность минимальна, зверьки выходят на поверхность поодиночке, парами или небольшими группами, и никогда все население норы не появляется одновременно (Крылова и др., 1954; Леонтьева, 1969; Руденчик, Солдаткин, 1969; Панченко и др., 1971). В подавляющем большинстве случаев зверьки не удалялись от выхода из норы далее полуметра (Крылова и др., 1954).

Таким образом, во все сезоны года песчанки перемещаются, в основном, в пределах своих семейных участков.

Характер отношений между особями из соседних семейных групп можно определить как территориальное доминирование. Внутригрупповые взаимоотношения, как уже отмечено выше, отличаются ярко выраженной толерантностью. Наряду с этим, в семейных группах формируется социальная иерархия. В ее становлении основную роль играют ритуализованные агонистические и миролюбивые формы взаимодействий. Иерархические отношения проявляются в разных стереотипах поведения и накладывают отпечаток на поведенческие роли каждого члена семейной группы. В простых семьях с парой взрослых особей и молодняком только для взрослых самцов характерны демонстрации признаков высокого социального

ранга (“уверенности в себе”): распушенная шерсть и широкая постановка лап при ходьбе, высокая маркировочная активность, демонстрация угрожающих боковых стоек. Взрослым самцам адресована большая часть подставлений под чистку, в то время как сами они подставляются реже остальных (рис. 5.1.2.11, *А*). Самцы наиболее часто и продолжительно чистят партнеров по группе. Принудительные чистки никогда не адресованы “главному самцу”. Различия между “главным самцом” и другими членами группы отчетливо проявляются также в реакции подставления (рис. 5.1.2.11, *Б*): он может подставляться под чистку, но никогда не выпрашивает ее. Реакция перелезания через партнера также характерна для “главного самца”, и отмечается у него значительно чаще, чем у кого-либо другого (рис. 5.1.2.11, *В*). Эти признаки в совокупности составляют стереотип поведения “главного самца”. В группах с несколькими взрослыми самцами часть функций “главного самца” распределяется между разными самцами, и это приводит к усложнению системы иерархических отношений. Подлезание под партнера характерно для молодых зверьков, но отмечается по отношению к “главному самцу” и со стороны взрослых особей, в том числе и у других самцов (рис. 5.1.2.11, *Г*). У “главного самца” эта форма поведения не отмечена (Гольцман и др., 1977).

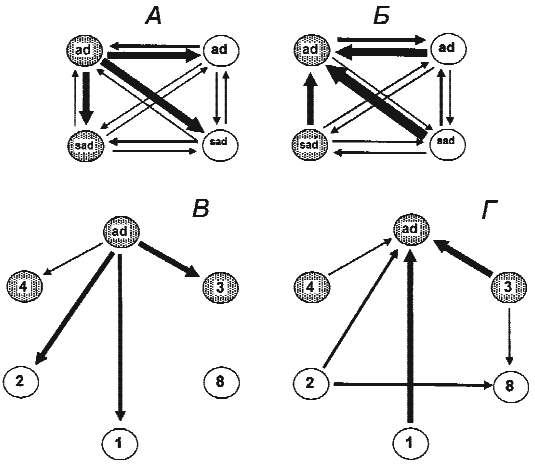


Рис. 5.1.2.11. Социограммы взаимодействий в двух экспериментальных группах большой песчанки, *Rhombomys opimus*, с одним взрослым (“главным”) самцом: *А* — социальные чистки (*n*=52), *Б* — подставление под чистку (*n*=63), *В* — перелезание через партнера (*n*=15), *Г* — подлезание под партнера (*n*=57). Цифрами указаны номера зверьков. Самцы выделены серым цветом. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных социальных актов (по: Гольцман и др., 1977, с изменениями).

Различия между “главным самцом” и прочими членами группы проявляются и в агонистическом поведении. По отношению к чужакам, как правило, агрессивны все члены группы, но именно “главный самец” наиболее активно преследует и атакует самцов-чужаков.

В группах с двумя взрослыми самцами роль “главного” обычно делится между ними. Спаривания с самкой одновременно двух самцов наблюдали единственный раз. Во всех остальных случаях (n=6) спаривание с самкой в эструсе отмечали только у “главных самцов” (Гольцман и др., 1977).

Таким образом, высшее иерархическое положение в семейной группе занимает взрослый размножающийся самец. В семьях с двумя взрослыми самцами второй становится субдоминантом. Доминирование основано не на агрессивных, а на миролюбивых и ритуализованных формах поведения, связанных с демонстрацией подчинения младших особей. Фактически, речь идет об отношениях, в которых доминирующие особи активно поддерживают свое высокое социальное положение путем демонстрации ритуализованной агрессии (например, посредством принудительных чисток), а субординанты демонстрируют низкий социальный статус через элементы аффилиативного поведения (следование, чистка, подлезание под партнера и т.п.).

Обсуждая основные характеристики пространственно-этологической структуры поселений *M. unguiculatus* и *R. opimus*, следует, прежде всего, указать на высокий уровень монополизации семейно-групповых участков за счет активной охраны от других особей своего вида, а также на низкий уровень индивидуализации пространства в пределах семейно-групповой территории. В связи с задержкой расселения молодняка к концу сезона размножения в поселениях этих видов образуются сложные структурированные семейные группы, в состав которых входит до 30 особей (большинство их них — сеголетки). Взаимодействия между членами семейной группы отличаются высоким уровнем толерантности. Напротив, отношения между особями-соседями основаны на взаимном антагонизме и территориальном доминировании. В семейных группах формируется иерархия соподчинения, проявляющаяся в виде асимметрии аффилиативных взаимодействий, инициированных низкоранговыми особями. В этой системе взаимоотношений особи старшего возраста доминируют над младшими. Взрослые особи, занимающие самое высокое положение в социальной иерархии, наиболее активны в охране и запаховой маркировке семейно-группового участка. Взаимоотношения между половыми партнерами можно назвать социальной (поведенческой), а не генетической моногамией. Самцы в семейных группах, наряду с самками, принимают активное участие в воспитании потомства. У молодых особей, пока они находятся в составе семейной группы, задерживается половое созревание. Расселение молодняка

частично происходит в конце сезона размножения, а окончательно — после первой зимовки.

5.1.3. Подсемейство полевок, Microtinae

Среди представителей этого подсемейства к видам со сложной семейно-групповой организацией и отсроченным расселением молодняка можно отнести полевку Брандта, *Lasiopodomys (Microtus) brandti* (Shi et al., 1998; Громов, 2001б, 2002б, 2003б), китайскую полевку, *L. mandarinus* (Сморкачева, 1998; Smorkatcheva, 1999), прерийную полевку, *Microtus ochrogaster* (Getz, Carter, 1980, 1996; Getz et al., 1993) и сосновую полевку, *M. pinetorum* (FitzGerald, Madison, 1983; McGuire, Novak, 1984; Oliveras, Novak, 1986), а также, по-видимому, обыкновенную слепушонку, *Ellobius talpinus*, (Евдокимов, 2001), степную пеструшку, *Lagurus lagurus* (Малькова, Пальчех, 2003; Кокенова, 2007) и ондатру, *Ondatra zibethicus* (Слудский, 1948; Страутман, 1963; Le Boulenge, 1972; Vincent, Quйrй, 1972; Proulx, 1989).

Полевка Брандта, *Lasiopodomys brandti*, распространена 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 детенышей в каждом (в среднем 6.1), что свидетельствует о высоком репродуктивном потенциале вида (Зоренко, Якобсоне, 1986). В природе самцы, родившиеся в апреле или мае, становятся половозрелыми в возрасте около 1.5 месяца, однако у особей этого пола, родившихся позже (в июне, июле или августе) происходит задержка полового созревания, и они приступают к размножению только на следующий год. Самки, рожденные в апреле, мае или июне, могут размножаться в возрасте около 2 месяцев, однако у самок, рожденных в июле или августе, также происходит задержка полового созревания, и они приносят потомство только в следующем году (Chen, Shi, 2003).

Литературные данные о системе использования пространства и социальной организации полевки Брандта довольно скудны. Известно, что элементарные структурные “ячейки” в поселениях этого вида представляют собой семейные группы, состоящие из 5–20 особей. В начале сезона размножения (конец марта — апрель, Расин, 1986) состав семейных групп ограничивается перезимовавшими особями (самец с одной или несколькими самками), а позднее к ним присоединяется потомство, обычно два или три выводка сеголеток (Zhang, Zhong, 1981; Fang, Sun, 1991). Молодняк, рожденный весной и в начале лета, расселяется до наступления половой зрелости, но детеныши, рожденные в июле-августе, остается в составе семейных групп до весны (Fang, Sun, 1991; Wan et al., 1999, цит. по Yu et

al., 2004). В конце сезона размножения некоторые крупные семейные группы распадаются на мелкие зимовочные группировки, в состав которых могут войти особи из соседних семей. Однако основную массу зимовочных группировок составляют нераспавшиеся семьи, и между членами таких семей поддерживаются преимущественно толерантные взаимоотношения (Wan et al., 2002).

Полевые исследования, проведенные в Монголии (Zöphel, 1999), свидетельствуют, 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 способствует увеличение частоты агонистических взаимодействий между взрослыми особями (Wan et al., 2002).

Систему спариваний у полевки Брандта считают моногамной или полигинической (полигамной): 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 счет 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 подросшие сеголетки начинают запасать корм на зиму и охранять территорию с запасами корма (приблизительно в радиусе 25 м от норы). Существование сложных семейных групп у полевки Брандта некоторые авторы (в частности, Zöphel, 1999) объясняют необходимостью сооружения сложных зимовочных нор с запасами кормов для переживания неблагоприятного зимнего периода.

Система использования пространства и социальная организация у полевки Брандта подробно изучены при наблюдениях за искусственными группировками в открытых вольерах площадью 400 м^2 (Громов, 2001а, 2002б, 2003б). В 2000 г. провели первый цикл наблюдений за группировкой молодых особей (5 самцов и 3 самки) из трех 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.

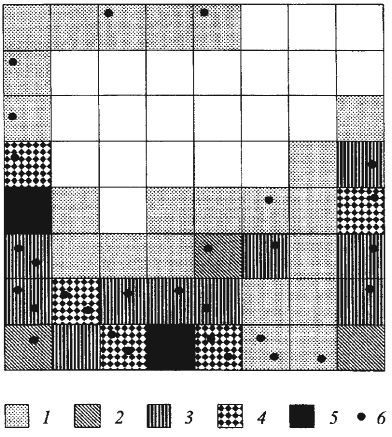


Рис. 5.1.3.1. Распределение "зон активности" в группе молодых особей полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в вольере 20×20 м. Легенда к штриховке — число регистраций особей в квадратах вольеры: *1* — 1–4, *2* — 5–10, *3* — 11–50, *4* — 51–100, *5* — >100, *6* — основные выходы из нор.

С самого начала наблюдений все молодые особи объединились в одну группу и эксплуатировали общий "участок обитания" с парой гнездовых нор (рис. 5.1.3.1), вблизи которых они проводили большую часть времени в периоды активности. Пара особей, выпущенных в вольеру позднее, уже через несколько часов присоединилась к основной группе, при этом проявления открытой агрессии отсутствовали. Вселение пары незнакомых особей в вольеру не повлияло ни на характер использования пространства, ни на структуру взаимоотношений в вольерной группировке. В связи с этим данные, полученные на начальном этапе (до вселения дополнительной пары зверьков в вольеру), объединили с данными последующих наблюдений.

Система использования пространства в виде распределения "зон активности" особей с максимальным количеством регистраций в квадратах вольеры с гнездовыми норами (в нижней левой части, рис. 5.1.3.1), оставалась неизменной на протяжении всего периода наблюдений в 2000 г. Следует отметить, что находившиеся под наблюдением особи использовали не всю площадь вольеры. Значительную часть вольеры (приблизительно одну треть) они посещали нерегулярно, а на остальной площади, занимавшей также не менее одной трети вольеры, не было зарегистрировано ни одного захода зверьков и никаких следов их деятельности. Таким образом, величина "участка обитания" вольерной группировки была меньше общей площади вольеры и не превышала 300 м^2, а площадь наиболее активно используемого "ядра" составляла приблизительно 150 м^2.

Низкие величины *КИИП* (табл. 5.1.3.1), лишь незначительно превышающие минимальное значение (0.5), свидетельствуют, что монополизация индивидуальных участков молодых особей практически отсутствовала.

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 ника-

Таблица 5.1.3.1. Коэффициенты исключительного использования пространства (*КИИП*, M±m) в вольерной группировке молодых особей *Lasiopodomys brandti* при попарном сравнении (в диадах)

Диады и их число (*n*)	*КИИП*
Самцы-самцы (*n*=30)	0.579±0.015
Самцы-самки (*n*=48)	0.587±0.011
Самки-самки (*n*=12)	0.585±0.025

ких признаков размножения за весь период наблюдений не отмечено, и это, по-видимому, объясняется задержкой полового созревания молодых особей, рожденных летом (Chen, Shi, 2003).

К весне 2001 г. (после зимовки в вольере) число особей сократилось до четырех, а к началу очередного цикла наблюдений (с 15 апреля 2001 г.) осталась только одна пара — самка *№ 3* и самец *№ 10*. Остальные зверьки погибли, не выдержав обострения внутригрупповых отношений, характерного для начала сезона размножения. Перед очередным циклом наблюдений в вольеру выпустили еще 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 контактов 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 м^2. Два других самца держались вместе, 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 партнеров. Во многих случаях инициаторами агрессивных контактов выступали самки.

К концу I периода большая часть особей, находившихся под наблюдением, исчезла, и в вольере остались два самца, в том числе наиболее агрессивный самец *№ 10*, и одна самка. Причины исчезновения зверьков остались не вполне ясными. Скорее всего, они погибли, не выдержав стресса из-за частых агрессивных конфликтов.

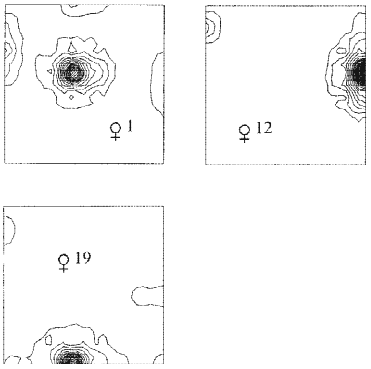


Рис. 5.1.3.2. Структура использования пространства взрослыми самками полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в вольере 20×20 м. Данные регистраций особей в квадратах вольеры обработаны с помощью компьютерной программы SURFER 4.03. Высокая плотность концентрических линий указывает на центры активности особей.

26 мая (начало II периода наблюдений) в вольеру выпустили две пары перезимовавших зверьков (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*). Полевки успешно размножались. В начале июня на поверхность вышел молодняк, родившийся у самки *№ 1*, которая была беременной перед подсадкой, а позднее — и у других самок.

Структура использования пространства у самок, сложившаяся к середине II периода, показана на рис 5.1.3.2. Индивидуальные участки самок даже в условиях вольеры оставались полностью разобщенными. 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*.

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.

В III периоде (со 2 августа по 20 сентября) под наблюдением находились два выводка сеголеток, рожденных 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 вольерной группировки изменилась, но незначительно.

Активность взрослого самца *№ 5* была сосредоточена на участке, занимаемом самкой *№ 19* и ее потомством. Два выводка сеголеток, остав-

шихся без родителей, объединились в одну группу и занимали общий участок обитания, площадь которого немного сократилась к концу наблюдений. В этой объединенной группе молодые зверьки свободно перемещались по всему занимаемому участку обитания, хотя и сохранили привязанность к разным гнездовым норам. Таким образом, в III периоде пространство вольеры было поделено на две неравные части: одну (бульшую по площади) занимала объединенная группировка сеголеток, другую (меньшую) — семейная группа самца *№ 5* и самки *№ 19*. До конца наблюдений обе соседствующие группировки активно охраняли занимаемые участки обитания, и степень их перекрывания была относительно небольшой. На рис. 5.1.3.3. показана система использования пространства вольеры на примере выборочных особей, наиболее активных в охране территории. Показатели степени монополизации участков обитания приведены в таблице 5.1.3.2.

Величины *КИИП* свидетельствуют, что зверьки, объединенные в семейные пары, монополизируют пространство в пределах общего участка обитания в наименьшей степени, а взрослые размножающиеся самки — в наибольшей.

О характере отношений между особями-соседями помогают судить гистограммы на рис. 5.1.3.4. Во взаимодействиях взрослых особей одного пола преобладали элементы агрессивного поведения (60–62%). У разнополых партнеров частота агрессивных контактов была существенно меньшей — 20–25%.

Пространственное обособление и преобладание агрессивных взаимодействий между взрослыми особями одного пола позволяют

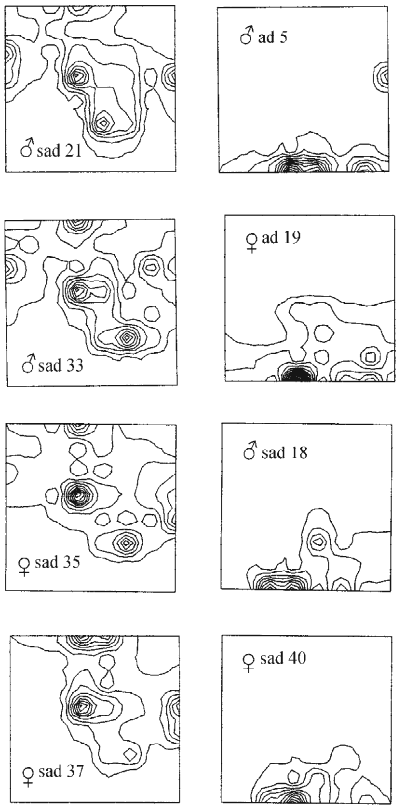


Рис. 5.1.3.3. Структура использования пространства взрослыми и полувзрослыми особями полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в вольере 20×20 м. Группа сеголеток: *№ № 21, 33, 35, 37*. Семейная группа: самец *№ 5*, самка *№ 19*, сеголетки *№ 18* и *№ 40*. Остальные обозначения как на рис. 5.1.3.2.

Таблица 5.1.3.2. Величины коэффициентов исключительно используемого пространства (*КИИП*, M±m) у полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в вольерах

Между семейными группами		Внутри семейных групп	
Самцы	Самки	Самцы	Самки
0.95±0.02 (*n*=14)	0.97±0.01 (*n*=18)	0.64±0.01 (*n*=25)	0.65±0.02 (*n*=34)

n — число сравниваемых диад.

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 полевки Брандта на протяжении годового репродуктивного цикла. Группа неполовозрелых сеголеток, у которых не было агрессивных взаимодействий и полностью отсутствовала монополизация индивидуальных участков, распалась после совместной зимовки в результате обострения отношений с началом весеннего размножения. Весной 2001 г. из всей группировки выжила только 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.

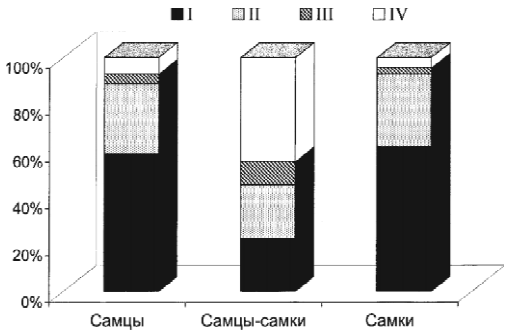


Рис. 5.1.3.4. Соотношение различных форм взаимодействий, инициированных особями-соседями в вольерных группировках полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в однополых и разнополых диадах. Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные агонистические, IV — миролюбивые.

Размножающиеся самки занимали относительно небольшие и полностью обособленные участки обитания. Судя по характеру их взаимодействий, отношения между самками следует отнести к территориальному доминированию.

Подобные взаимоотношения характерны и для самцов, однако ограниченное пространство вольеры не позволяло уживаться вместе хотя бы двумтрем 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 трех 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 подросшему молодняку, что, по-видимому, связано с началом запасания кормов (Zöphel, 1999). Наблюдения за вольерными группировками вполне согласуются с этим выводом.

О характере отношений в семейных группах можно судить по данным, приведенным в таблице 5.1.3.3. Взаимодействия между детенышами, 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 миро-

Таблица 5.1.3.3. Число взаимодействий, инициированных детенышами (в возрасте до 6 недель) и взрослыми особями в вольерных группировках полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti*

Взаимодействия	Контакты между детенышами	Контакты детенышей, адресованные взрослым незнакомым особям	Контакты взрослых особей, адресованные незнакомым детенышам
Миролюбивые	20	9	19
Ритуализованные агонистические	7	1	0
Агрессивные	0	2	1
Избегание контактов	1	21	1

любивыми (в основном, взаимное обнюхивание, *n*=9). Зарегистрированы также взаимодействия детенышей с другими взрослыми особями, главным образом, с самцом *№ 5*, посещавшим участок самки *№ 1*. Взрослые особи при встрече с чужими детенышами ограничивались, в основном, их обнюхиванием. Зарегистрирован единственный агрессивный контакт (атака), инициатором которого была самка *№ 19*, застигшая детеныша на границе своего участка. В другом случае эта же самка обратилась в бегство при встрече с детенышем на "чужой" территории. При встрече с незнакомыми взрослыми особями детеныши чаще всего обращались в бегство, но в некоторых случаях обнюхивали "чужаков". В двух случаях зарегистрированы атаки детенышей на взрослых особей.

В августе-сентябре (III период наблюдений) активность единственного взрослого самца *№ 5* была сосредоточена на участке, занимаемом самкой *№ 19* и ее потомством. В объединенной группе сеголеток наиболее активно охраняли территорию зверьки старшей возрастной категории (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 ограничились обнюхиванием друг друга, и единственная принудительная чистка, инициатором которой был самец *№ 5*.

За весь III период 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 партнера). Ритуализованные агонистические взаимодействия (до 22%) были представлены преимущественно принудительными чистками и боксированием. Избегание контактов отмечали редко (этот показатель составлял в среднем 1.7%), а агрессивные взаимодействия внутри групп вообще не зарегистрированы.

Низкие величины индексов асимметрии внутригрупповых взаимодействий (табл. 5.1.3.4) указывают на отсутствие признаков ярко выраженной 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

Таблица 5.1.3.4. Индексы асимметрии взаимодействий (M±m) в вольерных группировках полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в зависимости от групповой принадлежности особей

Взаимодействия	Взрослые особи-соседи		Семейные группы	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Миролюбивые	–	–	0.61±0.01 (*n*=41)	0.64±0.01 (*n*=53)
Ритуализованные	0.64±0.04 (*n*=4)	0.60±0.05 (*n*=4)	–	–
Агрессивные	–	–	0.68±0.01 (*n*=24)	0.68±0.02 (*n*=14)
Избегание контактов	–	0.71±0.06 (*n*=2)	–	–

n — число валидных диад.

ритуализованных агонистических взаимодействиях в группе сеголеток лидировал все 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. 5.1.3.5), на которых для простоты показаны не все члены семейных групп, а выборочные особи, отличавшиеся наиболее высокой социальной активностью.

На рис. 5.1.3.6 показаны социограммы взаимодействий между зверьками в одной из семейных групп, находившихся под наблюдением в лабораторных условиях в клетке размером 1 м^2. Социограммы наглядно демонстрируют отсутствие выраженной асимметрии взаимодействий между членами семейной группы, что подтверждает вывод об отсутствии абсолютных лидеров. Миролюбивые взаимодействия (рис. 5.1.3.6, *А*) отмечены практически во всех диадах, причем лидировали в этих взаимодействиях не взрослые особи (самец *№ 20* и самка *№ 21*), индексы доминирования которых одинаковы и равны 0.48, а молодые зверьки, среди которых особо выделялись самец *№ 28* (*ID*=0.62) и самка *№ 23* (*ID*=0.57). В ритуализованных агонистических взаимодействиях (рис. 5.1.3.6, *Б*) лидировала молодая самка *№ 23* (*ID*=0.57), взрослый самец *№ 20* занимал второе место (*ID*=0.52), а взрослая самка *№ 21* — всего лишь шестое (*ID*=0.33).

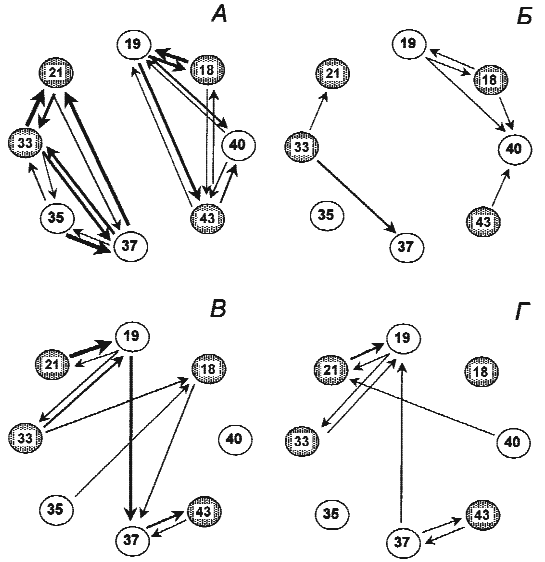


Рис. 5.1.3.5. Социограммы взаимодействий между полевками Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в вольере в III периоде. *А* — миролюбивые контакты (*n*=117), *Б* — ритуализованные агонистические взаимодействия (*n*=9), *В* — агрессивные взаимодействия (*n*=24), *Г* — избегание контактов (*n*=11). Группа сеголеток — *№ 21, 33, 35, 37*; семейная группа — *№ 18, 19, 40, 43*. Самцы выделены серым цветом. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных взаимодействий.

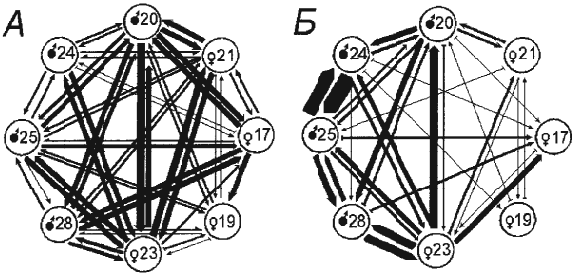


Рис. 5.1.3.6. Социограммы взаимодействий в семейной группе полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в лабораторных условиях. *А* — миролюбивые контакты (*n*=201), *Б* — ритуализованные агонистические взаимодействия (*n*=140). Взрослые особи: самец *№ 20* и самка *№ 21*. Остальные обозначения как на рис. 5.1.3.5.

В других семейных группах полевки Брандта, находившихся под наблюдением в лабораторных условиях, лидерство в миролюбивых взаимодействиях также принадлежало молодым особям, но в ритуализованных агонистических взаимодействиях доминирующее или субдоминирующее положение занимала какая-либо взрослая особь, причем в одной группе доминировала одна из двух взрослых самок, а в трех других взрослые самцы уступали лидерство молодым особям. Вместе с тем, все элементы полового поведения, в том числе успешные спаривания, зарегистрированы только у взрослых особей. В группах с двумя взрослыми самками обе успешно спаривались с самцом и приносили потомство, их детеныши находились в одном гнезде и нормально развивались. В группе с тремя взрослыми самками потомство приносила только одна из них (Громов, 2001б).

О характере взаимодействий в семейных группах полевки Брандта, содержавшихся в лабораторных условиях, можно судить по гистограммам на рис. 5.1.3.7. Агрессивные взаимодействия в этих семейных группах не были зарегистрированы вовсе. В подавляющем большинстве случаев (более 80%) отмечены миролюбивые контакты.

Наблюдения за семейными парами, выкармливающими детенышей, показывают, что самцы принимают активное участие в выращивании потомства: они находятся в гнезде примерно такое же количество времени, что и самки, согревают своим теплом и вылизывают детенышей (Gromov, 2005).

Резюмируя, можно отметить, что к основным особенностям пространственно-этологической структуры у полевки 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), антагонизм в отношениях между членами разных семейных групп, совместная зимовка семейных групп и их распад с началом весеннего размножения. Миролюбивые формы взаимодействий у этого вида сла-

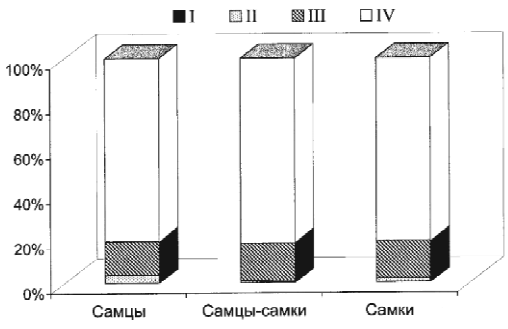


Рис. 5.1.3.7. Соотношение различных форм взаимодействий в семейных группах полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в однополых и разнополых диадах при содержании в лабораторных условиях. Взаимодействия: I — агрессивные, II — избегание контактов, III — ритуализованные агонистические, IV — миролюбивые.

бо связаны с социальным ранжированием. Более того, нет оснований говорить об иерархии соподчинения, поскольку, например, частота следований за партнером 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 полевки Брандта можно охарактеризовать как систему толерантных внутригрупповых отношений без явно выраженного лидирования.

Китайская полевка, *Lasiopodomys mandarinus*, распространена в степях на юге Бурятии, в Северной Монголии, Северо-Восточном Китае и на Корейском полуострове. Для этого вида характерен подземный образ жизни, и на поверхности зверьки появляются редко. Норы китайской полевки представляют собой обширные подземные сооружения: число выходов достигает 70, а длина подземных коммуникаций — 95 м. Большинство переходов и туннелей располагается близко к поверхности и служит для добывания корма (в основном корней *Stellera chamaejasme*, богатых питательными веществами). В связи с этим зверьки редко отходят от выхода из норы на расстояние более 1 м (Сморкачева и др., 1990; Сморкачева, 1998; Smorkatcheva, 1999). Размножение в популяциях китайской полевки 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 (в среднем 3.3). Самки становятся половозрелыми в возрасте 38–45 дней, самцы — в возрасте 55–60 дней. У самок старше 1 года плодовитость понижена. Для китайской полевки характерно избегание инбридинга: в парах, составленных из отца и дочери или брата и сестры, размножение полностью подавлено (Дмитриев, 1980; Зоренко и др., 1994; Сморкачева, 1998).

Изучение пространственной структуры поселений и социальной организации китайской полевки проводили в 1986-1993 гг. в Бурятии на площадках мечения от 8 до 16 га с использованием методики повторных отловов (Сморкачева, 1998; Smorkatcheva, 1999). Исследования показали, что в состав семей китайской полевки входит взрослый самец, одна или несколько взрослых самок и молодые особи (от 1 до 3 выводков). Размер семейных групп весной невелик — обычно 2-3 особи. Летом их число увеличивается в среднем до 8-9 (максимально — 22 особи). В конце лета и осенью состав семей вновь сокращается до 3–4 особей. Каждая семья занимает отдельную нору (рис. 5.1.3.8) и охраняет ее от других особей своего вида. Площадь, на которой располагаются выходы из норы, занимаемой семейной группой в разгар сезона размножения, составляет в среднем 142±32 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 максимального

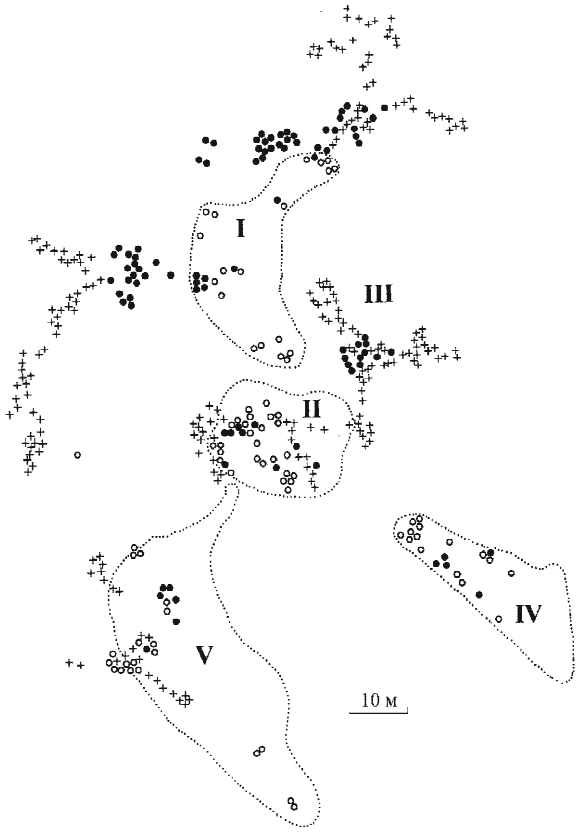


Рис. 5.1.3.8. Взаимное расположение охраняемых территорий пяти семейных групп (I-V) китайской полевки, *Lasiopodomys mandarinus*, на площадке мечения в июне-сентябре 1986 г., Бурятия. Пунктиром обозначено пространство, в пределах которого располагались выходы из норы каждой семейной группы, в начале июня. Кружками, черными точками и крестиками обозначено появление новых выходов в июне, июле и сентябре, соответственно (по: Smorkatcheva, 1999).

состава (22 особи), была наибольшей — 600 м^2. В конце лета и осенью площадь семейно-групповых участков варьировала от 80 до 330 м^2, и в среднем составляла 177±32 м^2 (n=11).

При высокой численности расстояние между соседними норами может быть относительно небольшим, но они не соединяются общими тунелями, 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 полигамными. Моногамные семьи преобладают в начале сезона размножения (апрель-май). Из 10 обследованных полигамных 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 остается с самкой (или несколькими самками) не только во время беременности, но и в период выкармливания детенышей. Состав взрослых особей в семейных группах стабилен, и смена партнеров 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 молодых самок происходит значительно позже. Известны случаи, когда молодые самки приносили потомство в семейной группе вместе с матерью. Принимая во внимание существование инцест-табу, можно полагать, что они, вероятно, спаривались где-то на стороне, либо в семейной группе произошла смена взрослого самца. Формирование полигамных семей в разгар репродуктивного сезона также можно объяснить постнатальной филопатрией.

Обловы 16 нор в осенний период показали, что в двух из них присутствовало по паре размножавшихся самок, в 11 норах — по одной взрослой самке, а в трех других размножавшиеся самки вообще отсутствовали. Лишь в пяти из 13 семейных групп у взрослых самцов обнаружены увеличенные семенники. Каждую из трех нор, где отсутствовали взрослые самки, занимала пара самцов (перезимовавший и родившийся в текущем году).

В целом, для китайской полевки характерен ярко выраженный консерватизм в использовании пространства, выражающийся в высокой степени оседлости и низких темпах восстановления численности.

Судьбу молодняка у китайской полевки можно представить следующим образом. По окончании периода молочного вскармливания все детеныши остаются в родительской норе еще 20–40 дней, и за это время взрослая самка успевает выкормить еще 1–2 выводка. Затем следует расселение молодых самцов, и каждый из них находит себе пару. Молодые самки остаются в составе семейной группы и принимают участие в воспитании младших братьей и сестер. Благодаря филопатрии, они получают возможность унаследовать родительскую нору и избежать риска, связанного с расселением. Однако эта возможность реализуется лишь в том случае, если в семье происходит смена взрослого самца-производителя. Некоторые сам-

ки, достигшие половой зрелости и не получившие возможности обзавестись потомством в родительской норе, расселяются (Сморкачева, 1998).

Наблюдения за семейными группами в лабораторных условиях показывают, что внутрисемейные отношения отличаются дружелюбием: за 250 часов наблюдений не зарегистрировано ни одного агрессивного контакта. Взрослая пара до 76% времени проводит в одном гнезде. В период выкармливания детенышей самец находится в гнезде столько же времени, сколько и самка, проявляет активную заботу о потомстве, обогревая и вылизывая детенышей (Сморкачева, 1998; Smorkatcheva, 2003).

Прерийная полевка, *Microtus ochrogaster*, распространена 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 Mico, Tang-Martinez, 1999). Размножение в популяциях прерийной полевки 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, и до месячного возраста доживает лишь 28% самцов и 34% самок (Getz, Hofmann, 1986).

В пределах своего ареала прерийная полевка населяет биотопы с относительно высокой и густой растительностью, поэтому прямые наблюдения в природе крайне затруднены. Основываясь на косвенных данных, многие исследователи полагают, что элементарными группировками в поселениях прерийной полевки являются моногамные семьи (Krebs, 1970; Gray, Dewsbery, 1973; Thomas, Birney, 1979; Getz, Hofmann, 1986; Shapiro, Dewsbery, 1986). Следует отметить, что тенденция размножения в моногамных парах выявлена, прежде всего, в экспериментальных условиях, но в ряде случаев зафиксировано и полигамное размножение. Более того, в 56% обследованных в природе выводков обнаружено множественное отцовство, свидетельствующее о том, что самки нередко спариваются с посторонними самцами (Solomon et al., 2004).

Система использования пространства у прерийной полевки 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*). Индивидуальные участки многих особей имеют вытянутую форму (Harvey, Barbour, 1965), и по данным исследования, проведенного в штате Вайо-

минг (США), средняя длина участков взрослых самцов и самок составляла, соответственно, 13.9 и 13.7 м (Abramsky, Tracy, 1980). Сходные характеристики получены для взрослых самцов и самок в штате Канзас — соответственно, 21.1 и 15.5 м (Gaines, Johnson, 1982). Площадь участков обитания уменьшается с увеличением плотности населения.

В полевых исследованиях, проведенных в 1972-1979 гг. в штате Иллинойс (США) с использованием методики повторных отловов на девяти площадках мечения от 0.5 до 2.0 га (Getz, Carter, 1980), установлено, что из 120 моногамных пар, выявленных по окончании первой сессии трехдневных отловов, 41 пара (34.2%) сохранилась к началу следующей (второй) сессии отловов, проведенной через четыре недели после первой, и лишь в четырех парах (3.3%) произошла смена партнеров. В 18 парах состав партнеров остался прежним после четырех последовательных сессий отловов, проведенных с перерывом в 3–4 недели. Постоянство партнеров в семейных парах сохранялось как в сезон размножения, так и 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 трех группах родились 44 самки, но беременность наступила только у двух.

На основании полевых и экспериментальных исследований сделан вывод, что семейные пары у прерийной полевки образуются из неродственных особей. Каждая пара находит свободную территорию и совместно устраивает гнездо. Самец прогоняет всех особей своего пола с занятой территории. Во время эструса самка спаривается со “своим” самцом и становится агрессивной по отношению к другим. Самец после спаривания со “своей” самкой также становится агрессивным к другим особям противоположного пола. В результате образуется моногамная семья. Самец активно проявляет заботу о детенышах и спаривается с самкой во время послеродового эструса. После рождения второго выводка подросшие молодые зверьки проявляют заботу о детенышах, в частности, обогревают их и затаскивают в гнездо, если они выползают наружу. В возрасте около 40 дней молодые зверьки становятся половозрелыми, однако приступают к размножению только в том случае, если покидают свою семейную группу и находят себе партнера из другой семьи (Getz, Carter, 1980).

В более позднем исследовании, проведенном в 1980-1984 гг. в штате Иллинойс (США) с использованием методики повторных отловов на двух гектарных площадках (Getz, Hofmann, 1986), установлено, что 50% обследованных семейных групп (n=280) представляли собой моногамные пары с

потомством. Среди прочих, 27% составляли неполные семейные группы (самки с детенышами) и 23% — сложные группировки, 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 (в 9 из 34) частично перекрывал соседние участки, при этом степень перекрывания была небольшой (рис. 5.1.3.9). Гнездовая нора располагалась не в центре семейно-группового участка, а на его периферии.

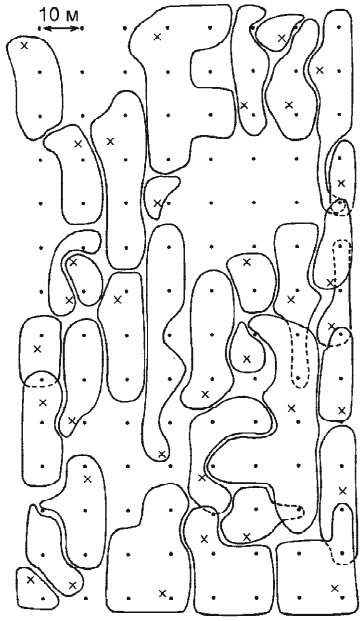


Рис. 5.1.3.9. Взаимное распределение участков обитания простых и сложных семейных групп прерийной полевки, *Microtus ochrogaster*, на площадке мечения размером 1 га с декабря 1982 г. по март 1983 г. в штате Иллинойс (США). Крестиками обозначено расположение гнездовых нор. Зоны перекрывания соседних участков выделены штриховой линией (по: Getz, Hofmann, 1986).

Дальнейшие исследования, проведенные на тех же двух гектарных площадках (Getz et al., 1993; Getz, Carter, 1996; Getz, McGuire, 1997), показали, что элементарные группировки в популяциях прерийной полевки разделяются на три категории: семейные пары, одиночные самки с детенышами и агрегации разнополых особей (названные коммунальными группами). В состав последних входят взрослые особи и сеголетки в возрасте старше 30 дней. Если потомство семейной пары или одиночной самки достигало возраста 30 дней, такую семейную группу переводили в разряд коммунальных. С марта по октябрь соотношение трех 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 преобладают коммунальные группировки (сложные семейные группы). Помимо семейных групп, в поселениях прерийной полевки во все сезоны года присутствуют одиночные самцы (до 46%) и самки (до 24%).

Подавляющее большинство семейных пар (79.1%) образуется весной, когда распадаются зимовочные агрегации (сложные семейные группы). Новые пары возникают при объединении партнеров, переживших зиму в составе разных группировок.

Исследования показывают, что агрегации взрослых разнополых особей, образующиеся осенью (в сентябре-октябре), представляют собой семейные группы с достигшим половой зрелости и не расселившимся молодняком. В составе семейных групп остается 68% самцов и 73% самок, родившихся весной и летом (Getz, Carter, 1996). В течение года происходит существенное обновление популяции. Так, из 90 семейных пар, зарегистрированных осенью, к весне следующего года остались только четыре. Состав трех из них не изменился, а четвертая пара распалась: самец с самкой нашли себе новых партнеров. Из 74 особей, которые объединились весной в семейные пары, большинство (64.9%) родилось прошлой осенью, 24.3% родились в течение зимы, и только 10.8% составляли зверьки, родившиеся весной и летом прошлого года.

Одиночные самки, выкармливающие потомство без участия самцов, составляют значительную часть (11%) репродуктивных группировок в весенний период. 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 после гибели самцов, и самки в дальнейшем приносят потомство не от постоянных партнеров, а от самцов, временно посещающих их для спаривания. Такие неполные семьи (самки с половозрелым потомством) составляют значительную часть зимовочных агрегаций.

Формирование зимовочных агрегаций, или сложных семейных группировок, никак не связано с понижением температуры в зимний период. Такие агрегации образуются благодаря задержке расселения значительного числа молодых особей (до 70%). Этому способствует и снижение уровня смертности молодняка в связи с отсутствием хищников, в основном змей, которые зимой залегают в спячку (Getz, Carter, 1996). Оставшуюся долю (30%) составляют неродственные особи, присоединяющиеся к семейным группам. Большинство неродственных самцов (82.4%, n=261) и самок (77.3%, n=132), вошедших в состав зимовочных агрегаций, ранее относились к категории “странствующих” одиночек (Getz, McGuire, 1997).

Помимо зимовочных агрегаций, в которых насчитывается от 2 до 19 особей (в среднем 8.0±0.2, n=237), существуют и летние агрегации, объединяющие от 3 до 6 особей (в среднем 3.4±0.1, n=104). Летние агрегации, в которых присутствуют два или три взрослых зверька одного пола, очень неустойчивы: средняя продолжительность их существования составляет 28 дней. Судя по всему, подобные агрегации представляют собой остатки семейных групп, в которых погибла взрослая самка или оба основателя семьи. Молодые особи, достигающие половой зрелости в возрасте 40 дней, не уживаются вместе в разгар сезона размножения, и такие неполные семейные группы, в конечном итоге, распадаются. С этим выводом согласуются данные повторных отловов, свидетельствующие, что весной, летом и в

начале осени 21% зверьков, обнаруженных в составе агрегаций, переходят из одной группировки в другую. Зимние агрегации (сложные семейные группы) более стабильны, и состав их не меняется в течение длительного времени — в среднем около трех месяцев. Зимой только 4% особей переходят из одной агрегации в другую (Getz, Carter, 1996; Getz, McGuire, 1997).

На основании проведенных исследований сделан закономерный вывод: в поселениях прерийной полевки, вне зависимости от сезона года, преобладают сложные семейные группировки, основу которых составляют семейные пары или одиночные самки с половозрелым, не расселившимся потомством. В состав семейных групп могут входить взрослые особи, выселившиеся из других семей, особенно в осенне-зимний сезон. В летний период доля сложных семейных группировок относительно мала (около 27%), но осенью и зимой они составляют подавляющее большинство (около 69%), поскольку регулярно пополняются за счет не расселившегося молодняка. Доля агрегаций, образовавшихся за счет присоединения неродственных особей к уже существующим семейным группам, летом составляет 27.9%, а зимой — 31.1%. В годы высокой численности увеличивается и число сложных семейных группировок. Семейно-групповой образ жизни не приводит к повышению инбридинга, поскольку молодняк не приступает к размножению, пока остается в составе семьи (Carter, Getz, 1993; Getz et al., 1993; Getz, Carter, 1996).

Взаимоотношения в семейных группах прерийной полевки отличаются ярко выраженной толерантностью. Напротив, в контактах между незнакомыми особями преобладают элементы агрессивного поведения. При парных ссаживаниях на “нейтральной территории” самцы и самки, живущие семейными парами, агрессивно реагируют на незнакомых особей противоположного пола. Кроме того, самки в период послеродового эструса неохотно спариваются с незнакомыми самцами (Getz et al., 1981; Shapiro, Dewsbery, 1986). Установлено также, что если самец постоянно живет с одной самкой, он принимает активное участие в воспитании потомства: устраивает гнездо, приносит корм, обогревает и вылизывает детенышей; в отсутствие самки он значительное время находится в гнезде с детенышами (Thomas, Birney, 1979; Getz, Carter, 1980; Wilson, 1982; Carter, Getz, 1993).

Тестирование родственных и неродственных особей в экспериментах парного ссаживания на “нейтральной территории” (Paz y Mico, Tang-Martinez, 1999) показало, что во взаимодействиях между особями из одного выводка частота миролюбивых контактов существенно выше, а число агрессивных элементов поведения значительно ниже, чем во взаимодействиях между молодыми зверьками из разных выводков.

Наблюдения в неволе (Solomon, 1991) свидетельствуют, что присутствие в семейной группе двух выводков биологически выгодно для существова-

ния вида: постоянное пребывание в гнезде молодых особей из первого выводка благоприятно сказывается на развитии детенышей из второго выводка, поскольку они реже остаются в гнезде одни и, следовательно, меньше охлаждаются. Кроме того, взрослый самец получает возможность больше времени проводить вне гнезда, чтобы регулярно кормиться. В результате дополнительного обогрева, который получают детеныши второго выводка благодаря присутствию в гнезде своих старших собратьев, они значительно прибавляют в весе (на 13%), и у них раньше открываются глаза.

Итак, у прерийной полевки обнаруживается прямая взаимосвязь между социальной организацией и моногамией. Однако моногамия отражает не систему спаривания (*genetic monogamy*), а тип взаимоотношений самцов и самок (*behavioral monogamy*), заключающийся (1) в совместном использовании половыми партнерами общей гнездовой норы и общего участка обитания, (2) в территориальном поведении самцов, изгоняющих с семейного участка других особей того же пола, и (3) в проявлении у них родительского поведения. Возможно, именно благодаря моногамным отношениям взрослые особи зачастую не образуют новую пару после гибели партнера.

Сходные характеристики пространственно-этологической структуры обнаруживаются у еще одного вида полевок, населяющих североамериканский континент, а именно у сосновой полевки, *Microtus pinetorum*. Размножение этого вида, в основном, сезонное и наиболее активно проходит с апреля по сентябрь, однако темпы его, в целом, невысокие. В отдельные годы самки приносят потомство в зимние месяцы. Среднее число эмбрионов у беременных самок в разных популяциях варьирует от 1.9 до 3.6 (Miller, Getz, 1969; Valentine, Kirkpatrick, 1970).

Сведения о пространственной структуре поселений сосновой полевки очень скудны. В одной из публикаций (Miller, Getz, 1969) приведены данные о размерах участков обитания взрослых особей на основе максимального расстояния между точками отлова (*RL*): у самцов $RL_{ср}$ = 32.7 м, у самок — 33.7 м; по другим данным (FitzGerald, Madison, 1983), у самцов $RL_{ср}$ = 14.7 м, а у самок — 13.4 м. Отсутствие половых различий в размерах участков обитания взрослых особей характерно для многих видов грызунов, живущих семейными группами.

Некоторые сведения о пространственно-этологической структуре поселений сосновой полевки получены в результате исследования, проведенного в 1980-1981 гг. в штате Нью-Йорк (США) с использованием методики повторных отловов и радиотелеметрии особей, населявших территорию яблоневого сада площадью 0.7 га (FitzGerald, Madison, 1983). Исследование показало, что зверьки объединяются в компактные группировки, почти полностью изолированные в пространстве одна от другой: лишь 25 точек телеметрических регистраций из 7500 (0.3%) приходились на зоны перекрывания участков соседних группировок. Напротив,

степень перекрывания индивидуальных участков особей в пределах каждой группировки была очень высока. Площадь участков самцов составляла в среднем 44.7 м^2 (n=44), а у самок — в среднем 41.7 м^2 (n=31).

Члены группировки совместно использовали одну или две гнездовые норы, в которых периодически собирались все особи. Пространственная обособленность группировок сохранялась во все сезоны года.

Подобное пространственное распределение особей характерно для видов с семейно-групповым образом жизни. В состав семейных групп сосновой полевки входит родительская пара с потомством, которое достигает половой зрелости, не покидая семьи. За весь период исследований на площадке мечения обнаружено 20 семейных групп. Пример взаимного расположения индивидуальных участков четырех взрослых особей (три самца и самка), входящих в состав одной из семейных групп, показан на рис. 5.1.3.10. В этой семейной группе все самцы имели увеличенные семенники, а самка была беременной и выкармливала первый выводок.

Периодически отмечали выходы зверьков за пределы своих участков с целью посещения соседних семейных групп. Такие посещения становились регулярными и даже заканчивались внедрением взрослой особи в состав другой группы, если в ней по какой-либо причине исчезала взрослая особь того же пола. После удачного внедрения иммигранты (во всех зарегистрированных случаях это были особи, достигшие половой зрелости) уже не возвращались в свои прежние семьи.

Обследованные семейные группы по своему составу разделялись на следующие категории : (I) размножающаяся самка с двумя и более самцами, имеющими увеличенные семенники (n=9); (II) размножающиеся пары с потомством (n=7); (III) взрослый самец с двумя размножающимися самками (n=1); (IV) пара взрослых самцов с двумя размножающимися самками (n=1); (V) груп-

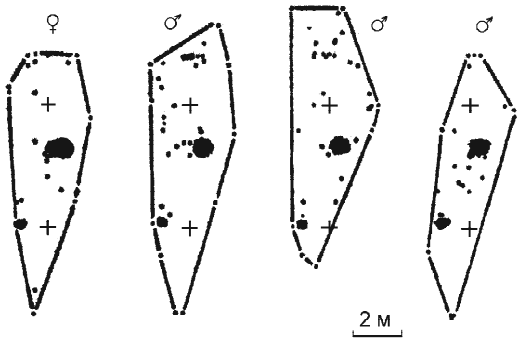


Рис. 5.1.3.10. Границы индивидуальных участков четырех особей сосновой полевки, *Microtus pinetorum*, входящих в состав одной семейной группы (по данным радиотелеметрии). Каждый участок изображен отдельно (крестики служат для топографической привязки и оценки степени перекрывания участков). Черными точками указаны места регистрации особей в июне-июле 1981 г. (по: FitzGerald, Madison, 1983, с изменениями).

па самцов с увеличенными семенниками (n=2). Число особей в семейных группах было небольшим — в среднем 4.2±1.8 (n=20), в том числе 0.7±0.8 молодых самцов и 0.4±0.7 молодых самок. Следовательно, в каждой семейной группе присутствовало не более пары молодых зверьков. Состав семейных группировок оставался практически неизменным от одной радиотелеметрической сессии до другой, перерывы между которыми составляли 2–3 месяца.

Радиотелеметрия показала, что семейные группы сосновой полевки образуются за счет объединения пар из неродственных особей. Две из четырех семейных групп, появившихся за период исследований, обосновались на территории, свободной от других семейных группировок. Третья пара заняла часть территории одной из существующих семейных групп. Четвертая семейная группа образовалась, когда два молодых половозрелых самца поселились рядом с участком взрослой самки, которая не принимала участия в размножении и входила в состав одной из находившихся под наблюдением семейных групп. Через некоторое время эти три особи полностью отделились от остальных. Таким образом, во всех случаях происходило территориальное обособление новых семейных группировок.

Лабораторные исследования свидетельствуют, что в семейных группах хотя бы с двумя выводками молодые зверьки старшего возраста проявляют заботу о детенышах из младшего выводка: скучиваются с ними, согревая своим теплом, вылизывают, затаскивают в гнездо, а также принимают участие в строительстве гнезда и доставке корма в гнездо. Иными словами, подросшие молодые зверьки помогают особям-родителям заботиться о потомстве (Powell, Fried, 1992).

Итак, можно заключить, что элементарными внутрипопуляционными группировками в поселениях сосновой полевки являются семейные группы, в состав которых входит взрослая самка с одним, реже двумя взрослыми самцами, и их общее потомство. Реже в семейных группах обнаруживаются две взрослые самки. Каждая семейная группа занимает отдельный, в высокой степени монополизированный, участок обитания. Основываясь на данных радиотелеметрического исследования, можно заключить, что размножение у сосновой полевки преимущественно моногамное, реже встречается полиандрия. В группах с двумя взрослыми самками возможно коммунальное размножение. Расселение молодняка происходит с существенной задержкой (FitzGerald, Madison, 1983).

Исследования, проведенные в лабораторных условиях, показывают, что самцы сосновой полевки участвуют в воспитании потомства: они обогревают детенышей, заботливо вылизывают и затаскивают в гнездо, если те выползают наружу (McGuire, Novak, 1984; Oliveras, Novak, 1986).

Обыкновенная слепушонка, *Ellobius talpinus*, распространена в зоне степей от Украины до Казахстана, а также во многих горных и равнинных

областях Средней Азии, Монголии и Северного Китая. Этот вид грызунов приспособлен к исключительно подземному образу жизни и постоянному рытью ходов для добывания корма (корневищ, клубней и луковиц растений). Норы и подземные коммуникации этого вида представляют собой не просто убежища, а постоянную среду обитания.

Особенностям экологии и поведения обыкновенной слепушонки посвящено множество публикаций, но наиболее обстоятельное исследование выполнено Н.Г. Евдокимовым (2001), использовавшим метод повторных отловов меченых зверьков и собравшим в 1974–1997 гг. обширный материал по экологии и поведению этого вида на Урале, в Казахстане и Западной Сибири.

Размножение обыкновенной слепушонки в северо-западной части ареала начинается в конце зимы — начале весны. Первые сеголетки попадаются в ловушки со второй половины апреля, следовательно, их рождение приходится на первую половину марта. Вторая генерация молодняка появляется в мае-июне за счет рождения первых выводков у годовалых самок и вторых пометов у самок старшего возраста. Сеголетки третьей генерации появляются в августе-сентябре. Таким образом, сезон размножения в популяциях обыкновенной слепушонки охватывает 4–5 месяцев. Каждый год в размножении участвуют самки разных возрастных групп, за исключением сеголеток. В первый сезон размножения самки приносят по одному выводку, во второй и последующие — по два помета, в зависимости от фазы численности и условий существования. Яловость самок отмечается при запоздалом формировании пар. В выводках насчитывается от 1 до 7 детенышей (в среднем 4.0). На подъеме численности размеры выводков увеличиваются, и среднее число детенышей в них составляет 7.0 (Якименко, 2004). Одна самка в течение всей своей жизни может участвовать в шести сезонах размножения и принести до 57 детенышей. Темпы их развития относительно низки: прозревание происходит на 21–23 день, начало перехода на самостоятельное питание — на 20–25 день. Сеголетки в возрасте 5-6 месяцев по многим параметрам уступают взрослым особям. Максимальных размеров и веса зверьки достигают в возрасте 2–3 лет.

