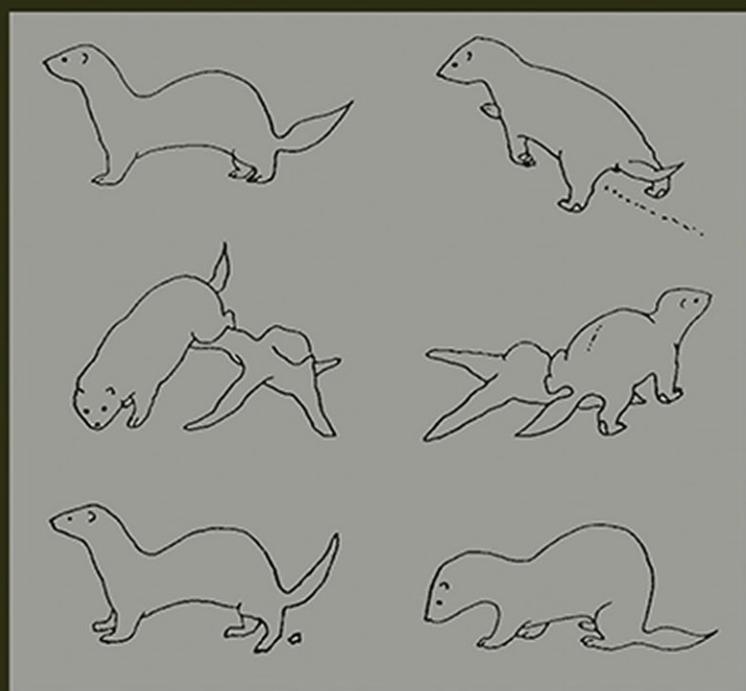


В.В. Рожнов

ОПОСРЕДОВАННАЯ ХЕМОКОММУНИКАЦИЯ
В СОЦИАЛЬНОМ ПОВЕДЕНИИ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ



УДК: 639.113.9:591.152

Ответственный редактор
доктор биологических наук *А.А. Захаров*

Рецензенты:
доктор биологических наук *А.А. Никольский*
доктор биологических наук *В.В. Иваницкий*

Рожнов В.В. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011. 288 с.

В монографии приведены результаты экспериментальных и полевых исследований социального поведения и химической коммуникации мелких хищных млекопитающих (Mustelidae, Viverridae, Herpestidae). Сформулированы основные положения концепции опосредованной хемокоммуникации млекопитающих. Последняя представляет собой специфический способ коммуникации, при котором животное-донор отделяет от себя источник химических сигналов в виде запаховой метки и «размножает» свой образ, заменяя себя «запаховым дубликатом». При этом как у животного-донора, так и у реципиента формируются разнообразные формы поведения, связанные с оставлением запаховых меток в окружающей среде («маркировочное поведение») и облегчением обнаружения таких меток. Концепция требует дальнейшей разработки на других видах млекопитающих.

Монография будет интересна этологам, экологам, териологам и другим специалистам в области зоологии.

Rozhnov V.V. Mediated communication by scent mark in social behaviour of the mammals. Moscow: KMK Scientific Press. 2011. 288 pp.

Basic principles of mediated communication by scent mark (MCSM) in mammals are given. The results are based on the experimental and field studies of the small carnivorous mammals (27 species of Mustelidae, Viverridae and Herpestidae) social behaviour and chemical communication. MCSM is a specific type of chemical communication. It is characterized by: (1) animal leaves the source of odour signals (scent marks), (2) repetition of its image (creation of the animal's scent duplicate), (3) formation of various kinds of marking behaviour, (4) forming the behaviour directed to the simplifying of such marks detection for both animals, donor and recipient.

ISBN 978-5-87317-787-5

© Рожнов В.В., текст, иллюстрации, 2011.

© ИПЭЭ РАН, 2011.

© ООО «КМК», издание, 2011

Содержание

Введение	3
Глава 1. Общая характеристика мелких хищных млекопитающих	16
1.1. Система отряда хищных, место в ней мелких хищных млекопитающих и их филогенетические отношения	17
1.2. Популяционные и эколого-поведенческие особенности мелких хищных млекопитающих	24
Глава 2. Социальное поведение и его особенности у мелких хищных млекопитающих	34
2.1. Общая характеристика социальных отношений мелких хищных млекопитающих	35
2.2. Репертуар социального поведения	47
2.3. Динамика контактов в течение года	65
2.4. Изменения социальной организации группировок животных в течение годового цикла	79
2.5. Репродуктивные особенности мелких хищных млекопитающих	81
Глава 3. Запаховые метки мелких хищных млекопитающих, их свойства, способы оставления и особенности размещения	89
3.1. Общая характеристика запаховой метки (физические характеристики)	90
3.2. Особенности использования пространства и структура участка обитания как основа размещения запаховых меток	93
3.3. Запаховые метки и сигнальное биологическое поле	101
3.4. Источники запаховых меток	114
3.5. Способы оставления запаховых меток	128
3.6. Частота оставления запаховых меток в связи с изменениями социальных отношений	152
3.7. Формирование способов оставления запаховых меток в онтогенезе ...	155
Глава 4. Реакция мелких хищных млекопитающих на запаховые метки разного типа, их информативность и длительность действия	161
4.1. Обонятельная реакция на запаховые метки разного типа и ее продолжительность	162
4.2. Информативность запаховых меток разного типа	168
4.3. Реакция на запаховые метки и состояние половой системы мелких хищных млекопитающих	184
4.4. Длительность действия запаховых меток	195
Глава 5. Межвидовые аспекты опосредованной коммуникации близкородственных видов мелких хищных млекопитающих	198
5.1. Гибридизация у мелких хищных млекопитающих как результат межвидовой коммуникации	199

