

В.И. Приходько

СООБЩЕСТВА ПАРНОКОПЫТНЫХ ЕВРАЗИИ



Москва 2017

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской академии наук

В.И. Приходько

СООБЩЕСТВА ПАРНОКОПЫТНЫХ ЕВРАЗИИ



Товарищество научных изданий КМК
Москва 2017

Приходько В.И. Сообщества парнокопытных Евразии. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 132 с.

В книге рассмотрены сообщества парнокопытных лесных и горных ландшафтов Евразии. Анализируются закономерности формирования структур сообществ в зависимости от географических градиентов. Обсуждается роль конкуренции, трофической специализации и территориальности в рассредоточении видовых популяций по экологическим нишам. Предложена гипотеза ольфакторного исключения как механизма межвидовой организации сообществ парнокопытных. Для зоологов, экологов, этологов и специалистов по охране природы.

Табл. 22. Ил. 35. Библиогр. 361.

Ответственный редактор:
академик РАН В.В. Рожнов

Рецензенты:
доктор биологических наук, проф. М.Н. Смирнов
доктор биологических наук, В.М. Сафронов

Prikhod'ko V.I. Artiodactyls communities of Eurasia. Moscow: KMK Scientific Press, 2017. 132 p.

Artiodactyls communities of forest and mountain landscapes of Eurasia are considered in this book. Regularities of formation communities of structures depending on geographical gradients are analyzed. The role of the competition, trophic specialization and territoriality in distribution of specific populations on ecological niches is discussed. The hypothesis of an olfactory exclusion as mechanism of the interspecific organization of artiodactyls communities is offered. For zoologists, ecologists, ethologists and specialists in conservation biology.

Tabl. 22. Fig. 35. Ref. 361.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Представители парнокопытных (Cetartiodactyla) известны с эоцена. Ископаемые материалы и особенности строения конечностей и зубов современных форм свидетельствуют о наличии в составе парнокопытных двух филитических линий: лунчатоzubых (Paridigitata Selenodonta) и бугорчатоzubых (Paridigitata Bunodonta) (Ковалевский, 1875). В современной фауне к первым принадлежат жвачные (Ruminantia), ко вторым свинообразные (Suiformes). Ruminantia достигли наибольшего разнообразия в неогене и продолжают оставаться доминирующей группой среди млекопитающих. Жвачные копытные включают около 225 современных видов (Павлинов, 2003). Эта обширная по видовому составу группа населяет все природные зоны.

Наличие широкого спектра видовых адаптаций позволили копытным заселить все ландшафты от тропических лесов до тундры. Распределение видов по широтному градиенту отражается на составе их сообществ. Несмотря на бедное видовое богатство тундры, численность населения, например, северного оленя мало отличается от общей численности наиболее богатых комплексов парнокопытных горных и лесных ландшафтов (Сафронов, 2005).

Разнообразие природных зон обеспечивает характер распределения копытных на местности, проявляющийся обычно в различиях их пространственно-этологических структур. Большинство видов Artiodactyla образуют стада, самцовые группы с иерархией или ведут одиночно-семейный образ жизни. Тесная связь видов со средой проявляется в совпадении ареалов, простирающихся в широтном направлении или образующих небольшие по площади изоляты. Эти особенности определяют своеобразие копытных образовывать стабильные по продолжительности существования многовидовые сообщества разного таксономического состава. Являясь потребителями растительности, копытные выполняют важную функцию в регуляции среды обитания. Функциональная роль сообществ парнокопытных не сводится только к трофической деятельности, но сопряжена нередко с формированием региональных экосистем, существовавших на разных этапах эволюции.

На основании экспериментальных и полевых данных преимущественно по растениям и беспозвоночным сложилось устойчивое представление о роли межвидовой конкуренции как основного механизма формирования и функционирования сообществ в животном мире. Согласно этой концепции конкуренция за трофические ресурсы обеспечивает распределение видов по экологическим нишам, которые представляют собой свойство каждого сообщества. Это подразумевает, что ниши порождаются сообществом в результате адаптации видов к абиотическим и биотическим компонентам экосистемы (Elton, 1927; Hutchinson, 1975; Pianka,

1975; Patten, Auble, 1981; Одум, 1975; Джиллер, 1988). Межвидовая конкуренция, по мнению ряда исследователей, является также важным фактором экологического и видового разнообразия (Diamond, 1978; Miller, 1980; Abramsky, Sellah, 1982).

В настоящее время изучение экологии сообществ находится на спаде, который будет продолжаться до тех пор, пока не накопится достаточно много полевых данных для проверки существующей ныне гипотезы конкурентного исключения. На данном этапе пока не разработаны общие принципы функционирования сообществ, включая динамику их структур у основных групп млекопитающих, в том числе парнокопытных. Необходимость новых теоретических поисков и представлений о закономерностях устройства многовидовых систем совершенно очевидна.

Межвидовая конкуренция возможна только в том случае, если видовые популяции насыщают среду. Это затрагивает, прежде всего, хищников, но не растительные виды (Hairston et al., 1960). Отсутствие прямых доказательств наличия межвидовой конкуренции в регуляции видового разнообразия парнокопытных объясняется удалением слабых конкурентов из сообществ. Активное избегание конкуренции само по себе подразумевает ее существование в прошлом, так что современные виды успели взаимно приспособиться и продолжают держаться обособленно (Pianka, 1978; Abramsky, Sellah, 1982). Такое объяснение вызывает у исследователей справедливое сомнение, носит поверхностный характер и мало обосновано полевыми данными (Connell, 1975). В этой связи отметим, что в природных условиях среди представителей жвачных одни виды доминируют над другими лишь на подкормочных площадках, при этом в других ситуациях животные разных видов избегают контактов и тем более прямых агонистических взаимодействий в зонах совместного использования пространства.

В последние годы наметился новый подход в изучении взаимоотношений между видами в региональных сообществах с разным количественным составом видовых популяций. Как было показано в более поздних работах, важным фактором в разделении видов по нишам в сообществах парнокопытных являются ольфакторные стимулы, источниками которых служат кожные специфические железы животных (Prikhod'ko, 2015; Приходько, 2016). Полученные новые данные способствовали разработке концепции ольфакторного исключения, при этом ее основные элементы (пахучие метки) еще совсем недавно обоснованно трактовались как внутривидовые аттракторы в системе биологического сигнального поля млекопитающих (Наумов, 1977; Гольцман, Крученкова, 1999; Рожнов, 2011; Ванисова, Никольский, 2012).

Основная цель данной работы заключается в выявлении роли особенностей химической коммуникации видов с разными системами территориальности в поддержании структур сообществ парнокопытных Евразии в закрытых местообитаниях (closed habitats), т.е. в лесных ландшафтах,

включая горные системы. В книге не рассматриваются особенности функционирования сообществ открытых (саванных, степных и полупустынных) природных зон, поскольку их структура определяется другими факторами, одним из которых является постоянный пресс хищников. Анализ структур сообществ парнокопытных проведен на представителях пяти семейств отряда Cetartiodactyla, населяющих лесную зону и горные системы Евразии: Suidae, Tragulidae, Moschidae, Bovidae и Cervidae.

Работа выполнена в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Настоящая книга является итогом нашей полевой работы по составу фаун парнокопытных горно-таежных районов России. Стимулом для исследования структур сообществ послужили работы профессора Н.П. Наумова по биологическим сигнальным полям млекопитающих, которые позволили глубже вникнуть в суть проблемы и начать изучать вопрос более детально на межвидовом уровне. Видовое разнообразие парнокопытных тропического леса Вьетнама проанализировано по данным из книги доктора биологических наук Г.В. Кузнецова «Млекопитающие Вьетнама». Некоторые материалы по видоспецифичности желез парнокопытных использованы в нашей работе из фундаментального труда «Кожные железы млекопитающих», авторами которого являются выдающиеся исследователи академик В.Е. Соколов и доктор биологических наук О.Ф. Чернова. Мною также заимствованы опубликованные табличные материалы из книги «Поведение животных и этологическая структура популяций» (1983) доктора биологических наук, профессора Е.Н. Панова, а также данные по экологии и этологии парнокопытных из монографий известных специалистов в этой области доктора биологических наук, профессора А.А. Данилкина и доктора биологических наук Н.К. Железнова-Чукотского и других авторов, цитируемых в нашей книге. Считаю своим долгом отметить работы выдающегося палеонтолога, доктора биологических наук И.А. Вислобоковой, которые помогли автору лучше понять эволюционную историю парнокопытных. Выражаю благодарность рецензентам: доктору биологических наук, профессору М.Н. Смирнову и доктору биологических наук В.М. Сафронову за сделанные ценные замечания. Хочу поблагодарить кандидата биологических наук Г.Г. Собанского за поддержку в проведении моих многолетних полевых исследований в Горном Алтае. За обсуждение рукописи и ценные замечания выражаю благодарность доктору биологических наук М.В. Холодовой. Автор искренне благодарен директору ИПЭЭ РАН, академику РАН В.В. Рожнову за помощь в издании настоящей монографии.

ГЛАВА 1. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЦЕНТРЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ ПАРНОКОПЫТНЫХ

Появление представителей отряда Artiodactyla связано с адаптивной радиацией древних эутериев в конце мелового периода (Prothero et al., 1988; Shimamura et al., 1997). Ранний этап эволюции парнопалых как и происхождение базальных групп в ископаемой летописи не представлен. Палеонтологические (Vislobokova, Trofimov, 2002) и молекулярно-генетические данные (Todd, 1975) свидетельствуют о древнем разделении Artiodactyla 66–56 млн лет назад на три основные ветви – Suiformes, Tylopoda и Ruminantia, т. е. еще в палеоцене (рис. 1). Этот период характеризовался относительно теплым климатом, экспансией покрытосемен-

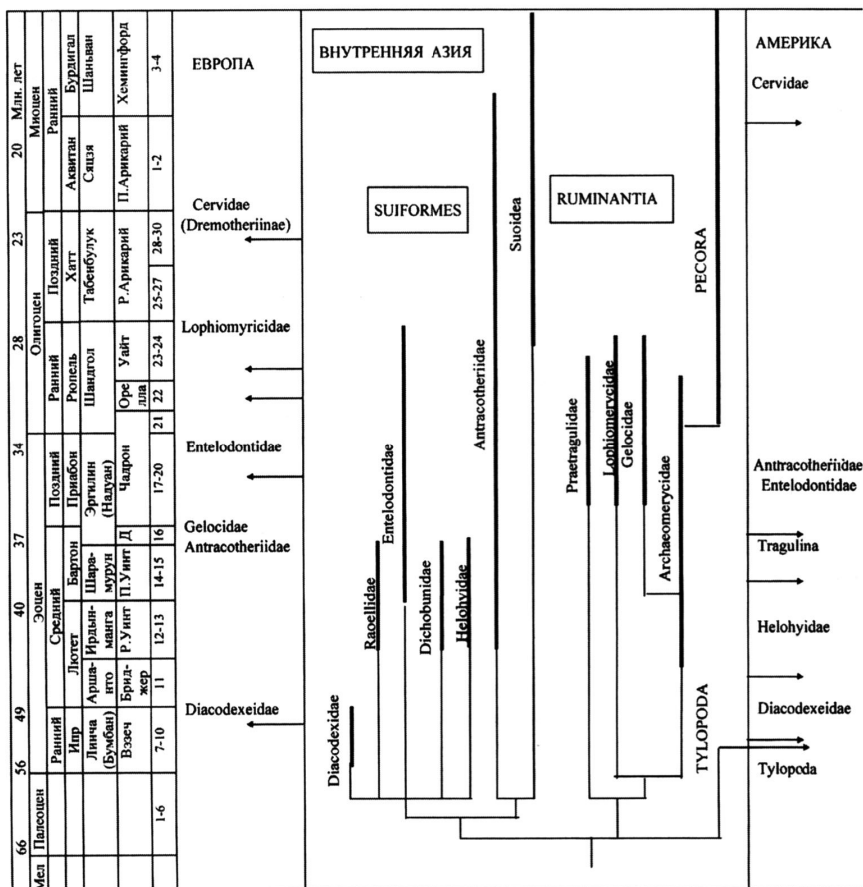


Рис. 1. Филогения Artiodactyla в кайнозое Внутренней Азии (по: Вислобокова, 2006).

ных растений, что способствовало распространению древних представителей подотрядов в пределах Азии, проникновением их в Америку, а затем в Европу (Вислобокова, 2006). В настоящее время парнокопытных объединяют с Cetacea в гиперотряд Cetartiodactyla (Павлинов, 2003).

Происхождение и центр видообразования Suidae. Древние свинообразные известны с кайнозоя Северной Евразии. Suiformes являются базальной группой парнокопытных, которая разделилась на два направления в развитии адаптаций еще на раннем этапе эволюции. К первому направлению отнесены шесть семейств в составе ряда архаичных надсемейств, ко второму – два современных семейства (Suidae и Hippopotamidae) в составе надсемейства Suoidea. Оба направления связаны с питанием растительной пищей, причем для Suidae свойственна всеядность (Вислобокова, 2006).

Центром видообразования свинообразных, как свидетельствуют палеонтологические находки, является Внутренняя Азия. Древний представитель *Diacodexis pakistanensis* известен из отложений нижнего эоцена Пакистана (Thewissen et al., 1983; Leiders et al., 1999). Другие находки древних ископаемых Suiformes обнаружены на территории Средней Азии, датированные ранним эоценом (Габуня, 1973; Averianov, 1996; Averianov, Godinot, 1998). Род *Sus* прослеживается в Евразии с верхнего миоцена нижнего плиоцена (Thenius, 1970, Groves, 1981; Данилкин, 2002). Современные азиатские виды свиней также формировались на территории Юго-Восточной Азии, что подтверждается видовым богатством их форм в тропической фауне (Thenius, 1972; Соколов, 1979). Представители рода *Sus* распространены в Евразии, на севере Африки и на некоторых островах (Павлинов, 2003).

Происхождение и центр видообразования Tragulidae. Ранее в основании филогенетического древа жвачных помещался *Gelocus* (Ковалевский, 1875). Новейшие палеонтологические материалы позволили пересмотреть и уточнить эволюционные связи жвачных и трагулин. Выделенное палеонтологами самостоятельное семейство Archaeomerycidae было предковым для жвачных и других групп Tragulina (Вислобокова, Трофимов, 2000 *a*). В состав трагулин включают четыре семейства (Archaeomerycidae, Praetragulidae, Gelocidae, Lophiomerycidae) (рис. 2). Их появление связывают с экологической радиацией Traguloidea в раннем или среднем эоцене. Центром формообразования Praetragulidae и Tragulidae следует считать юг Азии (Бирма, Таиланд), где были обнаружены костные остатки представителя трагулид из рода *Krabimeryx*. Позднеэоценовый возраст отложений (39–34 млн лет) служит доказательством нижнего рубежа появления этих низших жвачных. Верхним эоценом – нижним олигоценом датируются находки ископаемых гипертрагулоидей на территории Монголии (Ducrocq, 1992, 1994; Vislobokova, 1998, 2001; Vislobokova, Daxner-Höck, 2002). Рубеж эоцена и олигоцена

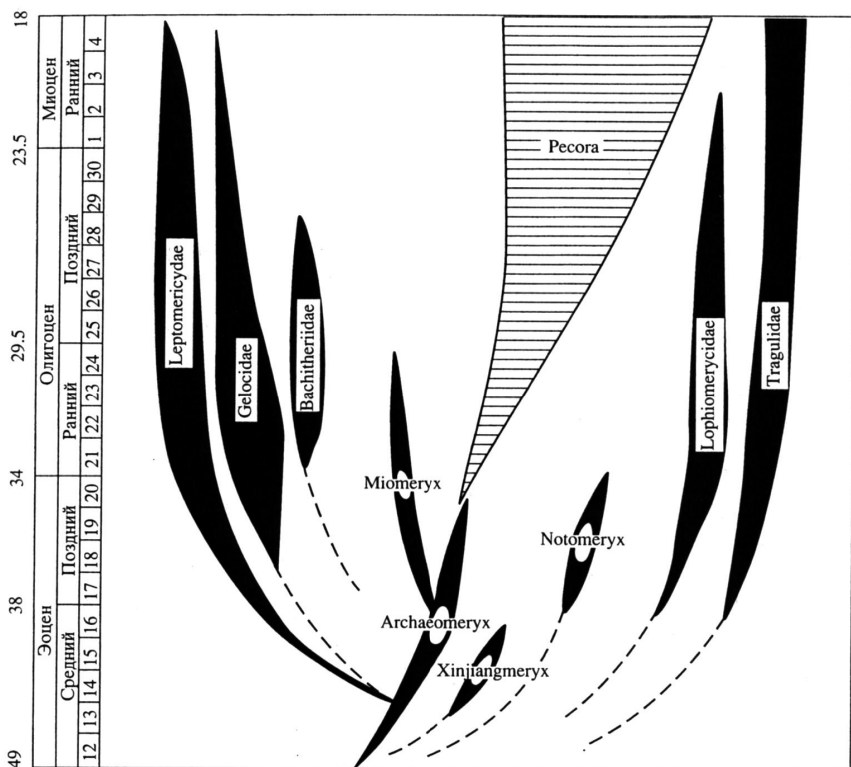


Рис. 2. Схема родственных связей археомерицид с семействами трагулид (по: Вислобокова, Трофимов, 2000 а).

характеризуется перестройкой биосферы, вызванной оледенением Антарктиды. Палеогеновое похолодание, достигшее территории Внутренней Азии, сопровождалось сменой климата с влажного на сухой и установлением сезонных колебаний температур в регионе (Akmetiev et al., 2005). Современные виды трагулид населяют только тропические леса, им свойственна пищевая специализация, преимущественно фруктоядность (Кузнецов, 2006).

Происхождение и центр видообразования Moschidae. Олигоценные гелоциды (Gelocidae) являются полифилитической группой жвачных и на филогенетическом древе Ruminantia ставятся в основание трех семейств: Moschidae, Bovidae и Antilocapridae (Webb, Taylor, 1980; Janis, 1987; Вислобокова, 1990 а). Не исключено отделение кабарговых от ствола трагулид до олигоцена (Вислобокова, Лавров, 2009). Время отделения линии кабарговых от общего предка оценивается в 33–26 млн лет назад (рис. 3). Результаты молекулярно-генетических и этологических исследований подтвердили обособленность семейства Moschidae как от

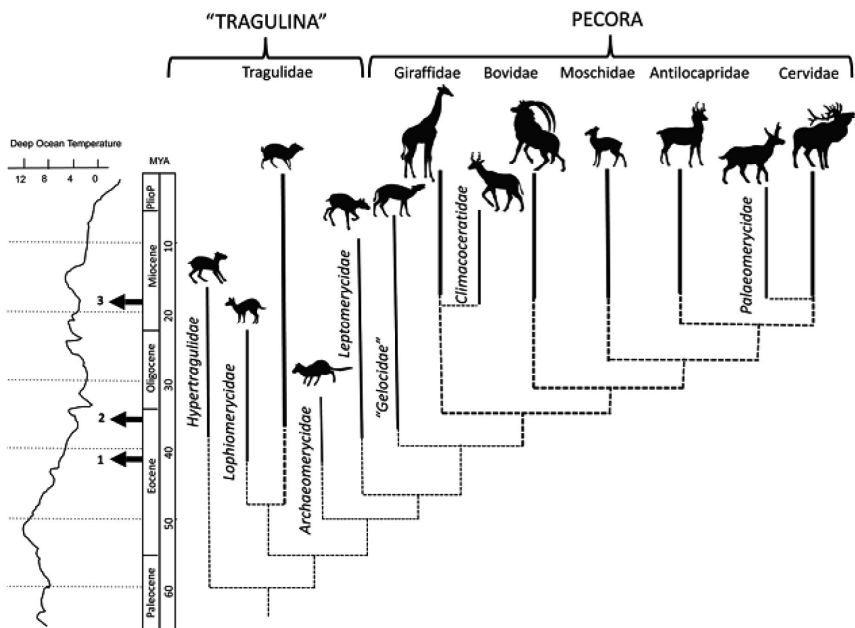


Рис. 3. Филогения Ruminantia (по: Janis, Theodor, 2014).

полоорогих, так и от оленьих (Hassanin, Douzery, 2003; Кузнецова и др., 2004, 2005; Приходько, Звычайная, 2011). Среди ископаемых Moschidae выделены две самостоятельные филитические линии – Moschinae и Hispanomerycinae (Вислобокова, Лавров, 2009). В эволюции кабарговых прослеживаются несколько этапов и рубежей видообразования. Палеонтологические данные, полученные в последние годы, позволяют определить основные периоды расхождения родовых и видовых таксонов внутри каждого подсемейства кабарговых. Исходная предковая форма Moschidae, к сожалению, неизвестная в палеонтологической летописи, отделилась от *Prodremotherium* (Gelocidae) 33.2 млн лет назад и существовала в интервале между 33.2 и 25.4 млн лет назад. Адаптивная радиация Moschidae, происшедшая 25.4 млн лет, дала началу еще неизвестной формы Moschinae. Отделение древнейшего представителя этого подсемейства от ветви Moschidae могло произойти между 25.4–22.3 млн лет, от которого берут начало *Micromeryx* (15.9 млн лет) (Sanchez, Morales, 2006, 2008; Sanchez, 2006; Sanchez et al., 2009). Род *Moschus* прослеживается с конца миоцена (11.0–9.0 млн лет назад) (Приходько, 2012 б). Центральная Азия (Внутренняя Монголия и Китай) является главным центром обнаружения переходных и наиболее примитивных форм кабарговых, имеющих существенные различия в их морфологии (Schlosser, 1924; Young, 1932; Teilhard, 1940; Tedford et al., 1991; Dong, 1993; Tong et

al., 1995; Вислобокова, Лавров, 2009). Современная кабарга населяет горно-таежные леса Азии, в питании животных преобладают лишайники (Приходько, 2003).

Происхождение и центр видообразования Cervidae. Нижний олигоцен является рубежом становления древнейших безрогих представителей семейства Cervidae. После ответвления древних кабарговых от ствола высших жвачных отмечено появление базального подсемейства Dremotheriinae в биозоне А (31.5 млн лет) (Вислобокова, 1990 б, Вислобокова, 2006). Позднее дремотериины были предковой формой для двух групп оленей, имевших разные направления в эволюции – *Eumeryx* и *Amphitragulus*. Все три ископаемые рода представлены в Монголии. На втором рубеже формообразования (ранний миоцен) олени представлены дикроцериинами, которые дали начало мунтжакам и настоящим оленям рода *Stephanocemas*, широко распространенных в средне-позднемиоценовых фаунах Евразии (Вислобокова, 1983). Древнейший *Eumeryx* известен только из Центральной Азии, территория которой является центром возникновения многих форм оленьих. В плиоцен-плейстоцене происходит замещение мунтжацин и примитивных форм настоящих оленей на виды, представленные в современной фауне Евразии (Данилкин, 1999; Вислобокова, 2006). Современные олени распространены в Евразии, Северной и Южной Америке, северо-западной Африке (Павлинов, 2003). Являются потребителями листовой, древесно-веточной частей растений, реже травянистой растительности (Данилкин, 1999).

Происхождение и центр видообразования Bovidae. Полорогие, как базальная группа Pecora существуют с олигоцена и берут свое начало от геллоцид (Вислобокова, 1990 а). Допускается происхождение Bovidae от мелкого по размерам олигоценового *Eotragus* в интервале между 20 и 15 млн лет назад (Thenius, Hofer, 1960). Молекулярно-генетические исследования дают датировку эволюционного возраста этой группы жвачных около 17.3–15.1 млн лет (Bibi, 2013). Самые ранние ископаемые полорогие родов *Palaeohypsodontus* и *Hanhaicerus* известны из Внутренней Азии (Vislobokova, Dmitrieva, 2000; Дмитриева, 2002). В конце позднего олигоцена прослеживается увеличение видового разнообразия Bovidae (Vislobokova, Daxner-Höck, 2002), проникновение в миоцене в Африку (Morales et al., 1995), где мелкие полорогие (*Kubanotragus*, *Protragocerus*) достигают видового богатства (Barry, Flynn, 1990). Полорогие наиболее многочисленная по составу (около 60% Artiodactyla) и самая молодая из современных групп парнокопытных (Россолимо и др., 2004; Данилкин, 2005). Современные виды населяют Евразию, Африку и Северную Америку (Павлинов, 2003). Преимущественно травоядные формы (Россолимо и др., 2004; Данилкин, 2005).

Рассмотренные в главе рубежи происхождения основных групп парнокопытных дают лишь общие представления о семействах, отражая

исторические и экологические особенности, которые прямо или косвенно влияют на структуру сообществ Artiodactyla. Для всех рассмотренных семейств характерно наличие общего центра формообразования с его расположением в Центральной Азии. По мере эволюционных преобразований морфологии у переходных форм и на путях прохорезов могли формироваться промежуточные центры видообразования, например в Африке, где видовое богатство свинных и полорогих преобладают над другими видами парнокопытных континентальной фауны.

Оценивая историческое время формообразования Artiodactyla можно заметить, что наиболее древними в ряду современных парнокопытных являются Tragulidae, за ними следуют в порядке убывания эволюционного возраста представители Moschidae, Suidae, Cervidae и Bovidae. Теоретически современные молодые семейства должны обладать сходными морфологическими чертами. Между тем у представителей рода *Neotragus* (Bovidae) отмечен более быстрый темп эволюционных преобразований, как уже отмечалось выше, в строении конечностей, населяющих саванны Африки, чем у представителей других семейств парнокопытных лесной зоны (Соколов, 1953).

Все ископаемые таксоны, являвшиеся родоначальными для семейств, были безрогими и имели мелкие размеры тела, сопоставимыми с массой современных оленьков. При широкой изменчивости массы тела можно заметить следующую тенденцию: наиболее древние формы сохраняют мелкий размерный класс, в то время как у эволюционно продвинутых форм прослеживаются увеличение размеров и массы тела. Большинство видов полорогих и оленьих приспособлены к обитанию в различных природных зонах и ландшафтах, приобрели дополнительные морфологические приспособления (рога), являющиеся результатом изменения морфогенеза под действием гормональной перестройки организма.

ГЛАВА 2. РАЗНООБРАЗИЕ СТРУКТУР ВИДОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СООБЩЕСТВА

Сообщества парнокопытных обладают целым рядом признаков, которые дают представление о характере их структуры (Джиллер, 1988). Одним из них является неоднородность социальных структур видовых популяций, входящих в состав индивидуальных сообществ. Каждая отдельно выделенная структура может являться одним из последовательных уровней сообщества, которые включают дем, популяцию и вид. Популяции представляют собой иерархически структурированные системы, обладающие саморегулирующими свойствами (Chitty, 1960; Wynne-Edwards, 1962; Панов, 1983). Обладая иерархически организованной структурой, сами популяции распадаются на более мелкие по составу структурно-организованные образования – демы или внутривидовые группировки (Меттлер, Грегг, 1972; Наумов, 1967), состоящие в свою очередь из семейных пар или групп с линейной иерархией. Их самостоятельность и длительное существование поддерживается внутренними интегрирующими механизмами, основным из которых являются устойчивые неантагонистические взаимоотношения между ее членами.

Как оказалось изменения популяционных структур не всегда связаны с перестройкой среды. В большей степени изменения социальных структур обусловлены периодическими флюктуациями численности и плотности населения, а также сезонными преобразованиями социальных ячеек между репродуктивными циклами. Последнее определяет все типы взаимоотношений внутри панмиксических ячеек.

Под структурой видовых популяций парнокопытных мы, следуя рекомендациям Е.Н. Панова, «понимаем все способы членения популяции на более мелкие единицы, которые определенным образом локализованы в пространстве друг относительно друга» (Панов, 1983: 14–15). При такой трактовке в качестве основного критерия для выделения структур парнокопытных рассматриваются типы взаимоотношений полов в репродуктивный период, которые могут быть определены через длительные стабильные взаимодействия в пространстве и времени на протяжении ряда поколений.

Как показали полевые исследования, у многих видов существуют значительные различия социальных структур. Хайд (Hinde, 1977), исключая долговременное влияние факторов окружающей среды, полагал, что видовые особенности ячеек низшего иерархического уровня имеют в основном генетическую основу. На другом полюсе находятся те исследователи, которые не принимают роль генетической детерминанты в генерировании различий социальных структур и пытаются объяснить их

разнообразие с точки зрения биологической адаптивности (Wilson, 1975). Иного мнения придерживается Е.Н. Панов (1983), согласно которому разнообразие социальных структур вызваны различиями в стратегиях размножения. Эту точку зрения разделяет автор.

2.1. Системы спаривания

Исследователи признают различия в стратегиях размножения копытных и их обусловленность множеством факторов. Биотические факторы в становлении стратегий, как правило, преобладают. Среди наиболее значимых особое место занимают следующие факторы, приводящие к различиям в реализации социосексуальных отношений: а) индекс самок репродуктивного возраста в пересчете на одного самца или половое соотношение в группах; б) плотность населения; в) родительский вклад в воспитание потомства; г) генетические факторы; д) различия в размерах и массах тела и е) наличие морфологического оружия для ведения поединков (Henshaw, 1970; Emlen, Oring, 1977; Clutton-Brock, Harvey, 1978; Meyers, 1978; Yahner 1979; Bartos 1982; Janis, 1982; Bubenik, 1985). Эти факторы теснейшим образом связаны со многими другими особенностями образа жизни и поведением животных, особенно в тех группах, для которых стратегия размножения определяется через обладание территорией. Огромное значение в проявлении стратегий размножения, включая периоды брачного поведения, отводится экологическим условиям, хотя их влияние скорее опосредованное (Jarman, 1974; Панов, 1983).

Все известные системы спаривания (промискуитет, полигиния, моногамия, полиандрия) рассматриваются у представителей основных семейств парнокопытных в порядке их эволюционного происхождения.

Система спаривания у Suidae. Кабан (*Sus scrofa*) имеет евразийский ареал и входит в состав сообществ парнокопытных как основной их элемент. Последовательная гаремно-территориальная полигиния является господствующим типом половых отношений в брачный период. Уже в ноябре формируются сложные семьи из родственных особей (молодые самки сохраняют связь со своими матерями), к которым присоединяется самец-секач, изгоняющий всех молодых самцов из образованного гарема (Гептнер и др. 1961; Майнхардт, 1983; Русаков, Тимофеева, 1984; Данилкин, 2002; Царев, 2011). Поло-возрастной состав гарема определяет в итоге систему спаривания у этого вида. Самец-секач, контролирующий гарем на своей территории, спаривается последовательно со всеми фертильными самками, после чего может покинуть группу и присоединиться к другой группе самок, вытеснив на время гона молодых самцов. Наличие нескольких групп самок (полигинных ячеек) на участке взрослого самка является характерной особенностью у этого вида.

Неоднократные спаривания самок с несколькими самцами, в том числе и с молодыми, подтверждено наблюдениями в природе. Нередко молодые самцы присоединяются к гарему, образуя временные много-самцовые группы, обследуют самок, спариваются с некоторыми из них, затем самостоятельно или под давлением самца-секача покидают стадо, перемещаясь в поисках других групп самок (Царев, 2011). Следовательно, кроме гаремно-территориальной полигинии у кабана в период гона прослеживается один из вариантов промискуитета, в частности, полигинно-полиандрический. Предпосылками для промискуитета является высокая сексуальная потенция самцов при многократных копуляциях самок в период эстрального цикла.

Система спаривания у *Tragulidae*. Из трех азиатских видов оленков только для одного из них малого канчиля *Tragulus javanicus*, получены достоверные данные о системе спаривания, которая, видимо, свойственна и другим видам рода *Tragulus*. Японские исследователи, изучавшие социальную систему яванского оленка в природе с применением радиопрослеживания, установили, что этому виду свойственна факультативная моногамия. Территориальный самец и самка, обитающая в границах его участка, образуют в период гона моногамную пару (Matsubayashi et al., 2006). В этом исследовании был зарегистрирован факт, когда соседний самец посещал центральную зону участка моногамной самки, что может свидетельствовать в пользу наличия у *Tragulidae* варианта полигамии, в частности территориальной полигинии.

Как было зарегистрировано в неволе, для самок *Tragulus napu* характерен послеродовой эструс и спаривания, следующие сразу после отела. Самцы часто метят крестцы, спины и шеи самок из семейных групп секретом подбородочной железы. Мечение всегда сопровождается характерными звуковыми сигналами-криками. Эти же крики издаются самцами при ухаживании за рецептивными самками. В девяти группах животных, содержащихся в неволе, взрослый самец и самка формировали ядро в каждой группе. Рожденные потомки оставались с родителями до наступления половой зрелости (4–4.5 мес.) и набора массы тела, сопоставимой с весом взрослых особей. В стабильных группах из нескольких животных агонистические взаимодействия между самцами редки, даже когда одна из самок находилась в эструсе (Ralls et al., 1975). Терпимость доминантного самца к соперникам отчасти свидетельствует в пользу полигинной системы спаривания, однако условия содержания в неволе мало совместимы с природными и могут исказить картину отношений между полами в брачный период.

Система спаривания у *Moschidae*. В семейных парах кабарги территориальная моногамия является наиболее распространенной формой половых отношений. Моногамия поддерживается у 80% особей благодаря нахождению самки на территории самца. В популяциях с нарушен-

ной охотничьим промыслом структурой не редки полигинно-полиандрические варианты промискуитета. Одновременная полигиния практикуется во внутривидовых группировках кабарги, в которых непредвиденно сдвинуто половое соотношение в пользу самок. Территориальная полигиния наблюдается в тех случаях, когда территориальный самец спаривается более чем с одной периферийной самкой, проникающих на гонный участок, привлекаемой запахом мускуса. Самка из семейной пары не препятствует спариванию самца с посторонней партнершей и не проявляет по отношению к ней ярко выраженной агрессии. После покрытия посторонняя самка покидает семейный участок или оседает на его периферии. В редких случаях самка может быть покрыта и территориальным и самцом-спутником. Многократные спаривания с другим самцом происходят лишь при непродолжительном отсутствии доминирующего самца, занятого в это время обследованием участка соседней самки. Необходимо отметить, что посторонний самец кроет самку значительно энергичнее, чем территориальный, и в его предкопуляционном поведении отсутствуют паттерны, составляющие ритуал ухаживания. Таким образом, у кабарги представлены все системы спаривания, хотя участие нескольких самцов в гоне не является обязательным условием для оплодотворения самки. Нет необходимости и многократных копуляций. Нам приходилось наблюдать случаи спаривания, когда самка оказывалась беременной после единственной садки сексуально опытного самца (Приходько, 2003).

В основе выбора самкой партнера для спаривания лежат обонятельные сигналы взрослого территориального самца, сохраняющиеся в виде мускусных меток и расположенные на территории, занимаемой самцом. Функционально гонный участок обеспечивает привлечение самок, а также их готовность к спариванию. Взаимодействие партнеров на фазе копуляции синхронизируется посредством звуковых сигналов и тактильных стимулов. Запаховое индуцирование эструса – важный механизм, обеспечивающий синхронизацию репродуктивного цикла самок кабарги, как вида с сезонным типом размножения (Соколов, Приходько, 1989).

Территориальная моногамия в социально-сексуальных отношениях кабарги поддерживается при низком уровне тестостерона в крови самцов, пик которого приходится на июнь и июль, т. е. на период покоя. У взрослых самцов кабарги отсутствует четкая сезонная связь пика содержания тестостерона с брачным периодом, как это наблюдается у оленей. Это предполагает, что динамика продуцирования мускуса зависит от гипофизарного гормона, в то время как функционирование препуциальной железы, находится под андрогенным контролем (Sempere, Prikhod'ko et al., 1998).

Система спаривания у Cervidae. У представителей оленей выделяют сериальную моногамию, промискуитет и варианты полигинии

Таблица 1. Системы спаривания у некоторых евразийских видов Cervidae (из: Bubenik, 1985, с изменениями)

Вид	Масса тела (кг)	Просматриваемость (лесистость) местообитания	Система спаривания
Китайский мунтжак (<i>Muntiacus reevesi</i>)	15	З	I
Мунтжак (<i>M. muntjac</i>)	32	З	I
Свиной олень (<i>Axis porcinus</i>)	60	М	II
Аксис (<i>Axis axis</i>)	90	М/П	II/III
Замбар (<i>Rusa unicolor</i>)	200	М/П	I/II
Гривистый замбар (<i>R. timorensis</i>)	105	М	II
Олень-лир (<i>Cervus eldi</i>)	125	П	III
Пятнистый олень (<i>C. nippon</i>)	64	М/П	II/III
Лань (<i>C. dama</i>)	90	М	II
Средне-европейский олень (<i>C. elaphus hippelaphus</i>)	250	П	III
Кавказский олень (<i>C. e. maral</i>)	250	П	III
Марал (<i>C. e. sibiricus</i>)	360	П	III
Европейская косуля (<i>Capreolus capreolus</i>)	27	З/О	I/II
Сибирская косуля (<i>C. pygargus</i>)	52	М	I
Аляскинский северный олень (<i>Rangifer tarandus granti</i>)	200	О	IV
Лось (<i>Alces alces alces</i>)	500	М	? IV

Примечание: З – закрытые местообитания, просматриваемость менее 5 м; М – полузакрытые, менее 20 м; П – полукрытые, менее 200 м; О – открытые, более 200 м; I – сериальная моногамия; II – первый вариант полигинии, группы с 5 и менее размножающимися самками; III – второй вариант полигинии, группы с 4 и более размножающимися самками; IV – промискуитет.

(Bubenik, 1985). Выделенные два варианта полигинии относятся к видам, образующим группы: а) с доминированием самца и б) с доминантной самкой. Промискуитетная система отношений обычна для групп, сочетающих оба варианта полигинии. Все виды оленей, для которых известна сериальная моногамия, являются обитателями бореальных и тропических лесов (табл. 1). Это относится к видам, самцы которых практикуют территориальность в брачный период, а самки не образуют групп перед размножением. Доля сериально-моногамных евразийских видов оленей составляет около 38%. Виды с вариантами полигинии преобладают (56%) в семействе Cervidae и характеризуются самым различным составом гаремов. Спаривание самца с несколькими самками широко известное явление, причем репродуктивный успех самок связан обратной корреляцией с их числом в полигинитической ячейке-группе (Да-

нилкин, 1999). Следовательно, полигиния является господствующим типом половых отношений среди оленьих, а ее предпосылкой служит сексуальный потенциал самца и многократные копуляции самки в период эструса. В обзорной работе А.Б. Бубеника (Bubenik, 1985), промискуитет отмечен у аляскинского подвида северного оленя (карибу Гранта) (*Rangifer tarandus granti*) и, видимо, характерен также для сибирского и европейского подвидов. В стадах диких северных оленей Евразии половое соотношение составляет 1:2–3, что может быть эффективным модулем репродукции вида (Железнов, 1990; Данилкин, 1999).

Система спаривания у Bovidae. По классификации И.И. Соколова (1953), построенной на различиях в морфологии черепа и биологических особенностях видов, семейство Bovidae делится на шесть подсемейств, два (Bovinae и Caprinae) из которых широко распространены в Евразии. Триба Bovini включает подтрибы Bovina и Bubalina (быки и буйволы). Полигинные отношения являются господствующей системой половых отношений у настоящих быков и буйволов (табл. 2). В брачный период только взрослые доминантные самцы участвуют в спариваниях, а молодые 2–3-летние быки отстраняются от размножения и лишь в конце гона имеют шанс копулировать с молодыми самками, поздно пришедшими в охоту. Успешная реализация полигамной системы спаривания обеспечивается сочетанием средовых и демографических параметров, при этом важнейшим фактором является образование смешанных скоплений с высокой плотностью. Например, купрей часто образует семейные группы, состоящие из самок и их телят. В сухой сезон года молодые и взрослые особи собираются в стада и свободно смешиваются с семейными группами. Такие смешанные агрегации иногда включают до 87 особей разного пола и возраста и до 145 самок с 47 телятами (Wharton, 1957). Покрытие самцом нескольких самок в смешанных стадах явление типичное для представителей подтрибы Bovina (Немцев и др., 2003) и, вероятно, свойственно азиатским буйволам.

Козлы, бараны и тары составляют морфологически близкую группу подтрибы Caprina. Для этих родов характерно интенсивное функционирование кожных желез, в частности прианальных, обуславливающих «козлиный» запах в брачный период (Роскок, 1910; Вейнберг, 1980). У козлов и баранов гон приурочен к осенне-зимним месяцам. Стада взрослых самцов распадаются еще до наступления гона; несколько самцов старше пяти лет постоянно держатся около групп из 10–20 самок, затем временно входят в их состав. В гоне участвуют 1–3 доминантных самца, иногда один самец-одиночка формирует гарем из 2–3 самок (Weinberg, 2002; Данилкин, 2005). Молодые 2–3 летние самцы держатся на периферии, не принимая участия в спариваниях.

Разные варианты промискуитета характерны для сибирского (Fedosenko, Blank, 2001; Данилкин, 2005) и альпийского (Parrini et al., 2009) коз-

Таблица 2. Системы спаривания у некоторых евразийских видов Bovidae

Вид	Средняя масса тела (кг)	Средний размер групп	Система спаривания	Источник информации
Сибирский козел (<i>Capra sibirica</i>)	48–79	9 (до 39)	полигиния	Fedosenko, Blank, 2001; Данилкин, 2005
Пиренейский козел (<i>C. pyrenaica</i>)				
Альпийский козел (<i>C. ibex</i>)	31–70	< 100	полигиния	Parrini et al., 2009
Винторогий козел (<i>C. falconeri</i>)	37–98	смешанные группы	полигиния	Соколов, 1959
Западно-кавказский козел (<i>C. caucasica</i>)	63–121	17	промискуитет	Данилкин, 2005
Восточно-кавказский козел (<i>C. cylindricornis</i>)	56–139	10	полигиния	Weinberg, 2002; Данилкин, 2005
Гималайский тар (<i>Hemitragus jemlahicus</i>)	36–73	15	полигиния, промискуитет	Pare et al., 1996
Тибетский голубой баран (<i>Pseudois nayaur</i>)	45–68	10–40	полигиния	Wang, Hoffmann, 1987
Китайский голубой баран (<i>P. schaeferi</i>)			полигиния, промискуитет	
Архар (<i>Ovis ammon</i>)	65–126	9		Fedosenko, Blank, 2005
Ладакский баран (<i>O. vignei</i>)				
Азиатский муфлон (<i>O. orientalis</i>)				
Снежный баран (<i>O. nivicola</i>)	52–96	8	полигиния, промискуитет	Железнов, 1990; Данилкин, 2005
Кавказская серна (<i>Rupicapra rupicapra</i>)	32–34	11	территориальная полигиния	Данилкин, 2005
Пиренейская серна (<i>R. pyrenaica</i>)				
Такин (<i>Budorcas taxicolor</i>)	300	3–18	промискуитет	Neas, Hoffmann, 1987
Амурский горал (<i>Nemorhaedus caudatus</i>)	31–34	5	территориальная полигиния	Mead, 1989; Мысленков, Волошина, 1989
Тибетский горал (<i>N. baileyi</i>)				

Вид	Средняя масса тела (кг)	Средний размер групп	Система спаривания	Источник информации
Суматранский сероу (<i>Capricornis sumatraensis</i>)	75	1	территориальная полигиния	Jass, Mead, 2004
Японский сероу (<i>C. crispus</i>)				
Тайванский сероу (<i>C. swinhoei</i>)				
Зубр (<i>Bison bonasus</i>)	376–612	11	полигиния	Немцев и др., 2003; Данилкин, 2005
Купрей (<i>Bos sauveli</i>)	800	3 (группы)	полигиния	Lekagul, McNeely, 1977; Kouprey, 1988
Гаур (<i>B. gaurus</i>)	770	8	полигиния	Lekagul, McNeely, 1977
Бантенг (<i>B. javanicus</i>)	700	19	полигиния	Lekagul, McNeely, 1977
Азиатский буйвол (<i>Bubalus bubalis</i>)	1000	17	полигиния	Lekagul, McNeely, 1977
Спиралерогий буйвол (<i>Pseudonovibos spiralis</i>)	250			Dioli, 1997; Кузнецов, 2006
Саола (<i>Pseudoryx nghetinhensis</i>)	100			Кузнецов, 2006

лов, а также тара (Pare et al., 1996). У тара высокий ранг самца коррелирует в большей степени с окраской волосяного кольца вокруг шеи, чем с размером рогов; самцы с более светлой шеей доминируют над соперниками с темными гривами и в агрессивных взаимодействиях и в доступе к самкам в течке (Lovari et al., 2009). Для самок альпийского козла отмечена многократность эстральных циклов, что дает возможность участия в гоне самцов низкого ранга (Parrini et al., 2009).