Для обыкновенной слепушонки характерен семейно-групповой образ жизни, и поселения этого вида состоят из относительно изолированных семей, большинство которых находится в составе одного и того же поселения годами, с естественной сменой поколений. В наиболее подходящих биотопах образуются колонии, насчитывающие несколько семейных группировок. Обособленные семейные группы, удаленные от колоний на расстояние 800–900 м, встречаются очень редко. Освоение новых и заселение старых территорий в популяциях обыкновенной слепушонки происходит очень медленно. На периферии поселений постоянно встречаются особи-одиночки.

Каждая семья занимает определенную территорию, которую эксплуатирует из года в год. Зверьки постоянно прокладывают новые кормовые ходы, закупоривая старые, но через 1–2 года используют их повторно. Расширение семейно-группового участка или переход на новое место происходит только после распада соседних семей. Новые семьи образуются, преимущественно, на периферии поселения путем социотомии, т.е. разделения старых и наиболее многочисленных семейных групп. В качестве примера можно привести наблюдения, проведенные в 1980–1983 гг. за одним из поселений, в составе которого насчитывалось девять семей. Весной 1981 г. одна семья исчезла (два самца из ее состава перешли в другие семейные группы; судьба остальных зверьков осталась неизвестной), и на ее месте обосновалась соседняя семейная группа. Весной 1982 г. эта семья также распалась. Остальные восемь семей занимали прежнюю территорию до осени 1983 г., когда в одной из них (самой многочисленной — 16 особей) произошла социотомия — "отпочкование" новой, молодой семьи.

В состав семейной группы входит единственная размножающаяся самка ("матка"), один или два взрослых самца, принимающих участие в размножении, и несколько генераций молодых особей разного возраста, у которых происходит задержка полового созревания, пока они находятся в составе семейной группы. Возраст зверьков–основателей семьи достигает 6 лет. Изредка в состав семейной группы входят зверьки из других семей, преимущественно самки, которые приступают к размножению только после гибели "матки". В этом случае они образуют пары или тройки с оставшимися самцами (как старыми, так и молодыми). К дочерним самкам, оставшимся после гибели матери, приходят самцы со стороны. Сходным образом происходит и смена самцов-производителей: место старого самца обычно занимает молодой самец. В старых семьях, существующих несколько лет, при размножающейся самке находятся два самца (старый и молодой).

Число особей в семейных группах варьирует от 2 до 19, и в среднем составляет 7.3. Чаще всего встречаются семейные группы, в которых насчитывается от 4 до 14 зверьков. Весной доля таких семей составляет 62.1%, осенью — 86.9%. Возрастной состав семейных групп следующий: сеголетки — 62.0%, годовалые особи — 17.4%, двухлетки — 14.1%, особи старше трех лет — 6.5%.

Численный состав семейных групп ранней весной сокращается из-за гибели старых особей в течение зимы и последующего расселения некоторых молодых перезимовавших особей. Максимальной численности семейные группы достигают в конце лета за счет прибылых зверьков из весенних и летних выводков. Некоторое сокращение числа особей в семейных группах отмечается осенью в связи расселением части молодых зверьков. В сравнении с другими видами семейства Microtinae, амплитуда колебаний чис-

ленности относительно невелика — максимальная величина превышает минимальную лишь в 4–5 раз.

Расселение в популяциях обыкновенной слепушонки начинается ранней весной, при этом основную массу мигрантов составляют сеголетки, годовалые и двухгодовалые зверьки. Зверьки старше трех лет ведут исключительно оседлый образ жизни и не покидают свои семейные группы. Зверьки из первых весенних выводков расселяются летом или осенью. Молодняк второй генерации, рожденный в апреле-мае, мигрирует осенью либо после первой зимовки. Расселение зверьков из третьей генерации, рожденных летом, начинается следующей весной, в апреле-мае, и продолжается до осени, а в некоторых случаях — после второй зимовки. Большую часть мигрантов (от 57 до 76%) составляют годовалые зверьки, и среди них преобладают самки (73.8 %).

Зимой активность обыкновенной слепушонки сведена к минимуму. После промерзания грунта на глубину кормовых ходов (до 20 см) роющая деятельность прекращается до весны. Наступление холодов вынуждает зверьков впадать в оцепенение или залегать в спячку (этот вопрос до конца не изучен). На зиму слепушонка делает запасы кормов, однако величина этих запасов не превышает 2–3 кг на семью из 6–10 особей, т.е. в среднем приходится по 300 г на одного зверька на весь зимний период. Между тем, ежедневная норма потребления сочных кормов у слепушонки в неволе составляет от 30 до 70 г. Следовательно, запасов корма явно недостаточно для обеспечения всей семьи.

В зимнюю спячку, по-видимому, впадают не все члены семейной группы, и об этом свидетельствует, в частности, зимнее размножение. Согласно предположению Н.Г. Евдокимова (2001), зимние запасы корма предназначены, главным образом, для самок, приступающих к размножению в конце зимы — начале весны. В период беременности и молочного вскармливания необходимо дополнительное питание, и тот небольшой запас кормов, который образуется осенью, расходуется именно беременными и кормящими самками.

Экспериментально установлено, что члены семейной группы, по-видимому, охраняют занимаемую территорию от других особей своего вида. Если незнакомую особь запускали в отверстие норы, занятой какой-либо семейной группой, это приводило к тому, что резиденты собирались около данного выходы из норы и, возможно, атаковали “чужака”. Косвенно об этом свидетельствует повышение уровня кортикостерона как у резидентов, так и у “чужаков”. Во всяком случае, ни один из “чужаков” не оставался в пределах занятой норы более двух дней (Novikov et l., 2004).

Характер взаимодействий в семейных группах обыкновенной слепушонки, а также особенности социальной организации этого вида не изучены.

Степная пеструшка, *Lagurus lagurus*, распространена в степной и лесостепной зонах Восточной Европы (к востоку от Днепра), в Казахстане, Западной и Восточной Сибири, Монголии и Северо-Восточном Китае. В условиях Западного Казахстана размножение этого вида происходит круглый год (Шевченко, 1963), и взрослые самки приносят до 6 выводков (Соколов, 1977). Наибольшее количество самок участвует в размножении весной и осенью, при этом среднее число эмбрионов варьирует от 3.0 (в зимние месяцы) до 8.5 (весной). Таким образом, число детенышей в зимних выводках относительно невелико (Крыльцов, 1955; Шевченко, 1963). По данным разных авторов, для степной пеструшки характерна как сумеречная и ночная, так и круглосуточная активность (Шевченко, 1962).

Образ жизни степной пеструшки изучен слабо. Полагают, что у этого вида существуют моногамные семейные группировки, структура и пространственное положение которых меняется по сезонам года, а также в зависимости от плотности населения и фазы популяционного цикла (Малькова, Пальчех, 2003; Кокенова и др., 2004). Согласно исследованию, проведенному в Северном Казахстане (Крыльцов, 1955), в сентябре в гнездах находили взрослых самок вместе с полувзрослыми сеголетками, которые по своим размерам лишь немногим уступали взрослым особям. В таких группировках полувзрослые зверьки не расселялись даже в том случае, если у взрослой самки были детеныши из младших выводков. В октябре число подобных группировок продолжало увеличиваться, и как полагает автор этого исследования, зимой практически все особи находились в составе семейных групп (Крыльцов, 1955).

Каждая семейная группа занимает отдельную нору с прилегающим участком площадью до 8 м^2 и подземными коммуникациями, общая длина которых достигает 28 м (Шевченко, 1962). Изолированные норы чаще встречаются на плотном грунте. На участках с песчаной почвой соседние норы нередко соединяются между собой подземными ходами, так что образуются значительные по величине колонии, площадь которых достигает 0.25 га (рис. 5.1.3.11).

По мере высыхания растительности зверьки меняют участки обитания, переселяясь в более кормные биотопы. Кроме кормовых миграций отмечены массовые переселения при неблагоприятных погодных условиях. Они чаще всего происходят в конце зимы или начале весны (Шевченко, 1962).

Поведение степной пеструшки изучали только в лабораторных условиях. В одном из исследований проводили наблюдения за семейными парами, помещенными в стеклянные аквариумы размером 65×40×50 см, разделенные на две половины съемной перегородкой (Литвинов, 1983). Через трое суток из каждой пары отсаживали самца или самку, и перегородку убирали. Если в этой ситуации агрессивных контактов не было, то взаимодействия ограничивались обнюхиванием партнера, и впоследствии зверьки могли

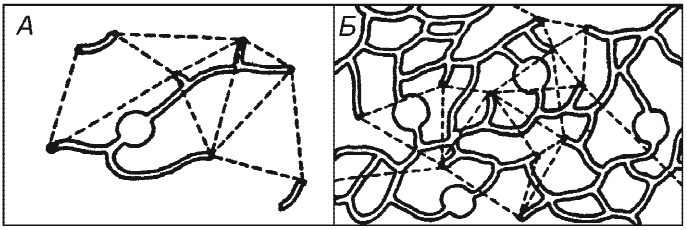


Рис. 5.1.3.11. Схема строения нор степной пеструшки, *Lagurus lagurus*, в плотных суглинках полупустынной зоны (*А*) и в загумированных песках пустынной зоны (*Б*); пунктиром показаны тропы между выходными отверстиями (по: Шевченко, 1962).

скучиваться в одном гнезде. Если же особи были агрессивными, у них после взаимного обнюхивания отмечали схватки и преследования (в особенности у самцов). Однако самцы избегали преследовать партнера на его территории. Это дает основание полагать, что для степной пеструшки характерно территориальное поведение с охраной гнездовой норы.

В экспериментах по парному ссаживанию особей на "нейтральной территории" в возрасте от 12 дней до 5 месяцев (Кокенова и др., 2004) установлено, что частота интеграционных взаимодействий (назо-назальные, назо-генитальные контакты, скучивание, груминг, налезание на партнера) снижается с возрастом как у самцов, так и у самок, а частота агрессивных взаимодействий, напротив, увеличивается. Последнее обстоятельство, однако, выявлено лишь в тестах парного ссаживания самцов, у самок же с возрастом повышается частота элементов ритуализованного агонистического поведения (выпады, замирание, избегание контактов).

В наблюдениях за искусственными вольерными группировками получены дополнительные данные о характере взаимодействий и структуре взаимоотношений между взрослыми особями в репродуктивный период (Рутовская, 2004). Под наблюдением находились 9 групп (по 4 самца и 2 самки в каждой группе), помещенных в вольеры площадью 6 м^2. В одной группировке были только незнакомые особи, и между ними постоянно происходили ожесточенные схватки, приведшие к гибели всех зверьков в течение недели. В шести группировках уровень агрессивных контактов был относительно низким, и в результате между самцами установилась иерархия доминирования. В каждой из этих групп погибло по одному зверьку. Агрессивные контакты составляли 35–41% от общего числа взаимодействий, а миролюбивые — 10–21%. В остальных двух группах агрессивных взаимодействий не было, но зверьки не размножались. Взаимодействия самок во всех группах (кроме первой) были, в основном, миролюбивыми или нейт-

ральными. В целом, характер взаимодействий между особями в искусственных группировках согласуется с семейно-групповым образом жизни этого вида, при котором взаимодействия между незнакомыми особями должны быть агрессивными.

В неволе самцы степной пеструшки проявляли заботу о потомстве. В парах, сформированных на основе предпочтения определенного полового партнера, повышалось число успешно выкормленных детенышей, а уровень родительской заботы оказывался более высоким и у самцов, и у самок (Кокенова, 2007).

Слабо выраженный половой диморфизм в размерах тела, предпочтение постоянного полового партнера и участие самцов в заботе о потомстве свидетельствуют в пользу существования моногамных семейных групп у этого вида (Кокенова, 2007).

Ондатра, *Ondatra zibethicus*, широко распространена на североамериканском континенте. В 1905 г. этот вид был завезен в Западную Европу и позднее акклиматизирован во многих странах. Экологии ондатры посвящено значительное число исследований (Слудский, 1948; Beer, 1951; Абашкин, 1972, 1976; Корсаков, 1972; Le Boulenge, 1972; Vincent, Quйrй, 1972; Слудский и др., 1977; MacArthur, Aleksiuk, 1979; Proulx, Gilbert, 1983; Brooks, 1985; Caley, Boutin, 1985; Caley, 1987; Proulx, 1989). В северных частях ареала размножение этого вида начинается весной и заканчивается осенью (Страутман, 1963), но в некоторых южных популяциях самки приносят потомство в любое время года. Продолжительность эстрального цикла у них варьирует от 2 до 22 дней (McLeod, Bondar, 1952). В северных и горных областях самки приносят 1-2 помета, в южных — до 4 пометов за год. В отдельные годы в размножении участвует до 30% самок-сеголеток (Кудряшов, Кудряшова, 1982). Беременность длится от 22 до 30 дней. Число детенышей в помете варьирует от 1 до 11, а средняя величина выводка в разных популяциях колеблется от 3.8 до 8.5 (Страутман, 1963). Период молочного вскармливания длится около четырех недель. К этому времени обычно рождается второй выводок. Молодые особи выселяются из семьи после первой зимовки, с началом весеннего размножения. Самцы и большинство самок достигают половой зрелости на втором году жизни.

Ондатра заселяет берега самых разнообразных водоемов. Основными убежищами ей служат норы, а также хатки, которые она сооружает из веток и прибрежных растений, скрепленных илом. В летний период высота хаток составляет в среднем 48 см при ширине основания около 130 см; зимой размеры хаток увеличиваются, их высота достигает в среднем 70 см, а ширина основания — 155 см (MacArthur, Aleksiuk, 1979). Весной в постройке хатки участвуют и самец, и самка, а осенью в ремонте и сооружении убежищ активное участие принимает молодняк

(Страутман, 1963). В зимний период хатка используется как основное убежище, где, благодаря скучиванию нескольких особей, поддерживается относительно высокая температура, благоприятствующая переживанию сильных холодов. Летом внутри гнездовой камеры поддерживается относительно низкая и постоянная температура, поэтому хатки спасают зверьков от зноя и используются для выращивания потомства (MacArthur, Aleksiuk, 1979).

Для ондатры характерен семейно-групповой образ жизни. Наиболее типичный состав семейных групп — размножающаяся пара с одним-двумя выводками (Слудский, 1948; Абашкин, 1976; Caley, 1987). Встречаются также выводки сеголеток без взрослых особей (Абашкин, 1976). Реже в составе семейной группы обнаруживается самец с двумя взрослыми самками, которые уживаются на одной территории. Систему размножения ондатры можно рассматривать как преимущественно моногамную (Sater, 1958; Kleiman, 1977; Proulx, Gilbert, 1983), однако в некоторых поселениях число взрослых самок может вдвое превышать число самцов, и в этой ситуации преобладает полигиния (Marinelli, Messier, 1993). Известны также случаи полиандрии — спаривания самки с двумя самцами (Мараков, Ширяев, 1976).

Помимо семейных пар, в поселениях ондатры обнаруживаются одиночные взрослые самцы и самки, которые составляют до 38% численности популяции. Подавляющее большинство из них — мигранты или особи, лишившиеся своего полового партнера (Caley, 1987).

Каждая семейная пара занимает охраняемый и тщательно маркируемый участок обитания, размеры которого зависят от типа водоема и распределения растительности (Страутман, 1963). Встречаются небольшие водоемы площадью до 0.01 га, где семья может благополучно существовать в течение года, но на крупных озерах площадь семейно-группового участка достигает 0.5 га, при этом его длина вдоль береговой линии составляет в среднем 170 м, а водная часть занимает площадь приблизительно 0.4 га. На водоемах с бедной растительностью на одну семейную группу приходится в среднем 416 м береговой линии и около 7 га площади водоема (Слудский, 1948; Абашкин, 1972; Корсаков, 1972). По оценкам других исследователей, средняя протяженность семейно-группового участка в разных популяциях варьирует от 100 до 400 м, при этом минимум составляет 77 м, а максимум — 1 км (Le Boulenge, 1972; Brooks, 1985; Caley, 1987).

В летний период размеры семейно-группового участка относительно постоянны, и его величина зависит от конфигурации береговой линии и обилия кормов. Пространственная структура поселения при постоянном уровне воды относительно стабильна (Абашкин, 1972). В зимний период площадь участков обитания сокращается, и, как показало исследование с использованием радиотелеметрии (MacArthur, 1978), зимой 50% времени

особи проводят вблизи основного убежища (на участке радиусом не более 15 м) и не удаляются от него более чем на 150 м.

Территория, занимаемая семейной группой, обычно разделена на две зоны: охраняемую и кормовую. Площадь охраняемой зоны варьирует от 350 до 3000 м^2; вдоль ее границ располагается множество запаховых меток, и все "чужаки" из этой зоны изгоняются. Размеры кормовой зоны зависят от обилия кормов и плотности населения популяции, и ее площадь составляет 0.04–1.0 га. При высокой численности популяции границы кормовых зон соседних участков перекрываются. Подросшие молодые зверьки и взрослые особи кормятся исключительно за пределами охраняемой зоны (Корсаков, 1972). Участки соседних семейных групп обычно обособлены в пространстве (рис. 5.1.3.12), и их границы не перекрываются благодаря активной охране территории (Le Boulenge, 1972; Vincent, Quйrй, 1972; Мараков, Ширяев, 1976).

В летне-осенний период и в начале зимы охрана семейно-групповых участков выражена слабо. Повышенная толерантность неродственных особей друг к другу в эти периоды, по-видимому, способствует образованию новых семейных пар из числа мигрантов (Мараков, Ширяев, 1976).

В конце весны — начале лета половая активность самцов значительно повышается, и взаимодействия между особями-резидентами и расселяющимися годовалыми зверьками становятся особенно частыми и напряженными.

Именно в этот период среди самцов, принимающих наиболее активное участие в охране территории, отмечается значительное число особей (до 68%) со следами ран и покусов. Порой следы ран обнаруживаются и у самок (Слудский, 1948; Мараков, Ширяев, 1976; Proulx, 1989).

Массовое расселение ондатр происходит преимущественно весной и осенью (Мараков, Ширяев, 1976). Весеннее расселение совпадает с периодом спариваний, и среди мигрантов преобладают особи из распавшихся семей. В зимний период при истощении кормовой базы или промерзании всей толщи воды в мелких водоемах также отмечаются массовые перемещения ондатры из одного водоема в другой (Слудский, 1948; Абашкин, 1972). Осенью на обмелевших водоемах, где сокращается площадь семейно-групповых участков, нередко происходит выселение подросших зверьков из первых выводков (Абашкин, 1976).

Весеннее расселение перезимовавших годовалых особей рассматривается как один из механизмов избегания инбридинга, и, в соответствии с моногамной системой спаривания, у ондатры должны расселяться в равной степени и самцы, и самки (Dobson, 1982). Однако среди расселяющихся особей преобладают годовалые самцы (Sater, 1958), что более характерно для видов с полигамной системой спаривания (Caley, 1987). Исследование, проведенное в 1984–1985 гг. в провинции Онтарио в Канаде (Caley, 1987), показало, что в период расселения число самцов почти вдвое превышает

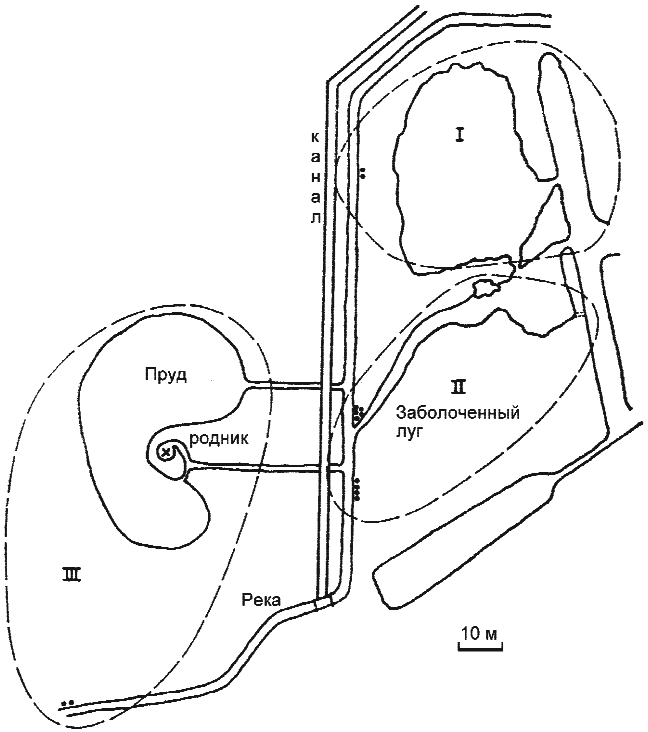


Рис. 5.1.3.12. Участки обитания, занимаемые тремя семейными группами (I, II, III) ондатры, *Ondatra zibethicus*, в пределах территории общей площадью 2.5 га. Точками вблизи русла реки отмечено расположение центров максимальной активности зверьков (по: Vincent, Quйrй, 1972, с изменениями).

число самок, и среднее расстояние, на которое перемещаются расселяющиеся особи, составляет около 250 м. Сдвиг в пользу самцов при расселении объясняется изначальным преобладанием особей этого пола среди детенышей (Caley, 1987), поэтому существование постнатальной филопатрии самок не противоречит моногамной системе спаривания.

Как показывают наблюдения в природе, взрослые самцы принимают участие в выращивании потомства, доставляя корм в гнездо (Мараков, Ширяев, 1976). Кроме того, они наиболее активны при сооружении хатки и ее ремонте (Корсаков, 1972).

В исследовании, проведенном в 1990–1992 гг. на одном из болот в провинции Саскачеван (Канада) с использованием искусственных островков,

облегчающих наблюдения за мечеными особями, получены более подробные данные о родительской заботе самцов (Marinelli, Messier, 1995). Отличительная особенность поселения, где проводили это исследование, заключалась в преобладании самок: общая численность взрослых особей в разные годы варьировала от 11 до 20, при этом число самок более чем вдвое превышало число самцов.

Наблюдения показали, что самцы по окончании периода молочного вскармливания детенышей меньше времени проводили внутри гнезда. В этот же период у них отмечалась повышенная активность, связанная с гнездостроением и доставкой корма для самки и детенышей. В семейных группах с двумя самками самцы чаще доставляли корм в гнездо той самки, где проводили большую часть времени. Таким образом, самцы проявляли повышенную косвенную заботу о детенышах по завершении периода молочного вскармливания. Родительский вклад самцов в полигамных семейных группах (с двумя взрослыми самками) был существенно ниже (в расчете на одну самку и ее выводок), чем в моногамных семьях, и к тому же распределен неравномерно: одна из самок с детенышами получала дополнительный корм в большем количестве, чем другая. Проведенное исследование демонстрирует пластичность системы спаривания у ондатры, которая, в зависимости от фактического соотношения полов, может быть и моногамной, и полигамной.

Данные о социальной организации семейных групп ондатры относительно скудны. Эксперименты по парному ссаживанию особей в неволе (Абашкин, 1976) показали, что наименьшее число агрессивных взаимодействий отмечается между членами одной семейной группы. При ссаживании особей, относящихся к разным семейным группам, происходили ожесточенные столкновения, приводившие к гибели одного из партнеров, особенно среди перезимовавших самцов.

В другом исследовании установлено, что детеныши ондатры способны отличать своих братьев и сестер от молодых особей того же возраста из других выводков (Caley, Boutin, 1987). Детенышей, отловленных в хатках, ссаживали попарно на “нейтральной территории” (в клетке размером 60×90×120 см) и регистрировали число миролюбивых (назо-назальные, назо-анальные, следование, аллогруминг, скучивание) и агрессивных взаимодействий (атаки, преследования). Частота миролюбивых взаимодействий между детенышами из одного выводка была достоверно выше, чем у детенышей из разных выводков, при этом частота агрессивных взаимодействий в обоих случаях была одинаковой и не зависела от пола зверьков. Результаты этих экспериментов свидетельствуют, что у грызунов, ведущих семейно-групповой образ жизни, миролюбивые формы поведения играют важную связующую роль.

Резюмируя изложенное, можно выделить следующие наиболее общие черты пространственно-этологической структуры популяций рассмотрен-

ных выше представителей семейства Microtinae. Элементарные структурные единицы — семейные группы — чаще всего состоят из пары взрослых особей и двух-трех выводков молодых зверьков. Нередко в составе семьи обнаруживается несколько взрослых самок, которые могут уживаться в одной норе либо занимают обособленные норы. У ряда видов (например, *L. brandti, M. ochrogaster*) образуются зимовочные группировки, в состав которых могут входить неродственные особи.

В сезон размножения каждая семейная группа занимает отдельный охраняемый участок обитания. Благодаря охране территории, монополизация семейно-групповых участков достигает высокой степени, и соседние участки полностью обособляются в пространстве, либо перекрываются в малой степени. Выделить обособленные индивидуальные участки в пределах семейно-групповой территории практически невозможно.

Часть сеголеток, достигших половой зрелости, расселяется в текущем году, большинство же молодых особей остается зимовать в составе семейной группы и расселяется в более поздние сроки. Сеголетки, за редкими исключениями, не размножаются, пока остаются в составе семьи. Взрослые самцы, в той или иной мере, заботятся о потомстве. Молодые особи из старших выводков также проявляют определенную заботу о детенышах, обогревая их в гнезде и доставляя гнездовой материал.

Взаимодействия между особями в семейных группах отличаются высокой степенью толерантности. Отношения между незнакомыми особями основаны на ярко выраженном антагонизме. Агрессивное поведение служит одним из основных механизмов пространственного разобщения семейных групп. Особенность социальной организации, основанной на толерантных взаимодействиях между членами семейной группы, заключается в возрастной иерархии доминирования, сочетающейся с отсутствием отчетливо выраженных поведенческих ролей, за исключением лидирования взрослых особей в охране и маркировке территории.

5.2. Семейство беличьих, Sciuridae

Семейно-групповой образ жизни с отсроченным расселением молодняка характерен для многих видов крупных наземных беличьих, в том числе для чернохвостой луговой собачки, *Cynomys ludovicianus*, распространенной на юге провинции Саскачеван в Канаде и ряде степных регионов США. В отличие от других представителей наземных беличьих, этот вид не залегает зимой в спячку, хотя в зимний период гораздо менее активен, чем в летние месяцы. Спаривания самцов с самками отмечаются в конце февраля – начале марта. Детеныши рождаются в конце марта или апреле и выходят на поверхность в мае. Число молодых зверьков в выводке невелико — в среднем 2.9. Период молочного вскармливания длится от 4 до 7 недель. Моло-

дые 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), отделенные одна от другой участками высокотравья, речными протоками, холмами и другими элементами рельефа (Hoogland, 1981). Особи из соседних колоний могут видеть или слышать друг друга, но крайне редко вступают в прямые контакты. Каждая колония состоит из нескольких территориально обособленных субъединиц — "котерий" (King, 1955, цит. по Tileston, Lechleitner, 1966), представляющих собой сложные семейные группировки, в состав которых входят взрослый самец, от 1 до 6 взрослых самок, полувзрослые (годовалые) особи и сеголетки (Hoogland, 1978, 1981; Garrett, Franklin, 1988). В наиболее крупных семьях может быть до трех взрослых самцов (Tileston, Lechleitner, 1966; Hoogland, Foltz, 1982). Некоторые котерии объединяют только взрослых самцов (от 2 до 4), однако наиболее типичный состав — пара взрослых особей 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 всех членов котерии сосредоточена на ограниченном участке обитания с отчетливо выраженными границами. Его площадь составляет в среднем 0.26±0.12 га (Hoogland, 1981). Участки ближайших котерий, как правило, не перекрываются (рис. 5.2.1). 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 охраной территории на первых этапах ее освоения и в дальнейшем поддерживается взаимным избеганием 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 детенышей. 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. Выводки обычно держатся вместе. У молодых зверьков хорошо выражено аффилиативное поведение, в особенности акты обследования и социальные чистки (груминг), адресованные взрослым особям. Среди детенышей отмечено соперничество в виде

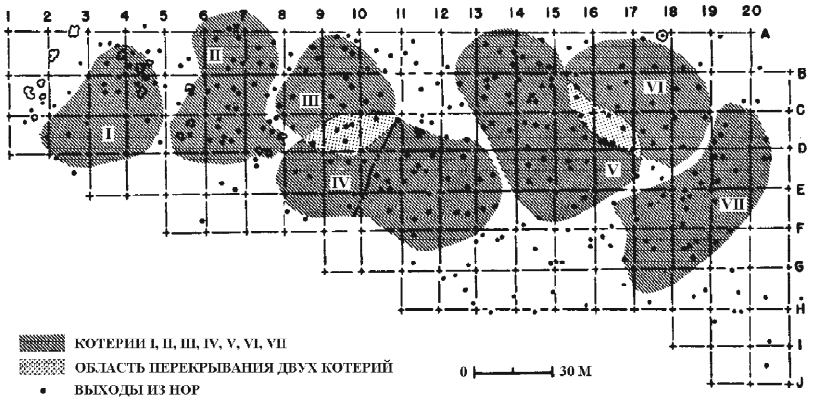


Рис. 5.2.1. Распределение семи котерий (семейных групп) в одной из колоний (вард) чернохвостой луговой собачки, *Cynomys ludovicianus*, на площадке наблюдений в 1960 г. в штате Колорадо, США (по: Tileston, Lechleitner, 1966, с изменениями).

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).

Наблюдения показывают, что 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 с парой взрослых особей самка спаривается преимущественно со "своим" партнером (в 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" партнерами, 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.

Исследования указывают на высокий уровень генетического разнообразия семейных группировок (Chesser, 1983), и в связи с этим выдвинуто предположение, что семейно-групповой образ жизни чернохвостой луговой собачки и соответствующее ему поведение сформировались благодаря высокой степени инбридинга и процессам, обусловленным генетическим дрейфом. Однако существуют механизмы избегания инбридинга, в частности, расселение молодых зверьков и особей старшего возраста из

семейных групп. Молодые самки по достижении половой зрелости могут оставаться 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 зверьков из одной колонии в другую отмечены только весной, и этот процесс совпадает с выходом молодняка. У расселяющихся особей выявлены существенные различия, связанные с возрастом. Среди самцов преобладали годовалые неполовозрелые особи (91%), расселение которых связано с 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 два 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” возбуждает всех членов семейных групп, и они активно нападают на него. В результате “чужак” вынужден 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 зверьков 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 погибает либо из-за постоянных агрессивных стычек с особями-соседями, либо от истощения, но некоторые особи, в особенности самки, выживают, если им удается войти в состав соседних семейных групп.

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 снижа-

ется степень инбридинга и оптимизируется использование кормовых ресурсов.

Семейно-групповой образ жизни с отсроченным расселением молодняка и ярко выраженной охраной территории характерен для многих видов сурков (род *Marmota*). Ниже приведены краткие характеристики пространственно-этологической структуры поселений шести видов — *M. menzbieri*, *M. sibirica*, *M. marmota*, *M. caligata*, *M. olympus* и *M. bobac*.

Сурок Мензбира, *Marmota menzbieri*, распространенный в пределах Западного Тянь-Шаня — вид с очень коротким периодом наземной активности, продолжающимся с конца апреля (после выхода из зимней спячки) до третьей декады августа, когда сурки вновь залегают в спячку. Ленточные поселения этого вида располагаются на высотах 2150–3400 м над уровнем моря и изолированы складками рельефа (Машкин, 1983).

Семейная группа у сурка Мензбира обычно состоит из пары взрослых особей (старше 3 лет) и их потомства (максимально до 8 зверьков). Встречаются семьи с двумя взрослыми самцами, состоящими в родстве (Машкин, 1983).

Возрастной состав и число членов семейной группы периодически меняются. Молодые особи, перезимовавшие третью зиму, отселяются и образуют новые семьи. Большинство из них дает потомство в том же году. Некоторые особи, не нашедшие подходящего партнера для образования пары, возвращаются в родительскую семью. В некоторых семьях происходит обмен годовалыми 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 — нечастое явление, не приводящее к распаду семьи (Машкин, 1983).

Каждая семейная группа охраняет свой участок обитания, в значительной степени обособленный от соседних группировок (рис. 5.2.2). После выхода молодняка семейно-групповые участки расширяются и частично перекрываются (рис. 5.2.2, *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. 5.2.2, *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 партнеры особое внимание уделяют лицевой, шейной и ано-генитальной области.

Назо-назальные и другие опознавательные контакты чаще отмечаются в весенние месяцы. В этот же период наиболее вероятны и нейтральные межсемейные контакты, когда члены соседних семей кормятся сообща на небольших, прогретых солнцем участках площадью 17–28 м^2. По мере та-

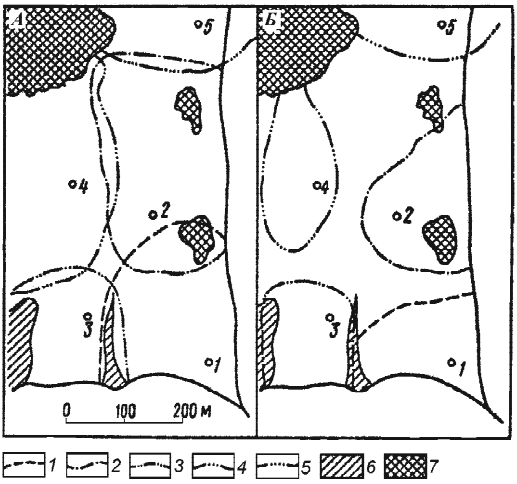


Рис. 5.2.2. Взаимное расположение пяти семейно-групповых участков сурка Мензбира, *Marmota. menzbieri*, на площадке мечения в Чаткальском заповеднике в конце июня (*А*) и первой декаде августа 1977 г., за 8-12 дней до залегания в спячку (*Б*). Границы участков: *1* — семья № 1, *2* — семья № 2, *3* — семья № 3, *4* — семья № 4, *5* — семья № 5, *6* — каменистая осыпь, *7* — скалы (по: Машкин, 1983, с изменениями).

яния 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 годовалыми особями и другими членами семьи. Социальная чистка (груминг) — относительно редкое явление и не играет особой роли в становлении внутрисемейных взаимоотношений. 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 детенышей, инициированные самкой. Взрослые самцы ни разу не были отмечены в качестве инициаторов чистки. Чистка партнера и взаимодействия при чистках не отражают иерархической организации семейной группы (Машкин, 1983).

Гораздо более важную связующую роль играет скучивание. Весной контакты подобного рода отмечаются часто, но они непродолжительны, и скучиваются обычно 2–3 особи. Ближе к залеганию в спячку скучивание отмечается в группах по 4–6 особей, находящихся в тесном тактильном контакте в течение 15–20 минут, а в некоторых случаях — до 2 часов. Регулярно отмечаются игровые взаимодействия, в которых присутствуют некоторые элементы агонистического поведения, груминг и обследование партнера. Обязательные элементы игрового поведения — боксирование и захват резцов партнера в 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 партнера. 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 на периферии участков особи-соседи чаще ограничиваются демонстрациями угрожающих поз, в частности, боковых стоек. Если же "чужак" обнаруживается в центре участка, "хозяин" территории атакует его и преследует до границы, а затем метит приграничную территорию и ближайшие норы.

Жесткая иерархия доминирования в семейных группах сурка Мензбира отсутствует. Социальная организация отражает не ранговую, а функциональную роль особей (Батурин, 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 всего, актом подражания взрослым особям, но не 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 по охране и маркировке территории перераспределяется между ними при сохранении признаков подчинения взрослому самцу (обнюхивание снизу, менее напряженные боковые стойки и некоторые другие элементы поведения). В семьях с двумя взрослыми самцами (в возрасте 5–11 лет) наибольшую активность проявляет только один из них ("главный" самец). Второй самец нередко занимает одно из последних мест по степени участия в охране и маркировке территории, и в контактах с "главным" самцом проявляет все признаки подчинения. Доминирующее положение самца-основателя семьи поддерживается в большей 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).

Тарбаган, *Marmota sibirica*, распространен в щебнистых высокогорных степях Тувы, Юго-Восточного Забайкалья, Северной Монголии, Северо-Восточного и Северо-Западного Китая. Зимняя спячка у тарбагана длится с середины или конца сентября по апрель. Максимальное число совместно зимующих особей достигает 22 (Бибиков, 1989). Вышедшие из спячки сурки спариваются, и в мае у самок появляется молодняк (Сунцов, 1981, 1986).

Семейные группировки тарбагана состоят из особей разного возраста: молодых — возрастом до 1 года, полувзрослых — перезимовавших одну зиму, и взрослых — перезимовавших, как минимум, две зимы и способных принимать участие в размножении. По количеству членов семьи, длительности ее существования и смене состава семейные группировки тарбагана разделяют на четыре типа: (I) семьи в стадии формирования, состоящие из пары особей; они неустойчивы, существуют до года или двух лет, и распадаются, если в них не появляется молодняк; (II) семьи, состоящие из пары родителей (или одного из них) с потомством текущего или предыдущего года; они существуют также 1-2 года и распадаются после первой зимовки; (III) семьи, состоящие из 3-6 взрослых и полувзрослых особей, в которых молодняк появляется лишь в отдельные годы; состав этих семей также неустойчив; (IV) семьи с большим числом взрослых и молодых особей (до 18); в семьях этого типа ежегодно происходит частичная смена состава, но большинство членов семьи держится на одном и том же участке обитания. Наиболее часто встречаются неустойчивые семьи II и III типа (60-76%). Сложные семейные группировки (IV тип) характерны для поселений с высокой плотностью, где они составляют 36% всех семей (Сунцов, 1981, 1986).

Несколько семей объединяются в более крупные субпопуляционные единицы — колонии (или *парцеллы*, по терминологии Н.П. Наумова, 1967, 1975), для которых характерны интеграционные формы поведения, в частности оптическая и акустическая сигнализация (Сунцов, 1981). Степень обособленности колоний зависит от ландшафта и типа поселения. В поселениях очагового типа группы семей объединяются в отдельные колонии у верхнего или нижнего высотного предела (рис. 5.2.3). В поселениях балочного типа колонии простираются на значительные расстояния в соответствии с контурами сети водосбора (Бибиков, 1989).

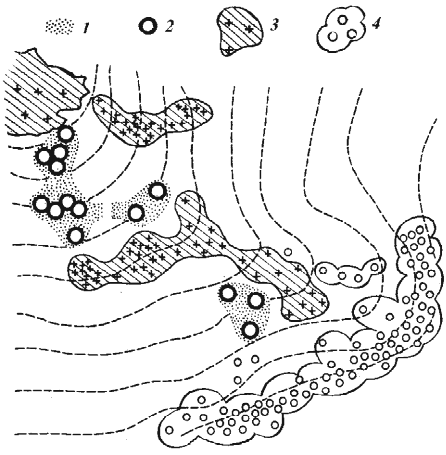


Рис. 5.2.3. Взаимное расположение семейных групп и колоний в поселениях сурков очагового типа. *1* — территория колонии, *2* — семейные участки, *3* — скалы, *4* — участки леса (по: Бибиков, 1989).

Для семейных групп тарбагана характерны регулярные перегруппировки, приводящие к частичной смене их состава (до 25%). Они связаны, прежде всего, с выселением некоторых полувзрослых особей и вселе-

нием взрослых самцов и яловых самок, замещающих вакансии, образовавшиеся вследствие естественной убыли взрослых особей (Сунцов, 1981).

Каждая семейная группа занимает обособленный участок обитания (охраняемую территорию), в пределах которых находятся кормовые и защитные угодья. Форма семейных участков обычно неправильная, но в плакорных условиях ближе к округлой. Площадь семейно-групповых территорий варьирует от 0.7 до 5.2 га, в зависимости от состава семьи. Расположение семейно-групповых участков может год от года меняться, но перекрывание соседних территорий, как правило, отсутствует или бывает незначительным (рис. 5.2.4). Беременная самка обычно занимает отдельную летнюю нору, куда переходит вскоре после выхода из спячки, и эта нора становится выводковой. В тех случаях, когда молодняк появляется в зимней норе, самка, вероятно, использует дополнительную гнездовую камеру (Бибиков, 1989).

В период подготовки к спячке подвижность сурков, интенсивность их взаимодействий и частота контактов уменьшаются. Средняя площадь семейно-групповых участков сокращается в среднем с 3.0 га в июне-июле до 0.9 га в сентябре; взрослые особи перемещаются на площади менее 0.1 га вокруг зимовочной норы (Сунцов, 1986).

Наблюдения за 16 семейными группами (в общей сложности 72 особи) в течение лета на одной из площадок мечения (Сунцов, 1981) показали, что межгрупповые агонистические взаимодействия очень редки: за весь период зарегистрировано 14 контактов на границах участков, в том числе 6 — с демонстрацией угрозы (выгнутая дугой спина, медленное помахивание поднятым вверх хвостом); в 3 случаях зарегистрированы схватки и в 5 случаях — преследование. Все агонистические взаимодействия завершались отступлением чужаков, вторгшихся на охраняемую территорию. В агрессивных конфликтах принимали участие только самцы

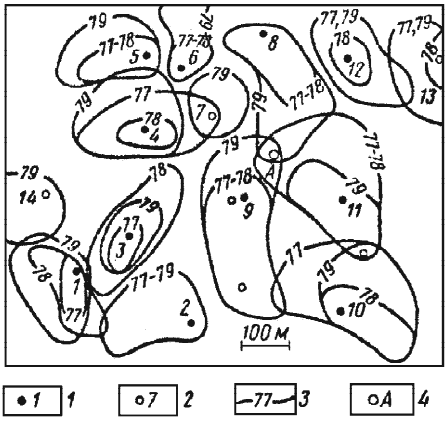


Рис. 5.2.4. Пространственное распределение 14 семейно-групповых территорий тарбагана, *Marmota sibirica*, на площадке наблюдений размером 50 га в юго-западной Туве летом 1977-1979 гг. *1* — зимовочные норы, использовавшиеся три зимы подряд, *2* — то же, одну-две зимы, *3* — границы территорий и годы, *4* — место перекрывания трех соседних территорий (по: Сунцов, 1981, с изменениями).

(3 взрослых и 1 годовалый), которые входили в состав неустойчивых семейных групп. В конце лета и осенью, перед залеганием в спячку, агрессивные взаимодействия прекращаются; в августе на площадке мечения не было зарегистрировано ни одного агонистического контакта.

Миролюбивые взаимодействия зарегистрированы как в семейных группах, так и при встрече взрослых особей из разных семей. Среди них отмечены назо-назальные контакты (n=6), груминг (n=2) и игровое поведение (n=2). Большинство агонистических и миролюбивых взаимодействий зарегистрировано между членами неустойчивых семейных групп. В связи с этим выдвинуто предположение: неустойчивые семейные группы тарбагана существуют благодаря миролюбивым взаимодействиям между членами группы и агрессивному отношению к чужакам, тогда как в сложных устойчивых семьях интегрирующую функцию выполняет визуальная и акустическая маркировка территории (Сунцов, 1981).

Следует отметить, что при стабильной пространственно-этологической структуре частота миролюбивых взаимодействий в семейных группах тарбагана низка, равно как и уровень агрессивных взаимодействий между членами соседних семейных групп.

Альпийский сурок, *Marmota marmota,* населяющий Альпы и Карпаты, встречается на высотах от 1400 до 3000 м, преимущественно в луговых биотопах (Barash, 1976). В состав семейных групп этого вида входят до 20 особей (Grimm et al., 2003), в том числе один или два взрослых самца, 1–2 взрослые самки, годовалые особи и сеголетки (до двух выводков). Средний размер выводков составляет 2.4. Члены одной семейной группы зимуют в общей норе, но по окончании спячки все особи, кроме взрослой самки, покидают ее и переселяются в ближайшие летние норы. Если в состав семейной группы входят две взрослые самки, то потомство приносит только одна из них (Hacklander et al., 2003). Вторая взрослая самка занимает отдельную нору или использует общую нору с годовалыми особями. Взрослые самцы в каждой семейной группировке занимают обособленные норы, расположенные в 50–150 м от нор, занимаемых остальными членами семьи. Если в состав группы входят два взрослых самца, один из них занимает доминирующее положение, а другой становится подчиненным (Barash, 1976).

Все члены семейной группы относительно свободно перемещаются по занимаемой территории. Однако подчиненный самец в определенные периоды старается избегать контактов с доминантом.

Детеныши рождаются в начале июня и выходят из выводковых нор спустя месяц, т.е. в начале июля. Регулярные тактильные контакты между самкой и детенышами отмечали только первые десять дней после их выхода на поверхность. Позднее самка старалась избегать тесного общения с детенышами, но они продолжали находиться в одной норе с самкой до конца

августа. Расселение молодняка происходит после второй зимней спячки, т.е. на третьем году жизни (Barash, 1976). У молодых самок отмечается задержка полового созревания, пока они находятся в составе родительской семьи (Grimm et al., 2003).

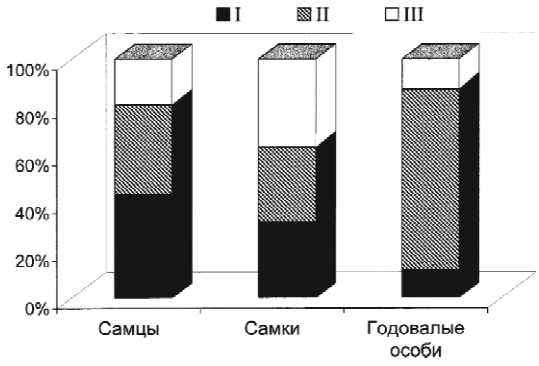


Рис. 5.2.5. Соотношение контактов, инициированных взрослыми самцами и самками и годовалыми особями в семейных группах альпийского сурка, *Marmota marmota*. Контакты: I — агрессивные, II — ритуализованные агонистические. III — миролюбивые (по: Barash, 1976, с изменениями).

О характере взаимодействий между особями в семейных группах альпийского сурка можно судить по гистограммам на рис. 5.2.5. В целом, внутрисемейные взаимодействия можно определить как толерантные. Встреча двух особей обычно начинается с характерного "приветствия" — особой формы назо-назального контакта. Среди агрессивных контактов отмечены только преследования, которые во многих случаях проявлялись как форма игрового поведения. Большинство преследований, инициированных годовалыми особями, зарегистрировано при контактах с сеголетками. Элементы ритуализованного агонистического поведения представлены, в основном, боксированием в игровых взаимодействиях (Barash, 1976).

Контакты между членами соседних семейных групп, участки которых располагаются на расстоянии до 100 м, чаще всего отмечаются в июне-июле. Их инициаторами выступают, как правило, взрослые особи, реже годовалые. Агрессивные взаимодействия инициированы только взрослыми самками или доминирующими самцами. Самки преследовали всех "чужаков", приближавшихся к их норе на расстояние ближе 15 м. Иными словами, они охраняли, прежде всего, гнездовые норы. Взрослые самцы, напротив, охраняли всю территорию семейной группы (Barash, 1976).

Седой сурок, *Marmota caligata*, распространен в субальпийском и альпийском поясах на западе и северо-западе североамериканского континента. Выход из зимней спячки у этого вида приурочен к началу мая. Все члены семейной группы выходят после спячки из одной норы. Период наземной активности длится около 5 месяцев, и во второй половине сентября сурки вновь залегают в спячку. Моногамные спаривания самцов с самками про-

исходят в течение двух недель после выхода из спячки. Длительность беременности составляет 25–30 дней, период молочного вскармливания — также 25–30 дней. Самки выкармливают детенышей без участия самцов. Детеныши выходят на поверхность в конце июня или июле. Смертность среди сеголеток после зимовки составляет около 50% (Holmes, 1984).

В состав сложных семейных групп этого вида входят один или два взрослых самца, 2–3 самки, несколько полувзрослых (старше 2 лет) и годовалых особей, а также сеголетки (Barash, 1974a; Holmes, 1984). Если в семейной группе присутствуют два взрослых самца (старше 3 лет), один из них становится доминантом. Доминирующий самец поселяется в отдельной норе вместе с одной из взрослых самок и ее детенышами. Самец, занимающий подчиненное положение, обычно избегает доминанта и держится на периферии семейно-группового участка. Взрослые самки занимают норы вместе со своими детенышами либо с молодыми годовалыми особями, число которых варьирует от 2 до 5. Существует предположение, что самки приносят потомство раз в два года, при этом детеныши остаются вместе с матерью до 2 лет, а затем расселяются (Barash, 1974a).

Все члены сложной семейной группы могут свободно перемещаться по занимаемой территории. Во время кормежки они обычно держатся небольшими группами по 3–4 особи. В периоды наземной активности сурки посещают норы ближайших сородичей, при этом агрессивная реакция хозяев норы обычно отсутствует. Агрессивные конфликты отмечены только при заходах подчиненного самца в нору доминанта, который неизменно прогонял непрошенного гостя.

Самки в период выкармливания молодняка также занимают отдельные норы, к которым не подпускают никого из членов своей группы, включая взрослых самцов. Самцы-доминанты редко посещали норы кормящих самок, и эти посещения всегда были кратковременными — не более 30 сек (Holmes, 1984). Агрессивность самок снижалась приблизительно за 2 недели до выхода детенышей из выводковых нор (Barash, 1974a).

Наиболее характерная форма миролюбивых взаимодействий между членами семейной группы — “приветствие”, которое начинается с принюхивания к приближающемуся партнеру на расстоянии около 3 м. После сближения следует назо-назальный контакт, сцепление резцами и детальное обследование (обнюхивание) и чистка головы и шеи партнера. Взрослый самец регулярно общается подобным образом с детенышами: в частности, около 30% всех приветствий, инициированных самцом, может быть адресовано самым младшим членам семейной группы (Barash, 1975).

Очень распространены игровые контакты с боксированием, выпадами, кружением вокруг партнера. Если взаимодействия такого рода происходят между взрослыми особями, оценить их характер (миролюбивый или агонистический) зачастую невозможно. Соотношение числа “приветствий” и

боксирований между членами семейной группы примерно одинаковое — соответственно 43.0% и 46.0% от общего числа контактов (n = 437). Боксирование может продолжаться длительное время, максимально — до 17 минут (Holmes, 1984). Среди агрессивных контактов чаще отмечали преследования, инициированные взрослыми самцами: они прогоняли полувзрослых или годовалых особей (Barash, 1975).

Взаимодействия между членами разных семей отмечаются крайне редко: частота заходов "чужаков" на охраняемую территорию составляла в среднем 0.005 за 1 час наблюдений (Holmes, 1984).

В социальной организации семейных групп седого сурка обнаруживается много общего с олимпикским сурком, *Marmota olympus* (Barash, 1973b). Исследования в популяциях этого вида, распространенного в субальпийском и альпийском поясах на северо-западе штата Вирджиния (США), показали, что типичная колония (семейная группа) включает одного взрослого самца (в возрасте старше 3 лет), двух взрослых самок (в возрасте старше 2 лет), выводок годовалых особей и выводок сеголеток (Barash, 1973b). Самки приносят потомство (в среднем по 4 детеныша) раз в два года, поэтому с каждой взрослой самкой живут либо сеголетки, либо годовалые особи. Расселение молодняка происходит на третьем году жизни (после второй зимней спячки) и провоцируется относительно высоким уровнем агонистических взаимодействий. В некоторых случаях расселение задерживается, и двухгодовалые особи остаются в составе семейных групп. Самки становятся половозрелыми в возрасте трех 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 вся семья перемещается в летнюю нору, расположенную в радиусе 30 м от зимовочной норы. Первой отселяется беременная самка, которая занимает обособленную гнездовую нору, где у нее вскоре появляется потомство. Все остальные члены семейной группы живут некоторое время в зимовочной норе. Взрослый самец периодически уединяется в отдельной норе. В пределах семейно-группового участка не существует никаких ограничений в свободе перемещений. Во время кормежки образуются временные агрегации, объединяющие от 2 до 8 особей.

В 7 из 38 обследованных семейных групп присутствовал второй взрослый самец (старше 2 лет), занимавший подчиненное положение. После выхода из спячки он обычно поселялся в отдельной норе на периферии семейно-групповой территории (в 40-150 м от норы самца-доминанта), но в середине лета присоединялся к остальным членам группы, сохраняя свое подчиненное положение. Осенью он укладывался в спячку вместе с другими особями в одной норе.

В социальной организации семейных групп олимпикского сурка можно выделить следующие характерные черты: детеныши и годовалые особи живут вместе с матерью; взрослый самец занимает особое положение, доминируя над другими самцами (если таковые присутствуют в группе); двухгодовалые особи расселяются либо занимают обособленные норы.

Иерархическая организация семейных групп проявляется в том, что высшее (доминирующее) положение занимает взрослый самец, которому подчиняются взрослые самки, на третьей ступени располагаются особи старше двух лет, затем годовалые особи, и на низшей ступени иерархии находятся детеныши. Отношения доминирования-подчинения чаще всего проявляются в виде избегания контактов с высокоранговым партнером. 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 после окончания периода лактации (в первой декаде июля), когда детеныши выходят на поверхность из выводковых нор.

Динамику отношений доминирования-подчинения среди самцов можно показать на следующем примере. В одной из семейных групп самец-доминант жил вместе с самкой и ее годовалым потомством в отдельной гнездовой норе. Другую нору, расположенную в 6 м от первой, занимала еще одна самка с выводком сеголеток. Подчиненный 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 подчиненного самца (до 8 раз за день, продолжительность погонь — до 3 минут). Тем не менее, схваток между самцами за весь период наблюдений не отмечено. Частота преследований в течение лета неуклонно снижалась: в июне — 0.3 контакта 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 доминантом и подчиненным стали миролюбивыми. К середине августа подчиненный самец присоединился к остальным членам семейной группы. Как показывают наблюдения, подчиненные самцы могут замещать доминантов в случае их гибели (Barash, 1973b).

Если семейно-групповые участки располагаются на значительном удалении (300-400 м) один от другого, контакты между членами соседних семей практически отсутствуют, и редкие стычки происходят только 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, как показывают наблюдения, не проявляют враждебности к “чужакам”. В

шести случаях зафиксированы назо-назальные контакты между "чужаками" и взрослыми самками; у последних в двух случаях зарегистрировано боксирование с "чужаками", которое, однако, 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" самцов позволяют им спариваться с самками из соседних семей, и тем самым, снижают степень инбридинга (Barash, 1973b).

Байбак, *Marmota bobac*, распространен в степных районах Европейской части России, Украины, Урала, Западной Сибири и Казахстана. Как и другие, описанные выше, виды сурков, байбак живет семейными группами (И. Шубин, В. Шубин, 1983; Шубин, 1986). В составе семейных групп насчитывается до 15 особей, в том числе до 8 взрослых и до 12 молодых, включая годовалых и сеголеток. Половое созревание самцов наступает в возрасте от 2 до 6 лет, тогда как до 38% самок приступают к размножению в возрасте 2 лет (Машкин, 1986; Никольский, Савченко, 1999).

Помимо семейных групп, в популяциях байбака встречаются особи-одиночки. Так, в Казахстане в пределах одного из поселений вблизи стойбищ скотоводов насчитывалось 119 взрослых особей, и 78 из них не имели брачных партнеров, что, по-видимому, связано с истреблением сурков местными жителями. На пашнях преобладали семейные пары, тогда как особи-одиночки встречались редко.

Расселение двухлетних особей происходит обычно в начале мая. В этот период между ними отмечаются частые агрессивные стычки. Завершается расселение образованием новых семейных пар.

Члены одной семейной группы занимают общую территорию, которую охраняют от других представителей своего вида. Площадь семейно-групповых участков варьирует от 0.36 до 1.9 га (Никольский, Савченко, 1999). В охране территории наиболее активны взрослые самцы. Между особями-соседями иногда устанавливаются мирные отношения. Так, у многих вновь образованных семейных пар, чьи участки обитания располагались на расстоянии 70-100 м один от другого, агрессивные взаимодействия не были отмечены; взрослые особи часто кормились рядом и иногда скрывались в одной норе. Однако со временем ситуация менялась, особенно в случае образования семейных пар из особей, ранее входивших в состав одной семейной группы (И. Шубин, В. Шубин, 1983). При гибели одного из партнеров в семейной паре оставшаяся взрослая особь живет в одиночестве или со своим потомством.