5.3. Способность различать пол животных чужого вида по запаховым меткам	211
5.4. Особенности межвидовых социальных отношений мелких хищных млекопитающих	213
5.5. Особенности межвидовых взаимодействий самцов и самок близкородственных видов	221
Глава 6. Опосредованная коммуникация и ее развитие в эволюции мелких хищных млекопитающих	229
6.1. Концепция опосредованной коммуникации	230
6.2. Развитие опосредованной коммуникации в эволюции мелких хищных млекопитающих	242
Заключение	253
Литература	256

Научное издание

Рожнов Вячеслав Владимирович

ОПОСРЕДОВАННАЯ ХЕМОКОММУНИКАЦИЯ
В СОЦИАЛЬНОМ ПОВЕДЕНИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011
Москва, Саранская ул., 2.

Отпечатано в ООО «Галлея-Принт»
Москва, ул. 5-я Кабельная, 26
Подписано в печать 07.11.2011
Формат 70x100/16. Объем 18 усл. изд. л. Бум. офсетная.
Тираж 400 экз.

Глава 1

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЛКИХ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Группа мелких хищных млекопитающих в рассматриваемом нами объеме включает представителей трех семейств: куньих (Mustelidae), виверровых (Viverridae) и мангустов (Herpestidae). Распространены эти мелкие хищные млекопитающие повсеместно, за исключением Антарктиды. При этом группа куньих является главным образом палеарктической, тогда как виверровые и мангусты распространены преимущественно в регионах с тропическим климатом.

Для изучения опосредованной коммуникации группа мелких хищных млекопитающих представляет интерес по нескольким причинам.

Прежде всего, у этих животных разнообразен характер социальных отношений — от образа жизни, который называют одиночным и который характерен для многих видов куньих, до группового, которым отличаются многие мангусты. Внутри каждого из этих семейств также можно выделить виды, отличающиеся характером своих социальных отношений.

Хищные млекопитающие активно используют обоняние во время поиска и добычи жертвы, при поиске самок и т.д. Социальный аспект ольфакторного поведения изучен у этих видов менее всего.

У видов, которые выбраны для изучения рассматриваемых аспектов социального поведения и коммуникации в качестве модельных, в разной степени развиты специфические кожные железы. Секрет этих желез, как полагают, является одним из основных источников информации в их хемокоммуникации. Кроме того, у них существуют разнообразные способы оставления и других экскретов. Сравнение способов оставления запаховых меток у таких видов, интереса животных к разным экскретам, а также их информативности позволяет глубже понять роль тех или иных запаховых сигналов в опосредованной коммуникации млекопитающих.

Мелкие хищные млекопитающие широко распространены в пределах разных географических зон и населяют самые разнообразные местообитания. Это дает возможность попытаться оценить степень влияния среды на процесс опосредованной хемокоммуникации.

Филогенетические взаимоотношения таксонов у куньих и виверровых изучены относительно хорошо. Это позволяет делать достаточно обоснованные выводы о развитии опосредованной коммуникации млекопитающих. Важной особенностью группы мелких хищных млекопитающих является древность способа коммуникации и относительная таксономическая молодость современных видов этих древних семейств, особенно куньих и виверровых, лежащих в основе двух главных ветвей хищных млекопитающих — собакообраз-

разных (Caniformia) и кошкообразных (Feliformia). Особенности способов коммуникации (как и других этологических признаков) при таком рассмотрении могут выступать в качестве дополнительных таксономических признаков. Это позволяет лучше понять филогенетические связи и таксономические отношения в рассматриваемых семействах хищных млекопитающих.

Кроме того, мелкие хищные млекопитающие представляют значительный интерес и по другим причинам. Многие их виды — ценные объекты пушного промысла, некоторые (европейская норка, перевязка, отдельные подвиды или популяции степного хоря, речной выдры, солонгоя) принадлежат к редким видам и занесены в Красную книгу Российской Федерации (2001). Детальное изучение особенностей коммуникации и социального поведения, межвидовых отношений близкородственных видов может способствовать совершенствованию методов добычи промысловых видов, оптимизации технологий содержания и разведения ресурсных видов, более глубокому пониманию причин исчезновения и разработке методов сохранения редких видов.