У толсторогов, самцы которых формируют гаремы из 8–15 самок, скопления размножающихся животных создает предпосылки для промискуитета. После распада летних самцовых стад у снежного барана зарегистрировано образование брачных групп в смешанных агрегациях из животных разного пола, реже брачующихся пар (Железнов, 1990). Самец голубого барана за период гона покрывает до 5–6 самок (Wang, Hoffmann, 1987). В период ухаживания в поведении самцов можно наблюдать характерный для баранов паттерн «поглаживание» самки передней ногой.

Для представителей *Nemorhaedini* и *Rupicaprina* свойственна территориальная полигиния, которая обеспечивается мечением участков секретом зароговых желез и жесткой агрессией доминирующего самца над конкурентами. Предбрачный период у горала характеризуется ухаживанием самца за всеми самками, находящимися на его территории. В по-

лигинных ячейках этого вида 3–6 самок, как правило, покрываются одним самцом. Спариваясь последовательно с несколькими самками, самец совершает за брачный сезон около 100 копуляций (Mead, 1989; Мысленков, Волошина, 1989), что значительно превышает вклад в репродукцию этого вида по сравнению с меньшим числом копуляций среди других полорогих (Grubb, 1974). У самок тибетско-гималайского горала в условиях неволи отмечено 4–5 течек, следующих через 18–25 дней (Данилкин, 2005). Территориальная полигиния, характерная для рода *Nemorhaedus*, обычна для *Capricornis*, но с более жесткой территориальностью (Jass, Mead, 2004).

Брачное поведение представителей подтрибы *Rupicaprina* наиболее полно исследовано у альпийской и в меньшей степени у кавказской серны, для которых свойственны группы самок с сеголетками и подростками, существующих с летнего периода. Во время гона доминантный самец изгоняет с участка других взрослых самцов, постоянно инспектирует самок и покрывает их при наступлении течки (Houssin et al., 1993; Данилкин, 2005). Сексуально-брачные отношения у такина, ранее включаемого в группу горных антилоп (*Rupicaprinae*), отнесены к полигинно-полиандрическому варианту промискуитета (Neas, Hoffmann, 1987).

Рассмотренные репродуктивные стратегии парнокопытных характеризуются системами спаривания, которые обязаны физиологическим и поведенческим особенностям вида, и реализуются на фоне взаимодействия со средой. В выборе места спаривания кроме временных гонных участков, формируемых территориальными самцами, нередко определяющую роль играют трофические связи со средой, например, у территориальных видов. При всей кажущейся очевидности взаимосвязи социальной эволюции с экологией вида проблема систем спаривания представляет собой явление достаточно разнородное в группах парнокопытных (Geist, 1974). Скорее существующие системы спаривания необходимо рассматривать как «способы реализации широкого спектра поведенческих потенциалов вида, который диктуется существующей в данный момент социодемографической структурой популяции» (Панов, 1983: 142).

Отметим, что территориальная моногамия широко распространена среди полорогих Африки и свойственна жвачным мелкого размерного класса, например дукерам и дик-дикам (Jarman, 1974; Clutton-Brock, Harvey, 1978; Barrette, 1987; Clutton-Brock, 1989; Kranz, 1991; Brotherton, Manser, 1997; Brotherton et al., 1997).

2.2. Пространственно-этологическая структура видовых популяций

В истории классификации социодемографических структур просматриваются три подхода в выделении традиционных схем: функциональный, структурный и типологический. Характерной особенностью первой

классификации пространственных отношений, построенной на данных орнитологических исследований, является принцип дифференциации заселенного пространства по признакам размера территории, продолжительности ее охраны и преемственности в поколениях (Mayr, 1935; Nice, 1941; Hinde, 1975). В основу структурной классификации положен анализ отношений особей и групп, занимающих соседние участки. Предложенная классификация по существу рассматривает феномен территориальности

Таблица 3. Классификация способов пространственного структурирования в популяциях птиц и млекопитающих (по: Fisler, 1969; из: Панов, 1983)

А. Системы, основанные на одиночном образе жизни	Б. Системы, основанные на социальном образе жизни
1. Территории или взаимоисключающие участки обитания с защищаемыми границами	1. Групповая территория, границы которой охраняются всеми особями группы или только взрослыми самцами
2. Территория монополизированного центра участка, т.е. место концентрации активности особи	2. Территория монополизированного центра активности группы
3. Гнездовая территория. Защищается самками лишь та часть участка обитания, которая примыкает к гнезду	3. Защищаются окрестности района пребывания группы
4. Территория-арена. Защищается самцами участок, где происходит копуляция или формирование гарема	
5. Защищаются самцами окрестности района пребывания перемещающейся особи	
6. Обширные перекрывающиеся участки, используемые особями независимо, за счет взаимного избегания (со случайной концентрацией животных в наиболее благоприятных местах)	
7. Перекрывающиеся участки обитания. Использование зон налегания регулируется системой иерархии (так же как и размеры участков обитания отдельных особей)	4. Местность используется организованной группой особей на основе стабильной системы иерархии
8. Перекрывающиеся участки обитания с равным правом каждой особи на использование всей местности. Возможны индивидуальные предпочтения в использовании преимущественно той или иной части местности, находящейся в общем пользовании	5. Перекрывающиеся или налегающие, незащищаемые групповые участки обитания

как способа рассредоточения особей и внутривидовых группировок в пространстве (Fisler, 1969). Выделенные этим автором две системы различаются способами существования и степенью объединения особей. Все виды, согласно структурной классификации, разделены на две категории, ведущие одиночный и социальный образы жизни (табл. 3).

Типологическая классификация представляет собой комплексный подход, при котором виды подразделены на типы (пять главных типов и несколько подтипов) в зависимости от их социальных систем и способов организации, обусловленных системами спаривания в сформированных структурах на основе пространственных отношений особей (Панов, 1983). Применительно к копытным животным были выделены четыре основные категории пространственных структур на основе видового разнообразия в поведении самцов (табл. 4). Эта половая группа характеризуется сезонной и географической изменчивостью в отношении занимаемого пространства, а также к особям противоположного пола в брачный период. Классификация, разработанная Е.Н. Пановым, является базовой и широко обсуждается специалистами по копытным (Мысленков, Волошина, 1989; Данилкин, 1999; Приходько, 2003).

В основу классификации пространственно-этологических структур Artiodactyla Евразии положены критерии, используемые Е.Н. Пановым (1983) при типологизации пространственной организации у копытных животных. Можно выделить шесть основных типов видовых структур в отряде Artiodactyla.

Таблица 4. Пространственная организация у парнокопытных (по: Панов, 1983; с сокращениями и изменениями)

Таксон	Число видов	Типы и подтипы							
		1А	1Б, 1Ба	2А	2Б	3А	3Б	4	5
Свиньи (Suidae)	9	+?					+		
Оленьковые (Tragulidae)	4	+							
Кабарговые (Moschidae)	1	+	+						
Мунтжаки (<i>Muntiacus</i> , Cervidae)	1–4 ?	+							
Настоящие олени (Cervinae, Cervidae)	12–13	+?				+	+		
Косули (<i>Capreolus</i> , Cervidae)	2	+	+						
Лоси (<i>Alces</i> , Cervidae)	1					+			
Северные олени (<i>Rangifer</i> , Cervidae)	1						+	+	
Козлы и бараны (<i>Capra</i> , <i>Ovis</i> , Bovidae)	16–20					+	+		
Настоящие быки (<i>Bos</i> , Bovidae)	5–10?					+		+	

Тип I (по: Панов, 1983 – подтип II. 3А; по: Fislér, 1969 – 1А). Археомерикс (*Archaeomeryx*, Archaeomerycidae). Ископаемые археомерициды являются предками ряда семейств Traguloidea и Ruminantia (Mathew, Granger, 1925b; Colbert, 1941; Вислобокова, Трофимов, 2000 а). Новые археологические данные по морфологии черепа и скелета позволяют реконструировать социальную структуру ископаемого рода. Об экологии ископаемых форм можно судить на основании сходства их морфологических черт с эквивалентными признаками современных видов. Строение челюстного аппарата и зубной системы указывают на всеядность археомериксов при преимущественном сборе пищи с поверхности земли. В локомоции этих мелких (не более кошки) жвачных преобладали рикошетирующие прыжки (рис. 4), что может свидетельствовать об адаптации животных к ландшафтам лесо-кустарникового типа (Вислобокова, Трофимов, 2000 б). Эоценовая растительность центральной Азии (Монголия и Китай – места находок костного материала), в частности Северокитайская флористическая область, включала в условиях субтропического климата массивы смешанного леса с преимущественно микрофильными, широколиственными листопадными участками (Guo, 1990). Следовательно, в размерах тела, морфологии, отражающих особенности экологии археомериксов, прослеживается ряд сходных черт, объединяющих ископаемый род с африканской антилопой дик-дик, которая обитает в саваннах с древесно-кустарниковой растительностью, чередующейся с открытыми травяными полянами. Все эти критерии дают основание считать, что основой социальной структуры группировок археомериксов являлись семьи, в которых самки были незначительно крупнее самцов; последние занимали доминирующее положение в закрытых семейных ячейках. Редкая палеонтологическая находка хорошо сохранившегося костного материала из четырех особей, вероятно семьи, и сходная структура первичной семейной группы дик-дика отчасти подтверждают высказанную точку зрения (рис. 5 а, б). Брачно-семейные взаимодействия у археомериксов, вероятно, были моногамного типа. Круглый год семьи размещались на небольших территориях, защищаемых резидентами от соседей и чужаков. После наступления половозрелости потомки изгонялись родителями с семейных участков. Реконст-

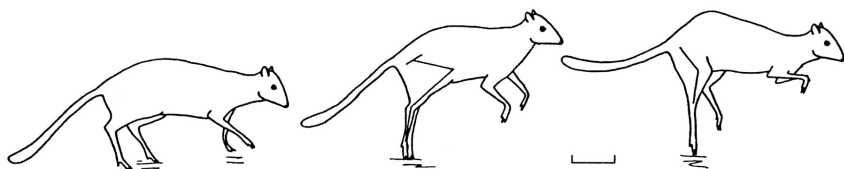
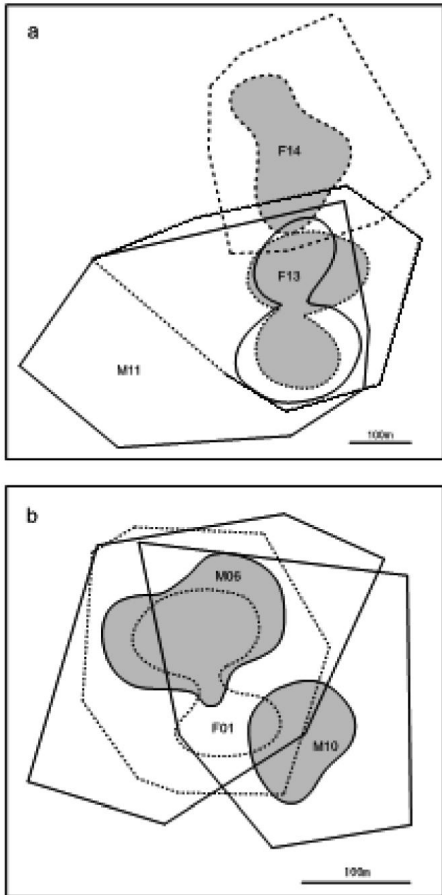


Рис. 4. Реконструкция внешнего облика и локомоции *Archaeomeryx optatus* (из: Вислобокова, Трофимов, 2000б).



Рис. 5. Семейная группа дик-дика (а) и костные останки (б) семейной группы ископаемого археомерика (из: Vislobokova, Trofimov, 2002; фото дик-диких В. Климова).



урированная система археомерика по признакам экологии, массы тела и состава семьи может являться исходной структурой для всех современных видов Ruminantia мелкого размерного класса.

Подтип IA (по: Панов, 1983 – подтип II. 3; по: Fislser, 1969 – 1A). Азиатские оленьки (*Tragulus*, Tragulidae). Семейные участки частично перекрываются, границы метятся особями обоего пола секретом подбородочной железы. Центральные зоны (core areas) участков обитания соседних самцов разобщены, но могут перекрываться с участком самки (рис. 6). Агонистические взаимоотношения ритуализированы, драки редки (Ralls et al., 1975; Matsubayashi et al., 2006; Agungpriyono et al., 2006).

Рис. 6. Перекрывание участков обитания (а) двух самок с территорией самца и (б) территорий двух самцов с участком самки у яванского оленька (из: Matsubayashi et al., 2006).

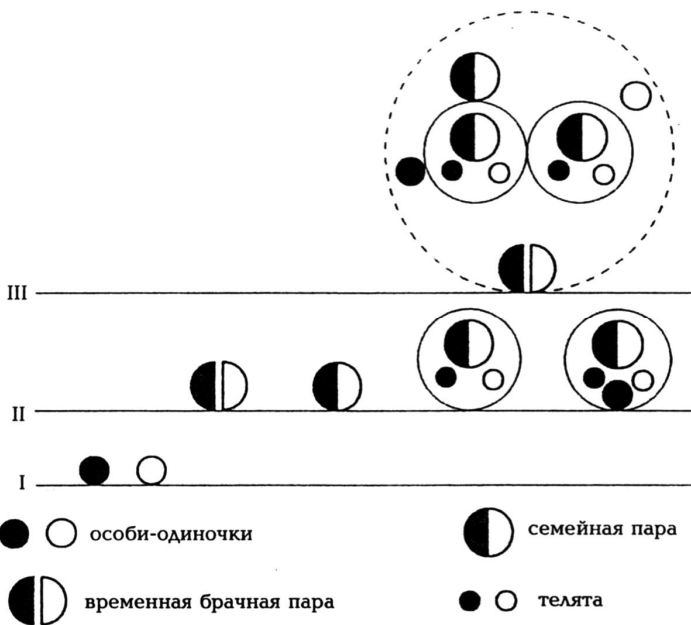


Рис. 7. Социальная структура группировки кабарги на Алтае. Черная заливка – самцы, белая – самки, I–III – уровни сложности социальных страт, третий уровень – внутривидовая группировка (из: Приходько, 2003).

Подтип IB (по: Панов, 1983 – подтип II. 3; по: Fisler, 1969 – 1A). Кабарга (*Moschus moschiferus* L., Moschidae). Социальная структура представлена следующими стратами: особями-одиночками, временными брачными парами, семейными группами, которые в целом образуют многоуровневую иерархическую систему (рис. 7). На территории взрослого самца обитает одна, реже две самки. На некоторых участках присутствует самец-спутник, участвующий в мечении семейной территории. Соседние семейные участки с маркированными пограничными зонами и активно защищаемыми границами разнесены в пространстве (рис. 8). Весной до наступления отела родители изгоняют или вытесняют на периферию молодых особей, освобождая пространство для нового поколения. Внутрисемейные связи построены на интегративных многолетних взаимодействиях между территориальным самцом и самкой (Приходько, 2003).

Тип II (по: Панов, 1983 – подтип II. 3A; по: Fisler, 1969 – 1A). Косули (*Capreolus*, Cervidae). В летний период ведут одиночный и семейный образ жизни. Летние пары представлены самкой и ее детенышами, в период гона – взрослым самцом и самкой. Большую часть года самцы держатся поодиночке на неохраемых участках. В летний период особенно во время гона самец охраняет четко локализованную территорию, на

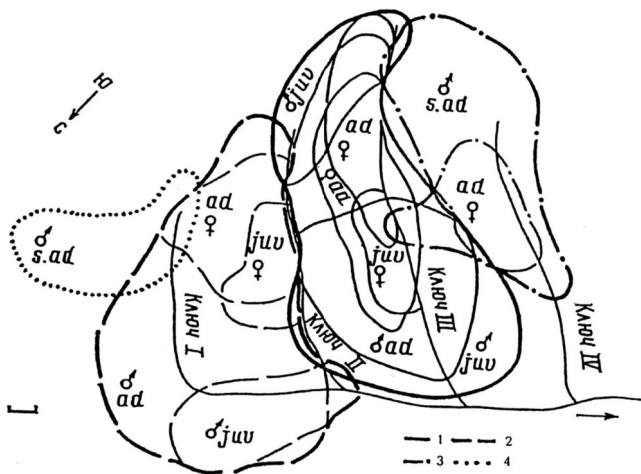


Рис. 8. Пространственное размещение участков обитания кабарги в группировке на Алтае (по: Соколов, Приходько, Собанский, 1988): 1 – семейная группа сложного состава, 2 – семейная группа, 3 – семейная пара, 4 – самец-одиночка.

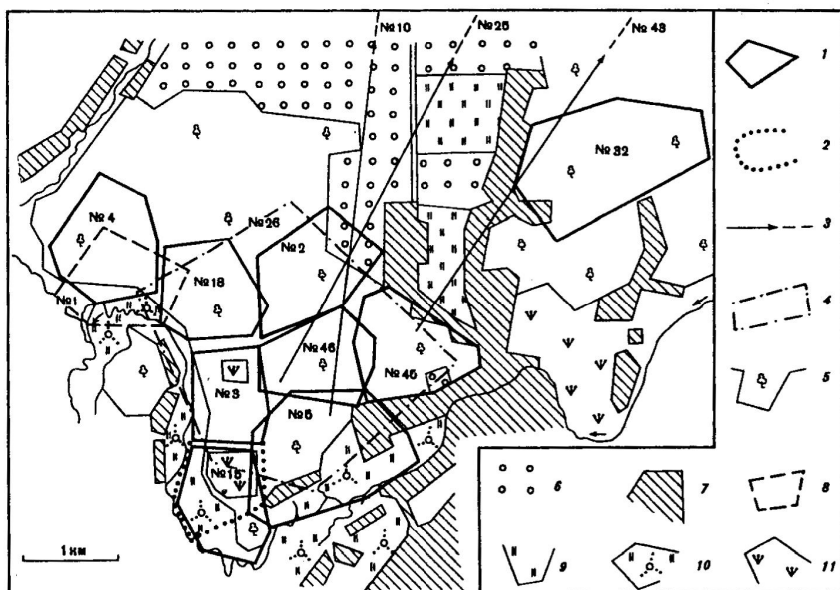


Рис. 9. Участки обитания самцов европейской косули (из: Данилкин, 1999): 1 – территории взрослых самцов; 2 – изменение границ территории самца № 3; 3 – эмиграция годовалых особей; 4 – участок обитания двухлетнего самца № 26; 5 – лес; 6 – фруктовые сады; 7 – строения поселков; 8 – участок обитания годовалого самца №1; 9 – пустошь; 10 – луг с кустарником; 11 – поля.

которой находятся взрослые самки с телятами (рис. 9). После гона преобладает семейно-групповой образ жизни и образование осенне-зимних стад (Данилкин, 1999).

Тип III (по: Панов, 1983 – подтип II. 3А; по: Fisler, 1969 – 3Б). Горалы (*Nemorhaedus*), сероу (*Capricornis*), серны (*Rupicapra*) [Bovidae]. Парцеллярные группировки численностью до 15–30 знакомых особей занимают территорию, границы которой охраняются только взрослым самцом. Летние группы включают первичные семьи и одиночных особей; зимой образуются компании из родственных животных, объединяемые в рыхлые группы или стада. В предбрачный период стада дробятся на самочки группы с молодняком (Попкова, 1967; Harm, 1984; Мысленков, Волошина, 1989; Mead, 1989; Handenberg, 2000; Michallet, Toigo, 2000; Jass, Mead, 2004; Данилкин, 2005).

Тип IV (по: Панов, 1983 – подтип III. 1А; по: Fisler, 1969 – 5А). Лось (*Alces alces* L., Cervidae). Большую часть года самцы держатся поодиночке или группами из 3–7 животных на неохраняемых участках обитания. На групповых участках из 5–16 особей обитает одна или несколько самок с телятами. В брачный период взрослый самец удерживает временную территорию вокруг самки, активно отгоняя от партнерши соперников (Семенов-Тан-Шанский, 1948; Franzmann, 1981; Минаев, 1992; Данилкин, 1999).

Подтип IVA (по: Панов, 1983 – подтип III. 1; по: Fisler, 1969 – 4А). Благородный олень (*Cervus elaphus* L., Cervidae). За исключением брачного периода взрослые самцы и самки живут раздельно (Clutton-Brock et al., 1982, 1987). Социальная структура представлена первичными семьями из самок с телятами, которые иногда образуют группы, включающие от 15 до 224 животных (Watson, Staines, 1978). Взрослые одиночные самцы большую часть года не территориальны, часто образуют холостяцкие стада с линейной иерархией. Центральные зоны групповых участков самок, имеющих родство, широко перекрываются (Clutton-Brock et al., 1984). Некоторые самки с телятами держатся летом на индивидуальных изолированных от конспецификов участках. Во время гона взрослые доминирующие самцы формируют гаремы из 2–20 самок, активно защищают от других самцов постоянные территории-арены, на которых происходят все копуляции (Lincoln, 1972; Clutton-Brock et al., 1982, Панов, 1983; Собанский, 1992; Данилкин, 1999).

Подтип IVБ (по: Панов, 1983 – подтип III. 1Б; по: Fisler, 1969 – 4А). Настоящие быки (*Bos*), буйволы (*Bubalus*), бизоны (*Bison*) [Bovidae]. Круглый год не территориальны. Держатся либо одиночками и группами из 2–8 особей, либо смешанными стадами, которые расщепляются на группы самок с телятами. На полуоткрытой местности группы объединяются во временные стада до 40–65 животных. Буйволы образуют постоянные стада численностью 5–40 особей, и в отличие от быков, имеет

социальную структуру, адаптированную к жизни в полуоткрытых местообитаниях. В брачный период часть самцов формирует гаремы с охраняемой подвижной территорией (Halder, 1974; Lekagul, McNeely, 1977; Courgey, 1988; Dioli, 1997; Немцев и др., 2003; Данилкин, 2005; Кузнецов, 2006; Channa, Gray, 2010).

Тип V (по: Панов, 1983 – подтип III. 1Б; по: Fislser, 1969 – 4Б). Козлы (*Capra*), бараны (*Ovis*) [Bovidae]. Незащищаемые участки местности используются группой особей или стадом. Вне брачного периода характерна сегрегация полов. Самцы круглый год держатся группами с установившейся системой иерархии, которые перед гоним распадаются для участия отдельных взрослых особей в размножении. Доминирующий самец охраняет самку и препятствует спариваниям других самцов-претендентов. Этот способ пространственной организации характерен для Caprina, у которых отсутствует проявление известных у диких копытных систем территориальности в репродуктивный период (Соколов, 1959; Wang, Hoffmann, 1987; Железнов, 1990; Fedosenko, Blank, 2001; Weinberg, 2002; Данилкин, 2005; Fedosenko, Blank, 2005; Parrini et al., 2009).

Тип VI (по: Панов, 1983 – тип II; по: Fislser, 1969 – 1Б). Кабан (*Sus scrofa*, Suidae, Suiformes). Современный представитель отдельной филитической линии парнопалых, ведущей свое начало с раннего эоцена от архаичной нежвачной группы, предположительно Diacodexidae (Вислобокова, 2006). Группировки первого уровня, которые являются исходной социальной структурой для всех группировок кабана, представлены первичными семьями и семейными группировками из самок с потомством до приобретения молодыми самостоятельности или половой зрелости (Слудский, 1956; Бромлей, 1964; Лозан, Лозан, 1981; Русаков, Тимофеева, 1984; Царев, 2011).

Группировки второго уровня представляют собой объединение из двух или более семейных групп, интегрированных в семейный союз на основе родства по материнской линии. В закрытых семейных группировках характер интеграционных взаимодействий основан на материнской заботе о потомстве и братско-сестринских между молодыми особями одного приплода. Самцы-доминанты старше 2.5 лет входят в состав семей только в брачный период и в зависимости от их количества образуют либо гаремы, либо смешанные репродуктивные группировки. Молодые самцы ведут, как правило, блуждающий образ жизни (Майнхардт, 1983; Царев, 1988, 2011). Весной все группировки подвержены сезонным преобразованиям, когда более 80% перезимовавших поросят ежегодно покидают места рождения и широко расселяются, размножаясь за пределами родительских территорий (Царев, 1991, 2000; Данилкин, 2002).

В брачный период между самцами-секачами складываются антагонистические территориальные отношения для удержания временных территорий, на которых находятся одна или несколько семейных групп; для

отстранения самцов-претендентов используется запаховое мечение гонного участка и ритуализованные демонстрации угрозы при взаимодействиях соперников (Dardaillon, Teillaud, 1987). В другие сезоны года у взрослых самцов и самок-вожаков отсутствуют паттерны охраны границ своих участков обитания. Годовой участок одной групповой ячейки кабана складывается из нескольких сезонных (до 4) обособленных или перекрывающихся участков (рис. 10). В заповедниках участки нескольких группировок перекрываются при сезонных перемещениях по местности (Kurz, Marchinton, 1972; Fradrich, 1974; Singer et al., 1981; Janeau, Spitz, 1984; Царев, 2011).

Представленная классификация пространственно-этологических структур парнокопытных Евразии отражает тренд плавного перехода от одиночно-семейного к социальному образу жизни. Для видов мелкого размерного класса свойственна упрощенная социальная организация, поддерживаемая круглогодичной или сезонной территориальностью. Представители семейств *Tragulidae* и *Moschidae* сохранили структуры, свойственные исходной ископаемой форме жвачных – археомериксу. В отличие от моногамных, социальные виды имеют крупные размеры тела, при этом животные группируются в конгломерации различной сложности. В их поведении отсутствуют паттерны мечения и охраны территорий и лишь некоторые из них формируют гонные участки, насыщенные запахами выделений препуциальных желез, для привлечения самок к размножению. Наблюдаемая сегрегация полов у этой группы видов, приобретенных апоморфные признаки (рога), можно рассматривать как механизм отстранения от размножения аутсайдеров и даже «лишних» особей в социально организованных популяциях.

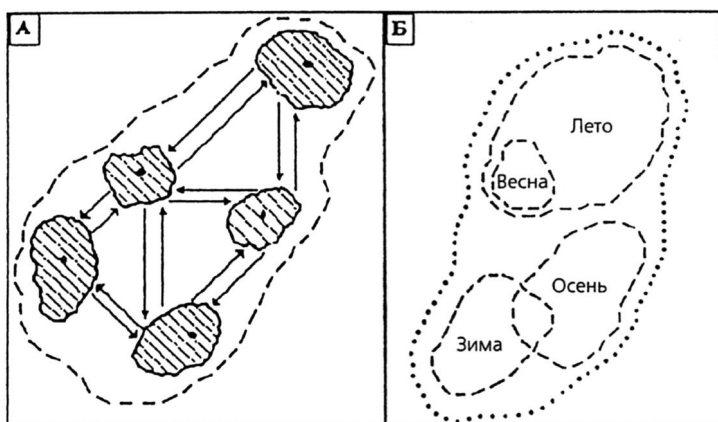


Рис. 10. Структура сезонного (А) и годового (Б) участков обитания стад кабанов (из: Царев, 2000).

Между видами с крайними категориями структур имеется промежуточная группа таксонов с признаками ослабленной территориальности в брачный период, ограничивающей число животных в размножении. Несмотря на существенные различия в социальных организациях видовых популяций, все виды имеют первичные семьи как основной элемент пространственно-этологической структуры, которые в той или иной степени пополняются особями-одиночками и стратами, приводящими к образованию сложных по составу групп и стад. Наличие общей социальной страты не является доказательством дивергенции структур от простых к сложно устроенным группировкам, поскольку семейства парнокопытных занимают на филогенетическом древе *Artiodactyla* отдельные ветви с разными направлениями эволюционного развития. Высказанное предположение лишь отчасти подтверждается наличием у кабана вариантов социальной структуры, указывающих на возможную дивергенцию популяционных систем вида в ходе адаптаций животных к различным средам обитания, подвергавшихся неоднократным преобразованиям на протяжении длительного геологического времени.

Рассматривая взаимосвязь социального поведения и экологии у копытных В. Гайст (Geist, 1974) сформулировал 16 принципов, объясняющих условия устойчивого существования пространственных структур и самих видов. Значительная доля поведения и отчасти особенности пространственных структур парнокопытных связаны с экологическими параметрами, такими как продуктивность, разнообразие и распределение растительности. У некоторых видов эта связь поддерживается через территориальность, системы спаривания, особенности которых могут реализовываться с использованием прямой агрессии или доминирования в группах. На фоне экологических переменных пресс хищников выступает как вторичный фактор, затрагивающий лишь частично социальное поведение. По мнению Гайста, хотя рассматриваемые связи между экологией и поведением действительно существуют, разнообразие структур контролируются различными типами естественного отбора, в котором социальное поведение является более консервативным элементом.

При классификации пространственных систем млекопитающих была выявлена определенная закономерность; состав групп и структура популяций существенно разнятся у видов открытых и закрытых ландшафтов (Меннинг, 1982). Это несходство трудно объяснить причинами, порождаемыми эволюционными преобразованиями, которые привели к дивергенции популяционных систем в разных экологических условиях. Как справедливо заметил Е.Н. Панов «действительно ли здесь перед нами истинные эволюционные преобразования, а не обратимые модификации поведения, отнюдь нельзя считать решенными» (Панов, 1983: 90).

Существующие социальные структуры парнокопытных могут являться результатом как эволюционных, так и филогенетических преобразова-

ний, сохранившихся жизнеспособными и прошедших адаптацию к экологическим условиям. Это не означает, что структуру можно предсказать на основе особенностей экологии вида, не зная исторического пути развития таксономической группы. Для понимания эволюции социального поведения необходимо учитывать важнейшее понятие теории Дарвина, что естественный отбор работает с изменчивостью. Эволюцию вида и видовых социальных структур можно понять только в том случае, если полностью раскрыты все факторы, обуславливающие разнообразие внутривидовой изменчивости. Такой подход может объяснить как функцию поведения, так и его причины, объясняющие развитие структур в масштабах эволюционного времени. Раскрытие механизмов, лежащих в основе социальных структур внутри сообщества и социального поведения индивидуумов, составляющих основу низших ячеек, имеет такое же научное значение, как и понимание роли экологических факторов в эволюции структур видовых популяций. Однако приходится признать, что роль экологической диверсификации в дивергенции пространственно-экологических структур парнокопытных до сих пор не подтверждена эмпирическими данными.

ГЛАВА 3. СООБЩЕСТВА ВИДОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНЫХ И ГОРНЫХ ЛАНДШАФТОВ

Сообщества являются важным компонентом экосистем. Первым исследовал биотическое сообщество В. Шелфорд и предложил его определение исходя из таксономического состава регионального комплекса как совокупность организмов с характерной структурой трофических связей и энергетического обмена (Shelford, 1913). Такая трактовка сообщества учитывает как минимум два варианта внутренней организации и разнообразия составляющих его элементов, в частности характер групповых отношений и системы размножения. Вместе с абиотическими факторами сообщества организмов и видов образуют многоуровневую экологически сформированную систему. В ходе дальнейших исследований их структурного разнообразия было предложено рассматривать сообщества как устойчивое во времени существование видовых популяций всех трофических уровней в данном местообитании с общим свойством, превышающим совокупные свойства отдельных особей и видов, входящих в их состав (Одум, 1975; Menge, Sutherland, 1976; Harper, 1980). Достаточно полное определение сообщества дает Р. Уиттейкер, которое трактуется «как сочетание популяций растений, животных и микроорганизмов, взаимодействующих друг с другом в пределах данной среды и образующих тем самым особую живую систему со своими собственными составом, структурой, взаимоотношениями со средой, развитием и функциями» (Whittaker, 1975; цит. по: Джиллер, 1988: 11). Утвердившаяся в экологии концепция сообщества по своим критериям соответствует понятию биоценоза по К. Мебиусу, изучавшего скопления устриц (Möbius, 1877).

В рамках биотических сообществ некоторые исследователи выделяют дробные его составляющие, например видовые популяции отдельных таксономических групп (птиц, рептилий), совместно обитающих на заселенной территории, или даже объединения с произвольным набором видов (Vandermeer, 1972). Трактовка концепции в редакции Ю. Одума (Одум, 1975: 181) позволяет относить «любую совокупность популяций, населяющих определенную территорию или биотоп» к сообществу с усеченным составом, что дает нам основание рассматривать зональные региональные группы парнокопытных в качестве *экологического* (выделено автором) сообщества горных и лесных экосистем. Такой фаунистический комплекс представляет собой иерархически организованную систему из видовых популяций, объединенных в сообщество консументов одного трофического уровня (Букварева, Алешенко, 2013). Другие компоненты (продуценты и редуценты), входящие в экосистему, в книге не рассматриваются.

3.1. Зональные видовые комплексы парнокопытных

Гетерогенность среды во многом определяет неравномерность пространственного распределения видов млекопитающих. Чаще всего наборы видов приурочены к природным зонам и рассматриваются многими исследователями как фаунистические комплексы. При анализе географических структур ареалов было показано, что подобные группировки формируются как единое целое и полно характеризуют все природные зоны (Крыжановский, Старобогатов, 1974; Тупикова, 1976; Дубровский, Кулик, 1979; Матюшкин, 1988). Зональная приуроченность видов и их локальное богатство объясняются закономерностями широтного градиента, в основе которого лежат факторы среды и истории формирования сообществ. Выявленная закономерность распределения видового богатства носит универсальный характер и свойственна всем растениям и животным (Бигон и др. 1989; Лебедева, Криволуцкий, 2002; Willig et al., 2003; Hillebrand, 2004; Turner, 2004; Fernandez, Vbra, 2005; Букварева, Алещенко, 2013).

В распределении видов парнокопытных прослеживаются признаки широтного градиента с приуроченностью их групп к географическим зонам (рис. 11, *a*). Наибольшее видовое богатство свойственно тропическим лесам и горным зонам, представленных почти равным абсолютным числом видов. Далее в направлении с юга на север видовое разнообразие снижается вдвое в таежной зоне и имеет самое низкое видовое насыщение в лесотундре. Проведенный анализ видового состава показал, что каждый зональный комплекс образован видами из разных таксономических групп, доля которых неодинакова в наполнении сообществ (рис. 11 *б*). Так, кабан, являясь эврибионтом, населяет все зоны кроме лесотундры. В подзоне южной тайги расширение ареала этого вида сдерживается высотой снежного покрова. Распространение южных форм, например азиатских оленев, связано лишь с одной природной зоной – тропическими лесами. Наибольший вклад в видовое разнообразие горных и тропических фаунистических комплексов вносят представители семейства полорогих, доля которых превышает вдвое участие других групп парнокопытных.

Как показано на рис. 11 *б*, олени в отличие от других групп парнокопытных населяют все зоны, демонстрируя широкие адаптационные способности к различным средам обитания. Наконец, кабарга участвует в формировании сообществ лишь горной тайги, являясь фоновым видом этой природной зоны. Следовательно, видовое богатство парнокопытных в целом соответствует широтному градиенту, однако вклад представителей отдельных семейств в распределение по природным зонам неодинаков из-за их связи с отдаленностью от основного и региональных центров формообразования парнокопытных.

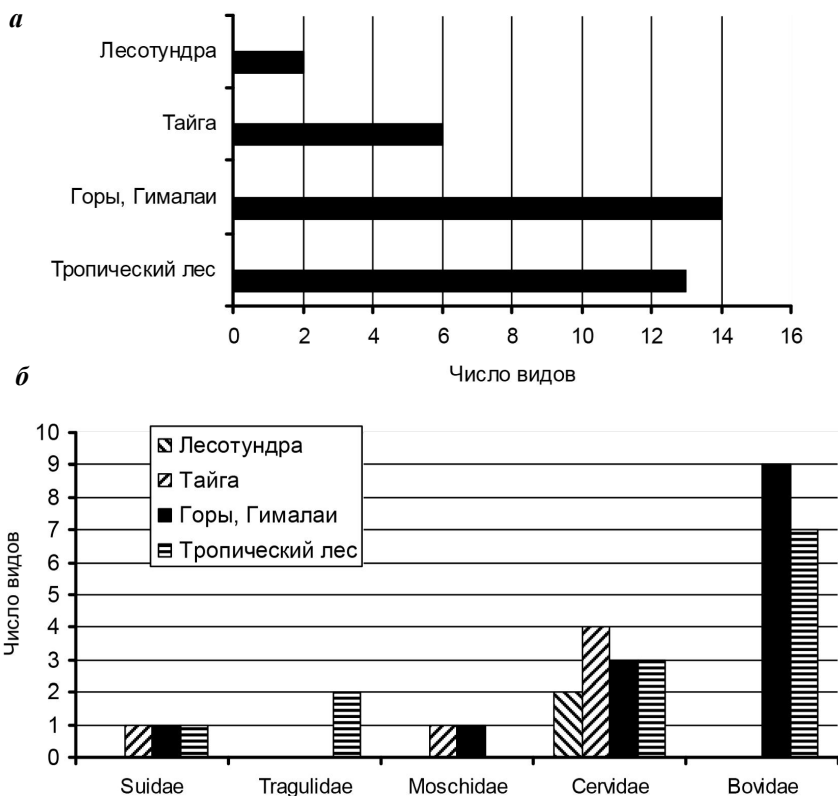


Рис. 11. Общее распределение (а) видов и по семействам представителей (б) парнокопытных в зависимости от природных зон (источники информации: Вьетнам – Кузнецов, 2006; Гималаи – Chakraborty, 1983; Якутия – Тавровский и др., 1971; Железнов, 1990; в фаунистический комплекс Якутии не включены акклиматизированные бизон и овцебык).

Анализ данных показал наличие различий в распределении видов по долготному градиенту (рис. 12 а) в направлении с востока на запад в горных системах и прилегающих к ним лесных ландшафтах Евразии. В табл. 5 представлен видовой состав четырех фаунистических комплексов парнокопытных. Фактически в рамках горной экосистемы плавно переходящей от Гималаев к Пиренеям прослеживается резкое снижение видового богатства на территории Горного Алтая, а затем его постепенное возрастание вплоть до Альп. Алтайский фаунистический комплекс представляет собой обедненный состав гималайского сообщества парнокопытных с включением в него новых элементов, в основном представителей оленьих (лось, сибирская косуля и северный олень) палеарктического происхождения. Группировка парнокопытных Кавказа сфор-

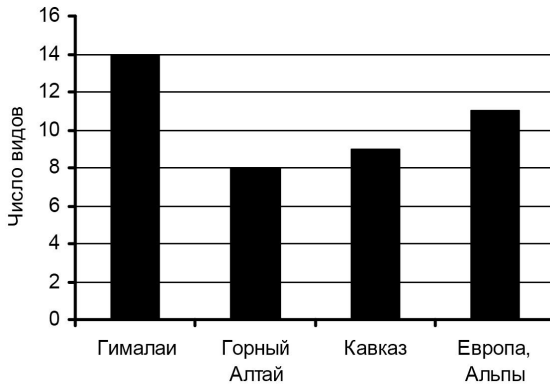
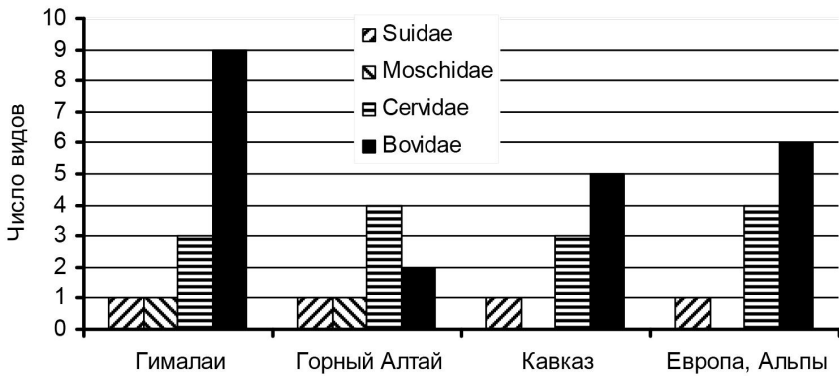
а**б**

Рис. 12. Общее меридиональное распределение (а) видов и по семействам (б) представителей парнокопытных (источники информации: Гималаи – Chakraborty, 1983; Горный Алтай – Собанский, 1992; Кавказ – Соколов, Темботов, 1993; Европа, Альпы – Павлинов, 2003; Wilson, Mittermeier, 2011; в фаунистический комплекс Кавказа не включены акклиматизированные пятнистый олень и зубр).

мирована из девяти видов, три из которых являются новыми элементами (серна и кавказские козлы), что подтверждает факт рассматриваемого географического региона как места гомогенизации азиатской и европейской фаун парнокопытных. Альпийско-европейский фаунистический комплекс характеризуется включением в состав видов, явно принадлежащих к разным ландшафтным зонам, например лань и зубр как обитатели широколиственных лесов и представители родов *Capra* и *Rupicapra*, являющиеся типичными горными видами. Среди видов Евразии кабан и благородный олень оказались пластичными формами, о чем свидетельствует наибольшее долготное расположение ареалов этих копытных.