В Казахстане в поселениях байбака преобладают простые семейные группы, в состав которых входит только пара взрослых особей: на целинных землях — 78%, на залежах — 77%, на пашнях — 93%. Сложные семейные группировки, в которых насчитывается от 3 до 6 взрослых особей, встречаются реже и составляют от 8 до 23%. Такие группировки

возникают, как правило, из-за задержки расселения двухлетних особей. Обычно в сложных семейных группах преобладают самки, но иногда бывает больше самцов. В самых крупных семейных группах сеголеток не отмечено. Годовалые особи присутствовали во многих крупных семьях. Появление сеголеток, по-видимому, стимулирует расселение двухлетних особей, начинающееся сразу после рождения детенышей. В переуплотненных поселениях отмечено подавление размножения (Машкин, 1986).

Наблюдения в Целиноградской области, проведенные в 1979 и 1982–1984 гг. (Шубин, 1986), показали, что члены семейной группы имеют полную свободу перемещений в пределах своей территории. Самки с выводками не препятствуют посещению своих нор другими членами семьи. Контакты между особями, относящимися к одной семейной группе, характеризуются дружелюбием. Агрессивные взаимодействия не отмечены, и расселение двухлетних особей не сопровождается повышением агрессивности со стороны взрослых членов группы.

При встрече особей из соседних семейных групп на границе их участков обитания отмечаются схватки и ритуализованные демонстрации. Сурки метят территорию секретом кожных специфических желез (заглазничных, носовых, губных), а также мочой и пометом, однако запаховые метки располагаются не вдоль границ, а в центре участка обитания, за исключением тех случаев, когда отмечается демонстративная маркировка после агрессивных стычек между особями-соседями. Такие конфликты помогают определить ширину полосы перекрывания соседних участков, которая во многих случаях не превышает 2–3 м. В пределах этой полосы хозяева соседних участков обмениваются лишь угрожающими демонстрациями. Во время кормежки сурки могут углубляться на 5–10 м на "чужую" территорию. Наиболее частые и дальние "вылазки" (около 1 км) за пределы своей территории совершают двухлетние особи.

Помимо взрослых самцов, наиболее активных в защите и маркировке семейных участков, в территориальных конфликтах принимают участие и другие члены семейных групп, за исключением сеголеток, однако последние могут добиться успеха при изгнании "чужих" детенышей.

При гибели взрослого самца или после получения им серьезной травмы территория семейной группы может подвергнуться вторжению соседних или мигрирующих самцов. Это приводит к изменению состава семьи, изгнанию некоторых ее членов и перераспределению территории.

Резюмируя изложенное, остается выделить главные черты пространственно-этологической структуры популяций рассмотренных видов наземных беличьих. Элементарными структурными образованиями в поселениях этих видов являются сложные семейные группы (называемые по-разному, в том числе котериями или колониями), которые объединяют взрос-

лого самца с одной или несколькими взрослыми самками и их разновозрастным потомством. В некоторых сложных семьях может быть два или три взрослых самца. Каждая семейная группа занимает обособленный и тщательно охраняемый участок обитания. В охране территории принимают участие все взрослые и полувзрослые особи, но наиболее активны взрослые самцы. Частота межгрупповых агрессивных взаимодействий, в целом, очень низка, и это, по-видимому, связано с дополнительным механизмом пространственной сегрегации, а именно запаховой маркировкой территории.

При встрече особей из соседних семейных групп на границе их участков обитания отмечаются схватки, преследования и ритуализованные демонстрации. Благодаря охране, степень монополизации семейно-групповых участков очень высока, но в пределах охраняемой территории все члены семьи обладают значительной свободой перемещений. Исключение составляют самки *C. ludovicianus* и *M. olympus*, которые в периоды беременности и лактации становятся агрессивными по отношению к взрослым самцам (реже — к полувзрослым особям) и не допускают их в норы к своим детенышам. У всех рассмотренных видов прямая забота о потомстве характерна только для самок. Родительский вклад самцов ограничен и проявляется лишь косвенным образом, через охрану семейно-групповых участков.

Взаимоотношения между членами одной семьи, в целом, миролюбивые или нейтральные. Социальная организация семейных групп отражает, скорее, не ранговое положение особей, а их функциональные роли. В сложных семейных группах с двумя или тремя самцами выделяется доминант, который в определенной степени ограничивает свободу перемещений подчиненных самцов. Доминирующий самец наиболее активен в маркировке и охране территории. В случае гибели его функции переходят к подчиненному самцу или одной из взрослых самок — основательнице семьи. Отношения доминирования-подчинения проявляются в относительно мягкой форме и выражаются, преимущественно, в виде избегания контактов с высокоранговыми особями. Сложные формы социальных взаимодействий (например, груминг) не отражают иерархическую организацию семейных групп. Иерархия проявляется в том, что особи старшей возрастной категории, как правило, доминируют над младшими. Интеграционные формы поведения проявляются в коллективном запасании гнездового материала и оповещении об опасности.

Систему спариваний у крупных наземных беличьих можно назвать полигинией; в ряде случаев отмечается факультативная полиандрия. Молодняк расселяется на втором году (у *C. ludovicianus*) или третьем году жизни (у *M. menzbieri*, *M. sibirica*, *M. marmota*, *M. caligata*, *M. olympus* и *M. bobac*). Расселение молодняка в некоторых случаях провоцируется повы-

шенной агрессивностью взрослых самцов, но это не является обязательным условием. Все подросшие молодые самцы, как правило, покидают семейные группы, тогда как некоторые молодые самки остаются в составе семьи, особенно в случае гибели взрослых самок.

5.3. Семейство мышиных, Muridae

Среди представителей этого семейства известен ряд видов, в том числе и синантропных, для которых характерны признаки семейно-группового образа жизни. Синантропные виды (*Mus domesticus, M. musculus, Rattus rattus, R. norvegicus*), как отмечено во введении, исключены из анализа. Среди свободноживущих видов семейно-групповой образ жизни с отсроченным расселением молодняка свойствен курганчиковой мыши, *Mus specilegus*.

Курганчиковая мышь распространена в лесостепной и степной зоне на юге Европейской части России, в Молдавии, Украине, Румынии. Размножение у этого вида, как правило, сезонное — с апреля по ноябрь. Беременность длится от 18 до 24 дней (в среднем 20 дней), число эмбрионов варьирует от 4 до 10, и в среднем составляет 6.9; максимальное число выводков, приносимых одной самкой за сезон размножения, достигает 7 (Наумов, 1940). В годовом репродуктивном цикле курганчиковой мыши можно выделить два периода: весенне-летний (период размножения) и осенне-зимний, когда особи не размножаются и живут в так называемых курганчиках с запасами корма. Весной часть перезимовавших особей выселяется из курганчиков в относительно просто устроенные летние норы, но значительная часть курганчиков (приблизительно 50–60%) заселена и в летнее время, при этом число их обитателей составляет значительную величину — до 23 особей, в том числе и молодые зверьки (Наумов, 1940).

В летний период участки обитания взрослых и молодых особей имеют приблизительно одинаковые размеры (половые различия также отсутствуют) и занимают площадь в среднем 200–260 м^2. Размеры участка обитания в определенной степени зависят от выращиваемых на полях злаковых культур, которые используются курганчиковой мышью как источник корма (Hamar, Sutova-Hamar, 1969, цит. по Соколов и др., 1990). Обнаруживается также зависимость площади участка обитания от плотности популяции: в годы депрессии участки обитания были сравнительно небольшими (в среднем 150 м^2), а на подъеме численности значительно увеличивались в размерах (в среднем до 260 м^2).

Исследования, проведенные в Молдавии (Мунтяну и др., 1988, цит. по Котенкова, Мунтяну, 2006), свидетельствуют, что в весенне-летний период в открытых стациях (в частности, на полях, засеянных озимой пшеницей) формируются сложные семейные группы, в состав которых входит взрос-

лый самец и 2–3 самки. Площадь территории самца достигает 700 м^2, а самки занимают гнездовые участки меньшей площади — 200–500 м^2; у беременных и кормящих самок участки обитания сокращаются в еще большей степени (150–380 м^2). Участки обитания особей-соседей значительно перекрываются, однако точных данных о степени перекрывания, к сожалению, нет.

Более подробные сведения о пространственно-этологической структуре поселений курганчиковой мыши в весенне-летний период отсутствуют.

После прекращения размножения (обычно это совпадает с периодом созревания семян злаков) зверьки приступают к сооружению зимних убежищ (курганчиков). Подготовкой курганчиков занимаются, как правило, сеголетки в возрасте 3–6 недель (Лялюхина, 1984), поскольку большинство взрослых, перезимовавших особей к этому времени погибает. В период сооружения зимних убежищ молодые зверьки остаются в летних норах. Готовые к заселению курганчики представляют собой сложенные холмиком запасы семян и вегетативных частей растений (с диаметром основания до 4 м и высотой до 80 см), присыпанные слоем грунта толщиной 5–10 см. В некоторых случаях под грунтом обнаруживается слой сухих листьев. Под каждым курганчиком располагается сложная система ходов и, как правило, одна гнездовая камера (Соколов и др., 1990).

Размер участка, на котором зверьки запасают корм при сооружении курганчика, можно определить по общей длине тропинок, достигающей 40–50 м; минимальный радиус кормового участка составляет 5 м (Наумов, 1940). Участок, ограниченный тропинками, имеет сложную конфигурацию, и площадь его достигает 140 м^2 (рис. 5.3.1).

По данным других авторов, размеры участков обитания самцов варьируют от 370 до 700 м^2, а у самок — от 200 до 500 м^2; участки особей-соседей могут частично перекрываться (Котенкова, Мунтяну, 2006).

Население курганчика чаще всего состоит из 4–6 особей (вариации — от 3 до 14). В состав группировки входят одна или две пары взрослых особей и их потомство (Браунер, 1928, цит. по Соколов и др., 1990; Наумов, 1940; Соколов и др., 1990). Каждый курганчик, по-видимому, населяет одна семейная группа. К весне зверьки устраивают дополнительные гнездовые камеры, в которых появляется на свет новое потомство. С началом весеннего размножения перезимовавший в курганчиках молодняк расселяется.

Современные цитогенетические исследования показывают, что молодые зверьки, населяющие курганчик летом и осенью, находятся в близком родстве (Garza et al., 1997). Родственные особи составляют основу и зимовочных группировок, которые остаются в курганчике до весны (Gouat et al., 2003).

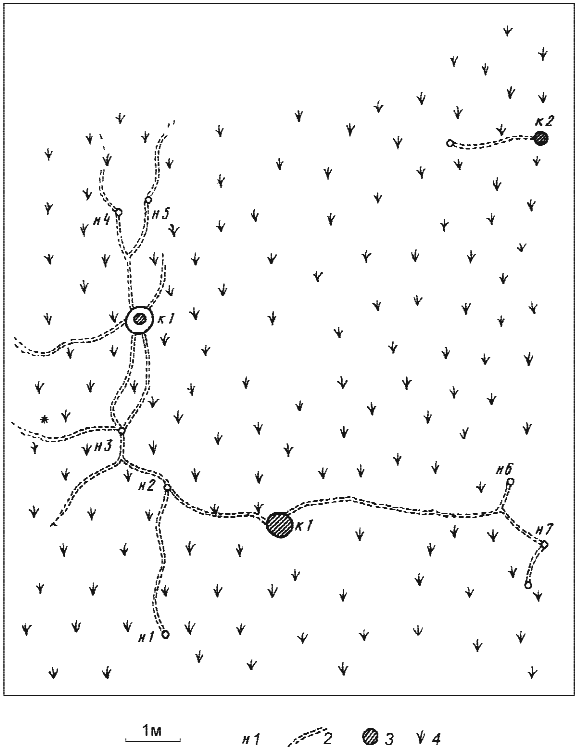


Рис. 5.3.1. Конфигурация кормового участка группировки курганчиковой мыши, *Mus specilegus*, в период сбора корма и строительства курганчика. *1* — норы, *2* — тропинки, *3* — курганчики, *4* — растения, используемые для кормовых запасов (по: Соколов и др., 1990, с изменениями).

Для изучения социального поведения курганчиковой мыши проведены две серии наблюдений (Котенкова и др., 1983; Соколов и др., 1990). В первой серии экспериментов наблюдали за четырьмя группами, в состав которых входили по 4 незнакомых особи (2 самца и 2 самки). Каждую группу помещали в сетчатую клетку размером 100×100×30 см с несколькими укрытиями, кормушкой и поилкой. Во второй серии наблюдали за двумя семейными группами зверьков, отловленных в природе при раскопках курганчиков. Их поместили в выгородки площадью около 20 м^2 с несколькими фанерными гнездовыми домиками, кормушками и поилками. В состав первой группы входили 4 самца и 3 самки, в состав второй — 2 самца и 3 самки.

Наблюдения за группами незнакомых особей, помещенных в сетчатые клетки, показали, что в первые сутки (иногда в течение 2–3 суток) происхо-

дили частые агрессивные взаимодействия, в результате которых установилась иерархия доминирования. Ранг каждого зверька определяли по соотношению числа побед и поражений. Один из пары самцов занимал доминирующее положение, другой — подчиненное. Впоследствии частота агрессивных взаимодействий снижалась и стабилизировалась на определенном уровне. Агрессивные взаимодействия между самками были столь интенсивными, что привели к гибели одной из двух самок в двух группах в течение нескольких дней. Лишь в одной из четырех групп частота агрессивных взаимодействий была низкой, и это объяснялось тем, что все особы были выловлены из одного курганчика и, по-видимому, находились в родственных отношениях.

Размножение в группировках, состоящих из незнакомых особей, началось, когда в каждой клетке осталась только одна пара зверьков.

Наблюдения за семейными группами показали, что взаимодействия зверьков были миролюбивыми, и иерархия доминирования отсутствовала. Все члены семейной группы занимали одно общее гнездо. Отчетливо выраженные социальные роли в поведении особей не проявлялись. При подсадке "чужаков" все члены группы активно их преследовали.

Результаты проведенных наблюдений вполне согласуются с семейно-групповым образом жизни этого вида. Население каждого курганчика представляет собой семейную группу, в состав которой обычно входят один или два выводка молодых зверьков, а в ряде случаев к ним добавляется пара особей-родителей либо один из основателей семьи (Соколов и др., 1990). Весной происходит расселение перезимовавших зверьков, которые образуют новые семейные пары или более сложные семейные группы, занимают просто устроенные летние норы и приступают к размножению (Лялюхина, 1984). Перекрывание участков обитания взрослых особей одного пола в летний период указывает на отсутствие охраны территории. С этим согласуются и экспериментальные данные, согласно которым степень агрессивности взрослых особей меняется по сезонам года, и, соответственно, роль агрессивного поведения в поддержании пространственно-этологической структуры на разных фазах годового цикла может быть различной (Котенкова и др., 1989). Существование прочных парных связей подтверждается и экспериментальными данными, свидетельствующими, в частности, о том, что самки в состоянии эструса предпочитают спариваться со знакомым половым партнером, а незнакомых самцов избегают (Patris, Baudoin, 1998).

Система спаривания у курганчиковой мыши, по-видимому, моногамная (возможна также и ограниченная полигиния). Сведения о проявлении родительской заботы у самцов отсутствуют.

Таким образом, элементарными внутрипопуляционными группировками в поселениях курганчиковой мыши являются простые или слож-

ные семейные группы, занимающие в летний период неохраняемые участки обитания, а зимой — курганчики с запасами кормов. Расселение молодняка задерживается до весны. В связи с высоким уровнем смертности не все взрослые особи доживают до осени, и некоторые семейные группы, занимающие курганчики, становятся неполными (в них остаются только сеголетки). Весной перезимовавшие зверьки расселяются с образованием новых семейных пар. Иерархия доминирования в семейных группах не выражена, взаимодействия между членами группы можно охарактеризовать как толерантные и миролюбивые, с отсутствием ярко выраженных поведенческих ролей. Интеграционное поведение проявляется в кооперации при запасании кормов и строительстве курганчиков.

5.4. Семейство бобровых, Castoridae

Бобр, *Castor fiber*, широко распространен на евразийском континенте — от Скандинавского полуострова и Центральной Европы до верховьев 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 водоемами, 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 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. Детеныши начинают употреблять растительную пищу в возрасте 2–3 недель, и в месячном возрасте начинают выходить 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; Савельев, Каньшиев, 1988).

Элементарной внутрипопуляционной группировкой у бобра является семья (некоторые авторы используют в качестве синонимов семьи 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). В условиях ограниченной территории иногда происходит задержка расселения годовалых особей, и тогда образуются укрупненные 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 погибнет один из партнеров. Молодые особи становятся половозрелыми на третьем году жизни, однако некоторая часть самок (7–12%) может приносить потомство в возрасте двух 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; Richar, 1970; Дежкин и др., 1986).

Участок обитания семьи бобров занимает часть водоема с прилегающей к нему узкой береговой полосой (шириной до нескольких десятков метров), которая расширяется в местах заготовки деревьев до 100–150 м (рис. 5.4.1).

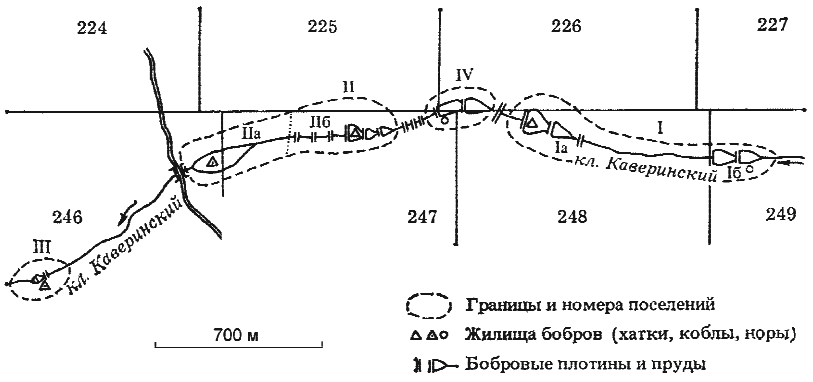


Рис. 5.4.1. Участки четырех семейных групп (I-IV) бобра, *Castor fiber*, с системой плотин на Каверинском ключе в Воронежском заповеднике (по: Дежкин и др., 1986, с изменениями).

Протяженность участка вдоль береговой линии варьирует от нескольких сотен метров до 1 км. В биотопах с очень бедными кормовыми ресурсами, а также на мелких лесных ручьях протяженность участка обитания 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; Richar, 1970; Дежкин и др., 1986).

В пределах семейного участка располагается одно главное убежище (нора или "хатка", в зависимости от высоты и заболоченности берега водоема), несколько временных нор или хаток, сеть путей перемещения, хорошо заметных как в воде, так и на суше, по которым доставляются обрезки стволов деревьев или ветви и совершаются обходы участка обитания, а также запасы корма.

Нора — основной тип убежища семьи 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 гнездовые камеры. Хатка представляет собой конусообразное сооружение высотой до 3 м и шириной до 6 м, сложенное из ветвей и обрезков стволов, скрепленных 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 детенышей 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" у взрослых особей остаются следы ранений (числом до 40). Серьезные травмы могут привести к гибели одного из участников конфликта, чаще всего "чужака".

Наблюдения, проведенные 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 больше (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 серьезным препятствием для содержания бобров в неволе (Richar, 1970; Жарков, Соколов, 1967; Дежкин и др., 1986).

Отношения между членами одной семейной группы можно охарактеризовать как нейтральные, однако отмечаются и миролюбивые взаимодействия — назо-назальные контакты, обнюхивание партнера, взаимные чистки. Взрослый самец занимает доминирующее положение, которое особенно отчетливо проявляется в период спаривания; на втором месте в социальной иерархии стоит взрослая самка, затем — молодые зверьки в соответствии с их возрастом. Наиболее тесные узы связывают самок с детенышами (Richar, 1970; Дежкин и др., 1986).

В зависимости от характера условий обитания моногамия у речного бобра может быть либо облигатной, либо факультативной (Гревцев, 2007).

Канадский бобр, *Castor canadensis*, населяет североамериканский континент. Наиболее высокая активность особей этого вида отмечается в сумеречные и ночные часы, но весной они могут быть активными и в дневное время (Шаповалов, 1982). Спаривания взрослых особей отмечаются в январе или феврале, и самки остаются рецептивными в течение 12 часов. В случае неудачного спаривания повторный эструс наступает через две недели (Willson, 1971). Длительность беременности — 105 дней (Brady, Svendsen, 1981). Число эмбрионов варьирует от 1 до 12, а среднее число детенышей в выводке составляет 3.3–3.7 (Савельев, Каньшиев, 1988). Детеныши рождаются в конце весны (Hodgdon, Lancia, 1983). Молодняк выселяется из семейных групп в возрасте 21–24 месяцев, т.е. до появления новорожденных (Bradt, 1938; Willson, 1971). Расселяющиеся особи перемещаются как по воде, так и по суше.

Исследования, проведенные в США и Канаде (Bradt, 1938; Townsend, 1953; Bergerud, Miller, 1977; Svendsen, 1980; Aleksiuk, 1986), показали, что элементарной внутрипопуляционной группировкой в поселениях канадского бобра является семья (нередко называемая *колонией*), которая занимает охраняемый участок обитания, полностью обособленный от соседних участков либо слабо перекрывающийся с ними. В состав типичной семейной группы входит пара взрослых особей и их потомство, в том числе сеголетки и годовалые, реже двухгодовалые, особи. Число членов семейной группы варьирует от 2 до 12 (в среднем 5.7, n=50). Наряду с семейными группами, в популяциях канадского бобра присутствуют особи-одиночки

(приблизительно 15–20%), которые временно не имеют своей пары или заняты поисками подходящего участка обитания.

Семейные пары с потомством из одного или двух выводков (годовалые и сеголетки) составляли 71.4% от общего числа обследованных семейных групп. Остальные семейные группы были неполными из-за отсутствия взрослых самцов (Bradt, 1938). Есть данные, что в апреле, а также с июля по август, взрослые самцы держатся одиночками и редко посещают хатки и норы, занимаемые самками с детенышами (Townsend, 1953).

Поскольку половая зрелость у молодых особей обычно наступает в возрасте 15 месяцев, а расселяются они в возрасте около 2 лет, можно утверждать, что присутствие особей-родителей подавляет репродуктивные функции молодняка (Brady, Svendsen, 1981).

Исследование, проведенное в 1974–1978 гг. в штате Невада, США (Busher et al., 1983), показало, что при высокой плотности населения в составе семейных групп канадского бобра обнаруживается более двух взрослых особей, при этом среднее число членов группы составляет 8.2 (n=8). В трех группах из восьми присутствовали два взрослых самца, и в составе семи групп находились по паре взрослых самок.

Наблюдения свидетельствуют, что бобры обычно не используют для сооружения плотин и для кормежки деревья, растущие на значительном удалении (более 120 м) от берега водоема, хотя в ряде случаев отмечена транспортировка стволов на расстояние, превышающее 200 м. В сооружении плотин принимают участие все члены семейной группы, но текущим ремонтом и поддержанием плотин в надлежащем состоянии занимаются, в основном, взрослые самцы.

Наиболее высокая активность бобров в строительстве плотин отмечена в конце лета — начале осени (Townsend, 1953). В этот период они начинают активно заниматься валкой деревьев и постепенно переходят с зеленого корма на веточный. Одновременно бобры подновляют старые хатки и сооружают новые. Заготовка веточного корма и строительство плотин продолжаются до становления льда. Один гектар леса, в котором преобладают тополь или осина (*Populus spp.*), обеспечивает кормом семью бобров на период от 5 месяцев до года (Bradt, 1938; Hodgdon, Lancia, 1983).

Исследования, проведенные в Канаде (Aleksiuk, 1986), показали, что охраняемая территория, занимаемая семейной группой, может достигать 800 м в поперечнике. За пределами этой территории находится редко посещаемая периферийная зона шириной до 400 м. Мигрирующие особи избегают заходить на охраняемую территорию, поэтому агрессивные стычки между резидентами и мигрантами относительно редки. Лишь у одной из 150 обследованных летом мигрирующих особей обнаружены следы покусов (Aleksiuk, 1986). Прямые контакты между особями-соседями, по-видимому, еще более редки, поскольку между соседствующими семейными группами обычно распола-

гается полоса отчуждения, в пределах которой бобры практически не появляются. Ширина этой полосы, оцениваемая по такому параметру, как расстояние между ближайшими соседями, варьирует от 0.51 до 1.55 км (Busher et al., 1983). Тем не менее, регулярное патрулирование и запаховая маркировка границ семейно-группового участка отмечается у взрослых самцов даже при полном отсутствии особей-соседей.

Исследования, проведенные в 1974–1980 гг. (Brady, Svendsen, 1981; Шаповалов, 1982; Busher, 1983; Hodgdon, Lancia, 1983), дают представление о социальной организации семейных групп канадского бобра.

Несмотря на то, что семейная группа использует для отдыха одно общее убежище и совместно эксплуатирует свой участок обитания, активность ее членов вне убежища не скоординирована, и каждая особь индивидуально занимается валкой деревьев, заготовкой веточного корма или ремонтом плотины; во время кормежки бобры также стараются держаться поодиночке (Brady, Svendsen, 1981).

Взаимодействия между членами семейной группы отличаются дружелюбием, и агонистические контакты очень редки. Наиболее частая форма взаимодействий — назо-назальные контакты, обнюхивание партнера и взаимные чистки. Отмечаются и ритуализованные взаимодействия с игровой борьбой, в которой принимают участие и взрослые, и молодые особи (Шаповалов, 1982). Одна из характерных форм поведения детенышей — налезание на взрослых особей. Подобное поведение отмечено во время игр и у взрослых членов группы (Brady, Svendsen, 1981).

Инициаторами взаимодействий, связанных с обследованием партнера (в основном, это — назо-назальные контакты), чаще всего выступают сеголетки (64.5% от общего числа контактов, n=110), тогда как взрослые особи инициируют очень небольшое число контактов подобного рода (4.5%). Взрослым особям адресовано большинство назо-назальных контактов — 42.7% (Brady, Svendsen, 1981). Судя по соотношению адресованных и инициированных контактов, взрослая пара занимает доминирующее положение в семейной группе; вторую ступень в социальной иерархии занимают годовалые особи, а сеголетки располагаются на низших ступенях. Агонистические взаимодействия (n=12) отмечены в тех случаях, когда годовалые особи выпрашивали корм у взрослых (Brady, Svendsen, 1981). В этой ситуации взрослая особь делала короткий угрожающий выпад в сторону молодого зверька либо толкала его головой, если простой угрозы было недостаточно, чтобы заставить ретироваться назойливого “просителя”.

Сходные данные о взаимоотношениях молодых и взрослых особей получены в другом исследовании, автор которого (Busher, 1983) отмечает, что частота инициированных взаимодействий уменьшается с возрастом. Анализ 38 агонистических контактов показал, что старшие особи всегда доминировали над младшими. Следовательно, в семейных группах канадско-

го бобра проявляется возрастная иерархия доминирования. Вместе с тем, обнаруживаются и половые различия в поведении (Hodgdon, Lancia, 1983): самцы доминируют в маркировке и патрулировании территории, а также в обследовании и ремонте плотин, тогда как самки более активны в устройстве гнезда или строительстве хатки. Половых различий, связанных с заготовкой веточного корма, не выявлено.

Забота о потомстве у взрослых самцов проявляется, по крайней мере, в том, что они активно снабжают детенышей веточным кормом, поскольку последние начинают потреблять твердую пищу в возрасте полутора-двух недель (Hodgdon, Lancia, 1983). В первые дни после рождения детенышей активность всех членов семьи сосредоточена вблизи норы или хатки, где находится самка с новорожденными. Вместе с самкой активное участие в заботе о детенышах проявляют и годовалые особи, в том числе самцы. Основная форма поведения детенышей, которые впервые выходят из норы в возрасте от 2 недель до месяца, — следование за матерью и другими членами семейной группы.

Подводя итог изложенному, следует отметить, что в семейно-групповом образе жизни двух видов бобров обнаруживается значительное сходство, проявляющееся в активной охране и запаховой маркировке территории, толерантных отношениях и миролюбивых взаимодействиях между членами семейной группы, возрастной иерархии доминирования и распределении поведенческих ролей, кооперации при сооружении убежищ и плотин и заготовке кормов, отсрочке расселения и размножения молодняка, заботе о детенышах у взрослых самцов и полувзрослых особей. Наряду с этим, существуют и определенные различия. Территориальные отношения у речного бобра характеризуются более высокой напряженностью, о чем свидетельствует частые агрессивные стычки и значительное большее число ран, обнаруживаемых на теле взрослых особей. У речного бобра на вершине социальной иерархии находится взрослый самец, а у канадского бобра — семейная пара.

5.5. Семейство дикобразовых, Hystricidae

Среди представителей этого семейства относительно хорошо изучены индийский дикобраз, *Hystrix indica*, и южноафриканский дикобраз, *H. africaeaustralis*, однако сведения о пространственно-этологической структуре популяций этих видов в значительной степени фрагментарны.

Индийский дикобраз, *Hystrix indica*, распространен в Малой, Передней и Средней Азии, а также на юге азиатского континента. Этот крупный растительноядный грызун, вес которого достигает 18 кг, ведет преимущественно ночной образ жизни, питаясь сочными корневищами и луковицами растений. Самки в течение года приносят один или два выводка, до четырех дете-

нышей в каждом. Беременность длится около 3 месяцев, период молочного вскармливания — несколько недель. Детеныши обычно прячутся под животом самца или самки (Соколов, 1977; Tohmй G., Tohmй H., 1980; Sever, Mendelssohn, 1988).

По мнению многих исследователей, индийский дикобраз ведет оседлый образ жизни с образованием моногамных семейных пар, при этом оба родителя проявляют активную заботу о потомстве. Площадь охраняемого участка обитания, занимаемого семейной парой, зависит от биотопа и варьирует от 0.3 до 1.2 км^2 (в среднем 0.68 км^2). В пределах участка обитания имеется одно или несколько постоянно используемых убежищ. Взрослые одиночные особи, не нашедшие подходящую пару, перемещаются очень широко, и охрана территории у них отсутствует. Участки соседних семейных пар не перекрываются (Sever, Mendelssohn, 1984-1985; Morris, van Aarde, 1985).

В исследовании, проведенном в 1983–1984 гг. в Израиле с использованием радиотелеметрии, удалось установить форму и размеры участков обитания трех семейных пар и четырех одиночных самцов (Sever, Mendelssohn, 1991). Форма участков обитания семейных пар была относительно простой — в виде многоугольника с выпуклыми сторонами (рис. 5.5.1), тогда как одиночные самцы занимали индивидуальные участки более сложной конфигурации (рис. 5.5.2). Выявленные различия связаны, по-видимому, с высокой подвижностью самцов, не имеющих своей пары. В связи с этим площадь их участков обитания достигала 4.2 км^2 (в среднем 2.7 км^2).

Во время ночной кормежки самец и самка передвигаются вместе на расстоянии 0.5–3 м друг от друга. Самец обычно держится сзади, почти вплотную к самке. Следует отметить большую привязанность партнеров друг к другу и на отдыхе, и в периоды кормежки. Пары не распадались на протяжении всего исследования — с апреля 1983 г. по декабрь 1984 г. — и занимали постоянные участки обитания.

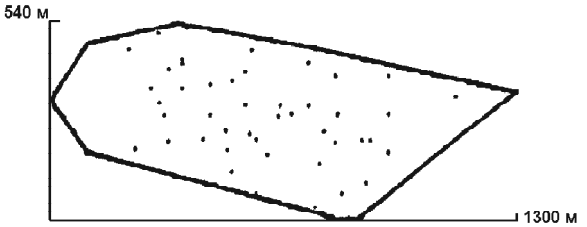


Рис. 5.5.1. Один из типичных примеров участка обитания, занимаемого семейной парой индийского дикобраза, *Hystrix indica* (по: Sever, Mendelssohn, 1991).

Рис. 5.5.2. Участок обитания одиночного самца индийского дикобраза, *Hystrix indica* (по: Sever, Mendelssohn, 1991).

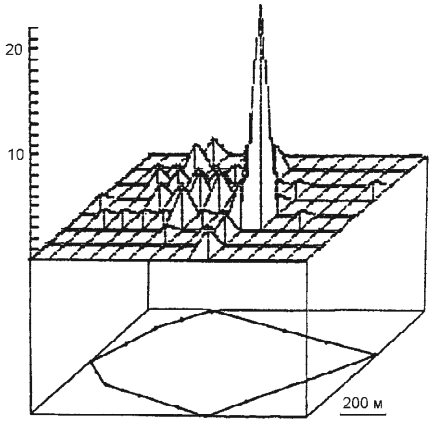


Рис. 5.5.3. Использование пространства в пределах участка обитания одной из семейных пар индийского дикобраза, *Hystrix indica*. Высота графа пропорциональна числу регистраций особей (максимум приходится на расположение основного убежища). Внизу — двумерная проекция семейно-группового участка (по: Sever, Mendelssohn, 1991, с изменениями).

Перемещения семейной пары за один ночной период активности охватывают только часть занимаемой территории. Обычно пара выбирает один из нескольких районов кормежки на своем участке обитания и проводит там практически всю ночь, возвращаясь в основное убежище под утро. В связи с этим максимальное количество регистраций особей приходится на район расположения убежища (рис. 5.5.3).

Поддержанию и укреплению парных связей у индийского дикобраза способствуют такие формы общения, как взаимное обнюхивание, следование за партнером, тактильные контакты, аллогруминг, а также относительно частые копуляции, которые не связаны с эстральным циклом самок (Morris, van Aarde, 1985; Sever, 1985, цит. по Sever, Mendelssohn, 1988).

Наблюдения за семью парами, содержащимися в небольших выгородках площадью 8 м^2 в течение 14 месяцев (Sever, Mendels-sohn, 1988), показали, что самцы спаривались в любое время года, в том числе с беременными и кормящими самками. Во всех случаях самки демонстрировали полную готовность к спариванию и не оказывали сопротивления самцам. На этом основании сделано заключение,

что копуляция у индийского дикобраза выполняет не только репродуктивную функцию, но служит средством поддержания и укрепления моногамных отношений. Высказано также предположение, что частые копуляции снижают вероятность спаривания со случайными партнерами и стимулируют рост фолликулов, как, например, у птиц (Birkhead et al., 1987).

Южноафриканский дикобраз, *Hystrix africaeaustralis*, также живет семейными группами, начало которым дают моногамные пары.

Исследования, проведенные в 1989–1990 гг. в южноафриканской саванне с использованием прямых наблюдений и радиотелеметрии (de Villiers et al., 1994; Corbet, van Aarde, 1996), показали, что семейные пары, занимавшие постоянные, частично перекрывающиеся участки обитания, не распадались на протяжении 11–18 месяцев исследований. Один из примеров пространственного распределения участков обитания взрослых особей показан на рис. 5.5.4.

В структуре семейно-группового участка обитания выделяется центральное охраняемое "ядро" с основной норой и реже посещаемая периферия, которая может перекрываться с соседними участками. Прямые взаимодействия между членами соседствующих семейных групп отмечаются

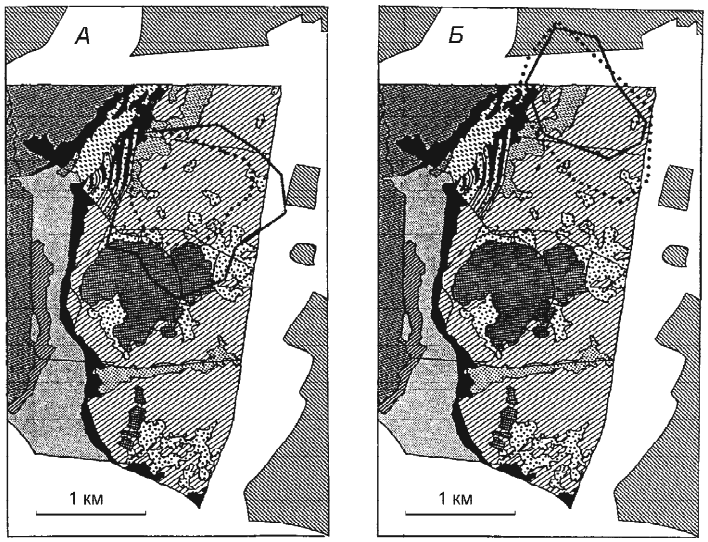


Рис. 5.5.4. Участки обитания взрослых самцов (очерчены сплошной линией) и самок (очерчены пунктиром) в двух семейных парах (*А, Б*) южноафриканского дикобраза, *Hystrix africaeaustralis* (данные получены с помощью радиотелеметрии). Штриховкой выделены разные типы растительных ассоциаций (по: de Villiers et al., 1994).

редко, и высокая степень монополизации "ядра" участка обитания обеспечивается, скорее, не охраной, а запаховой маркировкой территории (de Villiers et al., 1994).

Более подробных сведений о пространственно-этологической структуре поселений этого вида в доступных литературных источниках не найдено.

5.6. Семейство шиншилловых, Chinchillidae

У некоторых представителей семейства шиншилловых, в частности, у равнинной вискаши, *Lagostomus maximus*, описаны сложные семейные группировки. Равнинная вискаша — крупный грызун (взрослые самцы весят до 9 кг, а взрослые самки — 2.5–4.5 кг), распространенный в Парагвае и Аргентине и активный в темное время суток. Пик размножения этого вида приходится на середину апреля — первую половину июня. Беременность длится 154 дня. Каждая самка раз в год приносит одного или двух детенышей, которые после рождения несколько недель не выходят из норы. Молодые самки достигают половой зрелости в возрасте около 1 года, самцы — в возрасте 12–18 месяцев (Weir, 1971; Branch, 1993).

В состав сложных семейных групп равнинной вискаши входят от 1 до 3 взрослых самцов, несколько взрослых самок и молодняк. Каждая группа занимает обособленную систему нор, в которой насчитывается до 100 выходов. Территория, занимаемая семейной группой, используется ее потомками в течение многих лет (Llanos, Crespo, 1952, цит. по Branch, 1993).

Данные о системе использования пространства и социальном поведении равнинной вискаши получены в результате исследований, проведенных в 1985–1987 гг. в Аргентине в одном из поселений площадью около 13 га, на котором располагались участки трех семейных группировок (Branch, 1993). Наблюдения проводили на стационарных пунктах с помощью бинокля в свете луны или фонаря. Нескольких особей (10 самцов и 2 самки) дополнительно снабдили ошейниками с радиопередатчиками.

Исследования показали, что в поселениях равнинной вискаши очень высок уровень смертности, и средний срок пребывания особей на площадке наблюдений составлял 4.7 месяца для самцов (n=28) и 9 месяцев для самок (n=33). Ни один из самцов не оставался на площадке более одного сезона размножения. Причины исчезновения самцов могут быть связаны либо с миграцией, либо с гибелью от хищников или ран, полученных в агрессивных схватках с сородичами. С помощью радиотелеметрии удалось установить, что по вине хищников гибнет значительная часть особей, тогда как число мигрировавших самцов очень невелико: в радиусе 1 км от площадки наблюдений не обнаружена ни одна меченая особь.

Большинство молодых самок остается на материнских участках, а расселение молодых самцов задерживается на два года. В связи с этим

среди особей-резидентов обнаруживается очень высокая степень родства.

Основу семейных групп равнинной вискаши составляют взрослые самки, которые занимают постоянные норы независимо от присутствия взрослых самцов. Состав последних часто меняется в связи с гибелью от хищников, и в этом заключается еще одна особенность семейно-группового образа жизни этого вида.

Система спаривания близка к полигинии. Самцы конкурируют за размножающихся самок, и наиболее успешные монополизируют их участки обитания. Благодаря компактному расположению семейно-групповых участков, самцы получают возможность спариваться с самками из соседних семейных групп. Конкуренция самцов за самок отмечается в течение шести месяцев до начала сезона размножения и продолжается в сезон спариваний, поскольку состав взрослых особей этого пола постоянно обновляется. У самок после успешного спаривания образуется вагинальная пробка, препятствующая осеменению другими самцами. Следовательно, наиболее конкурентоспособный самец успешнее передает свои качества потомству.

Размер семейных групп у равнинной вискаши относительно мал — в среднем 2.7±2.4 особи (максимально — до 17). Значительная часть особей отнесена к категории одиночек, в том числе среди взрослых самцов — 35.4%, среди полувзрослых самцов — 24.6%, среди взрослых самок — 12.2%, среди детенышей — 8.6%. Одиночные самцы чаще встречались летом (с декабря по февраль) и осенью (с марта по май).

Большинство социальных взаимодействий зарегистрировано вблизи основных убежищ (нор), чаще посещаемых взрослыми самками и молодыми особями. Взрослые самцы предпочитали использовать временные норы на периферии семейно-группового участка. Такое предпочтение объясняется тем, что самцы используют временные норы в качестве убежищ при территориальных конфликтах с особями-соседями и мигрирующими самцами.

Наблюдения за семейными группами, в состав которых входили два или три взрослых самца, показали, что особи этого пола предпочитают держаться вместе и живут в одной общей норе. Отношения между ними не обостряются даже в сезон размножения. Индивидуальная дистанция между взрослыми самцами в среднем составляла 0.5–1.8 м (вариации связаны с различным составом семейных групп и сезоном года). Столь малая величина этого показателя свидетельствует, что самцы не препятствуют друг другу в доступе к самкам во время спариваний.

Взаимодействия между оседлыми особями и мигрантами были исключительно агрессивными. Чаще всего отмечали преследование (86% от общего числа агрессивных контактов, n=72), реже — схватки. В стычках с мигрантами принимали участие и самцы, и самки. Агрессивные контакты внут-

ри семейных групп были очень редкими, хотя индивидуальная дистанция во время кормежки порой не превышала нескольких сантиметров. Все агонистические взаимодействия ограничивались короткими выпадами в сторону партнера.

Среди миролюбивых взаимодействий в семейных группах отмечены назо-назальные контакты (n=10), социальные чистки (n=66) и аллогруминг (взаимные чистки), а также своеобразная форма "приветствия" в виде потирания подбородком о подбородок партнера (n=28). Все социальные чистки зарегистрированы вблизи основных нор. Взрослые самцы принимали участие во взаимных чистках реже (в 23% случаев), чем взрослые самки (77%) или детеныши (58%). Инициаторами "приветствия" чаще выступали молодые особи. Потирание подбородком можно рассматривать как своеобразную форму обмена запаховым секретом между членами семейной группы.

Асимметрия взаимодействий между взрослыми самками, а также между молодыми особями была низкой. Демонстрация доминирования взрослых самцов по отношению к самкам и молодым особям не отмечена. Иерархия доминирования среди взрослых самцов также не проявлялась, если не учитывать случаи, когда отдельные самцы предпочитали избегать контактов с другими особями своего пола. Можно полагать, что иерархия доминирования в семейных группах равнинной вискаши отсутствует либо проявляется в самой мягкой форме.

Высказано предположение (Branch, 1993) о значительном сходстве социальной организации семейных групп равнинной вискаши и чернохвостой луговой собачки (*Cynomys ludovicianus*). В пользу этого предположения свидетельствуют: сходный состав семейных групп, куда могут входить несколько взрослых самцов и самок с потомством; пространственная обособленность семейных групп; постнатальная филопатрия самок и обязательное расселение молодых самцов; наличие сложных форм социального поведения, выполняющего связующую функцию (аллогруминг); отсутствие агрессивных взаимодействий между членами семейной группы, в том числе между самцами даже в период спариваний. Однако, в отличие от чернохвостой луговой собачки, у равнинной вискаши слабее выражено территориальное поведение, и члены семейных групп не охраняют границ занимаемых участков обитания, хотя активно преследуют мигрирующих особей, если обнаруживают их на своей территории. Охрана границ семейно-группового участка затруднена в связи с ночным образом жизни равнинной вискаши, поскольку в темное время суток члены семейной группы не могут своевременно обнаружить приближающегося "чужака". В связи с этим запаховые метки взрослых особей располагаются вблизи основных нор, а не на периферии семейно-группового участка. Наличие нескольких самцов в составе семейных групп также облегчает защиту территории от мигрирующих особей.

5.7. Семейство тукотуковых, Ctenomyidae

Среди представителей этого семейства известен единственный вид с семейно-групповым образом жизни — туко-туко, *Ctenomys sociabilis*.

Туко-туко — относительно мелкий грызун, распространенный на южноамериканском материке, в частности, в Аргентине. Как и у других представителей семейства Ctenomyidae, для туко-туко характерен преимущественно подземный образ жизни. Самки в течение года приносят по одному выводку, в котором насчитывается от 2 до 6 детенышей, вынашиваемых в течение 14-15 недель (Weir, 1984, цит. по Lacey et al., 1997).

Исследование, проведенное в 1993-1995 г. в Аргентине (Lacey et al., 1997) с использованием методики повторных отловов на участке местности площадью 55 га и радиотелеметрических данных о перемещениях выборочных особей, позволило составить некоторое представление об образе жизни этого вида. За весь период работы на площадке наблюдений отловили в общей сложности 102 зверька, в том числе четырех взрослых самцов, 22 взрослых самки и 76 молодых особей. Анализ пространственного распределения нор показал, что в разные годы площадку наблюдений заселяли от 7 до 12 обособленных группировок, в состав которых входили как взрослые, так и молодые особи. Каждая группировка занимала отдельный участок обитания площадью от 75 до 1000 м^2. Соседние участки располагались на расстоянии от 20 до 200 м.

Анализ половозрастного состава 13 группировок показал, что в большинстве из них присутствовала пара взрослых особей с молодняком. В состав некоторых сложных группировок входило несколько взрослых самок (от 2 до 4), при этом все они принимали участие в размножении. Следует, однако, добавить, что в девяти группировках, по крайней мере, одна взрослая особь оказалась неучтенной вследствие избегания ловушек.

В каждой группировке взрослые и молодые особи жили в одной общей норе. Локусы их отловов распределялись относительно равномерно в пределах участка обитания. Об этом же свидетельствуют и радиотелеметрические данные, показывающие, что члены одной группы не выходят за границы участка обитания, определенные методом повторных отловов, далее чем на 2 м. Таким образом, выявленные группировки представляли собой агрегации, занимающие полностью обобществленные участки обитания, и, по сути, были семейными группами (Lacey et al., 1997).

Члены семейной группы наиболее интенсивно используют приблизительно четверть своей территории, при этом доля совмещения “индивидуальных” участков, судя по радиотелеметрическим данным, составляет значительную величину — от 68 до 85%. Характер использования пространства в одной из семейных групп, в состав которой входили взрослый самец и две размножающиеся самки, показан на рис. 5.7.1.

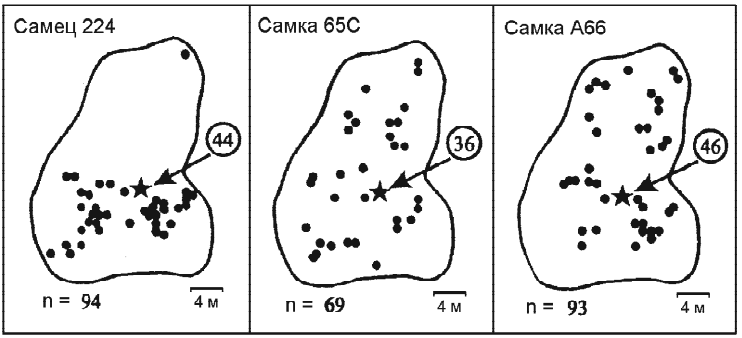


Рис. 5.7.1. Распределение точек регистраций взрослого самца и двух взрослых самок туко-туко *Ctenomys sociabilis* в пределах семейно-группового участка (n — общее число радиотелеметрических регистраций). Звездочкой обозначено положение гнездовой норы; цифры, обведенные кружком, показывают число регистраций в гнезде (по: Lacey et al., 1997, с изменениями).

Характер использования пространства дает основания полагать, что элементарные внутрипопуляционные группировки туко-туко представляют собой сложные семейные группы, в состав которых входит взрослый самец и от 1 до 4 взрослых самок с несколькими выводками молодых зверьков. Каждая семейная группа занимает обособленную территорию с достаточно хорошо очерченными границами, в пределах которой степень индивидуализации пространства очень низка. Все члены семейной группы живут в одной общей норе, где взрослые самки выводят потомство (Lacey et al., 1997).

Формирование семейно-группового образа жизни у туко-туко связывают с тем, что расселение молодняка, покидающего родительский участок обитания, редко бывает успешным. Однако и групповое существование приводит к снижению индивидуальной приспособленности, поскольку отрицательно сказывается на плодовитости самок (Lacey, 2004).

Более подробные сведения о пространственно-этологической структуре поселений этого вида отсутствуют.

5.8. Семейство восьмизубовых, Octodontidae

Дегу, *Octodon degus* — южноамериканский грызун, распространенный на территории 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 помету в год, в котором насчитывается от 3 до 8 детенышей (в среднем 5.3), но в наиболее благоприятные

годы могут приносить и два помета. Беременность длится 90–95 дней, а период лактации — от 4 до 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 живет семейными группами, в состав которых входят один или два взрослых самца и до пяти взрослых самок с молодняком (общим числом от 5 до 10 особей). Каждая семья занимает охраняемую территорию со сложной системой нор, однако самки не устраивают специальных гнезд для выращивания детенышей. 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; YбЊez, 1976, цит. по Ebensperger, Bozinovic, 2000; Ebensperger et al., 2004).

В 1973 г. проведены наблюдения за пятью семейными группами в одном из естественных поселений (Fulk, 1976). В состав одной из семейных групп входили пара взрослых самцов и пять взрослых самок; три из них были беременными к началу наблюдений и жили в одной общей норе. Каждая семья охраняла занимаемую территорию (рис. 5.8.1). Выходы из нор на территории семейной группы соединялись хорошо заметными тропинка-

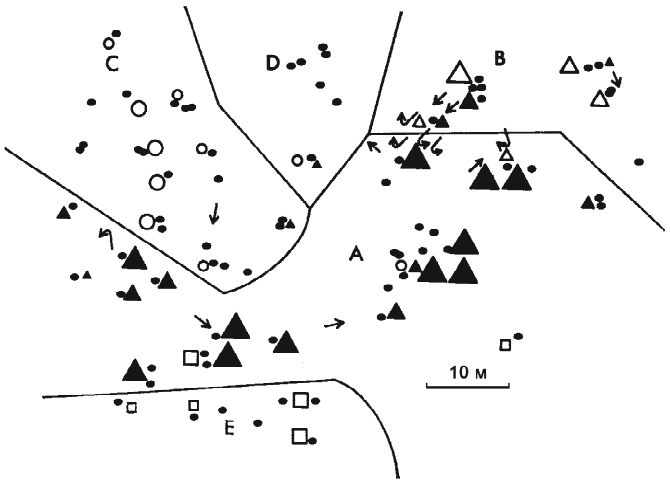


Рис. 5.8.1. Пространственная структура поселения дегу, *Octodon degus*, с пятью семейными группами (A-E). Кружками, треугольниками и квадратами отмечены места регистраций особей, в каждой семейной группе (размеры фигур пропорциональны числу регистраций). Черными точками показаны выходы из нор (по: Fulk, 1976).

ми. Через месяц после начала наблюдений в семейной группе А (с тремя беременными самками) появились 12 детенышей. Все детеныши жили вместе с самками в одной норе.

Взаимодействия между особями, входящими в состав семейной группы, 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 партнера. Среди элементов агонистического поведения чаще всего наблюдали выпады (удары партнера задними лапами) и боксирование в вертикальной стойке. Агрессивные взаимодействия, такие как преследование и схватки, происходили преимущественно при встрече особей из соседних семейных групп на общей границе между их участками (в 10 случаях из 14).

Распределение контактов между особями-соседями и членами семейных групп показано на рис. 5.8.2. Во взаимодействиях между особями-соседями преобладали элементы агрессивного и ритуализованного агонистического поведения — преследования (в том числе челночные), выпады и боксирование, тогда как контакты между членами семейных групп были преимущественно миролюбивыми. 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).

Наблюдения свидетельствуют, что взрослые самцы дегу принимают участие в выращивании потомства, и это выражается в регулярной доставке

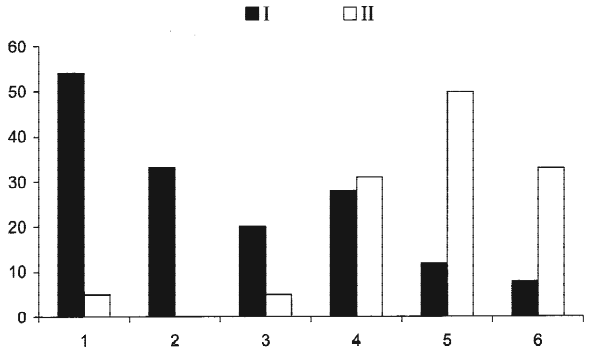


Рис. 5.8.2. Доля взаимодействий (%) между особями-соседями (I) и членами семейных групп (II), зарегистрированных в одном и поселений дегу, *Octodon degus*. 1 — преследования, 2 — боксирование, 3 — удары задними лапами, 4 — налезание на партнера, 5 — назо-назальные контакты, 6 — взаимные чистки (по: Fulk, 1976, с изменениями).

свежей травы в нору для кормления детенышей. В течение первой недели взрослые особи затаскивали детенышей в убежище, если они выходили на поверхность. Подобная забота о потомстве отмечена как у самок, так и у самцов. Детеныши в возрасте 2–3 недель становятся вполне самостоятельными и получают минимум заботы со стороны родителей. Заходы детенышей на территорию соседних семейных группы вызывали агрессивную реакцию со стороны ее хозяев.

Предполагается, что семейно-групповой образ жизни дегу возник в связи с необходимостью кооперации при рытье нор и подземных коммуникаций и для поддержания их в надлежащем состоянии. При рытье норы члены семейной группы выстраиваются цепочкой, поочередно продвигая грунт в сторону поверхности. Такая кооперация, существенно облегчающая и ускоряющая строительство подземных туннелей (Ebensperger, Bozinovic, 2000), обнаруживается и у других подземных видов грызунов, в частности, у голого землекопа, *Heterocephalus glaber* (Jarvis, Sale, 1971; Lovegrove, 1989).

5.9. Семейство землекоповых, Bathyergidae

Среди представителей этого семейства выделяется ряд видов (*Cryptomys hottentotus*, *C. damarensis*, *Heterocephalus glaber*), которые относят к эусоциальным, или истинно социальным, поскольку в некоторых чертах их экологии и поведения проявляется сходство с сообществами муравьев и термитов. Все три вида — растительноядные и ведут исключительно подземный образ жизни. Прямые наблюдения за этими грызунами в естественных условиях невозможны, поэтому данные о размножении, поведении и социальной организации элементарных внутрипопуляционных группировок получены, в основном, при наблюдениях за особями, содержащимися в лабораторных условиях (Bennett, Jarvis, 1988; Burda, 1990; Jarvis et al., 1994).

Готтентотский пескорой, *Cryptomys hottentotus*, распространен в степных и пустынных районах Центральной и Южной Африки и предпочитает песчаные биотопы. Число самцов в популяциях этого вида превышает число самок (соотношение полов равно 1.3:1.0). Размножение круглогодичное. Беременность длится от 12 до 16 недель (в среднем 14 недель), при этом ее продолжительность находится в обратной зависимости от числа эмбрионов. Самки ежегодно приносят до двух выводков, в каждом из которых насчитывается от 1 до 3 детенышей (в среднем — 2.17). Период лактации длится 10–15 недель (в среднем 12 недель). Смертность среди молодняка достигает 30%. В неволе взрослые особи доживают до 8 лет, и самки остаются фертильными на протяжении всей жизни (Burda, 1990).