Необходимо отметить и еще один важный факт: работы по изучению химической коммуникации млекопитающих проводятся главным образом на лабораторных грызунах, реже на дикоживущих видах этих млекопитающих. Это также явилось одной из причин выбора мелких хищных млекопитающих для подобного рода исследований.

1.1. СИСТЕМА ОТРЯДА ХИЩНЫХ, МЕСТО В НЕЙ МЕЛКИХ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ИХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ

Система отряда хищных (Carnivora), в том числе систематика рассматриваемых нами семейств и видовые названия мелких хищных млекопитающих, приведены главным образом по работам С.И. Огнева (1931, 1935), Дж. Симпсона (Simpson, 1945), В.Г. Гептнера с соавторами (1967) и В.Е. Соколова (1979). Однако мы используем и те трактовки, которые приводятся другими авторами (Yuongman, 1982; Абрамов, 1999, 2000, 2001; Абрамов, Барышников, 1995; Van Rompaey, Colyn, 1996; Барышников, Абрамов, 1997, 1998; Abramov, 2000; Abramov, Baryshnikov, 2000; Kurose, Abramov, Masuda, 2000; Kurose et al., 2001; Павлинов, 2003; Wozencraft, 2005), а также взгляды, сложившиеся у нас в результате таксономических исследований некоторых групп этих видов, выполненных на основе оригинальных материалов (Соколов, Рожнов, 1982; Рожнов, 1984, 1995; Rozhnov, 1995; Соколов, Рожнов, Фам Чонг Ань, 1997, 1999; Rozhnov, Pham Trong Anh, 1999; Абрамов, Рожнов, 2007).

Согласно установившимся взглядам отряд хищных (Carnivora) объединяет два подотряда — собакообразных (Caniformia) и кошкообразных (Feliformia). Две эти ветви, которые произошли от миацид, разделились в эоцене-олигоцене (Ewer, 1973; Аристов, Барышников, 2001).

Подотряд Caniformia включает следующие семейства: псовые (Canidae), медвежьи (Ursidae), ушастые тюлени (Otariidae), моржовые (Odobenidae), настоящие тюлени (Phocidae), куньи (Mustelidae), скунсы (Mephitidae), енотовые (Procyonidae) и панды (Ailuridae). Из представителей названных семейств к группе мелких хищных млекопитающих мы относим куньих и скунсов, которых ранее объединяли в одно семейство. Из них нами были изучены представители главным образом одного семейства — куньих, а также один вид семейства скунсов.

Подотряд Feliformia включает семейства кошачьих (Felidae), виверровых (Viverridae), мангустов (Herpestidae) и гиеновых (Hyaenidae). В последней сводке (Wozencraft, 2005) принята структура подотряда, согласно которой кроме перечисленных самостоятельными являются семейства эуплерусов (Eupleridae) и нандиний (Nandiniidae), обычно включаемые в состав семейства Viverridae. Ранее в одно семейство Viverridae объединяли и Herpestidae. Нами изучены некоторые представители семейств Viverridae и Herpestidae.

Семейство куньих Mustelidae, представители которого широко распространены в Европе, Азии, Африке, Северной и Южной Америке, в зависимости от взглядов на его структуру, включает до 27 родов и 68–70 видов (Аристов, Барышников, 2001; Павлинов, 2003). Согласно последней сводке (Wozencraft, 2005) оно объединяет 46 видов (исключая скунсов, которые в ней выделены в самостоятельное семейство). Эта группа мелких хищных млекопитающих достаточно хорошо обособлена от других группировок отряда и была выделена в самостоятельное семейство еще в начале XIX в. Признаками, отличающими этих зверей от других хищных млекопитающих, являются относительно малые размеры (к ним относится самый мелкий вид хищных млекопитающих — ласка), наличие на задних конечностях 5 пальцев, отчетливо выступающий из меха хвост, длина которого больше длины ступни, покрытые густыми волосами пальцы кисти (по крайней мере сверху), сильно развитые специфические кожные железы, отсутствие второго коренного M^2 в верхней челюсти и хищнической щели на верхнем хищническом зубе P^4 (Martin, 1989; Bryant et al., 1993; Аристов, Барышников, 2001).