Фаунистические комплексы одной природной зоны, в данном случае горной экосистемы, образованы совокупностью видов, сформировавших-

Таблица 5. Фаунистические комплексы парнокопытных Евразии

Фаунистические комплексы	Источник информации
1. Вьетнам, тропические леса	Кузнецов, 2006
Кабан (<i>Sus scrofa</i>)	
Малый оленек (<i>Tragulus javanicus</i>)	
Большой оленек (<i>Tragulus napu</i>)	
Кабарга (<i>Moschus berezovskii</i>)	
Олень-лира (<i>Cervus eldii</i>)	
Замбар (<i>Rusa [=Cervus] unicolor</i>)	
Свиной олень (<i>Axis porcinus</i>)	
Мунтжак (<i>Muntiacus muntjak</i>)	
Вукуангский мунтжак (<i>Muntiacus vuguangensis</i>)	
Суматранский сероу (<i>Capricornis sumatraensis</i>)	
Купрей (<i>Bos sauveli</i>)	
Гаур (<i>Bos gaurus</i>)	
Бантенг (<i>Bos javanicus</i>)	
Азиатский буйвол (<i>Bubalus bubalis</i>)	
Спиралерогий буйвол (<i>Pseudonovibos spiralis</i>)	
Саола (<i>Pseudorix nghanhensis</i>)	
2. Западные Гималаи (штат Джамму и Кашмир, Индия)	Chakraborty, 1983; Wilson, Mittermeier, 2011
Кабан (<i>Sus scrofa</i>)	
Кабарга (<i>Moschus moschiferus</i>)	
Центрально-азиатский олень (<i>Cervus wallichii</i>)	
Благородный олень (<i>Cervus elaphus hanglu</i>)	
Оронго (<i>Pantholops hodgsoni</i>)	
Тибетский дзерен (<i>Procapra picticaudata</i>)	
Сероу (<i>Capricornis sumatraensis</i>)	
Гималайский горал (<i>Nemorhaedus bedfordi</i>)	
Гималайский тар (<i>Hemitragus jemlahicus</i>)	
Винторогий козел (<i>Capra falconeri</i>)	
Сибирский козел (<i>Capra sibirica</i>)	
Голубой баран (<i>Pseudois nayaur</i>)	
Ладакский уриал (<i>Ovis vignei [=orientalis]</i>)	
Тибетский аргали (<i>Ovis hodgsoni</i>)	
3. Горный Алтай	Собанский, 1992; Данилкин, 1999, 2005
Кабан (<i>Sus scrofa</i>)	
Кабарга (<i>Moschus moschiferus</i>)	
Марал (<i>Cervus elaphus sibiricus</i>)	
Лось (<i>Alces alces</i>)	
Сибирская косуля (<i>Capreolus pygargus</i>)	
Северный олень (<i>Rangifer tarandus</i>)	
Архар (<i>Ovis ammon</i>)	
Сибирский козел (<i>Capra sibirica</i>)	
4. Кавказ	Соколов, Темботов, 1993; Данилкин, 1999, 2005; Wilson, Mittermeier, 2011
Кабан (<i>Sus scrofa</i>)	
Европейская косуля (<i>Capreolus capreolus</i>)	
Кавказский олень (<i>Cervus elaphus maral</i>)	
Лось (<i>Alces alces</i>)	

Безоаровый козел (<i>Capra aegagrus</i>) Западнокавказский козел (<i>Capra caucasica</i>) Восточнокавказский козел (<i>Capra cylindricornis</i>) Кавказская серна (<i>Rupicapra rupicapra caucasica</i>) Муфлон (<i>Ovis orientalis</i> , [=gmelini])	
5. Альпы, смешанные леса Европы Кабан (<i>Sus scrofa</i>) Европейская косуля (<i>Capreolus capreolus</i>) Благородный олень (<i>Cervus elaphus elaphus</i>) Лось (<i>Alces alces</i>) Лань (<i>Dama dama</i>) Зубр (<i>Bison bonasus</i>) Безоаровый козел (<i>Capra aegagrus</i>) Альпийский козел (<i>Capra ibex</i>) Муфлон (<i>Ovis musimon</i>) Альпийская серна (<i>Rupicapra rupicapra</i>) Пиренейская серна (<i>Rupicapra pyrenaica</i>)	Wilson, Mittermeier, 2011

ся ранее на разных территориях. Смешения фаунистических комплексов путем фаунистического обмена создают различные комбинации сообществ парнокопытных. Наибольший вклад в формирование смешанных сообществ вносят представители семейств Cervidae и Bovidae (рис. 12 б), которые совершенствовали свои экологические возможности в процессе исторического развития горных и лесных ландшафтов.

Факторы, участвующие в формировании сообществ, наглядно проявляются в видовом разнообразии горных сообществ. Как было показано на большой выборке данных, видовое богатство сокращается по мере подъема в горы, когда максимальное количество видов регистрируется на средних высотах. Изменения видового разнообразия в сообществах по высотному градиенту объясняется сменой поясов растительности в



Рис. 13. Количество видов, зарегистрированных на различных высотных поясах в сообществе парнокопытных Гималаев (Индия, по: Green, 1987 б).

зависимости от высоты и других характеристик рельефа (Rahbeck, 1995). Так, распределение парнокопытных в сообществе Гималаев соответствует одновершинной зависимости количества видов от их высотного размещения (рис. 13). Очевидно, что наблюдаемое сокращение видового разнообразия в нижнем и верхнем высотных поясах вызвано влиянием отчасти и экологических факторов, которые формируют также широтные градиенты его богатства, т. е. обилием растительности. Здесь максимальное разнообразие приходится на средние высоты с наличием для животных оптимальных местообитаний. Зависимость видового богатства от высотного градиента характерна также для сообщества парнокопытных Алтая, характеризуемого как периферийное по отношению к центру видообразования кабарговых и оленьих.

3.2. Критерии выделения и классификация сообществ парнокопытных

В предыдущем разделе было показано, что сообщества парнокопытных представляют собой многовидовые системы, имеющие различные структуры, обусловленные взаимоотношениями между отдельными его элементами. Один из возможных способов оценки структуры и принадлежности фаунистического комплекса к сообществу является устойчивое существование такой системы на протяжении нескольких тысяч и даже млн лет. Такой подход подразумевает, что реально существующие сообщества, как сложные, так и любые другие, сохраняются в течение длительного времени в силу присутствия в их составе автохтонных видов и пришельцев. Такие фаунистические комплексы, как правило, представляют выборки из видов, сохраненных отбором на способность к существованию.

По мнению Дж.М. Смита (1976) существует как минимум два основных фактора, при помощи которых отбор создает сложные и устойчивые во времени сообщества в экосистемах и выделяет два из них: принцип исключения видов и генетическая обратная связь, вызванная коэволюцией межвидовых отношений. Последний фактор не является целью нашей работы, а основные принципы исключения видов будут рассмотрены в книге отдельно. Добавим, что согласно высказанной точке зрения, достижение устойчивости сообществ зависит от того, получают ли при этом видовые популяции какие-либо селективные преимущества. Как было показано, в некоторых сообществах отбор все же оказывает стабилизирующее воздействие на популяции через регуляцию их численности и тесно связанные с ее флюктуациями генетической изменчивостью (Pimentel, 1968).

Классификация сообществ до настоящего времени основана на наличии в их составе групп видов с различными трофическими предпочте-

ниями и другими функциональными характеристиками. Виды, которые оказывают влияние на среду обитания других членов сообщества, если их участие в регуляции энергетического обмена значительно, принято выделять в экологические доминанты. Кроме того, на основании структурных показателей нередко выделяют жизненные формы и виды-индикаторы, которые отражают экологические условия сообщества в целом (Whittaker, 1975; Одум, 1975). Для более наглядной характеристики богатства сообществ исследователи часто используют видовое разнообразие, как показатель числа видов и их относительное обилие (Whittaker, 1972; Peet, 1974).

Наша классификация экологических сообществ парнокопытных основана не на функциональных особенностях, а эволюционном возрасте видов. Современные виды, имеющие самый продолжительный эволюционный возраст, в сообществах представлены либо одним, либо группой таксонов. Например, сообщество парнокопытных тропических лесов Вьетнама включает в состав представителей рода *Tragulus*, самую древнюю таксономическую группу жвачных. Рассмотренные ранее фаунистические комплексы Гималаев и Горного Алтая – это по существу сообщества кабарги, как миоценового по происхождению вида. Представители этих двух семейств являются видами-индикаторами главных фаунистических комплексов, ареалы которых в регионах не образуют зон симпатрии. В сообществах, где их ядро составляют древние таксономические группы, именуемые нами как основные, сложившиеся взаимоотношения с другими членами группировок парнокопытных определяются в большей степени синергическими взаимодействиями, чем трофической конкуренцией.

Наряду с основными сообществами в пределах горных и лесных ландшафтов Евразии выделяются периферийные или второстепенные сообщества, в состав которых входят ключевые виды-эврибионты с обширной областью распространения. К ним можно отнести, например, благородного оленя, кабана, серн, баранов и козлов, ареалы которых в настоящее время не связаны с центрами формообразования основных семейств парнокопытных.

Предложенная классификация, основанная на эволюционном градиенте, позволяет сравнивать фаунистические комплексы разных ландшафтов, в данном случае горно-таежные и лесные, отдаленные одно от другого на значительное расстояние. Следует указать на важное свойство пространственного размещения фаун парнокопытных; существующие экологические сообщества четко не ограничены и не отделены одно от другого на местности, не зависят одно от другого, но плавно переходят из основного в периферийное. В этой связи лесные ландшафты, расположенные на значительных расстояниях от горных систем, следует рассматривать как периферийные зоны основных сообществ и экосистем.

Наша схема классификации сообществ согласуется с данными Дж. Коннелла (Connell, 1970) относительно высокого видового насыщения животными тропических лесов. В качестве возможного объяснения видового разнообразия в тропических сообществах была предложена гипотеза уникального состава регионального пула видов, населяющих исторически исходный участок ландшафта. В соответствии с этой гипотезой количество видов географического пула определяется их эволюционной историей, очередностью заселения территории, длительностью ее колонизации и продуктивностью местообитаний как интегральных показателей условий среды обитания консументов. В обширных по площади и исторически стабильных участках тропического ландшафта отмечено наибольшее количество видов, успешно адаптированных также к региональным экологическим условиям (Aarssen, Schamp, 2002; Partel, 2002; Partel et al., 2007).

3.3. Историческое развитие сообществ парнокопытных

Смена сообществ животных традиционно связывается с периодическими природными катастрофами глобального масштаба, обуславливающими исчезновения многих видов и приводящими к обновлению фаун на земле (Cuvier, 1827). Периодическое замещение одних фаун другими является одной из характеристик эволюционного процесса. Каждое видообразование дает начало эволюционному этапу в преобразовании сообществ. Следует подчеркнуть, что сообщества представляют собой сложно организованные надорганизменные системы, которые в отличие от видов не могут эволюционировать, а лишь отражают суммарный результат эволюционных преобразований группы видов, входящих в их состав. В этом разделе рассматривается лишь общее направление исторического развития сообществ в неогене. Детальный анализ развития парнопалых Северной Евразии и этапы эволюции их сообществ в кайнозой представлено в обзорной работе И.А. Вислобоковой (2006). Обобщенные палеонтологические данные для краткости изложения объединены нами и сведены в табл. 6. Результаты анализа, проведенного указанным автором, подтверждают тот факт, что основные рубежи преобразования сообществ в палеогене и неогене тесно связаны с диверсификацией растительного покрова и изменениями климата, которые приводят к изменениям природных ландшафтов.

Трофическая специализация и становление самостоятельных эволюционных направлений большинства подсемейств развились в течение короткого периода. Отдельные таксономические группы высших жвачных появились последовательно в период с олигоцена до середины плиоцена. На первоначальной стадии радиации жвачных, длившейся 4 млн лет, в семействах полорогих и оленьих имелось пять следующих один

Таблица 6. Основные этапы и рубежи появления родовых таксонов в семействах Artiodactyla
(по: Вислобокова, 2006; с изменениями)

Основные этапы и рубежи (млн. лет назад)	Suiformes, Suidae	Archaeome-rycidae	Tragulidae	Gelocidae	Moschidae	Cervidae	Bovidae
1.1. Ранний эоцен (56–49)	<i>Diacodexis, Aksyiria, Eolantianus</i>	<i>Archaeomeryx</i>					
1.2. Средний эоцен (49–39)	<i>Gobiohyus, Chorlakkia, Haqueina</i>						
1.3. Поздний эоцен (39–34)			<i>Krabimeryx</i>	<i>Gobiomeryx</i>			
2. Олигоцен (34–23)	<i>Ergilobia, Entelodon</i>			<i>Prodremotherium</i>			<i>Palaeohypso-dontus</i>
2.1. Биозона А (>31.5)				<i>Pseudogelocus</i>		<i>Eumeryx</i>	
2.2. Биозона В (31.5–28)				<i>Paragelocus</i>			
2.3. Начало биозоны С (около 28)						<i>Dremotherium, Amphytragulus</i>	<i>Gobiocerus ?</i>
3.1. Ранний миоцен	<i>Palaeochoerus, Xenohyus</i>		<i>Dorcatherium</i>		<i>Micromeryx</i>	<i>Stephanocemas</i>	<i>Eotragus ?, Kubanotragus, Protragocerus</i>
3.2-3. Средний и поздний миоцен					<i>Moschus *</i>	<i>Cervavitus, Procapreolus, Pavladaria</i>	
4.1. Ранний плиоцен (5.3–4.2)	<i>Prototamochoerus</i>					<i>Eostyloceros, Muntiacus, Paracervulus, Croizetoceros, Pliocervus</i>	<i>Plioportax</i>
4.2. Конец раннего плиоцена (4.2–3.6)						<i>Pseudalces, Cervus</i>	<i>Parabos, Ioribos,</i>

Таблица 6. Окончание

Основные этапы и рубежи (млн. лет назад)	Suiformes, Suidae	Archaeome-rycidae	Tragulidae	Gelocidae	Moschidae	Cervidae	Bovidae
4.3. Средний плиоцен (3.6–3.3)						<i>Orchonoceros, Eucladoceros, Capreolus, Axis, Cervavitus</i>	<i>Eosyncerus, Bos, Ovis</i>
4.4. Поздний плиоцен (3.3–2)	<i>Sus</i>					<i>Libralces, Sinomegaceros, Arvernoceros</i>	<i>Capraoryx</i>
4.5. Конец плиоцена–начало раннего плейстоцена (2–1.2)						<i>Alces, Pseudodama</i>	<i>Bison, Praeovibos</i>
4.6. Конец раннего плейстоцена (1.2–0.8)						<i>Praemegaceros, Megaloceros</i>	<i>Capra ?</i>
4.7. Средний плейстоцен (0.8–0.4)						<i>Dama, Rangifer</i>	

Примечание: * – время появления рода оценивается в 11–9 млн лет назад (по: Приходько, 2012)

Таблица 7. Видовой состав сообщества и тип питания ископаемых форм жвачных карстового ландшафта Германии (по: Kaiser, Rössner, 2007, с изменениями; Merceron et al., 2007; The Paleobiology Database)

Таксон	Хронологические зоны и палеонтологический возраст, млн. лет			Тип питания
	MN3; 19,5	MN4; 17,5	MN4; 17–16	
Ruminantia indet.				
<i>Amphimoschus artenensis</i>		+	+	С (Т)
Moschidae				
<i>Pomelomeryx boulangeri</i>	+			Л
<i>Pomelomeryx wintershofensis</i> <i>n. sp.</i>	+			Л
<i>Micromeryx flourensianus</i>			+	Л
Hypertragulidae				
<i>Andegameryx serus</i>	+	+		Л
Palaeomerycidae				
<i>Palaeomerycidae size "kaupi"</i>		+	+	С (Т)
<i>Oriomeryx willii</i>	+			Л
Cervidae				
<i>Lagomeryx ruetimeyeri</i>		+	+	Л
<i>Lagomeryx parvulus</i>		+	+	Л
<i>Lagomeryx pumilio</i>		+		С (Т)
<i>Procervulus dichotomus</i>		+	+	С (Т)
<i>Procervulus praelucidus</i>	+	+	+	Л
Bovidae				
<i>Brachyotragus n. g. artenensis</i>		+	+	Л/Т
<i>Eotragus bavaricus</i> nov. sp.		+	+	Л

Примечание: Л – листоядный тип; С (Т) – смешанный с доминированием травы; Л/Т – смешанный тип питания.

за другим рубежом видообразования с длительностью по 0.5–3 млн лет (рис. 14). Такие пульсации дивергентной эволюции и формирований сообществ у жвачных совпадают с периодами глобальных изменений климата и растительности на земле (Fernandez, Vrba, 2005).

В первой половине миоцена сообщества Европы имели иной видовой состав, существенно отличающийся от современных региональных сообществ (Вислобокова, 2006). Обновленный видовой состав европейской фауны раннего и среднего миоцена представлен в табл. 7. Рассматриваемое сообщество жвачных Германии относится к карстовой экосистеме. Карстовые ландшафты существуют с мелового периода и характеризуются наличием денудаций в известняковых и доломитовых породах. Карстовый ландшафт Германии формировался вследствие древних

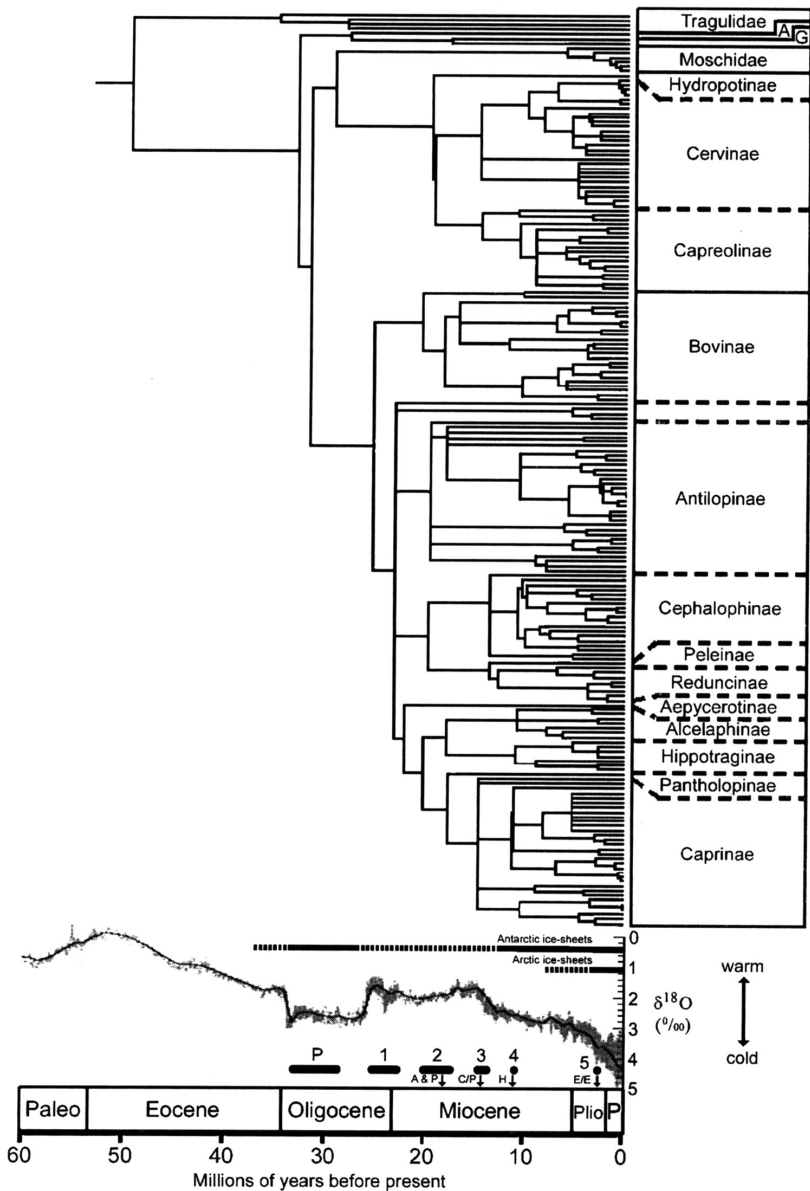


Рис. 14. Филогенетическое древо для 197 современных видов жвачных (объединены в семейства и подсемейства) и время их дивергенции (по: Fernandez, Vrba, 2005). P (над горизонтальной прерывистой линией) – рубежи радиации таксонов жвачных; 1–5 – рубежи видообразования у Cervidae и Bovidae. Буквы под прерывистыми горизонтальными линиями: A – *Anchitherium*, P – слонообразные, C/P – *Conohyus/Pliopithecus*, H – *Hipparion*, E/E – слоны/лошади.

рельефообразующих процессов. Для карстов типичны изолированные останцы с обрывистыми склонами с крутизной до 60–70°. В качестве его разновидностей встречаются карсты в виде ленточных вытянутых групп холмов, разделенных горизонтальными площадками. Практически все карсты покрыты густой древесной растительностью с хорошо развитым подлеском из влаголюбивых видов, например ивы. Состав древесной растительности, произрастающей на склонах, ступенчатых террасах и верхней части логов, весьма разнообразен (Кемре, 1994; Mark, 2005). Следовательно, карстовые ландшафты были богаты как кормовыми ресурсами, так и защитными условиями, необходимыми для обитания жвачных мелкого размерного класса.

Как видно из табл. 7 карстовая палеобиота характеризуется значительным видовым разнообразием. В Европе, в частности на территории Германии, в сообществе жвачных были широко представлены олени (5 видов), палеомерициды (3–4 вида) и «кабарговые» (3 вида). Для сравнения отметим, что в современной европейской фауне состав основных таксономических групп жвачных – Cervidae и Bovidae, представлен широко и включает соответственно 5 и 5 видов. На протяжении нижнего миоцена в этом регионе существовали также *Andegameryx serus* (Hypertragulidae), *Brachyotragus* n. g. *artenensis* и *Eotragus bavaricus* n. sp. (Bovidae). Из 13 исследованных ископаемых видов жвачных, заселявших карстовые ландшафты Германии, девять видов отнесены к потребителям листвы и молодых побегов. У четырех видов выявлено преобладание в диете травянистой растительности. Лишь один вид из семейства Bovidae имел смешанный тип питания. Все виды, включенные в состав европейских «кабарговых», являлись типичными браузерными (Kaiser, Rössner, 2007).

Некоторые виды из представленных родовых таксонов в сообществах жвачных, например *Micromeryx* и *Pomelomeryx*, были частью массовых переселений кабарговых из Азии в Европу, наблюдавшихся в верхнем олигоцене и нижнем миоцене. В целом же состав европейского сообщества и их адаптивные признаки указывают на существование трех четко выраженных экологических направлений в развитии жвачных в начале миоцена. Первая адаптивная группа включала *Pomelomeryx*, *Oriomeryx* и *Bedomeryx*, представители которой вместе с *Amphytragulus* образовывали кластер из видов с относительно крупными размерами тела и эволюционно связанных с Palaeomerycidae. Второе экологическое направление было представлено *Dremotherium* и *Micromeryx*, у которых морфология зубной системы сходна с таковой Cervidae. Третье направление в эволюции европейских жвачных формировалось, а точнее завершалось, андегамериксами. Филогенетические отношения между *Andegameryx* и представителями двух других вышеупомянутых эволюционных линий, а также между обитавшими представителями в нижнем миоцене европейскими Bovidae и Giraffidae, представляются проблематичными

из-за существенных различий в диагностических признаках таксонов (Ferrandini et al., 2000).

Европейская фауна парнокопытных, сложившаяся в среднем миоцене, просуществовала до мессинского кризиса и постепенно вымирала, как свидетельствуют палеонтологические данные, с валлезии (MN10) до среднего туролия (MN12), включая например ископаемых представителей двух родов кабарговых – *Micromeryx* и *Hispanomeryx* (Sanchez, Morales, 2006). Некоторые миоценовые виды просуществовали до плиоцена. Следующая волна пришельцев полорогих и оленьих из Азии в Европу наблюдалась с плиоцена до середины плейстоцена, о чем свидетельствуют остатки костного материала из слоев одинакового возраста Азии и Европы (Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930; Trassaert, 1938). На этот геологический период приходится появление в фауне Евразии значительного числа современных родов и видов не только из семейства Bovidae, но и Cervidae. Их ареалы формируются в широтном направлении, некоторые из них простираются через весь евразийский материк (Pilgrim, 1939; Teilhard de Chardin, Leroy, 1942; Борисяк, Беляева, 1948; Вислобокова, 2006). Существенные перестройки региональных фаун происходили также на границах раннего и среднего плиоцена (около 3.6 млн лет назад), среднего и позднего плиоцена (около 2.6 млн лет), плиоцена и плейстоцена (1.8 млн лет). Одна из крупных перестроек в составе сообществ парнокопытных, наблюдаемая на рубеже раннего и среднего плейстоцена, была связана с очередным похолоданием, усилением зональности и формированием субарктической фауны (Azzaroli et al., 1988; Gliozzi et al., 1997; Вангенгейм и др., 1998; Вислобокова, 2006).

Как было показано выше, на территории Евразии региональные тренды распределения видового богатства парнокопытных модифицируются особенностями горного рельефа и прилегающих областей, а также распределением растительности. Тайга северной части Азии и смешанные леса Европы, простирающиеся вдоль горных цепей, теснейшим образом связаны с хребтами Тибета и Гималаев. Особенности пояса хвойно-широколиственных лесов и специфика гор юга Палеарктики создают как широтные, так и долготные дробления зоогеографической области на региональные зоны, к которым тяготеют те или иные фаунистические комплексы парнокопытных. Характер взаимосвязи рассматриваемых сообществ Artiodactyla проявляется, прежде всего, через цепь перекрывающихся ареалов видовых популяций, реже родовых таксонов, в пределах Палеарктической области. На рис. 15 показан разрыв между гималайско-индо-малайскими фаунистическими комплексами и региональными сообществами парнокопытных Евразии, которые группируются в отдельные кластеры родовых таксонов, характеризующие типы горных фаун.

В состав фауны парнокопытных Вьетнама входят 16 видов (Кузнецов, 2006), образующих единое сообщество, о чем свидетельствует одновер-

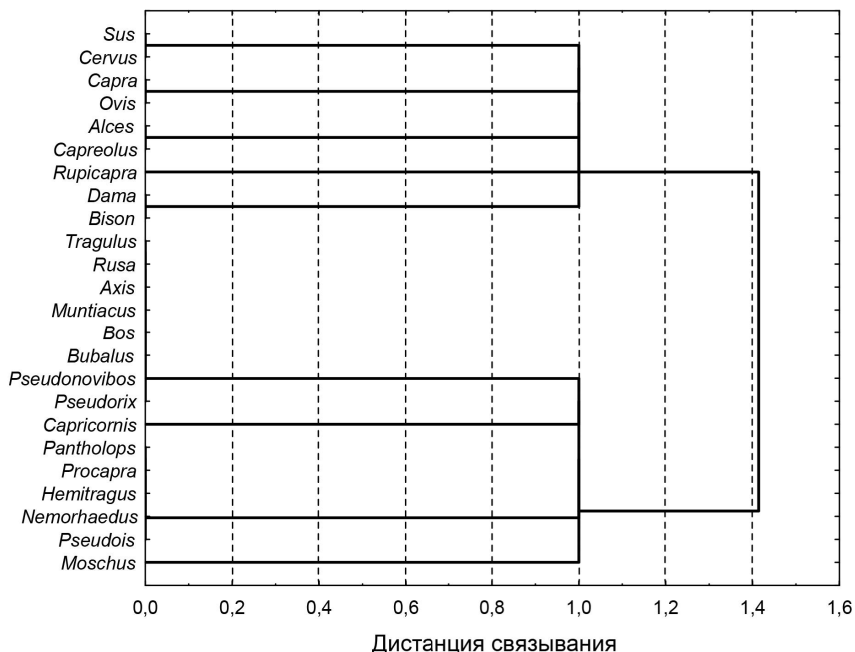


Рис. 15. Дендрограмма кластерного анализа (UPGMA) дистанций Махаланобиса между гималайско-индо-малайскими и европейскими родовыми группами в сообществах парнокопытных.

шинное распределение видов по широтному градиенту (рис. 16). Являясь обитателями тропических лесов, ареалы всех видов, за исключением областей распространения кабана и кабарги, находятся в составе Индо-Малайской географической области. Фауна Вьетнама и соседних стран прошла путь самостоятельного развития в региональном очаге, а вид-вселенец (кабан) скорее не связывает, а только подчеркивает обособленность двух соседних зоогеографических областей.

Среди 14 видов парнокопытных тибетско-гималайского сообщества лишь два из них являются реликтами региона (оронго, гималайский тар), другие же виды тяготеют к горно-таежным фаунам, лежащим преимущественно западнее, в меньшей степени севернее и восточнее. Например, ископаемые представители современных родов *Nemorhaedus* (*N. meneghinii*), *Capricornis* и *Hemitragus* были широко распространены в плиоцене от Тихого до Атлантического океана. Представители этих родов населяли скалистые участки гор, поросшие лесом, но вымерли в плейстоцене на территории Европы, сохранив свои очаги обитания в Юго-Восточной Азии, включая Дальний Восток и Японию (Wallace, 1913; Schaub, 1922, 1928; Абрамов, 1939; Соколов, 1953;

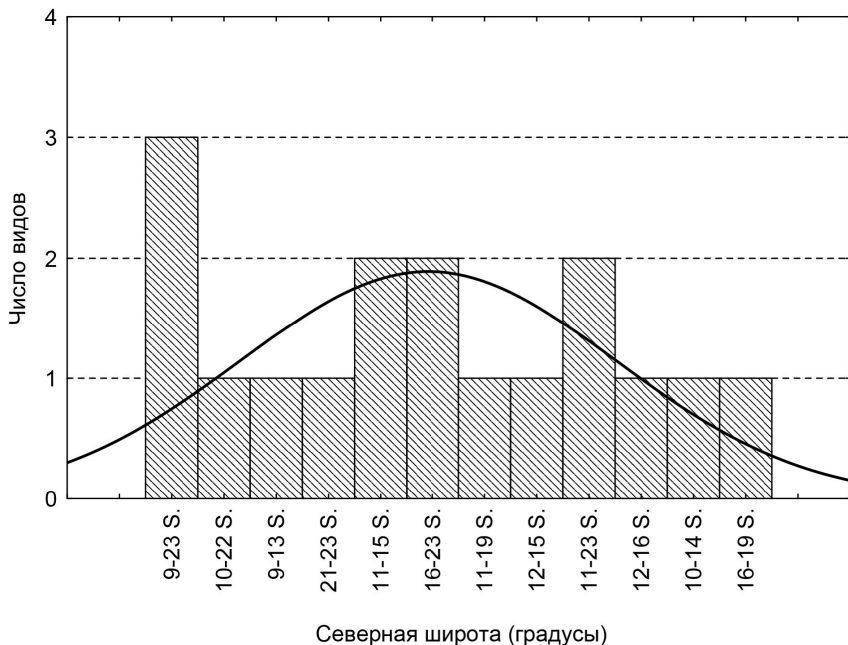


Рис. 16. Распределение видовых ареалов сообщества парнокопытных тропического леса (Вьетнам) по широтному градиенту.

Wilson, Mittermeier, 2011). Особенно ярко эта общность сохраняется и прослеживается через цепь ареалов представителей родов *Capra* и *Ovis*. Ареал нижне-плейстоценового *Capra prisca* простирался до Атлантического океана, к концу плейстоцена вид заселил горы южной Сибири и проник в Африку. Некогда сплошной ареал ископаемой формы в дальнейшем подвергся мозаичной фрагментации, что способствовало географическому видообразованию современных видов (Соколов, 1953) с высоким видовым богатством на Кавказе (Данилкин, 2005). Сходное историческое развитие прошли представители рода *Ovis*, ареал которых формировался под влиянием глобальных закономерностей и показан на рис. 17. Так к концу плейстоцена ископаемые бараны (*O. zdanskyi*, *O. schantungensis*) вымерли за исключением мелкой муфлонообразной формы *Ovis ophion*, являющейся реликтом европейского фаунистического комплекса (Teilhard de Chadrin, Piveteau, 1930; Bohlin, 1938). Сохранившиеся в Малой Азии и на о. Кипр, примитивные бараны послужили исходной формой для расселения всей группы *Ovis* по Евразии и Северной Америке (Насонов, 1923; Соколов, 1953; Железнов-Чукотский, 1994), а различия в апоморфиях (форме рогов) служат до сих пор диагностическим признаком для разделения баранов Евразии на подвидовые формы (Цалкин, 1951).

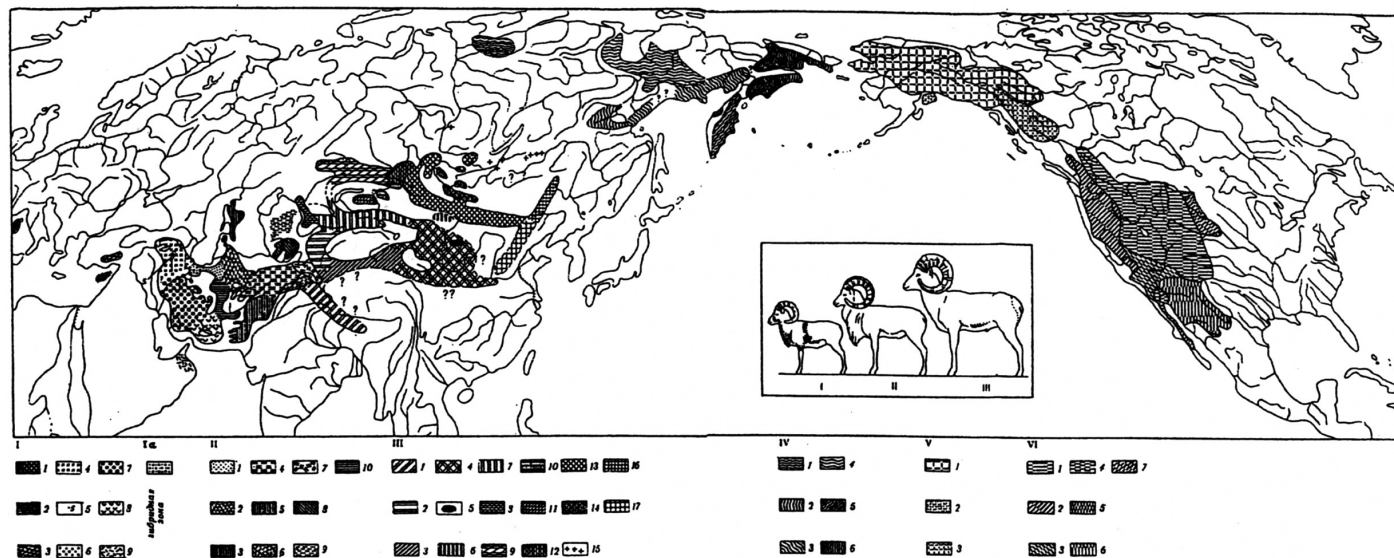


Рис. 17. Распространение и локализация форм баранов в Голарктике (по: Воронцов и др., 1972 а, б; из: Данилкин, 2005).
 I – ареал муфлона (формы): 1 – *musimon*, 2 – *ophion*, 3 – *anatolica*, 4 – *gmelini*, 5 – *urmiana*, 6 – *orientalis*, 7 – *isphaganica*, 8 – *laristanica*, 9 – subsp. ?; Ia – гибридная зона; II – ареал уриала: 1 – *dolgopolovi*, 2 – *varentzovi*, 3 – *arcal*, 4 – *cycloceros*, 5 – *blanfordi*, 6 – *punjabensis*, 7 – *vignei*, 8 – *bochariensis*, 9 – *severtzovi* (позднее отнесена к архуру – А.Д.), 10 – subsp. ?; III – ареал архара: 1 – *hodgsoni*, 2 – *polii*, 3 – *dalailamae*, 4 – *darvini*, 5 – *kozlovi*, 6 – *intermedia*, 7 – *karelini*, 8 – *nigrimontana*, 9 – *collini*, 10 – *sairensis*, 11 – *littledalei*, 12 – *ammon*, 13 – *przewalskii*, 14 – *mongolica*, 15 – *daurica*, 16 – *jubata*, 17 – subsp. ?; IV – ареал азиатского снежного барана: 1 – *borealis*, 2 – *potanini*, 3 – *alleni*, 4 – *lydekkeri*, 5 – *nicicola*, 6 – subsp. ?; V – ареал аляскинского снежного барана: 1 – *dalli*, 2 – *kenainensis*, 3 – *stonei*; VI – ареал канадского снежного барана: 1 – *canadensis*, 2 – *californica*, 3 – *nelsoni*, 4 – *cremnobates*, 5 – *weemsi*, 6 – *mexicana*, 7 – *auduboni*. В рамке – относительные размеры диких баранов: 1 – муфлона с о. Корсика, 2 – уриала из Афганистана, 3 – аргали с Алтая.

В заключение отметим, что все рассмотренные сообщества парнокопытных представлены большим числом видов, имеющих разный эволюционный возраст. Те сообщества, которые находятся в зонах формообразования семейств, в большей степени дифференцированы экологически, их ареалы не обширны по площади, а их принадлежность к основным фаунистическим комплексам маркируют виды-индикаторы. Особо внимания заслуживает тот факт, что видовое богатство основных сообществ определяется в большей степени высотным, чем зональным распределением растительности в горных системах. Как было показано выше, периферийные сообщества сложены, преимущественно, из эволюционно молодых видов двух филогенетических линий – полорогих и оленьих, для которых характерны полизональные ареалы. При всем многообразии структур сообществ в их составе прослеживается общая закономерность: в основных сообществах виды-индикаторы являются конечными звеньями эволюции филогенетических линий, которые соответствуют сопутствующим древним ландшафтам, сформировавшимся на единой территории. Кроме того, в основных сообществах видовой состав относительно постоянен, в периферийных же комплексах отдельные филогенетические линии полорогих лишь прошли этап дифференциации видов на подвидовые формы, возраст которых не древнее среднего плейстоцена. Основные рубежи преобразования сообществ парнокопытных Евразии отражают существенные плейстоцен-плейстоценовые колебания климата, приведшие к образованию ледникового щита и последующему обновлению ландшафтов в северном полушарии. Наблюдаемые в прошлом периодические смены региональных фаун были связаны с вымиранием отдельных или групп видов, а также с расширением области обитания или с утратой части видовых ареалов, что служило причиной либо смещения фаун, либо их полного обновления. Рассматривая современные сообщества как системы взаимодействующих видовых популяций, необходимо определить и обсудить те факторы, которые, по всей видимости, обуславливают степень их внутренней организации.

ГЛАВА 4. КОНКУРЕНЦИЯ И ТРОФИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ

Биологическое богатство индивидуального сообщества определяется совокупностью факторов среды, важнейшим из которых является обилие и доступность пищи. Распределение видовых популяций по пространству обусловлено, в конечном счете, их устойчивостью к физическим условиям, которые определяют их фундаментальную нишу. Виды одного сообщества, занимая разные местообитания при разной численности популяций, оказывают один на другого неодинаковые воздействия через упорядоченное использование пространства в соответствии со своей трофической специализацией, т. е. через реализованную нишу. Наблюдаемый диапазон различий между фундаментальными и реализованными нишами у разных видов бывает настолько существенным, что их показатели различий в конечном итоге влияют на структуру экосистем. (Grinnell, 1917; Elton, 1927; Tilman, 1997, 1999).

В экспериментальных исследованиях было показано, что взаимодействие между двумя и более видовыми популяциями часто сказывается на выживании одной из них, которое трактуется как межвидовая конкуренция, а наблюдаемое при этом экологическое разделение популяций получило название принципа конкурентного исключения как главного догмата экологии (Gause, 1934; Hardin, 1960; Hutchinson, 1975; Palmer, 1994). Межвидовая конкуренция, наряду с хищничеством, признается одним из главных способов, влияющих на упаковку видов, видовое богатство и структурную организацию всех сообществ в животном мире (Джиллер, 1988; Одум, 1975).

4.1. Трофическая конкуренция как фактор разделения видов по экологическим нишам

Модель трофической конкуренции между двумя видами, изложенная Лотка-Вольтерра, возможна лишь в том случае, если их численности ограничиваются разными факторами (Lotka, 1925; Volterra, 1926). Однако разработанная модель не содержит прямых указаний на то, сколь велико должно быть различие в численности для обеспечения длительного сосуществования видов. Важный шаг на пути к выяснению эмпирических различий, необходимых для выявления длительного сосуществования видов в изменчивой среде, сделали Мэй и Мак-Артур, определившие зависимость видового разнообразия от основного фактора – диапазона трофических ресурсов (May, MacArthur, 1972). На рис. 18 показана теоретическая модель конкуренции при перекрытии экологических ниш через «функцию использования ресурса», изменчивого по одному

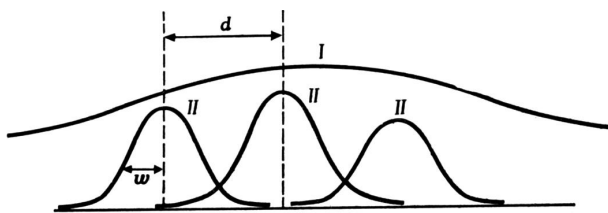


Рис. 18. Графики функции использования ресурсов. I – запас ресурса используется одним видом; II – функции использования ресурса для разных видов; w – среднее квадратичное отклонение функции использования ресурса, d – расстояние между максимумами соответствующих функций; виды конкурируют за изменчивый по одному параметру ресурс (по: Смит, 1976).

параметру при обитании в местообитании нескольких видов. Эта модель довольно хорошо объясняет возможность конкуренции за трофические ресурсы в тех случаях, когда одни виды замещают другие при их распределении по высотным поясам.

Число сосуществующих в условиях конкуренции видов определяется объемом доступных для них трофических ресурсов. Как было показано в ряде работ, число видов в конкретном местообитании не может превышать количество наличных ресурсов, определяемых выживание самих видов. Новые обобщенные концепции учитывают также климатические и другие, не зависящие от плотности условия, являющиеся важными факторами, ограничивающие численность видов в сообществах. Кроме того, при математическом моделировании для выявления общих экологических закономерностей возникают затруднения в связи с определением самого понятия «ресурс» (MacArthur, Levins, 1964; Levin, 1970).