Семейные группировки этого вида состоят, как правило, из пары взрослых особей и нескольких выводков разного возраста (в общей сложности до

12 особей). Установить точный состав семей удается не всегда, поскольку часть особей при отловах остается в норах. Судя по результатам исследования, проведенного в Южной Родезии (Genelly, 1965), в некоторых семейных группах отсутствовали взрослый самец или самка, а в состав одной из семей входили два взрослых самца (рис. 5.9.1).

Сложно устроенные норы этого вида нередко располагаются в термитниках, причем гнездовая камера находится выше уровня земли и, благодаря этому, не заливается водой в сезон дождей. Подземные ходы в каждой норе широко расходятся во всех направлениях и пересекаются с подземными коммуникациями соседних семейных групп, так что установить границы между ними не представляется возможным (Genelly, 1965).

Молодые особи, выловленные из одной норы и помещенные в общую клетку, росли очень медленно и не размножались. Если же зверьков рассаживали по парам в отдельные клетки, их рост ускорялся, и через соответствующее время у самок появлялся приплод. Каждая пара занимала одно общее гнездо, и взаимодействия между партнерами во всех случаях оставались миролюбивыми. Если пара не размножалась в течение года, смена половых партнеров способствовала благополучному появлению потомства.

При содержании в общей клетке с особями-родителями молодняк не размножается даже в зрелом возрасте. Молодые самки не спариваются ни

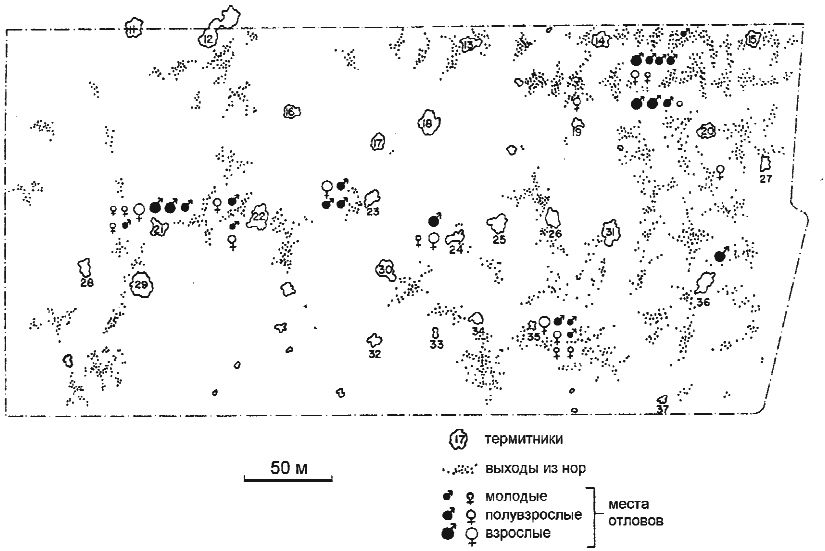


Рис. 5.9.1. Пространственное распределение шести семейных групп и одиночных особей готтентотского пескороя, *Cryptomys hottentotus*, на площадке мечения размером 11 га в 1962 г. в Южной Родезии (по: Genelly, 1965)

с отцом, ни с братьями, равно как и молодые самцы не спариваются с матерью. Как показывают экспериментальные исследования, запаховые стимулы особей-родителей, особенно кормящей самки, подавляют репродуктивные функции молодняка (Burda, 1990).

Все члены семейной группы агрессивно реагируют на "чужаков" своего пола, при этом уровень агрессивности самок, особенно беременных и кормящих, более высок, чем у самцов. Взаимодействия последних с "чужаками" были в значительной степени ритуализованными. Однако чужие детеныши могут успешно войти в состав сформировавшейся семейной группы (Burda, 1990).

В зависимости от массы тела, окраски шерстного покрова и выполнения внутригрупповых функций, членов семейной группы можно разделить на шесть категорий: (1) новорожденные (в возрасте до 10 дней), с массой тела от 6 до 11 г, постоянно находятся в гнезде и лишены шерстного покрова; (2) детеныши (в возрасте до 15 недель), вес которых достигает 34 г, имеют шерстный покров черного цвета; (3) полувзрослые особи (в возрасте от 12 до 24 недель) весят 45–55 г, покрыты шерсткой серовато-коричневого цвета и принимают участие в рытье подземных туннелей и доставке гнездового материала; (4) "помощники" (в возрасте старше 24 недель) весят от 50 до 60 г, покрыты шерсткой темно-коричневого цвета, проводят большую часть времени в гнезде, ухаживая за детенышами, доставляют корм в гнездо из подземных хранилищ и периодически участвуют в рытье подземных туннелей; (5) "рабочие" и "солдаты" (в возрасте от 25 до 37 недель) весят от 60 до 70 г, покрыты шерсткой светло-коричневого цвета, большую часть времени занимаются рытьем подземных туннелей, гнездостроением, доставкой корма в подземные хранилища, подготовкой новых гнездовых камер; (6) размножающаяся пара — самые крупные особи в семейной группе (возраст старше 1.5 года, вес самки достигает 116 г, вес самца — до 140 г), с шерстным покровом цвета светлой охры; большую часть времени проводят в гнезде.

Исследования, проведенные в Замбии, показали, что из 45 отловленных в природе особей, представляющих пять семейных групп, 29 (65%) относились к категории "рабочих" и "солдат", 15 (33%) — к "помощникам", и одна — к детенышам. Ни одна особь, относящаяся к категории размножающихся, в ловушки не попала (Burda, 1990).

Дамарский пескорой, *Cryptomys* (=*Fukomys*) *damarensis*, распространен в засушливых регионах Юго-Западной и Центральной Африки. Размножение, как и у готтентотского пескороя, круглогодичное. Беременность длится от 11 до 13 недель дней, чаще всего 85-87 дней. Самки приносят до двух выводков в год, в каждом из которых бывает от 2 до 4 детенышей (в среднем 2.8). Молодые особи в возрасте около 6 недель становятся вполне самостоятельными, питаются твердой пищей и участвуют в рытье подзем-

ных ходов. Уровень смертности очень высок, и хотя взрослые особи доживают до 10 лет, ежегодная убыль в популяциях этого вида составляет в среднем около 30% (Bennett, Jarvis, 1988; Jarvis et al., 1994; Kawalika, Burda, 2007).

В состав семейных групп входит в среднем 16 особей (максимально — до 41), в их числе — взрослая размножающаяся самка, один или два взрослых самца и несколько выводков неполовозрелых особей разного возраста. Масса тела взрослых зверьков достигает 208 г (в среднем 131 г), при этом половой диморфизм в размерах тела, в отличие от готтентотского пескороя, отсутствует (Bennett, Jarvis, 1988; Bennett et al., 1994).

Самка на последних стадиях беременности активно занимается устройством гнезда, и в этом ей помогают другие члены семейной группы. Они покидают гнездо лишь накануне родов. Никаких агрессивных действий со стороны беременной самки при этом не отмечено (Bennett, Jarvis, 1988).

Большинство молодых особей в семейной группе принадлежит к двум "кастам рабочих" (пассивных и активных), занимающихся, главным образом, рытьем и расчисткой подземных тоннелей и доставкой корма. Молодые и полувзрослые особи, в отличие от готтентотского пескороя, практически не заботятся о детенышах; в крайнем случае, они способны затащить детеныша в гнездо (Bennett, Jarvis, 1988; Bennett, 1990).

Доминирующее положение в семейной группе занимает взрослый самец (или один из двух взрослых самцов). Основатели семейной группы своим присутствием подавляют размножение молодых особей, однако последние сохраняют потенциальную возможность размножаться и реализуют ее при отсаживании в отдельную клетку. С самкой спаривается единственный взрослый самец или, как в некоторых семейных группах, два взрослых самца. У большинства других самцов, входящих в состав семейной группы, отмечается сперматогенез, но половое поведение не проявляется, и они не принимают никакого участия в ухаживании за взрослой самкой. У дочерних самок овуляция отсутствует из-за пониженной секреции гонадотропных гормонов (Bennett, Jarvis, 1988; Bennett et al., 1994). Фактически, в семейных группах этого вида проявляется инцест-табу, и размножение молодых зверьков (в случае выселения из семейной группы) возможно лишь при образовании пары с неродственной особью.

Распад семейных групп и расселение молодняка в большинстве случаев происходит только после гибели особей-основателей семьи. Более того, если это случается в сухой сезон, молодняк не расселяется до начала сезона дождей, пока увлажненная почва не станет более податливой для рытья (Jarvis et al., 1994).

Исследование, проведенное в 1986–1987 гг. в пустыне Калахари (Южная Африка) с использованием радиотелеметрии (Lovegrove, 1988), показало, что семейная группировка из 20 особей (5 самок и 15 самцов) использовала

сложную систему нор на площади около 13000м^2 (218×60 м). В пределах этого участка располагались пять кормовых зон и три гнездовые норы. Главная гнездовая нора (Г3) находилась между кормовыми зонами III, IV и V (рис. 5.9.2).

Основным источником корма служили клубни *Acanthosicyos naudinianus*. Это растение спорадично росло повсюду, и массовое скопление его клубней было обнаружено между кормовыми зонами I и II.

Всех особей в этой группировке можно было разделить на три возрастные категории: старшая — 8 самцов (весом 150–200 г), средняя — 2 самки и самец (весом 100–150 г) и младшая — 3 самки и 6 самцов (весом 80–100 г). Наблюдения в лабораторных условиях показали, что все зверьки демонстрировали подчиненное положение по отношению к самому крупному самцу (весом 197 г), который, по-видимому, был доминантом — основателем семьи. Среди самок не обнаружено ни одной репродуктивной особи, и это, возможно, объясняется тем, что удалось отловить не всех членов семейной группы, либо связано с гибелью единственной размножающейся самки (что наиболее вероятно). Зверьки младшей возрастной категории составляли

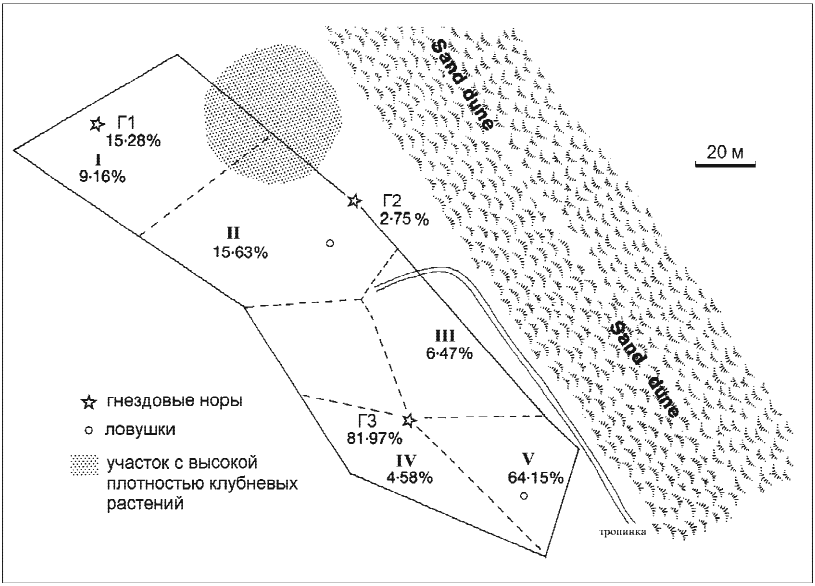


Рис. 5.9.2. Схема участка обитания, занимаемого группировкой из 20 особей дамарского пескороя, *Cryptomys damarensis* (по данным радиотелеметрии в пустыне Калахари). Проценты указывают долю времени, проведенного особями в кормовых зонах (I–V) и гнездовых норах (Г1–Г3). Остальные пояснения в тексте (по: Lovegrove, 1988).

“касту рабочих”, тогда как большинство самцов из старшей возрастной категории (за исключением самца-доминанта) относились к “касте солдат” (охранников). Последние находились в разных гнездовых камерах. Подобное рассредоточение облегчает своевременное обнаружение “чужаков” или хищников.

Более подробные данные о социальном поведении дамарского пескороя получены при наблюдениях за шестью семейными группами, выловленными в природе и помещенными в искусственные сооружения, состоящие из нескольких пластиковых гнездовых камер, соединенных пластиковыми туннелями (Jacobs et al., 1991). В каждой семье насчитывалось от 12 до 25 особей. При анализе взаимодействий между членами семейной группы выявлено наличие линейной иерархии доминирования. Доминирующие особи инициировали такие акты, как атаки с укусами партнера, толчки головой, перелезание через партнера и некоторые другие. Для подчиненных особей характерны защитные позы, чистка партнера, опускание головы, подлезание под партнера. Абсолютным доминантом в каждой семейной группе был самый крупный самец, спаривающийся с самкой, и размножающаяся пара занимала высшее положение в семейной иерархии. Неполовозрелые самцы занимали положение субдоминантов, а на самой низкой ступени иерархии находились неполовозрелые самки. Линейный характер иерархии доминирования служит свидетельством ее высокой стабильности.

Иерархический статус особей в семейных группах дамарского пескороя зависит, прежде всего, от их пола, и самцы, за некоторыми исключениями, обычно доминируют над самками. В социальной организации семейной группы важную роль играет чистка партнера, и порядок груминга служит показателем иерархического статуса: самец-доминант и размножающаяся самка всегда являются реципиентами при груминге и никогда не чистят других особей; соответственно, инициатор чистки всегда занимает подчиненное положение. Выдвинуто предположение, что груминг выполняет умиротворяющую функцию и подавляет агрессивность партнера (Jacobs et al., 1991).

Ангольский пескорой, *Cryptomys* (*Fukomys*) *mechowi*, по своему образу жизни мало отличается от дамарского пескороя. В состав семейных групп этого вида входит до 60 особей, которых можно разделить на три возрастные категории: молодые (до 50 г), полувзрослые (самки — 50–200 г, самцы — 50–250 г) и взрослые (самки — более 200 г, самцы — более 250 г). Расселение молодняка и обновление состава семейных групп у этого вида происходит низкими темпами (Kawalika, Burda, 2007).

Голый землекоп, *Heterocephalus glaber*, распространенный в Кении, Сомали и Эфиопии, населяет районы с очень плотным щебнистым грунтом и питается сочными корнями, луковицами и корневищами растений. Взрослые особи этого вида, в отличие от других представителей рассмат-

риваемого семейства, лишены волосяного покрова, за исключением редких вибрисс, растущих по всему телу. Кроме того, они отличаются небольшим весом (в среднем около 30 г) и пойкилотермностью. Для добывания корма используется сложная сеть подземных коммуникаций, совокупная длина которых достигает 3.5 км. Сложная система ходов соединяет гнездовые камеры и подземные хранилища с запасами корма (рис. 5.9.3).

Размножение у голого землекопа круглогодичное. Беременность длится 78–84 дня. Самки ежегодно приносят по 4–5 выводков, в среднем по 14 детенышей в каждом. В неволе у некоторых самок рождались очень крупные выводки — до 27 детенышей. В популяциях этого вида отмечена высокая смертность молодняка, в основном из-за хищников. В неволе взрос-

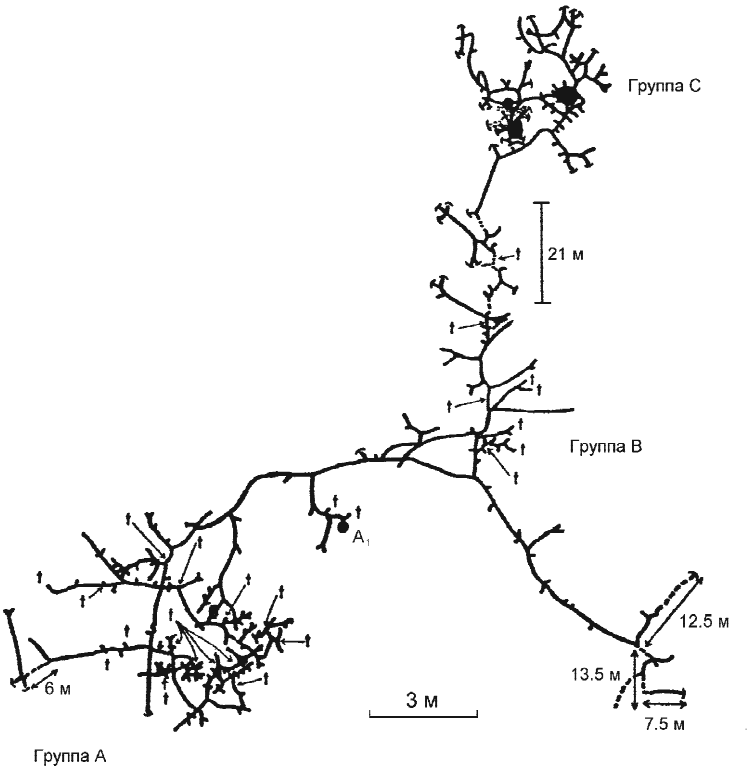


Рис. 5.9.3. План системы нор и подземных коммуникаций, соединяющих участки обитания трех семейных групп (A-C) голого землекопа, *Heterocephalus glaber*; t — расположение частично обнаженных корневищ и луковиц кормовых видов растений (по: Jarvis, Sale, 1971).

лые особи доживают до 18 лет, однако из-за высокого уровня смертности состав неполовозрелых особей в семейных группах полностью обновляется в течение трех лет (Jarvis, 1978, 1981; Bennett, Jarvis, 1988; Honeycutt, 1992; Jarvis et al., 1994).

Семейные группы голого землекопа очень многочисленные — в их состав входит от 40 до 90 особей, а в некоторых случаях — до 300 (Bennett, Jarvis, 1988; Jarvis et al., 1994). В каждой семье имеется единственная и самая крупная размножающаяся самка (называемая, как у муравьев и термитов, "царицей"), спаривающаяся с несколькими выборочными самцами, а также несколько выводков молодых особей, которые, в зависимости от выполнения специфических функций, делятся на несколько "каст" (Jarvis, 1981). Большинство молодых и самых мелких особей принадлежит к касте "рабочих", занимающихся, главным образом, рытьем и расчисткой подземных тоннелей, а также 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 детенышами (Jarvis, 1981), а другая часть — к касте "солдат", обеспечивающих охрану участка обитания семейной группы (Jarvis, 1988, цит. по Honeycutt, 1992). Представители всех трех каст (и самцы, и самки) не принимают участия в размножении, пока находятся в составе семейной группы (Jarvis, 1981).

Наблюдения в неволе показывают, что все члены семейной группы в периоды отдыха собираются в одном общем гнезде. В случае опасности "рабочие" и "помощники" быстро выносят детенышей из гнезда, а когда опасность минует, уже все члены семейной группы возвращают их обратно в гнездо. Молодые зверьки, достигшие возраста 1–2 месяцев, становятся членами касты "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 ее гибели. Большинство особей в течение всей жизни остается в составе касты "рабочих" (Jarvis, 1981).

Помимо "рабочих" и "помощников", в семейных группах голого землекопа имеется очень немногочисленная "каста переселенцев", члены которой отличаются значительным весом благодаря накопленному жиру, не занимаются ни рытьем нор, ни доставкой подстилочного материала или корма, ни ухаживанием за детенышами (Bromham, Harvey, 1996; O'Riain et al., 1996). Они выполняют особую функцию — покидают в определенный момент свою семейную группу и внедряются в состав другой группы либо

образуют новую семейную пару с незнакомым партнером и, тем самым, снижают высокую степень инбридинга, характерного для популяций голого землекопа; исследования показывают, что генетическое сходство обнаруживается не только у членов одной семейной группы, но и у особей из соседних семейных групп (Honeycutt, 1992).

Единственная размножающаяся самка ("царица") и спаривающиеся с ней самцы не принимают участия ни в охране территории, ни в обустройстве гнезда, ни в добывании корма. Их биологическая функция связана исключительно с размножением и заботой о детенышах, которых они согревают своим теплом и регулярно вылизывают. Самка-царица отличается высоким уровнем агрессивности по отношению ко всем младшим членам семейной группы и занимает в ней высшее иерархическое положение. Основатели семейной группы, в особенности самка, своим присутствием подавляют размножение молодых особей, однако последние сохраняют потенциальную способность к репродукции и реализуют ее при отделении от семьи.

Хотя с доминирующей самкой спариваются только несколько выборочных самцов (максимум — до трех), у большинства других взрослых особей этого пола, никогда не ухаживающих за самкой, отмечается сперматогенез. У дочерних самок овуляция задерживается из-за пониженной секреции гонадотропных гормонов под влиянием запаховых стимулов доминирующей самки. Внутри норы имеется одно общее место ("туалет"), где скапливается помет и моча всех членов семейной группы. После уринации зверьки обычно чистятся задними лапами и наносят на свое тело выделения других особей, в том числе и доминирующей самки. Полагают, что некоторые компоненты ее мочи, попадая на тело дочерних самок, подавляют репродуктивную функцию (Jarvis, 1981). В отсутствие доминирующей самки (например, после ее гибели), среди наиболее крупных подчиненных самок резко обостряется конкуренция, и в результате появляется новая доминирующая самка, одержавшая успех в агрессивных взаимодействиях (Honeycutt, 1992; Bennett et al., 1994; Jarvis et al., 1994).

Резюмируя изложенное, можно выделить следующие основные черты пространственно-этологической структуры поселений эусоциальных видов грызунов: (1) элементарными внутрипопуляционными группировками являются семейные группы, в состав которых входят особи-основатели (как правило, взрослая самка с одним или двумя-тремя взрослыми самцами); (2) каждая семейная группа занимает обособленный и активно охраняемый участок обитания со сложной системой подземных коммуникаций, в пределах которого степень индивидуализации пространства очень низка; (3) высшее иерархическое положение в семейной группе занимает взрослый самец или взрослая самка, либо семейная пара, а остальные члены группы занимают подчиненное поло-

жение, в соответствии с их возрастом и репродуктивным статусом; (4) социальная организация семейной группы проявляется в распределении поведенческих ролей между особями, среди которых выделяется размножающаяся пара или группа (самка с несколькими самцами) и несколько категорий (каст) молодых особей, обеспечивающих, наряду с особями-родителями, заботу о новорожденных детенышах, а также занимающихся рытьем нор и расчисткой подземных коммуникаций, доставкой корма и гнездового материала, охраной территории; (5) иерархическая организация семейных групп обусловливает дифференцированное размножение и задержку роста и полового созревания молодых особей, занимающих подчиненное положение; (6) характерной чертой социальной организации семейных групп эусоциальных видов является задержка расселения молодых особей, большинство из которых остается в составе семейной группы на протяжении всей жизни.

5.10. Обобщенная характеристика пространственно-этологической структуры популяций рассмотренных видов

Материалы, изложенные в главе 5, свидетельствуют, что для ряда представителей семейств Cricetidae, Muridae, Sciuridae, Castoridae, Hystricidae, Chinchillidae, Ctenomyidae, Octodontidae и Bathyergidae характерен семейно-групповой образ жизни, при котором в составе семейной группы, кроме размножающийся пары или репродуктивного "ядра" (самец с двумя-тремя самками, реже самка с двумя-тремя самцами), присутствует несколько выводков разновозрастных молодых особей. Благодаря задержке расселения молодняка, в составе семейных групп может насчитываться несколько десятков и даже сотен особей, как, например, у некоторых видов семейства Bathyergidae. Наряду с этим, встречаются виды с очень небольшими семейными группами (например, *Lasiopodomys mandarinus, Microtus ochrogaster, M. pinetorum, Hystrix indica, Lagostomus maximus*), объединяющими пару взрослых особей с двумя-тремя детенышами.

Каждая семейная группа обычно занимает обособленный участок обитания с высокой степенью его монополизации за счет активной охраны и маркировки территории (за исключением *Mus specilegus*), в которой принимают участие и взрослые, и молодые особи. У ряда видов (например, *Heterocephalus 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, за исключением некоторых представителей семейства

Sciuridae, впадающих в зимнюю спячку, и ряда видов семейства Cricetidae и Muridae (например, *Lasiopodomys brandti, M. ochrogaster*, *M. specilegus*), у которых образуются зимовочные группировки за счет объединения семейных групп с неродственными особями.

Взаимоотношения между соседними семейными парами или семейными группами можно охарактеризовать как территориальное доминирование, поскольку члены семейных групп изгоняют со своей территории всех "чужаков". Подобные же отношения складываются между территориальными самками в сложных семейных группах некоторых видов (например, у *Meriones unguiculatus, Rhombomys opimus, L. brandti, Ondatra zibethicus).* Отношения между особями внутри семейных групп характеризуются, прежде всего, 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 *Cynomys ludovicianus* и *Marmota 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 самой мягкой форме, и у многих видов (например, *M. unguiculatus*, *R. opimus*) выражается в демонстрации аффилиативных форм поведения у подчиненных (молодых) особей по отношению к старшим, так что для описания подобной социальной структуры более точно подходит термин *иерархия соподчинения*.

Социальная организация семейных групп многих видов отражает, скорее, не ранговое положение особей, а их функциональные роли. Основатели семьи, особенно самцы, наиболее активны в маркировке и охране территории. В случае гибели их функции переходят к взрослым самкам или перераспределяются между полувзрослыми особями (как, например, у *M. unguiculatus*, *R. opimus, L. brandti,* некоторых видов *Marmota*). У эусоциальных видов (*Cryptomys hottentotus*, *C. damarensis*, *H. glaber*) специализация в распределении поведенческих ролей достигает наивысшей степени.

Практически у всех видов хорошо развиты интеграционные формы поведения, способствующие увеличению сплоченности членов 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 (например, хаток у бобров и ондатры, курганчиков у *M. specilegus*), плотин у бобров, а также при добывании и запасании кормов, в ухаживании за детенышами.

Система спаривания у видов, относящихся к рассматриваемой категории, весьма лабильна. У многих из них образуются моногамные пары, однако половые партнеры (особенно самцы) в сезон размножения могут спа-

риваться с особями из соседних семейных групп. Поэтому, наряду с моногамией, отмечается полигамия, факультативная полигиния и полиандрия. В связи с этим под моногамией у рассматриваемой категории видов во многих случаях следует понимать не систему спаривания, а социальные отношения партнеров. Для эусоциальных видов характерна либо моногамия, либо полиандрия.

Характерной чертой репродуктивной биологии 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. Механизмы подавления репродуктивных функций молодняка изучены слабо, но результаты ряда исследований показывают, что они могут быть связаны с влиянием запаховых стимулов, содержащихся в экскретах и моче взрослых размножающихся особей, которые ингибируют секрецию половых гормонов у молодых особей. 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 новорожденных детенышах. 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, M. bobac*), при этом у молодых самок обнаруживается относительно хорошо выраженная филопатрия, благодаря которой, по-видимому, и формируются сложные семейные группировки с несколькими взрослыми размножающимися самками.

Особняком стоят некоторые представители семейства Sciuridae (например, *C. ludovicianus* и *M. olympus*), у которых относительно высок уровень внутригрупповых агонистических взаимодействий и отсутствует прямая забота о потомстве у самцов. По-видимому, 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, M. ochrogaster*, *M. specilegus*, у которых обнаруживается сезонная вариабельность пространственно-этологической структуры с образованием зимовочных агрегаций, характерных для типа III.

Положение некоторых видов (например, *Ctenomys sociabilis*) остается не вполне определенным, поскольку недостаток данных не позволяет с высокой степенью надежности отнести их к той или иной категории.

6

ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ЭВОЛЮЦИЯ СОЦИАЛЬНОСТИ У ГРЫЗУНОВ

Обобщенные характеристики, приведенные в разделах 2.7, 3.10, 4.6 и 5.10, отражают, фактически, все многообразие типов пространственно-этологической структуры популяций грызунов. Особое положение занимают, пожалуй, лишь синантропные виды (*Mus domesticus, M. musculus, Rattus norvegicus, R. rattus* и некоторые другие), у которых элементарные внутрипопуляционные группировки по своему составу могут быть и простыми семейными группами, и сложными агрегациями взрослых разнополых особей. Однако группировки синантропных видов, образующиеся по обыкновению на семейной основе, отличаются от семейных групп свободноживущих грызунов жесткой иерархией доминирования и отсутствием механизмов подавления размножения молодняка. Подобная социальная организация, по-видимому, наиболее адаптивна в условиях жесткой конкуренции за ограниченные ресурсы чрезвычайно изменчивой антропогенной среды обитания. В таких условиях успешно выживают лишь виды с лабильной пространственно-этологической структурой, которая легко перестраивается при смене среды обитания с антропогенной на естественную, и наоборот (Reiff, 1956; Barnett, 1958, 1969; Telle, 1966; Соколов, Ляпунова, 1982; Соколов и др., 1990; Калинин, 1995).

Изменчивость характеристик пространственно-этологической структуры в пределах каждого их четырех выделенных типов (I-IV) обнаруживается и у свободноживущих грызунов. Более того, пространственно-этологическая структура популяций некоторых видов сочетает в себе признаки, характерные для пограничных типов, например, II и III, или III и IV. Существование подобных промежуточных вариантов следует рассматривать как совершенно естественное явление, связанное, во-первых, с имманентным качеством всех биологических систем — разнообразием, и, во-вторых, с возможными эволюционными трансформациями пространственно-этологической структуры, о которых подробнее будет сказано ниже.

Следует признать, что предложенная типологическая классификация в значительной степени формализована (как, кстати говоря, и любая другая классификация), поскольку в ее основу положено ограниченное число качественных и количественных показателей, в том числе: степень индивидуализации (или монополизации) участков обитания, наличие сезонных изменений в системе использования пространства, состав элементарных

внутрипопуляционных группировок, прочность парных связей, асимметрия взаимодействий, сроки расселения молодняка. Как известно, живая природа с трудом вписывается в искусственные рамки теоретических построений, поэтому правильнее говорить лишь о большем или меньшем соответствии пространственно-этологической структуры поселений конкретных видов тому или иному формально выделенному типу. Следует также признать, что положение многих видов в типологической классификации до сих пор остается неопределенным, и это связано, прежде всего, с недостатком точных сведений об их социальной организации.

6.1. Типологическая классификация пространственно-этологической структуры и социоэкологический подход

Типологическая классификация пространственно-этологической структуры полезна, прежде всего, в том отношении, что позволяет выделить ряд общих признаков, указывающих на значительное сходство в образе жизни разных видов, независимо от их таксономической принадлежности (табл. 6.1.1). Опираясь на это сходство, можно анализировать эволюционные факторы, способствующие формированию однотипной социальной организации у видов, не связанных близким родством и живущих в разных экологических условиях.

Даже при самом поверхностном сравнении четырех типов пространственно-этологической структуры популяций грызунов легко обнаруживаются отчетливо выраженные тенденции, связанные с увеличением степени агрегированности особей в составе элементарных внутрипопуляционных группировок, дифференциацией размножения и усложнением социальной организации. В частности, снижение степени пространственной сегрегации особей при переходе от типа I к типу IV сопряжено с усложнением социальной структуры. Для особей-одиночек (тип I) характерны эквипотенциальные и преимущественно агрессивные взаимодействия, обеспечивающие относительную изоляцию их участков обитания, особенно среди однополых партнеров. В устойчивых агрегациях (тип II) взаимодействия становятся более ритуализованными, и у самцов, конкурирующих за самок, формируется относительно стабильная иерархия доминирования. Подобная иерархия обнаруживается и у некоторых видов, относящихся к категории условно одиночных (тип I), однако она существует очень непродолжительное время (в течение короткого периода спариваний) и крайне нестабильна (социальный ранг особей неоднократно меняется при изменении состава временных агрегаций самцов). В слабо консолидированных семейных группах (тип III) устанавливается система толерантных отношений с

Таблица 6.1.1. Типы пространственно-этологической структуры (ПЭС) популяций грызунов и их основные характеристики

Сравниваемые показатели	Типы ПЭС			
	I	II	III	IV
Степень индивидуализации участков обитания (КИИП)	Высокая у особей обоего пола	Высокая у самок и относительно низкая у самцов	Низкая в пределах семейно-группового участка	Низкая в пределах семейно-группового участка
Охрана территории	У некоторых видов и отдельных категорий особей	У взрослых самок некоторых видов в сезон размножения	У взрослых особей; ограничена сезоном размножения	У всех взрослых и полувзрослых членов семейных групп
Смена системы использования пространства	Сезонная, с усилением индивидуализации участков	Сезонная, с усилением агрегированности участков	Сезонная, с усилением индивидуализации участков	Отсутствует
Состав группировок	Временные ассоциации самцов вблизи самок	Постоянные ассоциации самцов и самок	Слабо консолидированные семейные группы	Структурированные семейные группы
Расселение молодняка	В короткий период после выхода из выводковых нор	В короткий период после выхода из выводковых нор	По достижении половой зрелости (слабая филопатрия)	Отсроченное (хорошо выраженная филопатрия)
Устойчивые парные связи	Отсутствуют	Отсутствуют	Умеренно-стабильные	Стабильные
Характер взаимодействий между членами группы и социальная структура	Агрессивный; территориальное доминирование у самок; иерархия доминирования у самцов	Агонистический; территориальное доминирование у самок; иерархия доминирования у самцов	Умеренно-толерантный; возрастная иерархия; возможна иерархия доминирования у самцов	Толерантный; иерархия соподчинения и распределение поведенческих ролей

признаками возрастной иерархии, но без отчетливого распределения поведенческих ролей. В структурированных семейных группах (тип IV) формируется иерархия соподчинения с явным возрастным лидированием, распределением поведенческих ролей и кооперацией во многих сферах деятельности. Усложнение социальной организации сопряжено с дифференциацией размножения: у особей-одиночек (тип I) размножение, фактически, ничем не лимитировано; в агрегациях (тип II) репродуктивный успех самцов в значительной степени зависит от их социального ранга; в семейных группах (типы III и IV) размножаются только взрослые особи–основатели семьи, тогда как размножение молодняка подавлено.

В определенном смысле можно говорить также о преемственности между разными типами пространственно-этологической структуры и о возможных эволюционных преобразованиях образа жизни вида в целом, связанных с изменением пространственно-этологической структуры. Подобные трансформации не зависят от ранга таксона, и пространственно-этологическая структура популяций близкородственных видов (как, например, у песчанок *Meriones tamariscinus, M. meridianus, M. libycus, M. unguiculatus* или сурков *Marmota monax, M. flaviventris, M. olympus*) может относиться к разным типам. По мнению некоторых исследователей (например, Eibl-Eibesfeldt, 1953), социальную организацию видов, называемых условно одиночными (с пространственно-этологической структурой типа I), можно рассматривать как наиболее примитивную. Следуя этой логике, наиболее сложной следует признать социальную организацию видов с семейно-групповым образом жизни (тип IV).

Здесь мы вплотную подходим к проблеме эволюции социальности, т.е. группового образа жизни. Принимая во внимание все, изложенное выше, у грызунов под эволюцией социальности можно понимать переход от условно одиночного к семейно-групповому образу жизни.

Социоэкологический подход, доминирующий в исследованиях феномена социальности, подразумевает поиск внешних факторов, способствующих группированию животных (Crook, 1970; Crook et al., 1976). У грызунов, по мнению большинства исследователей, к таковым следует, прежде всего, отнести ограниченное распределение кормовых ресурсов, пресс хищников и специализацию, связанную с переходом к подземному образу жизни (Lovegrove, Wissel, 1988; Burda, 1990; Hoogland, 1995; Ebensperger, 1998).

В групповом образе жизни грызунов обнаруживаются как положительные, так и отрицательные стороны. К позитивным можно отнести более эффективную защиту от хищников, в частности, благодаря специфическим сигналам при их обнаружении, как, например, у наземных беличьих (Barash, 1973b; Armitage, 1981; Hoogland, 1981), и успешное выживание потомства благодаря набору большей массы тела перед расселением, преемственности опыта взрослых особей и переживанию неблагоприятного

сезона в составе группы (Barash, 1974b; Armitage, 1981; Arnold, 1990). К перечисленному можно добавить взаимопомощь между родственными особями (например, при выкармливании детенышей), "наследование" участка обитания, занимаемого членами одной семьи, и некоторые другие преимущества (Emlen, 1994). К негативным сторонам относятся обострение внутривидовой конкуренции за ресурсы (включая партнеров для размножения) и увеличение риска распространения инфекций и паразитарных заболеваний (Hoogland, 1979; Van Vuren, 1996; Ebensperger, 1998).

В рамках социоэкологической концепции подразумевается, что переход к групповому образу жизни осуществляется в том случае, если комбинация факторов, благоприятствующих группированию, обеспечивает повышение индивидуальной приспособленности и успешное выживание особей при одновременной компенсации влияния негативных факторов. Однако даже сами основатели социоэкологического подхода признают, что при формировании любой группы особей действие негативных факторов проявляется сразу, тогда как те или иные преимущества, в частности, коллективная защита от хищников, вырабатываются позднее в процессе длительной эволюции (Crook, 1970; Crook et al., 1976). В этом усматривается логическая ущербность и методологическая ограниченность социоэкологического подхода, универсальность которого многими исследователями ставится под сомнение еще и в связи с тем, что он не объясняет, почему многие виды приспосабливаются к сходным экологическим условиям разными способами, и почему у некоторых видов формируется однотипная социальная структура в разных экологических условиях. Значительные затруднения возникают также при анализе эволюционных предпосылок семейно-группового образа жизни (Emlen, 1994).

Попытаемся проанализировать, насколько адекватен социоэкологический подход при анализе феномена социальности грызунов и факторов ее эволюции.

6.2. Факторы среды, способствующие группированию особей

В рамках социоэкологического подхода сформулирована идея, согласно которой разные варианты социальной структуры отражают адаптацию вида к определенному распределению кормовых ресурсов и их сезонной динамике (Crook, 1970; Crook et al., 1976). Такая закономерность действительно прослеживается у ряда видов. В качестве примера можно привести сусликов *Citellus beecheyi* и *C. lateralis*, у которых обнаружена положительная корреляция между локальной плотностью населения и плотностью травянистой растительности (Edge, 1934; McKeever, 1964, цит. по Armitage, 1981). Другой пример показывает, что в поселениях лесного сурка, *Marmota*

monax, вблизи клеверных полей площадь индивидуальных участков меньше, а степень их перекрывания больше, чем в других, менее кормных, биотопах (de Vos, Gillespie, 1960; Anthony, 1962). Образование мультигаремных поселений желтобрюхого сурка, *M. flaviventris*, также связывают с влиянием кормовой базы (Johns, Armitage, 1979). Эти примеры показывают, что распределение кормовых ресурсов служит одним из факторов, способствующих группированию (концентрации) особей в поселениях грызунов или, во всяком случае, увеличению степени перекрывания их участков обитания.

Формирование агрегаций логически можно объяснить тем, что питание легкодоступной, обильной и высококалорийной пищей, в частности, семенами или плодами растений, благоприятствует, во-первых, оседлому образу жизни, и, во-вторых, увеличению степени перекрывания участков обитания. Благодаря стабильной кормовой базе и высокой энергетической ценности кормов формируются относительно постоянные агрегации взрослых разнополых особей, примеры которых легко найти среди многих мышевидных грызунов (роды *Apodemus, Clethrionomys, Gerbillus, Meriones, Maxomys*) и беличьих (роды *Citellus, Sciurus*, *Xerus, Callosciurus, Funambulus*). Степень открытости биотопов не является определяющим фактором при формировании агрегаций, поскольку они образуются у видов, обитающих как в степях и пустынях (например, песчанки и суслики), так и в лесах и других закрытых биотопах (мыши, полевки, многие тропические виды грызунов).

Помимо кормовых ресурсов, на социальную организацию грызунов оказывают влияние и другие факторы, однако вычленить их среди множества других непросто. Около 40 лет назад Д. Бараш (Barash, 1974b) предложил гипотезу, согласно которой климатические условия, ограничивающие длительность периода наземной активности, оказывают существенное влияние на сроки расселения молодняка и социальную организацию трех видов североамериканских сурков: у лесного сурка *M. monax*, относящегося к условно одиночным видам, нажировка наиболее длительная (до 150 дней), и молодняк этого вида расселяется в текущем сезоне в возрасте нескольких месяцев; у желтобрюхого сурка *M. flaviventris* нажировка короче (70-100 дней), и молодые особи расселяются на втором году жизни, а у олимпикского сурка *M. olympus*, у которого образуются наиболее консолидированные семейные группы, период наземной активности самый короткий (40-70 дней), и молодняк расселяется на третьем году жизни. Эта гипотеза была проверена на двух популяциях желтобрюхого сурка, *M. flaviventris*, поселения которого располагались в разных климатических условиях — на высотах 2900 и 3400 м над уровнем моря (Armitage, 1977). Исследование показало, что в поселениях *M. flaviventris* на высоте 3400 м длительность периода нажировки была столь же короткой, как в популяциях *M. olympus*, однако

темпы роста детенышей в этих поселениях оказались более высокими, чем на высоте 2900 м, а не наоборот, как можно было ожидать теоретически. Таким образом, гипотеза, выдвинутая Д. Барашем, не нашла своего подтверждения. Этот пример наглядно свидетельствует, что, казалось бы, логически вполне обоснованная гипотеза, объясняющая влияние внешней среды на социальную организацию близкородственных видов, оказывается несостоятельной, если подвергается соответствующей проверке на разных популяциях одного вида, находящихся под влиянием тех же внешних факторов.

Нет, однако, никаких сомнений, что к наиболее социальным среди наземных беличьих относятся виды с крупными размерами тела, низкой скоростью роста и коротким сезоном наземной активности. Семейно-групповой образ жизни характерен и для других крупных грызунов, обитающих как в открытых, так и закрытых биотопах: ондатра (*Ondatra zibethicus*), бобры (*Castor fiber, C. canadensis*), ряд представителей трибы Hystricomorpha, отличающихся значительными размерами тела (*Hystrix indica, Dolichotis patagonum, Lagidium peruanum, Lagostomus maximus*). Полагают, что у крупных грызунов формирование семейных групп предопределено медленным развитием детенышей, не способных к самостоятельному существованию в раннем возрасте и потому вынужденных длительное время оставаться вместе с особями-родителями (Barash, 1974b; Arnold, 1990).

У видов с мелкими размерами тела и высокой скоростью роста предпосылки семейно-группового образа жизни не столь однозначны, и в связи с этим сформулировано несколько гипотез, объясняющих формирование семейных групп. В частности, высказано предположение, что семейные группы образуются в условиях недостатка благоприятных для вида мест обитания при их мозаичном распределении, а также при незначительном прессе хищников (Hoogland, 1981). Полагают также, что семейные группы могут возникать в условиях жесткого ограничения возможности успешного размножения в раннем возрасте (Emlen, 1994). Ряд исследователей склоняется к тому, что семейно-групповому образу жизни способствует приспособление вида к относительно однородной и стабильной среде с бедными кормовыми ресурсами: в этих условиях низкая плотность популяции затрудняет поиск половых партнеров, и поэтому становится выгодным образование постоянных пар, дающих начало моногамным семьям (Carter, Getz, 1993; Getz, Carter, 1996; Getz, McGuire, 1997). У этой гипотезы есть более раннее и расширенное толкование (Slobodchifoff, 1984), согласно которому образование моногамных или полигинических семейных групп зависит от обилия и распределения кормовых ресурсов. Последние можно оценивать по доступности (обильные или скудные) и распределению (равномерному или мозаичному). При мозаичном распределении

обильных кормов возникают предпосылки к образованию семейных групп с одним самцом и несколькими самками; при равномерном распределении скудных кормов образуются моногамные пары. Логика здесь такова: при обильных и мозаично распределенных кормовых ресурсах одиночные самцы и самки не способны охранять участки обитания, обеспечивающие их необходимым количеством корма, поэтому они вынуждены объединяться в группы для коллективной охраны участков обитания. С другой стороны, если скудные кормовые ресурсы распределены равномерно, то на ограниченном участке обитания их хватает лишь для пары взрослых особей и относительно малочисленного потомства, поэтому в этих условиях выживают только моногамные семьи. При равномерном распределении относительно обильных кормов сохраняются условия, благоприятствующие образованию моногамных пар, поскольку конкуренция за ресурсы достаточно высока при отсутствии необходимости в коллективной защите участков обитания. При мозаичном распределении скудных кормов возникают условия, оптимальные для существования семейных групп с несколькими самками, если обилие кормов не снижается до уровня, при котором выживание вида становится невозможным. К сожалению, очень сложно доказать наличие причинно-следственной связи (а не просто корреляции!) между распределением и качеством кормовых ресурсов, с одной стороны, и стратегией использования пространства и размножения, с другой стороны. В связи с этим сформулированная выше гипотеза пока не находит убедительных подтверждений.

Формированию семейных групп, по-видимому, способствует и переход к подземному образу жизни, при котором существенно повышаются энергетические затраты на добывание корма. В этих условиях выживают виды со структурированными семейными группами, в которых рытье подземных коммуникаций и доставка корма облегчаются благодаря кооперации деятельности многих особей (Burda, 1990; Ebensperger, 1998; Smorkatcheva, 2003; Сморкачева, 2007). Аргументация, приводимая в пользу этой гипотезы, достаточно убедительна и позволяет сделать более широкое обобщение: семейно-групповому образу жизни способствуют условия, при которых повышение приспособленности и успешное выживание группировок (=семейных групп) достигается за счет кооперации усилий при добывании корма, а также в других видах деятельности: рытье нор и подземных коммуникаций, фуражировании, охране территории, воспитании потомства. Внешние условия при этом могут быть разными, но такими, что особи-одиночки не могут успешно конкурировать с группами, в которых для выполнения трудоемких процессов объединяются усилия многих особей. Подобные группы могут быть только семейными, поскольку для кооперации необходима социальная организация с системой толерантных взаимоотношений и иерархической структурой, подавляющей

или, по крайней мере, снижающей до минимума проявления внутривидовой агрессии. Как показывают материалы, изложенные главе 5, кооперация в различных формах деятельности широко развита практически у всех видов со структурированными и действительно иерархически организованными семейными группами. С другой стороны, как показывают современные исследования, переход к подземному образу жизни способствует усложнению социальной организации только тех видов, у которых существуют к этому определенные предпосылки, унаследованные от предковых форм (Сморкачева, 2007).

Итак, переход к семейно-групповому образу жизни у грызунов осуществляется под влиянием многих факторов, в том числе тех, которые не связаны с прямым воздействием среды обитания, и это обстоятельство с трудом сочетается с социоэкологическим подходом. Следует, прежде всего, помнить, что начало сложным семейным группам дают семейные пары, и прочные парные связи возникают только при условии подавления агрессивности в отношениях между половыми партнерами, столь типичной для условно одиночных видов. Возникает закономерный вопрос: каковы же внешние условия или иные факторы, обеспечивающие подавление агрессивности партнеров и способствующие укреплению парных связей? В рамках социоэкологического подхода внятного ответа на этот вопрос пока не найдено.

6.3. Проксимальные механизмы социализации

Основываясь на результатах исследований, проведенных в последние два десятилетия на ряде видов птиц и млекопитающих, можно делать некоторые предположения о возможных поведенческих и физиологических механизмах, способствующих подавлению внутривидовой агрессивности и формированию прочных парных связей.

В частности, установлено, что характер взаимодействий между половыми партнерами (агрессивный либо толерантный) в значительной степени определяется уровнем тестостерона в крови самцов и динамикой его секреции в репродуктивный период: у видов с беспорядочной системой спаривания (промискуитет) или полигинией высокий уровень секреции тестостерона поддерживается на протяжении всего сезона размножения, и этим объясняется высокая частота агрессивных контактов между ними, а также между разнополыми партнерами; у видов с моногамными парами отмечается лишь кратковременное повышение секреции тестостерона, приуроченное к периоду спариваний, поэтому уровень агрессивности самцов относительно низок, а взаимоотношения между половыми партнерами отличаются толерантностью и миролюбием (Crews, Moore, 1986; Wingfield et al., 1990). Кроме того, обнаруживается отрицательная корреляция между уровнем секреции тестостерона и проявлением заботы о потом-

стве у самцов (Brown et al., 1995; Clark et al., 1992, 1997; Clark, Galef, 2001). Хотя родительское поведение регулируется многими гормонами, в том числе эстрадиолом, вазопрессином, пролактином и окситоцином (Wynne-Edwards, 2001), тестостерон играет наиболее заметную роль в регуляции взаимоотношений между половыми партнерами, а также между особями-родителями и их потомством.

Уровень секреции тестостерона у самцов зависит от многих факторов и, в первую очередь, от наследственности, поэтому в популяции любого вида присутствуют особи как с высоким, так и низким уровнем секреции половых стероидов. Помимо наследственности, на секрецию тестостерона влияют и другие факторы. В исследованиях на монгольской песчанке, *M. unguiculatus*, показано, что индивидуальный уровень секреции тестостерона зависит, в частности, от особенностей внутриутробного развития детенышей: у эмбрионов самцов, которые располагаются в матке между эмбрионами того же пола, секреция тестостерона выше, чем у тех, что располагаются между эмбрионами самок (Clark et al., 1992). Уровень секреции тестостерона у самцов достигает пика в возрасте 3–4 месяцев, а затем существенно снижается (Probst, 1987); параллельно с этим у особей этого пола возрастает проявление заботы о потомстве (Clark, Galef, 2001).

Таким образом, обнаруживается явная взаимосвязь между уровнем секреции половых стероидов, степенью агрессивности к половым партнерам (которую можно рассматривать в качестве одного из показателей прочности парных связей) и проявлением родительской заботы: чем ниже секреция тестостерона у самцов, тем они более миролюбивы в отношениях с самками и активнее проявляют заботу о детенышах. Оценка характера взаимодействий между особями-родителями и их дифференцированного вклада в выращивание потомства (особенно у самцов) может иметь ключевое значение для понимания проксимальных механизмов, способствующих укреплению социальных связей и формированию семейных групп.

Ниже приведено краткое изложение результатов исследования родительского поведения четырех видов грызунов (Громов, 2004в) с пространственно-этологической структурой, относящейся к четырем разным типам: *Cricetulus migratorius* (тип I), *Clethrionomys rutilus* (тип II), *Microtus arvalis* (тип III) и *Lasiopodomys brandti* (тип IV). Известно, что забота о потомстве у грызунов может быть как прямой (кормление, обогревание и вылизывание детенышей), так и косвенной (гнездостроение и доставка корма в гнездо). Для оценки прочности парных связей и прямого родительского вклада использованы такие показатели, как суммарное время нахождения особей-родителей в гнезде и продолжительность взаимных чисток, а также длительность вылизывания детенышей. Соответствующие количественные оценки приведены в таблице 6.3.1.

Таблица 6.3.1. Количественные показатели (M±m, за 1 час наблюдений), характеризующие взаимодействия между особями-родителями и их дифференцированный вклад в заботу о потомстве, у четырех видов грызунов с разными типами пространственно-этологической структуры (ПЭС)

Тип ПЭС, вид, пол, число особей (n)	Время совместного нахождения особей-родителей в гнезде (мин)	Суммарная продолжительность чисток партнера (сек)	Время нахождения в гнезде каждого из родителей (мин)	Суммарная продолжительность вылизывания детенышей (сек)
I. *Cricetulus migratorius*	0			
Самки (*n*=10)		0	37.3±3.0	78.4±13.1
II. *Clethrionomys rutilus*	14.5±4.9			
Самки (*n*=10)		4.6±2.9	44.6±1.9	92.0±10.0
Самцы (*n*=10)		4.2±1.4	18.6±6.3	10.1±4.4
III. *Microtus arvalis*	39.6±3.1			
Самки (*n*=11)		2.9±0.9	49.1±1.7	110.1±14.1
Самцы (*n*=11)		6.0±1.6	46.9±2.8	30.5±4.8
IV. *Lasiopodomys brandti*	50.6±1.5			
Самки (*n*=8)		9.3±2.3	53.1±1.3	81.7±13.1
Самцы (*n*=8)		16.1±3.6	56.1±0.7	38.6±9.2

У серого хомячка, *C. migratorius*, заботу о детенышах проявляют только самки, агрессивно реагирующие на самцов, приближающихся к гнезду. Что касается парных связей, то они ограничиваются лишь спариванием самцов и самок в период размножения. В связи с этим ни совместное нахождение особей-родителей в гнезде, ни взаимные чистки у этого вида не зарегистрированы. Следовательно, парные связи у серого хомячка следует признать наименее прочными в рассматриваемом ряду видов.

У трех указанных выше видов полевок парные связи более прочные, о чем можно судить хотя бы по тому, что самцы и самки могут одновременно находиться в гнезде, а самцы, к тому же, принимают участие в заботе о потомстве. Наряду с этим, обнаруживаются существенные межвидовые различия, тесно связанные с типом пространственно-этологической структуры. У красной полевки, *C. rutilus*, в пяти парах из десяти самцы избегали находиться в одном гнезде с самкой и детенышами. В остальных парах они периодически обогревали детенышей в гнезде и изредка вылизывали их. В среднем, самцы и самки *C. rutilus* совместно проводили в гнезде с

детенышами значительно меньше времени, чем родительские пары *M. arvalis* и *L. brandti* (табл. 6.3.1). В свою очередь, у *M. arvalis* этот показатель был достоверно ниже, чем у *L. brandti*. Суммарное время чисток партнера в семейных парах *C. rutilus* и *M. arvalis* было приблизительно равным и достоверно более низким, чем в семейных парах *L. brandti*. Что касается продолжительности вылизывания детенышей, то у самок всех четырех видов достоверных различий не обнаружено. Напротив, самцы полевок, ведущих семейно-групповой образ жизни (*M. arvalis, L. brandti*) вылизывали детенышей достоверно дольше, чем самцы *C. rutilus*.

Результаты проведенного исследования позволяют сделать следующие выводы. Во-первых, в рассматриваемом ряду видов при переходе от типа I к типу IV обнаруживается отчетливая тенденция укрепления парных связей между половыми партнерами, проявляющаяся в увеличении времени их совместного пребывания в гнезде, а также в возрастании продолжительности взаимных чисток. Во-вторых, проявляется не менее отчетливая тенденция усиления заботы о потомстве, причем, главным образом, за счет увеличения родительского вклада самцов, который отсутствует у *C. migratorius* (тип I), минимален у *C. rutilus* (тип II) и максимален у *L. brandti* (тип IV). Совокупный родительский вклад, оцениваемый по продолжительности нахождения особей-родителей в гнезде и груминга детенышей, минимален у одиночных видов (тип I) и максимален у видов с семейно-групповым образом жизни (тип IV). В целом, прямой родительский вклад связан с различными формами тактильной стимуляции детенышей (скучивание с ними в гнезде и периодический груминг), и эта стимуляция также усиливается в сравниваемом ряду видов.

Экспериментальные исследования дают основания полагать, что тактильная стимуляция обеспечивает формирование стереотипа поведения с повышенной родительской заботой, который может передаваться от родителей потомству и закрепляться в череде поколений. Подтверждением тому служат результаты экспериментов по перекрестному выкармливанию выводков у двух видов полевок, *Microtus ochrogaster* и *M. pennsylvanicus* (McGuire, 1988). У прерийной полевки, *M. ochrogaster*, заботу о детенышах проявляют оба родителя, а у пенсильванской, *M. pennsylvanicus*, — исключительно самки. Самцы *M. pennsylvanicus*, выкормленные семейными парами *M. ochrogaster*, впоследствии проявляли повышенную заботу о собственных детенышах. В другом исследовании сравнивали две популяции *M. ochrogaster* — в штатах Иллинойс и Канзас (Roberts et al., 1998). В более сухих условиях Канзаса у прерийной полевки обнаружены не моногамные, а полигамные семейные группы с менее устойчивыми парными связями, слабо выраженной филопатрией молодняка и пониженной родительской заботой у самцов. Эксперименты с перекрестным выкармливанием детенышей парами, образованными особями из разных популяций, по-

казали, что “гибридные” детеныши наследуют поведенческие характеристики самцов с повышенной заботой о потомстве.

Показательно также, что у общественной полевки, *M. socialis*, повышенная забота о потомстве, характерная для особей, имеющих опыт выкармливания нескольких выводков, проявляется не у самок, а у самцов, причем наиболее существенные различия обнаруживаются, опять-таки, по такому показателю, как груминг детенышей (Anisimova, Gromov, 2006).

Таким образом, дополнительная тактильная стимуляция детенышей на ранних стадиях постнатального развития может приводить к существенным изменениям в их поведении по достижении половой зрелости, и эти изменения в наибольшей степени проявляются у самцов. Возникает закономерный вопрос: как повлияет на поведение потомства искусственное снижение тактильной стимуляции, например, при отсадке самцов, у видов с семейно-групповым образом жизни?