Как и многие другие группы животных, эта группа млекопитающих изобилует трудными в таксономическом отношении случаями, когда о месте той или другой формы в системе существуют многочисленные и противоречивые мнения. Структура семейства до сих пор вызывает разногласия. Р. Покок (Pocock, 1921) разделил семейство на 15 подсемейств, однако из-за слишком большой дробности деления его система не была принята многими зоологами. Дж. Симпсон (Simpson, 1945) предложил структуру, согласно которой в семействе пять подсемейств: Mustelinae, Mellivorinae, Melinae, Mephitinae и Lutrinae. Правомочность выделения этих подсемейств была проверена Г. Брайентом с соавторами (Bryant et al., 1993). Они провели кладистический анализ 23 принимаемых большинством современных систематиков родов се-

мейства по 46 признакам (30 краниометрических, изученных непосредственно авторами, и 16 признаков, взятых ими из литературных источников). Результаты анализа показали, что монофилетическое происхождение имеют только два подсемейства — *Mephitinae* и *Lutrinae*. Эти подсемейства отвечают принципу вертикальной дивергенции видов Дж. Симпсона. *Mustelinae*, возможно, является парафилетическим по своему происхождению и соответствует концепции горизонтального группирования видов Дж. Симпсона. *Melinae* представляет собой полифилетическую группу и не укладывается в рамки предложенных Дж. Симпсоном принципов классификации. Относительно монотипического *Mellivorinae* нет полной ясности и требуется более полное исследование фоссильных материалов, однако близость *Mellivora* к *Taxidea* в кладистической схеме, предложенной этими авторами, по их мнению, не соответствует схеме Дж. Симпсона. Ревизия всех современных подсемейств куньих, как и четвертичных куньих, о необходимости которой уже давно упоминается (Schmidt-Kettler, 1981; Anderson, 1989), продолжает оставаться актуальной.

Из пяти подсемейств, выделявшихся в семействе до последнего времени (Гептнер и др., 1967; Harris, 1968; Van Zyll de Jong, 1972, 1987; Davis, 1978; Соколов, 1979; Youngman, 1982; Anderson, 1970, 1989; Абрамов, 1999, 2000, 2001; Абрамов, Барышников, 1995; Барышников, Абрамов, 1997, 1998; Kurose, Abramov, Masuda, 2000; Аристов, Барышников, 2001), по-видимому, правильнее рассматривать четыре, включающих большее или меньшее число видов и родов. К ним относятся *Mustelinae* (основной ствол семейства, включающий куниц, ласок, норок, хорей, перевязок, росомах, харз, объединенных в роды *Martes*, *Mustela*, *Neovison*, *Gulo*, *Vormela*, *Lamprogale*, *Taira*, *Grison* и некоторые другие), *Mellivorinae* (медоеды — *Mellivora*), *Melinae* (барсуки родов *Meles*, *Arctonyx*, *Melogale*, *Taxidea*) и *Lutrinae* (выдры родов *Lutra*, *Lutrogale*, *Pteronura*, *Lontra*, *Amblonyx*, *Aonyx*, *Enhydra*). Некоторые авторы медоедов *Mellivora* включают в состав подсемейства *Mustelinae* (Аристов, Барышников, 2001; Павлинов, 2003), а в самостоятельные подсемейства выделяют американских барсуков *Taxidea* (*Taxideinae*) (Павлинов, 2003) или хорьковых барсуков *Melogale* (*Helictidinae*) (Аристов, Барышников, 2001). Скунсов (роды *Mephitis*, *Conepatus*, *Spilogale*), ранее относимых к семейству куньих в качестве отдельного подсемейства, в настоящее время вывели из его состава и выделяют в самостоятельное семейство *Mephitidae*, включая в него также род *Mydaus* (Wozencraft, 2005). Правильность отнесения рода *Mydaus* к скусам подтверждают и наши данные по особенностям зубной системы молочной генерации видов этого рода в сравнении с другими скусам (Абрамов, Рожнов, 2007). В последней сводке (Wozencraft, 2005) семейство куньих, из которого исключены скусны, разделены только на два подсемейства — выдровых *Lutrinae* и остальных куньих *Mustelinae*. Мы используем классификацию, согласно которой семейство объединяет 4 подсемейства (*Mustelinae*, *Mellivorinae*, *Melinae* и *Lutrinae*) в том объеме, в котором они перечислены выше.

Семейство виверровых Viverridae, представители которого распространены в Южной и Юго-Восточной Азии и в Африке, как и семейство куньих, также довольно велико по объему: в представленном в последней сводке виде (Wozencraft, 2005) он составляет 35 видов. Вместе с двумя исключенными из этого семейства группами (Eupleridae и Nandiniidae) его объем составлял около 45 видов. Структура семейства вызывает большие разногласия и не является окончательно установившейся. До недавнего времени в нем выделяли шесть подсемейств с большим или меньшим числом видов (Павлинов, 2003): Cryptoproctinae (с 1 мадагаскарским видом рода *Cryptoprocta*), Euplerinae (с 2 мадагаскарскими видами родов *Eupleres* и *Fossa*), Hemigalinae (4 индомалайских вида монотипических родов *Chrotogale*, *Cynogale*, *Diplogale* и *Hemigalus*), Nandiniinae (с 1 африканским видом рода *Nandinia*), Paradoxurinae (индомалайские виды родов *Arctictis*, *Arctogalidia*, *Macrogalidia*, *Paguma* и *Paradoxurus*) и Viverrinae (наиболее богатое видами подсемейство, объединяющее представителей родов *Civetictis*, *Genetta* — самого богатого видами рода, объединяющего 11 видов, *Osbornictis*, *Poiana*, *Prionodon*, *Viverra* и *Viverricula*). Подсемейство Euplerinae нередко включают в состав подсемейства Hemigalinae, а подсемейство Nandiniinae — в подсемейство Paradoxurinae. Представителей рода линзангов (*Prionodon*) некоторые авторы (Gregory, Hellman, 1939) выделяли в отдельное подсемейство Prionodontinae, обосновывая это тем, что у них, в отличие от других видов подсемейства Viverrinae, отсутствует перинеальная железа и имеется ряд других морфологических признаков, резко отличающих их от этой группы. Эти виды являются одними из наиболее древних в семействе, близкие которым представители ископаемого рода *Palaeoprionodon* известны из верхнего олигоцена Европы (Michaelis, 1972). Существует точка зрения, согласно которой семейство является не монофилитическим, а парафилетическим и из него следует исключить роды *Cryptoprocta*, *Genetta*, *Fossa*, *Eupleres* и *Prionodon* (Véron, 1995). В настоящей работе мы используем классификацию Viverridae, изложенную выше (Павлинов, 2003).