Для объяснения понижения жизнеспособности видов-доминантов растительоядных животных в условиях усиления воздействия физической среды, в результате которого повышается в целом видовое богатство, была предложена классификация механизмов организации сообщества, основанная на воздействиях внешних факторов. Дж. Коннелл предложил модель, объясняющую при каких условиях межвидовая конкуренция становится главной организующей силой сообществ. Эта зависимость показана на рис. 19. Автор концепции полагает, «что в очень суровых условиях среды численность популяций падает ниже тех уровней, при которых они конкурируют, в результате изреживания под воздействием физических факторов, а при благоприятных условиях – под воздействием хищников» (Connell, 1980; цит. по: Джиллер, 1988: 88). Некоторые авторы придерживаются другого мнения, полагая, что в сообществах с небольшим числом трофических уровней конкуренция является всеобщим организующим фактором, при этом по мере увеличения числа трофических уровней и числа видов возрастает роль хищни-

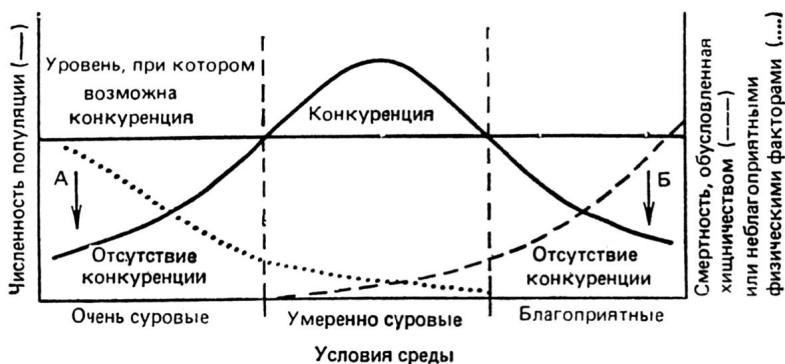


Рис. 19. Классификация механизмов организации сообщества, основанная на воздействиях внешних факторов. А – численность популяции ограничивается неблагоприятными физическими факторами; Б – численность популяции ограничивается интенсивным хищничеством (по: Connell, 1980).

ков в регуляции численности. Существует также крайняя точка зрения, согласно которой конкуренция свойственна только плотоядным, но не среди строго растительноядных видов (Hairston et al., 1960). Имеются полевые данные для наземных животных свидетельствующие в пользу того факта, что среди мелких животных конкуренция выражена слабее, чем среди крупных форм (Schoener, 1983; Connell, 1983).

Влияние межвидовой конкуренции на специализацию видов подтверждается отчасти разделением жвачных на три группы с типами питания: а) потребителей травянистой растительности, доля которой в диете видов превышает 75%; б) потребителей листовой массы, включает виды, у которых доля травы составляет менее 25% и в) потребителей смешанных кормов, травяная диета которых колеблется от 25 до 75% (Hofmann, Stewart, 1972). В более поздней работе 115 видов копытных на основании анализа 22 признаков черепа были разделены на шесть диетических групп в зависимости от характера местообитаний (открытых и закрытых), причем у тропических обитателей были выделены два подтипа – фруктоядный и преимущественных ощипывателей листвы (Mendoza et al., 2002). Редко встречаемый всеядный тип свойствен кабану, который добывает корм с поверхности земли и благодаря роющей деятельности спектр кормов вида расширяется за счет поступления его из почвенного слоя (см. Данилкин, 2002). Для оленьков характерна фруктоядность и фуражирование в пределах нижнего яруса тропического леса (Кузнецов, 2006). При всей важности значения конкуренции как регулирующего фактора в сообществах парнокопытных все-таки имеет смысл еще раз рассмотреть проблему специализации на континентальном масштабе и отдельно для каждого регионального фаунистического комплекса.

Проведенный нами анализ выявил унимодальную форму зависимости числа видов от градиента трофической специализации в Палеарктической области. Установленная закономерность изменения видового состава с разной специализацией получена на основании сравнения данных о числе видов в локальных сообществах (рис. 20). Так, из 32 проанализированных видов стратегии смешанного питания придерживается подавляющее количество видов (28), что составляет 88% состава сообществ. На континентальном уровне доля видов с экологическими нишами как потребителей смешанных кормов у представителей полорогих достигает 56%. Континентальная экосистема с унимодальной зависимостью распределяется на градиенте специализации благодаря преобладанию в сообществах видов со смешанным типом питания, который определяется совокупностью видов из закрытых и открытых биотопов горных систем. В Западных Гималаях доля видов со смешанным типом питания открытых местообитаний незначительно превосходит число видов-миксеров закрытых биотопов. Явная зависимость унимодальной формы распределения видов по градиенту специализации обнаружена во всех региональных сообществах парнокопытных, что свидетельствует об общей тенденции разделения видов по нишам в Палеарктике. Количество видов с другими типами специализации ничтожно мало и не превышает двух видов в каждом региональном сообществе. Высокоспециализированные виды встречаются как среди представителей полорогих, так и среди оленьих, которые представлены в сообществах единичными видами. Поскольку «горбатая» форма зависимости числа видов часто обнаруживается по другим градиентам, такую форму предло-

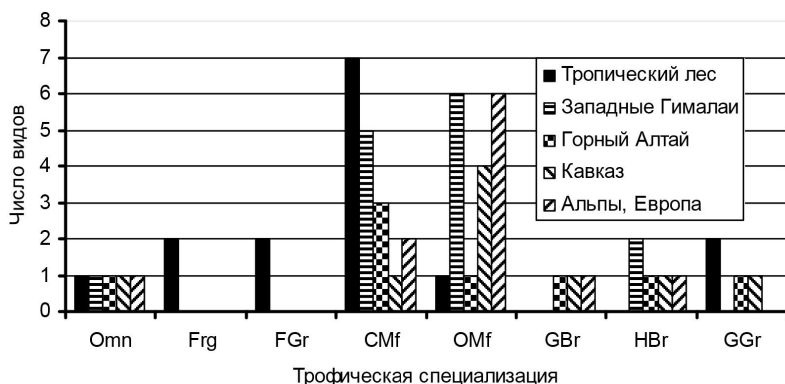


Рис. 20. Распределение видов по нишам в региональных сообществах парнокопытных по градиенту трофической специализации. Omn – всеядные виды; FrG – фруктоядные; GBr – листовядные; HBr – листовядные высшего уровня; GGf – главные травоядные; FGf – потребители свежей травы; CMf – виды со смешанным типом питания закрытых (лесных) местообитаний; OMf – виды со смешанным типом питания открытых (горных) местообитаний (типы питания по: Bodmer 1990; Mendoza et al., 2002).

жили рассматривать в качестве универсальной эмпирической закономерности, косвенно подтверждающей конкуренцию (Бигон и др., 1989; Graham, Duda, 2011).

Особый интерес представляет распределение видов по градиенту трофической специализации в Индо-Малайской зоогеографической области с особым рассмотрением обитателей тропического леса Вьетнама. Эмпирическими данными для анализа послужили материалы, опубликованные в фундаментальной работе Г.В. Кузнецовым (2006). Как и в других региональных сообществах, фаунистический комплекс тропического леса включает шесть групп видов (всего 15 видов) с ярко выраженной трофической специализацией (рис. 21). Из них 53% являются потребителями смешанных кормов с преобладанием видов (около 47%) закрытых местообитаний с равным участием представителей полорогих и оленьих. Приведенные эмпирические данные свидетельствуют о наличии возможной межвидовой конкуренции среди представителей двух семейств парнокопытных, так как виды этих таксонов используют один и тот же ресурс. Согласно критериям конкуренции, взаимодействия, ведущие к исключению, должны были проявляться скорее между двумя высокоспециализированными видами рода *Tragulus* с разными массами тела, что обеспечивало бы вытеснение одного вида другим. В действительности же *T. javanicus* и *T. napu* являются аллопатричными видами, ареалы которых не перекрываются, а низкие показатели плотности и численности не достигают тех уровней для быстрого расселения большого оленка в северном направлении. Следовательно, экологические и фундаментальные ниши двух родственных видов полностью разобщены, что исключает межвидовую конкуренцию.

Как было показано другими авторами, растительноядные виды, приспособленные к тропическим лесам, имеют постоянно используемые участки обитания меньшей площади из расчета на массу тела, чем палеарктические формы. Некоторые из них выработали крайне специализированную трофическую стратегию для существования на растительном детрите и опадающих плодах (Smythe, 1970). Среди оленьих встречаются типичные ошпыватели листвы, например аксис, но значительное число оленей включают в свой рацион также травяную растительность. Пастбищные газеры Южной Индии еще не достигли большого разнообразия и трофической дифференциации, свойственной парнокопытным в старых саваннах восточной Африки. На это указывает низкая общая биомасса копытных Юго-Восточной Азии, основанная на показателях общей плотности, при сопоставлении с африканскими местообитаниями (Eisenberg, Lockhart, 1972; Eisenberg, Seidensticker, 1976). В сообществе Южной Азии в качестве доминантов по биомассе выделяются только представители родов *Bos* и *Bubalus* (McKay, Eisenberg, 1974).

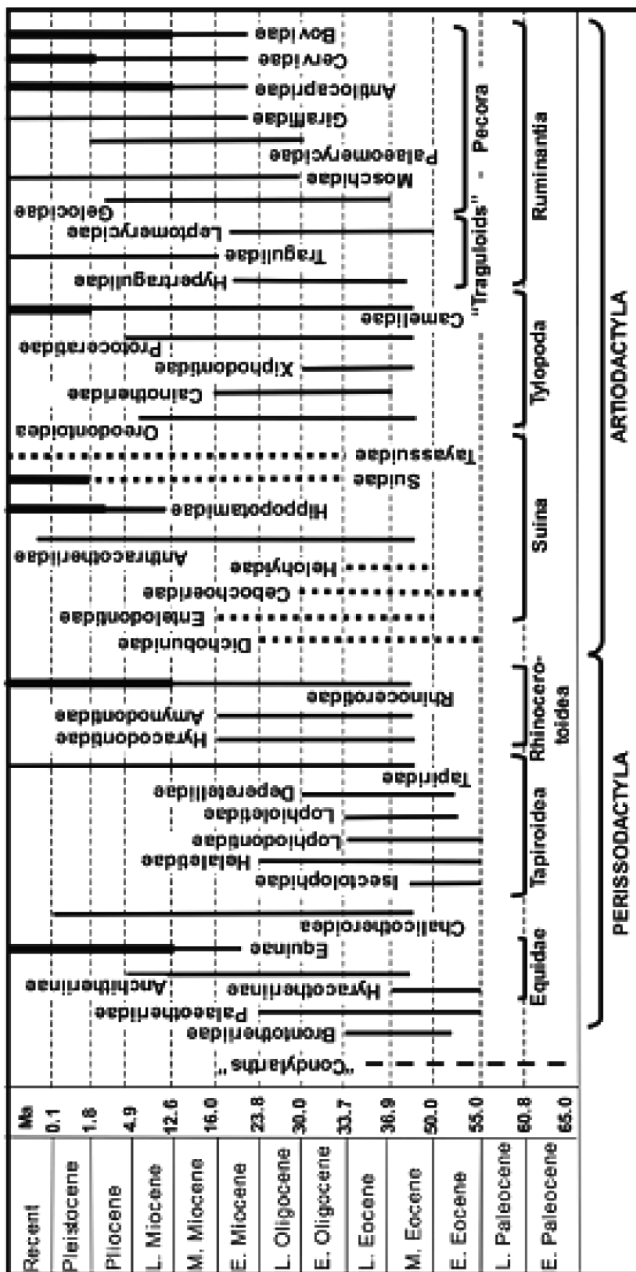


Рис. 21. Временные ряды семейств копытных и их трофическая специализация: пунктирные вертикальные линии – всеядные группы; сплошные линии – листоядные группы (браузеры); выделенные (толстые) линии – травоядные группы (пастыри) (из: Janis, 2008).

Наличие палеонтологических данных позволило исследователям проследить смену трофических уровней у парнокопытных в течение эволюционного времени. Появление первых grazers датируется верхним олигоценом, около 25 млн лет назад (Gordon, 2003; Bodmer, Ward, 2006; Janis, 2008). Среди жвачных, начиная с верхнего миоцена (около 12.6 млн лет), число травоядных резко возрастает сначала в семействе Bovidae затем среди Cervidae, и grazers начинают преобладать над браузеры (рис. 21). Сходная связь специализации в ходе эволюции парнокопытных Северной Америки в неогене показана на рис. 22. С конца нижнего миоцена здесь прослеживается возрастание доли родовых групп grazers и миксеров, достигших пикового разнообразия к середине миоцена, после чего последовало постепенное снижение их богатства до плиоцена включительно. Родовые таксоны с преобладанием листоядности (браузеры) преобладали до среднего миоцена и снижали свое разнообразие более быстрыми темпами, чем группы с другими трофическими уровнями. Глобальная смена таксономического состава не сопровождалась вторжением гипсодонтных травоядных представителей в экосистемы, освобожденные брахиодонтными листоядными таксонами (Janis et al., 2000). Подмеченный факт позволяет по иному оценить связь специализации в эволюции парнокопытных через роль видообразования и расселения видов без прямого участия механизма конкурентного исключения. Отметим, что середина миоцена является рубежом снижения брахиодонтных таксонов в западной части Евразии (Fortelius et al., 1996) и всего видового богатства, например, на территории Пакистана (Flynn et

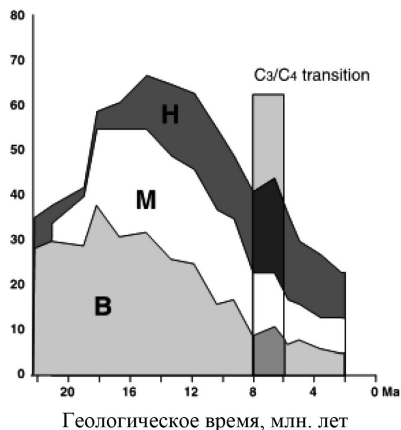


Рис. 22. Изменение разнообразия родовых таксонов парнокопытных Северной Америки в неогене: Н – ископаемые роды с гипсодонтными коренными зубами, потребители травы; В – ископаемые роды с брахиодонтными коренными зубами, потребители листьев; М – потребители смешанных кормов, в группу мезодонтных родов включены также grazers; на оси ординат число родов (из: Janis et al., 2000).

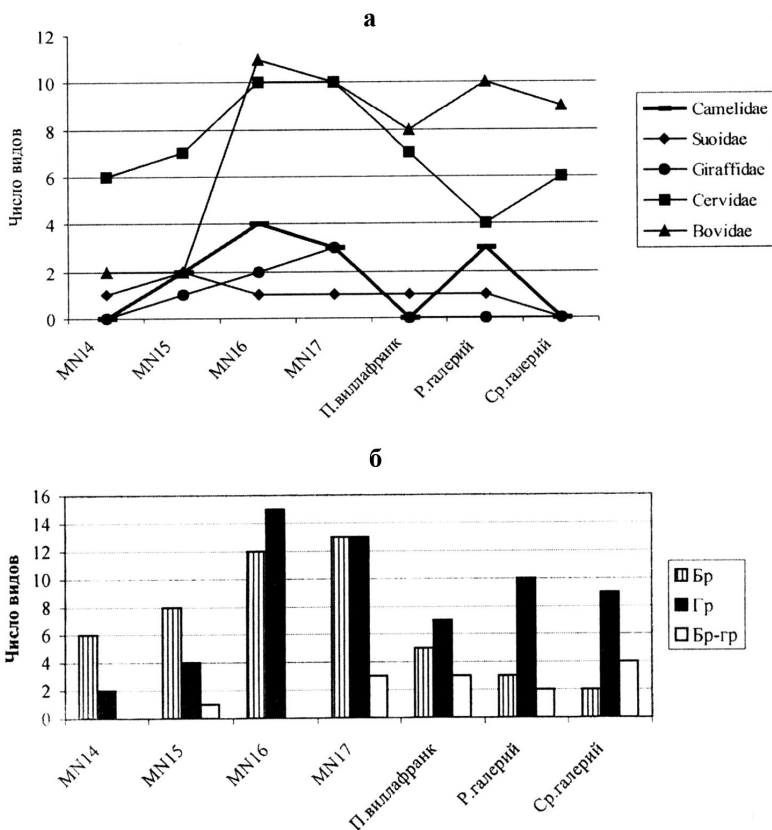


Рис. 23. Изменение биоразнообразия (а) и пищевых адаптаций (б) парноногих в плиоцен-плейстоцене Северной Евразии: Бр – браузеры; Гр – гразеры; Бр-Гр – браузеры-гразеры (по: Вислобокова, 2006).

al., 1998). Таким образом, процесс смен фаун с конца миоцена носил глобальный характер и сопровождался изменениями в соотношениях специализированных форм парнокопытных.

С плиоцена и до плейстоцена евразийские сообщества парнокопытных сначала обогащались, затем обеднялись видами на фоне низкого уровня присутствия таксонов со смешанным типом питания (рис. 23 а, б). Плиоценовое обогащение фауны можно объяснить прохождением сообществ через череду сукцессий растительности, а плейстоценовое снижение сокращением местообитаний, испытавших материковое оледенение. В сообществах, сложившихся совсем недавно, парнокопытные эволюционируют в направлении адаптаций к смешанному питанию. Этот тренд демонстрируют в первую очередь полорогие, преобладающие по видовому составу среди современных парнокопытных и наиболее при-

способленные к питанию травяной растительностью. Доминирование полорогих является определяющим фактором при объяснении сдвига трофической специализации в пользу видов со смешанным типом питания. Для видов со смешанным типом питания характерны широкие экологические ниши; они способны сосуществовать с другими копытными в горном ландшафте, не прибегая к конкурентному исключению, что подтверждается наличием в составе сообщества Кавказа четырех видов полорогих со сходным типом питания. Высокоспециализированные виды, как правило, представлены в сообществах одним видом (реже двумя) и не принимают участие в конкуренции из-за отсутствия симпатрических видов со сходной трофической специализацией.

Тропическая древняя среда оказалась не богаче горного ландшафта по составу видов, но менее подвержена влиянию глобальных климатических флюктуаций. В ней сложилась взаимная подгонка видов-миксеров из полорогих и оленьих в соотношении 27% к 27% (на примере Вьетнама), что свидетельствует о давнем формировании тропического сообщества и непригодности тропических местообитаний для палеарктических пришельцев. Соотношение видов с разной трофической специализацией претерпевало периодические изменения в ходе глобальных климатических изменений и следующих за ними смен фаун с доминированием в них представителей одного из семейств парнокопытных. Так, разнообразие полорогих резко увеличивается в виллафранке. Второй пик их видового богатства приходится на ранний галерий (Вислобокова, 2006). Травоядность является сравнительно недавним адаптивным приобретением парнокопытными, обусловленным расширением с конца олигоцена открытых ландшафтов с травяным покровом на всех континентах (Kowalevsky, 1873; Perez-Barberia et al., 2001).

ГЛАВА 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ: АДАПТАЦИИ К СРЕДЕ ИЛИ РЕЗУЛЬТАТ МЕЖВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ

Смещение признаков связано с экологическим сдвигом ниш. Данный феномен можно определить как процесс изменения морфологических признаков вида под действием естественного отбора, обусловленного присутствием в сообществе нескольких экологически сходных видов, между которыми могут складываться конкурентные отношения (Grant, 1972). Принято считать, что межвидовая конкуренция является наиболее важным природным фактором, приводящим к морфологическим изменениям и экологической разобщенности видов. Особенность этого фактора состоит в том, что смещение признаков происходит чаще у симпатрических видов, имеющих общий центр происхождения. В области перекрывания ареалов межвидовые популяции различаются по одному или большему числу признаков, тем самым, способствуя созданию большего видового многообразия в сообществе (Brown, Wilson, 1956; Одум, 1975).

Межвидовой конкуренции до сих пор отводится важнейшее место в концепциях, объясняющих распределение по экологическим нишам растительноядных животных (Hardin, 1960; Peterson et al., 1999; Wiens et al., 2010). Являясь мощным фактором экологии сообществ, конкуренция между неродственными видами выявлена лишь в редких случаях. Это служит доводом в пользу того факта, что сложные межвидовые отношения формируются как биотическими, так и физическими компонентами экосистем (Джиллер, 1988). Если внутривидовая конкуренция способствует расширению реализованной ниши благодаря повышению морфологической и поведенческой адаптациям, то межвидовая конкуренция ограничивает спектр потребляемых видами кормов, тем самым снижает размеры кормовой территории, способствуя появлению более специализированных консументов. Гипотеза «специализации» предполагает увеличение числа видов с узкими нишами в богатой среде и снижение видового состава с широкими нишами в обедненной среде (Пианка, 1981; Бигон и др., 1989; Букварева, Алещенко, 2013). Таким образом, при возрастании видового разнообразия сообществ происходит все большее разделение ниш и увеличение числа видов с узкой пищевой специализацией.

Как показывают математические модели, смещение морфологических признаков возможно только в тех случаях, когда в экологии видов доминирующую роль играет один ресурс. Такое требование гипотезы не соответствует кормовым предпочтениям представителей парнокопытных, трофические ресурсы которых не относятся к главным лимитирующим факторам из-за широкого спектра потребляемых кормов. У видов, вхо-

дящих в сообщество, морфологические различия уже бывают настолько велики, что не требуется дальнейшего смещения признаков в зонах их симпатрии. Обнаруженная разнообразная изменчивость морфологических структур, скорее всего, связана с адаптациями к среде обитания. Такие изменения в морфологии парнокопытных выявлены в ряде работ. Рассмотрим результаты исследований палеонтологов, показавших как изменялись гомологичные признаки парнокопытных в ходе эволюции.

5.1. Закономерности эволюции гомологичных признаков

Закономерности становления гомологии у представителей семейств жвачных исследователи изучают обычно через сходство морфологических структур, а также последовательное их эволюционное закрепление в ходе естественного отбора, что помогает лучше понять общие свойства экосистем, в том числе и сообществ. Эволюционная морфология и экология играют важную роль в этих исследованиях, поскольку оба направления дополняют друг друга. Не случайно гомологичные признаки широко используются в систематике для выделения видов, родов и семейств. Такой подход подразумевает широкое понятие гомологии как процесса развития многообразия морфологических структур во взаимосвязи со средой обитания (Love, 2007; Matthen, 2007). Исходно же гомология ранее понималась как развитие морфологических структур вне связи с их функциями, хотя адаптивность гомологичных признаков, как отмечал еще Майверт (Mivart, 1870), допускалась.

Неоднородность среды является важным фактором в преобразовании морфологических признаков в ходе эволюции у Artiodactyla. Для того, чтобы объяснить особенности структур сообществ, необходимо понять закономерности преобразований гомологичных морфологических признаков как основы видообразования. Широкий ряд однотипных морфологических подобию прослеживается у древнейших предковых таксонов и у ныне живущих видов жвачных без существенных преобразований общих черт строения. Некоторые морфологические структуры имеют адаптивное значение или приобретают особые черты специализации у ряда таксонов (Шмальгаузен, 1939; Северцов, 1949). Комплекс признаков, объединяющих рецентные формы с ископаемыми, имеющими прямого предка, а также общие черты в их морфологии, принято относить к гомологичным или синапоморфным признакам (Борисяк, 1944; Татаринев, 2004). Понятие гомологии, ранее предложенное Оуэном (Owen, 1848), широко применяется в биологии, а само явление исследователи связывают с эволюционным процессом, как и причины происхождения тождественных признаков (Hennig, 1950, 1966).

Гомологичные признаки выявляются при проведении сравнительного анализа. Трудность их классификации объясняется признанием не-

равноценности отдельных морфологических признаков, используемых исследователями для установления их роли в филогенетическом родстве. Одним из основных подходов современной классификации гомологии является иерархическое соотношение «часть–целое», когда между разными частями (органами, тканями, субклеточными структурами) животного организма устанавливаются соответствия с целым или сходством лишь частей, характеризующих виды, роды и семейства. Соответствия частей единого целого отнесены к сериальной гомологии, а соответствия надорганизменного уровня – к специальной гомологии (Woodger, 1945; Гиляров, 1964; Jardine, 1967; Roth, 1991; Haszprunar, 1992; Rieppel, 1994; Ghiselin, 2005; Павлинов, Любарский, 2011).

Для жвачных классификация гомологичных признаков и их типология полностью не исследованы, а известные параллелизмы в морфологии отдельных таксонов подотряда Ресога интерпретируются как результаты действия естественного отбора. При изучении морфологических и анатомических признаков, например кабарговых, К.К. Флеров (1952) выделил у современной кабарги множество черт сходства с представителями Tragulidae – древнейшей группы современных парнокопытных. Признаки, свойственные оленьковым, нередко трактуются как примитивные (плезиоморфные), которые являются исходными для таксонов высшего порядка парнокопытных.

Вопросам общей гомологии жвачных посвящено значительное количество работ зарубежных и отечественных авторов (Kowalevsky, 1873, 1873–1874; Ковалевский, 1875 (1960); Соколов, 1953; Webb, Taylor, 1980; Janis, Scott, 1987; Вислобокова, 1990 а; Приходько, 2015 б). Известная ранняя работа по сравнительной анатомии копытных и птиц позволила реконструировать некоторые ископаемые формы на основании частей их скелета, относящимся к двум разным классам (Owen, 1848). Подобия морфологических признаков использовались исследователями для классификации ископаемых и современных копытных (Соколов, 1953; см. Ковалевский, 1960), выяснения филогенетических отношений среди семейств высших жвачных (Janis, Scott, 1987), происхождения групп парнокопытных (Флеров, 1952; Вислобокова, 1990б) и для построения филогенетических клад Artiodactyla (Webb, Taylor, 1980).

В качестве семейств, близких к предковой группе жвачных, отнесены следующие ископаемые таксоны высшего порядка: Palaeomerycidae и Gelocidae. Archaeomerycidae, как одно из наименее специализированных семейств трагулиин, было предковым для гелоцид и высших жвачных. Родовой представитель *Archaeomeryx* одноименного семейства сохранял много архаичных свойств, подтверждающих происхождение жвачных от еще не известной палеонтологической летописи группы парнопалых, еще более примитивной, чем диакодексиды (Вислобокова, Трофимов, 2000 а).

5.1.1. Таксическая гомология

Представления о таксической гомологии были сформулированы на основании единого плана строения (архетипа) отдельных частей организмов у разных таксонов в пределах отряда и даже класса (Patterson, 1982; Rippel, 1985; Shuys, 1996; Kleisner, 2007; Павлинов, Любарский, 2011). При широкой трактовке понятия таксической гомологии к ней отнесены вторичные половые структуры жвачных, являющиеся продуктом естественного отбора. Морфологические структуры, сцепленные с полом, обычно развиты в большей степени у самцов, передаются в чреде поколений по отцовской линии без существенных преобразований в онто- и филогенезе у целых групп жвачных. Становление и развитие полового диморфизма вторичных половых признаков часто объясняется внутривидовой конкуренцией среди самцов за доступ к самкам.

Таксическая гомология столь разнообразна в своих проявлениях, что требует дальнейшего расчленения морфологических структур на подкатегории низшего порядка. У ископаемых и современных таксонов жвачных выделяются две подкатегории признаков, характеризующихся разной степенью изменчивости, обозначенные как диморфные и структурные. К первой подкатегории таксической гомологии отнесены сильно развитые верхние клыки. В состав второй подкатегории включены морфологические и фенотипические признаки, имеющие сходство структур у целого ряда групп жвачных. Выделенные признаки представляют собой неоднородные морфы со сходной дифинитивной структурой у сформировавшегося организма. Хронология появления признаков таксической гомологии в семействах парнокопытных приведена в табл. 8.

Диморфная гомология. Наличие длинных верхних клыков рассматривается исследователями как примитивный признак Ruminantia (Webb, Taylor, 1980). Хорошо развитые верхние клыки отмечены как у представителей ископаемых, так и у некоторых современных видов жвачных. Исходной группой для дальнейшего становления этого признака следует считать Canidae, у которых в поведенческом репертуаре присутствует демонстрация угрозы клыками (Овсяников и др., 1985). Клыки хищников, выполняющие функцию умерщвления жертвы при отсутствии широкой их изменчивости, могли увеличиться в размерах, закрепиться в ходе эволюции у представителей кондилартр (Condylarthra) и окончательно наследоваться палеогеновыми парнопалыми. Есть основание полагать, что у древнейшей переходной формы парнопалых, эволюционно связанной с хищниками, длинные клыки могли использоваться во внутривидовой агрессии и при становлении ритуализированных демонстраций. На следующих этапах эволюции эта категория зубов приобрела свойство признака-радикала, проходящего через все роды и семейства ископаемых жвачных до современных видов с неизменной их морфологией.

Таблица 8. Признаки таксической гомологии жвачных

Геологический возраст (млн. лет)	Семейства	Подкатегория: диморфная гомология		Подкатегория: структурная гомология			Источник информации
		Длинные верхние клыки оленькового типа	Длинные верхние клыки кабаргового типа	Одно слезное отверстие на глазнице	Наличие на конце пениса нитевидного отростка	Расчленяющая шею окраска	
Палеоцен-эоцен (66–56)	Archaeomegacidae	<i>Archaeomeryx</i>					Флеров, 1962; Webb, Taylor, 1980; Вислобокова, 2006
Ранний эоцен-миоцен (55.8–15.97)	Palaeomegacidae		<i>Palaeomeryx</i>	<i>Palaeomeryx?</i>			Janis, Scott, 1987
Эоцен-голоцен (37.2 – ныне)	Tragulidae	<i>Tragulus, Hyemoschus</i>		<i>Tragulus, Hyemoschus</i>		Все роды	Флеров, 1952; Janis, Scott, 1987; Milne-Edwards, 1864
Поздний эоцен-плиоцен (37.2–4.9)	Gelocidae	<i>Prodremotherium</i>		<i>Prodremotherium</i>			Флеров, 1962; Janis, Scott, 1987
Олигоцен (34–23) – ранний миоцен – ныне	Moschidae		<i>Micromeryx, Hispanomeryx, Moschus</i>	<i>Micromeryx? Moschus</i>	<i>Moschus</i>	<i>Moschus</i>	Флеров, 1952; Leinders, Heintz, 1980; Janis, Scott, 1987; Приходько, 2012 б
	Bovidae	Отсутствуют	Отсутствуют	Все роды, кроме <i>Tragelaphus, Bison, Bos, Bubalus</i>	Все роды		Соколов, 1953; Leinders, Heintz, 1980; Janis, Scott, 1987
	Cervidae	<i>Muntiacus</i>	<i>Amphitragulus, Dremotherium, Lagomeryx, Hydropotes</i>	У некоторых родов (<i>Dremotherium</i> и др.)			Janis, Scott, 1987; Вислобокова, 1983, 1984

Верхние клыки используются в основном жвачными, например, оленями и кабаргой, как турнирное оружие (Dubost, 1975; Приходько, 2003), что накладывает ограничения на степень их изменчивости. Известны лишь два типа клыков, различающихся по форме и размерам. Первый «оленьковый» (архаичный) тип объединяет рецентные формы с относительно короткими и утолщенными клыками, растущими вниз и в сторону, которые присущи оленям и мунтжакам (рис. 24 а). Второй «кабарговый» тип клыков имеет саблевидную форму с фронтальным изгибом и встречается у представителей кабарговых и водяного оленя (рис. 24 б). После олигоценовой дивергенции парнокопытных верхние клыки сохраняют свою идентичность в разных группах жвачных благодаря их функции и поведенческим особенностям ведения поединков. Обладатели оленькового типа наносят удары клыками снизу-вверх при боковых стойках, а кабарга применяет клыки для нанесения ударов сопернику сверху-вниз.

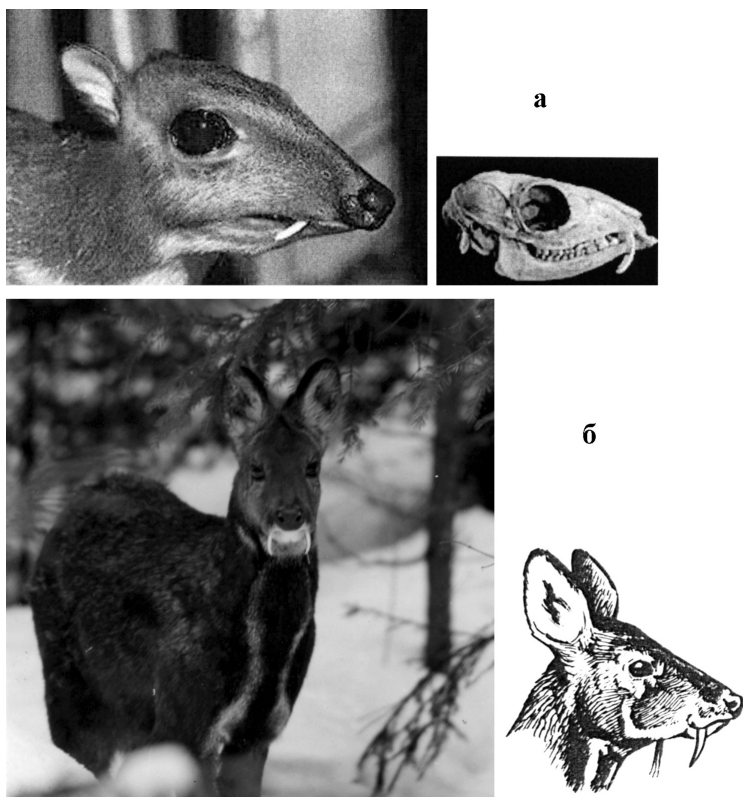


Рис. 24. Оленьковый (а) (из: Википедия, *Tragulus*) и кабарговый (б) типы клыков (рисунок В.М. Смирин).

Различия в морфологии клыков не строго аллометричны; их размеры и форма не всегда коррелируют с размерами тела. По нашим данным длина клыков, например, у кабарги в большей степени зависит от возраста самцов (Прихолько, 2003). Средние по размерам верхние клыки с расходящимися в стороны концами свойственны также ископаемым трагулинам из родов *Hypertragulus* и *Archaeomeryx* (Webb, Taylor, 1980; Вислобокова, Трофимов, 2000 *a*) и *Bachitherium* (Bouvrain, Geraads, 1985). Саблевидные клыки встречаются у представителей *Hydropotes*, *Micromeryx*, *Hispanomeryx*, *Amphitragulus*, *Dremotherium*, *Lagomeryx*, *Palaeomeryx*, *Hoplitomeryx* и у бластомерицин (Frick, 1937; Chow, Shih, 1978; Qiu et al., 1985; Janis, Scott, 1987). Клыки первого типа хорошо развиты у ныне живущих видов из родов *Muntiacus*, *Elaphodus* и у родственных ископаемых таксонов (Janis, Scott, 1987). Наличие диморфной гомологии у представителей жвачных из разных семейств объясняется ролью клыков как эффективного признака-релизера во внутривидовой конкуренции за территории и за доступ самцов к самкам в брачный период.

Сцепленная с полом диморфная гомология прослеживается на протяжении длительного периода эволюции безрогих жвачных. Длинные верхние клыки, являясь гомологичным признаком, отвечают всем требованиям концепции не только видовой (Алтухов, Рычков, 1972), но и филогенетического моноформизма. Диморфная гомология в морфологии, как правило, не обнаруживает внутривидового и тем более популяционного полиморфизма. Этот признак сохраняется у животных как на периферии исторического ареала ископаемых форм, так и у современного вида кабарговых.

Утрата клыков у представителей некоторых родовых групп, вероятно, не была обусловлена трофической конкуренцией и специализацией жвачных. В сводке по систематике млекопитающих В.Е. Соколов (1979) приводит перечень видов, у которых верхние клыки либо сохраняются у некоторых особей, либо выпадают на ранних стадиях онтогенеза или вовсе отсутствуют. В эту группу включены представители следующих родов Cervidae: *Capreolus*, *Alces*, *Cervus*, *Mazama* и *Pudu*. Утрата верхних клыков происходила, по-видимому, с конца миоцена и была обусловлена снижением роли длинных клыков во внутривидовой агрессии.

Структурная гомология. К гомологичному признаку следует отнести наличие на краю глазницы одного слезного отверстия, как признака, по которому сближаются Tragulidae, Moschidae и Bovidae (Leinders, Heintz, 1980; Janis, Scott, 1987). Предковым таксоном по этому критерию является *Tragulus*. Встречаемость признака в ряду других групп жвачных, занимающих более высокое положение на кладе филогенетического древа Artiodactyla, объясняется его вариабельностью по количеству отверстий. Сходство черепного признака в морфологии Tragulidae,

Moschidae и Bovidae обусловлено наследованием архаичного признака как части архетипа предковой формы.

Гомология среди семейств Tragulidae, Moschidae и Bovidae обнаруживается в анатомии и окраске животных современных видов. Из анатомических признаков укажем на сходство в строении препуция; у полорогих и кабарги на конце полового члена имеется нитевидный отросток (Флеров, 1952; Соколов, 1953). Фенотипическое сходство кабарговых и оленьковых затрагивает лишь окраску шеи животных. На передней стороне шеи оленьков и кабарги имеются белые или светлые полосы, которые расчленяют на части общий фон окраски этой части тела. Окрасочные признаки выполняют важную роль в визуальной коммуникации видов и, как было показано в экспериментах по кабарге, контролируются, как минимум, двумя аллелями хромосом (Приходько, 2003). Рассмотренные гомологичные признаки свидетельствуют о древнем происхождении кабарговых и их возможном родстве с представителями эоценовых форм.

5.1.2. Трансформационная гомология

Рассматриваемая категория гомологии объясняет взаимопревращение первичной морфологической структуры (или части тела) во вторичную структуру, которые имеют одни и те же эмбриональные зачатки, хотя этот критерий в большей мере характеризует онтогенетическую гомологию. Такие гомологичные структуры связаны отношением «исходное – производное», для которых свойственны непрерывность их развития в ходе дивергентной эволюции. Трансформация или генеративная гомология фиксирует лишь результат реальных превращений морфоструктур на разных этапах онтогенеза, но чаще филогенеза. Указанный характер соответствия подчеркивает динамическую направленность взаимопревращений, что отличает генеративную гомологию от таксической (Bertalanffy, 1975; Rippel, 1988, 1991; Butler, Saidel, 2000; Szucsich, Wirkner, 2007; Williams, Ebach, 2008; Павлинов, 2011).

Одним из центральных моментов трансформационной гомологии оказывается вопрос о движущих силах морфологических преобразований в эволюции жвачных. В.О. Ковалевский (Kovalevsky, 1873, 1873–1874) рассматривал этот процесс как результат поступательной редукции структур в рамках закона адаптивной иррадиации. Предложенный этим автором подход отражает связь генеративной гомологии с функцией морфоструктур, подвергающихся постоянному действию естественного отбора. Примером трансформационной гомологии служат сходства в строении дистальных отделов скелета конечностей и зубных систем жвачных, претерпевших эволюционные преобразования и находящихся на разных стадиях взаимопревращений. Как показали в своих работах крупнейшие специалисты по копытным, жвачные являются хорошими индикаторами ландшафтов и в своем строении отражают все последовательные

трансформации при смене сред обитания (Флеров, 1962; Вислобокова, 1984, 2006). Наиболее ярко выраженным направлением в экологической эволюции этой группы парнокопытных было приспособление к питанию растительностью, преимущественно листовым кормом. Совершенствование растительного типа и нередко наблюдаемая смена типов питания определяли неоднократные изменения зубной системы, включая морфологию черепа жвачных Евразии. Палеонтологические данные позволяют проследить хронологию появления и дальнейшую редукцию этих структур у родовых групп Ruminantia с эоцена (табл. 9).

Влияние экологии питания на морфологическую изменчивость признаков черепа проявлялось неравномерно в ходе эволюции жвачных, что подтверждается поэтапными преобразованиями зубной системы у родовых таксонов ископаемых семейств Ruminantia. Древнейший эоценовый *Archaeomeryx*, являющийся родоначальной формой жвачных, имел мелкие размеры тела и, как полагали ранее исследователи, характеризовался полной зубной системой (Matthew, Granger, 1925; Janis, Scott, 1987). По данным отечественных палеонтологов *Archaeomeryx* имел нижние резцы отклоняющиеся вперед; верхние из них небольшие, резцевидные. Верхние предкоренные отсутствуют. Диастема между резцами и вторыми предкоренными короткая. Нижние первые предкоренные небольшие, клыкообразные. Коренные брахиодонтные, слаболунчатые (Вислобокова, Трофимов, 2000 а). Морфология зубов, особенно форма верхних резцов, указывают на всеядный тип питания со значительным присутствием в рационе этих копытных растительного корма, плодов и беспозвоночных (Флеров, 1962; Вислобокова, Трофимов, 2000 б).

На следующем этапе эволюции в конце эоцена происходит утрата верхних резцов, которая указывает на переход жвачных от всеядности к потреблению растительности и завершению формирования эффективной стратегии пищевого поведения – пастьбы и жвачности. На указанный период приходятся основные преобразования дентальной морфологии жвачных. Так, у целого ряда групп ископаемых копытных на рубеже эоцена и олигоцена прослеживается постепенное исчезновение первых верхних и нижних предкоренных зубов. Ископаемые евразийские Gelocidae, являющиеся исходной группой для кабарговых и полорогих, характеризовались отсутствием P1, при этом p1 еще сохранялись, а предкоренные зубы уже имели прогрессивное строение (Ковалевский, 1875; Флеров, 1962). Смена архаичного зубного аппарата на прогрессивный тип обеспечивала удлинение диастемы и увеличение зарезцовой ротовой полости, служащей вместилищем для отрыгиваемой порции растительного корма во время жвачки.

Эволюционно продвинутые зубные признаки варьируют в зависимости от пищевой специализации и условий обитания видов и целых групп парнокопытных (Вислобокова, 1983, 1984). Основные направления эво-

Таблица 9. Признаки трансформационной гомологии жвачных

Геологический возраст (млн. лет)	Семейства	Признаки зубной системы			Признаки нижнего пояса конечностей				Источник информации
		Отсутствие P1	Отсутствие верхних резцов и верхнего P1	Отсутствие верхних резцов, P1 и p1	Плюсневые (II–V) и пястные (I–V) кости разделены	Пястные III и IV разделены, плюсневые III и IV частично слиты	Плюсневые и пястные III и IV кости слиты	Наличие проксимальных и дистальных рудиментов II и V пястных костей	
Палеоцен-эоцен (66–56)	Archaeomerycidae	<i>Archaeomeryx</i>			<i>Archaeomeryx</i>				Флеров, 1962; Webb, Taylor, 1980; Вислобокова, Трофимов, 2000а, б
Ранний эоцен-миоцен (55.8–15.97)	Palaeomerycidae				<i>Palaeomeryx</i> (II плюсневая слита, V – отделена)				Janis, Scott, 1987
Эоцен-голоцен (37.2 – ныне)	Tragulidae			<i>Tragulus, Hyemoschus</i>		<i>Hyemoschus</i>	<i>Tragulus</i>		Milne-Edwards, 1864; Флеров, 1952
Поздний эоцен-плиоцен (37.2–4.9)	Gelocidae		<i>Gelocus</i>			<i>Gelocus</i>		<i>Prodremotherium, Gelocus</i>	Ковалевский, 1875; Флеров, 1952, 1962; Соколов, 1953; Janis, Scott, 1987
Олигоцен (34–23) – ранний миоцен-ные	Moschidae			Все роды			<i>Micromeryx, Hispanome-ryx, Moschus</i>	<i>Micromeryx?, Hispanomeryx?, Moschus</i> (только дистальные)	Milne-Edwards, 1864; Janis, Scott, 1987; Приходько, 2012а
Олигоцен (34–23) – ранний миоцен-ные	Bovidae			Отсутствуют верхние клыки, выпадают P2 и p2			Все роды	У всех родов проксимальные рудименты метаподий слиты с os cannon	Соколов, 1979; Janis, Scott, 1987;
	Cervidae						Все роды	<i>Hydropotes, Capreolus, Rangifer, Alces, Odocoileus, Blastocerus, Hippocamelus, Mazama, Pudu</i> (только дистальные)	Harrington, 1985; Janis, Scott, 1987

люции жвачных при переходе к питанию исключительно растительной пищей в олигоцене выразились в изменениях формы резцов и нижних клыков, степени моляризации предкоренных зубов и высоты коронок. Наряду с этими изменениями происходили увеличение размеров тела, а также перестройка социальных структур видов – переход от одиночно-семейного образа жизни к стадно-групповому с усложнением типов социальных систем.