Ответ на этот вопрос был получен в экспериментах с семейными парами обыкновенной полевки в лабораторных условиях (Громов, 2008, в печати). Для проведения экспериментов были подобраны пары неродственных особей в возрасте 2.5–3 месяцев, выкармливающие первые выводки. Одну группу (контроль, 12 пар) составляли пары особей, выращенных в полных семейных группах (с двумя особями-родителями). Другую группу (опыт, 12 пар) составляли особи, выращиваемые в неполных семейных группах (без взрослого самца) в трех поколениях (для усиления возможного эффекта на поведение детенышей). Последующие наблюдения показали, что самцы третьего поколения, выращенные в неполных семейных группах (опыт), значительно реже и менее продолжительно чистили самок, а также проводили в гнезде, обогревая детенышей, значительно меньше времени по сравнению с контролем. Таким образом, искусственное снижение тактильной стимуляции детенышей со стороны взрослых самцов приводит к существенным изменениям в поведении потомков того же пола по достижении ими половой зрелости. У самок подобного эффекта не обнаружено, и это, с одной стороны, можно объяснить значительно более выраженным консерватизмом материнского поведения, на формирование которого слабо влияют внешние факторы, но, с другой стороны, — существенно меньшим влиянием самцов на формирование родительского поведения самок. Присутствие самца не является необходимым условием для развития нормального материнского инстинкта, и это доказывается, в частности, тем, что у подавляющего большинства видов грызунов заботу о потомстве проявляют исключительно самки. Совершенно иная ситуация складывается у самцов: для формирования родительского поведения, связанного с прямой заботой о потомстве у особей этого пола, присутствие в семье взрослого самца является крайне важным и необходимым условием. И поскольку влияние самца проявляется в таких формах поведе-

ния, как скучивание с детенышами и груминг (вылизывание), именно тактильную стимуляцию можно рассматривать в качестве проксимального механизма социализации, обеспечивающего формирование прочных парных связей и стереотипа поведения "заботливых отцов", столь характерного для многих видов грызунов с семейно-групповым образом жизни. Этот механизм, по-видимому, играет важную роль в эволюции социальности (т.е. перехода к семейно-групповому образу жизни) у грызунов.

Значение тактильной стимуляции в эволюции социальности грызунов еще предстоит оценить, для чего требуются дополнительные исследования. Перспективным следует признать и детальное изучение гормональных механизмов родительского поведения, тесно связанного с формированием прочных социальных связей в сообществах грызунов

6.4. Социальная среда и эволюция семейно-группового образа жизни у грызунов

Многие современные исследователи приходят к убеждению, что формирование сложных форм социального поведения, равно как и образование структурированных семейных групп грызунов, происходит под влиянием не только экологических факторов, но и социальной среды, под которой подразумевается непосредственное социальное окружение — половые партнеры, родственные особи и ближайшие соседи. Влияние социальной среды может быть прямым — через агрессивные или миролюбивые взаимодействия с особями своего вида, или 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, объясняют формирование разных вариантов социальной организации приспособлением особей к прессу социального давления, или, иными словами, к различной плотности социальной среды, под которой они подразумевают "напряженность сигнального биологического поля …, дополненную прямыми взаимодействиями партнеров" (Попов, Чабовский, 2005). Подразумевается также, что у наиболее социальных видов плотность социальной среды должна быть высокой, а у несоциальных (условно одиночных) — низкой (Гольцман и др., 1994).

Перспективность такого подхода к анализу эволюции социальности грызунов представляется сомнительной. Прежде всего, следует отметить, что его авторы (Гольцман и др., 1994) не приводят никаких оценок плотности социальной среды, поэтому не понятно, на чем основано утверждение о существенных межвидовых различиях по этому показателю. Более того, оценить плотность социальной среды, исходя из приведенного выше

определения, не представляется возможным. “Напряженность” сигнального биологического поля (Наумов, 1973), методика оценки которой пока еще не разработана, и частота прямых взаимодействий между особями в естественных группировках зависят от множества неконтролируемых внешних факторов — сезона года, погодных условий, времени суток, локальной плотности популяции и многих других. Вследствие этого корректное сравнение данных, полученных в разных условиях, оказывается невозможным даже для представителей одного вида. Кроме того, в предлагаемом подходе игнорируется характер взаимодействий партнеров (миролюбивый, нейтральный либо агрессивный), который влияет на социальные отношения в значительно большей степени, чем частота прямых контактов.

Вряд ли может быть перспективным и другой подход, основанный на анализе исключительно частных проявлений социальной организации, например, упорядоченности или избирательности межполовых связей, которым придается ведущее значение в эволюционном социогенезе, в отрыве от других ее характеристик (Чабовский и др., 2007). Авторы этого исследования показали, что у двух видов песчанок, ведущих одиночный (*Psammomys obesus*) и семейно-групповой образ жизни (*Rhombomys opimus*), обнаруживается сходство в системе социо-сексуальных отношений, которую можно охарактеризовать как социальная полигиния, основанная на устойчивых избирательных связях между постоянными половыми партнерами (хотя крепость этих связей различна: слабая у *P. obesus* и сильная у *R. opimus*).

Обзоры, приведенные в главах 2, 3, 4 и 5, позволяют сделать вполне определенный вывод, что подобное сходство в системе социо-сексуальных отношений существует у многих видов с разными типами пространственно-этологической структуры. Например, признаки моногамии обнаруживаются не только у видов с семейно-групповым образом жизни (типы III и IV), но также и среди условно одиночных видов (тип I) в форме псевдомоногамных или квазимоногамных связей (как, например, у *Microtus oeconomus* или *Arvicola terrestris*). Кстати, при детальном рассмотрении во многих случаях оказывается, что моногамия характеризует, скорее, систему социальных отношений, нежели систему спаривания.

Можно поставить вопрос о причинах существования такого сходства или факторах, которые этому способствуют, но вряд ли при этом найдется удовлетворительное объяснение разных путей эволюционного развития видов, которое, в конечном итоге, приводит к формированию полярных или одинаковых социальных структур. Точно так же крайне неубедительной представляется точка зрения вышеупомянутых авторов (Чабовский и др., 2007), полагающих, что объединению самцов и самок *P. obesus* на одной норе препятствует конкуренция за ограниченные пищевые ресурсы.

На самом деле, причины этого явления гораздо более глубоки, и здесь следует задаться другим вопросом: 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? Ведь многие из них не являются узкими пищевыми специалистами, как *P. obesus*, и не испытывают острого недостатка в кормовых ресурсах. Следовательно, слабость парных связей трудно объяснить обостренной внутривидовой конкуренцией за корма. К тому же, как показано выше, существуют гипотезы, объясняющие формирование моногамных пар именно влиянием условий среды с бедными кормовыми ресурсами.

В вопросе об эволюции социальности грызунов более плодотворным, на мой взгляд, представляется подход, основанный на сравнении базовых характеристик пространственно-этологической структуры. Материалы, изложенные в главах 2–5, показывают, что при сравнительном анализе пространственной структуры элементарных группировок можно с высокой степенью вероятности предсказывать особенности социальной организации вида. Такие показатели, как степень пространственной сегрегации особей и характер социальных взаимодействий (в частности, соотношение миролюбивых и агрессивных контактов), их асимметрия и ряд других, могут служить объективной и, к тому же, вполне корректной оценкой социальной среды (или, другими словами, образа жизни вида).

Ниже, в качестве примера, приведены результаты многомерного статистического анализа пространственно-этологической структуры поселений восьми наиболее изученных автором видов, в том числе шести видов песчанок (*Gerbillus perpallidus, Meriones meridianus, M. libycus, M. tamariscinus, M. unguiculatus, P. obesus*) и двух видов полевок (*Microtus socialis, Lasiopodomys brandti*). Перечисленные виды сравнивали по 10 показателям (табл. 6.4.1): величины *КИИП* в диадах самцов в репродуктивный (1) и нерепродуктивный (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) их асимметрия в диадах самцов; доля агонистических взаимодействий, инициированных самцами (8) и самками (9) в разнополых диадах; (10) возраст расселения молодняка (в неделях).

Для статистической обработки данных использован один из методов многомерной статистики — факторный анализ главных компонент. Результаты статистических расчетов представлены на рис. 6.4.1.

Распределение видов на плоскости проекций двух главных факторов (1 и 2), объясняющих 81.5% изменчивости всех параметров, позволяет выделить три основных кластера: (1) виды с системой обособленных индивидуальных участков, ярко выраженным антагонизмом в отношениях между взрослыми особями одного пола, высоким уровнем агонистичес-

Таблица 6.4.1. Средние значения количественных показателей, использованных для сравнительного анализа выборок методом главных компонент

Виды	Количественные показатели *									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
M. unguiculatus	0.88	0.87	0.55	0.58	0.57	0.97	0.60	0.23	0.19	40
M. tamariscinus	0.96	0.88	0.68	0.80	0.85	0.98	0.95	0.76	0.96	5
M. meridianus	0.70	0.70	0.70	0.81	0.71	0.71	0.95	0.36	0.80	6
M. libycus	0.63	0.67	0.65	0.75	0.60	0.68	0.95	0.17	0.22	10
G. perpallidus	0.97	0.82	0.80	0.86	0.84	0.86	0.62	0.32	0.84	5
L. brandti	0.95	0.95	0.65	0.68	0.65	0.89	0.60	0.23	0.13	30
M. socialis	0.87	0.87	0.66	0.73	0.70	0.98	0.59	0.19	0.36	8
P. obesus	0.99	0.89	0.86	0.85	0.85	0.90	0.60	0.70	0.24	5

* См. пояснения в тексте.

ких взаимодействий между разнополыми партнерами 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 партнерами, высока степень ритуализации взаимодействий и хорошо выражена иерархия доминирования среди самцов; (3) виды с системой охраняемых семейно-групповых территорий и отсроченным расселением молодняка (*M. socialis, L. brandti*, *M. unguiculatus*). Пространственно-этологическая структура поселений краснохвостой песчанки (*M. libycus*) по многим показателям сходна с таковой у общественной полевки (*M. socialis*), и проекции этой пары видов на горизонтальную ось (фактор 1) очень близки, однако первый вид отличается от второго большей лабильностью системы использования пространства и иерархией доминирования среди самцов. Вертикальная ось (фактор 2) отражает увеличение асимметрии агонистических взаимодействий, и по этому показателю *M. libycus* сближается с *M. meridianus*. В результате оба вида оказываются в одном кластере. Горизонтальная ось (фактор 1) отражает прочность парных связей, и общественная полевка (*M.*

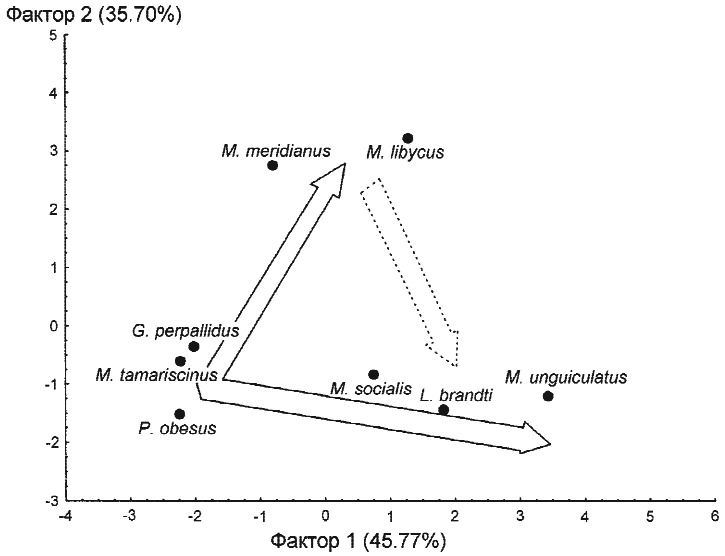


Рис. 6.4.1. Распределение проекций восьми видов грызунов на плоскости двух главных факторов. Остальные пояснения в тексте.

socialis) по этому показателю существенно уступает монгольской песчанке (*M. unguiculatus*), но все же бесспорно относится к кластеру видов с семейно-групповым образом жизни.

Факторный анализ позволяет, с одной стороны, надежно дифференцировать виды с разными типами пространственно-этологической структуры, а, с другой стороны, дает основу для предположений о вероятных путях становления и развития различных форм социальной организации у грызунов. За исходную форму можно принять систему обособленных индивидуальных участков особей, взаимодействия которых, вне зависимости от пола партнеров, как правило, агрессивны. Снижение агрессивности (в первую очередь — между половыми партнерами) способствует образованию семейных пар и семейных групп с отсроченным расселением молодняка (стрелка вдоль горизонтальной оси проекции). Уменьшение степени пространственной сегрегации взрослых особей благодаря повышению толерантности взаимоотношений создает предпосылки для формирования агрегаций (стрелка, направленная под углом вверх). Возможен и третий путь — укрепление парных связей между половыми партнерами в агрегациях, в результате чего также может происходить формирование семейных групп (стрелка, изображенная штриховыми линиями). Приведенная схема показывает, что усложнение социальной организации и форми-

рование двух типов элементарных внутрипопуляционных группировок грызунов (агрегаций взрослых особей и семейных групп) может происходить разными путями.

Конкретные механизмы естественного отбора могут быть различными, однако они неизменно связаны с укреплением парных связей и формированием иерархической структуры, будь то иерархия доминирования среди самцов, конкурирующих за самок в агрегациях, или возрастная иерархия (иерархия соподчинения) в семейных группах. Важно также понимать, что изменение основных параметров пространственно-этологической структуры в процессе эволюционных преобразований происходит не скачкообразно, а постепенно, и к тому же с неодинаковой скоростью в разных таксономических группах.

Трансформация пространственно-этологической структуры у некоторых видов вполне возможна в настоящее время, поскольку эволюционный процесс непрерывен. Именно этим можно объяснить существование переходных (промежуточных) вариантов пространственно-этологической структуры, которая у ряда видов еще не сформировалась окончательно, чтобы полностью соответствовать тому или иному типу. В качестве примера можно привести хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) и пушистохвостого хомяка (*Neotoma cinerea*), у которых в условиях низкой плотности населения или при недостатке оптимальных для заселения биотопов возникают относительно устойчивые ассоциации самцов с самками (ситуация, сходная с дневной песчанкой, *P. obesus*, но под влиянием иных факторов). Кроме того, у самцов хомячка Кэмпбелла в неволе отмечено проявление родительского поведения, что не свойственно условно одиночным видам. Это позволяет рассматривать пространственно-этологическую структуру популяций указанных видов как переходный вариант от типа I к типу III, характерному для видов со слабо консолидированными семейными группами. Тип III, в свою очередь, также можно рассматривать как промежуточный вариант между I и IV типами, с одной стороны, и между II и IV типами, с другой стороны. Это особенно наглядно демонстрирует расположение проекций видов на рис. 6.4.1, где, в частности, краснохвостая песчанка, *M. libycus*, по ряду признаков сближается с полуденной песчанкой, *M. meridianus* (в основном, благодаря значительной асимметрии взаимодействий между самцами и образованию зимовочных агрегаций), а по другим признакам занимает промежуточное положение (если сравнивать проекции на ось фактора 1) между общественной полевкой, *M. socialis,* и полевкой Брандта, *L. brandti* (для всех трех видов характерен семейно-групповой образ жизни). Промежуточные варианты пространственно-этологической структуры обнаруживаются и у других видов, краткие очерки которых приведены в главах 2, 3, 4 и 5.

Отсутствие точных количественных данных, собранных по единой методике, не позволяет провести факторный анализ пространственно-этологи-

ческой структуры у всех, в той или иной степени изученных, видов грызунов. Однако проведенное нами сравнение показывает, что эволюционная трансформация пространственно-этологической структуры, связанная с переходом от системы обособленных индивидуальных участков к системе семейно-групповых территории, осуществляется разными путями.

Вместе с тем, современные экспериментальные исследования позволяют утверждать, что эволюционная трансформация пространственно-этологической структуры может происходить не только в указанном направлении (от типа I к типу IV), но и в обратном порядке, с переходом от семейно-группового к условно одиночному образу жизни, если этому способствуют изменения условий существования вида (либо иные факторы) и естественный отбор. В пользу этого свидетельствуют, в частности, результаты сравнительного исследования родительского поведения грызунов семейства Cricetidae (Громов, 2007). Опираясь на такое предположение, существование устойчивых избирательных связей между половыми партнерами у дневной песчанки (*P. obesus*), в чем проявляется сходство с большой песчанкой (*R. opimus*), можно объяснить тем, что для общего предка этих двух видов, по-видимому, был характерен семейно-групповой образ жизни. Позднее, в результате эволюционной дивергенции, большая песчанка, обособившись в самостоятельный вид, сохранила черты семейно-групповой организации, а дневная, в силу неизвестных пока причин, перешла к условно одиночному образу жизни с некоторыми атавистическими чертами, свойственными своему предку (дневная активность, обитание в открытых ландшафтах, социальная полигиния).

Аналогичные процессы происходили, по-видимому, и у других близкородственных видов, относящихся к одному роду (например, *Meriones* или *Marmota*). Во всяком случае, нельзя считать переход от системы семейно-групповых участков обитания к агрегациям индивидуальных участков или к системе обособленных участков взрослых особей принципиально невозможным.

По степени сложности социальной структуры ни один представитель отряда грызунов не может сравниться с эусоциальными видами (*Cryptomys hottentotus*, *C. damarensis*, *Heterocephalus glaber*), демонстрирующими уникальные черты иерархической организации. У некоторых подземных грызунов, в частности, у китайской полевки (*Lasiopodomys mandarinus*), также обнаруживаются признаки эусоциальности, и анализ факторов, способствующих формированию подобной социальной структуры, является предметом пристального внимания современных исследователей.

В заключение остается добавить, что разработанная типологическая классификация пространственно-этологической структуры дает достаточно определенные ориентиры при сопоставлении социальных систем различ-

ной степени сложности и анализе путей эволюции социальности грызунов. Такой подход, основанный на анализе комплекса показателей, характеризующих использование пространства, внутригрупповые взаимодействия, прочность парных связей, степень участия взрослых особей в воспитании потомства, сроки расселения молодняка и ряд других показателей, представляется автору наиболее перспективным.

ЛИТЕРАТУРА

Абашкин С.А., 1972. Особенности поведения ондатры // Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. Матер. I Всесоюзн. совещ. С. 230-232.

Абашкин С.А., 1976. Агрессивность и возрастная структура семей ондатры // Групповое поведение животных. Матер. II Всесоюзн. конф. по повед. животных. С. 5-6.

Айрапетьянц А.Э., 1969. Биология лесной мышовки в Ленинградской области // Вопросы экологии и биоценологии. Т. 9. С. 117-124.

Айрапетьянц А.Э., 1983. Сони. Серия: Жизнь наших птиц и зверей. Вып. 5. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 46-172.

Акопян М.М., Кривоносов К.И., 1965. О размножении и поведении больших песчанок // Матер. IV научн. конф. по природной очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата: С. 15-18.

Алексеев А.Ф., 1974. Продолжительность жизни и особенности подвижности больших песчанок в Северо-Западных Кызылкумах // Матер. VIII науч. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата. С. 220-224.

Алиева Ш.Б., 1961. К экологии песчанки Виноградова (*Meriones vinogradovi* Heptn.) // Изв. АН АзССР. Сер. биол. и мед. № 8. С. 58-66.

Аллабергенов К., 1989. К экологии гребенщиковой песчанки в Ферганской долине // Песчанки - важн. грызуны арид. зоны СССР // Матер. III Всесоюзн. совещ. Ташкент, 19-23 сент. 1989 г. Ташкент: Изд-во “Фан”. С. 75-76.

Андриевский И.В., Елисеев Л.Н., 1952. Материалы по экологии тушканчиков в районе государственной полезащитной лесной полосы Камышин-Сталинград // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 57. Вып. 6. С. 19-24.

Ануфриев В.В., 2004. Влияние погодных условий на размножение леммингов в Арктике // Сибирская зоол. конф. Тез. докл. Новосибирск. С. 215.

Асенов Г.А., 1988. К экологии серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pall.) в Каракалпакии // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 2. Свердловск. С. 6-7.

Баранов П.В., 1988. Длиннохвостый суслик в гольцовом поясе Южного Забайкалья // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 2. Свердловск. С. 7-8.

Барановский П.М., Охотский Ю.В., 1988. Использование территории, суточная активность и подвижность видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Microtinae) в местах совместных поселений // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 7. С. 1090-1094.

Батурин А.Л., 1983. Ролевая структура семей сурка Мензбира // Редкие виды млек-х СССР и их охрана. Матер. 3-го Всесоюзн. совещ. М. С. 56-58.

Башенина Н.В., 1951. Экология серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pall.) Европейской части СССР // Фауна и экология грызунов. Вып. 4. С. 157-183.

Башенина Н.В., 1962. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: Изд-во МГУ, 307 с.

Башенина Н.В., 1977. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 355 с.

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.

Бернштейн А.Д., Денисенко А.И., 1990. Некоторые аспекты территориального поведения копытного и сибирского леммингов острова Врангель // V Съезд Всесоюз. териол. общ-ва. Тез. докл. Т. 3. С. 7-8.

Бибиков Д.И., 1989. Сурки. М.: Агропромиздат, 255 с.

Богодяж О.М., 1978. Некоторые сведения о миграциях белки на северо-западе СССР // II Съезд Всесоюз. териол. об-ва. Тез. докл. С. 117-118.

Богодяж О.М., 1980. Организация участка обитания обыкновенной белки // Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука, С. 160-161.

Бокштейн Ф.М., Тупикова Н.В., 1988. Использование территории и взаимоотношения желтых сусликов в окрестностях Букантау (Центральные Кызылкумы) в апреле 1983 г. // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 3. Свердловск. С. 60-61.

Борисова Н.Г., Гольцман М.Е., 1988. Сравнительный анализ агрессивных взаимодействий у песчанок трех видов // Коммуникатив. механизмы регулирования популяц. структуры у млекопитающих: Всес. совещ. М. С. 10-12.

Бубличенко А.Г., 2003. Особенности использования территории и поведение сибирских леммингов на Северо-Западном Таймыре в весенний период // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. общ-ва). Матер. междунар. совещ. М. С. 57-58.

Бурделов А.С., 1958. Продолжительность жизни больших песчанок и возрастной состав их популяции // Тр. Среднеазиатск. н. и. противочумн. ин-та. Вып. 4. С. 45-48.

Бурделов А.С., 1974. К вопросу о внутрипопуляционных отношениях у некоторых видов песчанок // Материалы VIII научн. конф. противочум. учрежд. Сред. Азии и Казахстана. Алма-Ата. С. 230-231.

Бурделов А.С., Бондарь Е.П., Журавлева В.И., 1964. Подвижность больших песчанок и ее эпизоотологическое значение в сплошных поселениях в северной полупустыне (Южное Прибалхашье) // Зоол. журн. Т. 43. Вып. 1. С. 115-124.

Бурделов А.С., Зубов В.В., Милашева Н.Ф., Пятницкий К.К., 1971. Материалы по подвижности больших песчанок в Центральных Каракумах // Матер. VII науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата. С. 279-281.

Бурделов Л.А., Бурделов А.С., Бондарь Е.П., Зубов В.В., Масленникова З.П., Руденчик Н.Ф., 1984. Использование нор большой песчанкой *Rhombomys opimus* (Rodentia, Cricetidae) и эпизоотологическое значение ее необитаемых колоний в среднеазиатском очаге чумы // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 12. С. 1848-1858.

Быкова Е.А., Есипов А.В., 2005. Экологические и морфологические особенности желтого суслика в г. Ташкенте, Узбекистан // Суслики Евразии (роды *Spermophilus, Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия. Матер. науч. конф. М. С. 19-21.

Варшавский С.Н., 1957. Некоторые особенности внутрипопуляционных отношений у сусликов и их экологическое значение // Вопросы экологии. Т. 2. С. 12-25.

Васильев С.В., Ефимов В.И., Зархидзе В.А., 1963. Особенности размножения большой и краснохвостой песчанок на Красноводском полуострове // Тр. Всесоюзн. НИИ защиты растений. Т.18. С. 96-122.

Васильева Н.Ю., Исаев С.И., 1981. Поведенческие реакции членов семейной группы на незнакомую особь у больших песчанок // Матер. II Всесоюз. совещ. "Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР". М. С. 180-182.

Васильева Н.Ю., Суров А.В., 1983. Поведение и структура поселений серого хомячка // Поведение животных в сообществах. Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 2. М. С. 135-136.

Васильева Н.Ю., Суров А.В., 1984. Пространственная структура поселений и поведение серого хомячка в Заалтайской Гоби (МНР) // Сигнализация и экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, С. 113-120.

Васильева Н.Ю., Суров А.В., Телицына А.Ю., 1988. Структура поселений и использование территории хомячком Кемпбелла (*Phodopus campbelli*) на юге Тувинской АССР // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 3. Свердловск. С. 61-62.

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., 1985. Биология размножения полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) // Зоол. журн. Т. 64. Вып. 2. С. 276-281.

Веревкин М.В., Миронов А.Д., 1988. Коммуникативное поведение полуденной песчанки в период размножения // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Материалы совещания). М.: ВАСХНИЛ, С. 17-19.

Веревкин М.В., Миронов А.Д., 1989. Использование нор полуденной песчанкой // Песчанки - важн. грызуны аридной зоны СССР. Матер. III Всесоюзн. совещ. Ташкент: Изд-во Фан, С. 137-138.

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.

Веревкин М.В., Миронов А.Д., Стрелков А.П., 1988. Использование территории мохноногим тушканчиком в Заунгузских Каракумах // Тушканчики фауны СССР. Вып. 2.Ташкент: Фан, С. 34-36.

Вержуцкий Д.Б., Попов В.В., 2004. Внутрипопуляционная структура населения длиннохвостого суслика в Туве и Северо-Западной Монголии // Млекопитающие как компонент аридных экосистем. Сб. тез. Междунар. совещ. Саратов. С. 33-34.

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.

Волынкин А.А., 1950. К вопросу о восстановлении численности полуденной и гребенщиковой песчанок после борьбы с ними // Грызуны и борьба с ними. Вып. 3. Саратов. С. 59-68.

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.

Галанина Т.М., Сербенюк М.А., 1994. Формирование социальных отношений половозрелых самцов рыжих полевок *Clethrionomys glareolus* (Microtinae, Rodentia). Этологический анализ // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 10. С. 108-119.

Гамбарян П.П., Папанян С.Б., Мартиросян Б.А., 1960. Материалы по экологии полуденной песчанки в Армянской ССР // 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., 1983. Социальный контроль поведения млекопитающих: ревизия концепции доминирования // Итоги науки и техники. Зоол. позвоночных. М. Т. 12. С. 71-147.

Гольцман М.Е., Пасхина Н.М., 1974. Элементы поведения больших песчанок // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 79. Вып. 2. С. 29-38.

Гольцман М.Е., Наумов Н.П., Никольский А.А., Овсяников Н.Г., Пасхина Н.М., Смирин В.М., 1977. Социальное поведение большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) // Поведение млекопитающих. М.: Наука, С. 5-69.

Гольцман М.Е., Попов С.В., Смирин В.М., 1981. О социальном доминировании и образе жизни трех видов песчанок // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по экологии и мед. значению песчанок - важн. грызунов арид. зоны. М. С. 165-170.

Гольцман М.Е., Попов С.В., Чабовский А.В., Борисова Н.Г., 1994. Синдром социальности. Сравнительное исследование поведения песчанок // Журн. общ. биол. Т. 55. № 1. С. 49-69.

Гревцев 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., 1981а. Социальная организация семейных групп монгольской песчанки в естественных поселениях // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 11. С. 1683-1693.

Громов В.С., 1981б. О переселениях семейных групп монгольской песчанки // II Всес. совещ. по экологии и мед. значению песчанок. Алма-Ата. Авг. 1981: Тез. докл. М. С. 81-82.

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., 1995. Популяционная структура, социальная организация и маркировочное поведение: сравнительный анализ на примере четырех видов песчанок рода *Meriones* // Экология популяций: структура и динамика. М.: ИЭМЭЖ РАН. Ч. 1. С. 337-349.
Громов В.С., 1996. К анализу пространственной структуры поселений мелких млекопитающих: некоторые методические замечания // Зоол. журн. Т. 75. Вып.4. С. 602-607.
Громов В.С., 1997. Пространственные отношения и социальная структура у песчанок рода *Meriones* (Rodentia, Gerbillinae) // Журн. общ. биол. Т. 58. № 2. С. 35-54.
Громов В.С., 1998. Использование пространства и социальная структура четырех видов песчанок рода *Meriones*: сравнительный анализ // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих. М.: ИПЭЭ РАН, С. 21-50.
Громов В.С., 2000а. Этологические механизмы популяционного гомеостаза у песчанок (Mammalia, Rodentia). М.: ИПЭЭ РАН, 392 с.
Громов В.С., 2000б. Сравнительный анализ поведения монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*) в неволе и природе // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 11. С.1344-1354.
Громов В.С., 2001а. Сравнительный анализ социального поведения двух видов полевок (*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 полевок 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., 2002а. К биологии пятипалого карликового тушканчика (*Cardiocranius paradoxus* Satunin, 1902) в Убсунурской котловине // Экология. № 3. С. 232-236.
Громов В.С., 2002б. Поведение полевок 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., 2004а. Изменчивость пространственно-этологической структуры популяций грызунов и ее типологическая классификация // Сиб. экол. журн., Т. 11. № 4. С. 571-578.
Громов В.С., 2004б. Социальная структура семейных групп обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) в условиях лабораторного содержания // Зоол. журн. Т. 83. Вып. 4. С. 493-503.
Громов В.С., 2004в. Механизмы формирования и поддержания пространственно-этологической структуры популяций грызунов как представителей оседлых млекопитающих. Дисс. … докт. биолю наук, М. С. 1-454.
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., 2007. Тактильная стимуляция и эволюция социальности у грызунов // IV Всеросс. конф. по поведению животных. М.: КМК. С. 451-452.
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., Громова Л.А., 1996. Использование пространства, социальные отношения и маркировочное поведение тамарисковых песчанок (*Meriones tamariscinus*) в условиях полувольного содержания // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 2. С. 280-296.

Громов В.С., Есжанов Б., 2004. К биологии пятипалого карликового тушканчика (*Cardiocranius paradoxus* Satunin, 1902) в Казахстане: новые данные // Экология. № 1. С. 65-68.

Громов В.С., Ильченко О.Г., 2007. Использование пространства и социальная организация у светлой песчанки (*Gerbillus perpallidus*) в условиях полувольного содержания // Зоол. журн. Т. 86. № 9. С. 1001-1010.

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.

Громов В.С., Чабовский А.В., 1995. О пространственной структуре поселений тамарисковой песчанки (*Meriones tamariscinus* Pall.) в нерепродуктивный период на юге Калмыкии // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 3. С. 134-139.

Громов В.С., Чабовский А.В., Парамонов Д.В., Павлов А.Н., 1996. Сезонная динамика демографической и пространственной структуры поселений тамарисковой песчанки (*Meriones tamariscinus*) на юге Калмыкии // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 3. С. 413-428.

Гуральник П.И., Квашнин С.И., Князев А.В., 1972. Роль агрессивности в формировании и поддержании структуры группы домовых мышей в условиях эксперимента // Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука, С. 232-234.

Давыдов Г.С., 1988. Фауна Таджикской ССР. Млекопитающие. Грызуны. Т. 20. Ч. 3. Душанбе: Дониш, 315 с.

Дежкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г., 1986. Бобр. М.: Агропромиздат, 256 с.

Демидов В.В., Воронов Г.А., 1978. К экологии лесной мышовки в южной тайге Верхнеленья // II Съезд Всесоюз. териол. об-ва. Тез. докл. С. 125-126.

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, С. 1-184.

Дубровский В.Ю., 1989. Поселения больших песчанок на земляном полотне железной дороги // Песчанки - важн. грызуны арид. зоны СССР. Матер. III Всесоюз. совещ. Ташкент: Изд-во Фан, С. 40-41.

Дубянский М.А., 1962. О судьбе трупов зверьков в колониях больших песчанок // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 17. № 4. С. 154.

Дубянский М.А., 1963. Типы поселений большой песчанки и их эпизоотологическое значение в Приаральских Каракумах // Зоол. журн. Т. 62. Вып. 1. С. 103-113.

Дятлов А.И., 1971. Опыт учета плотности обитаемых колоний больших песчанок во время глубокой депрессии их численности в Кызылкумах // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 3(19). С. 21-212.

Евдокимов Н.Г., 2001. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург. УрО РАН, 142 с.

Евсиков В.И., Потапов М.А., Музыка В.И., 1999. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение II. Пространственно-этологическая структура популяций // Сиб. экол. журн. Т. 6. № 1. С. 69-77.

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. Пантелеева. М.: Наука, С. 386-412.

Евтушенко Е.Х., 1982. Морфо-экологические особенности лесной мыши в Криворожье // Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюзн. териол. общ-ва. Т. 1. С. 194.

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.

Емельянов П.Ф., 1970. О роли парцеллярных группировок в поселениях песчанок Виноградова // Популяционная структура вида у млекопитающих. М.: МОИП, С. 38-40.

Емельянов П.Ф., 1972. Структура элементарных популяций песчанок Виноградова (*Meriones vinogradovi*) в Закавказье // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 11. С. 1748-1752.

Емельянов П.Ф., Аветисян Г.А., Адамян А.О., Оганесян В.В., Давтян Г.Г., Маркарян Л.Г., Ткаченко В.С., Мехтиев Г.И., Кулиев М.Г., Григорян М.С., 1978. К вопросу о роли персидской песчанки в природной очаговости чумы // Биол. журн. Армении. Т. 31. № 9. С. 901-909.

Ефимов С.В., Попов Н.В., Удовиков А.И., Бугаков А.А., 1989. Оценка миграционной активности полуденных песчанок в песках антропогенного происхождения в юго-восточной части Калмыцкой АССР // Песчанки - важн. грызуны арид. зоны СССР. Матер. III Всесоюзн. совещ. Ташкент, 19-23 сент. 1989 г. Ташкент: Изд-во "Фан", С. 90-91.

Жарков И.В., 1963. Современные способы учета бобров // Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет. М.: Изд. АН СССР, С. 176-186.

Жарков И.В., Соколов В.Е., 1967. Речной бобр (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в СССР // Acta Theriol. Vol. 12. N. 3. P. 27-46.

Жигарев И.А., 2004. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосковья. М.: Прометей, 230 с.

Занина З.Л., 1961. О размножении краснохвостой песчанки (*Meriones erythrourus* Gray) и обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) в пустынях Таджикистана // Докл. АН ТаджССР. Т. 4. № 5. С. 35-39.

Зинченко Ю.К., 1986. К распространению и экологии серой мышовки в Южном Алтае // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 217-218.

Золотарев С.Ю., 1983. Влияние полотности популяции на характер отношений взрослых самцов к неполовозрелым животным у полевой мыши // Поведение животных в сообществах. Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 2. М. С. 119-120.

Золотухина С.И., 1980. Перемещение полевок 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 полевок 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., 1984. Групповое поведение видов-двойников обыкновенной полевки в связи с внутри- и межвидовой конкуренцией // Фаунистические, экологические и этологические исследования животных. Рига. С. 117-192.

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 полевок 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., Сморкачева А.В., Аксенова Т.Г., 1994. Размножение и постнатальный онтогенез китайской полевки, *Lasiopodomys mandarinus* (Rodentia, Arvicolinae) // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 6. С. 120-129.

Зоренко Т.А., Якобсоне Г.Х., 1986. Особенности развития полевки Брандта (*Lasiopodomys brandti* Radde) в постнатальном онтогенезе // Охрана, экология и этология животных. Сб. научн. трудов. Рига: ЛГУ им. П. Стучки. С. 25-44.

Зубко Я.П., 1962. О размножении общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) на юге Украины // Ученые записки Харьковского ун-та. Т. 32. С. 111-116.

Иваницкая Е.Г., Роговин К.А., 1976. Пространственная организация популяции земляного зайчика в Западном Казахстане // Групповое поведение животных. Матер. II Всесоюзн. конф. по повед. животных. С. 145-148.

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., Зубчанинова Е.В., 1963. Круглогичные наблюдения за мечеными рыжими полевками и лесными мышами в Подмосковье // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 4. С. 609-617.

Ильченко О.Г., 1989. Опыт лабораторного содержания *Gerbillus perpallidus* Setzer. // Песчанки — важнейшие грызуны аридной зоны СССР. Матер. III Всесоюз. совещ., Ташкент. С. 94-96.

Исаев С.И., Шилова С.А., 2000. Биотопическое распределение полуденных (*Meriones meridianus*) и тамарисковых (*M. tamariscinus*) песчанок (Rodentia, Gerbillinae) на юге Калмыкии // Известия РАН. Сер. биол. № 1. С. 94-99.

Калинин А.А., 1995. Межвидовые отношения серых и черных крыс. М., 129 с.

Камбулин Е.А., 1941. Материалы по экологии большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) в Казахстане и меры борьбы с ней // Грызуны и борьба с ними. Вып. 1. Саратов. С. 95-149.

Капитонов В.И., 1975. Внутрисемейные отношения у сурков // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. М.: Изд-во МГУ, С. 67-70.

Капитонов В.И., 1977. Пятипалый карликовый тушканчик // Млекопитающие Казахстана. Т. 1. Ч. 2. М.: Наука, С. 185-199.

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., 1957. Некоторые особенности биологии полевки-экономки, изученные методом мечения зверьков // Вопросы экологии. Т. 2. С. 141-150.

Карасева Е.В., Ильенко А.И., 1957. Некоторые особенности биологии полевки-экономки, изученные методом мечения зверьков // Фауна и экология грызунов. Вып. 5. С. 171-184.

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.

Карпов А.А., 1974. Некоторые черты этологии большой песчанки // Матер. VIII науч. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата. С. 251-252.

Карпов А.А., 1984. Экологическая характеристика большой песчанки при изменении численности ее популяций в очаге чумы. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Саратов. 21 с.

Карпов А.А., 1986. Семейная группа большой песчанки и некоторые ее этологические функции // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 233-234.

Карпов А.А., Корнеев Г.А., 1979. Особенности поведения большой песчанки *Rhombomys opimus* (Rodentia, Cricetidae) при чуме в условиях изменения плотности популяции // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 6. С. 890-895.

Карулин Б.Е., 1970. К методике применения изотопов для изучения подвижности и активности мелких млекопитающих // Зоол. журн. Т. 49. Вып. 3. С. 444-450.

Карулин Б.Е., *Шилов И.А., Никитина Н.А., Солдатова А.Н., Ковалевский Ю.В., Хляп Л.А., Ивашкина И.Н., Дубровский Ю.А.,* 1973. Суточная активность и использование

территории рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus*) зимой по наблюдениям за зверьками, мечеными радиоактивным кобальтом // Зоол. журн. Т. 52. Вып. 5. С. 743-750.

Карулин Б.Е., *Литвин В.Ю., Никитина Н.А., Хляп Л.А., Охотский Ю.В.,* 1976. Изучение активности, подвижности и суточного участка полевки-экономки *Microtus oeconomus* на полуострове Ямал с помощью мечения радиактивным кобальтом // Зоол. журн. Т. 55. Вып. 7. С. 1052-1059.

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 tamariscinus*) // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 8. С. 1195-1201.

Карулин Б.Е., *Литвин В.Ю., Хляп Л.А., Никитина Н.А., Альбов С.А., Охотский Ю.В.,* 1982. Использование территории и активность сибирских и копытных леммингов по данным радиоактивного мечения // Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюзн. териол. общ-ва. Т. 1. С. 215-216.

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.) // Сборник научных трудов 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.

Катаев Г.Д., 1986. О миграциях норвежских леммингов // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 236.

Кашеваров С.Н., 1982. Основные черты экологии популяции водяной полевки у северной границы ее ареала, в низовьях Печоры // Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюзн. териол. общ-ва. Т. 1. С. 216-217.

Кожемякин В.В., 1974. О биологии карликового пятипалого тушканчика (*Cardiocranius paradoxus* Satunin) с территории юга Монголии // Структура и динамика степных и пустынных систем МНР. Л.: Наука, С. 127-130.

Козлов Н.П., 1965. Экологические предпосылки прогнозов колебаний численности и мероприятий по борьбе со степной пеструшкой и общественной полевкой Целинного и Ставропольского краев. Автореф. … канд. биол. наук. Саратов. 16 с.

Кокенова Г.Т., 2007. Влияние брачного подбора и длительного инбредного разведения на репродуктивные характеристики степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773). Дисс. … канд. биол. наук, Новосибирск. 120 с.

Кокенова Г.Т., Задубровский П.А., Потапова О.Ф., Потапов М.А., 2004. Поведение в диадных тестах степной пеструшки (*Lagurus lagurus*), содержащейся в контролируемых условиях // Сибирская зоол. конф. Тез. докл. Новосибирск. С. 269-270.

Колесников И.И., 1935. Краснохвостая песчанка. Материалы к биологии, экономическому значению и мерам борьбы // Тр. Среднеаз. гос. ун-та. Сер. VIIa. Зоология. Вып. 19. С. 1-31.

Кондрашкин Г.А., 1957. Закономерности размножения и динамики численности водяных полевок делты Волги // Вопросы экологии. Т. 2. С. 151-173.

Корнеев Г.А., Карпов А.А., 1983. О влиянии структуры семей и миграционной активности на энергетический баланс большой песчанки // Экология. № 1. С. 80-82.

Корсаков Г.К., 1972. Индивидуальное и групповое поведение ондатры // Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. Матер. I Всесоюзн.совещ. М. С. 178-180.

Котенкова Е.В., Мунтяну А.И., 2006. Сравнительный анализ пространственно-этологической структуры группировок у синантропных и дикоживущих видов домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* sensu lato: Механизмы формирования и поддержания // Усп. совр. биол. Т. 126. № 5. С. 513-528.

Котенкова Е.В., Лялюхина С.И., Загоруйко Н.В., Левонюк И.П., 1983. Поведение домовых и курганчиковых мышей в группах // Поведение животных в сообществах. Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 2. М. С. 286-287.

Котенкова Е.В., Осипова О.В., Лялюхина С.И., 1989. Репертуар поз, телодвижений и сезонные изменения поведения при социальных взаимодействиях у курганчиковых мышей (*Mus hortulanus* Nordm.) // Домовая мышь. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 256-272.

Кошкина Т.В., 1962. Миграции норвежского лемминга (*Lemmus lemmus*) // Зоол. журн. Т. 41. Вып. 12. С. 1859-1874.

Кошкина Т.В., 1967. Экологическая дифференциация вида на примере красной полевки тайги Салаирского кряжа // Acta Theriol. Vol. 12. № 11. P. 135-163.

Кошкина Т.В., 1970. О факторах динамики численности леммингов // Фауна и экология грызунов. Вып. 9. С. 11-61.

Кошкина Т.В., Халанский А.С., 1962. О размножении норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.) на Кольском полуострове // Зоол. журн. Т. 41. Вып. 4. С. 604-615.

Кошкина Т.В., Халанский А.С., 1963. О норах и убежищах норвежского лемминга // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 68. Вып. 1. С. 16-24.

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.

Кривошеев В.Г., Добринский Н.Л., 1984. О территориальности красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в Чаунской тундре Западной Чукотки // Экология. № 1. С. 46-51.

Крученкова Е.П., 2002. Принципы отношений мать-детеныш у млекопитающих. Автореф. дисс. … докт. биол. наук. М.: МГУ. 46 с.

Крученкова Е.П.,Гольцман М.Е., 1977. Взаимоотношения между родителями и детенышами у большой песчанки в экспериментальных условиях // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. Мат. Всесоюз. совещ. Ашхабад.С. 207-208.

Крылова К.Т., Шилова Е.С., Шилов М.Н., 1954. Особенности экологии большой песчанки в зимний период в условиях Северного Приаралья // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 59. Вып. 2. С. 3-14.

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.

Крылова Т.В., Громов В.С., 1977. Половая, возрастная и социальная структуры популяций монгольской песчанки в летний период // Экология, методы изучения и организация охраны млекопитающих горн. областей. Свердловск. С. 88-89.

Крылова Т.В., Мелкова В.К., 1980. Монгольская песчанка в условиях антропогенного ландшафта // Грызуны. Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, С. 415-417.

Крыльцов А.И., 1955. О подснежном размножении мышевидных грызунов в Северном Казахстане // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 60. Вып. 2. С. 1-8.

Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М., Добринский Л.Н., 1980. Некоторые особенности использования территории полевками-экономками в год их высокой численности на Южном Ямале // Экологические аспекты поведения животных. Свердловск. С 82- 91.

Кудряшов В.С., Кудряшова Л.М., 1982. Особенности размножения ондатры в Окской пойме // Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюзн. териол. общ-ва. Т. 1. С. 230-231.

Кузнецов Г.В., 1976. Суточная активность и размер используемой территории у малых сусликов Северного Прикаспия // Групповое поведение животных. Матер. II Всесоюзн. конф. по повед. животных. С. 200-202.

Кузнецова Н.А., Мамина В.П., Карасева О.В., 1993. Биология размножения и степень репродуктивной изоляции настоящих леммингов (*Lemmus*, Rodentia, Cricetidae) Дальнего Востока // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 12. С. 138-145.

Кулик И.Л., 1955. Некоторые особенности подвижности больших песчанок в связи с изучением природных очагов инфекции // Природная очаговость болезней человека и краевая эпидемиология. М.-Л.: Медгиз, С. 433-440.

Кулик И.Л., 1962. Материалы к экологии обыкновенного хомяка на Алтае // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 67. Вып. 4. С. 16-25.

Кулик И.Л., Карулин Б.Е., 1980. Опыт использования радинуклидной метки дла наблюдения активности и поведения мохноногого тушканчика (*Dipus sagitta*) // Зоол. журн. Т. 59. Вып. 10. С. 1559-1565.

Кулик И.Л., Фатеева М.В., 1969. Характер использования индивидуальных участков полевками-экономками (*Microtus oeconomus*), установленный методом учета распределения окрашенной мочи // Зоол. журн. Т. 48. Вып. 3. С. 436-442.

Кулик И.Л., Тупикова Н.В., Никитина Н.А., Карасева Е.В., Суворова Л.Г., 1968. Материалы по экологии лесной мышовки (*Sicista betulina*) // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 10. С. 146-159.

Куприянова И.Ф., Наумов С.П., 1986. Особенности размножения мелких млекопитающих в средней тайге семера Европейской части СССР // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 91. Вып. 5. С. 17-29.

Кутенков А.П., 1979. Использование территории рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus*) в условиях низкой плотности населения // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 2. С. 234-240.

Кучерук В.В., 1983. Норы млекопитающих - их строение, использование и типология // Фауна и экология грызунов. Вып. 15. М.: Изд-во МГУ, С. 5-54.

Кучерук В.В., Кулик И.Л., Дубровский Ю.А., 1972. Большая песчанка как жизненная форма пустыни // Материалы к познанию флоры и фауны СССР (МОИП). Отд. зоол. Вып. 47(62). С. 5-70.

Кыдырбаев Х.К., 1980. О географической изменчивости плодовитости сусликов // Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука, С. 226-227.

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.

Лапин В.А., 1983. Учет частоты группировок встреч как количественный метод оценки социальности грызунов // Грызуны. Материалы VI Всесоюз. совещ. Л. С. 585-587.

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 мечения // Изв. Иркут. н. -и. противочум. ин-та Сибири и Д. Востока Т. 24. С. 296-302.

Леонтьев А.Н., Солодкая А.Д., Балабкин А.К., Тимофеева А.А., 1957. Изучение эпизоотической роли монгольской песчанки в Забайкальском чумном очаге // Научн. конф. по природн. очаговости и эпидемиологии особо опасн. инфекц. заболеваний. 25 янв. 2 февр. 1957. Саратов. С. 213-215.

Леонтьева М.Н., 1969. Использование нор большой песчанкой и ее динамическая плотность // Зоол. журн. Т. 48. Вып. 3. С. 414-424.

Леонтьева М.Н., 1976. О звуковых сигналах песчанок // Групповое поведение животных. Докл. участников II Всесоюз. конф. по поведению животных. М. С. 215-216.

Литвин В.Ю., 1975. Материалы по экологии полевки-экономки, полученные методом мечения зверьков // Фауна и экология грызунов. Вып. 12. С. 98-128.

Литвин В.Ю., Карасева Е.В., 1968. Опыт изучения суточной подвижности полевок-экономок (*Microtus oeconomus*) методом изотопного мечения // Зоол. журн. Т. 47. Вып. 11. С. 1701-1706.

Литвинов Ю.Н., 1983. Элементы территориального поведения степных пеструшек, осваивающих новые стации в эксперименте // Поведение животных в сообществах. Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 2. М. С. 101-103.
Лихачев Г.Н., 1962. Использование желтогорлой мышью искусственных птичьих гнездовий на юге Московской области // Зоол. журн. Т. 41. Вып. 8. С. 1270-1271.
Лихачев Г.Н., 1972. Распространение сонь в Европейскоий части СССР // Фауна и экология грызунов. Вып. 11. С. 71-115.
Лобачев В.С., 1967. Особенности использования нор-колоний большими песчанками // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 72. № 1. С. 21-28.
Лобачев В.С., Крылова Т.В., 1985. Адаптация монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) к антропогенному фактору // Природ. условия и ресурсы некотор. р-нов МНР. Международн. конф. по результатам работы Сов.-Монг. комплекс. Хувсугул. экспедиции, 13-18 мая, 1985. Тез. докл. Иркутск. С. 131-133.
Лобачев В.С., Пасхина Н.М., 1972. Поведение и активность большой песчанки // Поведение животных: Экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука, С. 220-222.
Лобачев В.С., Хамданова Т.У., 1972. Питание большой песчанки // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 77. № 5. С. 40-54.
Лобачев В.С., Шенброт Г.И., 1976. Особенности размножения тушканчиков // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 81. № 4. С. 38-52.
Лобачев В.С., Шенброт Г.И., 1980. Тушканчики // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, С. 147-153.
Лобачев В.С., Иваницкая Е.Г., Роговин К.А., 1978. Популяционные группировки и подвижность земляных зайчиков // II Съезд Всесоюз. териол. об-ва. Тез. докл. С. 155-156.
Лобков В.А., 1976. Территориальное поведение крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) в период весеннего пробуждения и гона // Групповое поведение животных. Матер. II Всесоюзн. конф. по повед. животных. С. 222-224.
Лобков В.А., 1978. Особенности внутривидовых отношений крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) // Зоол. журн. Т. 57. Вып. 7. С. 1054-1061.
Лобков В.А., 1982. О летней спячке крапчатого суслика в Северо-Западном Причерноморье / / Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюзн. териол. общ-ва. Т. 1. С. 237-238.
Лобков В.А., 2003. Динамика пространственно-этологической структуры поселений крапчатого суслика и ее роль в функционировании популяций // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. общ-ва). Матер. междунар. совещ. М. С. 198-199.
Лоренц К., 1994. Агрессия (так называемое “зло”). М.: Прогресс, С. 1-270.
Лысикова Н.Н., 1988. Влияние плотности населения на характер взаимоотношений у горного суслика в период расселения молодых // Коммуникативные механизмы регулирования попул. структуры у млекопитающих (Материалы совещания). М.: ВАСХНИЛ, С. 73-75.
Лялюхина С.И., 1984. Сравнительное исследование биологии домовой (*Mus musculus*) и курганчиковой (*M. hortulanus* Nordm.) мышей в ареале совместного обитания. Автореф. дисс. … канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ РАН. 24 с.
Магомедов М.Д., 1980. Влияние плотности популяции на интенсивность размножения малого суслика // Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука, С. 229-230.
Магомедов М.-Р.Д., 1995. Роль кормовых ресурсов и особенностей питания в динамике и устойчивости популяций растительноядных млекопитающих. Дисс. ... докт. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ РАН, 621 с.
Магомедов М.-Р.Д., Ахтаев М.-Х.Р., 1993. Зависимость питания и состояния популяции гребенщиковой песчанки (*Meriones tamariscinus*) от динамики кормовых ресурсов // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 2. С. 101-110.
Мазин В.Н., 1982. О летних постоянных норах карликовых тушканчиков *Salpingotus crassicauda* и *Cardiocranius paradoxus* // Экология № 1. С. 71-73.

Мазин В.Н., Касабеков Б., 1983 Плотность населения карликовых тушканчиков на востоке Казахстана // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. М.: Наука, С. 63-64.

Мазин В.Н., Мурзов В.Н., 1990. Жирнохвостый карликовый тушканчик — *Salpingotus crassicauda* Vinogradov (1924) // Редкие животные пустынь. Алма-Ата: Наука, С. 94-113.

Малыгин В.М., Деулин В.Б., 1979. Некоторые особенности экологии и поведения видов полевок из группы *Microtus arvalis* // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 5. С. 731-741.

Малькова М.Г., Пальчех Н.А., 2003. Пространственная структура популяций узкочерепной полевки *Microtus gregalis* и степной пеструшки *Lagurus lagurus* в степной зоне Западной Сибири // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. общ-ва). Матер. междунар. совещ. М. С. 208-209.

Мантейфель Б.П., 1980. Экология поведения животных. М.: Наука, С. 1-220.

Мараков С.В., Ширяев В.В., 1976. Некоторые черты поведения ондатры в период размножения // Групповое поведение животных. Докл. участников II Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, С. 237-239.

Марин С.Н., Ротшильд Е.В., 1961. Экологическое и эпизоотологическое значение ночной активности больших песчанок // Зоол. журн. Т. 40. Вып. 2. С. 264-268.

Мартиросян Б.А., 1970. Снежная полевка как жизненная форма // Фауна и экология грызунов. Вып. 9. С. 240-246.

Мартиросян Б.А., 1975. Материалы к изучению подвижности снежной полевки // Фауна и экология грызунов. Вып. 12. С. 163-168.

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.

Машкин В.И., 1986. Размножение сурков // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 3. С. 203-204.

Меженный А.А., 1975. Материалы по экологии мелких грызунов тундры и лесотундры Северной Якутии // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск: Наука, С. 53-118.

Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д., 1969. Использование данных кариологического, физиологического и цитофизического анализов для выделения нового вида у грызунов (Rodentia, Mammalia) // Докл. АН СССР. Т. 188. № 6. С. 1411-1414.

Меркова М.А., 1955. Некоторые данные по экологии рыжей полевки и желтогорлой мыши юга Московской области и Теллермановской рощи // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 60. Вып. 1. С. 21-31.

Минаев Н.А., Лапшов В.А., 1986. Особенности поведения больших песчанок в период спада численности в Центральных Кызылкумах // Экология, охрана и акклиматизация позвоночных в Узбекистане. Ташкент. С. 84-91.

Миронов Н.П., 1957. Внутривидовые и межвидовые контактные связи грызунов в основных ландшафтно-экологических участках Северо-Западного Прикаспия // Тр. Рост. на-Дону н.-и. противочум. ин-та. Т.12. Краснодар: Краснодарское книж. изд-во, С. 15-50.

Миронов А.Д., 1976а. Охрана территории индивидуального участка рыжей полевкой // Групповое поведение животных. Докл. участников II Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, С. 253-255.

Миронов А.Д., 1976б. 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. 14 с.

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., 1988а. Использование убежищ желтым сусликом (*Citellus fulvus* Licht.) // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 2. Свердловск. С. 36-37.

Миронов А.Д., 1988б. Характер использования территории гребнепалым тушканчиком в Заунгузских Каракумах // Тушканчики фауны СССР. Вып. 2. Ташкент: Фан, С. 62-64.

Миронов А.Д., 2003. Пространственно-временная организация участков обитания грызунов. Автореферат дисс. … докт. биол. наук. СПб., 42 с.

Миронов А.Д., 2004. Суточная активность желтого суслика *Spermophilus fulvus* Licht. // Млекопитающие как компонент аридных экосистем. Сб. тез. Междунар. совещ. Саратов. С. 83-84.