Семейство мангустов Herpestidae, которое продолжительное время включали на уровне подсемейства в состав семейства виверровых, объединяет 33 вида (Wozencraft, 2005). Структура и объем семейства, однако, вызывает разногласия. В указанной сводке оно рассматривается как монотипическое, хотя ранее (Павлинов, 2003) его разделяли на два подсемейства — Galidiinae и Herpestinae. Подсемейство Galidiinae объединяет 5 мадагаскарских видов четырех родов — кольцехвостых мунго *Galidia*, широкополосых мунго *Galidictis*, узкополосых мунго *Mungotictis* и бурохвостых мунго *Salonoia*. Подсемейство Herpestinae объединяет 35 видов 14–15 родов — водяных мангустов *Atilax*, черноногих мангустов *Bdeogale*, кузиманз *Crossarchus*, мангустов Дыбовского *Dologale*, африканских мангустов *Galerella*, карликовых мангустов *Helogale*, мангустов *Herpestes* — самого богатого видами рода, объеди-

няющего 13 видов, длинноносых мангустов *Xenogale* (его часто включают на уровне подрода в род *Herpestes*), белохвостых мангустов *Ichneumia*, либерийских мангустов *Liberiictis*, полосатых мангустов *Mungos*, умби *Rhynchogale*, а также желтых мангустов *Cynictis*, серых мангустов *Paracynictis* и сурикат *Suricata*.

Систематика рассматриваемой нами группы мелких хищных млекопитающих продолжает разрабатываться как на уровне подсемейств, так и на родовом и видовом уровнях. Молекулярно-генетические методы исследований, которые стали широко использоваться в систематике, вносят в нее свои коррективы. Относительная молодость современных видов и древность семейств, в которые они входят, наличие многочисленных сложных в таксономическом отношении случаев заставляет применять к этой группе млекопитающих новые концепции. Так, использование концепции надвида позволило нам предложить разделить харз на три вида (Рожнов, 1995), а также обосновать их родовую самостоятельность (Rozhnov, 1995).

Филогенетические связи в рассматриваемых нами семействах мелких хищных млекопитающих изучены относительно полно. Это дает возможность провести анализ изучаемого нами феномена — опосредованной хемокоммуникации — не только в сравнительном аспекте, но и попытаться рассмотреть вопросы происхождения и развития тех или иных форм поведения и самого феномена опосредованной хемокоммуникации в целом.

Представители двух семейств отряда хищных млекопитающих (Carnivora) — куньи (Mustelidae) и виверровые (Viverridae), выбранные нами для изучения социального поведения и коммуникации, лежат в основе двух стволов этого отряда, которые, как отмечено выше, произошли от миацид и разделились в эоцене-олигоцене. Начало одному стволу (собакообразных) дали куньи, второму (кошкообразных) — виверровые.

Представления о *филогении куньих*, которые основаны на результатах как палеонтологических, так и молекулярно-генетических исследований (Marmi, Lyppez-Giráldez, Domingo-Roura, 2004), на сегодняшний день можно представить следующим образом.

Наиболее рано, в верхнем олигоцене, семейство разделилось на две ветви: ветвь выдр — Lutrinae (наиболее близким к исходному типу является род *Lutra*) и ветвь остальных видов, которые сейчас объединяются в подсемейства Mustelinae, Melinae и Mellivorinae (Simpson, 1945; Гептнер и др., 1967; Соколов И., 1968; Соколов В., 1979, и др.). По-видимому, в это же время или в среднем миоцене обособилась и ветвь скунсов Mephitidae, которых в настоящее время выделяют в самостоятельное семейство.