Дифференциация растительного покрова в миоцене способствовала росту разнообразия жвачных, распределению видов по ландшафтам, а также их дальнейшей специализации по трем основным направлениям: травоядности, листовидности и смешанному типу питания (Hofmann, Stewart, 1972; Приходько, 2008). Ярким примером связи селективной кормовой избирательности и особенностей зубной системы являются азиатские представители *Tragulidae*, для которых свойственна фруктоядность при сохранении архаичной морфологии предкоренных зубов (Кузнецов, 2006), но схожести зубной формулы с кабарговыми. Это свидетельствует о разной степени произошедших в ходе эволюции денальных перестроек у разных семейств жвачных, и показывает, что естественный отбор, работающий на трофическое разнообразие, за сравнительно короткий период (в течение млн лет) привел к дифференциации зубного аппарата, который соответствует уровню родов и даже семейств. Тем не менее, различия в зубных системах родовых групп при разной их трофической специализации выражены в меньшей степени между семействами, например, *Tragulidae* и *Moschidae*, чем между *Capreolus* и *Muntiacus* в семействе *Cervidae*.

У современных представителей *Cervidae* верхние клыки обычно редуцированы, хотя у некоторых родовых групп выпадают или присутствуют только у отдельных особей, либо гипертрофировано развиты как у водяного оленя (*Hydropotes inermis*). Нижние клыки у оленых и полорогих приобрели форму резцов, как результат адаптации к растительной пище. Полорогие, являясь потребителями преимущественно травянистой растительности, утратили вторые предкоренные в нижней и нередко в верхней челюстях; нижние р2 либо не развиваются, либо выпадают на ранней стадии онтогенеза (Соколов, 1979).

Особый интерес представляют ископаемые виды *Moschidae*, костный материал которых обнаружен в миоценовых отложениях и послужил основанием для выделения двух самостоятельных родовых групп – *Micromeryx* и *Hispanomeryx* (Morales et al., 1981; Moya-Sola, 1986; Azanza, 1986; Вислобокова, 2007; Sanchez, Morales, 2008; Sanches et al., 2009, 2010). Их представители в значительной степени различаются по высоте коронок и морфологии щечных зубов. Особенности морфологии зубной системы *Hispanomeryx* указывают на трофические адаптации животных к травяному корму при обитании животных этой группы в более

сухих и открытых биотопах. Их коренные зубы напоминают по строению и размерам коренные полорогих жвачных. Эволюция зубной системы представителей рода *Micromeryx*, населявших в миоцене лесные саванны, шла также в направлении увеличения степени гипсодонтности коренных и даже полной утраты на нижних коренных диагностического признака кабарговых – палеомериксовой складки у одного из видов микромериксов (Sanchez et al., 2009). Предполагается, что палеомериксовая складка возникла как промежуточный признак трансформационной гомологии коренных для увеличения перетирающей поверхности брахиодонтных зубов с низкими коронками. Эта гомологичная структура свойственна представителям Cervidae и ископаемых Palaeomerycidae. Вероятно, становление подобий в морфологии щечных зубов среди перечисленных семейств происходило параллельно в разных группах жвачных еще в миоцене. Сходство по данному признаку было отмечено палеонтологами у палеомерицид, как переходной группы, близкой к стволу клады Ruminantia, которые разделились на две ветви (евразийскую и американскую) в нижнем миоцене и в дальнейшем развивались самостоятельно (Флеров, 1952). Настоящие олени могли унаследовать палеомериксовый признак от *Dremotherium*, являющегося родоначальником евразийской ветви Cervidae (Webb, Taylor, 1980; Janis, Scott, 1987), у которых этот признак выражен в разной степени. С развитием дополнительных образований на зубах (столбиков, стилей) и увеличением высоты коронок палеомериксовая складка утрачивается, например, у плиоценового *Cervus philisi*, как молооэффективное образование (Вислобокова, 1984).

Рассмотренная последовательность основных преобразований зубных систем свидетельствует о неравномерности темпов и направлений трансформации гомологичных признаков в филогенезе жвачных. Периоды ускоренной утраты отдельных категорий зубов и изменений в их морфологии отмечены во всех рассмотренных выше семействах. Редукция зубных систем и существенная изменчивость их морфологии могут быть обусловлены периодическим заселением представителями этих семейств новых сред обитания и следующих за ними смен типов питания.

На раннем этапе своего исторического развития Artiodactyla характеризовались наличием комплекта из пяти пальцев на передней и комплекта из четырех пальцев (II–V) на задней конечностях, первые фаланги которых сочленялись с пястными и плюсневыми костями (Janis, Scott, 1987). Подобный тип строения дистального отдела скелета конечностей был свойствен эоценовым трагулинам и *Archaeomeryx* (Webb, Taylor, 1980; Вислобокова, Трофимов, 2000 а). У примитивных эоценовых жвачных первая кость пясти уже была редуцирована и представлена проксимальным остатком на задней суставной фасетке. В олигоцене происходила дальнейшая редукция костей конечностей, затронувшая пястные и плюсневые кости, в ходе которой, как свидетельствует палеонтологическая

летопись, формировались разнообразные по своему проявлению типы строения у Ruminantia (см. табл. 9).

Первый голометакарпальный или архаичный тип конечностей, свойствен эоценовым трагулинам, представителем которых является *Archaeomeryx*. Эти мелкие размером с крысу парнокопытные, вероятно, заселяли тропические леса с мягким грунтом. Их конечности несут много архаичных черт в строении по сравнению с другими группами жвачных. Древнейший ископаемый *Archaeomeryx optatus* имел полные боковые кости на передних ногах, средние метаподии были разделены и не образовывали *os cannon*, боковые пальцы хорошо развиты (Флеров, 1962; Вислобокова, Трофимов, 2000 *a, б*). Наиболее древний тип строения конечностей сохранился у современных представителей Tragulidae до сих пор.

Три других продвинутых типа строения конечностей закладывались в олигоцене после смены тропической растительности на саванную, в результате которой произошла первая экологическая дифференциация ископаемых жвачных. Олигоценовые обитатели сухих саванн из рода *Prodremotherium* (семейство Gelocidae), мало отличавшиеся от древних оленьих, имели промежуточный тип строения конечностей, при котором сохранялись проксимальные и дистальные лучи боковых пястных костей. Центральные чрезмерно развитые III и IV metacarpalia у ископаемых гелоцид были еще разделены, на задних конечностях соответствующие кости были не полностью слиты, но уже образовывали промежуточный тип *os cannon*. Боковые плюсневые (II и V) кости представлены в виде рудиментов, которые срастаются с верхней частью «*cannon*», способствуя увеличению проксимальной суставной поверхности (Ковалевский, 1875; Соколов, 1959).

В течение миоцена отмечены как минимум две последующие дифференциации и появление современных групп жвачных, которые изначально заселяли разнообразные ландшафты и биотопы. Как ранее отмечал В.О. Ковалевский (1875), к концу миоцена закончилась редукция нижнего пояса скелета, обусловленная экологическими приспособлениями копытных к разнообразным средам, повлекших выработку адаптационного разнообразия в локомоции. В рассматриваемых ниже семействах прослеживается несколько адаптивных направлений, в каждом из которых вырабатывался свой морфо-трансформационный тип строения конечностей.

У полорогих, являющихся обитателями сухих ландшафтов с твердым грунтом, пястные кости имеют плезиоморфный тип строения. От боковых II и V метаподий сохраняются лишь проксимальные части, которые срастаются с *os cannon*. Боковые пальцы сильно редуцированы, сохраняются только рудименты одной или двух фаланг, или вовсе отсутствуют (Соколов, 1959). Среди жвачных нижний отдел представителей Bovidae оказался наиболее преобразованным в системе конечностей из-за утраты функционального значения боковых пальцев.

Для современных лесных видов Cervidae характерны плезио- или телеметакарпальный типы строения, когда сохраняются либо редуцированные проксимальные, либо только дистальные рудименты боковых лучей. У горно-таежных представителей Moschidae выявлен телеметакарпальный тип строения передних конечностей (Harrington, 1985). Первые фаланги боковых пальцев на задних конечностях у *Moschus* частично редуцированы и выглядят как костные пластинки (Приходько, 2012 а). Телеметакарпальное строение пястных костей отмечено также у 10 родов семейства Cervidae. У всех трех современных семейств Ресога II и V метатарсальные кости слиты с цевкой. Их адаптивные морфологические признаки эволюционировали, по-видимому, параллельно, а некоторые различия в строении нижнего пояса передних конечностей у отдельных родовых таксонов из разных семейств, вероятно, обусловлены различными средами обитания их представителей. Кроме перечисленных трансформаций гомологичных структур в ходе эволюции происходили изменения пропорций конечностей и их отдельных сегментов, а также угла наклона конечностей к грунту, в результате которых формировались три основных типа локомоции копытных (Вислобокова, 1984).

Рассмотренная хронология появления гомологичных структур конечностей указывает на неравномерный характер их изменений у всех групп жвачных. Наиболее ускоренными темпами происходили трансформации в морфологии дистальных отделов. Особенно быстро эволюционировала стопа, что подтверждает важность плюсневой кости для приспособления к быстрому бегу. Пальцевый отдел демонстрирует разные уровни трансформаций, при этом наибольшие изменения гомологичных признаков отмечены у форм, населяющих саванные или степные ландшафты. Указанные основные направления в преобразовании конечностей реализуются во всех семействах жвачных, кроме отдельных групп, например, оленьковых, местообитания которых мало отличаются от условий обитания предковых форм. Следует подчеркнуть, что экологическая эволюция в изменении конечностей работает, в основном, с уже существующими морфологическими структурами в направлении их частичной постепенной редукции.

Рассмотренные основные гомологичные признаки жвачных имеют разное происхождение и разную историю развития. Согласно концепции исторической гомологии (Henning, 1966; Maур, 1982; Татаринов, 2004), клыки жвачных унаследованы от отдаленного предка. Предполагается, что такие признаки сохраняются у таксонов высшего порядка между эволюционными преобразованиями без усложнения общего плана строения организма, т. е. в промежутке между алломорфозами. Длительное существование сходства реликтового признака в филитических линиях жвачных выделяет этот морфологический зубной признак, как

пример типологической закономерности в эволюции структур сцепленных с полом.

Современные низшие *Tragulidae* и высшие *Moschidae* жвачные еще сохранили целый ряд специализированных реликтовых признаков, что связывает их с ископаемой группой, жившей в эоцене. Миоцен является тем рубежом, когда отмечено окончание доминирования у жвачных палеогеновой гомологии по клыкам и формирование неогеновых признаков – апоморфий, т. е. рогов с широкой морфологической изменчивостью. Как полагают палеонтологи (Ковалевский, 1875; Вислобокова, 1983; Prothero, Foss, 2007), на этот период приходится вспышка формообразования *Ruminantia*. В эволюционной истории жвачных произошла лишь одна смена вторичных половых органов, когда клыки были заменены прогрессивной морфологической структурой – рогами. Несмотря на длительное сохранение реликтового признака (клыков) у древнейших представителей жвачных его морфологическая эффективность была утрачена у миоценовых оленей, вероятно, вследствие генетических мутаций и гормональных сезонных преобразований. Это способствовало изменению агонистического поведения животных у предковых видов по мере приобретения ими нового полового признака. Как показали наши экспериментальные исследования, длинные клыки, характерные только для самцов кабарги, развиваются у них после кастрации (Приходько, 2003). Таким образом, развитие клыков как вторичных половых признаков генетически детерминировано, а паттерны агонистического поведения с применением зубной системы при внутривидовой агрессии еще не привели в ходе эволюции к появлению полового диморфизма в размерах тела у представителей примитивных жвачных и кабарговых.

Примеров совмещения двух признаков (клыков и рогов), функционально связанных с отбором, крайне мало из-за ограничений, накладываемых общим планом строения черепа и поведения животных. По этой причине, видимо, следует рассматривать закономерную утрату рогов водяным оленем из-за наличия у самцов этого вида длинных саблевидных клыков (Goss, 1983), являющихся основным вторичным половым признаком. Отсутствие многообразия видовых форм с совмещением одновременно апоморфной и плезиоморфной морфоструктур, сцепленных с полом, объясняется значимостью лишь отдельно каждого признака в демонстрациях животных; у мелких безрогих видов броскими визуальными сигналами являются клыки, а у видов большого размерного класса – рога. Трансформационная гомология объединяет группы жвачных со сходной морфологией дистальных отделов конечностей и зубных систем. Первая из этих систем отражает этапы адаптаций к среде обитания, вторая – к питанию.

Проведенный анализ, основанный на особенностях строения конечностей и зубной системы, показал наличие исходных прогрессивных признаков у древнейших представителей *Tragulidae* и *Gelocidae*. Наряду с примитивными признаками ископаемые эоценовые низшие жвачные уже обладали целым набором прогрессивных признаков, которые свойственны также миоценовым и современным формам *Pecora*. Выявленные палеонтологами закономерности морфологической изменчивости зубной системы и дистального отдела конечностей, а также хронологическая сменяемость признаков, свидетельствуют о редуktивном характере эволюции отдельных морфологических структур у *Ruminantia*. Каждый ее этап отражает упрощение в морфологии скелета в ряду таксонов парнокопытных при сходных направлениях их адаптации к среде обитания. Упрощение скелета конечностей отождествляется с прогрессивной организацией, которая совершенствуется различным путем, при этом приспособление скелета к новым условиям жизни всегда характеризуется короткой переходной стадией на поступательных этапах эволюции. Исходя из степени совершенства морфологических приспособлений, В.О. Ковалевский (1875) разделял ископаемые формы на адаптивные и неадаптивные и показал, что все виды с не приспособительными типами организации обречены на вымирание. Между тем виды приспособительного ряда с прогрессивным типом организации дают начало новым группам вплоть до современных форм. Отметим, что для современных жвачных свойствен незавершенный цикл преобразований в морфологии конечностей.

Таким образом, наиболее быстрые темпы эволюции конечностей парнокопытных могли происходить в саванных ландшафтах, где нижний пояс скелета животных подвергался динамическим нагрузкам. Это предположение отчасти подтверждается особенностями строения пальцевого отдела у представителей семейства *Bovidae*, предковые формы которых, вероятно, обитали в сухих ландшафтах. Так, у саванных предковых форм из рода *Neotragus* эволюция конечностей могла завершиться редуkцией боковых пальцев еще до освоения ими лесных и горных местобитаний. Прогрессивные признаки задних конечностей свойственны и другим группам полорогих (Соколов, 1953).

В заключение отметим, что с рубежа палеоцена и эоцена в ходе преобразований морфологии эволюционным путем возникло около 30 ископаемых и 8–9 современных семейств *Artiodactyla*. Перестройки растительного покрова и видообразование были взаимосвязаны, вслед за которыми всегда следовали неоднократные обновления структур сообществ. Периодические смены гомологичных признаков были обусловлены экологическими адаптациями групп видов к среде обитания, что служит веским доказательством отсутствия связи между межвидовой конкуренцией и смещением морфологических структур скелета.

5.2. Конкуренция и смещение морфологических признаков

Различия между видами в питании могут приводить к сдвигам в морфологии и даже физиологии парнокопытных. Некоторые из этих различий однозначно связаны с размерами тела, поскольку большинство полорогих grazers по массе превышают браузеров. Основные различия по краниодентальным признакам между парнокопытными двух направлений трофической специализации приведены в табл. 10.

Изменения в морфологии зубной системы при переходе от преимущественной листовидности к смешанному типу питания хорошо прослеживаются в филитической линии *Gelocidae – Moschidae* (табл. 11). В ходе эволюции отмечается постепенная редукция первых переднекоренных зубов с перестройкой морфологии коренных. Время утраты отдельных категорий зубов у ископаемых переходных форм семейства *Moschidae* приходится на вторую половину среднего миоцена, что совпадает по времени с климатическими флюктуациями, приведшими к расширению травяных ассоциаций в Евразии (рис. 25). Обращает на себя тот факт, что краниодентальные адаптации к травоядности формируют-

Таблица 10. Краниодентальные признаки grazers и браузеров (из: Mendoza et al., 2002)

Признак	Grazers (травоядные)	Browser (листоядные)
Длина черепа относительно размера тела	длинный	короткий
Форма мозговой капсулы	узкая	широкая
Высота суставной впадины относительно плоскости замыкающей мышцы прикуса	высокая	низкая
Размер мыщелкового отростка	длинный	короткий
Переднее разделение скуловой дуги	хорошо развито	слабо развито
Жевательный мускул расположен над m1	представлен	представлен
Расположение орбит	начинается над M3	начинается над M3
Форма резцов	прямая	закругленная
Форма морды	широкая	узкая
Относительная ширина ростральной (<i>premaxillae</i>) части (ширина роострума / ширине неба у PM)	большая	небольшая
Размер нижней челюсти	крупная	мелкая
Диастема нижней челюсти	длинная	короткая
Размеры резцов	i1 и i3 одинакового размера	i1 длиннее, чем i3
Индекс гипсодонтности (высота коронки m3 / ширине коронки M3)	высокий	низкий
Относительная длина ряда переднекоренных (P2–P4 / M1–M3)	незначительная	значительная

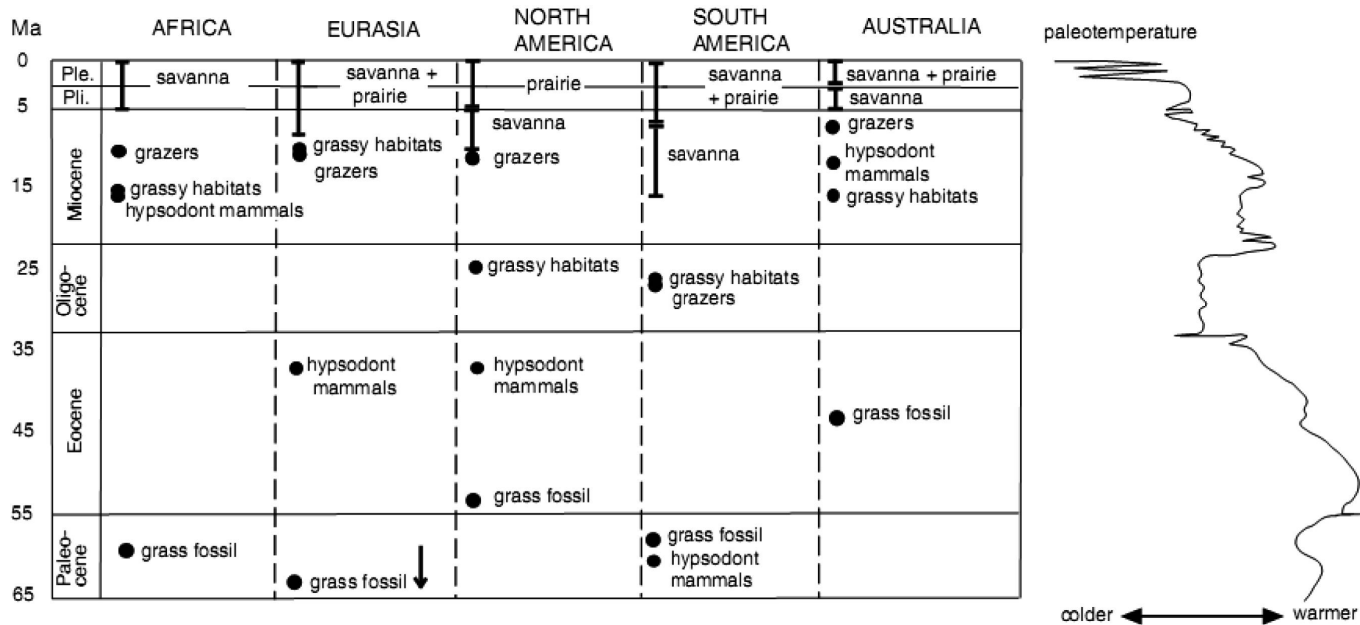


Рис. 25. Время появления и распространения травяных ландшафтов и травоядных на различных континентах (из: Janis, 2008).

Таблица 11. Экологические ниши и изменения зубной системы у ископаемых и рецентных представителей жвачных Евразии

Эпохи*	Геологический возраст, млн. лет*	Доминирующие ландшафты	Gelocidae	Moschidae	Заселяемые биотопы	Корма	Особенности строения зубной системы	Источник информации
Голоцен	10 тыс. лет – по настоящее время	Степи, саванны, хвойные и смешанные леса, тропические леса, тундра		<i>Moschus moschiferus</i>	Горные темнохвойные леса с зарослями кустарников	Лишайники, листья, трава	Верхние клыки длинные саблеобразные; P1 отсутствуют; P2 трехбугорчатые, простые с лингвальными полулуниями; на P3 протокон с полулуниями; P4 подобные P3; M1–3 брахиодонтные; i1–3 наклонные и лопатообразной формы; p1 отсутствуют; на p2 параконид вогнутый, протоконид открыт, заднее пространство метаконида острое, этноконид острый, гипоконид и этностилид ограждены бороздкой; r3 подобны r2 с острым лабиальным гребнем на гипокониде; r4 подобны r3 с острым метаконидом, тянущимся вперед до соединения с параконидом; палеоамериканская складка на нижних коренных развита	Флеров, 1952; Соколов, 1959; Устинов, 1961; Матюшкин, 1974; Webb, Taylor, 1980; Приходько, 2003; 2008
Плиоцен	5–2	Степи, леса умеренного типа		<i>Moschus cf. moschiferus</i>	Горные темнохвойные леса с зарослями кустарников	Листья, трава, лишайники	Щечные зубы брахиодонтного типа, клыки длинные и саблеобразные	Дмитриева, Несмеянов, 1982

Эпохи*	Геологический возраст, млн. лет*	Доминирующие ландшафты	Gelocidae	Moschidae	Заселяемые биотопы	Корма	Особенности строения зубной системы	Источник информации
Верхний миоцен	11–5	Открытая саванна		<i>Moschus grandaevus</i>	На границе горных темной лесов с зарослями кустарников и лесных саванн	Листья, трава, лишайники	Строение резцов, постоянных зубов и тип моляризации р4 сходны со строением зубов <i>M. moschiferus</i> ; верхние клыки короткие; на верхних коренных хорошо развиты парастили, мезостили и метастили; столбик метакона образует загнутую вперед складку, столбик паракона развит слабо; шпора метаконоля представлена; цингулум отсутствует; i1–3 длинные и лопатообразные, их размеры уменьшаются от первого к третьему; р1 отсутствует; р2 удлинённый с примитивным строением; на р3 параконид двураздельный, метагонид и энтогонид слабо скошены назад, параконид и метагонид разделены низким лингвальным цингулидом; метагонид на р4 с длинным передним крылом, крыло гипоконида слабо отделено от энтогониды; на нижних коренных палеомериксовая складка отсутствует; метагонид и энтогонид несут утолщенные столбики на лингвальной стороне коронок; стилиды развиты в верхней половине коронок; эктостилид столбикообразный; цингулид хорошо развит на передненаружной стороне коронок	Schlosser, 1924; Вислобокова, 1982; Вислобокова, Лавров, 2009

Таблица 11. Окончание

Эпохи*	Геологический возраст, млн. лет*	Доминирующие ландшафты	Gelocidae	Moschidae	Заселяемые биотопы	Корма	Особенности строения зубной системы	Источник информации
Средний–верхний миоцен	16–9	Саванна, лес умеренного типа		<i>Micromeryx</i>	Вечнозеленые, хвойно-широколиственные леса	Плоды, семена, листья, трава	P1 и p1 отсутствуют; протоконид соединен с метаконидом на p4; вилчкообразный параконид развит на p2 и p4; палеомериксовая складка слабо выражена на нижних коренных	Azanza, 1986; Вислобокова, 2007; Sanchez, 2006; Sanchez, Morales, 2006; 2008; Sanchez et al., 2009
Эоцен–верхний миоцен	37–6	Тропические леса, саванна, лес умеренного типа	<i>Gelocus</i>		Тропические леса с зарослями кустарников	Беспозвоночные, фрукты, семена, листья	P1 отсутствует, p1 сохраняется; P2 трехбугорчатые с мелким лингвальным пояском; на P3 умеренный конический протокон, расположенный сзади; на P4 протокон с полулуниями; на M1–3 мезостили представлены; i1–3 наклонные и лопатообразной формы; на p2 параконид мелкий, протоконид длинный, метаконид и энтоконид слабо развиты, гипоконид и энтостилид представлены; p3 подобны p2; на p4 параконид острый, протоконид удлинненный и спереди узкий, метаконид расположен сзади, гипоконид, энтоконид и энтостилид ограждены бороздкой	Ковалевский, 1875; Webb, Taylor, 1980

* – геологический возраст и доминирующие ландшафты (по: Janis, 1982).

ся у жвачных Евразии в конце миоцена с некоторым запазданием, чем на других континентах.

Концепция конкуренции допускает возникновение специализированных и неспециализированных форм в результате потребления разных трофических ресурсов, которое зависит от действия естественного отбора. Иными словами, когда ресурсы ограничены, отбор будет вести к возникновению в основном неспециализированных форм. Мак-Артур и Уилсон провели анализ роли конкуренции как фактора, приводящего к дивергенции морфологических признаков, связанных с добыванием и первичной переработкой растительного корма с разным содержанием целлюлозы (MacArthur, Wilson, 1967). По их мнению, эволюция «дивергенции признаков» работает в том случае, если у двух конкурирующих видов географические ареалы перекрываются, что приводит к различиям признаков в зоне симпатрии. На это явление впервые обратили внимание Браун и Уилсон, которые ранее предложили объяснение действия механизма, ослабляющего межвидовую конкуренцию (Brown, Wilson, 1956). Разработанные математические модели предсказывают, что конкуренция между симпатрическими видами может привести к различиям в экологических нишах и как следствие этого обуславливать дивергенцию морфологических признаков (Grant, 1972).

Рассмотрим на примере отдельно взятого вида – кабарги, какие факторы приводят к развитию уровней трофической специализации и как с ней связана изменчивость морфологических признаков у подвидовых форм этого вида. По результатам *полевых* (выделено автором) исследований шесть подвидов кабарги были разделены на три основные трофические группы: травоядная (*Moschus moschiferus chrysogaster*), листовая (*M. m. leucogaster*, *M. m. parvipes*) и лишайниковая (*M. m. moschiferus*, *M. m. turowi*, *M. m. sachalinensis*, *M. m. arcticus*) (Приходько, 2012 б). Детальный анализ краниальной изменчивости выявил влияние внутривидовой конкуренции на расширение видовой экологической ниши и изменчивость краниальных признаков кабарги (Приходько, 2015 а).

Как известно, челюстной и зубной отделы черепа жвачных играют ведущую роль в подрезании растительности и первичной ее переработке в ротовой полости. Выполнение этих функций нередко связано с особенностями и продолжительностью кормодобывания, которые также определяют характеристики строения черепа, особенно его роstralной части (Соколов, 1953). Существующие различия в пищевом поведении многих видов и потребляемых ими кормах делают эту часть тела жвачных наиболее изменчивой и информативной для проведения сравнительного анализа в систематических и филогенетических исследованиях. В пределах обширного ареала *M. moschiferus* L. подвидовые формы заметно различаются по линейным размерам и форме черепа, а также особенностями морфологии венечной ветви нижней челюсти.

Краниальные признаки и экологические типы питания. Для количественной характеристики отношений между типами питания и краниальными признаками в работе использовали данные по семи промерам черепа, нижней челюсти и зубного ряда у шести подвидов кабарги (табл. 12). Результаты статистического анализа вкладов типов питания и средних значений промеров черепа по двум главным компонентам приведены в табл. 13.

Анализ отношений с применением общей дискриминантной функции показал, что среди рассмотренных признаков наибольший вклад в первую (трофическую) компоненту вносит максимальная длина черепа, характеризующая выборки взрослых животных. Вклады других черепных признаков либо ничтожны, либо не обнаруживают корреляции с типами питания кабарги.

Таблица 12. Средние значения основных промеров черепа кабарги (самцы + самки) разных подвидов

Признак*	<i>M. m. moschiferus</i> (<i>n</i> = 30)	<i>M. m. turowi</i> (<i>n</i> = 27)	<i>M. m. sachalinensis</i> (<i>n</i> = 5)	<i>M. m. arcticus</i> (<i>n</i> = 16)	<i>M. m. chryso-gaster</i> (<i>n</i> = 13)	<i>M. m. leucogaster</i> (<i>n</i> = 6)
МД	156.18	150.88	148.5	148.96	159.58	161.64
ДЛЧ	77.88	74.7	74.4	72.06	84.86	85.24
МШ	68.26	68.04	68.22	68.46	67.26	70.08
ДВРЗ	42.56	39.62	42.08	42.2	47.12	46.26
ДНЧ	121	116.2	114.5	115.9	123.86	125.8
ДНРЗ	46.42	42.98	44.9	46.06	51.1	48.2
ВВВ	60.6	58.66	58.72	58.22	55.28	57.58

Примечание: МД – максимальная длина черепа; ДЛЧ – длина лицевой части; МШ – наибольшая ширина; ДВРЗ – длина верхнего ряда зубов; ДНЧ – длина нижней челюсти; ДНРЗ – длина нижнего ряда зубов; ВВВ – высота восходящей ветви нижней челюсти; *n* – количество промеренных черепов.

Таблица 13. Стандартизованные коэффициенты канонической дискриминантной функции

Признак (general effect)	Функция 1	Функция 2
Свободный член (intercept)	0.00	0.000000
МД	5.19	1.167690
ДЛЧ	-5.32	-0.171259
МШ	0,00	0.000000
ДВРЗ	0,00	0.000000
ДНЧ	0,00	0.000000
ДНРЗ	0,00	0.000000
ВВВ	0,00	0.000000
Собственное число	28004.26	2.116531

Таблица 14. Коэффициенты классификации функций зависимости типов питания и линейных краниальных признаков

Признак (effect)	Лишайник	Листья	Трава	Листья + трава
Свободный член (intercept)	-597780	-656172	-897869	-716867
МД	-3557	-3731	-4372	-3899
ДЛЧ	23944	25094	29370	26229
МШ	0	0	0	0
ДВРЗ	0	0	0	0
ДНЧ	0	0	0	0
ДНРЗ	0	0	0	0
ВВВ	0	0	0	0
<i>p</i>	0.1667	0.3333	0.3333	0.1667

Примечание: *p* – уровень значимости.

Для уточняющей оценки влияния экологических типов питания на изменчивость длины черепа был проанализирован линейный фактор роstralной части. Дискриминантная функция, полученная путем использования пошагового метода, основанного на максимизировании расстояния Махаланобиса между сравниваемыми подвидами, коррелирует с удлинением лицевого отдела, обусловленного трофической специализацией форм (табл. 14). Согласно коэффициентам, приведенным в табл. 14, наименьшие размеры роstrума животных соотносятся с преобладанием в диете кабарги лишайников, наибольшие – травы. Потребление листьев или листьев с включением в рацион разнотравья приводит к экологически обусловленным промежуточным значениям этих коэффициентов с достоверными различиями.

Рассчитанные основные коэффициенты корреляции дискриминантной функции для подвидов кабарги оказались близки по значениям к таковым для группы жвачных закрытых биотопов, являющихся потребителями смешанных растительных кормов (табл. 15). У последних ос-

Таблица 15. Коэффициенты корреляции функций краниальной изменчивости и типов питания у подвидов кабарги

Функция	Собственное значение	R	λ	χ^2	df	<i>p</i>
0	26004.26	0.999982	0.000011	22.75374	6.000000	0.000883
1	2.12	0.824094	0.320870	2.27344	2.000000	0.320870
Для жвачных*	3.035	1.51	0.248	48.13		

Примечание: R – коэффициент канонической корреляции; λ – статистика Уилкса; χ^2 – статистика хи-квадрат; df – степень свободы; *p* – уровень значимости. * Для потребителей смешанных кормов и закрытых биотопов (по: Mendoza *et al.*, 2002).

новой вклад в трофическую компоненту вносит в основном длина диа- стемы нижней челюсти, изменчивость которой была исследована у 20 видов копытных из разных систематических групп. Положительный ха- рактер связи экологического типа питания с длиной роstralной части жвачных подтвержден статистическими исследованиями на обширной видовой выборке, что позволяет сделать вывод об адаптивном характере установленной закономерности у кабарги.

Неметрическая краниальная изменчивость нижней челюсти. Мор- фологическая изменчивость венечной ветви и высоты венечного отрост- ка ограничивается особенностями строения черепа кабарги в области со- членения нижней челюсти со скуловыми дугами. Венечный отросток от- носительно короткий, составляет около одной трети высоты ветви. Со- членовная площадка суставного отростка широкая, сзади она закруглена. Такое строение венечной ветви свидетельствует о преобладании боковых и вращательных движений нижней челюсти при перетирании мягкой ра- стительной пищи. Механические нагрузки при перетирании различной по твердости растительной пищи могут быть сопряжены с развитием от- дельных частей черепа и формы венечной ветви нижней челюсти. Уси- лия, передаваемые на жевательную поверхность зубов, определяются уг- лом наклона венечных отростков. Предполагается, что угол наклона ве- нечной ветки возрастает по градиенту твердости кормов.

Выделенные нами морфотипы венечной ветви имеют четко очерчен- ные границы изменчивости, что позволяет оценить степень их сходства и различий (рис. 26). Можно видеть, что среди сибирских подвидов ка- барги хорошо выражены различия по проявлению всех морфотипов, при этом у узкоареальных форм преобладает морфотип А (табл.16). В вы- борках черепов гималайской группы подвидов прослеживается преоб- ладание морфотипа Б. Частота встречаемости других типов венечной ветви у животных из южной части ареала низкая, но не утрачивается на стадиях дифференциации подвидовых форм и, скорее всего, не отражает

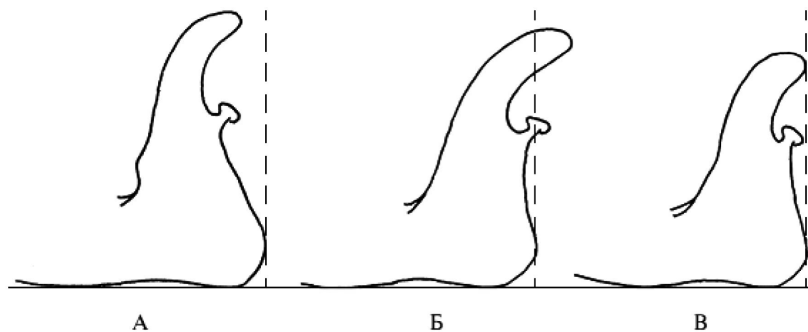


Рис. 26. Морфотипы (А–В) венечного отростка нижней челюсти.

Таблица 16. Встречаемость морфотипов венечной ветви нижней челюсти у подвидов кабарги

Морфотип	<i>M. m. moschiferus</i>	<i>M. m. turowi</i>	<i>M. m. arcticus</i>	<i>M. m. sachalinensis</i>	<i>M. m. chrysogaster</i>	<i>M. m. leucogaster</i>
	<i>n</i> = 106	31	21	17	19	13
А	3	7	3	5	1	2
Б	55	11	11	2	16	10
В	48	13	7	10	2	1

реальные ее пропорции в природных группировках по причине малочисленной выборки черепов из Китая и Гималаев.

Структура морфологической изменчивости нижней челюсти позволяет оценить частоту ее проявления у подвидовых форм с разным типом питания. Результаты анализа дистанций Махаланобиса между «центрами тяжести» для каждого подвида свидетельствуют о четырех четко выраженных сгруппированных кластерах (рис. 27). Верхний уровень иерархии представлен сибирским подвидом со свойственным ему смешанным типом питания, в популяциях которого чаще проявляются морфотипы Б и В и лишь в трех случаях отмечен морфотип А. В отдельный кластер объединены два сибирских подвида с широтным размещением

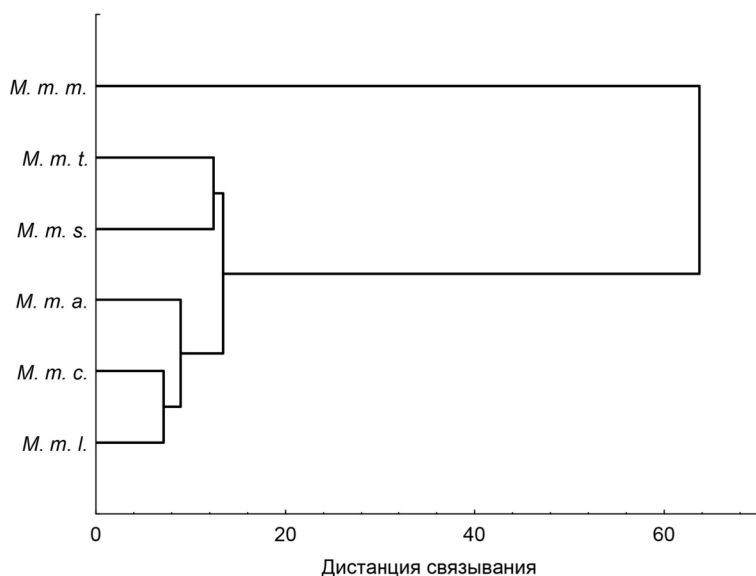


Рис. 27. Дендрограмма кластерного анализа (UPGMA) дистанций Махаланобиса между морфотипами у подвидовых форм кабарги. *M. m. m.* – сибирский подвид, *M. m. t.* – дальневосточный, *M. m. s.* – сахалинский, *M. m. a.* – верхоянский, *M. m. c.* – китайский, *M. m. l.* – гималайский.

ареалов и с преобладанием в выборках морфотипа А. Это объясняется отчасти их филогенетическим родством, подтвержденным молекулярно-генетическим исследованием (Холодова, Приходько, 2006). Отдельный кластер объединяет подвиды с низкой численностью; у верховьянского подвида встречаются морфотипы А и В, а у гималайского и китайского чаще встречается морфотип Б. В рассматриваемом случае три последние подвида имеют разные генеалогические линии и географическое распространение со сходными типами питания; в их диете в значительных объемах присутствует травяная растительность с включением грубого веточного корма. Обобщенная дендрограмма в целом соотносится с распределением подвидов по средним линейным значениям длины роострума, при этом особенно четко выражено сходство кластеров *chrysogaster-leucodaster* и *turowi-sachalinensis*.

Морфотип А, очевидно, является исходным (реликтовым), поскольку встречается у всех представителей древнейшей группы низших жвачных – Tragulidae, которые отнесены к группе фруктоядных парнокопытных. Возможно, этим объясняется редкая встречаемость этого морфотипа в выборках сибирского подвида кабарги, характеризующегося обширным ареалом и межпопуляционными различиями в питании животных. Преобладание у двух исследованных подвидов (дальневосточного и сахалинского) кабарги морфотипа А свидетельствует о наличии в диете животных значительной доли мягкого корма, например листового и лишайникового.

Функционально морфотип Б, по-видимому, связан с адаптацией животных к питанию побегами кустарничков, злаками, хвоей и другой растительностью, требующей значительных усилий для ее измельчения в ротовой полости. В выборке черепов верховьянской кабарги отмечено наличие нескольких экземпляров с сильно стертymi коронками щечных зубов, при этом возраст животных составлял 4–5 лет, что может свидетельствовать о преобладании в диете этих животных абразивного травяного корма. Это заключение отчасти подтверждается наличием морфотипа Б у водяного оленя *Hydropotes inermis*, имеющего сравнимую с кабаргой массу тела, для которого отмечен смешанный тип питания с доминированием в диете травяной растительности (Соколов, 1979; Mendoza et al., 2002).

При сезонных сменах типов растительности трофические адаптации в популяциях кабарги способствовали сохранению одновременно двух морфотипов с преобладанием одного из них, обусловленного предпочтениями животных к поедаемому корму и обилием этого корма в местообитаниях. Встречаемость пары доминирующих морфотипов у подвидов повышает адаптивные возможности кабарги к пище как к основному лимитирующему фактору в осеннее-зимний период.

Экологические условия как фактор трофической специализации и изменчивости признаков. Приведенные выше данные свидетельству-

ют о наличии связи между изученными признаками и особенностями питания подвидовых форм. Все они группируются в кластеры по сходству морфотипов венечной ветви нижней челюсти и длины роstralной части черепа. Причина существенной морфологической изменчивости рostrума и формы венечной ветви, как и особенностей питания, кроется в экологических условиях; подвидовые формы привязаны к разным типам местообитаний, разделены, как правило, межареальным пространством, а внутри популяций – обширными территориями, которые в большей мере не пригодны для обитания кабарги.

В северной части ареала местообитания верхоянского подвида существенно отличаются от биотопов других форм сибирской группы. В Якутии основными местами обитания этих копытных являются разреженные высокоствольные елово-кедрово-лиственничные леса, а также приречные тополево-чозениевые древостои с обязательным наличием под пологом травяной растительности и наземных лишайников (Егоров, 1965; Кривошапкин, 2008). Такой промежуточный тип субоптимальных местообитаний обеспечивает возможность существования ограниченного числа локальных популяций верхоянской кабарги с низкой численностью. Кормовая база здесь бедна лишайниками, но широко представлена листьями кустарников и кустарничков, особенно богата травяной растительностью.

Основные местообитания трех других сибирских подвидовых форм расположены в горной темнохвойной тайге с обильной кустарниковой и травяной растительностью на склонах отрогов хребтов (Приходько, 2003).

Две подвидовые формы кабарги из гималайской группы также различаются по занимаемым биотопам в пределах мозаичного ареала. Китайская кабарга держится в субальпийских лесах, кустарниковых зарослях и нередко выходит на открытые участки альпийских лугов. Высокогорные субальпийские леса характеризуются широким разнообразием растительных ассоциаций (Green, 1985, 1987 b).