Миронов А.Д., Голубева О.М., Стрелков А.П., 2003. Пространственная организация поселений леммингов // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. общ-ва). Матер. междунар. совещ. М. С. 57-58.

Мокроусов Н.Я., 1957. Периодика жизнедеятельности и размножения емуранчика в северо-западном Прикаспии // Грызуны и борьба с ними. Вып. 5. Саратов. С. 85-98.

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.

Москвитина Н.С., Сучкова Н.Г., 1974. О некоторых популяционных особенностях размножения красной полевки в условиях Западно-Сибирской равнины // Тр. НИИ Биологии и биофизики при Томском гос. ун-тете. Т. 4. С. 51-55.

Назарова И.В., Мовчаренко В.В., 1980. Лесная мышовка в Волжско-Камском заповеднике // Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука, С. 242-243.

Наумов Н.П., 1940. Экология курганчиковой мыши *Mus musculus hortulanus* Nordm. // Тр. ИЭМ АН 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 позвоночных // 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.

Наумов Н.П., 1975. Структурно-функциональные особенности популяций млекопитающих // Труды 2-го Всесоюз. совещ. по млекопитающим. М.: Наука, С. 81-90.

Наумов Н.П., 1977а. Популяционная экология. В кн.: Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, С. 3-23.

Наумов Н.П., 1977б. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука, С. 93-110.

Наумов Н.П., Гольцман М.Е., 1972. Поведенческие и физиологические реакции млекопитающих на запахи сородичей по виду // Успехи совр. биологии Т. 73. № 3. С. 427-443.

Наумов Н.П., Лобачев В.С., 1965. Структура поселений и подвижность больших песчанок // Матер. IV научн. конф. по природной очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата. С. 178-181.

Наумов Н.П., Лобачев В.С., Дмитриев П.П., Смирин В.М., 1972. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. М.: Изд-во МГУ, 406 с.

Неронов В.В., Чабовский А.В., Александров Д.Ю., Касаткин М.В., 1997. Пространственное распределение грызунов в условиях антропогенной динамики растительности на юге Калмыкии // Экология № 5. С. 369-376.

Никитина Н.А., 1958. Особенности использования территории полевыми мышами (*Apodemus agrarius* Pall.) // Зоол. журн. Т. 37. Вып. 9. С. 1397-1408.

Никитина Н.А., 1970. Рыжие полевки // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, С. 189-198.

Никитина Н.А., 1972. О размерах индивидуальных участков грызунов фауны СССР // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 1. С. 119-126.

Никольский А.А., Савченко Г.А., 1999. Структура семейных групп и использование пространства у байбака (*Marmota bobac*): предварительные результаты // Вест. зоол. Т. 33. № 3. С. 67-72.

Огнев С.И., 1948. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. Т. 6. С. 417-443.

Одум Ю., 1975. Основы экологии. М.: Мир, 736 с.

Окулова Н.М., Борзенкова С.А., Симонова Н.Л., 1974. Использование территории полевкой-экономкой на юге Западной Сибири // География и экология наземных позвоночных. Вып. 2. С. 68-78.

Онуфреня М.В., Онуфреня А.С., 1978. Опыты по изучению суточной активности обыкновенной белки // II Съезд Всесоюз. териол. об-ва. Тез. докл. С. 229-231.

Орленев Д.П., 1981. Механизмы восстановления популяционных структур монгольской песчанки после истребления // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по экологии и мед. значению песчанок - важн. грызунов арид. зоны. М. С. 310-314.

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. 166 с.

Орленев Д.П., 1988. Возможный путь возникновения социального механизма подавления репродуктивной активности субординантных особей в семейных группах (на примере монгольской песчанки) // Экология популяций. Всесоюз. совещ. Новосибирск, 4-6 окт., 1988. Ч. 2. М. С. 102-104.

Орленев Д.П., 1990. Факторы, влияющие на репродуктивную активность монгольских песчанок в искусственно разреженной популяции // V съезд Всесоюз. териол. общ-ва АН СССР, Москва, 29 янв.- 2 февр. 1990. Т. 2. М. С. 191-192.

Орленев Д.П., Переладов С.В., 1981. Восстановление структуры популяции монгольской песчанки после искусственной депрессии численности // Экология № 2. С. 58-66.

Орлов В.А., 1976. Сравнительный очерк поведения копытного и сибирского леммингов в типичных тундрах Северо-Западного Таймыра // Групповое поведение животных. Докл. участников II Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, С. 289-291.

Орлов О.Ю., 1957. Материалы по биологии тушканчиков в западных Кызыл-Кумах // Сб. научных студенческих работ Биолого-почвенного фак-та МГУ. М. С. 21-28.

Осипова О.В., 1993. Межвидовые поведенческие взаимоотношения рыжих и красных полевок. Автореф. дисс. … канд. биол. наук, М. 23 с.

Осипова О.В., 1998. Социальные взаимоотношения темных полевок (*Microtus agrestis*) в экспериментальных группах // Зоол. журн. Т. 77. Вып. 8. С. 959-963.

Осипова О.В., 2001. Межвидовые поведенческие взаимоотношения симпатричных видов лесных полевок Северной Европы // Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. Междунар. совещ. 6-7 февраля 2003 г., М. С. 249-250.

Осипова О.В., 2003. Межвидовые поведенческие взаимоотношения красных *Clethrionomys rutilus* и красно-серых *Clethrionomys rufocanus* полевок // Биоразнообразие Европейского Севера. Теоретические основы изучения, социально-правовые аспекты использования и охраныМатер. Междунар. конф. 3-7 сентября 2001 г., Петрозаводск С. 128-129.

Осипова О.В., Сербенюк М.А., 1992. Социальные отношения красных полевок (*Clethrionomys rutilus*) в экспериментальных условиях // Поведение и коммуникация млекопитающих. М.: Наука, С. 114-137.

Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., 1990. Песчанки мировой фауны. М.: Наука, С. 1-363.

Пак М.И., 1989. К изучению питания полуденных песчанок в междуречье Амударьи и Сырдарьи // Песчанки - важн. грызуны арид. зоны СССР. Матер. III Всесоюзн. совещ. Ташкент, 19-23 сент. 1989 г. Ташкент: Изд-во Фан, С. 108-110.

Пальчех Н.А., Малькова М.Г., Кузьмин И.В., Якименко В.В., 2003. Структура колониальных поселений узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.) в Западной Сибири // Экология. № 5. С. 365-369.

Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и этологическая структура популяции. М.: Наука. С. 1-424.

Пантелеев П.А., 2001. Особенности образа жизни // Водяная полевка. Образ вида. Под. ред. П.А. Пантелеева. М.: Наука, С. 193-235.

Панченко В.А., 1983. О некоторых особенностях использования территории полевыми мышами // Поведение животных в сообществах. Матер. III Всесоюз. конф. по поведению жив-х. М.: Наука, С. 109-110.

Панченко А.Н., Волков В.М., Куницкий В.Н., Павлов А.Н., Яковлев М.Г., 1971. Подвижность больших песчанок в северо-восточной части Прикаспийской низменностью // Матер. VII науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата. С. 323-325.

Папанян С.Б., 1966. К экологии полуденной песчанки (*Meriones meridianus dahli* Schidl.) в Армянской ССР // Биол. журн. Армении Т. 19. № 5. С. 68-80.

Папанян С.Б., 1973. К экологии песчанки Виноградова (*Meriones vinogradovi* Heptn.) в Армянской ССР // Биол. журн. Армении Т. 26. № 4. С. 65-73.

Папанян С.Б., 1976. Материалы по экологии персидской песчанки (*Meriones persicus* Blanr.) в Армении // Биол. журн. Армении Т. 29. № 5. С. 76-83.

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.

Пасхина Н.М., Бодяк Н.Д., 1990. Поведение персидской песчанки (*Meriones persicus*) в зимний период в экспериментальных условиях // V Съезд Всесоюз. териол. общ-ва. Тез. докл. Т. 3. С. 46-47.

Пасхина Н.М., Лапин В.А., 1983. Объединение выводков у персидских песчанок // Поведение животных в сообществах. Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 2. М. С. 125-126.

Пасхина Н.М., Самохина О.Ф., 1981. Поведение персидских песчанок в экспериментальных условиях // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. Тез. докл. II Всесоюз. совещ., Алма-Ата, 1981. М. С. 185-187.

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.

Петров П.А., Тарасов М.П., Адамян А.О., 1981. Современное распространение и пространственная структура поселений мелких песчанок в Армянской ССР // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по экологии и мед. значению песчанок - важн. грызунов арид. зоны. М. С. 79-81.

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.

Плюснин Ю.М., Потапов М.А., 1990. Альянсы и групповое доминирование у водяной полевки // V Съезд Всесоюз. териол. об-ва АН СССР. Т. 3. М. С. 50-51.

Погосян А.Р., 1949. Экология и биология песчанок в Армянской ССР // Зоол. сб. Ин-та фитопатол. и зоол. АН АрмССР. Т. 6. С. 99-125.

Покровский А.В., Макаранец И.А., 1980. Экспериментальные данные по разведению, размножению и гибридизации евразийских видов рода *Lemmus* // Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука, С. 259-260.

Попов В.С., 2004. Пространственная структура поселения желтого суслика (*Spermophilus fulvus*) в зависисмости от плотности населения // Млекопитающие как компонент аридных экосистем. Сб. тез. Междунар. совещ. Саратов. С. 103-104.

Попов С.В., 1981. Использование территории полуденной песчанкой // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. М. С. 142-143.

Попов В.В., Вержуцкий Д.Б., 1988а. Характер выхода из спячки длиннохвостого суслика в Юго-Западной Туве // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 2. Свердловск. С. 41-42.

Попов В.В., Вержуцкий Д.Б., 1988б. Агрегации самок у длиннохвостого суслика // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 3. Свердловск. С. 71.

Попов В.С., Чабовский А.В., 2007. Социальная организация желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.): роль социальных связей в жизни одиночного вида // IV Всеросс. конф. по поведению животных. М.: КМК. С. 404-405.

Попов С.В., Вощанова И.П., 1996. Динамика агрессивных взаимодействий у социальных и одиночных песчанок (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 75. С. 125-132.

Попов С.В., Ильченко О.Г., 1990. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе. М.: Изд. Моск. зоопарка, С. 1-76.

Попов С.В., Чабовский А.В., 1998. Поведение *Meriones tamariscinus* в природе (по данным визуальных наблюдений) // Зоол. журн. Т. 77. Вып. 3. С. 346-354.

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., 1989а. Механизмы формирования пространственно-этологической структуры поселений полуденной песчанки в норме и при искусственном понижении численности // Фауна и экология грызунов. Вып. 17. М.: Наука, С. 5-57.

Попов С.В., Ильченко О.Г., Вощанова И.П., 1989б. Наблюдения за социальным поведением песчанок Виноградова в Армении // Песчанки - важн. грызуны арид. зоны СССР. Матер. III Всесоюз. совещ. Ташкент: Изд-во Фан, С. 150-151.

Попов С.В., Чабовский А.В., Павлова Е.Ю., 1997. Большая песчанка (*Rhombomys opimus*) в природе и лаборатории // Зоол. журн. Т. 76. Вып. 2. С. 224-229.

Попов В.С., Чабовский А.В., Савинецкая Л.Е., Шилова С.А., 2003. Расселение молодняка у желтого суслика *Spermophilus fulvus* // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. общ-ва). Матер. междунар. совещ. М. С. 274.

Попов В.С., Стуколова Н.А., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2005. Успешность размножения годовалых самок у желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.) // Суслики Евразии (роды *Spermophilus, Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия. Матер. науч. конф. М. С. 79-81.

Прокопов К.П., 1980. Материалы по экологии хомяка Эверсманна в Зайсанской котловине // Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука, С. 260-261.

Прокопьев Н.П., 1986. Характер использования территории узкочерепной полевкой (*Microtus gregalis* Pall.) в долине Средней Лены // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 323-324.

Пятницкая Н.Ф., Пятницкий К.К., 1989. Число самок в семье и их плодовитость у большой песчанки низменных Каракумов // Песчанки - важн. грызуны арид. зоны СССР. Матер. III Всесоюз. совещ. Ташкент: Изд-во Фан, С. 113-115.

Ралль 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.

Ралль 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.

Ралль Ю.М., 1940в. Введение в экологию полуденных песчанок *Pallasiomys meridianus* Pall. III. Питание. Возрастные закономерности. Продолжительность жизни и смертность // Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. Т. 18. № 3-4. С. 320-358.

Ралль Ю.М., 1941. Очерк экологии гребенщиковой песчанки *Meriones tamariscinus* // Грызуны и борьба с ними. Вып. 1. С. 179-207.

Рамазанов Х.М., 1986. К экологии полевой мыши в Дагестане // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 328.

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.

Расин Б.В., Бурделов В.А., Кожахметов К.К., 1990. Анализ динамики посещения большими песчанками необитаемых нор в течение популяционного цикла // V съезд Всесоюз. териол. общ-ва. Т. 2. М. С. 195-196.

Ревин Ю.В., Вольперт Я.Л., 1982. Об изменчивости величины выводка у красной полевки Якутии // Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюзн. териол. общ-ва. Т. 1. С. 277.

Решетников П.М., 1957. Бобр в Ильменском заповеднике // Тр. Ин-та биологии УрФ АН СССР. Вып. 8. С. 82-88.

Рогатко И.В., 1980. К экологии снежной полевки фауны УССР // Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука, С. 259-260.

Роговин К.А., 1980. Особенности пространственно-этологической структуры популяций двух симпатрических видов тушканчиков, живущих плотными поселениями // Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука, С. 262-264.

Роговин К.А., 1981. Использование территории тарбаганчиками (*Alactagulus acontion*) и структура их группировок по материалам мечения // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 4. С. 568-578.

Роговин К.А., 1982а. Адаптивные особенности пространственно-этологических структур популяций тушканчиков // Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюзн. териол. общ-ва. Т. 2. С. 171.

Роговин К.А., 1982б. Сравнительная этология двух видов карликовых тушканчиков // Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюзн. териол. общ-ва. Т. 2. С. 172.

Роговин К.А., 1983. Структура поселений и поведение тушканчиков. Дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ РАН. 208 с.

Роговин К.А., 1985а. Сравнительный анализ поведения и надродовые группировки тушканчиков (Rodentia, Dipodidae) // Зоол. журн. Т. 64. Вып. 11. С. 1702-1711.

Роговин К.А., 1985б. О механизмах регуляции численности у тарбаганчика — *Alactagulus pygmaeus* (Rodentia, Dipodidae). 1. Особенности пространственной организации внутрипопуляционных группировок // Зоол. журн. Т. 64. Вып. 7. С. 1053-1058.

Роговин К.А., 1990. Пути формирования пространственно-этологической структуры популяций бипедальных грызунов пустынь // Матер. V Съезда Всесоюзн. териол. общ-ва. Т. 3. С. 56-57.

Роговин К.А., 1996. Социальное поведение песчанок *Psammomys obesus* (Rodentia, Gerbillidae) в искусственном поселении с высокой плотностью // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 3. С. 399-412.

Роговин К.А, Шенброт Г.И., 1988. Сообщества пустынных грызунов: оценки плотности населения с учетом краевого эффекта // Актуальные проблемы морфологии и экологии высших позвоночных. М. Ч. 2. С. 539-552.

Руденчик Ю.В., 1963. Применение радиоактивных индикаторов для изучения внутрипопуляционных связей как эпизоотологического фактора в поселениях больших песчанок // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 12. С. 1849-1856.

Руденчик Ю.В., Солдаткин И.С., 1969. Сезонные изменения подвижности больших песчанок и распространение эпизоотии чумы в Северных Кызылкумах // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 1 (5). Саратов. С. 34-39.

Рутоваская М.В., 2004. Социальное поведение обыкновенной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pallas) в экспериментальных группах // Млекопитающие как компонент аридных экосистем. Сб. тез. Междунар. совещ. Саратов. С. 125-126.

Рыхликова М.Е., 1986. Закономерности использования территории двумя видами *Clethrionomys* в приенисейской тайге Туруханского района Красноярского края // Тез. докл. 11-го Всес. симпоз. “Биологические проблемы Севера”. Вып. 3. Якутск. С. 70-71.

Рюриков Г.Б., Суров А.В., Тихонов И.А., 2003а. Хомячок Эверсманна (*Allocricetulus eversmanni*) в Саратовском Заволжье: экология и поведение в природе // Приволжский экол. журн. № 3. С. 251-258.

Рюриков Г.Б., Суров А.В., Лебедев В.С., 2003б. Экология и пространственная организация поселений хомячка Эверсманна *Allocricetulus eversmanni* в Саратовском Заволжье // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. общ-ва). Матер. междунар. совещ. М. С. 274.

Рюриков Г.Б., Толстов И.В., Суров А.В., 2004. Индивидуальные участки и использование территории самцами и самками хомячка Эверсманна (*Allocricetulus eversmanni*) // Млекопитающие как компонент аридных экосистем. Сб. тез. Междунар. совещ. Саратов. С. 126-127.

Сабилаев А.С., 1969. Материалы по распространению и экологии гребнепалого тушканчика в северо-западных Кызылкумах // Экология и биология животных Узбекистана. Ташкент: Фан, С. 312-317.

Сабилаев А.С., 1982. Жирнохвостый карликовый тушканчик // Природа. № 2. С. 106-107.

Савельев А.П., Каньшиев В.Я., 1988. Особенности размножения канадского бобра // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 2. Свердловск. С. 47.

Самарин Е.Г., Киселев Р.Н., Сараев Ф.А., 1985. Некоторые черты экологии тушканчиков Северо-Западного Прикаспия и их участие в эпизоотиях чумы // Тушканчики фауны СССР. М.: Всесоюз. териол. об-во, С. 215-219.

Свириденко П.А., 1969. Рост и развитие серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pall.) // Вест. зоол. № 1. С. 47-49.

Свиридов Г.Г., Губайдуллин В.А., 1969. К методике моделирования элементарного очага чумы // Зоол. журн. Т. 48. Вып. 1. С. 135-136.

Сербенюк М.А., 1990. Сравнительный анализ социального поведения лесных полевок о. Шикотан (*Clethrionomys rufocanus, C. sikotanensis*) // V Съезд Всесоюз. териол. общ-ва. Тез. докл. Т. 3. С. 61-62.

Сидорова Г.А., 1959. Некоторые черты биологии большой песчанки в очагах зоонозного кожного лейшманиоза в Бухарской области Узбекской ССР // X совещание по паразитол. проблемам и природноочаговым болезням. Вып. 2. М.-Л. С. 20-22.

Слудский А.А., 1948. Ондатра и акклиматизация ее в Казахстане. Алма-Ата: Изд-во КазАН, С. 134-139.

Слудский А.А., Бекенов А., Борисенко В.А., Грачев Ю.А., Исмагилов М.И., Капитонов В.И., Страутман Е.И., Федосенко А.К., Шубин И.Г., 1977. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука Каз. ССР. Т. 1. Ч. 2. 536 с.

Смирин Ю.М., 1970. К биологии мелких лесных грызунов в зимний период // Фауна и экология грызунов. Вып. 9. С. 134-150.

Смирин Ю.М., 1976а. Набор форм поведения бурундука в связи с особенностями экологии вида // Групповое поведение животных. Докл. участников II Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, С. 347-349.

Смирин Ю.М., 1976б. О стабильности этологической структуры популяций лесных мышей // Групповое поведение животных. Докл. участников II Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, С. 349-351.

Смирин Ю.М., 1977. Об устойчивости внутрипопуляционных группировок у лесных мышей // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 82. Вып. 3. С. 5-11.

Смирин Ю.М., 1979. Взаимоотношения в размножающейся группировке лесных мышей // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 84. Вып. 6. С. 35-45.

Смирин Ю.М., 1982. Поведение и взаимоотношения лесных мышей в искусственных группировках // Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюзн. териол. общ-ва. Т. 2. С. 175-176.

Смирин Ю.М., Шилова С.А., 1989. Некоторые черты социального поведения домовых (*Mus musculus*) и лесных (*Apodemus sylvaticus*) мышей при совместном обитании // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 6. С. 99-110.

Смирнов Е.Н., 1980. Плодовитость, смертность и прирост популяции белки в кедровниках Среднего Сихотэ-Алиня // Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука, С. 277-278.

Смирнов П.К., 1979. К биологии полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pall.) // Вестник ЛГУ. Биология. Т. 9. Вып. 2. С. 13-18.

Смирнов М.Н., Минаков И.А., Никитенко Б.В., Щемерова О.В., 2005. Некоторые популяционные показатели длиннохвостых сусликов (*Spermophilus undulatus* Pall.), населяющих Северо-Хакасскую межгорную котловину // Суслики Евразии (роды *Spermophilus, Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия. Матер. науч. конф. М. С. 100-101.

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. 18 с.

Сморкачева А.В., 2007. Эволюция социальности у подземных грызунов: сравнительный анализ // IV Всеросс. конф. по поведению животных. М.: КМК. С. 25-26.

Соколов В.Е., 1977. Систематика млекопитающих. Отряды: зайцеобразных, грызунов. М.: Высшая школа, 495 с.

Соколов В.Е., Ляпунова К.Л., 1982. Особенности иерархической структуры сообществ серых крыс (*Rattus norvegicus* Berk.) в условях вольерного содержания // Феромоны и поведение. М.: Наука. С. 162-179.

Соколов В.Е., Галанина Т.М., Сербенюк М.А., 1988. Взаимоотношения половозрелых рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в экспериментальных условиях // Изв. АН ССР. Сер. биол. № 5. С. 645-654.

Соколов В.Е., Галанина Т.М., Сербенюк М.А., 1989. Социальные отношения неразмножающихся рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в зимний период // Изв. АН ССР. Сер. биол. № 5. С. 645-650.

Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И., 1990. Биология домовой и курганчиковой мышей. М.: Наука, 208 с.

Соколов В.Е., Осипова О.В., Сербенюк М.А., 1996. Первые межвидовые взаимодействия и взаимоотношения самцов рыжих *Clethrionomys glareolus* и красных *Clethrionomys rutilus* полевок (Microtinae, Rodentia) в экспериментальных группах // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 1. С. 141-153.

Соколов В.Е., Телицына А.Ю., Суров А.В., Емельянов Д.Е., 1989. Выявление пространственно-этологической структуры поселения забайкальского хомячка — *Cricetulus pseudogriseus* (Rodentia, Cricetidae) методами радиопрослеживания и повторных отловов // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 2. С. 253-262.

Соколов В.Е., Шилова С.А., Громов В.С., Шекарова О.Н., Щипанов Н.А., 1993. Особенности экологии и социального поведения рыжих колючих крыс *Maxomys surifer* // Экология. № 4. С. 46-53.

Солдатова А.Н., 1962. Влияние плотности населения на характер использования территории малым сусликом // Зоол. журн. Т. 41. Вып. 6. С. 913-921.

Солдатова А.Н., 1972. Формы индивидуализации территории у мелких млекопитающих // Териология. Т. 1. Новосибирск. С. 240-246.

Соломатин А.О., 1975. Некоторые особенности поведения малых сусликов, выявленные при визуальном наблюдении за зверьками // Фауна и экология грызунов. Вып. 12. С. 155-162.

Соломонова Т.Н., Винокуров Д.Д., 1988. Материалы по экологии бурундука в Центральной Якутии // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 2. Свердловск. С. 51-52.

Сосин В.Ф., 1982. Некоторые особенности воспроизводства популяции водяной полевки на севере Западной Сибири // Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюзн. териол. общ-ва. Т. 1. С. 302-302.

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, 232 с.
Стуколова Н.А., 2007. Возможные взаимосвязи раннего социального опыта, расселения и участия в размножении у годовалых самок желтого суслика (*Spermophilus fulvus*) // IV Всеросс. конф. по поведению животных. М.: КМК. С. 424-425.
Стуколова Н.А., Чабовский А.В., Попов В.С., 2005. Компромисс между ранним социальным опытом и нажировкой у детенышей желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.) // Суслики Евразии (роды *Spermophilus, Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия. Матер. науч. конф. М. С. 100-101.
Сундов В.В., 1981. Территориальная структура популяции и внутривидовые отношения тарбаганов (*Marmota sibirica*) в Туве) // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 9. С. 1394-1405.
Сундов В.В., 1986. Кормовое поведение и упитанность тарбагана // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 3. С. 218-220.
Сурков В.С., 1983. Материалы по экологии сибирской красной полевки - *Clethrionomys rutilus* острова Сахалин // Экол.-фаунистич. исслед. некот. позвоночных Сахалина и Курил. островов. Владивосток. С. 54-67.
Суров А.В., Телицына А.Ю., 1986. К экологии джунгарского хомячка в зимний период // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 354-355.
Суров А.В., Телицына А.Ю., Винн-Эдвардс К., 1995. Этологические аспекты использования видом ресурсов среды на примере хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) // Эксперимент "Убсу-Нур". Часть первая. М.: Интеллект, С. 265-277.
Телицына А.Ю., Усанов Ю.А., Васильева Н.Ю., Суров А.В., 1988. Наблюдение за поведением хомячка Кемпбелла в природе // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 2. Свердловск. С. 54-55.
Тесленко С.В., Шевченко Н.Т., 1988. О плодовитости обыкновенной и восточноевропейской полевок // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 2. Свердловск. С. 55-56.
Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Давыдова Л.В., Осипова О.В., 2003. Внутривидовые взаимоотношения видов-двойников обыкновенной полевки в условиях эксперимента // Зоол. журн. Т. 82. Вып. 8. С. 986-995.
Ткаченко В.С., 1977. Размещение малоазийских песчанок в Юго-Западном Азербайджане // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. Матер. Всесоюз. совещ. М.: С. 181-182.
Ткаченко В.С., 1978. Динамика поселений малоазийских и персидских песчанок в Закавказье // Особо опасные инфекции на Кавказе. Тез. докл. IV краев. научно-практ. конф. по природн. очаговости, эпидемиолог. и профилактике особо опасн. инф. болезней. Ставрополь. С. 271-272.
Ткаченко В.С., 1981. К пространственной структуре видового населения песчанок на юго-западе Азербайджана // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по экологии и мед. значению песчанок - важн. грызунов арид. зоны. М. С. 106-108.
Ткаченко В.С., 1985. Характеристика пространственного размещения трех видов песчанок / / Журн. общ. биол. Т. 46. № 4. С. 565-568.
Токарский В.А., Ронкин В.И., 1990. Большой тушканчик в Харьковской области // Вестник Харьк. ун-та. Т. 346. С. 86-87.
Травина И.В., 1999. Пространственная структура населения леммингов (*Dicrostonyx vinogradovi, Lemmus sibiricus*) острова Врангеля на стадии низкой численности их популяции // Зоол. журн. № 4. С. 485-493.
Травина И.В., 2001. Поведение леммингов *Dicrostonyx vinogradovi* и *Lemmus sibiricus portenkoi* острова Врангеля в опытах попарного ссаживания на нейтральной территории // Зоол. журн. № 5. С. 618-627.
Тупикова Н.В., Кучерук В.В., Лаврова М.Я., 1956. Опыт мечения мелких грызунов в лесополосах и байрачном лесу // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 61. С. 21-33.
Тупикова Н.В., Швецов Ю.Г., 1957. Размножение водяной крысы в Волго-Ахтубинской пойме // Вопросы экологии. Т. 2. С. 174-181.

Удовиков А.И., Попов Н.В., Тарасов М.А., Чекашов В.Н., 2003. Использование территории малыми сусликами *Citellus pygmaeus* в полупустынях Западного Казахстана // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. общ-ва). Матер. междунар. совещ. М. С. 362.

Удовиков А.И., Чекашев В.Н., Яковлев С.А., Попов Н.В., 2005. Влияние метеорологических факторов на состояние популяций малого суслика (*Spermophilus pygmaeus* Pall. 1978) в Северном, Северо-Западном Прикаспии и Предкавказье // Суслики Евразии (роды *Spermophilus, Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия. Матер. науч. конф. М. С. 100-101.

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.

Флинт В.Е., 1977. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука. 182 с.

Фокин И.М., 1978. Тушканчики. Л.: Изд-во ЛГУ, 184 с.

Фолитарек С.С., Максимов А.А., Квитницкая Г.В., Владимирский М.Г., Благовещенский Н.И., 1951. Воляная крыса и способы ее истребления. Новосибирск: Облгиз, 46 с.

Хайнд Р., 1975. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Изд-во "Мир", С. 1-855.

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.

Хляп Л.А., Карулин Б.Е., Альбов С.А., Фильчагов А.В., 1986. Суточные участки обитания полевых мышей // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 366-367.

Ходашева К.С., 1953. Жизненные формы грызунов равнинного Казахстана и некоторые закономерности их географического распространения // Тр. Ин-та географии АН СССР. Т. 54. С. 133-194.

Ходикина З.С., 1965. К экологии степной мышовки (*Sicista subtilis* Pall.) Крыма // Вестник Киевск. ун-та. Вып. 7. С. 120-124.

Хрущова А.М., Васильева Н.Ю., 2007. Сравнительный анализ отцовского поведения джунгарского хомячка и хомячка Кэмпбелла // IV Всеросс. конф. по поведению животных. М.: КМК. С. 436-437.

Чабовский А.В., 1986. Роль знакомства с территорией в пространственной организации поселений полуденных песчанок // IV Съезд Всесоюз. териол. общ-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 272-273.

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, С. 1-182.

Чабовский А.В., Александров Д.Ю., 1996. Пространственная организация совместного поселения полуденных и тамарисковых песчанок в Калмыкии // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 12. С. 1842-1850.

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.

Чернявский Ф.Б., 1975. Механизмы регуляции численности леммингових популяций // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск: Наука, С. 13-33.
Чернявский Ф.Б., 1984. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука, 388 с.
Чернявский Ф.Б., 1986. Роль внутренних и внешних факторов в формировании циклов леммингов и полевок на севере // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 376-377.
Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В., 1980. Механизмы регуляции численности леммингов в Арктике // Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука, С. 301-302.
Чистова Т.Ю., 1998. Пространственная организация рыжей полевки лесостепной дубравы. Дисс. … канд. биол. наук. М. 190 с.
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.
Шаповалов С.И., 1982. О поведении канадского бобра (*Castor canadensis* Kuhl.) на Карельском перешейке Ленинградской области // Экология животных и фаунистика. Тюмень. С. 93-100.
Шварц С.С., 1967. Популяционная структура вида // Зоол. журн. Т. 46. Вып. 10. С. 1456-1469.
Шварц С.С., 1970. Актуальные проблемы учения о популяции и популяционная структура вида // Популяционная структура вида у млекопитающих. М. С. 6-8.
Шварц С.С., 1972. Характер функциональных связей элементов биологических систем на популяционном и организменном уровнях // Экология № 4. С. 87-88.
Швецов Ю.Г., 1970. К экологии полевки-экономки в дельте р. Селенги // Фауна и экология грызунов. Вып. 9. С. 218-230.
Шевченко В.Л., 1962. Основные черты экологии степной песитрушки (*Lagurus lagurus* Pall.) в Западном Казахстане // Зоол. журн. Т. 41. Вып. 4. С. 616-625.
Шевченко В.Л., 1963. Размножение и изменение численности степной песитрушки (*Lagurus lagurus* Pall.) в Уральской области // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 1. С. 114-125.
Шекарова О.Н, 1998. Популяционная экология рыжей колючей крысы (*Maxomys surifer* Miller, 1990), Южный Вьетнам. Автореф. дисс. … канд. биол. наук, М.: ИПЭЭ РАН, 24 с.
Шекарова О.Н., Ли Тхи Ви Хын, Фан Ван Тхан, Громов В.С., 1995. Особенности сезонной динамики популяционной структуры рыжих колючих крыс (*Maxomys surifer*) // Экология популяций: структура и динамика. М.: ИЭМЭЖ РАН, Ч. 1. С. 483-490.
Шенброт Г.И., 1980. Сравнительная экология тушканчиков пустынь Турана. Автореф. дисс. … канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 22 с.
Шенброт Г.И., Роговин К.А., 1988. Сравнительная экология карликовых тушканчиков Южной Монголии // Тушканчики фауны СССР. Вып. 2. Ташкент: Фан, С. 125-130.
Шенброт Г.И., Соколов В.Е., Гептнер В.Г., Ковальская Ю.М., 1995. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Тушканчикообразные. М.: Наука, 573 с.
Шилов А.И., 1982. Игровое и агрессивное поведение длиннохвостого суслика // Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюз. териол. об-ва. Тез. докл. Т. 2. М. С. 190.
Шилов А.И., 1983. Поведение малого суслика при разной плотности поселений // Поведение животных в сообществах. Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 2. М. С. 75-77.
Шилов И.А., 1967. О механизмах популяционного гомеостаза у животных // Успехи совр. биологии Т. 64. Вып. 2. С. 333-351.
Шилов И.А., 1972. Опыт физиологической оценки некоторых форм внутрипопуляционных отношений у мелких грызунов // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 77. № 3. С. 21-30.
Шилов И.А., 1973. Роль группового поведения в поддержании популяционного гомеостаза у позвоночных животных // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 5. С. 7-18.
Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, С. 1-262.

Шилов И.А., 1991а. Принципы внутрипопуляционной организации и биологическая роль пространственно-этологической структуры // Структура популяций у млекопитающих. М.: Наука, С. 5-20.

Шилов И.А., 1991б. Механизмы формирования и поддержания пространственно-этологической структуры популяций // Структура популяций у млекопитающих. М.: Наука. С. 65-85.

Шилов И.А., 1991в. Динамика популяций и популяционные циклы // Структура популяций у млекопитающих. М.: Наука, С. 151-172.

Шилов И.А., 2001. Экология. М.: Высшая школа. 512 с.

Шилов И.А., 2002. Популяционный гомеостаз // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 9. С. 1029-1047.

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., Левина Л.Е., Родионова Е.И., 1977. Некоторые черты внутривидовых и межвидовых взаимоотношений длиннохвостых сусликов в районе Восточного Танну-Ола // Экология, методы изучения и организация охраны млекопитающих горных областей. Свердловск. С. 113-114.

Шилова С.А., Дервиз Н.В., Шилов А.И., Щипанов Н.А., Марова И.П., Пожарискый Д.В., 1983. Некоторые черты территориального распределения и поведения полуденных песчанок (*Meriones meridianus,* Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 62. Вып. 6. С. 916-920.

Шилова С.А., Шилов А.И., Левина Л.Е., Родионова Е.И., 1979. Некоторые черты пространственно-этологической структуры популяции длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus* Pall.) и попытки ее направленного изменения // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 7. С. 1042-1046.

Штильмарк Ф.Р., 1963. Об экологии бурундука (*Eutamias sibiricus* Laxm.) в кедровых лесах Западного Саяна // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 1. С. 92-102.

Шубин И.Г., Шубин В.И., 1983. Семейные структуры байбака в Казахстане // Поведение животных в сообществах. Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 2. М. С. 131-133.

Шубин В.И., 1986. Территориальные отношения у байбака // IV Съезд Всесоюз. териол. обва. Тез. докл. Т. 3. М. С. 226-228.

Щепотьев Н.В., 1959. О зимней активности хомячка Эверсманна // Природа. № 7. С. 113.

Щипанов Н.А., Шилова С.А., Смирин Ю.М., 1997. Структура и функции различных поселений лесной мыши (*Apodemus uralensis*) // Успехи совр. биол. Т. 17. Вып. 5. С. 624-639.

Эйгелис Ю.К., 1980. Грызуны Восточного Закавказья и проблемы оздоровления местных очагов чумы. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, С. 1-262.

Эйгелис Ю.К., Климченко И.З., Полтавцев Н.Н., Мехтиев Г.И., Ахвердов Н.И., 1970. Территориальные группировки песчанок, обитающих в Азербайджане // Популяционная структура вида у млекопитающих. М. С. 59-60.

Якименко Л.В., 2004. О географической изменчивости плодовитости обыкновенных слепушонок *Ellobius talpinus* sensu lato // Млекопитающие как компонент аридных экосистем. Сб. тез. Междунар. совещ. Саратов. С. 166-167.

Abramsky Z., 1984. Population biology of *Gerbillus allenbyi* in Northern Israel // Mammalia Vol. 48. P. 197-206.

Abramsky Z., Tracy C.R., 1980. Relation between home range size and regulation of population size in *Microtus ochrogaster* // Oikos. Vol. 34. P. 347-355.

Adamczewska K.A., 1961. Intensity of reproduction of the *Apodemus flavicollis* (Melchior 1834) during the period 1954-1959 // Acta Theriol. Vol. 1. P. 1-21.

Adams D.B., 1983. Hormone-brain interactions and their influence on agonistic behaviour. In: Hormones and Aggressive Behaviour. Ed. B.Svare. New York: Plenum Press. P. 223-245.

Adams L., Davis S.D., 1967. The internal anatomy of home range // J. Mammal. Vol. 48. P. 529-536.

Advani R., 1981. Some behavioural patterns and postures of the Indian desert gerbil, *Meriones hurrianae* (Jerdon) // Z. Angew. Zool. Vol. 68. P. 367-376.

Agrawal V.C., 1967. Field observation on the biology and ecology of the desert gerbil, *Meriones hurrianae* (Rodentia, Muridae) in western India // J. Zool. Soc. India Vol. 17. P. 125-134.

Ågren G., 1976. Social and territorial behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) under seminatural conditions // Biol. Behav. Vol. 1. P. 267-285.

Ågren G., 1979. Field observations of social behaviour in a Saharan gerbil: *Meriones libycus* // Mammalia. Vol. 43. P. 135-146.

Ågren G., 1980. Persistence of male/female social relationships in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) // Behav. Process. Vol. 5. P. 373-379.

Ågren G., 1990. Sperm competition, pregnancy initiation and litter size: influence of the amount of copulatory behaviour in Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus* // Anim. Behav. Vol. 40. P. 417-427.

Ågren G., Zhou Q., Zhong W., 1989. Ecology and social behaviour of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*, at Xilinhot, Inner Mongolia, China // Anim. Behav. Vol. 37. P. 11-27.

Aleksiuk M., 1968. Scent-mound communication, territoriality, and population regulation in beaver (*Castor canadensis* Kuhl) // J. Mammal. Vol. 49. P. 759-762.

Alexander R.D. 1974. The evolution of social behaviour // Ann. Rev. Ecol. Syst. Vol. 5. P. 325-383.

Alho C.J.R., 1979. Relative exclusiveness of use of space as a measure of spatial distribution of mammal populations // Rev. Brasil. Biol. Vol. 39. P. 275-279.

Alle W.C., Emerson A.E., Park O., Smidt K., 1949. Principles of Ecology. Ed. by W.B.Saunders, Philadelphia. 837 pp.

Altmann J., 1974. Observational study of behaviour: Sampling methods // Behaviour. Vol. 49. P. 227-265.

Ambrose H.W. III, 1969. A comparison of *Microtus pennsylvanicus* home ranges as determined by isotope and live trap methods // Amer. Midland Nat. Vol. 81. P. 535-555.

Ambrose H.W. III, 1973. An experimental study of some factors affecting the spatial and temporal activity of *Microtus pennsylvanicus* // J. Mammal. Vol. 54. P. 79-100.

Anderson D.J., 1982. The home range: a new nonparametric estimation technique // Ecology. Vol. 63. P. 103-112.

Andrzejevski R., Olszewski J., 1963. Social behaviour and interspecific relations in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // Acta Theriol. Vol. 7. P. 155-168.

Angermann R., 1963. Zur Okologie und Biologie des Baumschlafers, *Dryomys nitedula* (Pallas, 1779) in der Waldsteppenzone // Acta Theriol., Vol. 8. P. 333-367.

Anisimova A., Gromov V., 2006. Parental care in social vole, *Microtus socialis*: Experienced males are more active than females // Hystrix (It. J. Mammal.), Suppl. N.S. P. 20.

Anthony M., 1962. Activity and behavior of the woodchuck in southern Illinois // Occas Papers Adams Ctr. Ecol. Studies. Vol. 6. P. 1-25.

Armitage K.B., 1962. Social behavior of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*) // Anim. Behav. Vol. 10. P. 319-331.

Armitage K.B., 1973. Population changes and social behavior following colonization by the yellow-bellied marmot // J. Mammal. Vol. 54. P. 842-854.

Armitage K.B., 1974. Male behaviour and territoriality in the yellow-bellied marmot // J. Zool., Lond. Vol. 172. P. 233-265.

Armitage K.B., 1975. Social behavior and population dynamics in marmots // Oikos. Vol. 26. P. 341-354.

Armitage K.B., 1977. Social variety in the yellow-bellied marmot: A population-behavioural system // Anim. Behav. Vol. 25. P. 585-593.

Armitage K.B., 1981. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels // Oecologia. (Berlin). Vol. 48. P. 36-49.

Armitage K.B., 1984. Recruitment in yellow-bellied marmot populations: Kinship, philopatry, and individual variability // The Biology of Ground-Dwelling Squirrels. Eds. J.O.Murie & G.R.Michener, Lincoln and London: Univ. Nebraska Press. P. 377-403.

Armitage K.B., Downhower J.F., 1974. Demography of yellow-bellied marmot populations // Ecology. Vol. 55. P. 1233-1245.
Armitage K.B., Johns D.W., 1982. Kinship, reproductive strategies and social dynamics of yellow-bellied marmots // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 11. P. 55-63.
Arnold W., 1990. The evolution of marmot sociality: I. Why disperse late? // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 27. P. 229-237.
Arvola A., Ilmŭn M., Koponen T., 1962. On the aggressive behaviour of the Norvegian lemming (*Lemmus lemmus*), with special reference to the sounds produced // Arch. Soc. 'Vanamo'. Vol. 17. P. 80-101.
Attuquayefio D.K., Gorman M.L., Wolton R.J., 1986. Home range sizes in the wood mice, *Apodemus sylvaticus*: Habitat, sex and seasonal differences // J. Zool., Lond. (A). Vol. 210. P. 45-53.
Bailey E.D., 1965. The influence of social interactions and season on weight change in woodchucks // J. Mammal. Vol. 46. P. 438-445.
Bakko E.B., Brown L.N., 1967. Breeding biology of the white-tailed prairie dog, *Cynomys leucurus*, in Wyoming // J. Mammal. Vol. 48. P. 100-112.
Balph D.F., 1984. Spatial and social behavior in a population of Uinta ground squirrels: Interrelations with climate and annual cycle // The Biology of Ground-Dwelling Squirrels. Eds. J.O.Murie & G.R.Michener, Lincoln and London: Univ. Nebraska Press. P. 24-42.
Balph D.F., Stokes A.W., 1963. On the ethology of a population of Uinta ground squirrels // Amer. Midland Nat. Vol. 69. P. 106-126.
Banks E.M., Brooks R.J., Schnell J., 1975. A radiotracking study of home range and activity of the brown lemming (*Lemmus trimucronatus*) // J. Mammal. Vol. 56. P. 888-901.
Barash D.P., 1973a. Social variety in the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*) // Anim. Behav. Vol. 21. P. 579-584.
Barash D.P., 1973b. The social biology of the Olympic marmot (*Marmota olympus*) // Anim. Behav. Monogr. Vol. 6. P. 171-245.
Barash D.P., 1974a. The social behaviour of the hoary marmot (*Marmota caligata*) // Anim. Behav. Vol. 22. P. 256-261.
Barash, D.P. 1974b. The evolution of marmot societies: A general theory // Science. Vol. 185. P. 415-420.
Barash D.P., 1975. Ecology of paternal behavior in the hoary marmot (*Marmota caligata*): An evolutionary interpretation // J. Mammal. Vol. 56. P. 613-618.
Barash D.P., 1976. Social behaviour and individual differences in free-living alpine marmots (*Marmota marmota*) // Anim. Behav. Vol. 24. P. 27-35.
Barnett S.A., 1958. An analysis of social behaviour in wild rats // Proc. Zool. Soc. London. Vol. 130. Part 1. P. 107-152.
Barnett S.A., 1969. Grouping and dispersive behaviour among wild rats. In: Aggressive behaviour. Proc. Intern. Symp. Biol. Aggress. Behav. Milan, May 2-4, 1968. Amsterdam: Excerpta Media Foundation. P. 3-14.
Batzli G.O., Pitelka F.A., 1971. Condition and diet of cycling populations of the California vole // J. Mammal. Vol. 52. P. 141-163.
Baudoin B.P., 1998. Female sexual preferences differ in *Mus specilegus* and *Mus musculus domesticus*: the role of familiarization and sexual experience // Anim. Behav. Vol. 56. P. 1465-1470.
Beer J.R., 1951. Seasonal variations in the endocrine organs of the muskrat // J. Mammal. Vol. 32. P. 173-191.
Beer J.R., 1961. Winter home ranges of the red-backed mouse and white-footed mouse // J. Mammal. Vol. 42. P. 174-180.
Beer J.R., MacLeod C.F., 1966. Seasonal population changes in the prairie deer mouse // Amer. Midland Nat. Vol. 76. P. 277-289.
Behrends P., Daly M., Wilson M.I., 1986a. Range use patterns and spatial relationships of Merriam's kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) // Behaviour. Vol. 96. P. 187-209.
Behrends P., Daly M., Wilson M.I., 1986b. Aboveground activity of Merriam's kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) in relation to sex and reproduction // Behaviour. Vol. 96. P. 210-226.

*Bennett N.C.,*1990. Behaviour and social organization in a colony of the Damadaland mole-rat, *Cryptomys damarensis* // J. Zool., Lond. Vol. 220. P. 225-248.
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. Vol. 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. Vol. 233. P. 617-630.
Benson B.N., 1980. Dominance relationships, mating behaviour and scent marking in fox squirrels (*Sciurus niger*) // Mammalia Vol. 44. P. 143-160.
Bergstedt B., 1965. Distribution, reproduction, growth and dynamics of the rodent species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linne) in southern Sweden // Oikos. Vol. 16. P. 132-160.
Berteaux D., Bety J., Rengifo E., Bergeron J.-M., 1999. Multiple paternity in meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*): investigating the role of the female // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 45. P. 283-291.
Bertolino S., Viano C., Currado I., 2001. Population dynamics, breeding patterns and spatial use of the garden dormouse (*Eliomys quercinus*) in an Alpine habitat // J. Zool. Vol. 253. P. 513-521.
Bertolino S., Cordero N., Currado I., 2003. Home ranges and habitat use of the garden dormouse (*Eliomys quercinus*) in a mountain habitat in summer // Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae. Vol. 49. P. 11-18. Suppl. 1.
Betts B.J., 1976. Behaviour in a population of Columbian ground squirrels, *Spermophilus columbianus columbianus* // Anim. Behav. Vol. 24. P. 652-680.
Bergerud A.T., Miller D.R., 1977. Population dynamics of Newfoundland beaver // Can. J. Zool. Vol. 55. P. 1480-1492.
Birkhead T.R., Atkin L., Moller A.P., 1987. Copulation behaviour of birds // Behaviour. Vol. 101. P. 101-138.
Blackburn G.S., Wilson D.J., Krebs C.J., 1998. Dispersal of juvenile collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*) in a high-density population // Can. J. Zool. Vol. 76. P. 2255-2261.
Blackmore M.S., Lishak R.S., 1985. Food availability and spatial-use patterns of eastern chipmunk (*Tamias striatus*) // J. Alabama Acad. Sci. Vol. 56. P. 48-56.
Blair W.F., 1940. A study of prairie deer-mouse populations in Southern Michigan // Amer. Midland Nat. Vol. 24. P. 273-305.
Blair W.F., 1942. Size of home range and notes on the life history of the woodland deer-mouse and eastern chipmunk in northern Michigan // J. Mammal. Vol. 23. P. 27-36.
Blair W.F., 1958. Effects of X-irradiation on a natural population of the deer-mouse (*Peromyscus maniculatus*) // Ecology. Vol. 39. P. 113-118.
Bleich V.C., Price M.V., 1995. Aggressive behaviour of *Dipodomys stephensi*, an endangered species, and *Dipodomys agilis*, a sympatric congener // J. Mammal. Vol. 76. P. 646-651.
Bodenheimer F.S., Sulman F., 1946. The estrous cycle of *Microtus guentheri* D. and A. and its ecological implications // Ecology. Vol. 27. P. 255-256.
Boellstorff D.E., Owings D.H., 1995. Home range, population structure, and spatial organization of California ground squirrels // J. Mammal. Vol. 76. P. 551-561.
Bondrup-Nielsen S., Ims R.A., 1986. Reproduction and spacing behaviour of females in a peak density population of *Clethrionomys glareolus* // Holarct. Ecol. Vol. 9. P. 109-112.
Boonstra R., 1977. Effect of conspecifics ob survival during population declines in *Microtus townsendii* // J. Anim. Ecol. Vol. 46. P. 835-851.
Borell A.E., Bryant M.D., 1942. Mammals of the Big Bend area of Texas // Univ. California Publ. Vol. 48. P. 1-62.
Boutin S., Birkenholz D.E., 1987. Muskrat and round-tailed muskrat. In: Wild furbearer matagement and coservation in North America. Ed. by M. Novak, J.A. Baker, M.E. Obbard, B. Malloch. Toronto: Ontario Ministry of Natural Resources Publ. P. 315-325.
Bovet J., 1972. On the social behaviour in a stable group of long-tailed field mice (*Apodemus silvaticus*). I. An interpretation of defensive postures // Behaviour. Vol. 41. P. 41-54.

Bowen D.W., Brooks R.J., 1978. Social organization of confined male collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus* Traill) // Anim. Behav. Vol. 26. P. 1126-1135.
Boyce C.C.K., Boyce III, J.L., 1988. Population biology of *Microtus arvalis* // J. Anim. Ecol. Vol. 57. P. 711-754.
Bradt G.W., 1938. A study of beaver colonies in Michigan // J. Mammal. Vol. 19. P. 139-162.
Brady C.A., Svendsen G.E., 1981. Social behaviour in a family of beaver, *Castor canadensis* // Biol. Behav. Vol. 6. P. 99-114.
Branch L.C., 1993. Social organization and mating system of the plains viscacha (*Lagostomus maximus*) // J. Zool., Lond. Vol. 229. P. 473-491.
Braun S.E., 1985. Home range and activity patterns of the giant kangaroo rat, *Dipodomys ingens* / / J. Mammal. Vol. 66. P. 1-12.
Bridelance P., 1986. Les podophones de *Psammomys obesus* en milieu naturel: comparison avec les podophones de *Meriones* (Gerbillidae, Rodentia) // Mammalia Vol. 50. P. 145-152.
Bridelance P., 1987. Acoustic communication between adults *Meriones libycus* (Gerbillidae, Rodentia) // Mammalia Vol. 51. P. 469.
Bridelance P., Paillette M., 1985. Un systeme original de communication sonore chez des rongeurs desertiques: La podophonie chez quarte especes de *Meriones* (Rongeurs, Gerbillides) // Mammalia Vol. 49. P. 161-173.
Bright P.W., Morris P.A., 1991. Ranging and nesting behavior of the dormouse, *Muscardinus avellanarius*, in diverse low-groqing woodland // J. Zool. Vol. 224. P. 177-190.
Bright P.W., Morris P.A., 1992. Ranging and nesting behavior of the dormouse, *Muscardinus avellanarius*, in coppice-with-standards woodland // J. Zool. Vol. 226. P. 589-600.
Britton-Davidian J., Thaler L., 1978. Evidence for the presence of two sympatric species of mice (Genus *Mus* L.) in Southern France based on biochemical genetics // Biochem. Genet. Vol. 16. P. 213-225.
Broadbooks H.E., 1970. Home ranges and territorial behavior of the yellow-pine chipmunk, *Eutamias amoenus* // J. Mammal. Vol. 51. P. 310-326.
Bromham L., Harvey P.H., 1996. Behavioural ecology: Naked mole-rats on the move // Curr. Biol. Vol. 6. P. 1082-1083.
Bronson F.H., 1963. Some correlates of interaction rate in natural populations of woodchucks // Ecology. Vol. 44. P. 637-643.
Bronson F.H., 1964. Agonistic behaviour in woodchucks // Anim. Behav. Vol. 12. P. 470-478.
Bronson M.T., 1980. Altitudinal variation in emergence time of golden-mantled ground squirrel (*Spermophilus lateralis*) // J. Mammal. Vol. 61. P. 124-126.
Brooks R.P., 1985. Microenvironment and activity patterns of burrow-dwelling muskrats (*Ondatra zibethicus*) in rivers // Acta Zool. Fennica. Vol. 173. P. 47-49.
Brooks R.J., Banks E.M., 1971. Radio-tracking study of lemming home range // Comm. Behav. Biol. Vol. 6. P. 1-5.
Brown L.E., 1956. Movements of some British small mammals // J. Anim. Ecol. Vol. 25. P. 54-71.
Brown L.E., 1966. Home range and movements of small mammals // Symp. zool. Soc. Lond. N. 18. P. 111-142.
Brown L.E., 1969. Field experiments on the movements of *Apodemus sylvaticus* L. using trapping and tracking techniques // Oecologia. Vol. 2. P. 198-222.
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. Vol. 29. P. 474-491.
Bruce H.M., 1959. An exteroreceptive block to pregnancy in the mouse // Nature Vol. 184. P. 105.
Bruce H.M., 1960. A block to pregnancy in the mouse caused by the proximity of strange males // J. Reprod. Fertil. Vol. 1. P. 96.
Buchner S., Stubbe M., Striese D., 2003. Breeding and biological data for the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*) in Eastern Saxony (Germany) // Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae. Vol. 49. P. 19-26. Suppl. 1.
Bujalska G., 1985. Population dynamics of an island population of *Clethrionomys glareolus* // Acta Zool. Fennica. Vol. 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 (Tamarin R.H., Ostfeld R.S., Pugh S.R., Bujalska G., Eds). Boston-Berlin: Birkhauser Verlag Basel. P. 155-167.

Bujalska G., 1991. The ecology of territoriality in banks voles // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 6. P. 300-301.

Bujalska G., 1994. Female and male territoriality in the bank vole. In: Animal societies. Individuals, interactions and organisations. (Ed. Jarman P.J., Rossitier A.). Kyoto: Kyoto Univ. Press. P. 56-69.

Bujalska G., Grьm L., 1989. Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Schreber, 1780) and its demographic consequences: A model // Oecologia. Vol. 80. P. 70-81.

Bujalska G., Saitoh T., 2000. Territoriality and its consequences // Polish J. Ecol. 48. Suppl. P. 37-49.

Burda H., 1989. Reproductive biology (behaviour, breeding, and postnatal development) in subterranean mole-rats, *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae) // Z. Sдugetierkunde. Vol. 54. P. 360-376.

Burda H., 1990. Constraints of pregnancy and evolution of sociality in mole-rats // Z. zool. Syst. Evolut.-forsh. Vol. 28. P. 26-39.

Burt W.H., 1940. Territorial behavior and populations of small mammals in southern Michigan // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan Vol. 45. P. 1-58.

Burt W.H., 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // J. Mammal. Vol. 24. P. 346-352.

*Busher P.E.,*1983. Interactions between beavers in a montane populations in California // Acta Zool. Fennica. Vol. 174. P. 109-110.

Busher P.E., Warner R.J., Jenkins S.H., 1983. Population density, colony composition, and local movements in two sierra nevadan beaver populations // J. Mammal. Vol. 64. P. 314-318.

Caley M.J., 1987. Dispersal and inbreeding avoidance in muskrats // Anim. Behav. Vol. 35. P. 1225-1233.

Caley M.J., Boutin S., 1985. Infanticide in wild populations of *Ondatra zibethicus* and *Microtus pennsylvanicus* // Anim. Behav. Vol. 33. P. 1036-1037.

Caley M.J., Boutin S., 1987. Sibling and neighbour recognition in wild juvenile muskrats // Anim. Behav. Vol. 35. P. 60-66.

Cameron D.M., Jr., 1967. Gestation period of the golden-mantled ground squirrel (*Citellus lateralis*) // J. Mammal. Vol. 48. P. 491-492.

Cameron G.N., Rainey D.G., 1972. Habitat utilization by *Neotoma lepida* in the Mohave Desert // J. Mammal. Vol. 53. P. 251-266.

Carl E.A., 1971. Population control in Arctic ground squirrels // Ecology. Vol. 52. P. 395-413.