В среднем миоцене звери, похожие на современных куниц, ласок, хорей, медоедов, барсуков, скунсов и выдр, были хорошо различимы. В это время в основной ветви куньих произошло дальнейшее разделение: от нее отделил-

ся побочный ствол барсуков — Melinae, а несколько позже ствол медоедов — Mellivorinae. В плейстоцене уже полностью сформировались те подсемейства, которые в той или иной форме принимаются в настоящее время.

В стволе выдр — Lutrinae — основную ветвь в Старом Свете представляет род *Lutra*, а в Новом — род *Lontra*. Эти две ветви разделились уже в начале существования семейства. Позже в нем выделились ветви родов *Lutrogale* и *Pteronura*, затем ветви бескоготных выдр родов *Amblonyx* и *Aonyx*; наиболее специализированную ветвь этого ствола представляет род *Enhydra*.

В основном стволе куньих — Mustelinae — компактную группу видов составляют представители рода *Mustela* — черный и степной хори, европейская норка и колонок, и близкие ему перевязка *Vormela* и американская норка *Neovison*. Ветвь этой группы куньих, в основании которой, по-видимому, находился вид, близкий к американской норке, разделилась сначала на три — политипический род *Mustela* и монотипические роды *Vormela* и *Neovison*. Затем ветвь рода *Mustela*, в основании которой помещают горноста, разделилась на две другие ветви — колонок и европейская норка, черный и степной хори с одной стороны и солонгой и ласка с другой. Об этом свидетельствуют результаты разных методов анализа таксономической и филогенетической близости этих видов — гибридологического, цитогенетического, молекулярно-генетического, иммунологического (Графодатский и др., 1976, 1977; Беляев и др., 1980; Лушникова и др., 1989; Рожнов, Мещерский, Холодова, 2006).

Другую компактную группу видов этого ствола куньих составляют представители рода настоящих куньих *Martes* (каменная, лесная и американская куньица, соболь, пекач), имеющего общую с родом *Mustela* предковую форму. К этой предковой форме ближе всего расположены современные каменная куньица и американская норка. Близкими к этим группам видов являются, по-видимому, также виды рода харз *Lamprogale*, который нередко включают в род *Martes*, но который по многим признакам сильно от них отличается (Рожнов, 1979, 1984, 1995; Соколов, Рожнов, 1982а; Rozhnov, 1995), и рода росомых *Gulo*.

Представления о *филогении виверровых и мангустов* на сегодняшний день выглядят следующим образом (Gregory, Hellman, 1939; Petter, 1974; Véron, 1995; Van Rompaey, Colyn, 1996).

В верхнем олигоцене в семействе виверровых определились три его главных ствола — основной афро-азиатский Viverrinae, азиатский Paradoxurinae и мадагаскарский Cryptoproctinae. Позже азиатский ствол Paradoxurinae дал начало трем побочным стволам — Nandiniinae и Euplerinae, которые развились на Мадагаскаре, и индомалайскому Hemigalinae.

От основного ствола семейства, который представляют виды подсемейства Viverrinae и в основе которого находится, по-видимому, ископаемый род *Palaeoprionodon*, в верхнем олигоцене отделились ветви родов *Poiana* и

Prionodon (виды этого рода выделяли даже в самостоятельное подсемейство Prionodontinae — см. выше). Позже от основной ветви этого ствола (роды *Genetta* и *Viverra*) отделились ветви родов *Osbornictis* и *Viverricula*, а еще позже — ветвь рода *Civettictis*.

От ствола семейства виверровых, в котором объединены виды подсемейства Paradoxurinae, отделились три побочных — Nandiniinae, Euplerinae и Hemigalinae. Единственный африканский вид рода *Nandinia* ствола Nandiniinae (пальмовая куница) имеет много общих признаков (как в морфологии, так и в экологии) с ведущими древесный образ жизни видами современного азиатского подсемейства Paradoxurinae. Побочный ствол Euplerinae дал две ветви монотипичных мадагаскарских родов мелкозубых мунго *Eupleres* и фаналок *Fossa* и в раннем плейстоцене отделился от главного ствола Paradoxurinae. В это же время побочный ствол Hemigalinae дал ветвь рода *Cynogale* и ветвь родов *Hemigalus–Diplogale–Chrotogale*. В главном стволе Paradoxurinae род мусангов *Paradoxurus* ставят в основание ветвей *Arctictis* и *Paguma*, которые разделились в среднем плейстоцене, а ветви *Arctogalidia* и *Macrogalidia* отделились от этого ствола раньше.

Мадагаскарский ствол, обычно рассматриваемый как подсемейство Cryptoproctinae, включает всего один род *Cryptoprocta*. Таксономическое положение и филогенетические связи его единственного вида — фоссы — постоянно вызывают интерес и противоречивые оценки систематиков. У этого вида отсутствует перинеальная железа, имеется циркуманальный карман, что отличает его от виверровых и определяет сходство с мангустами. Из-за сходства многих морфологических признаков фоссы с таковыми кошачьих в некоторых работах, анализирующих их с применением кладистических методов, предлагается исключить этот вид из семейства виверровых (Véron, 1995).