Ареал формы *M. m. leucogaster* охватывает лишь западную часть Гималаев, где эти копытные заселяют дубово-пихтовые и березово-рододендровые леса с участием других широколиственных пород. Для подлеска характерен густой покров многолетников и вечнозеленых кустарников с участками из зарослей некоторых видов бамбука (Rawat, 1994). В лесные биотопы гималайская кабарга (одна из древнейших современных форм) вселилась вторично. Ранее она населяла в основном субальпийскую кустарниковую зону, в которой до сих пор обитает эта форма на территории Пакистана. Для ее мест обитания характерны заросли можжевельника, ферулы, смородины, кустарниковой березы и высокий травяной покров (Roberts, 1977). Подобные биотопы отвечают всем требованиям ландшафта саванного типа, сохранившегося в Центральной Азии с плейстоцена.

Следовательно, трофическая специализация и краниальная изменчивость кабарги связаны с приспособлением каждой экологической формы к существующим ландшафтам по мере расширения видового ареала. Наибольшая привязанность к предковым местообитаниям сохранилась у гималайской кабарги в западной части Гималаев, о чем свидетельствуют отмеченные для этой формы длинная ростральная часть, а при визуальном осмотре серии черепов – высокие коронки и длинный ряд нижних зубов. Наличие в диетах верхоянского подвида веточного корма, а у гималайского подвида бамбука и другой травяной растительности, возможно, отразилось на морфологии и сходстве в строении венечной ветви нижней челюсти, несмотря на отдаленность их географических популяций.

В состав годовой диеты кабарги входит как минимум четыре растительные группы: лишайники, листья, трава и хвоя (Шапошников, 1956; Егоров, 1965; Устинов, 1969; Салмин, 1972; Zheng, Pi, 1979; Green 1987b; Лю, Шэн, 2002; Приходько, 2003; Кривошапкин, 2008). Лихенофагия, закрепленная у представителей рода *Moschus* еще на рубеже плиоцена-плейстоцена и преобладающая у современной кабарги в отдельные сезоны года, не оказывала существенного влияния на преобразования денальных признаков, хотя доля лишайников в диете животных составляет от 25 до 75% (Приходько, 2013).

По результатам дискриминантного и кластерного анализа выделены четыре трофические подкатегории среди современных подвидов кабарги, у которых значения морфометрических характеристик черепа, признаков нижней челюсти коррелируют с экологическими типами питания:

- лишайниково-травоядная (*M. m. leucogaster* и *M. m. chrysogaster*); в летней диете трава составляет около 50%, лишайники – 20%, листва и другие виды кормов – 30% (Green, 1987b);
- лишайниковоядная (*M. m. arcticus*); основу питания составляют наземные виды лишайников (до 80%); доля других растительных кормов (хвоя лиственницы, лесная трава, листья и побеги кустарников) в рационе около 20% (Егоров, 1965; Кривошапкин, 2008);
- лишайниково-листоядная (*M. m. turowi* и *M. m. sachalinensis*); наиболее потребляемые корма – лишайники (около 50%), листья деревьев и кустарников, а также хвоя пихты (до 40%) и трава (10%) (Салмин, 1972; данные автора);
- лишайниково-листо-травоядная (*M. m. moschiferus*); состав поедаемых кормов меняется по сезонам: зимой и летом доля лишайников преобладает (до 50%), листва кустарников и деревьев составляет около 30%, трава – 20% (Шапошников, 1956; Устинов, 1969; Приходько, 2003, 2008).

Таким образом, у исследованных подвидов кабарги денальные признаки в меньшей степени, чем краниальные, сцеплены с типом питания животных и в большей степени отражают процесс адаптаций, обуслов-

ленных условиями среды. Обе системы признаков (линейная и неметрическая) дают более объективную оценку морфологических преобразований на начальной стадии микроэволюции кабарговых.

Результаты нашего исследования показали, что на стадии дифференциации вида на подвидовые формы трофические адаптации способны отчасти изменять пропорции черепа, в основном его длину, и форму нижней челюсти, не затрагивая общей организации его строения. Однако в течение сравнительно короткого исторического времени (370–140 тыс. лет) в границах обширного ареала вида появились современные экологические формы, различающиеся уникальными морфологическими структурами (Приходько, 2012) и генетическим разнообразием (Холодова, Приходько, 2006).

В заключение отметим, что полученные данные для кабарги служат доказательством смещения морфологических признаков в условиях отсутствия межвидовой при наличии повышенной внутривидовой конкуренции, обусловленной круглогодичной территориальностью, приводившей к расширению ареала и заселению новых для вида биотопов. Трофическая специализация не ведет к сдвигу гомологичных признаков у подвидов в условиях аллопатрии. Приведенные в литературе примеры в пользу смещения признаков у видов из разных таксономических групп, видимо, отражают клинальную изменчивость по какому-либо видовому признаку, как это показано для кабарги, зависящих от изменения среды в пределах обширного ареала вида.

ГЛАВА 6. РАЗДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ПО КРИТЕРИЮ ТЕРРИТОРИАЛЬНОСТИ И ГИПОТЕЗА ОЛЬФАКТОРНОГО ИСКЛЮЧЕНИЯ

Территориальность как способ поведения отдельных особей, обеспечивающего рассредоточение популяционных страт в пространстве, свойственна многим таксономическим группам позвоночных животных. В термин «территориальность» вкладывается понятие, предложенное Ю. Одумом и трактуемое как «любой активный механизм, посредством которого происходит разобщение в пространстве особей или группы особей» (Одум, 1975: 271). Разнообразные формы территориального поведения у диких копытных обусловлены в основном факторами среды, например, такими, как обилие и доступность корма, и вследствие этого – понижением или повышением локальной плотности населения. Не принижая значение трофической конкуренции, следует указать на не менее важную роль и других факторов в эволюции территориальности у Cetartiodactyla. Так, наиболее жёсткая стратегия территориального доминирования была отмечена у тех видов парнокопытных, которым свойственны потребление ограниченных ресурсов, узкая пищевая специализация или имеющих мелкие размеры тела (Owen-Smith, 1977).

Взаимное избегание особей рассматривается как главное проявление территориального поведения (Панов, 1983). На видовом уровне территориальность обеспечивает некоторые популяционные страты пространственными зонами, обладание которыми повышает шанс на выживание и репродуктивный успех отдельных особей или групп. Обычно такие гарантии обозначают через категорию «функция» (Tinbergen, 1957; Смит, 1976; Панов, 1983). В настоящее время принято выделять три основные функции территориальности: трофическую, репродуктивную и защитную (Панов, 1983; Приходько, 2003).

Явление территориальности и механизмы его реализации рассматриваются как один из способов организации популяций лишь на видовом уровне. Поскольку внутривидовые популяции организованы по сходному принципу будет позволительно приравнять механизмы территориальности к специфическим функциям сообществ парнокопытных – к их рассредоточению и распределению по экологическим нишам. Речь идет о главном механизме рассредоточения межвидовых популяций в пространстве через формирование биологических сигнальных полей на заселенной несколькими видами территории, обладающими дисфункциональными свойствами (Приходько, 2016). Предлагаемые нами дополнения включают два следствия этой функции, которые приведены в табл. 17.

Таблица 17. Функции территориальности
(по: Панов, 1983; с изменениями и дополнениями)

Видовой уровень	Межвидовой уровень
<p>1. Гарантии оптимизации питания.</p> <p>А. Длительное детальное освоение участка, находящегося в индивидуальном пользовании, повышает предсказуемость доступа к запасам корма и воды.</p> <p>Б. Обеспечивается определенный запас пищи как для самого владельца (владельцев) территории, так и для будущего потомства.</p>	<p>1. Формирование биологических сигнальных полей.</p> <p>А. Разделение видов по критерию территориальности.</p> <p>Б. Размещение видовых популяций по местообитаниям неодинаковой качественности под воздействием ольфакторных сигналов видов-доминантов.</p>
<p>2. Гарантии репродуктивного успеха.</p> <p>А. Перманентная самоизоляция способствует переходу особи из разряда анонимных членов популяции в разряд персонализированных индивидов. Персонализация обеспечивает повторяемость и преемственность социальных контактов и тем самым повышает шансы индивида приобрести и удержать полового партнера.</p> <p>Б. Сводится до минимума посторонние по-мехи, способные нарушить нормальный ход взаимодействия половых партнеров и процесс репродукции как таковой (копуляция, гнездо-строение, яйцекладка и др.).</p> <p>В. Сводится до минимума прямая конкуренция с прочими членами дема из-за удобных убежищ для гнезда, яиц и др. (основная часть конфликтов переносится на периферию участка, выступающую в качестве буферной зоны).</p>	
<p>3. Ограничение плотности популяции.</p>	
<p>4. Гарантии безопасности от хищников.</p> <p>А. Освоенность участка предполагает хорошее знакомство хозяина с потенциальными укрытиями и убежищами.</p> <p>Б. Рассредоточение снижает уязвимость особей для специализированных хищников.</p>	

В настоящей главе рассматриваются: а) системы территориальности, оказывающие несомненное влияние на видовые популяции сообщества как целого и б) размещение видовых популяций по местообитаниям неодинаковой качественности под воздействием ольфакторных сигналов видов-доминантов. Фактически речь идет о регуляторной функции биологических сигнальных полей в поддержании стабильности сообществ парнокопытных.

6.1. Биологические сигнальные поля как фактор рассредоточения видовых популяций

Самостоятельным и важнейшим вопросом современных исследований является выявление роли биологических сигнальных полей в межвидовых отношениях, как фактора рассредоточения видовых популяций по нишам. Химические и визуальные элементы сигнального поля обладают, как показали исследования, не только аттракторными свойствами для конспецификов, но и несут информацию о структуре заселённой территории (Наумов, 1977; Гольцман, Крученкова, 1999; Ванисова, Никольский, 2012). Ранее было показано, что распределение видов в пространстве и их взаимодействие со средой обитания в итоге определяют структурный тип любого сообщества (Hutchinson, 1975). Функционирование сообществ парнокопытных и их стабильность зависят во многом от их внутренней организации и от обусловленного ею структурного разнообразия, где одним из ее элементов является территориальность (Priklad'ko, 2015). У высших позвоночных и у парнокопытных в частности территориальность проявляется через поведенческие особенности при оставлении пахучих меток, имеющих химическую природу.

Известный специалист по математическим моделям регуляции популяций Дж.М. Смит отметил, что «рост обоих видов испытывает некое подавляющее воздействие, равное нулю при отсутствии того или другого вида и достигающее максимума, когда оба вида достаточно многочисленны. Одна из возможностей, заслуживающая изучения, заключается в том, что каждый вид продуцирует какое-то вещество, токсичное для другого вида, но делает это лишь в том случае, когда этот другой вид присутствует в данном местообитании... Никаких данных, указывающих на существование таких веществ, у нас нет, однако их поисками стоило бы заняться» (Смит, 1976: 85). Это замечание было высказано намного позднее уже изданных в то время фундаментальных работ по гистологии кожных желез млекопитающих (Россов, 1910; Schaffer, 1940), послуживших стимулом для более глубоких исследований этого направления в современной биологии (см. Соколов, Чернова, 2001).

В ряду факторов, регулирующих видовое разнообразие сообществ растений и животных, особая роль принадлежит межвидовой химической коммуникации. Для обозначения веществ, секретлируемых животными в окружающую среду и вызывающих специфические поведенческие реакции у представителей своего вида или регулирующие физиологические процессы, например размножение, был предложен термин «телергоны», охватывающий две группы химических веществ с разными механизмами действия – гомотелергоны и гетеротелергоны (Киришенблат, 1968). Позднее гетеротелергоны стали именовать кайромонами или алломонами, а обусуждаемое явление получило название «аллелопатия», ставшее основным

направлением исследований химической экологии (Whittaker, 1970; Brown et al., 1970). Рассматриваемое понятие применяется в тех ситуациях, когда межвидовая конкуренция проявляется через химические посредники, которые способны приводить к замещению популяции одного вида популяцией другого под воздействием выделяемых химических веществ, тем самым, вынуждая конкурента занять иную нишу или сменить активность при сходной экологии видов. Аллелопатия признается важным механизмом, который регулирует структуры сообществ растений и млекопитающих (Tobiessen, Werner, 1980).

6.1.1. Кожные специфические железы как источники химических сигналов биологических сигнальных полей

Особый научный интерес представляет связь состава сообществ парнокопытных с комплексом присущих видам специфических кожных желез, природа происхождения которых до сих пор не установлена. Выделяемые железами химические сигналы из-за разнообразия их состава определяют прямые эффекты на виды-доноры и вместе с параметрами внешней среды создают многообразие структур видовых биологических сигнальных полей в сообществах парнокопытных. В фундаментальных сводках специфические кожные железы жвачных рассматриваются как источники химических сигналов, которые оказывают влияние на все формы поведения животных (Росcock, 1910; Schaffer, 1940; Соколов и др., 1988; Соколов, Чернова, 2001). В табл. 18 представлен перечень желез у представителей пяти семейств Artiodactyla.

Несмотря на обнаруженное топографическое и анатомическое разнообразие специфических кожных желез парнокопытных, их гистологическое строение сходно практически у всех видов. По типу секреции железы представлены либо апокриновыми, либо эккриновыми или комбинацией первого и второго типов. Для большинства специфических кожных желез свойствен половой диморфизм и возрастная изменчивость. Некоторые железы более активно функционируют в период размножения, что свидетельствует о роли андрогенов в их сезонной и репродуктивной активации. Детальные исследования гистологии выявили сходство в строении желез хищников и ряда видов парнокопытных, например, зароговой железы серны и японского сероу, устроенные по гепатодному типу (Соколов и др., 1988). Еще большее гистологическое сходство в строении желез с хищниками имеет кабан, представляющий древнейшую филилитическую группу парнопалых.

6.1.2. Классификация специфических кожных желез парнокопытных

В основу классификации специфических кожных желез парнокопытных положен функциональный подход. Под функцией понимается пере-

Таблица 18. Специфические кожные железы и их категории у представителей семейств Artiodactyla (по: Соколов и др., 1988; Соколов, Чернова, 2001, с изменениями)

Железы		Suidae (<i>Sus scrofa</i>)	Tragulidae (<i>Tragulus</i>)	Moschidae (<i>Moschus moschiferus</i>)	Cervidae	Bovidae
I категория	Носовая, железы носогубного зеркала		азиатские оленьки	кабарга	все виды	все виды
	Межпальцевые	кабан	азиатские оленьки	кабарга	мунтжаки, косули, лось, олени, северный олень	горал, сероу, тар, оронго, серна, горные козлы и бараны, настоящие быки
	Предглазничные	кабан			мунтжаки, косули, олени, лось, северный олень	горал, сероу, горные козлы и бараны, саола, тар
	Паховые					оронго, горные козлы и бараны
	Подбородочная		азиатские оленьки			
II категория	Голенные, тарзальные и метатарзальные			кабарга	олени, лось, северный олень, косули	
	Карпальные	кабан				
III категория	Препуциальная, железы крайней плоти	кабан		кабарга	мунтжаки, лось, олени, северный олень	горал, сероу, горные козлы и бараны, настоящие быки
IV категория	Анальная, циркуманальная	кабан	азиатские оленьки	кабарга	мунтжаки, косули, олени, северный олень	горные бараны
	Железы губ	кабан				
	Зароговая, лобная, шейные				мунтжаки, косули, замбар	горал, серна, горные козлы
	Надхвостовая, хвостовая, подхвостовая		азиатские оленьки	кабарга	мунтжаки, олени, северный олень	тар, голубой баран, горные козлы и бараны

дача внутривидовой информации с помощью секретов желез об индивидуумах, виде, поле, репродуктивном состоянии особей и территориальном мечении. В системах структурного типа, к которой относятся кожные железы, их разнообразие характеризуется сложностью строения, уровнем организации и ролью в ольфакторной коммуникации. Всего выделено четыре функциональных категории желез, продуцирующие секреты, которые, по сути, обеспечивают поддержание социальной и территориальной систем, а также обеспечивают репродуктивный успех любого вида. Все выделенные категории можно представить в виде четырехуровневой системы, каждая из которых обладает узкой ольфакторной специализацией.

К первой категории отнесены железы, секреты которых несут информацию об индивидуальном и видовом распознавании. Железы второй категории выделяют в воздушную среду сигналы страха (опасности), адресованные как конспецификам, так и всем видам из состава сообщества. В третью категорию включены железы самцов, выделения которых участвуют в индуцировании эструса у самок. К четвертой категории, самой важной в рассматриваемом контексте, отнесены железы, обеспечивающие территориальное мечение.

Все железы, функционально связанные с распознаванием индивидуумов и особей вида, наиболее полно представлены у cervид и бовид (рис. 28). Минимальным комплексом желез данной категории обладают Suidae и Moschidae. Представители оленьковых занимают в этом ряду промежуточное положение, для которых характерна система распознавания внутри групп посредством секрета подбородочной железы, хорошо развитой у особей обоего пола (Ralls et al., 1975). От оленьковых прослеживается пе-

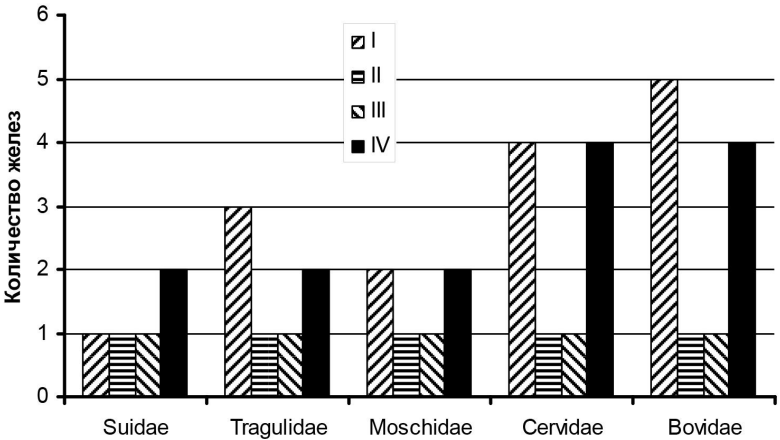


Рис. 28. Распределение специфических кожных желез по семействам: I, II, III, IV – категории желез, пояснения в тексте.

ренос маркировки с членов семейной группы на мечение растительности в границах абонируемой территории по мере формирования у видов социально организованных ячеек. Разнообразие морфологических структур и продуцируемые ими секреты для индивидуального распознавания являются наиболее лабильными параметрами у оленьих и полорогих, которые представляют собой комбинацию их видовых характеристик. Отметим, что передача межвидовой информации осуществляется опосредованно без прямого взаимодействия вида-донора и вида-реципиента. Опосредованная хемокоммуникация широко распространена как среди парнокопытных, так и среди других млекопитающих (Рожнов, 2011).

Группа желез второго уровня (категории) характеризуется своей узкой специализацией в выработке аларм-сигналов. У представителей всех семейств парнокопытных в продуцировании сигналов тревоги участвуют, как правило, железы со сходным типом секреции. Они локализованы на дистальных отделах конечностей (рис. 29), внешне сходны, хорошо развиты у особей обоего пола и активно функционируют во все сезоны года (Соколов, Чернова, 2001). У парнокопытных железы, задействованные в трансляции сигнала тревоги, покрыты особыми волосами, которые адсорбируют выделяемый секрет между кутикулярными чешуйками. Это явление получило название «осметрихии» (Muller-Schwarze et al., 1977, Muller-Schwarze, 1991). При сопоставлении строения голенных желез кабарги с теми, что продуцируют запах тревоги при опасности у других оленьих (таковы метатарзальные железы европейской косули, благородного оленя, оленя-лира, замбара, тарзальная железа северного оленя) выяснилось, что основу всех этих образований составляют апокриновые железы (Соколов, Чернова, 2001).

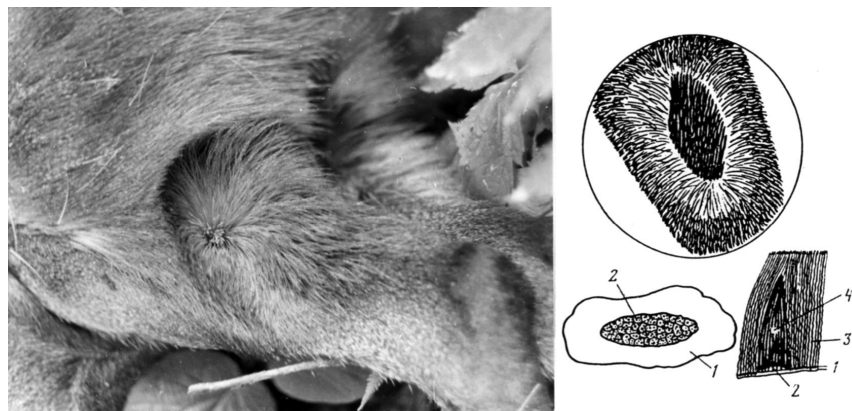


Рис. 29. Топография голенной железы кабарги: *а* – расположение голенной железы, *б* – внешний вид железистого поля (*1* – кожа, *2* – железистое поле, волосы удалены, *3* – волосы, окружающие железу, *4* – волосы, растущие на железе).

Железы третьей категории активно функционируют только у самцов. Внешняя стенка желез образована в виде кожного мешка размером с яйцо. Эти сложно устроенные структуры расположены рядом с мочеполовым каналом (рис. 30), за что получили название – железы крайней плоти (Schaffer, 1940; Соколов, Чернова, 2001). Секреты, продуцируемые сальными и апокриновыми трубчатými железами, препуциального мешка кабарги, смешиваясь с мочой, образуют половые феромоны, способные индуцировать у самок эструс (Соколов и др., 1984; Соколов, Приходько, 1989, 1992). Аналогичные и сильно редуцированные превульварные железы самок в период гона стимулируют у самцов после обнюхивания ими мочи, оставленной самками в брачный период, проявление поведенческой реакции – флемен, свидетельствующей о наступлении у них эструса (Bowyer, Kitchen, 1987; Miller et al., 1991; Muller-Schwarze, 1991). Сравнительные исследования показали различия в проявлении реакции флемен среди таксонов парнокопытных (Hart, Hart, 1987).

Активация желез крайней плоти тесно связана с процессом полового созревания самцов. Одним из признаков начала секреторной активности препуциальных желез может служить появление в мешочках сильно пахнущего секрета, содержащего продукты метаболизма тестостерона. Семенники и андрогенная функция надпочечников играют определенную роль в развитии специфических кожных желез млекопитающих (Ebling, 1977) и в частности парнокопытных (Приходько, 2003). В процессе своего метаболизма тестостерон, активируемый в печени, превращается, в основном, в андростерон и другие метаболиты, которые накапливаются в полостях желез в виде мускуса. Основу липидных компонентов мускуса кабарги составляют

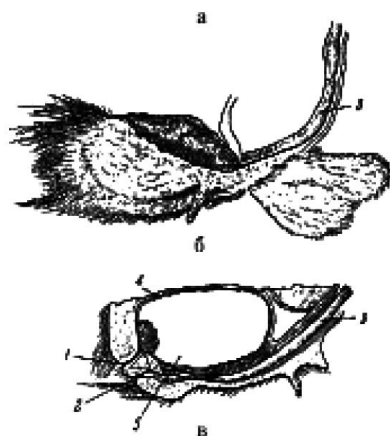


Рис. 30. Мускусная железа самца кабарги: а – внешний вид (фото автора), б – схематическое изображение железы сбоку, в – схема сагиттального разреза железы; 1 – выводной проток железы, 2 – мочеполовое отверстие, 3 – пенис, 4 – внутренняя эпителиальная оболочка, 5 – полость железы с мускусом (по: Шапошников, 1956).

соединения ряда андростана (17-кетоандростаны), доля которых достигает 30% продуцируемого секрета (Do et al., 1975; Соколов и др., 1986; Sokolov et al., 1987). У многих копытных выделение тестостерона и образование сперматозоидов носит сезонный характер. Вне брачного периода функции препуциальных желез угнетены. С наступлением брачного сезона эти железы ежегодно активируются и начинается образование секретов, в которых содержатся метаболиты тестикулярного полового гормона (Приходько, 2003).

Полевые и гистологические исследования, выполненные на разных видах, свидетельствуют о том, что у парнокопытных специфические кожные железы имеют непосредственное отношение к территориальному мечению. Большинство видов характеризуются особой топографией их расположения на теле животного и обладают только им присущими железами. Например, у мунтжака развиты лобные железы между кожными складками, которые не встречаются у других представителей Cervidae. Для ряда видов полорогих характерен гепатоидный тип строения мешотчатых образований и железистых полей некоторых желез, сходных с таковыми Carnivora, т. е. систематических групп, имеющих разное происхождение и эволюционный возраст (Соколов, Чернова, 2001). К единственному сходству может быть отнесено наличие у всех представителей семейств парнокопытных анальных желез с различными вариантами в соотношении сальных и апокриновых структур, нередко связанных с другими железами ано-генитальной области. Наличие двух типов специфических кожных желез, секреты которых несут информацию об абонируемой территории, объясняется их разной функцией в ольфакторной коммуникации. Например, экскременты парнокопытных являются носителем видовой информации и не вызывают у конспецификов ответной агрессии после обонятельного обследования чужого помета. Секреты же других желез рассматриваемой категории способны активировать агрессию у владельцев участков обитания после мечения чужаками растительности на заселенной территории (Соколов, Приходько, 1983; Приходько, 2003). Таким образом, функционирование желез, секреты которых участвуют в территориальном мечении, могут контролироваться разными эпигенетическими системами, включая андрогензависимый тип развития. Для Suidae набор желез отличается количественно и качественно от других групп парнокопытных (Соколов и др., 1988).

Зависимость комплексного числа категорий желез коррелирует с видовым разнообразием жвачных, массой тела и, вероятно, их эволюционным возрастом (табл. 19). Свиные, являющиеся древнейшей группой парнокопытных, имеют наименьшие значения корреляции по сравнению с другими семействами жвачных. Анализ дистанций между комплексами (категориями), проведенный методом UPGMA, показал выделение двух обособленных кластеров: один включает семейства с древним эво-

Таблица 19. Корреляция между количественными показателями наличия комплексов (категорий) специфических кожных желез в семействах парнокопытных

Семейство	Suidae	Tragulidae	Moschidae	Cervidae	Bovidae
Suidae	1.000	0.174	0.577	0.577	0.404
Tragulidae	0.174	1.000	0.905	0.905	0.971
Moschidae	0.577	0.905	1.000	1.000	0.980
Cervidae	0.577	0.905	1.000	1.000	0.980
Bovidae	0.404	0.971	0.980	0.980	1.000

люционным прошлым, другой объединяет эволюционно молодые группы жвачных (рис. 31.). Выявленный сходный набор желез у групп Ruminantia объясняется одинаковым объемом информации, передаваемой с помощью секретов, вырабатываемых этими структурами. Возникновение максимального разнообразия желез в системах распознавания и территориального мечения возможно при разном соотношении видов с социальным и одиночно семейным образом жизни в индивидуальном сообществе. Распределение видов по доминированию либо территориальности, либо с ее отсутствием у сложно структурированных соци-

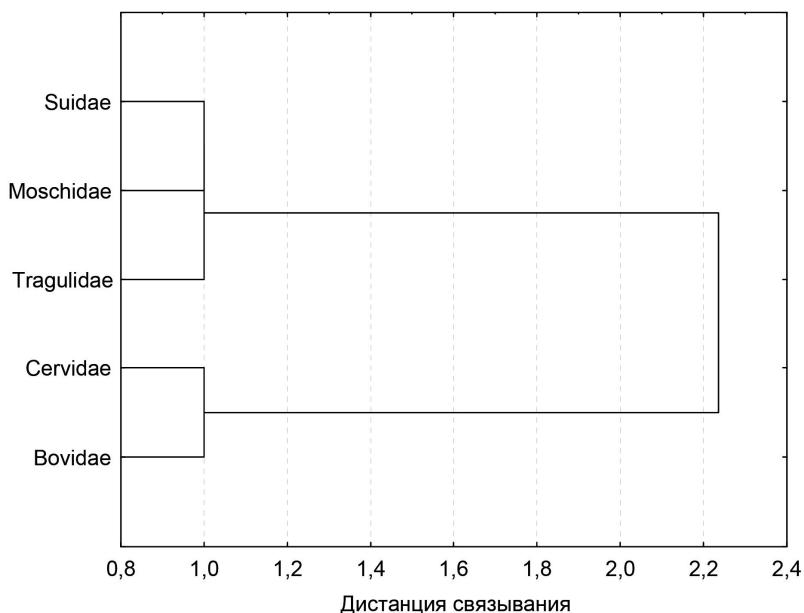


Рис. 31. Дендрограмма кластерного анализа (UPGMA) дистанций Махаланобиса между категориями специфических кожных желез у семейств парнокопытных.

альных групп является необходимым условием существования любого сообщества парнокопытных.

Среди рассмотренных категорий специфических кожных желез можно выделить две крайние их структурные системы в зависимости от контроля их функции. В первую систему включены железы первой и второй категории с двойным комплексом свойств (распознавание и сигналы тревоги) видовой хемокоммуникации. Несмотря на различия в морфогистологическом строении, эти структуры объединяет отсутствие гормонального контроля функционирования этих желез. Их секреты индивидуальны в силу состава социальных групп внутривидовых группировок. Вторая система представлена железами, находящимися под андрогенным контролем, обладающими наибольшими отличиями в строении из-за разнообразия типов территориальности видовых популяций. На примере кабарги, показано отрицательное влияние ганадоэктомии на развитие и функционирование желез третьей и четвертой категорий у этого вида (Приходько, 2003). Система, ответственная за территориальность, более лабильна и обеспечивает быстрое реагирование на привнесенные изменения в биологическом сигнальном поле особями, не входящими в состав семейных или постоянных групп. Следовательно, двухуровневая система построена так, что наиболее изменчивая ее часть (территориальная) поддерживает устойчивость социальных связей, т. е. стабильную часть системы.

Для более полного представления о механизмах ольфакторного вытеснения одним видом других, необходимо рассмотреть состав кожных специфических желез и биологические функции их секретов у видов из разных сообществ парнокопытных. Выделения, используемые копытными для мечения участков обитания, секретируются преимущественно кожными железами. Такие специфические железы имеются и хорошо развиты, как правило, только у самцов и располагаются на различных участках тела животных (Рососк, 1910; Schaffer, 1940; Соколов, Чернова, 2001). Например, у представителя оленьих мунтжака парные железы расположены спереди от края глаз, обычно в углублении кожи над ямкой слезной кости (Соколов, Чернова, 2001). У кабарги эти железы размещены на супракаудальной области, включая безволосый хвост (Приходько, 2003). Железистое поле у кабана располагается на внутренней стороне оголенной кожи карпуса, активно секретирующее химические вещества в период гона (Schaffer, 1940). Для мечения территории горал использует зароговую железу, которая локализована на утолщенном участке кожи головы (Мысленков, Волошина, 1989). Секреты кожных желез наносятся копытными на растительность в границах абонируемых территорий, при этом пахучие метки размещаются в пограничных зонах и на тропках, создавая обширное запаховое поле на участках обитания. Обычно на самцовых участках одной внутривидовой группировки, напри-

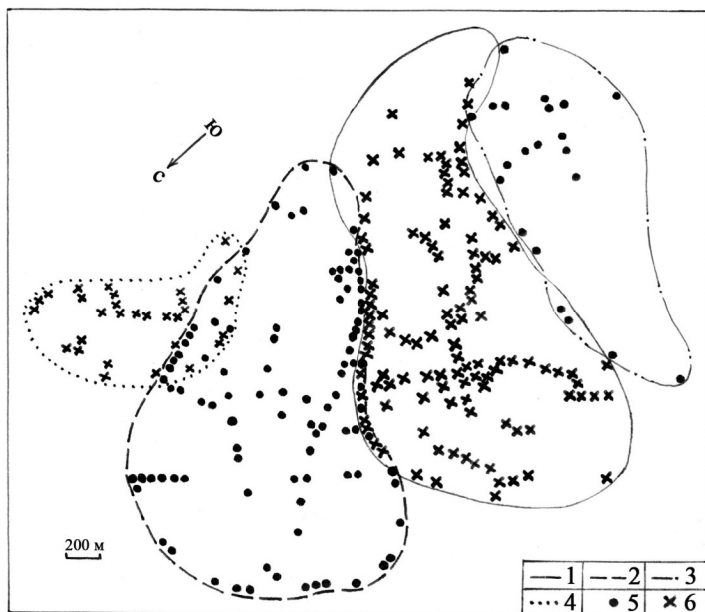


Рис. 32. Пространственное размещение пахучих меток с секретом хвостовой железы самок кабарги (Алтай): 1, 2 – на участках обитания взрослых и 3, 4 – полу взрослых самок; 5, 6 – пахучие метки (по: Приходько, 2003).

мер кабарги, бывает сосредоточено от 190 до 300 регулярно обновляемых пахучих меток с секретом хвостовой железы (рис. 32).

Территориальные пахучие метки несут смесь липидов, вырабатываемых сальными железами, а также другие компоненты секрета, которые длительное время сохраняются в природной среде. Важно отметить, что такие метки, являясь эффективными аттракторами для конспецификов, одновременно могут действовать как репелленты для особей других видов, подавляя их активность. Прямыми визуальными наблюдениями зарегистрировано обонятельное исследование животными нетерриториальных видов пахучих меток самцов (рис. 33), ведущих круглогодичный территориальный образ жизни, и дальнейшее избегание зон активного запахового мечения вида-доминанта. Следовательно, секреты кожных желез, используемые животными для территориального мечения, выполняют функцию внешних медиаторов, которые способны изменять поведение особей-реципиентов (Приходько, 2003) и, возможно, влиять на нейрофизиологические процессы в организме.

Наличие широкого спектра кожных желез у парнокопытных позволяет рассматривать эти морфологические структуры в качестве «смещенных признаков». Как отмечал Грант (Grant, 1972), смещение морфологи-



Рис. 33. Обнюхивание лосем пахучей метки самца кабарги.

ческих признаков происходит под воздействием естественного отбора, вызванного присутствием в той же среде нескольких экологически сходных видов. Кожные специфические железы могли возникнуть в ходе эволюции у некоторых видов парнокопытных в условиях аллопатрии, но некоторые виды успешно реализуют эти структуры с репеллентными продуктами выделения по отношению к другим видам только при симпатрии. Рассматриваемые смещенные признаки, продуцируя химические сигналы, гипотетически могут запускать механизм, который приводит к смещению ниш, что в свою очередь обеспечивает снижение межвидовой конкуренции и делает возможным сосуществование регионального пула видов.

6.2. Разделение видов по критерию территориальности

В основе нашей классификации систем территориальности парнокопытных лежит типология социальных систем и организация видовых популяций. Как было показано в разделе 3.1, в качестве важнейшего признака любой социодемографической системы выступает репродуктивная стратегия, разнообразие типов которой порождает широкий спектр ансамблей территориального поведения (Панов, 1983). На основании рассмотренных признаков в исследованных сообществах парнокопытных все виды объединены в три группы: а) с круглогодичной территориальностью; б) с сезонной территориальностью и в) с отсутствием террито-

риальности. К первой группе отнесены виды мелкого размерного класса с моногамными связями. Семейная пара на протяжении ряда лет занимает охраняемую круглогодично территорию. Охрана границ осуществляется ежедневными патрулированиями и мечением границ участков обитания секретом кожных специфических желез и экскрементами (Hendrichs, 1975; Приходько, 2003). Типичными видами с круглогодичной территориальностью в сообществах парнокопытных являются горнотаежный обитатель – кабарга (Приходько, 2003), а в тропических лесах – оленьки рода *Tragul* (Matsubayashi et al., 2006). Вторая система территориальности объединяет виды со средней массой тела, которые образуют сложные семейные группы, обитающие на территории взрослого самца. Паттерны территориального поведения проявляются у самцов лишь в период гона. В зимний период могут образовываться сложные по составу стада, например у кабана и косулей (Данилкин, 1999, 2002; Царев, 2011). Наконец, к третьей системе отнесены виды крупного размерного класса, образующие в брачный период гаремы. Вне периода размножения половозрелые самцы и самки живут раздельно; первые из них могут образовывать холостяцкие стада с линейной иерархией. Ярким примером социальной системы с отсутствием территориальности является благородный олень (Панов, 1983; Clutton-Brock et al., 1987; Данилкин, 1999). По нашей классификации первая группа видов отнесена к доминирующей в сообществах, все другие образуют обширный кластер видов, именуемых вторичными или периферийными.

В качестве возможного объяснения богатства видового разнообразия в сообществах была предложена гипотеза уникального состава регионального пула видов, населяющих исторически исходный участок ландшафта, не подразделяя их на группы с системами территориальности. В соответствии с этой гипотезой количество видов географического пула определяется их эволюционной историей, очередностью заселения территории, длительностью ее колонизации и продуктивностью местообитаний, как интегральных показателей условий среды обитания консументов. В обширных по площади и исторически стабильных участках ландшафта отмечено наибольшее количество видов, успешно адаптированных к региональным экологическим условиям (Aarssen, Schamp, 2002; Partel, 2002; Partel et al., 2007).

Число видов с разными системами территориальности может также определяться запасами трофических ресурсов в том или ином местообитании. Как это не парадоксально, но в наиболее обширных и исторически стабильных местообитаниях, например тропических лесах, имеется большее число видов с круглогодичной территориальностью, чем в других региональных горных и таежных сообществах (рис. 34). Для каждого регионального сообщества предел территориальных форм определяется пулом видов с узкой трофической специализацией при преиму-

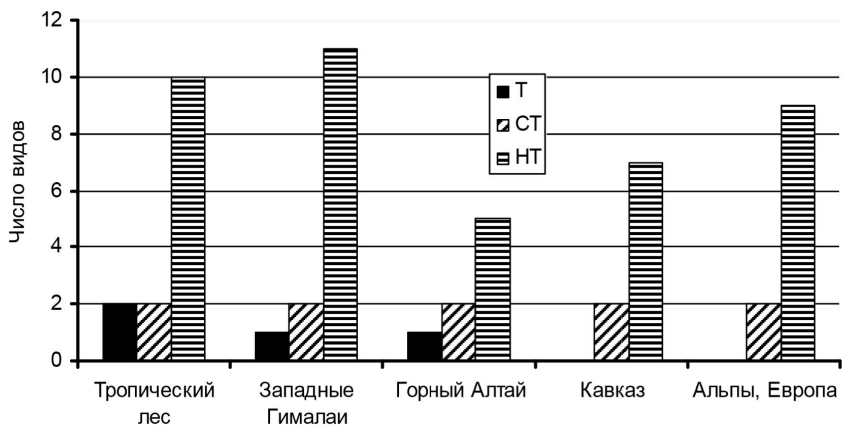


Рис. 34. Диаграмма распределения видов с разными системами территориальности в региональных сообществах парнокопытных: Т – с круглогодичной территориальностью; СТ – с сезонной территориальностью; НТ – нетерриториальные виды.

щественном потреблении ими фруктов или лишайников. Этот тезис отчасти объясняет зависимость числа территориальных видов от продуктивности среды обитания при разных стратегиях репродукции и питания. В умеренной зоне Палеарктики продуктивность местообитаний в зимний период низка, в то время как в тропиках биотопы хотя и богаты ресурсами, но не могут превышать исторически сложившийся пул древних по происхождению видов парнокопытных.

Размер пула видов с круглогодичной территориальностью определяется не только продуктивностью местообитаний, но и удаленностью их ареалов от центра видообразования, что хорошо демонстрирует рис. 34. Рубежом колонизации тропических территориальных видов в Палеарктику являются горные системы Гималаев, а для кабарги оказался Горный Алтай, из-за трудностей расселения в западном направлении; на севере по низменным лесам Западной Сибири, на юге по горам со скудными запасами трофических ресурсов. От алтайской области разрыва ареалов многих видов млекопитающих прослеживается увеличение видов парнокопытных, характеризующихся отсутствием территориальности, на фоне стабильно низкого числа видов с сезонной территориальностью. Таким образом, среди региональных сообществ парнокопытных сложилось основное ядро видов с разными системами территориальности, хронологические границы которого связаны с определенными ландшафтными условиями и тяготеют к центру видообразования четырех основных семейств Ресора.

Верификация представленной концепции относительно роли территориальности в разделении видов в сообществах парнокопытных прове-

дена на количественном уровне (Приходько, 2015; Prikhod'ko, 2015). Канонические дискриминантные функции были получены для двух сообществ парнокопытных из двух географически удаленных видовых популяций, ранее исследованных на Алтае (Приходько, 2003) и в Гималаях (Green, 1987 b). Первое сообщество состоит из четырёх видов, особенности которых анализировали по четырём переменным, перечисленным в табл. 20. Сообщество парнокопытных Гималаев послужило матрицей с семью видами и включало все переменные, используемые в первом наборе данных. Каждое сообщество охарактеризовано по дискриминации между территориальностью и высотным размещением видовых популяций в пространстве.

Таблица 20. Признаки видов из сообществ парнокопытных Алтая и Гималаев (по: Приходько, 2015)

Видовой состав сообщества парнокопытных Алтая	Размещение над уровнем моря, м	Средняя масса тела, кг	Средняя стадность, число особей	Территориальность	Источник информации
Сибирская кабарга	250–1900	11	1.0	Круглогодичная	Приходько, 2003
Сибирская косуля	50–1100	39	2.1	Сезонная	Данилкин, 1999
Марал	70–2550	290	2.6	Отсутствует	Данилкин, 1999
Лось	40–2200	353	2.8	- “ -	Данилкин, 1999
Видовой состав сообщества парнокопытных Гималаев, Индия					
Китайская кабарга	2450–4000	11	1.0	Круглогодичная	Green, 1987b
Горал	1700–3600	27	1.3	Сезонная	Green, 1987b
Мунтжак	1500–2700	45	1.0	Отсутствует	Green, 1987b; Соколов, 1979
Сероу	2050–3350	75	1.1	Сезонная	Green, 1987b
Тар	2650–3550	105	7.0	Отсутствует	Green, 1987b; Соколов, 1979
Кабан	2500–3250	120	3.0	Сезонная	Данилкин, 2002
Замбар	1550–2700	200	1.4	Отсутствует	Green, 1987b

В исследованных сообществах поддерживается оптимальный уровень систем территориальности между видами с круглогодичным и сезонным ее проявлением, включая виды у которых территориальное мечение вовсе отсутствует. Видовое соотношение по указанному признаку в сообществе парнокопытных Алтая составляет 1 : 1 : 2. Круглогодичная территориальность свойственна виду (сибирской кабарге) мелкого размерного класса с фоновым биологическим сигнальным полем. Сезонная территориальность, приходящаяся только на период размножения, характерна для сибирской косули. Средняя масса тела этого вида превышает вес кабарги почти в четыре раза. Биологические сигнальные поля рассматриваемой пары видов в период репродукции не перекрываются, хотя в другие сезоны года оба вида используют одни и те же местообитания и встречаются на одних и тех же высотах в горах Алтая. В осенне-зимний период косуля ведёт групповой образ жизни, при этом в поведении животных отсутствуют паттерны мечения территории. Марал и лось имеют крупные размеры тела и характеризуются отсутствием территориальности в местах совместного обитания. В основе коммуникации этих видов лежат звуковой и визуальный каналы. При значительном перекрывании местообитаний у сравниваемых видов, их конкурентные трофические отношения с кабаргой сведены к минимуму благодаря различиям в их диетах (Приходько, 2003).