Carter C.S., Getz L.L., 1993. Monogamy and the prairie vole // Scientific American. P. 100-106.

Caroom D., Bronson F.H., 1971. Responsiveness of female mice to preputial attractant: Effect of sexual experience and ovarian hormones // Physiol. Behav. Vol. 7. P. 659-662.

Cassaing J., Croset H., 1985. Organisation spatiale, competition et dynamique des populations sauvages de Souris (*Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Rutty) du Midi de la France // Z. Sдugetierk. Vol. 50. P. 271-284.

Channing A., 1984. Ecology of the namtap *Graphiurus ocularis* (Rodentia: Gliridae) in the Cedarberg, South Africa // S. Afr. J. Zool. Vol. 19. P. 144-149.

Cheal M.L., 1978. Stimulus-elicited investigation in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) // J. Biol. Psychol. Vol. 20. P. 26-32.

Chen G., Shi, D., 2003. The reproductive parameters in the marked populations of Brand's vole // Acta Theriol. Sinica Vol. 23. P. 220-224.

Chesser R.K., 1983. Genetic variability within and among populations of the black-tailed prairie dog // Evolution. Vol. 37. P. 320-331.

Chitty D., 1957. Self-regulation of numbers through changes in viability // Cold Spring Harbor Simp. Quant. Biol. Vol. 22. P. 277-280.

Christian J.J., 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals // J. Mammal. Vol. 31. P. 247-259.
Christian J.J., 1968. Endocrine-behavioural negative feed-back responses to increased population density // Colloq. intern. CNRS. N 173. P. 289-322.
Christian J.J., 1971. Fighting, maturity, and population density in *Microtus pennsylvanicus* // J. Mammal. Vol. 52. P. 556-567.
Christian J.J., Davis D.E., 1964. Endocrines, behaviour and population // Science. Vol. 146. P. 1550-1560.
Clark F.H., 1938. Age of sexual maturity in mice of the genus *Peromyscus* // J. Mammal. Vol. 19. P. 230-233.
Clark P.J., Evans F.C., 1954. Distance to the nearest neighbor as a measure of spatial relationships in population // Ecology. V. 35. P. 445-453.
Clark P.J., Evans F.C., 1955. On some aspects of spatial pattern in biological populations // Science. Vol. 121. P.397-398.
Clark M.M., Galef B.G., Jr., 2001. Age-related changes in paternal responces of gerbils parellel changes in their testosterone concentrations // Developmental Psychobiol. Vol. 39. P. 179-187.
Clark M.M., vom Saal F.S., Galef B.G., 1992. Intrauterine positions and testosterone levels of adult male gerbils are correlated // Physiol. Behav. Vol. 51. P. 957-960.
Clark M.M., Desousa D., Vonk J., Galef B.G., 1997. Parenting and potency: alternative routes to reproductive success in male Mongolian gerbils // Anim. Behav. Vol. 54. P. 635-642.
Clark T.W., 1971. Notes on the biology of the thirteen-lined ground squirrel in the Laramie Plains, Wyoming // Southwestern Nat. Vol. 15. P. 495-505.
Clark T.W., Russell C., 1977. Agonistic behavior in Uinta ground squirrels // Northwest Science. Vol. 51. P. 36-42.
Clode D., 1993. Colonially breeding seabirds: predators or prey? // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 8. P. 336-338.
Clough G.C., 1965. Lemmings and population problems // Amer. Sci. Vol. 53. 263-265.
Clough G.C., 1972. Biology of the Bahaman hutia, *Geocapromys ingrahami* // J. Mammal. Vol. 53. P. 807-823.
Clulow F.V., Clarke J.R., 1968. Pregnancy block in *Microtus agrestis*, an induced ovulator // Nature. Vol. 219. P. 511.
Clulow F.V., Franchetto E.A., Langford P.E., 1982. Pregnancy failure in the red-backed vole, *Clethrionomys gapperi* // J. Mammal. Vol. 63. P. 499-500.
Cochran W.W., Rexford D.L., 1963. A radio-tracking system for wild animals // J. Wildlife Manag. Vol. 27. P. 9-24.
Cook J.M., Trevelyan R., Walls S.S., Hatcher M., Rakotondraparany F., 1991. The ecology of *Hypogeomys* antimena, an endemic madagascaran rodent // J. Zool., Lond. Vol. 224. P. 191-200.
Corbet N.U., van Aarde R.J., 1996. Social organization and space use in the Cape porcupine in a southern African savanna // Afr. J. Ecol. Vol. 34. P. 1-14.
Cranford J.A., 1977. Home range and habitat utilization by *Neotoma fuscipes* as determined by radiotelemetry // J. Mammal. Vol. 58. P. 165-172.
Crews D., 1984. Gamete production, sex hormone secretion, and mating behaviour uncoupled // Horm. Behav. Vol. 18. P. 22-28.
Crews D., Moore M.C., 1986. Evolution of mechanisms controlling mating behavior // Science. Vol. 231. P. 121-125.
Crook J.H., 1970. Social organization and environment: aspects of contemporary social ethology / / Anim. Behav. Vol. 18. P. 197-209.
Crook J.H., Ellis J.E., Goss-Custard J.D., 1976. Mammalian social systems: Structure and function // Anim. Behav. Vol. 24. P. 261-274.
Daly M., 1973. Early stimulation of rodents: a critical review of present interpretations // Brit. J. Psychol. Vol. 64. P. 435-460.
Daly M., 1977. Some experimental test of the functional significance of scent marking by gerbils (*Meriones unguiculatus*) // J. Comp. Physiol. Psychol. Vol. 91. P. 1082-1094.

Daly M., Daly S., 1973. On the feeding ecology of *Psammomys obesus* (Rodentia, Gerbillidae) in the Wadi Saoura, Algeria // Mammalia Vol. 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 Vol. 38. P. 591-603.
Daly M., Daly S., 1975a. Behaviour of *Psammomys obesus* (Rodentia: Gerbillinae) in the Algerian Sahara // Z. Tierpsychol. Vol. 39. P. 298-321.
Daly M., Daly S., 1975b. Socio-ecology of Saharan gerbils, especially *Meriones libycus* // Mammalia Vol. 39. P. 298-311.
Daly M., Wilson M.I., Behrends P., 1984. Breeding of captive kangaroo rats, *Dipodomys merriami* and *D. microps* // J. Mammal. Vol. 65. P. 338-341.
Davis L.S., Murie J.O., 1985. Male territoriality and the mating system of Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) // J. Mammal. Vol. 66. P. 268-279.
Degen A.A., 1993. Energy requirements of the fat sand rat (*Psammomys obesus*) when consuming the saltbush, *Atriplex halimus*: A review // J. Basic Clin. Physiol. Pharmacol. Vol. 4. P. 13-28.
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. Vol. 84. P. 1-73.
Dempster E.R., Perrin M.R., 1989. A comparative study of agonistic behaviour in hairy-footed gerbils (genus *Gerbillurus*) // Ethology Vol. 83. P. 43-59.
Dempster E.R., Dempster R., Perrin M.R., 1991. Behavior associated with ultrasonic vocalizations in 6 Gerbilline rodent species // Ethology Vol. 88. P. 11-19.
Desjardins C., Maruniak J.A., Bronson F.H., 1973. Social rank in house mouse: Differentiation revealed by ultraviolet visualization of urinary marking patterns // Science. Vol. 182. P. 939-941.
De Villiers M.S., van Aarde R.J., Dott H.M., 1994. Habitat utilizationby the Cape porcupine *Hystrix africaeausralis* in a savanna ecosystem // J. Zool. Vol. 232. P. 539-549.
De Vos A., Gillespie D.I., 1960. A study of woodchucks on an Ontario farm // Canad. Field Nat. Vol. 74. P. 130-145.
De Waal F.M.B., 1977. The organization of agonistic relations within two captive groups of Java monkeys (*Macaca fuscicularis*) // Z. Tierpsychol. Bd. 44. S. 225-285.
Dewsbury D.A., 1981. An exercise in the prediction of monogamy in the field from laboratory data on 42 muroid rodents // The Biologist. Vol. 63. P. 138-162.
Dice L.R., Clark P.J., 1953. The statistical concept of home range as applied to the recapture radius of the deer mouse (*Peromyscus*) // Contrib. Lab. Vertebrate Biol. V. 62. P.1-15.
Dieterlen F., 1959. Das Ferhalten des syrischen Goldhamsters (*Mesocricetus auratus* Waterhouse) // Z. Tierpsychol. Bd. 16. S. 47-103.
Dixon K.R., Chapman J.A., 1980. Harmonic mean measure of animal activity areas // Ecology. V. 61. P. 1040-1044.
Dobroruka L.J., 1970. Behaviour of the bush squirrel, *Paraxerus cepapi* (A. Smith, 1836) // Rev. Zool. Bot. Afr. V. 82. P. 131-141.
Dobson F.S., 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals // Anim. Behav. Vol. 30. P. 1183-1192.
Dobson F.S., 1983. Agonism and territoriality in the California ground squirrel // J. Mammal. Vol. 64. P. 218-225.
Dobson F.S., 1984. Environmental influences on sciurid mating system. In: Biology of ground-dwelling squirrels: annual cycles, behavioral ecology, and sociality. Ed. By Murie J.O. and Michener G.R., Lincoln: Univ. Nebraska Press. P. 229-249.
Doebel J.H., McGinnes B.S., 1974. Home range and activity of a gray squirrel population // J. Wildlife Manage. Vol. 38. P. 860-867.
Dominic C.J., 1965. The origin of the pheromones causing pregnancy block in mice // J. Reprod. Fertil. Vol. 10. P. 469-472.
Donaldson S.L., Wirtz T.B., Hite A.E., 1975. The social behaviour of capybaras *Hydrochoerus hydrochaeris* at Evansville Zoo // Internat. Zoo Yearbook. Vol. 15. P. 201-206.
Doty R.L., 1972. Odor preferences of female *Peromyscus maniculatus biardi* for male mouse odors

of *P. m. bairdi* and *P. leucopus noveboracensis* as a function of estrous state // J. Comp. Physiol. Psychol. Vol. 81. P. 191-197.
Drabek C.M., 1973. Home range and daily activity of the round-tailed ground squirrel, *Spermophilus tereticaudus neglectus* // Amer. Midland Nat. Vol. 89. P. 287-293.
Drews D.R., Dickey C.L., 1977. Observational and competitive measures of dominance in rats // Psychol. Rec. Vol. 2. P. 331-338.
Drickamer L.C., 1992. Oestrous female house mice discriminate dominant from subordinate males and sons of dominant from sons of subordinate males by odour cues // Anim. Behav. Vol. 43. P. 868-870.
Drickamer L.C., Vestal B.M., 1973. Patterns of reproduction in a laboratory colony of *Peromyscus* // J. Mammal. Vol. 54. P. 523-528.
Drickamer L.C., Vanderbergh J.G., Colby D.R., 1973. Predictors of dominance in the male golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) // Anim. Behav. Vol. 21. P. 564-570.
Dubost G., Genest H., 1974. Le comportement social d'une colonie de Maras *Dolichotis patagonum* Z. Dans le Parc de Branfere // Z. Tierpsychol. Bd. 35. S. 225-302.
Dudly D., 1974a. Paternal behaviour in the California mouse, *Peromyscus californicus* // Behav. Biol. Vol. 11. P. 247-252.
Dudly D., 1974b. Contribution of paternal care to the growth and development of the young in *Peromyscus californicus* // Behav. Biol. Vol. 11. P. 155-166.
Dunford C., 1970. Behavioral aspects of spatial organization in the chipmunk, *Tamias striatus* // Behaviour. Vol. 36. P. 215-231.
Dunford C., 1977a. Social system of round-tailed ground squirrels // Anim. Behav. Vol. 25. P. 885-906.
Dunford C., 1977b. Behavioral limitation of round-tailed ground squirrel density // Ecology. Vol. 58. P. 1254-1268.
Ebensperger L.A., 1998. Sociality in rodents: The New World fossorial hystricognaths as study model // Rev. Chilena Hist. Nat. Vol. 71. P. 65-77.
Ebensperger L.A., Bozinovic F., 2000. Communal burrowing in the hystricognath rodent, *Octodon degus*: a benefit of sociality? // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 47. P. 365-369.
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. Vol. 91. P. 391-395.
Edge E.R., 1934. Burrows and burrowing habits of the Douglas ground squirrel // J. Mammal. Vol. 15. P. 189-193.
Egoscue H.J., Bittmen J.G., Petrovich J.A., 1970. Some fecundity and longevity records for captive small mammals // J. Mammal. Vol. 51. P. 622-623.
Eibl-Eibesfeldt I., 1950. Beitrage zur Biologie der Haus- und Ahrenmaus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern // Z. Tierpsychol. Bd. 7. S. 558-587.
Eibl-Eibesfeldt I., 1953. Zur Ethologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.) // Z. Tierpsychol. Bd. 10. S. 204-254.
Eisenberg J.F., 1962. Studies on the behavior of *Peromyscus maniculatus gambelii* and *Peromyscus californicus parasiticus* // Behaviour. Vol. 19. P. 177-207.
Eisenberg J.F., 1963a. The behavior of heteromyid rodents // Univ. California Publ. Zool. Vol. 69. P. 1-114.
Eisenberg J.F., 1963b. The intraspecific social behavior of some cricetine rodents of the genus *Peromyscus* // Amer. Midland Nat. Vol. 69. P. 240-246.
Eisenberg J.F., 1966. The social organization of mammals // Handb. Zool. Vol. 8(39). P. 1-92.
Eisenberg J.F., 1967. A comparative study in rodent ethology with emphasis on evolution of social behavior // Proc. U.S. Nat. Museum. Vol. 122. P. 1-51.
Eisenberg J.F., 1968. Behavior patterns // In: Biology of *Peromyscus* (Rodentia). Ed. J.A. King. Kansas, Lawrence: Amer. Soc. Mammalogists. P. 373-407.
Elliott L., 1978. Social behaviour and foraging ecology of the eastern chipmunk (*Tamias striatus*) in the Adirondack Mountains // Smithsonian Contrib. Zool. N 265. P. 1-107.
Elwood R.W., 1975. Paternal and maternal behaviour in the Mongolian gerbil // Anim. Behav. Vol. 23. P. 766-772.

Emlen S.T., 1994. Benefits, constraints and the evolution of the family // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 9. P. 282-284.
Emlen S.T., 1997. Predicting family dynamics in social vertebrates. In: Behavioural ecology: An evolutionary approach. Eds. Krebs J.R., Davies N.B. 4th edition, Blackwell Scientific Publ. Cambridge, Mass. P. 228-253.
Emlen S.T., Oring L.W., 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems // Science. Vol. 197. P. 215-223.
Erlinge S., Agrell J., Nelson J., Sandell M., 1990. Social organization and population dynamics in a *Microtus agrestis* population. In: Social Systems and Population Cycles in Voles. Eds. Tamarin R.H., Ostfeld R.S., Pugh S.R., Bujalska G. Basel-Boston-Berlin: Birkhauser Ferlag. P. 45-58.
Escherich P.C., 1981. Social biology of the bushy-tailed woodrat, *Neotoma cinerea* // Univ. California Publ. Zool. Vol. 110. P. 1-132.
Evans F.C., 1951. Notes on a population of the striped ground squirrel (*Citellus tridecemlineatus*) in an abandoned field in southeastern Michigan // J. Mammal. Vol. 32. P. 437-449.
Evans F.C., Holdenried R., 1943. A population study of the Beechey ground squirrel in Central California // J. Mammal. Vol. 24. P. 231-260.
Ewer R.F., 1968. Ethology of Mammals. New York: Plenum Press.
Fang J., Sun R. 1991. Seasonal dynamics of the spatial patterns of Brandt's voles // Acta Ecol. Sinica Vol. 11. P. 111-116.
Farentinos R.C., 1972. Social dominance and mating activity in the tassel-eared squirrel (*Sciurus aberti ferreus*) // Anim. Behav. Vol. 20. P. 316-326.
Farentinos R.C., 1974. Social communication of the tassel-eared squirrel (*Sciurus aberti*): A descriptive analysis // Z. Theirpsychol. Bd. 34. S. 441-458.
Farentinos R.C., 1980. Sexual solicitation of subordinate males by female tassel-eared squirrels (*Sciurus aberti*) // J. Mammal. Vol. 61. P. 337-341.
Ferron J., 1984. Behavioral ontogeny analysis of sciurid rodents, with emphasis on the social behavior of ground squirrels // The Biology of Ground-Dwelling Squirrels. Eds. J.O.Murie & G.R.Michener, Lincoln and London: University of Nebraska Press. P. 24-42.
Festa-Bianchet M., Boag D.A., 1982. Territoriality in adult female Columbian ground squirrels // Can. J. Zool. Vol. 60. P. 1060-1066.
Fisher J., 1954. Evolution and bird sociality. In: Evolution as process. Ed. By Huxley J., Hardy A.C. and Ford E.B. L.: George Allen and Unwin. P. 71-83.
Fisler G.F., 1969. Mammalian organizational systems // Contributions to Sceinse. Los Angeles. Vol. 167. P. 1-32.
Fitch H.S., 1948. Ecology of the California ground squirrel on grazing lands // Amer. Midland Nat. Vol. 39. P. 513-596.
Fitzgerald J.P., Lechleitner R.R., 1974. Observations on the biology of Gunnison's prairie dog in Central Colorado // Amer. Midland Nat. Vol. 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. Vol. 13. P. 183-187.
Fitzwater W.D., Prakash I., 1969. Observations of the burrows, behaviour and home range of the Indian desert gerbil, *Meriones hurrianae* (Jerdon) // Mammalia Vol. 33. P. 598-606.
Fleming T.H., 1974a. The population ecology of two species of Costa Rican heteromyid rodents // Ecology. Vol. 55. P. 493-510.
Fleming T.H., 1974b. Social organization in two species of Costa Rican heteromyid rodents // J. Mammal. Vol. 55. P. 543-561.
Flowerdew J.R., 1974. Field and laboratory experiments on the social behaviour and population dynamics of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) // J. Anim. Ecol. Vol. 43. P. 499-510.
Flyger V.F., 1955. Implications of social behavior in gray squirrel management // Trans. N. Am. Wildlife Conf. Vol. 20. P. 381-389.
Flyger V.F., 1960. Movements and home range of the gray squirrel, *Sciurus carolinensis,* in two Maryland woodlots // Ecology. Vol. 41. P. 365-369.

Foltz D.W., 1981. Genetic evidence for long-term monogamy in a small rodent, *Peromyscus polionotus* // Am. Nat. Vol. 117. P. 665-675.
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. Vol. 62. P. 706-712.
Ford R.G., Krumme D.W., 1979. The analysis of spase use patterns // J. Theor. Biol. Vol. 76. P. 125-155.
Forsyth D.J., Smith D.A., 1973. Temporal variability in home ranges of eastern chipmunks (*Tamias striatus*) in a southeastern Ontario woodlot // Amer. Midland Nat. Vol. 90. P. 107-117.
Foster J.B., 1961. Life history of the phenacomys vole // J. Mammal. Vol. 42. P. 181-198.
Francis R.C., 1988. On the relationship between aggression and social dominance // Ethology. Vol. 78. P. 223-237.
Frank F, 1954. Beitrдge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). I. Gehegefersuche // Zool. Jahrb. Syst. Bd. 82. S. 354-404.
Frank F., Zimmermann R., 1956. Zur Biologie der Nordischen Wuhlmaus (*Microtus oeconomus*) // Z. Sдugetierk. Bd. 21. S. 58-83.
French N.R., Maza B.C., Aschwanden A.P., 1967. Life spans of *Dipodomys* and *Perognathus* in Mojave Desert // J. Mammal. Vol. 48. P. 537-548.
Fuchs S., 1980. Spacing patterns in a colony of Guinea pigs: Predictability from environmental and social factors // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 6. P. 265-276.
Fulk G.W., 1976. Notes on the activity, reproduction, and social behavior of *Octodon degus* // J. Mammal. Vol. 57. P. 495-505.
Fuller W.F., 1969. Changes in numbers of threee species of small rodents near Grate Slave Lake, N.W.T. Canada, 1964-1967, and their significance for general population theory // Ann. Zool. Fennici. Vol. 6. P. 113-144.
Gaines M.S., Johnson M.L., 1982. Home range size and population dynamics in the prairie vole, *Microtus ochrogaster* // Oikos. Vol. 39. P. 63-70.
Gaisler J., Holas V., Homolka M., 1977. Ecology and reproduction of Gliridae (Mammalia) in northern Moravia // Folia. Zool. Vol. 26. P. 213-228.
Ganslosser U., Wehnelt S., 1997. Juvenile development as part of the extraordinary social system of the mara *Dolichotis patagonum* (Rodentia: Caviidae) // Mammalia Vol. 61. P. 3-15.
Garrett M.G., Franklin W.L., 1988. Behavioral ecology of dispersal in the black-tailed prairie dog // J. Mammal. Vol. 69. P. 236-250.
Garson P.J., 1975. Social interactions of woodmice (*Apodemus sylvaticus*) studied by direct observation in the wild // J. Zool. (Lond.) Vol. 177. P. 496-500.
Garza J.C., Dallas J., Duryadi D., Gerasimov S., Croset H., Boursot P., 1997. Social structure of the mound-builing mouse *Mus specilegus* revealed by genetic analysis with microsatellites // Molec. Ecol. Vol. 6. P. 1009-1017.
Gates J.D., Gates D.M., 1980. A winter food cache of *Microtus pennsylvanicus* // Amer. Midland Nat. Vol. 103. P. 407-408.
Genelly R.E., 1965. Ecology of the common mole-rat (*Cryptomys hottentotus*) in Rhodesia // J. Mammal. Vol. 46. P. 647-665.
Genest H., Dubost G., 1974. Pair-living in the mara (*Dolichotis patagonum* Z.) // Mammalia. Vol. 38. P. 155-162.
German A., 1998. Incest-avoiding behavior of levant vole (*Microtus guentheri*) in captivity // Intern. Conf. on Rodent Biology & Management. Oct. 5-9, 1998. Beijing, China. P. 71.
Getty T., 1981. Territorial behavior of eastern chipmunks (*Tamias striatus*): Encounter avoidance and spatial time-sharing // Ecology. Vol. 62. P. 915-921.
Getz L.L., 1961. Home ranges, territoriality, and movement of the meadow vole // J. Mammal. Vol. 42. P. 24-36.
Getz L.L., 1962. Aggressive behavior of the meadow and prairie voles // J. Mammal. Vol. 43. P. 351-358.
Getz L.L., 1972. Social structure and aggressive behavior in a population of *Microtus pennsylvanicus* // J. Mammal. Vol. 53. P. 310-317.

Getz L.L., Carter C.S., 1980. Social organization in *Microtus ochrogaster* populations // The Biologist. Vol. 62. P. 56-69.
Getz L.L., Carter C.S., 1996. Prairie-vole partnership // Amer. Sci. Vol. 84. P. 56-62.
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. Vol. 8. P. 189-194.
Getz L.L., Hofmann J.E., 1986. Social organization in free-living prairie voles, *Microtus ochrogaster* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 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. Vol. 75. P. 525-534.
Getz L.L., McGuire B., Pizzuto T., Hofmann J.E., Frase B., 1993. Social organization of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*) // J. Mammal. Vol. 74. P. 44-58.
Gil-Delgado J.A., Cabaret P., Declercq S., Gomez J., Sanchez I., 2006. Winter reproduction of *Eliomys quercinus* (Rodentia) in the orange groves of Sagunto (Valencia, Spain) // Mammalia Vol. 70. P. 76-79.
Gilbert B.S., Krebs C.J., Talariko D., Cichowski D.B, 1986. Do *Clethrionomys rutilus* females suppress maturation of juvenile females? // J. Anim. Ecol. Vol. 55. P. 543-552.
Gilmur J.S., Heslop-Harrison J., 1954. The deme terminology and the units of micro-evolutionary change // Genetics. Vol. 27. P. 147-161.
Ginsburg H.J., Brand W.G., 1971. A laboratory investigation of aggressive behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) // Psychon. Sci. Vol. 22. P. 54-55.
Gliwicz J., 1979. Struktura wiekowa a organizacia socialna populacji gryzoni // Wiadomosci Ecologiczne Vol. 25. P. 9-17.
Godfrey G.K., 1954. Tracing field voles (*Microtus agrestis*) with a Geiger-Muller counter // Ecology. Vol. 35. P. 5-10
Godfrey J., 1958. The origin of sexual isolation between bank voles // Proc. Royal Physiol. Soc. Edinburgh. Vol. 27. P. 47-55.
Goertz J.W., 1970. An ecological study of *Neotoma floridana* in Oklahoma // J. Mammal. Vol. 51. P. 94-104.
Goodpaster W.W., Hoffmeister D.F., 1954. Life history of the golden mouse, *Peromyscus nuttalli*, in Kentucky // J. Mammal. Vol. 35. P. 16-27.
Gouat P., Fŭron C., Demouron S., 2003. Seasonal reproduction and delayed sexual maturity in mound-builing mouse *Mus specilegus* // Reprod. Fertil. Develop. Vol. 15. P. 187-195.
Grant E.C., Mackintosh J.H., 1963. A comparison of the social postures of some common laboratory rodents // Behaviour Vol. 21. P. 246-259.
Gray G., Dewsbery D., 1973. A quantitative description of copulatory behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // Brain Behav. Evol. Vol. 43. P. 351-358.
Grimm V., Dorndorf N., Frey-Roos F., Wissel C., Wyszomirski T., Arnold W., 2003. Modelling the role of social behavior in the persistence of the Alpine marmot *Marmota marmota* // Oikos. Vol. 102. P. 124-136.
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. Vol. 65. P. 13-28.
Gromov V.S., 2005. Parental care in captive Brandt vole (*Lasiopodomys brandti*) // Russian J. Theriol. Vol. 4 (2). P. 137-145.
Gromov V.S., Smorkatcheva A.V., 2004. Parental care and its relationship to social organisation of three vole species (Microtinae) with different mating strategies // IX Conference "Rodens & Spatium", July 12-17, 2004, Lublin, Poland. P. 38.
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 Vol. 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. Vol. 45. P. 175-182.
Gromov V.S., Krasnov B.R., Shenbrot G.I., 2001. Behavioural correlates of spatial distribution in Wagner's gerbil *Gerbillus dasyurus* (Rodentia, Gerbillinae) // Mammalia Vol. 65. P. 111-120.

Gromov V.S., Surov A.V., Ryurikov G.B., 2006. Maternal care in captive grey hamster *Cricetulus migratorius* (Rodentia, Cricetidae) // Russ. J. Theriol. Vol. 5 (2). P. 73-77.
Gschanes A., Eggenreich U., Windisch M., Crailsheim K., 1998. Early postnatal stimulation influences passive avoidance behavior of adult rats // Behav. Brain Res. V. 93. P. 91-98.
Gubernick D.J., Alberts J.R., 1987. The biparental care system of the California mouse, *Peromyscus californicus* // J. Comp. Psychol. Vol. 101. P. 169-177.
Gubernick D.J., Alberts J.R., 1989. Postpartum maintenance of paternal behaviour in the biparental California mouse, *Peromyscus californicus* // Anim. Behav. Vol. 37. P. 656-664.
Guhl A.M., Allee W.C.,1944. Some measurable effects of organization in flocks of hens // Physiol. Zool. Vol. 17. P. 320-347.
Gurnell J., 1977. Neutral cage behavioural interaction in wild wood mice, *Apodemus sylvaticus* (Linne, 1758) // Sдugetierkunde Mitt. Vol. 25. P. 57-66.
Gurnell J., 1984. Home range, territoriality, caching behaviour and food supply of the red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus fremonti*) in a subalpine lodgepole pine forest // Anim. Behav. Vol. 32. P. 1119-1131.
Hacklander K., Mostl E., Arnold W., 2003. Reproductive suppression in female Alpine marmot, *Marmota marmota* // Anim. Behav. Vol. 65. P. 1133-1140.
HamiltonW.J., Jr., 1939. Observations on the life history of the red squirrel in New York // Amer. Midland Nat. Vol. 22. P. 732-745.
Hanken J., Sherman P.W., 1981. Multiple paternity in Belding's squirrel litters // Science. Vol. 212. P. 351-353.
Hanlon A.J., Rhind S.M., Reid H.W., Burrells C., Lawrence A.B., 1997. Effects of isolation on the behavior, live weight gain, adrenal capacity and immune responses of weaned red deer hind calves // Anim. Sci. V. 64. P. 541-546.
Happold D.C.D., 1968. Observations on *Gerbillus pyramidum* (Gerbilidae, Rodentia) at Khartoum, Sudan // Mammalia Vol. 32. P. 44-53.
Harrington J.E., 1976. Recognition of territorial boundaries by olfactory cues in mice (*Mus musculus* L.) // Z. Tierpsychol. Bd. 41. S. 295-306.
Harris M.A., Murie J.O., 1984. Inheritance of nest sites in female Columbian groung squirrels // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 15. P. 97-102.
Harrison J.L., 1958. Range of movement of some Malayan rats // J. Mammal. Vol. 39. P. 190-206.
Hartung T.G., Dewsbury D.A., 1979. Paternal behavior of six species of muroid rodents // Behav. Neural Biol. Vol. 26. P. 446-478.
Harvey M.J., Barbour R.W., 1965. Home range of *Microtus ochrogaster* as determined by a modified minimum area method // J. Mammal. Vol. 46. P. 398-402.
Harvey S., Jemiolo B., Novotny M., 1989. Pattern of volatile compounds in dominant and subordinate male mouse urine // J. Chem. Ecol. Vol. 15. P. 2061-2072.
Hatfield D.M., 1935. A natural history study of *Microtus californicus* // J. Mammal. Vol. 16. P. 261-271.
Hatough-Bouran A.M., Al-Eisawi D., 1990. Rodent ecology in the Shaumari Wildlife Reserve of Jordan // Dirasat. Vol. 17 (Series B). P. 62-85.
Hatton D.C., Meyer M.E., 1973. Paternal behavior in cactus mice (*Peromyscus eremicus*) // Bull. Psychonom. Soc. Vol. 2. P. 330.
Hayne D.W., 1949. Calculation of size of home range // J. Mammal. V. 30. P. 1-18.
Hayne D.W., 1950. Apparent home range of *Microtus* in relation to distance between traps // J. Mammal. V. 31. P. 26-39.
Healey M.C., 1967. Aggression and self-regulation of population size in deermice // Ecology. Vol. 48. P. 377-392.
Hebert P., Prescott J., 1983. Etude du marquage olfactif chez la marmotte commune (*Marmota monax*) en captive // Canad. J. Zool. Vol. 61. P. 1720-1725.
Hegner R.E., Wingfield J.C., 1987. Effects of experimental manipulation of testosterone levels on parental investment and breeding success in male house sparrows // Auk. Vol. 104. P. 462-469.

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.

Henttonen H., 1980. Norwegian lemming *Lemmus lemmus* // Luonnon Tutkija Vol. 84. P. 23-25.

Herzig-Straschil B., 1978. On the biology of of *Xerus inauris* (Zimmermann, 1780) (Rodentia, Sciuridae) // Z. Sдugetierk. Vol. 43. P. 262-278.

Herzig-Straschil B., 1979. *Xerus inauris* (Rodentia, Sciuridae) — an inhabitant of the arid regions of Southern Africa // Folia Zool. Vol. 28. P. 119-124.

Hill J.L., 1977. Space utilization of *Peromyscus*: Social and spatial factors // Anim. Behav. Vol. 25. P. 373-389.

Hinde R.A., 1971. Some problems in the study of the development of social behaviour. In: The biopsychology of development. Eds. Tobach E., Aronson L.R., Shaw E. New York: Acad.Press. P. 411-432.

Hodgdon H.E., Lancia R.A., 1983. Behavior of the North American beaver, *Castor canadensis* // Acta Zool. Fennica. Vol. 174. P. 99-103.

Hoffmeyer I., 1982. Response of female bank voles (*Clethrionomys glareolus*) to dominant vs subordinate conspecific males and to urine odors from dominant vs subordinate males // Behav. Neural Biol. Vol. 36. P. 178-188.

Holdenreid R., 1957. Natural history of the bannertail kangaroo rat in New Mexico // J. Mammal. Vol. 38. P. 330-350.

Holekamp K.E., 1984. Dispersal in ground-dwelling sciurids // The Biology of Ground-Dwelling Squirrels. Eds. J.O.Murie & G.R.Michener, Lincoln and London: Univ. Nebraska Press. P. 297-320.

Holmes W.G., 1984. The ecological basis of monogamy in Alaskan hoary marmots // The Biology of Ground-Dwelling Squirrels. Eds. J.O.Murie & G.R.Michener, Lincoln and London: Univ. Nebraska Press. P. 250-274.

Honeycutt R.L., 1992. Naked mole-rats // Amer. Sci. Vol. 80. P. 43-53.

Hoogland J.L., 1978. Aggression, ectoparasitism, and other possible costs of prairie dog (Sciuridae, *Cynomys* spp.) coloniality // Behaviour. Vol. 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. Vol. 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. Vol. 62. P. 252-272.

Hoogland J.L., 1982. Prairie dogs avoid extreme inbreeding // Science. Vol. 215. P. 1639-1641.

Hoogland J.L., 1995. The black-tailed prairie dog: Social life of a burrowing mammal. Chicago: Chicago Univ. Press, P. 1-557.

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. Vol. 11. P. 155-163.

Hoover R.L., Yeager L.E., 1953. Status of the fox squirrel in northeastern Colorado // J. Mammal. Vol. 34. P. 359-365.

Horner E., 1947. Parental care of young mice of genus *Peromyscus* // J. Mammal. Vol. 28. P. 28-31.

Horwich R.H., 1972. The ontogeny of social behaviour in the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*). Berlin & Hamburg: Verlag Paul Pary, 103 pp.

Howe R.J., 1976. Social behaviour of Bahamian hutias in captivity // Biol. Sciences. Vol. 39. P. 8-14.

Howe R.J., Clough G., 1971. The Bahaman hutia in captivity // Internat. Zoo Yearbook. Vol. 11. P. 89-93.

Hoyt S., Hoyt S., 1950. Gestation period of the woodchuck, *Marmota monax* // J. Mammal. Vol. 31. P. 454.

Huang D., Hazlett B.A., 1974. Submissive distance in the golden hamster *Mesocricetus auratus* // Anim. Behav. Vol. 22. P. 467-472.

Huck U.W., Banks E.M., 1980. The effect of cross-fostering on the behaviour of two species of North American lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus* and *Lemmus trimucronatus*. I. Olfactory preferences // Anim. Behav. Vol. 28. P. 1046-1052.

Huck U.W., Banks E.M., Wang S.C., 1980. Behavioral and physiological correlates of aggressive dominance in male brown lemmings *Lemmus sibiricus* // Aggress. Behav. Vol. 12. P. 139-148.

Hurst J.L., Hayden L., Kingston M., Luck R., Sorensen K., 1994. Responce of the aboriginal house mouse *Mus spretus* Lateste to tunnels bearing the odors of conspecifics // Anim. Behav. Vol. 48. P. 1219-1229.

Hurst J.L., Hall S., Roberts L., Christian C., 1996. Social organization in the aboriginal house mouse, *Mus spretus* Lateste: Behavioural mechanisms underlying the spatial dispersion of competitors // Anim. Behav. Vol. 51. P. 327-344.

Ilan M., 1984. Aspects of the biology and ecology of the fat sand rat (*Psammomys obesus*) in Israel. Tel-Aviv: M.Sc. degree thesis. P. 1-97.

Ishibashi Y., Saitoh S., Kawata M., 1998. Social organization of the vole *Clethrionomys rufocanus* and its demographic and genetic consequences: A review // Res. Popul. Ecol., Vol. 40. P. 39-50.

Ishibashi Y., Saitoh S., Abe S., Yoshida M., 1998. Kin-related social organization in a winter population of the vole *Clethrionomys rufocanus* // Res. Popul. Ecol., Vol. 40. P. 51-59.

Ivashkina V.A., 2006. Abundance and activity of the edible dormouse (*Glis glis* L.) in the Zhiguli Mountains (Russia, Middle Volga region) // Pol. J. Ecol. Vol. 54. P. 337-344.

Iverson S.L., Turner B.N., 1972a. Natural history of a Manitoba population of Franklin's ground squirrel // Canad. Field-Nat. Vol. 86. P. 145-149.

Iverson S.L., Turner B.N., 1972b. Winter coexistence of *Clethrionomys gapperi* and *Microtus pennsylvanicus* in a grassland habitat // Amer. Midland Nat. Vol. 88. P. 440-445.

Jacobs D.S., Bennett N.C., Jarvis J.U.M., Crowe T.M., 1991. The colony structure and dominance hierarchy of the Damaraland mole-rat, *Cryptomys damarensis* (Rodentia: Bathyergidae), from Namibia // J. Zool., Lond. Vol. 224. P. 553-576.

Jannett F.J., Jr. 1978. The density-dependent formation of extended maternal families of the montane vole, *Microtus montanus nanus* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 3. P. 245-263.

Jannett F.J., Jr. 1980. Social dynamics of the montane vole, *Microtus montanus*, as a paradigm // The Biologist. Vol. 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. Vol. 8. P. 297-307.

Jannett F.J., Jr. 1982. Nesting patterns of adult voles, *Microtus montanus*, in field populations // J. Mammal. Vol. 63. P. 495-498.

Jarvis J.U.M., 1981. Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies // Science. Vol. 212. P. 571-573.

Jarvis J.U.M., Sale J.B., 1971. Burrowing and burrow patterns of East African mole-rats *Tachyorictes, Heliophobius* and *Heterocephalus* // J. Zool., Lond. Vol. 163. P. 451-479.

Jarvis J.U.M., O'Riain M.J, Bennett N.C., Sherman P.W., 1994. Mammalian eusociality: a family affair // Trends Ecol. Evol. Vol. 9. P. 47-51.

Johns D.W., Armitage K.B., 1979. Behavioural ecology of Alpine yellow-bellied marmots // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 5. P. 133-157.

Johson K., 1981. Social organization in a colony of rock squirrels (*Spermophilus variegatus,* Sciuridae) // The Southwestern Naturalist. Vol. 26. P. 237-242.

Jones W.T., 1984. Natal philopatry in bannertailed kangaroo rat // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 15. P. 151-155.

Jones W.T., 1986. Survivorship in philopatric and dispersing kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*) // Ecolody. Vol. 67. P. 202-207.

Jurczyszyn M., 2006. The use of space by translocated edible dormice, *Glis glis* (L.), at the site of their original capture and the site of their release: Radio-tracking method applied in a reintroduction experiment // Polish J. Ecol. Vol. 54. P. 345-350.

Jurczyszyn M., Zgrabczynska E., 2007. Influence of population density and reproduction on space use and spatial relations in the edible dormouse // Acta Theriol. Vol. 52. P. 181-188.
Juškaitis R., 1997. Ranging and movement of the common dormouse *Muscardinus avellanarius* in Lithuania // Acta Theriol. Vol. 42. P. 113-122.
Juškaitis R., 2003. Breeding by young-of-the-year females in common dormouse, *Muscardinus avellanarius*, populations in Lithuania // Ann. Zool. Fennici. Vol. 40. P. 529-535.
Kalela O., 1957. Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. Vol. 4. P. 7-60.
Kalela O., 1961. Seasonal change of habitat in the Norvegian lemming, *Lemmus lemmus* (L.) // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. Vol. 55. P. 1-72.
Kalela O., 1971. Seasonal trends in the sex ratio of the grey-sided vole, *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) // Ann. Zool. Fennici. Vol. 8. P. 425-455.
Karlsson A.F., 1986. Social structure in a population of the bank vole // Acta Universitatis Upsalensis. N. 61. P. 1-21.
Karlsson A.F., Es S., 1987. The use of winter home ranges in a low density *Clethrionomys glareolus* population // Oikos. Vol. 50. P. 213-217.
Kawalika M., Burda H., 2007. Giant mole-rats, *Fukomys mechowii*, 13 years on the stage // Subterranean Rodents. News from Underground. Ed. Begal S., Burda H., Schleich C.E., Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P. 205-220.
Kawata M., 1985. Mating system and reproductive success in a spring population of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* // Oikos. Vol. 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. Vol. 57. P. 217-235.
Keith J.O., 1965. The Abert squirrel and its dependence on ponderosa pine // Ecology. Vol. 46. P. 150-163.
Kendeigh S.C., 1961. Animal Ecology. N-Y: Prentice-Hall, Englewood Cliffs. 468 pp.
Kikkawa J., 1964. Movement, activity, and distribution of the small rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus sylvaticus* in woodland // J. Anim. Ecol. Vol. 33. P. 237-244.
Kinsey K.P, 1976. Social behaviour in confined populations of the Allegheny woodrat, *Neotoma floridana magister* // Anim. Behav. Vol. 24. P. 181-187.
Kleiman D.G., 1977. Monogamy in mammals // Quart. Rev. Biol. V. 52. P. 39-69.
Knopf F.L., Balph D.F., 1977. Annual periodicity of Uinta ground squirrels // Southwestern Nat. Vol. 23. P. 213-224.
Kock L.L., Rohn J., 1971. Observation on the use of the exercise-wheel in relation to the social rank and hormonal conditions in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and Norway lemming (*Lemmus lemmus*) // Z. Tierpsychol. Bd. 29. S. 180-187.
Koford R.R., 1982. Mating system of a territorial tree squirrel (*Tamiasciurus douglasii*) in California // J. Mammal. Vol. 63. P. 275-283.
Komerovsky I., 1987. Comportement agressiff interspecifique chez les *Meriones* (Rongeurs) en relation avec leur milieu de vie // Bull. SFECA Vol. 2. P. 119-121.
Koprowski J.L., 1993. Behavioral tactics, dominance, and copulatory success among male fox squirrels // Ethol. Ecol. and Evolution. Vol. 5. P. 169-176.
Koprowski J.L., 1993. Natal philopatry, communal nesting, and kinship in fox squirrels and gray squirrels // J. Mammal. Vol. 77. P. 1006-1016.
Koskela E., Mappes T., Ylonen H., 1997. Territorial behaviour and reproductive success of bank vole *Clethrionomys glareolus* females // J. Anim. Ecol. Vol. 66. P. 341-349.
Kowalski K., 1985. Annual cycle of reproduction in *Apodemus sylvaticus* in Algeria // Acta Zool. Fennica. Vol. 173. P. 85-86.
Krebs C.J., 1970. *Microtus* population biology: Behavioral changes associated with the population cycle in *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* // Ecology. Vol. 51. P. 34-52.
Krebs J.R., Davies N.B., 1993. An introduction to behavioural ecology. 3rd ed. Blackwell Scientific Publ. Cambridge, Mass. 420 pp.

Krylov D.G., 1975. Tendency to grouping in spatial distribution of small mammals in a forest habitat // Ekol. Pol. Vol. 23. P. 335-345.
Krystufek B., Hudoklin A., Pavlin D., 2003. Population biology of the Edible dormouse *Glis glis* in a mixed montane forest in central Slovenia over three years // Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae. Vol. 49. P. 85-97. Suppl. 1.
Kumari S., Prakash I., 1981. Observations on the social behaviour of the Indian desert gerbil, *Meriones hurrianae* // Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.). Vol. 90. P. 463-471.
Kumari S., Prakash I., 1984. Association between scent marking, density and dominance in the Indian desert gerbil *Meriones hurrianae* // Indian J. Exp. Biol. Vol. 22. P. 421-423.
Künkele J., Hoeck H.N., 1995. Communal suckling in the cavy *Galea musteloides* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 37. P. 385-391.
Lacey E.A., 2004. Sociality reduces individual direct fitness in a communally breeding rodent, the colonial tuco-tuco (*Ctenomys sociabilis*) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 56. P. 449-457.
Lacey E.A., Braude S.H., Wieczrek J.R., 1997. Burrow sharing by colonial tuco-tucos (*Ctenomys sociabilis*) // J. Mammal. Vol. 78. P. 556-562.
Lambin N., Krebs C.J., 1991. Spatial organization and mating system of *Microtus townsendii* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 28. P. 353-363.
Langsdale A., Young V., 1999. Social organisation and territoriality in the Orkney vole (*Microtus arvalis orcadensis*) // Proc. 3rd European Congress of Mammology, Finland, May 29-June 2, 1999. P. 171.
Layne J.N., 1954. The biology of the red squirrel, *Tamiasciurus hudsonicus loquax* (Bangs), in central New York // Ecol. Monorg. Vol. 24. P. 227-267.
Le Boulenge E., 1972. Etat de nos connaissances sur l'écologie du rat musqué *Ondatra zibethica* L. // Terre et Vie. Vol. 1. P. 3-37.
Lee C., Howarth D.J., 1969. Management of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) // Lab. Anim. Care. Vol. 19. P. 88-91.
Leon M., 1975. Dietary control of maternal pheromone in the lactating rat // Physiol. Behav. Vol. 14. P. 311-319.
Lerwill C.J., 1971. Observation on the climbing behaviour of the striped hamster, *Cricetulus barabensis* // J. Zool. Vol. 165. P. 520-525.
Lerwill C.J., 1978. Ultrasounds and the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus* // J. Zool., Lond. Vol. 185. P. 263-266.
Lerwill C.J., Makings P., 1971. The agonistic behaviour of the golden hamster *Mesocricetus auratus* (Waterhouse) // Anim. Behav. Vol. 19. P. 714-721.
Libhaber N., Eilam D., 2004. Parental investment in social voles varies and is relatively independent of litter size // J. Mammal. V. 85. P. 748-755.
Lidicker W.Z., Jr., 1973. Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem in community dynamics // Ecol. Monog. Vol. 43. P. 271-302.
Lidicker W.Z., Jr., 1979. Analysis of two freely-growing enclosed populations of the California vole // J. Mammal. Vol. 60. P. 447-466.
Lidicker W.Z., Jr., 1980. The social biology of the California vole // The Biologist. Vol. 62. P. 46-55.
Linsdale J.M., Tevis L.P., 1956. A five year change in an assemblage of woodrat houses // J. Mammal. Vol. 37. P. 371-374.
Longhurst W., 1944. Observations on the ecology of the Gunnison prairie dog in Colorado // J. Mammal. Vol. 25. P. 24-36.
Longley W.H., 1963. Minnesota gray and fox squirrels // Amer. Midland Nat. Vol. 69. P. 82-98.
Lonstein, J.S., De Vries G.J., 2000. Sex differences in the parental behaviour of rodents // Neurisci. Biobehav. Reviews. Vol. 24. P. 669-686.
Lorenz K., 1966. On Agression. New York: Harcourt Brace and World. 269 p.
Lott D.F., 1991. Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 238 p.
Loughran M.F.E., 2006. Social organization of female field voles *Microtus agrestis* in a population in Southern England // Acta Theriol. Vol. 51. P. 233-242.

Lovegrove B.G., 1988. Colony size and structure, activity patterns and foraging behaviour of a colony of the social mole rat *Cryptomys damarensis* (Bathyergidae) // J. Zool. Lond. Vol. 216. P. 391-402.

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. Vol. 62. P. 449-469.

Lovegrove B.G., Wissell, 1988. Sociality in mole-rats: Metabolic scaling and the role of risk sensitivity // Oecologia. Vol. 74. P. 600-606.

Luque-Larena J.J., López P., Gosőlbez J., 2002a. Mating system in a population of rock-dwelling snow voles, *Chionomys nivalis*, as revealed by spatial and morphological traits // 8th Intern. Conf. Rodens et Spatium, Louvain-la-Neuve, Belgium. P. 55.

Luque-Larena J.J., Lopez P., Gosalbez J., 2002b. Male dominance and female chemosensory preferences in the rock-dwelling snow vole // Behaviour. Vol. 140. P. 665-681.

Luque-Larena J.J., Lopez P., Gosalbez J., 2004. Spacing behavior and morphology predict promiscuous mating sstrategies in the rock-dwelling snow vole, *Chionomys nivalis* // Can. J. Zool. Vol. 82. P. 1051-1060.

Lyon M.W., Jr., 1932. Franklin's ground squirrel and its distribution in Indiana // Amer. Midland Nat. Vol. 13. P. 16-21.

MacArthur R.A., 1978. Winter movements and home range of the muskrat // Can. Field Nat. Vol. 92. P. 345-349.

MacArthur R.A., Aleksiuk M., 1979. Seasonal microenvironment of the muskrat (*Ondatra zibethicus*) in a northern marsh // J. Mammal. Vol. 60. P. 146-154.

Macdonald D.W., 1981. Dwindling resources and the social behaviour of Capybaras, (*Hydrochoerus hydrochaeris*) (Mammalia) // J. Zool., Lond. Vol. 194. P. 371-391.

Mackin-Rogalska R., 1979. Elements of spatial organization of a common vole population // Acta Theriol. Vol. 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. Vol. 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 (Byers R.E., ed.). New Paltz, New York. P. 20-29.

Madison D.M., 1980a. Space use and social structure in meadow volee, *Microtus pennsylvanicus* / / Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 7. P. 65-71.

Madison D.M., 1980b. An integrated view of the social biology of *Microtus pennsylvanicus* // The Biologist. Vol. 62. P. 20-33.

Mallory F.F., Brooks R.J., 1978. Infanticide and other reproductive strategies in the collared lemming, *Dicrostonyx groenlandicus* // Nature. Vol. 273. P. 144-146.

Manville R.H., 1949. A study of small mammal populations in northern Michigan // Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan. Vol. 73. P. 1-83.

Manville R.H., 1959. The Columbian ground squirrel in northwestern Montana // J. Mammal. Vol. 40. P. 26-45.

Mappes T., Koskela E., Ylonen H., 1995. Reproductive costs and litter size in the bank vole // Proc. R. Soc. Lond. B. Vol. 261. P. 19-24.

Mares M.A., Watson M.D., Lacher T.E., 1976. Home range perturbation in *Tamias striatus*: Food supply as a determinant of home range and density // Oecologia (Berl.). Vol. 25. P. 1-12.

Mares M.A., Willig M.R., Bitar N.A., 1980a. Home range size in eastern chipmunks, *Tamias striatus*, as a function of number of captures: Statistical biases of inadequate sampling // J. Mammal. Vol. 61. P. 661-669.

Mares M.A., Adams R., Lacher T.E., Willig M.R., 1980b. Home range dynamics in chipmunks: Responses to experimental manipulation of population density and distribution // Annals of Carnegy Museum. Vol. 49. P. 193-201.

Mares M.A., Lacher T.E., Willig M.R., Bitar N.A., Adams R., Klinger A., Tazik D., 1982. An experimental analysis of social spacing in *Tamias striatus* // Ecology. Vol. 63. P. 267-273.

Margulis S.W., 1998. Relationships among parental inbriding, parental behaviour and offspring viability in oldfield mice // Anim. Behav. Vol. 55. P. 427-438.
Marin G., Pilastro A., 1994. Communally breeding dormice, *Glis glis*, are close kin // Anim. Behav. Vol. 47. P. 1485-1487.
Marinelli L., Messier F., 1993. Space use and the social system of muskrat, (*Ondatra zibethicus*) // Can. J. Zool. Vol. 71. P. 869-875.
Marinelli L., Messier F., 1995. Parental care strategies among muskrats in a female-biased population // Can. J. Zool. Vol. 73. P. 1503-1510.
Marler P., 1961. The logical analysis of animal communication // J. Theor. Biol. Vol. 1. P. 295-317.
Marshall J.T., Sage R.D., 1981. Taxonomy of the house mouse // Symp. zool. Soc. Lond. Vol. 47. P. 337-365.
Mayer W.V., 1953. A preliminary study of the barrow ground squirrel, *Citellus parryii barrowensis* // J. Mammal. Vol. 34. P. 334-345.
Maynard-Smith J., 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts // J. Theor. Biol. Vol. 47. P. 209-221.
Maynard-Smith J., Parker G.A., 1976. The logic of asymmetric contests // Anim. Behav. Vol. 24. P. 159-175.
Maynard-Smith J., Price G.B., 1973. The logic of animal conflict // Nature (London). Vol. 246. P. 15-18.
Maza B.G., French N.R., Aschwanden A.P., 1973. Home range dynamics in a population of heteromyid rodents // J. Mammal. Vol. 54. P. 405-425.
Mazurkiewicz M., 1971. Shape, size and distribution of home ranges of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // Acta Theriol. Vol. 16. P. 23-60.
McCabe T.T., Blanchard B.D., 1950. Three Species of *Peromyscus*. Santa Barbara, CA: Rood Associates. P. 1-184.
McCarley, H., 1966. Annual cycle, population dynamics, and adaptive behavior of *Citellus tridecemlineatus* // J. Mammal. Vol. 47. P. 294-316.
McCarty R., Southwick C.H., 1977. Patterns of parental care in two cricetid rodents, *Onychomys torridus* and *Peromyscus leucopus* // Anim. Behav. Vol. 25. P. 945-948.
McClenaghan L.R., 1984. Comparative ecology of sympatric *Dipodomys agilis* and *Dipodomys merriami* populations in southern California // Acta Theriol. Vol. 19. P. 175-185.
McClenaghan L.R., 1993. Temporal and spatial demographic patterns in *Dipodomys stephensi* from Riverside County, California // J. Mammal. Vol. 74. P. 636-645.
McGuire B., 1988. Effects of cross-fostering on parental behaviour of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) // J. Mammal. Vol. 69. P. 332-341.
McGuire B., 1997. Influence of father and pregnancy on maternal care in red-backed voles // J. Mammal. Vol. 78. P. 839-849.
McGuire B., Novak M., 1984. A comparison of maternal behaviour in the meadow vole (*Mictotus pennsylvanicus*), prairie vole (*M. ochrogaster*) and pine vole (*M. pinetorum*) // Anim. Behav. Vol. 32. P. 1132-1141.
McGuire B., Novak M., 1997. Parental care and its relationships to social organization in the montane vole (*Microtus montanus*) // J. Mammal. Vol. 67. P. 305-311.
McKeever S., 1964. The biology of the golden-mantled ground squirrel, *Citellus lateralis* // Ecol. Monographs. Vol. 34. P. 383-401.
McKeever S., 1965. Reproduction in *Citellus beldingi* and *Citellus lateralis* in northeastern California // J. Reprod. Fert. Vol. 9. P. 384-385.
McLean I.G., 1982. The association of female kin in the arctic ground squirrel *Spermophilus parryii* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 10. P. 91-99.
McLean I.G., 1983. Paternal behaviour and killing of young in arctic ground squirrels // Anim. Behav. Vol. 31. P. 32-44.
McLeod J.A., Bondar G.F., 1952. Studies on the biology of the muskrat in Manitoba. Part I. Oestrus cycle and breeding season // Can. J. Zool. Vol. 30. P. 243-253.