Мангусты в самом начале миоцена разделились на два ствола: один — Galidiinae (роды *Galidia*, *Galidictis*, *Mungotictis* и *Salonoia*) — развивался на Мадагаскаре, другой — Herpestinae (роды *Atilax*, *Bdeogale*, *Crossarchus*, *Cynictis*, *Dologale*, *Galerella*, *Helogale*, *Herpestes*, *Ichneumia*, *Liberiictis*, *Mungos*, *Paracynictis*, *Rhynchogale*, *Suricata* и *Xenogale*) — на африканском континенте и только некоторые виды рода *Herpestes* — на азиатском.

В основном стволе мангустов главной является ветвь рода *Herpestes*, которая дала начало ветвям *Galerella–Cynictis* и *Ichneumia*, а от последней отошли ветви родов *Atilax*, *Xenogale*, *Crossarchus*, *Bdeogale* и *Mungos–Helogale–Suricata*.

Приведенные сведения о филогении мелких хищных млекопитающих дают общее представление о развитии этой группы млекопитающих. Именно на них базируется анализ развития у них опосредованной хемокоммуникации.

1.2. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ И ЭКОЛОГО-ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕЛКИХ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Для непротиворечивой интерпретации особенностей опосредованной хемокоммуникации рассматриваемой группы млекопитающих необходимо иметь представление об эколого-этологических сторонах их биологии, таких как используемые места обитания, сезонная и суточная активность, характер питания и трофическая специализация видов, репродуктивная биология и структура популяции, особенности социального поведения и наиболее значимые способы коммуникации.

Хищные млекопитающие отличаются высокой экологической пластичностью. Для рассматриваемой нами группы мелких хищных млекопитающих, как и для отряда в целом, характерен широкий спектр радиации, ее представители освоили все ландшафтные зоны от тундр до пустынь и влажных экваториальных лесов. Специализация видов различна, среди них имеются узкоспециализированные виды, способные существовать лишь в определенных местообитаниях. Виды включаемых в эту группу семейств адаптировались и к наземному образу жизни, и к древесному, и к полуводному и настоящему водному, и к норному. В названных семействах можно найти представителей всех перечисленных адаптивных типов, хотя число относящихся к ним видов может различаться. Например, для многих видов куньих и мангустов преобладающим является наземный образ жизни, для большой группы виверровых (подсемейство *Paradoxurinae*) — древесный.

Разные стороны биологии видов семейства куньих отечественной фауны изучены достаточно хорошо и подробно рассмотрены в ряде крупных монографических сводок (Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1977; Терновский, 1977; Терновский, Терновская, 1994; Туманов, 2003; Данилов, 2005). То же относится и к куньим фауны Северной Америки (Powell, 1993; Buskirk et al., 1994). Сведения о биологии виверровых и мангустов более разрозненны, но также достаточно широко представлены в литературе (Medway, 1969; Albignac, 1969, 1974; Ewer, 1972; Larkin, Roberts, 1979; Wemmer, Murtaugh, 1981; Rasa, 1989; Rasa et al., 1992). По этим видам сделан обширный аннотированный список публикаций (Van Rompaey, Colyn, 1996).

Характер суточной активности животных. Многие палеарктические виды мелких хищных млекопитающих ведут сумеречный и ночной образ жизни. Обзор исследований различных аспектов использования пространства представителями семейства куньих, в том числе суточного пути, пройденного животными (длина суточного наследа пропорциональна продолжительности двигательной активности животных), показал, что самцы этих видов более активны, чем самки, причем в период размножения такие различия выражены более контрастно (Соколов, Рожнов, 1979).

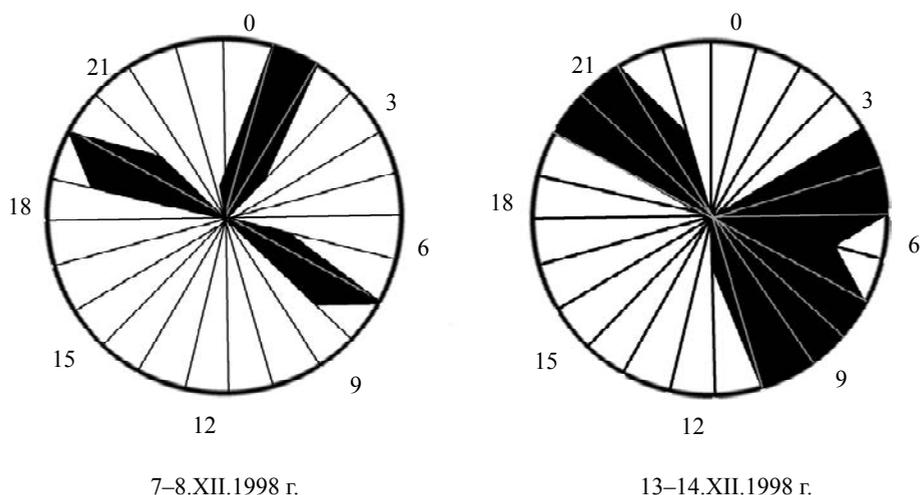


Рис. 1.1. Продолжительность двигательной активности в течение суток у самца лесной куницы № 1: 7–8.XII.1988 г. — 29.4% времени суток, 13–14.XII.1998 г. — 48.7% времени суток (по Рожнов, 2005).