Общий дискриминантный анализ показал, что наибольший вклад в межвидовую дискриминацию в сообществе Алтая вносят различия по массе тела. Кластеризация видов с разной массой тела по значениям дискриминантных функций оказалась достаточно высокой, так как безошибочно идентифицирует 87.5% видов с разными системами территориальности. Стандартизованные коэффициенты по всем изученным признакам составляют: собственное значение – 3.0; канонический R – 0.866025; лямбда Уилкса (λ) – 0.25; χ^2 – 1.386294; df – 2.0; $p < 0.5$.

В сообществе парнокопытных Гималаев присутствуют также три группы видов, образующие сходные кластеры по массе тела и по признаку территориальности. Проведённый дискриминантный анализ позволил получить интегральные оценки по комплексу факторов, выбрать наиболее устойчивые признаки и их сочетания, которые в максимально возможной степени различают сравниваемые виды. Коэффициенты χ^2 оказались статистически значимыми (табл. 21), что позволяет использовать при дискриминации две канонические функции как достаточно адекватно описывающие различия между видами сложного сообщества. Как видно из табл. 22, все виды четко различаются между собой по связи территориальности с высотным размещением видовых популяций. Выявленные различия оказались значительными для тара, мунтжака и кабана, которые населяют разные местообитания. Наибольший вклад в дискриминацию видов вносят различия по сочетанию факторов «высотное размещение–

Таблица 21. Критерий хи-квадрат с последовательно удаленными корнями. Сигма-ограниченная параметризация (по: Приходько, 2015)

Удаление	Собственное значение	Канонический R	Лямбда Уилкса (λ)	χ^2	df	$P <$
0	14.000000	0.966092	0.022222	9.516656	8.000000	0.300601
1	2.000000	0.816497	0.333333	2.746531	3.000000	0.432378

Таблица 22. Общий дискриминантный анализ территориальности и видовых признаков парнокопытных в сообществе Гималаев (по: Приходько, 2015)

Основной эффект	Исходные коэффициенты канонической дискриминантной функции. Сигма-ограниченная параметризация			
	уровень эффекта	столбец	функция 1	функция 2
Собственный член		1	0.000000	0.000000
Высотное размещение	2450–4000	2	-0.353553	0.353553
	1700–3600	3	0.000000	0.500000
	1500–2700	4	-0.000000	-0.000000
	2050–3350	5	0.000000	0.500000
	2650–3550	6	-0.612372	0.612372
	2500–3250	7	-0.750000	-0.250000
Масса тела		8	-0.231177	-0.388287
Стадность		9	-0.883124	0.464802
Высотное размещение – масса тела	1700–3600	10	-0.353553	0.353553
	1500–2700	11	-0.303074	0.397676
	2050–3350	12	-0.242602	0.242602
	2650–3550	13	-0.206901	0.455183
	2500–3250	14	-0.540129	0.540129
	6	15	-0.666973	-0.060634
Высотное размещение – стадность	1700–3600	16	-0.353553	0.353553
	1500–2700	17	-0.018506	0.353553
	2050–3350	18	-0.067729	0.067729
	2650–3550	19	-0.059573	0.496438
	2500–3250	20	-0.698501	0.698501
	6	21	-0.790281	-0.491256
Масса тела – стадность		22	-0.909333	0.282365

стадность» (≈ 0.79) и «масса тела–стадность» (≈ 0.91), интерпретируемые как признаки, характеризующие социальность с тенденцией к ее возрастанию в ряду видов при ослаблении и отсутствии у них территориальных форм поведения. В области положительных значений второй дискриминантной функции проявляются существенные различия между кабаргой и парой видов из семейства полорогих – горалом и сероу, что свидетельствует о неполной симпатрии их популяций при высотном распределении. Как было показано ранее, видовой состав поедаемых кабаргой растений совпадает в горах Гималаев с питанием горала и сероу на 74.3 и 79.2% соответственно (Green, 1987 *b*), что не может служить веским доказательством полного перекрывания их местообитаний. Весной в период активного мечения территорий пахучими метками и экскрементами местообитания кабарги и горала разделены по высотным поясам. Горал в это время покидает обильные по запасам корма участки и населяет более низкий скалистый пояс гор, хотя зоны перекрывания между этими видами значительны зимой, достигая 75.5%. Во все сезоны года экологическое разделение этих двух видов в местах совместного обитания достигается путем освоения горалом склонов с высокой крутизной.

Имеются эмпирические данные, указывающие на участие в сегрегации видов не только территориальных пахучих меток, но и других источников ольфакторных сигналов, например, экскрементов. Грин (Green, 1987 *b*), анализировавший размещение видов на стационарной площадке с применением метода картирования кучек экскрементов, показал, что различия в пространственной сегрегации видов в сообществе Гималаев были обусловлены, прежде всего, результатом разнообразия среды обитания. Однако через показатель распределения экскрементов в пространстве была выявлена зависимость между пространственной рассредоточенностью видовых популяций и территориальными особенностями видов в разные сезоны года. Следовательно, экскременты могут играть вспомогательную регулирующую роль в сообществах как дополнительный фактор сегрегации наряду с секретами кожных специфических желез, которые обладают разной межвидовой толерантностью животных к химическим сигналам. Фактически все виды исследованного сообщества концентрировались на периферии группировки китайской кабарги, которая доминировала по критерию территориального мечения (рис 35). Анализ соотношения близко расположенных «уборных» у пары видов к общему количеству кучек экскрементов, оставленных каждым видом, выявил закономерность в их пространственном распределении относительно биологического сигнального поля кабарги. Наибольший индекс запаховой (химической) толерантности (0.7) отмечен для замбара. Сероу, обладая меньшей массой тела и отсутствием в поведении паттернов территориального мечения, занимает субдоминантное положение со значением индекса 0.5. Пахучие метки китайской кабарги оказывали опре-

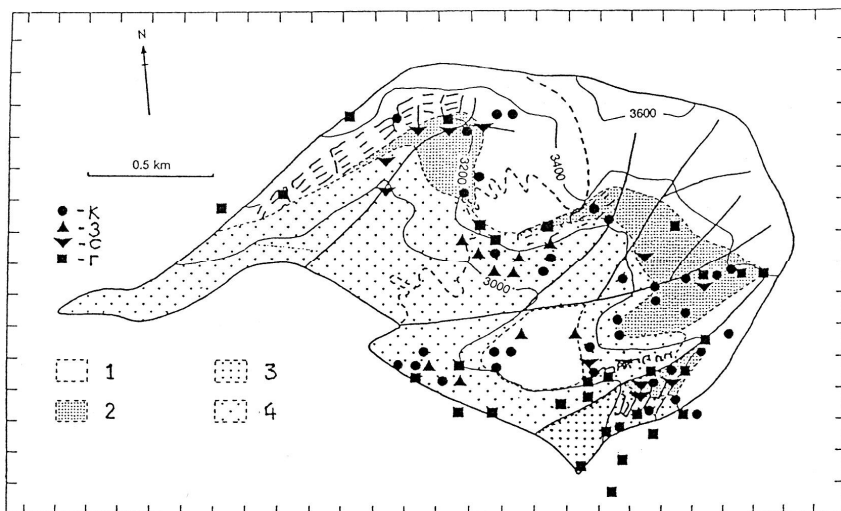


Рис. 35. Пространственное распределение видов в сообществе парнокопытных Гималаев (Индия, по: Green, 1987b): к – китайская кабарга, з – замбар, с – сероу, г – горал; 1 – пастбища, 2 – кустарники, 3 – хвойный лес, 4 – дубовый лес.

деляющее воздействие на пространственное размещение горала с сезонной территориальностью, индекс толерантности которого составил 0.23. Прямые визуальные наблюдения подтвердили тот факт, что крупные нетерриториальные копытные перемещаются не только по всей территории группировки кабарги, но и переходят из одного сообщества в другое (Green, 1987 b). Напротив, копытные среднего размерного класса с другими системами территориальности проводят больше времени на границе доминирующего вида по указанному критерию, являясь периферийными видами в сообществе. В горных условиях виды, формирующие сообщества парнокопытных имеют также разные средние значения по стадности и массе тела. Средний размер стадности видовых групп в сообществах, как показали наши исследования, не является следствием межвидовой конкуренции, а объясняется экологическими предпочтениями к особенностям рельефа, особенностями социальной структуры и межвидовой толерантностью на чужеродные запахи.

Проведенный анализ позволил объяснить полное отсутствие функциональных связей между видовыми группировками из других региональных сообществ, особи которых используют экскременты для мечения территории, например горал (Мысленков, Волошина, 1989) и сибирская кабарга (Приходько, 2003). По данным ряда авторов ареал горала на Дальнем Востоке России дизъюнктивный (Мысленков, Волошина, 1989; Mead, 1989), при этом местообитания этого вида не перекрываются с областями обитания дальневосточной кабарги. Разные значе-

ния индексов распределения экскрементов у этих видов свидетельствуют о сложной системе межвидовых отношений, обусловленных особенностями их химической коммуникации, и размещением в пространстве внутривидовых группировок.

Для исследованных сообществ парнокопытных характерна также сезонная сегрегация в использовании видовых участков обитания, что нередко приводит почти к полному изменению их пространственных структур. Так, европейский благородный олень (*Cervus elaphus elaphus*), лось, марал, замбар и сибирская косуля в период воспитания потомства занимают долинские приречные участки гор, а их родовые участки практически не перекрываются с участками других видов (Clutton-Brock et al., 1987; Данилкин, 1999; Смирнов, 2014). Полевые исследования показали, что во многих случаях решающим фактором при выборе места для отела является отсутствие на родовых участках химических стимулов (пахучих меток, экскрементов) видов-конкурентов. В этот период происходит импринтирование телят на родовые запахи, что исключает всякую возможность наличия на родовых участках чужеродных для вида ольфакторных стимулов. Тенденция к увеличению сегрегации мест обитания в период отела характерна для сибирской кабарги (Приходько, 2003), горала (Мысленков, Волошина, 1989) и других видов. Наблюдениями в природе установлен также факт локального вытеснения в периферийном сообществе марала по мере насыщения окружающей среды устойчивым запахом секрета карпальной железы кабана (Зевацкий, 1989). По-видимому, составной частью комплекса ольфакторного исключения видов-конкурентов являются также запахи секрета верхней губы кабана, распространяемые на значительное расстояние в местах его обитания (Farnesi et al., 1995). В этой связи важно отметить, что пространственная сегрегация видовых группировок достигает максимума в летний период, когда в природе имеется избыток трофических ресурсов, что противоречит концепции конкурентного исключения.

Ольфакторная несовместимость видов, по-видимому, способствует мозаичному распределению особей видовых группировок при неоднородности рельефа склонов гор. Практически все виды сообщества парнокопытных Гималаев демонстрируют привязанность к определенной их крутизне, что позволяет рассматривать этот экологический фактор как единый континуум, благодаря которому достигается минимальное перекрытие местообитаний на одном поясе гор в условиях избытка трофических ресурсов. Так, сероу населяет микроместообитания на склонах с крутизной склонов 40–50°, китайская кабарга – 30–40°, горал – 20–30°, на которых не встречается замбар, предпочитающий более пологие склоны гор (Green, 1987 b).

Существующие основные системы территориальности, включая ее отсутствие, рассматриваются как градиенты общего биологического сиг-

нального поля любого сообщества. В иерархическом ряду этой системы вид с круглогодичной территориальностью занимает доминирующее положение на общем сигнальном поле, подчиненное – виды с сезонно территориальным мечением и с его отсутствием. Круглогодичная территориальность с преимущественным химическим мечением мест обитания является наиболее адаптивной и высоко конкурентной системой в сообществах парнокопытных и может сезонно перераспределять, как было показано на горале, пространственное размещение форм с другой системой территориальности. Формируемое на основе различий в химической коммуникации высотное разделение парнокопытных снижает конкуренцию между сходными по массе тела видами путем освоения одними из них смежных экологических ниш.

В исследованных сообществах парнокопытных исходным и ключевым оказалось биологическое сигнальное поле кабарги, представленное совокупностью пространственных мозаик, слагаемых из отдельных биологических сигнальных полей внутрипопуляционных группировок вида (Приходько, 2003). На таких заселенных и маркированных горных участках способны находиться лишь виды, условно подразделяемые на сезонных доноров территориальных запахов, включая виды без активного территориального мечения. Степень перекрывания между видами одного сообщества всецело зависит от пространственного распределения пахучих меток в зонах их активности и воспитания потомства, а также химического состава секрета. Например, виды, железы которых вырабатывают секреты с серосодержащими компонентами или жирные кислоты со стойким запахом, имеют потенциальную возможность долговременно поддерживать стабильность своих группировок на заселенной территории, в том числе преобладают преимуществом конкурентного исключения видов с сезонным типом мечения. Пахучие метки вида-доминанта могут затруднять ориентацию животных другого вида, подавлять суточную активность конкурентов и даже влиять, как было показано на кошках, на репродукцию у крыс (Voznessenskaya et al., 2000).

В недавнем экспериментальном исследовании подтверждено наличие ольфакторного исключения у мышевидных грызунов. В опытах по предъявлению мочи от синантропных домашних мышей выявлено избегание рукава У-образного лабиринта, где присутствовал запах мочи вида-донора, представителями гемисинантропных и экзоантропных видов. Полученные данные показали, что избегание чужих запахов является врожденной ответной реакцией реципиентов на ольфакторные стимулы конкурентов за среду обитания (Баженов и др., 2013).

Приведенные примеры подтверждают универсальный характер феномена ольфакторного исключения в тех сообществах, в которых ключевую роль в формировании их структур играют копытные и грызуны. Особенности их химической коммуникации, в частности устройство

биологических сигнальных полей, приводящее к модификации среды обитания, являются причиной сложных межвидовых отношений и отражают древнейший характер связи функции обоняния и видového разнообразия сообществ.

Во всех рассмотренных сообществах парнокопытных кабарга представлена как вид с первичным ареалом, имеющий наиболее древнее происхождение и оседлую структуру популяций с круглогодичным функционированием сигнального поля. Особенности хемокоммуникации и территориального поведения кабарги служат косвенным доказательством того, что сообщества парнокопытных в горных и таежных ландшафтах формировались на протяжении длительного исторического периода, возможно, в течение миллионов лет. К ареалу со сформированным фоновым пространственным биологическим сигнальным полем миоценовой кабарги постепенно на разных этапах эволюции подстраивались популяции молодых по происхождению, как правило, не территориальных видов большего размерного класса, образуя с автохтонным видом зоны перекрытия или избегания. Исторически сформированное разнообразие видов по экологическим и поведенческим признакам, обеспечивает более полное использование ресурсов, увеличивает устойчивость сообществ, что согласуется с предсказанной моделью оптимального разнообразия биосистем (Букварева, Алещенко, 2013).

В основе механизма территориально-ольфакторного исключения видов лежат, по-видимому, физиологические особенности обонятельной системы млекопитающих. В работе Бак и Аксель (Buck, Axel, 1991) показано, что группы обонятельных клеток обладают лишь одним типом рецепции, т. е. каждый рецептор способен детектировать ограниченный набор запахов, при этом эти клетки являются высокоспециализированными для определенного типа летучих химических веществ. Ольфакторная система вида, таким образом, адаптирована в большей степени к химическим стимулам конспецификов, чем к запахам другого вида. Запахи с пахучих меток парнокопытных с круглогодичной территориальностью способны, по-видимому, перегружать нейро-сенсорную систему животных других видов, особенно те зоны коры головного мозга, где происходит окончательная расшифровка нервных импульсов при воздействии химических стимулов. Известно также, что органы обоняния уже через сравнительно короткое время перестают воспринимать непрерывно действующий запаховый раздражитель. Еще в начале XX в. Эдриан с соавторами (Adrian et al., 1931) показали, что в афферентном волокне быстро и полно адаптирующегося органа чувств потенциалы действия возникают только до тех пор, пока раздражение усиливается, а затем они прекращаются. Это явление носит название адаптации рецепторов.

Обобщая изложенные материалы, отметим, что территориальность копытных рассматривается не только как стратегия использования про-

странства отдельными особями или группой особей одного вида, но и как важнейший механизм, посредством которого происходит сегрегация межвидового пространства, обусловленная особенностями химической коммуникации каждого вида. Системы территориальности, как было показано выше, разделяют виды парнокопытных на группы и являются «признаком воздействия». Эта характеристика видов рассматривается исследователями как один из факторов, который вносит вклад в общую функцию сообщества. Функциональное разнообразие, определяемое как значение и диапазон свойств видов, которые влияют на функционирование экосистемы в данной местности (Gilman, 2001), имеет большее значение в качестве показателя разнообразия, чем число видов. Разделение функциональных признаков по критериям соответствует понятиям структурирования видовых популяций, а также позволяет более полно раскрыть механизмы организации сообществ (Hutchinson, 1975; Balvanera et al., 2006; Северцов, 2008).

6.3. Гипотеза ольфакторного исключения

Представленные материалы позволяют сделать вывод, что под воздействием химических сигналов доминирующего по этому признаку вида, прослеживаются неоднородности в структурах сообществ парнокопытных и сложные связи между составляющими их видовыми популяциями, зависящие как от экологических, так и химических (ольфакторных) факторов. Среди видов парнокопытных, входящих в состав исследованных сообществ, территориально-моногамный вид кабарга оказывает на пространственные структуры других видов определяющее воздействие, при этом положение вида-доминанта по критерию территориальности не зависит от его таксономической принадлежности, но в большей степени определяется его эволюционным возрастом.

Как свидетельствуют результаты анализа, возрастание массы тела парнокопытных неразрывно связано с ослаблением территориальных форм поведения при явном увеличении у многих видов вторичных признаков (рогов), что отчасти противоречит основным положениям полового отбора. Естественный отбор по массе тела и тот, который работает на разнообразии территориальных систем, могли привести к разнонаправленным путям развития в морфологии и поведении парнокопытных. Ольфакторные стимулы, по-видимому, на раннем этапе эволюции копытных сыграли важную роль в формировании андроген зависимых морфологических структур, после чего по мере возрастания массы тела у видов постепенно утрачивались активные формы территориального мечения.

Проведенное нами исследование закономерностей межвидовых отношений по фактору различий в системах территориальности позволяет

сформулировать принцип разделения видов, имеющих разные структуры биологического сигнального поля в сложившихся сообществах Artiodactyla. Согласно этой концепции два вида с круглогодичной территориальностью, основным элементом которой является интенсивное химическое мечение, не могут заселять одно местообитание. Видовые запахи секретов кожных желез гипотетически могут выполнять функцию репеллентов в межвидовых связях и являться неотъемлемой частью общего механизма конкуренции, оказывающей влияние на формирование и функционирование сообществ парнокопытных в горных и лесных ландшафтах. Все дальнейшие попытки классификации сообществ, основанные только на их видовом составе и трофической конкуренции, оказываются исчерпанными. Поскольку животные активно оставляют пахучие метки в окружающей среде, классификация сообществ парнокопытных на этой основе вполне возможна для основных сообществ, сформированных в азиатском центре видообразования, но не будет универсальной для периферийных, например европейских, хотя и сложно структурированных систем. Важно отметить, что межвидовые территориальные отношения с участием ольфакторных стимулов формируются без прямых столкновений, при этом наиболее острые конкурентные отношения, вероятно, преобладали в прошлом между видами сходного размерного класса с близким эволюционным возрастом.

Современные сообщества горных парнокопытных не являются исторически случайными системами и в большей мере обусловлены влиянием ранее сформированных и действующих до сих пор отлаженных абиотических и биотических механизмов. Являясь открытыми и иерархически организованными по критерию территориальности системами, сообщества отражают наследие прошлых событий, например, колонизацию молодыми видами полорогих горных местообитаний. Территориально-ольфакторное исключение посредством химических сигналов (пахучих меток) не является реакцией организмов на изменения среды обитания и, следовательно, не может быть обратимым явлением, каким является трофическая конкуренция. Таким образом, разнообразие видовых структур биологического сигнального поля определяет и поддерживает древнейшие механизмы в формировании сообществ со сложными отношениями между миоценовыми и эволюционно молодыми современными видами парнокопытных.

Заключение

Господствующая до настоящего времени в экологии концепция конкурентного исключения основана на математических моделях, теоретически предсказывающих смещение или разделение ниш при возрастании видового разнообразия. Ее основные постулаты позаимствованы у концепции внутривидовой конкуренции, являющейся фактором пространственной организации природных популяций любого вида в условиях дефицита трофических ресурсов. У территориальных видов внутривидовая конкуренция ослабляется через сдерживание роста численности популяции средствами регулирования плотности, вытеснения из демов аутсайдеров за пределы зон конфликтов, а также повышенной смертностью лишних животных, в основном молодых особей, при расселении. У социально-организованных видов внутривидовая конкуренция поддерживается путем отстранения от репродукции отдельных страт, сформированных в группы из самцов разного возраста, в которых отрабатываются навыки доминирования, открывающие доступ к размножению наиболее сильным особям. Приведенные общие схемы внутривидовой конкуренции можно наблюдать в природе, картируя участки обитания, их сегрегацию и владельцев занимаемых территорий, а также регистрируя состав групп номадных видов.

Межвидовая конкуренция среди представителей парнокопытных остается для автора загадкой, поскольку методами прямого наблюдения этот феномен не был зарегистрирован в природе за 30 летний период полевых исследований. В последние годы выяснилось, что в сообществах парнокопытных функцию рассредоточения видовых популяций по экологическим нишам выполняет территориальность, обеспечивающая запаховое мечение заселенного пространства, которому, образно говоря, отведена роль репеллентного вытеснителя. Важно указать на косвенный характер влияния территориального мечения в сегрегации видовых популяций наряду с прочими факторами экосистемы. Этот тезис был положен в основу концепции ольфакторного исключения, связавшей между собой два типа межвидовых отношений – функцию толерантности к запахам других видов и как следствие функцию размещения видовых популяций по разным экологическим нишам. Действенный механизм рассредоточения популяций обеспечивается до сих пор присутствием в составе сообществ видов-реликтов палеогеновой и неогеной эпох, продуцирующих секреты, обладающими наиболее эффективными репеллентными свойствами среди современных представителей Ruminantia. После вымирания доминирующих по указанному признаку видов роль основного вида-регулятора в сообществах парнокопытных, по нашему мнению, будет выполнять кабан, являющийся активным участником пространственных отношений в периферийных фаунистических комплексах.

сах Евразии. Можно лишь предполагать, что ольфакторное исключение как механизм упаковки видов в сообществах Artiodactyla, существует с эоцена, и такого рода регуляторная система преобладала среди представителей жвачных мелкого размерного класса. Дальнейшее изучение видовых биологических сигнальных полей, степени их перекрывания в разных фаунистических комплексах парнокопытных позволит понять динамику биосистем и основные направления их эволюции.

Литература

- Абрамов К.Г. Амурский горал. Некоторые биоэкологические данные // Главн. упр. равл. по заповедн. Научно-метод. зап. 1939. Вып. IV. С. 198-201.
- Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. Генетический моноформизм видов и его возможное биологическое значение // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33. № 3. С. 281-300.
- Баженов Ю.А., Караман Н.К., Шепелев А.А., Осипова О.В., Котенкова Е.В. Влияние ольфакторного поля синантропных домашних мышей на поведение гемисинантропного (*Microtus levis*) и экзоантропного (*Myodes glareolus*) видов грызунов // Биологическое сигнальное поле млекопитающих. Коллективная монография / Под редакцией Никольского А.А., Рожнова В.В. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2013. С. 224-231.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
- Борисяк А.А. Халикатерий как биологический тип // Зоол. журн. 1944. Т. 23. Вып. 4. С. 125-134.
- Борисяк А.А., Беляева Е.И. Местонахождения млекопитающих на территории СССР // Тр. Палеонтолог. инст. Акад. Наук СССР. 1948. Т. XV. № 3. С. 1-116.
- Бромлей Г.Ф. Уссурийский кабан. М.: Наука, 1964. 107 с.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Принцип оптимального разнообразия биосистем. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2013. 522 с.
- Вангенейм Э.А., Вислобокова И.А., Сотникова М.В. Крупные млекопитающие русциния на территории бывшего СССР // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1998. Т. 6. № 4. С. 52-66.
- Ванисова Е.А., Никольский А.А. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 100-летию со дня рождения Н.П. Наумова) // Журн. общ. биологии. 2012. Т. 73. № 6. С. 403-417.
- Вейнберг П.И. К поведению дагестанского тура во время гона // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 284-285.
- Вислобокова И.А. Оленеобразные // Плиоцен и плейстоцен Среднего Байкала. Новосибирск: Наука, 1982. С. 121-124.
- Вислобокова И.А. Ископаемые олени Монголии // Тр. совмест. Советско-Монгольской палеонтол. экспедиции. М.: Наука, 1983. Вып. 23. С. 78 с.
- Вислобокова И.А. Ископаемые олени Монголии // Палеонтол. журн. 1984. № 4. С. 88-98.
- Вислобокова И.А. Об основных закономерностях исторического развития и классификации Ruminantia // Палеонтол. журн. 1990 а. № 4. С. 3-14.
- Вислобокова И.А. Ископаемые олени Евразии // Тр. Палеонтол. ин-та, 1990 б. Т. 240. 208 с.
- Вислобокова И.А. Историческое развитие парнопалых (Artiodactyla) Северной Евразии и этапы эволюции их сообществ в кайнозое // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. С. 416-438.
- Вислобокова И.А. Новые данные о млекопитающих позднемiocеновой фауны Кофидиш, Австрия // Палеонтол. журн. 2007. № 4. С. 96-103.
- Вислобокова И.А., Трофимов Б.А. Семейство Archaeomegacidae (Tragulina): классификация и роль в эволюции жвачных // Палеонтол. журн. 2000 а. № 4. С. 92-99.
- Вислобокова И.А., Трофимов Б.А. Археомерикс: морфофункциональный анализ и экология // Палеонтол. журн. 2000 б. № 6. С. 80-87.
- Вислобокова И.А., Лавров А.В. Древнейшие кабарги рода *Moschus* на территории России и их значение для уточнения эволюции и родственных отношений семейства Moschidae // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 87-99.

- Воронцов Н.Н., Коробицина К.В., Надлер Ч.Ф. и др. Хромосомы диких баранов и происхождение домашних овец // Природа. 1972 а. № 3. С. 74-82.
- Воронцов Н.Н., Коробицина К.В., Надлер Ч.Ф. и др. Цитогенетическая дифференциация и границы видов у настоящих баранов (*Ovis s. str.*) Палеарктики // Зоол. журн. 1972 б. Т. 51. Вып. 8. С. 1109-1122.
- Габуня Л.К. О присутствии диакодексин (*Diacodexinae*) в эоцене Азии // Сообщ. АН ГрузССР. 1973. Т. 71. № 3. С. 741-744.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников Ф.Г. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк., 1961. Т. 1. С. 45-68.
- Гиляров М.С. Современные представления о гомологии // Успехи соврем. биологии. 1964. Т. 57. № 2. С. 300-316.
- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П. Аттракторы в социальном поведении // Шестой съезд Териол. о-ва. Тез. докл. (Москва, 1-16 апреля 1999). М.: ИПЭЭ РАН, 1999. С. 61.
- Данилкин А.А. Олени (Cervidae). Млекопитающие России и сопредельных регионов. М.: ГЕОС, 1999. 552 с.
- Данилкин А.А. Свиные (Suidae). Млекопитающие России и сопредельных регионов. М.: ГЕОС, 2002. 309 с.
- Данилкин А.А. Полорогие (Bovidae). Млекопитающие России и сопредельных регионов. М.: Т-во науч. изд., 2005. 550 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Дмитриева Е.Л. К вопросу о ранней эволюции полорогих // Палеонтол. журн. 2002. № 2. С. 86-88.
- Дмитриева Е.Л., Несмеянов С.А. Млекопитающие и стратиграфия континентальных третичных отложений юго-востока Средней Азии. М.: Наука, 1982. С. 3-137.
- Дубровский Ю.А., Кулик И.Л. Эволюционно-исторический анализ современных ареалов // Общие методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 237-274.
- Егоров О.В. Дикие копытные Якутии. М.: Наука, 1965. 259 с.
- Железнов Н.К. Дикие копытные северо-востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 480 с.
- Железнов-Чукотский Н.К. Экология снежных баранов Северной Азии. М.: Наука, 1994. 256 с.
- Завацикий Б.П. Кабан в Саяно-Шушенском заповеднике // Экологические исследования в заповедниках Южной Сибири. М.: Наука, 1989. С. 34-39.
- Кириенблат Я.Д. Телергоны – химические средства взаимодействия животных. М.: Наука, 1968. 107 с.
- Ковалевский В.О. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных *Entelodon* и *Gelogus Aumardi* // Изв. об-ва естеств., антропол. и этногр. 1875. Т. 16. Вып. 1. С. 1-59.
- Ковалевский В.О. Собрание научных трудов. М.: Изд-во АН СССР. 1956. Т. II. 226 с.
- Кривошапкин А.А. Кабарга (*Moschus moschiferus* Linnaeus, 1758) в Якутии // Вестник Якутск. ун-та. 2008. Т. 5. № 3. С. 5-9.
- Крыжановский О.Л., Старобогатов Я.И. Современное состояние учения об ареале и фаунистических комплексах и задачи исследований // Проблемы долгосрочного планирования биологических исследований: Зоология. Л.: Наука, 1974. Вып. 1. С. 44-52.
- Кузнецов Г.В. Млекопитающие Вьетнама. М.: Т-во науч. изд., 2006. 420 с.
- Кузнецова М.В., Холодова М.В., Данилкин А.А., Приходько В.И. Филогения оленей (Cervidae) по данным анализа митохондриальных и ядерных последовательностей ДНК и происхождение кабарги (*Moschus*, Moschidae) // Генетика в XXI веке, современное состояние и перспективы развития. III ВОГиС. М.: ИПЭЭ РАН, 2004. С. 50.

- Кузнецова М.В., Холодова М.В., Данилкин А.А. Молекулярная филогения оленьих (Cervidae, Artiodactyla) // Генетика. 2005. Т. 41. № 7. С. 910-918.
- Лебедева Н.В., Кривоулицкий Д.А. Биологическое разнообразие и методы его оценки // География и мониторинг биоразнообразия. М.: Изд. НУМЦ, 2002. С. 13-142.
- Лозан М.Н., Лозан А.М. Пространственно-этологическая структура популяции дикого кабана в весенне-летний период // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука, 1981. С. 151-181.
- Лю Чжисяо, Шэн Хэлинь. Влияние изоляции и фрагментации местообитаний на популяцию альпийской кабарги // Экология. 2002. № 2. С. 132-136.
- Майнхардт Х. Моя жизнь среди кабанов. М.: Лесная промышленность, 1983. 129 с.
- Матюшкин Е.Н. О взаимоотношениях харзы (*Martes flavigula* В.) и кабарги (*Moschus moschiferus* L.) в Среднем Сихотэ-Алине и история формирования их биоценотической связи // Териология. Новосибирск: Наука, 1974. Т. 2. С. 227-252.
- Матюшкин Е.Н. Особенности зонального распространения хищных млекопитающих в Евразии и северной Америке // Общая и региональная териогеография. Вопросы териологии. М.: Наука, 1988. С. 75-132.
- Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М.: Мир, 1972. 313 с.
- Меннинг О. Поведение животных: вводный курс. М.: Мир, 1982. 360 с.
- Минаев А.Н. Поведение лоса в условиях domestikации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИППЭ РАН. 1992. 20 с.
- Мысленков А.И., Волошина И.В. Экология и поведение амурского горала. М.: Наука, 1989. 128 с.
- Насонов Н.В. Географическое распространение диких баранов Старого Света // Петербург: Изд. Акад. Наук, 1923. 255 с.
- Наумов Н.П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. 1967. Т. 46. Вып. 10. С. 1470-1486.
- Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 93-110.
- Немцев А.С., Раутиан Г.С., Пузаченко А.Ю. и др. Зубр на Кавказе. Москва-Майкоп: «Качество», 2003. 292 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Овсяников Н.Г., Поярко А.Д., Бологов В.П. Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. С. 295-311.
- Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во Моск. Ун-та, 2003. 297 с.
- Павлинов И.Я. Современные представления о гомологии в биологии (теоретический обзор) // Журн. общ. биологии. 2011. Т. 72. № 4. С. 298-320.
- Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю. Биологическая систематика: эволюция идей // Тр. Зоол. музея МГУ. М.: Т-во науч. изд. КМК. 2011. Т. 51. 676 с.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. 423 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Попкова И.Ф. Серна на южных склонах Главного Кавказского хребта (экология, морфология и хозяйственное значение) // Тр. Тебердинского гос. заповедника. 1967. Вып. 7. С. 160-211.
- Приходько В.И. Кабарга: происхождение, систематика, экология, поведение и коммуникация. М.: ГЕОС, 2003. 443 с.
- Приходько В.И. Этапы филогенеза и трофического адаптационного генеза Кабарговых (Artiodactyla, Mammalia) // Успехи соврем. биологии. 2008. Т. 128. № 1. С. 95-107.
- Приходько В.И. Основные направления эволюции конечностей Moschidae (Artiodactyla) // Вест. охотовед. 2012 а. Т. 9. № 2. С. 171-183.

- Приходько В.И. Эволюция кабарговых: морфологические, молекулярно-генетические, этологические и экологические аспекты. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 238 с.
- Приходько В.И. Экологическое разделение кабарговых (Ruminantia) // Вестн. охотоведения. 2013. Т. 10. № 2. С. 143-152.
- Приходько В.И. Краниальные признаки и типы питания подвидовых форм *Moschus moschiferus* L. (Moschidae, Cetartiodactyla) // Известия РАН. 2015 а. № 1. С. 63-69.
- Приходько В.И. О гомологии морфологических признаков у жвачных Евразии // Вестн. охотоведения. 2015 б. Т. 12. № 1. С. 25-38.
- Приходько В.И. Разделение видов по критерию территориальности в сообществах парнокопытных: гипотеза ольфакторного исключения // Журн. общ. биологии. 2016. Т. 77. № 1. С. 3-15.
- Приходько В.И., Звычайная Е.Ю. Поведение и филогенетические отношения среди семейств парнокопытных (Artiodactyla, Mammalia) // Успехи соврем. биологии. 2011. Т. 131. № 1. С. 79-94.
- Рожнов В.В. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. 288 с.
- Россолимо О.Л., Павлинов И.Я., Крусков С.В. и др. Разнообразие млекопитающих. Ч. III. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 408 с.
- Русаков О.С., Тимофеева Е.К. Кабан: экология, ресурсы, хозяйственное значение на северо-западе СССР. Л.: Изд. ЛГУ, 1984. 206 с.
- Салмин Ю.А. Образ жизни Уссурийской кабарги в Центральной части Сихотэ-Алиня // Бюл. МОИП. 1972. Т. 77. № 4. С. 30-42.
- Сафронов В.М. Экология и использование дикого северного оленя в Якутии. Якутск: ЯФ ГУ Изд-во СО РАН, 2005. 188 с.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.: Изд-во АН СССР. 1949. Т. V. 610 с.
- Семенов-Тан-Шанский О.И. Лось на Кольском полуострове // Тр. Лапландского гос. заповедника. 1948. Вып. 2. С. 91-162.
- Северцов А.С. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 176 с.
- Слудский А.А. Кабан (морфология, экология, хозяйственное и эпизоотологическое значение, промысел) // Алма-Ата. АН КазССР, 1956. 220 с.
- Смирнов М.Н. Лось и кабан Центральной Сибири: монография. Красноярск: Сиб. федерал. ун-т, 2014. 298 с.
- Смит Дж.М. Модели в экологии. М.: Мир, 1976. 184 с.
- Собанский Г.Г. Копытные Горного Алтая. Новосибирск: Наука, 1992. 257 с.
- Соколов И.И. Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae) // Тр. Зоол. Ин-та. 1953. Т. XIV. 295 с.
- Соколов И.И. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla). Фауна СССР. Млекопитающие. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. Вып. 3. 640 с.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1979. 528 с.
- Соколов В.Е., Приходько В.И. Роль запаха секрета хвостовой железы самцов кабарги (*Moschus moschiferus* L.) в активации территориальной агрессии // Зоол. журн. 1983. Т. 62. № 5. С. 771-781.
- Соколов В.Е., Приходько В.И. Индуцирование эструса у самок кабарги (*Moschus moschiferus* L.) // ДАН СССР. 1989. Т. 305. № 4. С. 1020-1024.
- Соколов В.Е., Приходько В.И. Размножение и половое поведение кабарги (*Moschus moschiferus* L.) // Поведение и коммуникация млекопитающих. М.: Наука, 1992. С. 19-42.
- Соколов В.Е., Приходько В.И., Собанский Г.Г. Распространение кабарги на Алтае и структура ее пространственных группировок // Зоол. журн., 1988. Т. 67. № 1. С. 111-122.

- Соколов В.Е., Цибульский Н.М., Орлов Ф.С., Зинкевич Э.П. Половое поведение некоторых диких и домашних копытных и влияние на него обонятельных сигналов // Сигнализация и экология млекопитающих и птиц. М.: Наук, 1984. С. 29-44.
- Соколов В.Е., Каган М.З., Васильева В.С., Приходько В.И., Зинкевич Э.П. Основные компоненты секрета препуциальной железы кабарги (*Moschus moschiferus*) // Химическая коммуникация животных. М.: Наука, 1986. С. 302-310.
- Соколов В.Е., Скурат Л.Н., Степанова Л.В., Сумина Е.Б., Шабаташ С.А. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука, 1988. 280 с.
- Соколов В.Е., Темботов А.К. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие: Копытные. М.: Наука, 1993. 528 с.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф. Кожные железы млекопитающих. М.: ГЕОС, 2001. 648 с.
- Татаринов Л.П. Современные тенденции в развитии филогенетических исследований // Вестник РАН. 2004. Т. 74. №. 6. С. 515-523.
- Тупикова Н.В. Картографирование животного населения // Итоги науки и техники: Биогеография. М.: ВИНТИ, 1976. Т. 1. С. 98-218.
- Устинов С.К. Зимнее питание кабарги (*Moschus moschiferus* L.) на Восточном Саяне // Зоол. журн. 1969. Т. 48. № 10. С. 1558-1563.
- Флеров К.К. Кабарги и олени // Фауна СССР. Млекопитающие. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1952. Т. 1. Вып. 2. 256 с.
- Флеров К.К. Об основных направлениях экологической эволюции жвачных (Ruminantia) // Палеонтол. журн. 1962. № 4. С. 31-42.
- Холодова М.В., Приходько В.И. Молекулярно-генетическое разнообразие кабарги (*Moschus moschiferus* L., 1758) (Ruminantia, Artiodactyla) северной группы подвидов // Генетика. 2006. Т. 42. № 7. С. 1-8.
- Цалкин В.И. Горные бараны Европы и Азии. М.: Изд-во МОИП (Матер. к позн. фауны и флоры СССР. Новая сер. Отд. зоол. Вып. 27), 1951. 343 с.
- Царев С.А. Коммуникативное и территориальное поведение кабана // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих. М.: Наука, 1988. С. 182-185.
- Царев С.А. Циклические изменения социальной структуры группировок кабанов (*Sus scrofa* L.) // Зоол. журн. 1991. Т. 70. Вып. 11. С. 97-109.
- Царев С.А. Кабан. Социальное и территориальное поведение // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсосведение, рациональное использование). Вып. 3. М.: Центрохотконтроль, 2000. 114 с.
- Царев С.А. Биология зверей: поведение и экология кабана. Учебное пособие. М.: Изд-во ФГОУ ВПО РГАЗУ, 2011. 163 с.
- Шапошников Ф.Д. Материалы к экологии кабарги северо-восточного Алтая // Зоол. журн. 1956. Т. 35. Вып. 7. С. 1084-1093.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 231 с.
- Aarssen L.W., Schamp B.S. Predicting distributions of species richness and species size in regional floras: Applying the species pool hypothesis to the habitat templet mode // Perspectives in plant ecology, evolution and systematics. 2002. V. 5. №. 1. P. 3-12.
- Adrian E.D., Cattell M., Hoagland H., 1931. Sensory discharges in single cutaneous nerve fibres // J. Physiol. 1931. № 72. P. 377-391.
- Abramsky Z., Sellah C. Competition and the role of habitat selection in *Gerbillus allenbyi* and *Meriones tristrami*: a removal experiment // Ecology. 1982. V. 63. P. 1242-1247.
- Agungprijono S., Atoji Y., Yamamoto Y., Zuki A.B., Novelina S. Morphology of the intermandibular gland of the lesser Mouse deer, *Tragulus javanicus* // Anatomia, Histologia, Embriologia. 2006. V. 35. Iss. 5. P. 325-333.
- Akhmetiev M.A., Lopatin A.V., Sytchevskaya E.K., Popov S.V. Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene. Part 4. Late Oligocene-Early

- Miocene: Terrestrial biogeography, conclusions // *Palaeontol. J. Suppl.* 2005. V. 38. № 5. P. 1-54.
- Averianov A.O.* Artiodactyla from the Early Eocene of Kyrgystan // *Palaeovertebrata*. 1996. V. 25. № 2-4. P. 359-369.
- Averianov A.O., Godinot M.* A report on the Eocene Andarak mammal fauna of Kyrgystan // *Bull. Carn. Mus. Nat. Hist.* 1998. V. 34. P. 210-219.
- Azanza B.* Estudio geologico y paleontologico del Mioceno del sector oeste de la Comarca de Borja // *Caudernos de Estudios Borjanos*. Borja: Centro de Estudios Borjanos. 1986. XVII-XVIII. P. 63-126.
- Azzaroli A., de Giulli C., Ficarelli G., Torre D.* Late Pliocene to early mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 1988. V. 66. P. 77-100.
- Balvanera P., Pfisterer A.B., Buchmann N. et al.* Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services // *Ecol. Lett.* 2006. V. 9. P. 1146-1156.
- Barrette C.* The comparative behaviour and ecology of chevrotains, musk deer, and morphologically conservative deer / Ed. C.W. Wemmer. *Biology and Management of the Cervidae*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 1987. P. 200-213.
- Bartos I.* A note on the sexual behaviour in red deer hind // *Z. f. Saugetierkunde*. 1982. № 47. P. 185-187.
- Barry J., Flynn J.* Key biostratigraphic events in the Siwalik sequence // *European Neogene mammal chronology*. N.-Y. L.: Plenum Press. 1990. P. 557-572.
- Bertalanffy L., von. Colles.* Perspectives on general system theory. *Scientific-philosophical studies*. N.-Y.: George Braziller. 1975. 183 p.
- Bibi F.* A multi-calibrated mitochondrial phylogeny of extant Bovidae (Artiodactyla, Ruminantia) and the importance of the fossil record to systematics // *BMC Evolutionary Biology*. 2013. V. 13. № 166. P. 1-15.
- Bohlin B.* Einige jungtertiäre und pleistozäne Cavicornier aus Nord-China // *Nov. Acta Soc. Sci. upsal. (Ser. 4)*. V. XI. ¹ 2. S. 1-54.
- Bodmer R.E.* Ungulate frugivores and the browser-grazer continuum // *Oikos*. 1990. V. 57. P. 319-325.
- Bodmer R., Ward D.* Frugivory in large mammalian herbivores // *Large herbivore ecosystem dynamics and conservation* / Eds. Danell K., Duncan P., Bergström R., Pastor J. Cambridge University Press. 2006. P. 232-260.
- Bouvrain G., Geraads D.* Un squelette complet de *Bachitherium* (Artiodactyla, Mammalia), de l'Oligocene de Cerestes (Alpes de Haute-Provence). Remarks sur la systematique des Ruminants primitives // *C. R. Acad. Sci. Paris. Ser. 2*. 1985. № 300 (2). P. 75-78.
- Bowyer R.T., Kitchen D.W.* Significance of scent marking by Roosevelt elk // *J. Mammal.* 1987. V. 68. P. 418-423.
- Brotherton P.N.M., Manser M.B.* Female dispersion and the evolution of monogamy in the dik-dik // *Anim. Behav.* 1997. V. 54. № 6. P. 1413-1424.
- Brotherton P.N.M., Pemberton J.M., Komers P.E., Malarky G.* Genetic and behavioural evidence of monogamy in a mammal, Kirk's dik-dik (*Madoqua kirkii*) // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 1997. V. 264. № 1382. P. 675-681.
- Brown W.L., Wilson E.O.* Character displacement // *Syst. Zool.* 1956. V. 5. P. 49-64.
- Brown W.L., Eisner L.T., Whittaker R.H.* Allomones and kairomones: transspecific chemical messengers // *BioScience*. 1970. № 20 (1). P. 21-22.
- Bubenik A.B.* Reproductive strategies in cervids // *Biology of Deer Production*. The Royal Soc. New Zel. 1985. Bulletin 22. P. 367-373.
- Buck L., Axel R. A.* Novel multigene family may encode odorant receptors: a molecular basis for odor recognition // *Cell*. 1991. V. 65. Iss. 1. P. 175-187.
- Butler A.B., Saidel W.M.* Defining sameness: historical, biological, and generative homology // *BioEssays*. 2000. V. 22. Iss. 9. P. 846-853.