Meder A., 1989. Das Verhalten von *Gerbillus perpallidus* Setzer (Mammalia) in Gelangenschaft // Stuttgart. Beitr. Naturk. A. № 439. S. 1-20.
Merritt J.F., 1985. Influence of snowcover on survival of *Clethrionomys gapperi* inhabiting the Appalachian and Rocky Mountains of North America // Acta Zool. Fennica. Vol. 173. P. 73-74.
Meserve P.L., 1974. Ecological relationships of two sympatric woodrats in a California coastal sage scrub community // J. Mammal. Vol. 55. P. 442-447.
Meserve P.L., Martin R.E.,Rodriguez J.M., 1983. Feeding ecology of two chilean caviomorphs in a central mediterranean savanna // J. Mammal. Vol. 64. P. 322-325.
Metzgar L.H., 1971. Behavioral population regulation in the woodmouse, *Peromyscus leucopus* // Amer. Midland Nat. Vol. 86. P. 434-448.
Metzgar L.H., 1973a. A comparison of trap- and track-revealed home ranges in *Peromyscus* // J. Mammal. Vol. 54. P. 513-515.
Metzgar L.H., 1973b. Exploratory and feeding home ranges in *Peromyscus* // // J. Mammal. Vol. 54. P. 760-763.
Michener G.R., 1973a. Field observations on the social relationships between adult female and juvenile Richardson's ground squirrels // Can. J. Zool. Vol. 51. P. 33-38.
Michener G.R., 1973b. Intraspecific aggression and social organization in ground squirrels // J. Mammal. Vol. 54. P. 1001-1003.
Michener G.R., 1979. Spatial relationships and social organization of adult Richardson's ground squirrels // Can. J. Zool. Vol. 57. P. 125-139.
Michener G.R., 1984. Age, sex, and species differences in the annual cycles of ground-dwelling sciurids: Implications for sociality // The Biology of Ground-Dwelling Squirrels. Eds. J.O.Murie & G.R.Michener, Lincoln and London: Univ. Nebraska Press. P. 81-107.
Michener G.R., Michener D.R., 1973. Spatial distribution of yearlings in a Richardson's ground squirrel population // Ecology. Vol. 54. P. 1138-1142.
Michener G.R., Michener D.R., 1977. Population structure and dispersal in Richardson's ground squirrels // Ecology. Vol. 58. P. 359-368.
Mihok S., 1976. Behaviour of subarctic red-backed voles (*Clethrionomys gapperi athabascae*) // Can. J. Zool. Vol. 54. P. 1932-1945.
Mihok S., 1979. Behavioral structure and demography of subarctic *Clethrionomys gapperi* and *Peromyscus maniculatus* // Can. J. Zool. Vol. 57. P. 1520-1535.
Miller D.H., Getz L.L., 1969. Life-history notes on *Microtus pinetorum* in Central Connecticut // J. Mammal. Vol. 50. P. 777-784.
Miller L.S., 1957. Tracing vole movements by radioactive excretory products // Ecology. Vol. 38. P. 132-136.
Mineau P.M., Madison D., 1977. Radio-tracking of *Peromyscus leucopus* // Can. J. Zool. Vol. 55. P. 465-468.
Mitchell O.G., 1959. The reproductive cycle of the male Arctic ground squirrel // J. Mammal. Vol. 40. P. 45-53.
Mohr C.O., 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals // Amer. Midland Nat. Vol. 37. P. 223-249.
Monson G., 1943. Food habits of bannertail kangaroo rat in Arizona // J. Wildl. Management. Vol. 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. Vol. 4. P. 37-43.
Montgomery W.I., 1978. Intra- and interspecific interactions of *Apodemus sylvaticus* (L.) and *A. flavicollis* (Melchoir) under laboratory conditions // Anim. Behav. Vol. 26. P. 1247-1254.
Montgomery W.I., 1979. Trap-revealed home range in sympatric populations of *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* // J. Zool., Lond. Vol. 189. P. 535-540.
Montgomery W.I., 1980. Spatial organization in sympatric populations of *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* (Rodentia: Muridae) // J. Zool., Lond. Vol. 192. P. 379-401.

Morisita M., 1959. I-delta index. A measure of dispersion of individuals and analysis of the distribution pattern // Met. Fac. Sci., Kiusshu Univ. Ser. E (Biology). Vol. 2. P. 215-235.
Morisita M., 1965. A revision of the methods for estimating population values of the index of the dispersion in the I-delta method // Res. Popul. Ecol. Vol. 7. P. 126-128.
Morris D.J., van Aarde R.J., 1985. Sexual behaviour of the female porcupine *Hystrix africaeaustralis* // Horm. Behav. Vol. 19. P. 400-412.
Morris P.A., Hoodless A., 1992. Movements and hibernaculum site in the fat dormouse (*Glis glis*) // J. Zool. (Lond.). Vol. 228. P. 685-687.
Moyer K.E., 1972. Territorial aggression: is this concept useful? // Totus Homo. Vol. 4. P. 104-117.
Murie J.O., Harris M.A., 1978. Territoriality and dominance in male Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) // Can. J. Zool. Vol. 56. P. 2402-2412.
Murie J.O., Harris M.A., 1982. Annual variation of spring emergence and breeding in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) // J. Mammal. Vol. 63. P. 431-439.
Murie J.O., Harris M.A., 1984. The history of individuals in a population of Columbian ground squirrels: Source, settlement, and site attachment // The Biology of Ground-Dwelling Squirrels. Eds. J.O.Murie & G.R.Michener, Lincoln and London: Univ. Nebraska Press. P. 353-373.
Murie J.O., Boag D.A., Kivett V.K., 1980. Litter size in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) // J. Mammal. Vol. 61. P. 237-244.
MyllymäkiA., 1977. Intraspecific competition and home range dynamics in the field vole *Microtus agrestis* // Oikos. Vol. 29. P. 553-569.
MyllymäkiA., Aho J., Lind E.A., Tast J., 1962. Behaviour and daily activity of the Norwegian lemming, *Lemmus lemmus* (L.), during autumn migration // Ann. Zool. Soc. 'Vanamo', Vol. 24. P. 1-30.
Nadler C.F., Lay D.M., 1967. Chromosomes of some species of *Meriones* (Mammalia: Rodentia) // Z. Säugetierkunde Bd. 32. S. 285-291.
Neal B.J., 1965. Reproductive habits of round-tailed and Harris antelope ground squirrels // J. Mammal. Vol. 46. P. 200-206.
Nee J.A., 1969. Reproduction in a population of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) // J. Mammal. Vol. 50. P. 756-765.
Negus N.C., Berger P.J., 1998. Reproductive strategies of *Dicrostonyx groenlandicus* and *Lemmus sibiricus* in high-arctic tundra // Can. J. Zool. Vol. 76. P. 391-400.
Nel J.A., 1975. Aspects of the social ethology of some Kalahari rodents // Z. Tierpsychol. Vol. 37. P. 322-331.
Nel J.A., Stutterheim C.J., 1973. Notes on early postnatal development of the Namaqua gerbil *Desmodillus auricularis* // Koedoe. Vol. 16. P. 117-125.
Nelson J., 1995. Intrasexual competition and spacing behaviour in male field voles, *Microtus agrestis*, under constant female density and spatial distribution // Oikos. Vol. 73. P. 9-14.
Nicholson A.J., 1941. The homes and social habits of the wood-mouse (*Peromyscus leucopus noveboracensis*) in Southern Michigan // Amer. Midland Nat. Vol. 25. P. 196-223.
Nixon C.W., McClain M.W., Donohoe R.W., 1975. Effects of hunting and mast crops on a squirrel population // J. Wildlife Manag. Vol. 39. P. 1-25.
Novikov E., Petrovsky D., Kolosova I., Steinlechner S., Moshkin M., 2004. Interactions between intruders and residents in the mole vole Ellobius talpinus // Acta Zool. Sinica Vol. 50. P. 19-26
Novotny M., Harvey S., Jemiolo B., 1990. Chemistry of male dominance in the house mouse, *Mus domesticus* // Experientia Vol. 46. P. 109-113.
O'Farrell M.J., 1980. Spatial relationships of rodents in a sagebrush community // J. Mammal. Vol. 61. P. 589-605.
Ojasti J., Sosa Burgos L.M., 1985. Density regulation in populations of capybara // Acta. Zool. Fennica. Vol. 173. P. 81-83.
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. Vol. 34. P. 519-526.

O'Riain M.J., Jarvis J.U.M., Faulkes C.G., 1996. A dispersive morph in the naked mole-rat // Nature. Vol. 380. P. 619-621.
Ortega J.C., 1990a. Reproductive biology of the rock squirrel (*Spermophilus variegatus*) in southeastern Arizona // J. Mammal. Vol. 71. P. 448-457.
Ortega J.C., 1990b. Home-range size of adult rock squirrel (*Spermophilus variegatus*) in southeastern Arizona // J. Mammal. Vol. 71. P. 171-176.
Ostfeld R.S., 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents // Amer. Nat. Vol. 126. P. 1-15.
Ostfeld R.S., 1986. Territoriality and mating system of California voles // J. Anim. Ecol. Vol. 55. P. 691-706.
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. Vol. 45. P. 433-442.
Ostfeld R.S., Pugh S.R., Seamon J.O., Tamarin R.H., 1988. Space use and reproductive success in a population of meadow voles // J. Anim. Ecol. Vol. 57. P. 385-394.
Owings D.H., Borchert M., Virginia R., 1977. The behaviour of California ground squirrels // Anim. Behav. Vol. 25. P. 221-230.
Pack J.C., Mosby H.S., Siegel P.B., 1967. Influence of social hierarchy on gray squirrel behavior (*Sciurus carolinensis*) // J. Wildlife Manag. Vol. 31. P. 720-728.
Parker K.J., Phillips K.M., Lee T.M., 2001. Development of selective partner preferences in captive male and female meadow voles, *Microtus pennsylvanicus* // Anim. Behav. Vol. 61. P. 1217-1226.
Patris B., Baudoin C., 1998. Female sexual preferences differ in *Mus specilegus* and *Mus musculus domesticus*: the role of familiarization and sexual experience // Anim. Behav. Vol. 56. P. 1465-1470.
Payman B.C., Swanson H.H., 1981. Scent marking and dominance in enclosure colonies of gerbils // Behav. Brain Res. Vol. 2. P. 271-272.
Payne A.P. Swanson H.H., 1970. Agonistic behaviour between pairs of hamsters of the same and opposite sex in a neutral observation area // Behaviour. Vol. 36. P. 259-269.
Paz y MicoG., Tang-Martinez Z., 1999. Social interactions, cross-fostering, and sibling recognition in prairie voles, *Microtus ochrogaster* // Can. J. Zool. Vol. 77. P. 1631-1636.
Pearson O.P., 1948. Life history of moutain viscachas in Peru // J. Mammal. Vol. 29. P. 345-374.
Pearson O.P., 1960. Habits of *Microtus californicus* revealed by automatic photographic recorders // Ecol. Monog. Vol. 30. P. 231-249.
Perrigo G., 1987. Breeding and feeding strategies in deer mice and house mice when females are challenged to work for their food // Anim. Behav. Vol. 35. P. 1298-1316.
Petter F., 1961. Repartition geographique et ecologie des rongeurs desertiques (du Sahara ocidental a l'Iran oriental) // Mammalia Vol. 25. P. 1-222.
Phillips J.A., 1984. Environmental influences on reproduction in the golden-mantled ground squirrel // The Biology of Ground-Dwelling Squirrels. Eds. J.O.Murie & G.R.Michener, Lincoln and London: Univ. Nebraska Press. P. 108-124.
Pilastro A., 1992. Communal nesting between breeding females in a free-living population of a fat dormouse (*Glis glis* L.) // Bollettino di Zoologia. Vol. 59. P. 63-68.
Pilastro A., Missiaglia E., Marin G., 1996. Age-related reproductive success in solitarily and communally nesting female dormice (*Glis glis*) // J. Zool. Vol. 239. P. 601-608.
Potapov M., Muzyka V., 1994. Ethological structure in the population cycle of the water vole, *Arvicola terrestris* L. // Pol. Ecol. Stud. Vol. 20. P. 427-430.
Poulet A.R., 1972. Caracteristiques spatiales de *Taterillus pygargus* dans le Sahel Senegalais // Mammalia. Vol. 36. P. 579-606.
Powell R.A., Fried J.J., 1992. Helping by juvenile pine voles (*Microtus pinetorum*), growth and survival of younger siblings, and the evolution of pine vole sociality // Behav. Ecol. Vol. 3. P. 325-333.
Prakash I., 1962. Ecology of the gerbils of the Rajasthan Desert, India // Mammalia Vol. 26. P. 311-331.

Prakash I., Kametkar L.R., Purohit K.G., 1968. Home range and territoriality of the northern palm squirrel, *Funambulus pennanti* Wroughton // Mammalia Vol. 32. P. 603-620.
Predavec M., Krebs C.J., 2000. Microhabitat utilization, home ranges, and movement patterns of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) in the central Canadian Arctic // Can. J. Zool. Vol. 78. P. 1885-1890.
Probst B., 1987. Developmental changes in the pituitary-gonadal-axis in male Mongolian gerbils from birth to adulthood // Exp. Clin. Endocrinil. Vol. 90. P. 157-166.
Proulx G., 1989. Considérations sur les blessures des rats musqués (*Ondatra zibethicus*) adultes mвles en saison de reproduction // Mammalia. Vol. 53. P. 19-23.
Proulx G., Gilbert F.F., 1983. The ecology of the muskrat, *Ondatra zibethicus*, at Luther Marsh, Ontario // Can. Field-Nat. Vol. 97. P. 377-390.
Pusenius J., Viitala J., Marienberg T., Ritvanen S., 1998. Matrilineal kin clusters and their effect on reproductive success in the field vole *Microtus agrestis* // Behav. Ecol. Vol. 9. P. 85-92.
Quanstrom W.R., 1971. Behaviour of Richardson's ground squirrel *Spermophilus richardsonii richardsonii*// Anim. Behav. Vol. 19. P. 646-652.
Raab A., Dantzer R., Michaud B., Mormede P., Taghzouti K., Simon, H., Le Moal M., 1986. Behavioural, physiological and immunological consequences of social status and aggression in chronically coexisting resident-intruder dyads of male rats // Physiol. Behav. Vol. 37. P. 223-228.
Randall J.A., 1984. Territorial defence and advertisement by footdrumming in bannertail kangaroo reats (*Dipodomys spectabilis*) at high and low population densities // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 16. P. 11-20.
Randall J.A., 1987. Field observations of male competition and mating in Merriam's and bannertail kangaroo rats // Amer. Midland Nat. Vol. 117. P. 211-213.
Randall J.A., 1989. Neighbor recognition in a solitary desert rodent (*Dipodomys merriami*) // Ethology. Vol. 81. P. 123-133.
Randall J.A., 1991. Mating strategies of a nocturnal desert rodent (*Dipodomys spectabilis*) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 28. P. 215-220.
Randall J.A., 1993. Behavioural adaptations of desert rodents (Heteromyidae) // Anim. Behav. Vol. 45. P. 263-287.
Randolph S.E., 1977. Changing spatial relationships in a population of *Apodemus sylvaticus* with the onset of breeding // J. Anim. Ecol. Vol. 46. P. 653-676.
Ratkiewich M., Borkowska A., 2000. Multiple paternity and reproductive strategies in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*): field and experimental data // Z. Säugetierkunde. Vol. 65. P. 6-14.
Rauch H.-G., 1957. Zum Verhalten von *Meriones tamariscinus* Pall. (1778) // Z. Säugetierkunde Bd. 22. S. 218-240.
Rayor L.S., 1988. Social organization and space-use in Gunnison's prairie dog // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 22. P. 69-78.
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. Säugetierkunde Bd. 25. S. 150-169.
Reiff M., 1956. Untersuchungen uber naturliche und synthetische Geruchstoffe die bei Ratten und Mausen eine stimilierende Wirkung auslosen // Acta Tropica. Vol. 13. P. 289-318.
Reynierse J.H., 1971. Agonistic behaviour in Mongolian gerbils // Z. Tierpsychol. Vol. 29. P. 175-179.
Reynolds H.G., 1960. Life hystory notes on Merriam's kangaroo rat in southern Arizona // J. Mammal. Vol. 41. P. 48-51.
Reynolds H.G., Turkowski F., 1972. Reproductive variations in the round-tailed ground squirrel as related to winter rainfall // J. Mammal. Vol. 53. P. 893-898.
Ribble D.O., Salvioni M., 1990. Social organization and nest co-occupancy in *Peromyscus californicus*, a monogamous rodent // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 26. P. 9-15.
Richard P.-B., 1970. Territorialisme et aggressivité chez le castor (*Castor fiber* L.) // Territoire et Domaine vital. Paris: Massons et Cie. P. 97-105.

Richmond M., Stehn R., 1976. Olfactory and reproductive behavior in microtine rodents. // Mammaliam Olfaction, Reproductive Processes, and Behavior. Ed. by R.L. Doty, New York: Academic Press. P. 197-217.
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. Vol. 55. P. 1131-1140.
Rodgers A.R., Lewis M.C., 1986. Diet selection in Arctic lemmings (*Lemmus sibiricus* and *Dicrostonyx groenlandicus*): demography, home range, and habitat use // Can. J. Zool. Vol. 64. P. 2717-2727.
Rongstad O.J., 1965. A life history of thirteen-lined ground squirrels in southern Wisconsin // J. Mammal. Vol. 46. P. 76-87.
Rood J.P., 1970. Ecologyl and social behavior of the desert cavy (*Microcavia australis*) // Amer. Midland Nat. Vol. 83. P. 415-454.
Rood J.P., 1972. Ecological and behavioural comparison of three genera of Argentine cavies // Anim. Behav. Monographs. Vol. 5. Part 1. P. 2-83.
Roper T.J., Polioudakis E., 1977. The behaviour of Mongolian gerbils in a semi-natural environment, with special reference to ventral marking, dominance and sociability // Behaviour Vol. 61. P. 207-237.
Rose R.K., 1979. Levels of woundings in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus* // J. Mammal. Vol. 60. P. 37-45.
Routtenberg A., Kramis R.C., 1967. "Foot-stomping" in the gerbil: Rewarding brain stimulation, sexual behaviour, and foot shock // Nature, Lond. Vol. 214. P. 173-174.
Rowell T.E., 1961. The family group in golden hamsters: Its formation and break-up // Behaviour. Vol. 7. P. 81-94.
Rowell T.E., 1966. Hierarchy in the organization of a captive baboon group // Anim. Behav. Vol. 14. P. 430-433.
Rowell T.E., 1974. The concept of social dominance // Behav. Biol. Vol. 11. P. 131-154.
Rusch D.A., Reeder W.G., 1978. Population ecology of Alberta red squirrels // Ecology. Vol. 59. P. 400-420.
Russell P.A., 1971. 'Infantile stimulation' in rodents: A consideration of possible mechanisms // Psychol. Bull. Vol. 75. P. 192-202.
Sachser N., Hendrichs H., 1982. A longitudinal study on the social structure and its dynamics in a group of Guinea pigs (*Cavia aperea* f. *porcellus*) // Säugetierk. Mitt. Bd. 30. S. 227-240.
Sadleir R.M.F.S., 1965. The relationship between agonistic behaviour and population changes in the deermouse, *Peromyscus maniculatus* (Wagner) // J. Anam. Ecol. Vol. 34. P. 331-352.
Sahi D.N., Sharma R., 2004. Reproductive behaviour in the northern five-striped palm squirrel *Funambulus pennanti* Wroughton // Uttar Pradesh J. Zool. Vol. 24. P. 93-96.
Saitoh T., 1995. Sexual differences in natal dispersal and philopatry of the gray-sided vole // Res. Popul. Ecol. Vol. 37. P. 49-57.
Salvioni M., Lidicker W.Z., Jr., 1995. Social organization and space use in California voles: seasonal, sexual, and age-specific strategies // Oecologia. Vol. 101. P. 426-438.
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. Vol. 49. P. 527-537.
Sanders E.H., Gardner P.D., Berger P.J., Negus N.C., 1981. 6-Methoxybenzoxazolinon: a plant derivative that stimulates reproduction in *Microtus montanus* // Science. Vol. 214. P. 67-69.
Sanderson G.C., 1966. The study of mammal movements — a review // J. Wildlife Management. Vol. 30. P. 215-235.
Sather J.H., 1958. Biology of the Great Plains muskrat in Nebraska // Wildlife Monogr. Vol. 2. P. 1-35.
Schaller G.B., Crawshaw R.G., Jr., 1981. Social organization in a capibara population // Säugetierk. Mitt. Vol. 29. P. 3-16.

Schanberg S., Field T., Kuhn C., 1987. Effect of tactile stimulation on rat and human neonates // Neuroendocrinol. Letters. V.9. P. 159.
Schilder M.B.H., 1988. Dominance relationships between adult plain zebra stallions in semi-captivity // Behaviour Vol. 104. P. 300-319.
Schmidt N.M., Berg T.B., Jensen T.S., 2002. The influence of body mass on daily movement patterns and home ranges of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) // Can. J. Zool. Vol. 80. P. 64-69.
Schoener T.W., 1981. An empirically based estimate of home range // Theoret. Popul. Biol. Vol. 20. P. 281-325.
Schroder G.D., 1979. Foraging behavior and home range utilization of the bannertail kangaroo rat (*Dipodomys spectabilis*) // Ecology. Vol. 60. P. 657-665.
Schroder G.D., Geluso K.N., 1975. Spatial distribution *Dipodomys spectabilis* mounds // J. Mammal. Vol. 56. P. 363-368.
Schultze-Westrum T.G., 1969. Social communication by chemical signals in flying Phalangers. In: Olfaction and Taste. Proc. 3rd Int. Symp. New York: Rockefeller University Press. P. 268-277.
Schwagmeyer P.L., 1984. Multiple mating and intersexual selection in thirteen-lened ground squirrels // The Biology of Ground-Dwelling Squirrels. Eds. J.O.Murie & G.R.Michener, Lincoln and London: Univ. Nebraska Press. P. 275-293.
Schwagmeyer P.L., Brown C.H., 1983. Factors affecting male-male competition in thirteen-lened ground squirrels // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 13. P. 1-6.
Ściński M., Borowski Z., 2006. Home ranges, nest sites and population dynamics of the forest dormouse *Dryomys nitedula* (Pallas) in an oak-hornbeam forest: A live-trapping and radio-tracking study // Pol. J. Ecol. Vol. 54. P. 391-396.
Scott J.P., 1966. Agonistic bahavior of mice and rats: A review // Amer. Zool. Vol. 6. P. 683-701.
Scott J.P., 1975. Aggression. Chicago: Univ. of Chicago Press. 233 pp.
Scott J.P., 1983. A system approach to research on aggressive behaviour. In: Aggressive Behaviour: Genetic and Neural Approaches. Eds. E. Simmel, M. Hahn, J. Walters. Hillsdale; New York: Lawrence Erlbaum Associates. P. 1-18.
Scribner S.J., Wynne-Edwards K.E., 1994. Thermal constraints on maternal behavior during reproduction in dwarf hamsters (*Phodopus*) // Physiol. Behav. Vol. 55. P. 897-903.
Sealander J.A., 1966. Seasonal variation in hemoglobin and hematocrit values in the northern red-backed mouse, *Clethrionomys rutilus dawsonii* (Merriam), in interior Alaska // Can. J. Zool. Vol. 44. P. 213-224.
Semb-Johanson A., Wiger R., Engh C.E., 1979. Dynamics of freely growing, confined populations of the Norwegian lemming *Lemmus lemmus* // Oikos. Vol. 33. P. 246-260.
Sever Z., Mendelssohn H., 1984-1985. Home range and movement patterns of the Indian crested porcupine (*Hystrix indica*) in the coastal plain of Israel // Israel J. Zool. Vol. 33. P. 117-118.
Sever Z., Mendelssohn H., 1988. Copulation as a possible mechanism to maintain monogamy in porcupines, *Hystrix indica* // Anim. Behav. Vol. 36. P. 1541-1542.
Sever Z., Mendelssohn H., 1991. Spatial movement patterns of porcupines (*Hystrix indica*) // Mammalia. Vol. 55. P. 187-205.
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. Vol. 18. P. 267-274.
Sheldon C., 1938. Vermont jumping mice of the genus *Zapus* // J. Mammal. Vol. 19. P. 324-332.
Shenbrot G., Krasnov B., Khokhlova I., 1997. On the biology of Wagner's gerbil, *Gerbillus dasyurus* (Wagner, 1842) (Rodentia: Gerbillidae) in the Negev Highlands, Israel // Mammalia Vol. 61. P. 467-486.
Sheppe W., 1966. Exploration by the deer mouse, *Peromyscus leucopus* // Amer. Midland Nat. Vol. 76. P. 257-276.
Sherman P.W., 1977. Nepotism and the evolution of alarm calls // Science. Vol. 197. P. 1246-1253.

Shi D., Hai S., Zheng S., Zhang Z., 1998. Studies of social behaviour in colonies of Brandt's vole (*Microtus brandti*) // Intern. Conf. on Rodent Biology & Management. Oct. 5-9, 1998. Beijing, China. P. 71.

Shilton C.M., Brooks R.J., 1989. Paternal care in captive collared lemmings (*Dicrostonyx richardsoni*) and its effect on development of the offspring // Can. J. Zool. Vol. 67. P. 2740-2744.

Shriner W.M., Stacey P.B., 1991. Spatial relationships and dispersal patterns in the rock squirrel, *Spermophilus variegatus* // J. Mammal. Vol 72. P. 601-606.

Silverin B., 1980. Effects of long-acting testosterone treatment on free-living pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, during the breeding period // Anim. Behav. Vol. 28. P. 906-912.

Siniff D.B., Tester J.R., 1965. Computer analysis of animal movement data obtained by telemetry // Bioscience. Vol. 15. P. 104-108.

Skirrow M.H., Ryšan M., 1976. Observations on the social behaviour of the Chinese hamster, *Cricetulus griseus* // Can. J. Zool. Vol. 54. P. 361-368.

Slade N.A., Balph D.F., 1974. Population ecology of Uinta ground squirrels // Ecology. Vol. 55. P. 989-1003.

Slobodchikoff C.N., 1984. Resources and the evolution of social behaviour. In: A new ecology: Novel approaches to interactive systems. Ed. by Proce P.W., Slobodchikoff C.N., Gaud W.S. New York: John Wiley & Sons. P. 227-251.

Smith M.C., 1968a. Red squirrel responses to spruce cone failure in interior Alaska // J. Wildlife Management. Vol. 32. P. 305-317.

Smith M.C., 1968b. The adaptive nature of social organization in the genus of three squirrels *Tamiasciurus* // Ecol. Monogr. Vol. 38. P. 1-63.

Smith M.H., Maza B.G., Wiener J.G., 1980. Social interaction and spatial distribution in a desert rodent // J. Mammal. Vol. 61. P. 113-116.

Smith T.E., Faulkes C.G., Abbott D.H., 1997. Combined olfactory contact with the parent colony and direct contact with non-breeding animals does not maintain suppression of ovulation in female naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*) // Horm. Behav. V. 31. P. 277-288.

Smorkatcheva A.V., 1999. The social organization of the mandarin vole, *Lasiopodomys mandarinus*, during the reproductive period // Z. Sдugetierk. Vol. 64. P. 344-355.

Smorkatcheva A.V., 2003. Parental care in the captive mandarin vole, *Lasiopodomys mandarinus* / / Can. J. Zool. Vol. 8. P. 1-7.

Snyder R.L., Christian J.J., 1960. Reproductive cycle and litter size of the woodchuck // Ecology. Vol. 41. P. 647-656.

Sokal R.R., Rohlf F.J., 1995. Biometry. 3rd Ed. New York, 887 pp.

Solbrig O., Solbrig D., 1979. Introduction to Population Biology and Evolution. L.: Addison-Wesley Publ.. P. 1-518.

Solomon N.G., 1991. Current indirect fitness benefits associated with philopatry in juvenile prairie voles // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 29. P. 277-282.

Solomon N.G., Keane B., Knoch L.R., Hogan P.J., 2004. Multiple paternity in socially monogamous prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // Can. J. Zool. Vol. 82. P. 1667-1671.

Sonnino S., 1998. Spatial activity and habitat use of crested porcupine, *Hystrix cristata* L., 1758 (Rodentia, Hystricidae) in central Italy // Mammalia Vol. 62. P. 185-189.

Surensen G., 1981. Dominance hierarchy in bank vole (*Clethrionomys glareolus* Screber, 1780) // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. Vol. 57. P. 18.

Sowls L.K., 1948. The Franklin's ground squirrel, *Spermophilus franklinii* (Sabine), and its relationships to nesting ducks // J. Mammal. Vol. 29. P. 113-137.

Spatz C., Granger W.R., 1970. Foot-thumping in the gerbil: The effect of establishing a home cage // Psychon. Sci. Vol. 19. P. 53-54.

Spigel I.M., Fraser D., 1974. "Dominance" in the laboratory rat: The emergence of grooming // Z. Tierpsychol. Bd. 34. S. 59-69.

Spritzer M.D., Solomon N.G., Meikle D.B., 2006. Social dominance among male meadow voles is inversely related to reproductive success // Ethology. Vol. 112. P. 1027-1037.

Stebbins L.L., 1976. Overwintering of the red-backed vole at Edmonton, Alberta, Canada / / J. Mammal. Vol. 76. P. 554-561.
Steiner A.L., 1970. Etude descriptive de quelques activites et comportements de base de *Spermophilus columbianus columbianus* (Ord) II. Vie de groupe // Rev. Comportement Anim. Vol. 4. P. 23-42.
Steiner A.L., 1971. Play activity of Columbian ground squirrels // Z. Tierpsychol. Bd. 28. S. 247-261.
Steiner A.L., 1973. Self- and allo-grooming behaviour in some ground squirrels (Sciuridae): A descriptive study // Canad. J. Zool. Vol. 51. P. 151-161.
Stickel L.F., 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals // J. Mammal. Vol. 35. P. 1-15.
Stickel L.F., 1968. Home range and travels // In: Biology of *Peromyscus* (Rodentia). Ed. J.A. King. Kansas, Lawrence: Amer. Soc. Mammalogists. P. 373-407.
Stolba A., 1977. Sozialsystem adulter chinesischer Zwerghamster (*Cricetulus griseus*) // Z. Thierpsychol. Vol. 45. 389-413.
Stones R.C., Hayward C.L., 1968. Natural history of the desert woodrat, *Neotoma lepida* // Amer. Midland Nat. Vol. 80. P. 458-476.
Storer T.I., Evans F.C., Palmer F.G., 1944. Some rodent populations in the Sierra Navada of California // Ecol. Monogr. Vol. 14. P. 165-192.
Stradiotto A., Cagnacci F., Arnoldi D., Rizzoli A., Nieder L., 2006. Ranging behaviour of yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* in an endemic area for TBE in Trentino, Italian Alps // 10th Intern. Conf. Rodens et Spatium, Parma, Italy. P. 127-128.
Svare B.B., 1981. Maternal aggression in mammals // In: Parental Care in Mammals. Ed. by Gubernick D.A., Klopfer P.H., New York: Plenum Press. P. 179-210.
Svendsen G.E., 1974. Behavioral and developmental factors in the spatial distribution and population dynamics of a yellow-bellied marmot population // Ecology. Vol. 55. P. 760-771.
Svendsen G.E., 1979. Territoriality and behaviour in a population of pikas (*Ochotona princeps*) // J. Mammal. Vol. 60. P. 324-330.
Svendsen G.E., 1980. Population parameters and colony composition of beaver (*Castor canadensis*) in southeast Ohio // Amer. Midland Nat. Vol. 104. P. 47-56.
Swanson H.H., 1974. Sex differences in the behaviour of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) in encounters between pairs of same or opposite sex // Anim. Behav. Vol. 22. P. 628-644.
Swihart R.K., Slade N.A., 1985. Testing for independence of observations in animal movements // Ecology Vol. 66. P. 1176-1184.
Syme G.J., Pollard J.S., Syme L.A., Reid R.M., 1974. An analysis of the limited access measure of dominance in rats // Anim. Behav. Vol. 22. P. 486-500.
Taber A.B., Macdonald D.W., 1992a. Spatial organization and monogamy in the mara *Dolichotis patagonum* // J. Zool., Lond. Vol. 227. P. 417-438.
Taber A.B., Macdonald D.W., 1992b. Communal breeding in the mara *Dolichotis patagonum* // J. Zool., Lond. Vol. 227. P. 439-452.
Taitt M.J., Krebs C.J., 1982. Manipulation of female behaviour in field populations of *Microtus townsendii* // J. Anim. Ecol. Vol. 51. P. 681-690.
Taitt M.J., Krebs C.J., 1983. Predation, cover, and food manipulations during a spring decline of *Microtus townsendii* // J. Anim. Ecol. Vol. 52. P. 837-848.
Tamura N., Hayashi F., Miyashita K., 1988. Dominance hierarchy and mating behavior of the Formosan squirrel, *Callosciurus erythraeus thaiwanensis* // J. Mammal. Vol. 69. P. 320-321.
Tast J., 1966. The root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), as an inhabitant of seasonally flooded lands // Ann. Zool. Fennici. Vol. 3. P. 127-171.
Taylor J.C., 1966. Home range and agonistic behavior in the gray squirrel // Symp. Zool. Soc. Lond. Vol. 18. P. 229-235.
Telle H.-J., 1966. Beitrag zur Kenntnis der Verhaltensweise von Ratten, vergleichend dargestellt bei *Rattus norvegicus* und *Rattus rattus* // Zeit. angev. Zool. Bd. 53. S. 129-196.
Temeles E.J., 1994. The role of neighbours in territorial systems: when are they “dear enemies”? / / Anim. Behav. Vol. 47. P. 339-350.

Terman C.R., 1961. Some dynamics of spatial distribution within semi-natural populations of prairie deermice // Ecology. Vol. 42. P. 288-302.
Terman C.R., 1962. Spatial and homing consequences of the introduction of aliens into semi-natural populations of prairie deermice // Ecology. Vol. 43. P. 216-223.
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. Vol. 75. P. 292-316.
Thomas J.A., Birney E.C., 1979. Parental care and mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 5. P. 171-186.
Thompson D.C., 1977. Reproductive behaviour of the grey squirrel // Can. J. Zool. Vol. 55. P. 1176-1184.
Thompson D.C., 1978. The social system of the grey squirrel // Behaviour. Vol. 64. P. 305-327.
Thompson S.D., 1982. Spatial utilization and foraging behavior of the desert woodrat, *Neotoma lepida lepida* // J. Mammal. Vol. 63. P. 570-581.
Thomsen H.P., 1945. The winter habits of the northern white-footed mouse // J. Mammal. Vol. 26. P. 138-142.
Tognelli M.F., Campos C.M., Ojeda R.A., Roig V.G., 1995. Is *Microcavia australis* (Rodentia: Caviidae) associated with particular plant structure in the Monte desert of Argentina? // Mammalia. Vol. 59. P. 327-333.
Tohmé G., Tohmé H., 1980. Contribution a l'etude du porc-épic *Hystrix indica indica* Kerr, 1972 (Rodentia) // Mammalia Vol. 44. P. 523-529.
Townsend J.E., 1953. Beaver ecology in western Montana with special reference to movements // J. Mammal. Vol. 34. P. 459-479.
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. Vol. 1186-1192.
Trivers R.L., 1972. Parental investment and sexual selection. In: Sexual Selection and the Decent of Man. Ed. by B. Campbell. Chicago: Aldine. P. 126-179.
Tryon C.A., Snyder D.P., 1973. Biology of the eastern chipmunk, *Tamias striatus*: life tables, age distributions and trends in population numbers // J. Mammal. Vol. 26. P. 115-168.
Turner B.N., Iverson S.L., 1973. The annual cycle of aggression in male *Microtus pennsylvanicus*, and its relation to population parameters // Ecology. Vol. 54. P. 967-981.
Valentine G.L., Kirkpatrick R.L., 1970. Seasonal changes in reproductive and related organs in the pine vole, *Microtus pinetorum*, in southwestern Virginia // J. Mammal. Vol. 51. P. 553-560.
Van Hensbergen H.J., Channing A., 1989. Habitat preference and use of space by the namtap *Graphiurus ocularis* (Rodentia: Gliridae) // Mammalia. Vol. 53. P. 25-33.
Van Rhijn J.G., 1980. Communication by agonistic displays: A discussion // Behaviour. Vol. 74. P. 284-293.
Van Vuren D., 1996. Ectoparasites, fitnes, and social behaviour of yellow-bellied marmots // Ethology. Vol. 102. P. 686-694.
Vandenbergh J.G., 1969. Male odor accelerates female sexual maturation in mice // Endocrinology Vol. 84. P. 658-660.
Vaughan T.A., Schwartz S.T., 1980. Behavioral ecology of an insular woodrat // J. Mammal. Vol. 61. P. 205-218.
Viitala J., 1977. Social organization in cyclic subarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.) // Ann. Zool. Fennici. Vol. 14. P. 53-93.
Viitala J., 1994. Monogamy in free living *Microtus oeconomus* // Ann. Zool. Fennici. Vol. 31. P. 343-345.
Viitala J., Hoffmeyer I., 1985. Social organization in *Clethrionomys* compared with *Microtus* and *Apodemus*: Social odors, chemistry and biological effects // Ann. Zool. Fennici. Vol. 22. P. 359-371.
Viljoen S., 1977. Behaviour of the bush squirrel, *Paraxerus cepapi cepapi* (A. Smith, 1836) // Mammalia. Vol. 41. P. 119-166.

Viljoen S., 1983. Communicatory behaviour of southern African tree squirrels, *Paraxerus palliatus ornatus, P. p. tongensis, P.c. cepapi* and *Funisciurus congicus* // Mammalia. Vol. 47. P. 441-461.

Viljoen S.,Du Toit S.C., 1985. Postnatal development and growth of Southern African tree squirrels in the genera *Funisciurus* and *Paraxerus* // J. Mammal. Vol. 66. P. 119-127.

Vince M.A., 1987. Tactile communication between ewe and lamb and the onset of suckling // Behaviour. V. 101. P. 156-176.

Vincent J.P., Quéré J.P., 1972. Etude d'une population de rats mucques (*Ondatra zibethica*) par marquage et récapture // Mammalia. Vol. 36. P. 8-21.

Vinnedge B., Verrell P., 1998. Variance in male mating success and female choice for persuasive courtship displays // Anim. Behav. Vol. 56. P. 443-448.

Von Kirchshofer R., 1960. Über das "Harnspritzen" der Grossen Mara (*Dolichotis patagonum*) // Z. Säugetierk. Bd. 25. S. 112-127.

Wallen K., 1982. Social organization in the dusky-footed woodrat (*Neotoma fuscipes*): Field and laboratory study // Anim. Behav. Vol. 30. P. 1171-1182.

Wan X., Wang M., Zhong W., Wang G., 1998. The social structure and mating system of the Brandt vole (*Microtus brandti*) // Intern. Conf. on Rodent Biology & Management. Oct. 5-9, 1998. Beijing, China. P. 89.

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 photoperiod // Acta Theriol. Sinica Vol. 22. P. 116-122.

Ward D.W., Randall J.A., 1987. Territorial defence in the bannertail kangaroo rat (*Dipodomys spectabilis*): footdrumming and visual threats // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 20. P. 323-328.

Waring A., Perper T., 1979. Parental behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). II. Parental interactions // Anim. Behav. Vol. 28. P. 331-340.

Waring A., Perper T., 1980. Parental behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). I. Retrieval // Anim. Behav. Vol. 27. P. 1091-1097.

Waser P.M., 1988. Resources, philopatry, and social interactions among mammals. In: The Ecology of Social Behavior (ed. Slobodchikoff C.N.). New York: Academic Press. P. 109-130.

Waser P.M., Jones W.T., 1991. Survival and reproductive effort in banner-tailed kangaroo rats // Ecology. Vol. 72. P. 771-777.

Waterman J.M., 1986. Behaviour and use of space by juvenille Columbian groung squirrels (*Spermophilus columbianus*) // Can. J. Zool. Vol. 64. P. 1121-1127.

Waterman J.M., 1995. The social organization of the Cape ground squirrel (Xerus inauris, Rodentia: Sciuridae) // Ethology. Vol. 101. P. 130-147.

Waterman J.M., 1996. The reproductive biology of a tropical, non-hibernating ground squirrel // J. Mammal. Vol. 77. P. 134-146.

Waterman J.M., 1997. Why do male Cape ground squirrels live in groups? // Anim. Behav. Vol. 53. P. 809-817.

Watt K.E.F., 1968. Ecology and Resource Management: A Quantitative Approach. New-York: McGraw-Hill Book Co. 450 pp.

Watton D.G., Keenleyside M.H.A., 1974. Social behaviour of the arctic ground squirrel, *Spermophilus undulatus* // Behaviour. Vol. 50. P. 77-99.

Watts C.H.S., 1970a. A field experiment on intraspecific interactions in the red-backed vole, *Clethrionomys gapperi* // J. Mammal. Vol. 51. P. 341-347.

Watts C.H.S., 1970b. Long distance movement of bank voles and wood mice // J. Zool., Lond. Vol. 161. P. 247-256.

Wauters L., Dhondt A.A., 1989. Body weight, longevity, and reproductive success in red squirrels (*Sciurus vulgaris*) // J. Anim. Ecol. Vol. 58. P. 637-651.

Wauters L., Dhondt A.A., 1992. Spacing behaviour in red squirrels *Sciurus vulgaris*: Variation between habitats and the sexes // Anim. Behav. Vol. 43. P. 307-312.

Wauters L., Dhondt A.A., De Vos R., 1990. Factors affecting male mating success in red squirrels (*Sciurus vulgaris*) // Ethol. Ecol. Evol. Vol. 2. P. 195-204.

Webb P.I., Skinner J.D., 1994. The dormice (Myoxidae) of Southern Africa // Hystrix. Vol. 6. P. 287-293.
Webster A.B., Brooks R.G., 1981. Social behavior of *Microtus pennsylvanicus* in relation to seasonal changes in demography // J. Mammal. Vol. 62. P. 738-751.
Weinandy R., Gatterman R., 1999. Parental care and time sharing in the Mongolian gerbil / / Z. Saugetierk. Vol. 62. P. 169-175.
Weir B.J., 1971. The reproductive physiology of the plains viscacha, *Lagostomus maximus* // J. Reprod. Fert. Vol. 25. 355-363.
West S.D., 1977. Midwinter aggregation in the northern red-backed vole, *Clethrionomys rutilus* // Can. J. Zool. Vol. 55. P. 1404-1409.
Whitten W.K., 1956. Modifications of the oestrous cycle of the mouse by external stimuli associated with the male // J. Endocrinol. Vol. 13. P. 339-404.
Wiger R., 1982. Roles of self-regulatory mechanisms in cyclic populations of *Clethrionomys* with special reference to *C. glareolus*: A hypothesis // Oikos. Vol. 38. P. 60-71.
Wilson C., Kramer E., Cromey A.D., 1989. Tactile, maternal, and pharmacologic factors involved in the transport response in rat pups // Animal Learn. Behav. V. 17. P. 373-380.
Wilson E.O., 1975. Sociobiology: The new synthesis. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press of Harvard Univ. Press. 697 pp.
Wilson S.C., 1982. Parent-young contact in prairie and meadow voles // J. Mammal. Vol. 63. P. 300-305.
Wilsson L., 1971. Observations and experiments on the ethology of the European beaver (*Castor fiber* L.) // Viltrevy (Stockholm). Vol. 8. P. 115-260.
Wingfield J.C., 1984. Androgens and mating systems: testosterone-induced polygyny in normally monogamous birds // Auk. Vol. 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. Vol. 136. P. 829-846.
Wirtz J.H., 1967. Social dominance in the golden-mantled ground squirrel, *Citellus lateralis chrysodeirus* (Merriam) // Z. Tierpsychol. Bd. 24. S. 342-350.
Wistrand H., 1974. Individual, social and seasonal behavior of the thirteen-lined ground squirrel (*Spermophilus tridecemlineatus*) // J. Mammal. Vol. 55. P. 329-347.
Wolfe J.L., 1966. Agonistic behavior and dominance relationships of the eastern chipmunk, *Tamias striatus* // Amer. Midland Nat. Vol. 76. P. 190-200.
Wolff J.O., 1980. Social organization of the taiga vole (*Microtus xanthognathus*) // The Biologist. Vol. 62. P. 34-45.
Wolff J.O., 1993. Why are small mammals territorial? // Oikos. Vol. 68. P. 364-370.
Wolff J.O., Lidicker W.Z., Jr., 1980. Population ecology of the taiga vole, *Microtus xanthognathus*, in interior Alaska // Can. J. Zool. Vol. 58. P. 1800-1820.
Wolton R.J., 1985. The ranging and nesting behaviour of wood mice, *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae), as revealed by radio-tracking // J. Zool., Lond. (A). Vol. 206. P. 203-224.
Woods C.A., Boraker D.C., 1975. *Octodon degus* // Am. Soc. Mammal. Spec. Vol. 67. P. 1-5.
Wynne-Edwards K.E., 1995. Biparental care in Djungarian but not Siberian dwarf hamsters (*Phodopus*) // Anim. Behav. Vol. 50. P. 1571-1585.
Wynne-Edwards K.E., 1998. Evolution of parental care in *Phodopus*: Conflict between adaptations for survival and adaptations for rapid reproduction // Amer. Zool. Vol. 38. P. 238-250.
Wynne-Edwards K.E., 2001. Hormonal changes in mammalian fathers // Horm. Behav. Vol. 40. P. 139-145.
Wynne-Edwards K.E., Lisk R.D., 1984. Djungarian hamsters fail to conceive in the presence of multiple males // Anim. Behav. Vol. 32. P. 626-628.
Wynne-Edwards K.E., Lisk R.D., 1987. Behavioral interactions differentiate Djungarian (*Phodopus campbelli*) and Siberian (*Phodopus sungorus*) hamsters // Can. J. Zool. Vol. 65. P. 2229-2235.

Wynne-Edwards K.E., Lisk R.D., 1988. Differences in behavioral responses to a competitive mating situation in two species of dwarf hamster (*Phodopus campbelli* and *P. sungorus*) // J. Comp. Psychol. Vol. 102. P. 49-55.

Wynne-Edwards K.E., Surov A.V., Telitzina A.Yu, 1992. Field studies of chemical signalling: Direct observations of dwarf hamsters (*Phodopus*) in Soviet Asia // In: Chemical Signals in Vertebrates. Vol. VI. Ed. Doty R.L. & Müller-Schwarze D., New York: Plenum Press. P. 485-491.

Wynne-Edwards V.C., 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinbourgh: P. 1-630.

Wynne-Edwards V.C., 1970. Feedback from food resources to population regulation // In: Animal Population Relations to Food Resources. Oxford-Edinbourgh: P. 413-427.

Xia X., Millar J.S., 1988. Paternal behavior by *Peromyscus leucopus* in enclosures // Can. J. Zool. Vol. 66. P. 1184-1187.

Yőber M.C., Herrera E.A., 1994. Vigilance, group size and social status in capybaras // Anim. Behav. Vol. 48. P. 1301-1307.

Yahner R.H., 1978. The adaptive nature of the social system and behaviour in the Eastern chipmunk, *Tamias striatus* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 3. P. 397-427.

Yalden D.W., 1971. A population of the yellow-necked mouse, *Apodemus flavicollis* // J. Zool., Lond. Vol. 164. P. 244-250.

Yeaton R.E., 1972. Social behavior and social organization in Richardson's ground squirrel (*Spermophilus richardsonii*) in Saskatchevan // J. Mammal. Vol. 53. P. 139-147.

Yerger R.W., 1953. Home range, territoriality, and populations of the chipmunk in central New York // J. Mammal. Vol. 34. P. 448-458.

Yigit N., Colak E., Ozkurt S., 1995. Biology of *Meriones tristrami* Thomas, 1892 (Rodentia, Gerbillinae) in Turkey // Tr. J. Zool. Vol. 19. P. 337-341.

Yigit N., Colak E., Sozen M., 1996. Investigations on biology of *Meriones crassus* Sundevall, 1842 (Mammalia: Rodentia) in Turkey // Tr. J. Zool. Vol. 20. P. 211-215.

Ylönen H., Viitala J., 1985. Social organization of an enclosed winter population of the bank vole *Clethrionomys glareolus* // Ann. Zool. Fennici. Vol. 22. P. 353-358.

Ylönen H., Viitala J., 1987. Social organization and habitat use of introduced populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) in Central Finland // Z. Säugetierk. Vol. 52. P. 354-363.

Yom-Tov Y., Werner Y.L., 1996. Environmental correlates of geographical distribution of terrestrial vertebrates in Israel // Israel J. Zool. Vol. 42. P. 307-315.

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 Vol. 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. Vol. 22. P. 17-22.

Zejda J., 1962. Winter breeding in the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) // Folia Zoologica. Vol. 25. P. 310-321.

Zeng Z., Brown J.H., 1987. Population ecology of a desert rodent: *Dipodomys merriami* in the Chihuahuan Desert // Ecology. Vol. 68. P. 1328-1340.

Zhang J., Zhong W., 1981. On the colonial structure of Brandt's vole in burrow units // Acta Theriol. Sinica Vol. 1. P. 51-56.

Zhang Y., 2007. The biology and ecology of plateau zokors (*Eospalax fontanieri*) // Subterranean Rodents. News from Underground. Ed. Begal S., Burda H., Schleich C.E., Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P. 237-250.

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.

АЛФАВИТНЫЙ СПИСОК ВИДОВ

Alactagulus pygmaeus 286
Allactaga elater 167
major 165
nataliae 167
severtzovi 166
Allactodipus bobrinskii 293
Allocricetulus eversmanni 47
Apodemus agrarius 274
flavicollis 277
fulvipectus 274
sylvaticus 269
uralensis 275
Arvicola terrestris 80
Bathyergus janetta 188
suillus 188
Callosciurus erythraeus 264
Cardiocranius paradoxus 164
Castor canadensis 477
fiber 474
Cavia aperea 305
porcellus 307
Citellus armatus 130
beecheyi 115
beldingi 140
columbianus 369
franklinii 141
fulvus 134
lateralis 139
parryi 121
pygmaeus 126
richardsonii 110
suslicus 124
tereticaudus 135
tridecemlineatus 137
undulatus 132
variegatus 118
Clethriomomys gapperi 232
glareolus 216
rufocanu6
sikotanensis 226
Cricetulus barabensis 60
griseus 60
migratorius 43
pseudogriseus 46
Cricetus cricetus 41
Cryptomys damarensis 493
hottentotus 491
mechowi 496
Ctenomys sociabilis 487
Cynomys gunnisoni 375
leucurus 374
ludovicianus 453
Desmodillus auricularis 62
Dicrostonyx groenlandicus 363
torquatus 363
vinogradovi 248
Dipodomys ingens 174
merriami 294
spectabilis 169
Dipus sagitta 289
Dolichotis patagonum 393
Dryomys nitedula 181
Eliomys quercinus 182
Ellobius talpinus 442
Funambulus pennanti 265
Galea musteloides 308
Geocapromys ingrahami 310
Georychus capensis 188
Gerbillus andersoni 62
dasyurus 209
nanus 62
paeba 201
perpallidus 75
pyramidum 62
Glis glis 184
Graphiurus ocularis 186
Heliophobius argenteocinereus 188
Heterocephalus glaber 496
Heteromys desmarestianus 176
Hydrochoerus hydrochaeris 312
Hypogeomis antimena 368
*Hystrix africaeaustralis*483
indica 480
Lagidium peruanum 392
Lagostomus maximus 484
Lagurus lagurus 446
Lasiopodomys brandti 420
mandarinus 432
Lemmus lemmus 104

Lemmus sibiricus 246
trimucronatus 106
Liomys salvini 174
Marmota bobac 467
caligata 463
flaviventris 379
marmota 462
menzbieri 457
monax 108
olympus 465
sibirica 459
Maxomys surifer 280
Meriones blackleri 62
crassus 62
hurrianae 213
libycus 325
meridianus 201
persicus 213
rex 401
tamariscinus 62
unguiculatus 401
vinogradovi 401
Mesocricetus auratus 60
Microcavia australis 301
Microtus agrestis 89
arvalis 336
californicus 359
gregalis 361
guentheri 356
montanus 97
nivalis 102
ochrogaster 435
oeconomus 84
pennsylvanicus 241
pinetorum 440
rossiaemeridionalis 344
socialis 344
townsendii 100
xanthognathus 356
Mus minutoides 391
specilegus 470
Mus spretus 391
Muscardinus avellanarius 178
Myospalax fontanieri 107
Neotoma cinerea 51
floridana 55
fuscipes 53
lepida 48
Ochrotomys nuttalli 199
Octodon degus 488
Ondatra zibethicus 448
Paradipus ctenodactylus 293
Paraxerus cepapi 387
Perognathus formosus 299
Peromyscus californicus 322
eremicus 325
leucopus 191
maniculatus 195
polionotus 325
Phenacomys ungava 245
Phodopus campbelli 56
sungorus 59
Psammomys obesus 72
Rhombomys opimus 414
Salpingotus crassicauda 163
Sciurus aberti 260
carolinensis 255
niger 252
vulgaris 142
Sicista betulina 284
subtilis 284
Stylodipus telum 292
Tamias amoenus 158
sibiricus 160
striatus 151
Tamiasciurus douglasii 146
hudsonicus 148
Tatera indica 214
brantsii 201
Taterillus pygargus 215
Xerus inauris 250
Zapus hudsonicus 285

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3

Глава 1. Общие методические подходы к анализу пространственной структуры и социальной организации элементарных внутрипопуляционных группировок грызунов 7
1.1. Структура участка обитания и количественная оценка степени его индивидуализации 8
1.1.1. Индивидуализация (монополизация) участка обитания 12
1.1.2. Коэффициент исключительного использования пространства (*КИИП*) 21
1.2. Основные категории элементарных внутрипопуляционных группировок грызунов и критерии их выделения 26
1.3 . Социальная структура и способы ее описания 30

Глава 2. Виды с системой обособленных индивидуальных участков обитания (тип I) 41
2.1. Семейство хомяковых, Cricetidae 41
2.1.1. Подсемейство Cricetinae 41
2.1.2. Подсемейство песчанок, Gerbillinae 62
2.1.3. Подсемейство полевок, Microtinae 80
2.1.4. Подсемейство цокоров, Myospalacinae 107
2.2. Семейство беличьих, Sciuridae 108
2.3. Семейство тушканчиковых, Dipodidae 162
2.4. Семейство мешотчатых прыгунов, Heteromyidae 169
2.5. Семейство сонь, Gliridae 178
2.6. Семейство землекоповых, Bathyergidae 188
2.7. Обобщенная характеристика пространственно-этологической структуры популяций рассмотренных видов 188

Глава 3. Виды с системой агрегаций индивидуальных участков обитания (тип II) 191
3.1. Семейство хомяковых, Cricetidae 191
3.1.1. Подсемейство Cricetinae 191
3.1.2. Подсемейство песчанок, Gerbillinae 200
3.1.3. Подсемейство полевок, Microtinae 216
3.2. Семейство беличьих, Sciuridae 250
3.3. Семейство мышиных, Muridae 267
3.4. Семейство мышовок, Zapodidae 284
3.5. Семейство тушканчиковых, Dipodidae 285
3.6. Семейство мешотчатых прыгунов, Heteromyidae 294

3.7. Семейство свинковых, Caviidae 301
3.8. Семейство хутиевых, Capromyidae 310
3.9. Семейство водосвинковых, Hydrochoeridae 312
3.10. Обобщенная характеристика пространственно-этологической структуры популяций рассмотренных видов 318

Глава 4. Виды со слабо консолидированными семейными группами (тип III) 322
4.1. Семейство хомяковых, Cricetidae 322
4.1.1. Подсемейство Cricetinae 322
4.1.2. Подсемейство песчанок, Gerbillinae 325
4.1.3. Подсемейство полевок, Microtinae 336
4.1.4. Подсемейство мадагаскарских хомяков, Nesomyinae 368
4.2. Семейство беличьих, Sciuridae 369
4.3. Семейство мышиных, Muridae 391
4.4. Семейство шиншилловых, Chinchillidae 392
4.5. Семейство свинковых, Caviidae 393
4.6. Обобщенная характеристика пространственно-этологической структуры популяций рассмотренных видов 398

Глава 5. Виды со структурированными семейными группами (тип IV) 401
5.1. Семейство хомяковых, Cricetidae 401
5.1.1. Подсемейство Cricetinae 401
5.1.2. Подсемейство песчанок, Gerbillinae 401
5.1.3. Подсемейство полевок, Microtinae 420
5.2. Семейство беличьих, Sciuridae 453
5.3. Семейство мышиных, Muridae 470
5.4. Семейство бобровых, Castoridae 474
5.5. Семейство дикобразовых, Hystricidae 480
5.6. Семейство шиншилловых, Chinchillidae 484
5.7. Семейство тукотуковых, Ctenomyidae 487
5.8. Семейство восьмизубовых, Octodontidae 488
5.9. Семейство землекоповых, Bathiergidae 491
5.10. Обобщенная характеристика пространственно-этологической структуры популяций рассмотренных видов 500

Глава 6. Пространственно-этологическая структура и эволюция социальности у грызунов 503
6.1. Типологическая классификация пространственно-этологической структуры и социоэкологический подход 504
6.2. Факторы среды, способствующие группированию особей 507

6.3. Проксимальные механизмы социализации 511
6.4. Социальная среда и эволюция семейно-группового образа жизни у грызунов 516

Литература 524

Алфавитный список видов 577