- Chitty D.* Population processes in the vole and their relevance to general theory // *Canad. J. Zool.* 1960. V. 38. P. 99113.
- Clutton-Brock T.H.* Mammalian mating systems // *Proc. Royal Soc. Lond.* 1989. Ser. B. P. 339-372.
- Clutton-Brock T.H., Harvey P.H.* Mammals, resources and reproductive strategies // *Nature.* 1978. № 273. P. 191-195.
- Clutton-Brock T.H., Guinness F.E., Albon S.D.* Red deer: behaviour and ecology of two sexes. Edinburgh, 1982. 378 p.
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D., Guinness F.E.* Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer // *Nature.* 1984. V. 308. № 5957. P. 358-360.
- Clutton-Brock T.H., Iason G.R., Guinness F.E.* Sexual segregation and density-related changes in habitat use in male and female Red deer (*Cervus elaphus*) // *J. Zool. Lond.* 1987. № 211. P. 275-289.
- Colbert E.H.* The osteology and relationships of *Archaeomeryx*, an ancestral ruminant // *Amer. Mus. Nov.* 1941. № 1135. P. 1-24.
- Connell J.H.* On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees // *Proc. Adv. Study Ins. Dynamics Popul.* / Eds. P.J. den Boer and G.R. Gradwell. Oosterbeek: 1970. P. 298-312.
- Connell J.H.* Some mechanisms producing structure in natural communities // *Ecology and Evolution of Communities* / Eds. Cody M.L. and Diamond J.M. Cambridge: Harvard University Press, 1975. P. 460-491.
- Connell J.H.* Diversity and the co-evolution of competitors or the ghost of competition past // *Oikos.* 1980. V. 35. P. 131-138.
- Connell J.H.* On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments // *Am. Nat.* 1983. V. 172. P. 661-696.
- Channa P., Gray T.N.E.* Ecology and natural history of banteng in eastern Cambodia: evidence from camera trapping in Mondulhiri Protected Forest and Phnom Princh Wildlife Sanctuary // *Cambodian J. Nat. His.* 2010. № 2. P. 118-126.
- Chow Ben-shun, Shih Mo-chuang.* A skull of *Lagomeryx* from the middle Miocene of Linchu, Shantung // *Vertebr. Palasiat.* 1978. № 16 (2). P. 111-122.
- Cuvier G.* Essay on the Theory of the Earth. 5th edition. William Blackwood. Edinburgh. London, 1827. XXIV+550 p.
- Dardaillon M., Teillaud P.* Ethogramme du sanglier adulte et du marcassin (*Sus scrofa* L.) // *Monitore Zool., Ital. (N. S.).* 1987. № 21. P. 41-68.
- Diamond J.M.* Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition // *Am. Scientist.* 1978. V. 66. P. 322-331.
- Dioli M.* Notes on the morphology of the horns of new artiodactyls from Cambodia: *Pseudonovibos spiralis* // *J. Zool. Lond.* 1997. V. 241. P. 527-531.
- Do J.C., Kitatsuji E., Yoshii E.* Study on the components of musk. I. Ether soluble components // *Chem. Pharm. Bull.* 1975. V. 23. № 3. P. 629-635.
- Dong W.* The fossil records of deer in China // *Deer in China* / Eds N. Ohtaishi and H.-I. Sheng. Elsevier Science Publishers B.V. All rights reserved. 1993. P. 95-102.
- Dubost G.* Le comportement du chevrotain Africain, *Hyemoschus aquaticus* Ogilby (*Artiodactyla, Ruminantia*) // *Z. Tierpsychol.* 1975. V. 37. № 4-5. P. 403-501.
- Ducrocq S.* Etude biochronologie des bassins continentaux tertiaires du Sud-Est asiatique: contribution des faunes mammaliferes. Montpellier: Univ. Montpellier II, 1992. 245 p.
- Ducrocq S.* An Eocene peccary from Tailand and the biogeographical origins of the artiodactyls family Tayassuidae // *Paleontology.* 1994. V. 37. Pt. 4. P. 765-779.
- Ebling F.J.* Hormonal control of mammalian skin glands // *Chemical signals in Vertebrates* // *Proc. Symp. Chem. Signals Vertebr. Saratoga Springs. N.-Y.* 1976. New York, London, 1977. P. 17-33.

- Eisenberg J.F., Lockhart M.* An ecological reconnaissance of Wilpattu national Park, Ceylon // *Smith. Contrib. Zool.* 1972. V. 101. P. 1-119.
- Eisenberg J.F., McKay G.M.* Comparison of ungulate adaptations in New World and Old World tropical forest with special reference to Ceylon and the rainforest of Central America // *The Behavior of Ungulates and Its Relation to Management* / Eds. V. Geist and R. Walther. IUNCN Pub. 1974. V. 2. P. 585-602.
- Eisenberg J.F., Seidensticker J.* Ungulates in southern Asia: a consideration of biomass estimates for selected habitats // *Biol. Conserv.* 1976. V. 10. P. 293-308.
- Elton C.* *Animal Ecology.* The Macmillan Company. N.-Y.: 1927, 201 p.
- Emlen S.T., Oring L.W.* Ecology, sexual selection, and evolution of mating systems // *Science.* 1977. № 197. P. 215-233.
- Fedosenko A.K., Blank D.A.* *Capra sibirica* // *Mammalian Species.* 2001. № 675. P. 1-13.
- Fedosenko A.K., Blank D.A.* *Ovis ammon* // *Mammalian Species.* 2005. № 773. P. 1-15.
- Fernandez M.H., Vrba E.S.* A complete estimate of the phylogenetic relationships in Ruminantia: a dated species-level supertree of the extant ruminants // *Biol. Rev.* 2005. №. 80. P. 269-302.
- Farnesi R.M., Vagnetti D., Di Giacomo et al.* Osservazioni preliminari sull'organo caprale del cinghiale (*Sus scrofa* L.) // *Annali Fac. Agr. Univ. Perugia.* 1995. V. 49. P. 117-125.
- Ferrandini M., Ginsburg L., Ferrandini J., Rossi Ph.* Presence de *Pomelomeryx boulangeri* (*Artiodactyla*, Mammalian) dans l'Oligocene superieur de la region d'Ajaccio (Corse): etude paleontologique et consequences // *C. R. Acad. Sci. Ser. IIA.* 2000. V. 331. №. 10. P. 675-681.
- Fisler G.F.* Mammalian organization systems // *Contribs. Sci. Los Angeles County Mus.,* 1969. № 167. 32 p.
- Flynn L.J., Downs W., Morgan M.E. et al.* High Miocene species richness in the Siwaliks of Pakistan // *Advances in Vertebrate Paleontology and Geochronology* / Eds. Tomida Y., Flynn L.J., Jacobs L.L. Tokyo: National Science Museum Monograph. 1998. № 14. P. 167-180.
- Fortelius M., Werdelin L., Andrews P. et al.* Provinciality, diversity, turnover and paleoecology in land mammal faunas of the later Miocene of western Eurasia // *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas* / Eds. Bernor R.L. and Mittmann H.-W. N. -Y. Columbia University Press, 1996. P. 414-448.
- Fradrich H.* A comparison of behavior in the Suidae // *IUCN Publs. New Ser. Morges:* 1974. V. 24/1. P. 133-143.
- Franzmann A.W.* Alces alces // *Mammalian Species.* 1981. № 154. P. 1-7.
- Frick C.* Horned ruminants of North America // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 1937. № 69. 1-669.
- Gause G.F.* Ecology of population // *Quart. Rev. Biol.* 1932. V. 7. P. 27-46.
- Geist V.* On the relationship of social evolution and ecology in ungulate // *Amer. Zool.* 1974. V.14. № 1. P. 205-220.
- Ghiselin M.T.* Homology as a relation of correspondence between parts of individuals // *Theory Biosci.* 2005. V. 124. № 2. P. 91-103.
- Gliozzi E., Abbazzi L., Argenti P. et al.* Biochronology of selected mammals, molluscs and ostracods from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Italy. The state of the Art // *Rev. Ital. Paleontol. Stratigr.* 1997. V. 103. № 3. P. 369-388.
- Gordon I.J.* Browsing and grazing ruminants: are they different beats? // *Forest Ecol. Manag.* 2003. № 181. P. 13-21.
- Goss R.J.* *Deer antlers: regeneration, function and evolution.* New York: Academic Press, 1983. 316 p.
- Graham J.H., Duda J.J.* The humpbacked species richness-curve: a contingent rule for community ecology // *Inter. J. Ecol.* 2011. V. 2011. P. 1-15.

- Grant P.R. Convergent and divergent character displacement in a lizard // Biol. J. Linn. Soc. 1972. V. 4. P. 39-68.
- Green M.J.B. Aspect of the ecology of the Himalayan musk deer // Disser. Ph. D., Univ. Cambridge. 1985. 280 p.
- Green M.J.B. Scent-marking in the Himalayan musk deer *Moschus chrysogaster* // J. Zool. 1987 a. B.1. № 4. P.721-737.
- Green M.J.B. Ecological separation in Himalayan ungulates // J. Zool., Lond. 1987 b. № 1. P. 693-719.
- Grinnell J. Field test of theories concerning distributional control // Amer. Nat. 1917. V. 51. P. 115-128.
- Groves C. Ancestors for the pigs: taxonomy and phylogeny of the genus *Sus* // Aust. Nat. Univ. Dept. Prehist. Techn. Bull. 1981. № 3. P. 1-90.
- Grubb P. Mating activity and social significance of rams in a feral sheep community // IUCN Publ. New Ser. Morges: 1974. V. 24/1. P. 457-476.
- Guo Sh. A brief review on megafloreal successions and climatic changes of the Cretaceous and early Tertiary in China // Proc. Symp. «Paleofloristic and Paleoclimatic Changes in the Cretaceous and Tertiary». Prague: Geol. Surv. Publ., 1990. P. 23-38.
- Hairston N.G., Smith F.E., Slobodkin L.B. Community structure, population control and competition // Amer. Nat. 1960. № 94. P. 421-425.
- Halder U. Ecological aspects of social organization in Banteng (*Bos javanicus*) and feral Buffalo (*Bubalus bubalis*) in Java // XIth Congr. Game Biol. Stockholm, 1973. Stockholm, 1974. P. 159-164.
- Hardenberg A., Bassano B., Peracino A., Lovan S. Male alpine chamois occupy territories at hotspots before the mating season // Ethology. 2000. V. 106. № 7. P. 617-630.
- Hardin G. The competitive exclusion principle // Science. 1960. V. 131. Iss. 3409. P. 1292-1297.
- Harm J. Home range sizes of male chamois, *Rupicapra rupicapra*, in the Tyrolean Alps, Austria // Acta Zool. Fenn. 1984. № 171. P. 293-296.
- Harper J.L. Plant demography and ecological theory // Oikos. 1980. V. 35. P. 244-253.
- Hart L.A., Hart B.L. Species-specific patterns of urine investigation and flehmen in Grant's gazelle (*Gazella granti*), Thomson's gazelle (*G. thomsoni*), impala (*Aepyceros melampus*), and eland (*Taurotragus oryx*) // J. Comp. Psychol. 1987. № 101. P. 299-304.
- Harrington R. Evolution and distribution of the Cervidae // The Royal Society of New Zealand. 1985. Bull. 22. P. 3-11.
- Haszprunar G. The types of homology and their significance for evolutionary biology and phylogenetics // J. Evol. Biol. 1992. V. 5. Iss. 1. P. 13-24.
- Hassanin A., Douzery E.J.P. Molecular and morphological phylogenies of Ruminantia and the alternative position of the Moschidae // Syst. Biol. 2003. V. 52. № 2. P. 206-228.
- Henshaw J. Consequences of travel in the rutting of reindeer and caribou (*Rangifer tarandus*) // Anim. Behav. 1970. V. 18. P. 256-258.
- Hennig W. Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin: Deutschen Zentralverlag, 1950. 370 s.
- Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana: Univ. Ill. Press, 1966. 263 p.
- Hernandez Fernandez M., Vrba E.S. Rapoport effect and biomic specialization in African mammals: revisiting the climatic variability hypothesis // J. Biogeography. 2005. V. 32. № 5. P. 903-918.
- Hillebrand H. On the generality of the latitudinal diversity gradient // Am. Nat. 2004. V. 163. № 2. P. 192-211.
- Hinde R.A. The concept of function / Eds G. Baerends, C. Beer, A. Manning. Function and Evolution in Behaviour. Oxford, 1975. P. 3-15.
- Hinde R.A. Changing approaches to the social behaviour of the higher vertebrates // Acad. Nat. Sci. Phila. Spec. Publ. 1977. № 12. P. 339-362.

- Hofmann R.R., Stewart D.R.M.* Grazer or browser: a classification based on the stomach structure and feeding habits of East African ruminants // *Mammalia*. 1972. № 36. P. 226-240.
- Houssin H., Loison A., Gaillard J.M.* Participation à la reproduction des femelles de Chamois (*Rupicapra rupicapra*) en fonction de leurage dans une population alpine Chassée // *Giber faune Sauvage*. 1993. V. 10. P. 39-45.
- Hutchinson G.E.* A theme by Robert MacArthur. // *Ecology and Evolution of Communities* / Eds Cody M.L., Diamond J.M. Harvard Univ. Press. Cambridge. 1975. P. 492-521.
- Janeau G., Spitz F.* L'espace chez le sanglier (*Sus scrofa* L.) // *Occupation et mode d'utilisation*. Gibier faune Sauvage. 1984. № 1. P. 73-89.
- Janis C.M.* Evolution of horns in ungulates: ecology and paleoecology // *Biol. Rev.* 1982. № 57. P. 261-318.
- Janis C.M.* An evolutionary history of browsing and grazing ungulates // *The Ecology of Browsing and Grazing* / Eds. Gordon I.J. and Prins H.H.T. Wageningen Univ. 2008. P. 21-45.
- Janis C.M., Scott K.M.* The interrelationships of higher ruminant families with special emphasis on the members of the Cervioidea // *Am. Mus. Novit.* 1987. № 2893. P. 1-85.
- Janis C.M., Damuth J., Theodor J.M.* Miocene ungulates and terrestrial primary productivity: where have all the browsers gone- // *PNAS*. 2000. V. 97. № 14. P. 7899-7904.
- Janis C.M., Theodor J.M.* Cranial and postcranial morphological data in ruminant phylogenetics // *Zitteliana*. 2014. B 32. P. 15-31.
- Jardine N.* The concept of homology in biology // *Brit. J. Philos. Sci.* 1967. V. 18. № 2. P. 125-139.
- Jarman P.I.* The social organization of antelope in relation to their ecology // *Behaviour*. 1974. V. 48. P. 215-267.
- Jass C.N., Mead J.I.* *Capricornis crispus* // *Mammalian Species*. 2004. № 750. P. 1-10.
- Kaiser T.M., Rössner G.E.* Dietary resource partitioning in ruminant communities of Miocene wetland and karst palaeoenvironments in Southern Germany // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2007. V. 252. P. 424-439.
- Kempe S.* Gypsum karst of Germany // *Gypsum Karst of the World* / Eds. A. Klinchouk, D. Lawe, A. Cooper and U. Sauro. J. Special. Spec. 1994. V. 25 (3-4). P. 209-224.
- Kleinsner K.* The formation of the theory of homology in biological sciences // *Acta Biotheor.* 2007. V. 55. № 4. P. 317-340.
- Kouprey.* An Action Plan for its Conservation / Eds MacKinnon J.R. and Stuart S.N. IUCN, Gland: Switzerland, 1988. 19 p.
- Kowalevsky W.O.* On the osteology of the Hyopotamidae // *Ann. Mag. Natur. History*. 1873. V. 12. Iss. 68. P. 164-181.
- Kowalevsky W.O.* Monographie der battung *Anchitherium* Cuvier und versuch einer natürlichen classification der fossilen Hufthiere // *Palaeontographica*. 1873-1874. V. 22. S. 131-385.
- Kranz K.R.* Monogamy in the dik-dik // *Appl. Anim. Behav. Sci.* 1991. V. 29. Iss. 1-4. P. 87-105.
- Kurz J.C., Marchinton R.L.* Radio telemetry studies of feral logs in South Carolina // *J. Wildlife Manag.* 1972. V. 36. № 4. P. 1240-1248.
- Leinders J.J.M., Heintz E.* The configuration of the lacrimal orifices in pecorans and tragulids (Artiodactyla, Mammalia) and its significance for the distinction between Bovidae and Cervidae // *Beaufortia*. 1980. V. 30. № 7. P. 155-162.
- Leinders J.M., Arif M., De Bruijn H. et al.* Tertiary continental deposits of northwestern Pakistan and remarks on collision between the Indian and Asian plates // *Deinsea*. 1999. V. 7. P. 203-213.
- Lekagul B., McNeely J.A.* *Mammals of Thailand* // Bangkok Association for the Conservation of Wildlife, 1977. 17 p.

- Levin S.A.* Community equilibria and stability, an extension of the competitive exclusion principle // *Amer. Natur.* 1970. V. 104. P. 413-423.
- Lincoln G.A.* The role of antlers in the behavior of red deer // *J. Exp. Zool.* 1972. V. 182. P. 233-250.
- Lotka A.J.* *Elements of Physical Biology.* Baltimore, Williams and Wilkins, 1925. 495 p.
- Lovari S., Pellizzi B., Boesi R.* Mating dominance amongst male Himalayan thar: blonds do better // *Behav. Proc.* 2009. V. 81. № 1. P. 20-25.
- Love A.C.* Functional homology and homology of function: biological concepts and philosophical consequences // *Biol. Philos.* 2007. V. 22. № 5. P. 691-708.
- MacArthur R.H., Levins R.* Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environmental // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.* 1964. V. 51. P. 1207-1210.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* *The theory of island biogeography.* Princeton University Press, 1967. 203 p.
- Matsubayashi H., Bosi E., Kohshima S.* Social system of the lesser mouse-deer (*Tragulus javanicus*) // *Mammal Study.* 2006. № 31. P. 111-114.
- Mark H.* Karst morphologie – eine Einführung // *Geographische Rundschau.* 2005. № 57 (6). S. 4-10.
- May R.M., MacArthur R.H.* Niche overlap as a function of environmental variability // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.* 1972. V. 69. P. 1109-1113
- Mayr E.* Bernard Altum and the territory theory // *Proc. Lin. Soc. N.-Y.* 1935. V. 45/56. P. 1-15.
- Mayr E.* *The Growth of Biological Thought: diversity, evolution, and inheritance.* Cambridge, Mass., and London: Belknap Press Harvard University Press, 1982. 974 p.
- Matthen M.* Defining vision: what homology thinking contributes // *Biol. Philos.* 2007. V. 22. № 5. P. 675-689.
- Matthew W., Granger W.* New mammals from Shara Murum Eocene of Mongolia // *Amer. Mus. Novitates.* 1925. № 196. P. 1-11.
- Matthew W., Granger W.* New ungulates from the Ardyn Obo formation of Mongolia, with faunal list and remarks on correlation // *Amer. Mus. Nov.* 1925 b. № 195. P. 1-12.
- Mead J.I.* *Nemorhaedus goral* // *Mammalian Species.* 1989. № 335. P. 1-5.
- Mendoza M., Janis C.M., Palmqvist P.* Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach // *J. Zool. Soc. Lond.* 2002. № 258. P. 223-246.
- Menge B.A., Sutherland J.P.* Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity // *Am. Nat.* 1976. V. 110. P. 351-369.
- Merceron G., Schulz E., Kordos L., Kaiser T.M.* Paleoenvironment of *Dryopithecus brancoi* at Rudabanya, Hungary: evidence from dental meso- and micro-wear analyses of large vegetarian mammals // *J. Hum. Evol.* 2007. № 53. P. 331-349.
- Meyers J.H.* Sex ratio adjustment under food stress: maximization of quality or numbers of offspring? // *Amer. Natur.* 1978. № 112. P. 381-388.
- Michallet J., Toigo C.* Home ranges of chamois (*Rupicapra rupicapra cartusiana*) translocated to reinforce a population in the Grande Chartreuse mountain massif Isere // *Game and Wildlife Sci.* 2000. V. 17. № 4. P. 259-272.
- Miller J.C.* Niche relationships among parasitic insects occurring in a temporary habitat // *Ecology.* 1980. V. 61. P. 270-275.
- Miller K.V., Marchinton R.L., Bush P.B.* Signpost communication by white-tailed deer: research since Calgary // *Appl. Anim. Behav. Sci.* 1991. V. 29. P. 195-204.
- Mivart G.J.* On the use of the term «homology» // *Ann. Mag. Nat. Hist.* 1870. Ser. 4. V. 6. P. 112-127.
- Moya-Sola S.* Los ruminantes (Cervoidea y Bovoidea, Artiodactyla, Mammalia) del Ageniense (Mioceno inferior) de Navarrete del Rio (Teruel, Espana) // *Paleontol. Evolut.* 1986. V. 20. P. 267-287.

- Morales J., Moya-Sola S., Soria D.* Presentia de la familia Moschidae (Artiodactyla, Mammalia) en el Vallesiense de Espana: *Hispanomyx duriensis* novo gen. nova sp. // *Estud. geol.* 1981. V. 37. P. 467-475.
- Morales J., Soria D., Pickford M.* Sur les origins de la famille des Bovidae (Artiodactyla, Mammalia) // *C. R. Acad. Sci. Paris.* 1995. V. 321. P. 1211-1217.
- Möbius K.* Die auster und die austernwirtschaft. Berlin, 1877. Translated into English and published in Rept. U.S. Fish Comm., 1880. P. 683-751.
- Muller-Schwarze D.* The chemical ecology of ungulates // *Appl. Anim. Behav. Sci.* 1991. V. 29. Iss. 1-4. P. 389-402.
- Muller-Schwarze D., Volkman N.J., Zemanek K.* Osmetricchia: specialized scent hair in black-tailed deer // *J. Ultrastruct. Res.* 1977. № 59. P. 223-230.
- Neas J.F., Hoffmann R.S.* *Budorcas taxicolor* // *Mammalian Species.* 1987. № 277. P. 1-7.
- Nice M.* The role territory in bird life // *Amer. Midland Natur.* 1941. V. 26. P. 441-487.
- Owen R.* On the archetype and homologies of the vertebrate skeletons. London, 1848. 203 p.
- Owen-Smith N.* On territoriality in ungulates and an evolutionary model // *Quart. Rev. Biol.* 1977. V. 52. P. 1-38.
- Palmer M.W.* Variation in species richness: towards a unification of hypotheses // *Fol. Geobot. Phytotaxon.* 1994. V. 29. № 4. P. 511-530.
- Pare P., Barrette C., Prescott J.* Seasonal reproduction of captive Himalayan thar (*Hemitragus jemlahicus*) in relation // *J. Mammalogy.* 1996. V. 77. № 3. P. 826-832.
- Parrini F., Cain J.W., Krausman R.* *Capra ibex* // *Mammalian Species.* 2009. № 830. P. 1-12
- Partel M.* Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale // *Ecology.* 2002. V. 83. № 9. P. 2361-2366.
- Partel M., Laanisto L., Zobel M.* Contrasting plant productivity-diversity relationships across latitude: the role of evolutionary history // *Ecology.* 2007. V. 88. № 5. P. 1091-1097.
- Patterson C.* Morphological characters and homology // *Problems in phylogenetic reconstruction* / Eds. Joysey K.A., Friday A.F. N.-Y. Acad. Press. 1982. P. 21-74.
- Patten B.C., Auble G.T.* System theory of the ecological niche // *Am. Nat.* 1981. V. 117. P. 893-922.
- Peet R.K.* The measurement of species diversity // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1974. V. 5. P. 285-307.
- Perez-Barberia F.J., Gordon I.J., Nores C.* Evolutionary transitions among feeding styles and habitat in ungulates // *Evol. Ecol. Res.* 2001. № 3. P. 221-230.
- Peterson A., Soberon J., Sanchez-Cordero V.* Conservatism of ecological niches in evolutionary time // *Science.* 1999. V. 285. № 5431. P.1265-1267.
- Pianka E.R.* Niche relations of desert lizards // *Ecology and Evolution of Communities* / Eds Cody M.L., Diamond J.M. Harvard Univ. Press. Cambridge. 1975. P. 292-314.
- Pianka E.R.* *Evolutionary Ecology.* Harper and Row. N.-Y., 1974. 356 p.
- Pilgrim G.E.* The fossil Bovidae of India // *Paleontol. Indica.* 1939. V. XXVI. № 1. P. 1-356.
- Pimentel D.* Population regulation and genetic feedback // *Science.* 1968. V. 159. P. 1432-1437.
- Pocock R.I.* On the specialized glands of ruminants // *Proc. Zool. Soc. London.* 1910. V. 78. P. 840-986.
- Prikhod'ko V.I.* Territoriality as a factor separation of species in Artiodactyl communities // *Doklady Biological Sciences.* 2015. V. 461. Iss. 1. P. 108-111.
- Prothero D.R., Manning E.M., Fischer M.* The phylogeny of the ungulates // *The phylogeny and classification of the tetrapods.* Oxford: Clarendon Press. 1988. V. 2. P. 201-234.
- Prothero D.R., Foss S.* *The Evolution of Artiodactyls.* The John Hopkins University Press, 2007. 384 p.

- Qiu Zhauxiang, Defa Yan, Hang Jia, Bo Sun.* Preliminary observations on the newly found skeleton of a *Palaeomeryx* from Shanwag, Shandong // *Vertebr. Palasiat.* 1985. № 23 (3). P. 173-195.
- Rahbeck C.* The elevational gradient of species richness: a uniform pattern- // *Ecography.* 1995. V. 18. № 2. P. 200-205.
- Ralls K., Barasch C., Minkowski K.* Behavior of captive mouse deer, *Tragulus napu* // *Z. Tierpsychol.* 1975. № 37. P. 356-378.
- Rawat G.S.* A preliminary habitat suitability index model for Himalayan musk deer // *High altitudes of the Himalaya / Eds Pangtey Y.P.S., Rawat G.S. Bombay: Gnanodhaya Publ., Naini Tal.* 1994. P. 209-219.
- Rieppel O.* Ontogeny and hierarchy of types // *Cladistics.* 1985. V. 1. Iss. 3. P. 234-246.
- Rieppel O.* Fundamentals of comparative biology. Basel: Birkhauser Verlag, 1988. 202 p.
- Rieppel O.* Things, taxa and relationships // *Cladistics.* 1991. V. 7. Iss. 2. P. 93-100.
- Rieppel O.* Homology, topology, and typology: the history of modern debates // *Homology: The hierarchical basis of comparative morphology / Ed. Hall B.K. N.-Y.: Acad. Press,* 1994. P. 63-100.
- Roberts T.J.* The mammals of Pakistan // London, Tonbridge: Ernest Benn Limited Publ., 1977. P. 167-170.
- Roth V.L.* Homology and hierarchies: Problems solved and unresolved // *J. Evol. Biol.* 1991. V. 4. Iss. 1. P. 167-194.
- Schaffer J.* Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung ihren histologischen Aufbauten und Bemerkungen über die Proktodaldrüsen. Berlin und Viena: Urban und Schwarzenberg, 1940. 464 s.
- Sanchez I.M.* Evolution y systemática de los Moschidae (Mammalia: Artiodactyla) del mioceno medio y superior de España // Ph. D. dissertation, Univ. Complutense de Madrid, 2006. 513 p.
- Sanchez I.M., Morales J.* Distribución bioestratigráfica de los Moschidae (Mammalia, Ruminantia) en España // *Estud. Geol.* 2006. V. 62. № 1. P. 533-546.
- Sanchez I.M., Morales J.* *Micromeryx azanzae* sp. nov. (Ruminantia: Moschidae) from the Middle-Upper Miocene of Spain, and the first description of the cranium of *Micromeryx* // *J. Vertebrate Paleontology.* 2008. V. 28. № 3. P. 873-885.
- Sanchez I.M., Domínguez M.S., Morales J.* New data on the Moschidae (Mammalia, Ruminantia) from the Upper Miocene of Spain (MN10-MN11) // *J. Vertebrate Paleontology.* 2009. V. 29. № 2. P. 567-575.
- Sanchez I.M., Domínguez M.S., Morales J.* The genus *Hispanomeryx* (Mammalia, Ruminantia, Moschidae) and its bearing on musk deer phylogeny and systematics // *Palaentology.* 2010. V. 53. Iss. 5. P. 1023-1047.
- Shimamura M., Yasue H., Ohshima K. et al.* Molecular evidence from retroposons that whales form a clade within even-toed ungulates // *Nature.* 1997. V. 388. P. 665-670.
- Schaub S.* *Nemorhaedus Philisi* nov. sp.: ein fossiler Goral aus dem Oberpliocän der Auvergne // *Ecl. Geol. Helvet.* 1922. V. XVI. № 5. S. 558-563.
- Schaub S.* Die Antilopen des Toskanischen Oberpliocän // *Ecl. Geol. Helvet.* 1928. V. XXI. № 1. S. 260-266.
- Schoener T.W.* Field experiments on interspecific competition // *Am. Nat.* V. 122. P. 240-285.
- Schlosser M.* Tertiary vertebrates from Mongolia Cervidae // *Abh. Palaentologia Sinica.* 1924. Ser. C. V. 1. Fasc. 1. P. 1-133.
- Sempere A.J., Prikhod'ko V.I., Pereladova O.B., Danilkin A.A., Sokolov V.E.* Annual variations of the pituitary gonadal activity in male musk deer *Moschus moschiferus* // *Advances in deer biology / Ed Z. Zomborszky. Proceedings of the 4th International Deer Biology Congress. Kaposvar,* 1998. P. 173-176.

- Shelford V.E.* Animal communities in Temperate America – as illustrated in the Chicago region: a study in animal ecology. Chicago, University Chicago Press: 1913. 362 p.
- Singer F.J., Otto D.K., Tipton A.R., Hable C.P.* Home ranges, movement, and habitat use of European wild boar in Tennessee // *J. Wildlife Manag.* 1981. V. 45. № 2. P. 343-353.
- Sluys R.* The notion of homology in current comparative biology // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 1996. V. 34. Iss. 3. P. 145152.
- Smythe N.* Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest // *Amer. Natur.* 1970. V. 104. P. 25-35.
- Sokolov V.E., Kagan M.Z., Vasilieva V.S., Prikhod'ko V.I., Zinkevich E.P.* Musk deer (*Moschus moschiferus*): Reinvestigation of main lipid components from preputial gland secretion // *J. Chem. Ecol.* 1987. V. 13 (1). P. 71-84.
- Szucsich N.U., Wirkner C.S.* Homology: a synthetic concept of evolutionary robustness of patterns // *Zool. Scripta.* 2007. V. 36. № 3. P. 281-289.
- Tedford R.N., Flynn L.J., Qiu Zh., et al.* Yushe basin, China: paleomagnetically calibrated mammalian biostratigraphic standard for the Late Neogene of Eastern Asia // *J. Vertebr. Palaeontol.* 1991. V. 11. № 4. P. 519-526.
- Teilhard P.* The fossils from locality 18 near Peking // *Palaeontol. Sin. N. Ser. C.* 1940. № 9. P. 1-101.
- Teilhard de Chardin P., Piveteau L.* Les mammiferes fossils de Nichovan (China) // *Ann. Paleont.* 1930. № 19. P. 3-132.
- Teilhard de Chardin P., Trassaert M.* Cavicornia of south-eastern Shansi // *Palaeont. Sinica.* 1938. № 6. P. 1-68.
- Teilhard de Chardin P., Leroy P.* Chinese fossil mammals. A complete bibliography. Peking, 1942. 142 p.
- Thenius E.* Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae // *Z. Säugetierk.* 1970. Bd. 35. № 6. S. 321-342.
- Thenius E.* Grundzuge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Jena: VEB Gustav Fischer-Verlag, 1972. 345 s.
- Thenius E., Hofër H.* Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin: Springer-Verlag, 1960. 322 s.
- Thewissen J.G.M., Russel D.E., Gingerich P.D., Hassain S.T.* A new dichobunid artiodactyls (Mammalia) from the Eocene of north-west Pakistan // *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.* B.1983. V. 86. № 3. P. 153-180.
- Tilman D.* Biodiversity and ecosystem functioning // *Nature Services / Ed. G. Daily.* Island Press. Washington DC-Covelo, California, 1997. P. 93-112.
- Tilman D.* The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles // *Ecology.* 1999. V. 80. № 5. P. 1455-1474.
- Tilman D.* Effects of diversity and composition on grassland stability and productivity // *Ecology: achievement and challenge / Eds Press M.C., Huntley N.J., Levin S.* Blackwell Science. Oxford. UK. 2001. P. 183-207.
- Tinbergen N.* The functions of territory // *Bird Study.* 1957. V. 4. P. 14-27.
- Tobiessen P., Werner M.B.* Hardwood seedling survival under plantations of Scotch pine in Central New York // *Ecology.* 1980. № 61. P. 25-29.
- Todd N.B.* Chromosomal mechanisms in the evolution of artiodactyls // *Paleobiol.* 1975. V. 1. № 2. P. 175-188.
- Tong Y., Zheng Sh., Qiu Zh.* Cenozoic mammal ages of China // *Vertebr. Palasiat.* 1995. V. 33. № 4. P. 290-314.
- Turner J.R.G.* Explaining the global biodiversity gradient: energy, area, history and natural selection // *Basis and Applied Ecology.* 2004. V. 5. P. 435-448.
- Vandermeem J.H.* Niche theory // *Amer. Rev. Ecol. Syst.* 1972. № 3. P. 107-132.
- Vislobokova I.A.* A new representative of the Hypertraguloidea (Tragulina, Ruminantia) from the Khoer-Dzan locality in Mongolia, with remarks on the relationships of the Hypertragulidae // *Amer. Mus. Novitat.* 1998. № 3225. P. 1-24.

- Vislobokova I.A.* Evolution and classification of Tragulina (Ruminantia, Artiodactyla) // Paleon. 2001. V. 35. Suppl. № 2. P. 69-145.
- Vislobokova I.A., Dmitrieva E.L.* Changes in enamel ultrastructure at the early stages of ruminant evolution // Paleontol. J. 2000. V. 34. Suppl. № 2. P. 242-249.
- Vislobokova I.A., Trofimov B.A.* *Archaeomeryx* (Archaeomerycidae, Ruminantia): morphology, ecology, and role in the evolution of the Artiodactyla // Paleontol. J. 2002. V. 35. Suppl. 5. P. 429-523.
- Vislobokova I.A., Daxner-Höck G.* Oligocene-Early Miocene Ruminants from the Valley of Lakes (Central Mongolia) // Ann. Naturhist. Mus. Wien A. 2002. Bd. 103. P. 241-255.
- Volterra V.* Variazione e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi // Mem. Accad. nazionale Lincei. Ser. 6. 1926. V. 2. P. 31-113.
- Voznessenskaya V.V., Naidenko S.V., Feoktistova N.Yu. et al.* Hormonal mechanisms of litter reductions in rodents under predator odor influence // Chem. Senses. 2000. V. 25. P. 604-605.
- Wallace H.F.* The big game of Central and Western China. London: 1913. 318 p.
- Wang X., Hoffmann R.* *Pseudois nayaur* and *Pseudois schaeferi* // Mammalian Species. 1987. № 278. P. 1-6.
- Watson A., Staines B.W.* Differences in quality of wintering areas used by male and female red deer (*Cervus elaphus*) in Aberdeenshire // J. Zool. 1978. V. 186. P. 544-550.
- Webb D.C., Taylor B.E.* The phylogeny of hornless ruminants and a description of the cranium of *Archaeomeryx* // Bull. Amer. Mus. Nat. His. 1980. V. 167. № 3. P. 117-157.
- Weinberg P.J.* *Capra cylindricornis* // Mammalian Species. 2002. № 695. P. 1-9.
- Wharton C.H.* An ecological study of the Kouprey *Novibos sauveli* (Urbain) // Monograph of the Institute of Science and Technology. Manila, 1957. № 5. 105 p.
- Whittaker R.H.* Communities and Ecosystems. Macmillan Company, N.-Y. 1970. 158 p.
- Whittaker R.H.* Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. V. 21. P. 213-307.
- Whittaker R.H.* Communities and Ecosystems. 2nd edn. N.-Y.: MacMillan. 1975. 385 p.
- Whitehead P.E., McEwan E.H.* Seasonal variation in the plasma testosterone concentration of reindeer and caribou // Canadian J. Zool. 1973. № 51. P. 651-658.
- Wiens J., Ackerly D., Allen A. et al.*, Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology // Ecol. Lett. 2010. № 13. P. 1310-1324.
- Williams D.M., Ebach M.C.* Foundations of systematics and biogeography. N.-Y.: Springer Sci., 2008. 309 p.
- Wilson E.O.* Sociobiology: The New Synthesis. The Belknap Press of Harvard University Press: Cambridge, 1975. 697 p.
- Wilson D.E., Mittermeier R.A.* (Eds.). Mammals of the World. V. 2. Hoofed Mammals. Linx Edicions, Barcelona, 2011. 885 p.
- Willig M.R., Kaufman D.M., Stevens R.D.* Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis // Ann. Rev. Ecol., Evol. and System. 2003. V. 34. P. 273-309.
- Woodger J.H.* On biological transformations. Essays on growth and form presented to D'Arcy Wentworth Thompson / Eds. Le Gros Clark W.E., Medawar P.B. Oxford: Clarendon Press, 1945. P. 120 p.
- Wynne-Edwards V.C.* Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh-London, 1962. 653 p.
- Yahner R.H.* Temporal patterns in male mating behaviour of captive Reeve's muntjac (*Muntiacus reevesi*) // J. Mammal. 1979. V. 60. P. 560-567.
- Young C.C.* On the Artiodactyla from the Sinanthropus site at Chouk'outien // Palaeontologia Sinica. 1932. Ser. C. V. 8. Fasc. 2. P. 1-158.
- Zheng S.W., Pi N.L.* A study of the ecology of *Moschus sifanicus* // Acta Zool. Sin. 1979. № 25. P. 176-186.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава 1. Происхождение и центры видообразования парнокопытных	6
Глава 2. Разнообразие структур видовых популяций сообщества	12
2.1. Системы спаривания	13
2.2. Пространственно-этологическая структура видовых популяций	20
Глава 3. Сообщества видовых популяций лесных и горных ландшафтов	32
3.1. Зональные видовые комплексы парнокопытных	33
3.2. Критерии выделения и классификация сообществ парнокопытных	38
3.3. Историческое развитие сообществ парнокопытных	40
Глава 4. Конкуренция и трофическая специализация	51
4.1. Трофическая конкуренция как фактор разделения видов по экологическим нишам	51
Глава 5. Изменчивость морфологических признаков: адаптации к среде или результат межвидовой конкуренции	60
5.1. Закономерности эволюции гомологичных признаков	61
5.1.1. Таксическая гомология	63
5.1.2. Трансформационная гомология	67
5.2. Конкуренция и смещение морфологических признаков	76
Глава 6. Разделение видов по критерию территориальности и гипотеза ольфакторного исключения	90
6.1. Биологические сигнальные поля как фактор рассредоточения видовых популяций	92
6.1.1. Кожные специфические железы как источники химических сигналов биологических сигнальных полей	93
6.1.2. Классификация специфических кожных желез парнокопытных	93
6.2. Разделение видов по критерию территориальности	102
6.3. Гипотеза ольфакторного исключения	113
Заключение	115
Литература	117

Научное издание

Рекомендовано к изданию Ученым советом ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН

Владимир Иванович ПРИХОДЬКО

СООБЩЕСТВА ПАРНОКОПЫТНЫХ ЕВРАЗИИ
Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 132 с.

Отпечатано в типографии “Галлея-Принт”
Объем 8,25 уч.изд.л. Тираж 150.