Наблюдения за суточной активностью черного хоря в экспериментальных вольерах большой площади выявили, что она относительно мала и зависит от социального положения животных (Соколов, Рожнов, 1988). Так, в среднем по 7 группам, состоявшим из двух взрослых самцов и двух взрослых самок хорей, доминирующий самец был активен $10.2 \pm 1.6\%$ от времени суток, подчиненный самец — всего $1.6 \pm 0.2\%$, у самок эти различия были менее резкими: $4.0 \pm 0.9\%$ и $2.1 \pm 1.1\%$ времени суток соответственно.

Проведенные нами с помощью метода радиопрослеживания исследования активности двух самцов лесной куницы в лесном массиве Велия в Испании (Rozhnov et al., 1991; Рожнов, 2005в) показали, что продолжительность двигательной активности в течение суток у самца № 1 составила 7–8.XII.1988 г. 29.4%, 13–14.XII.1988 г. — 47.7%, у самца № 2 — 23.1% времени суток. Пики активности лесной куницы приурочены ко времени между 17 и 23 ч вечером и между 4 и 11 ч утром (рис. 1.1). В октябре-декабре, когда мы проводили исследования, темнеет в 19 ч, рассветает в 7 ч. Цикл активности самцов лесных куниц в Испании оказался сходен с таковым самца лесной куницы в Швейцарии (Marchesi, 1985, 1989).

Для виверровых в большей степени характерен ночной образ жизни. Результаты наших наблюдений в вольерах на стационаре Эакао в тропическом лесу Вьетнама свидетельствуют о том, что древесные виды виверр, такие как бинтуронг и мусанг, большую часть времени суток неактивны: в октябре-ноябре общая активность составляла 18.2% времени суток у бинтуронга

и 20.1% у мусанга, а в апреле соответственно 33.3% и 46.2% (Рожнов и др., 1992). При этом активность животных обоих видов начиналась примерно через полчаса после наступления сумерек и заканчивалась с рассветом (такой характер суточной активности подтверждается и встречами виверр на маршрутных учетах в лесах Вьетнама). В течение светлого времени суток (с 5 ч утра до 17 ч вечера) эти животные все время находились в своих убежищах. В период ночной активности у виверр можно выделить несколько пиков и два ее типа — *двигательную*, когда животные ходят по вольере, лазают по ее стенкам и расположенным внутри нее объектам, и *пассивную*, или отдых вне убежища, когда они сидят или лежат на каком-либо объекте, но не спят. Соотношение этих типов активности различается у исследованных нами видов и меняется в течение ночи (рис. 1.2 и 1.3). Аналогичные данные, полученные в том числе и с использованием метода радиопрослеживания, приводятся для виверр и другими авторами (Gangloff, 1975; Charle-Dominique, 1978; Dhungel, Edge, 1985).

Среди мангустов большое число видов ведет дневной образ жизни (Соколов, 1979). Наиболее характерным примером такого вида может служить суриката.

Убежища и их использование. Большинство видов мелких хищных млекопитающих использует разнообразные норы и убежища, роль которых в жизни этих животных очень велика. В них животные выкармливают детенышей, укрываются от неблагоприятных климатических условий, скрываются от кровососущих насекомых, врагов или агрессии со стороны особей своего вида. В литературе, однако, аспект биологии млекопитающих, связанный с типологией используемых ими убежищ, размещением их на участке обитания особей, периодичностью и характером использования, освещен недостаточно. Для видов хищных млекопитающих отечественной фауны данные об их убежищах обобщены В.Г. Гептером с соавторами (Гептнер и др., 1967), но они в основном касаются устройства убежищ.

Типологию, особенности размещения и использования убежищ мелкими куньими мы рассмотрим на примере соболя, у которого они изучены наиболее подробно (Раевский, 1947; Надеев, Тимофеев, 1955). В.В. Раевский (1947), а вслед за ним и другие исследователи, выделяет у соболя постоянные, временные и случайные убежища. К постоянным он относит выводковые (в них происходит рождение и воспитание молодняка) и зимние (к ним соболи тяготеют в снежный период года и при низких температурах не покидают по несколько дней) убежища. Постоянное убежище у соболя обычно одно на используемом им участке. Временные убежища расположены по всему участку обитания соболя и ими он пользуется эпизодически. К случайным убежищам В.В. Раевский относит те, в которые соболь больше не возвращается.

Использование убежищ соболем меняется на протяжении года в соответствии с их жизненным значением: «жизненное значение укрытий для собо-

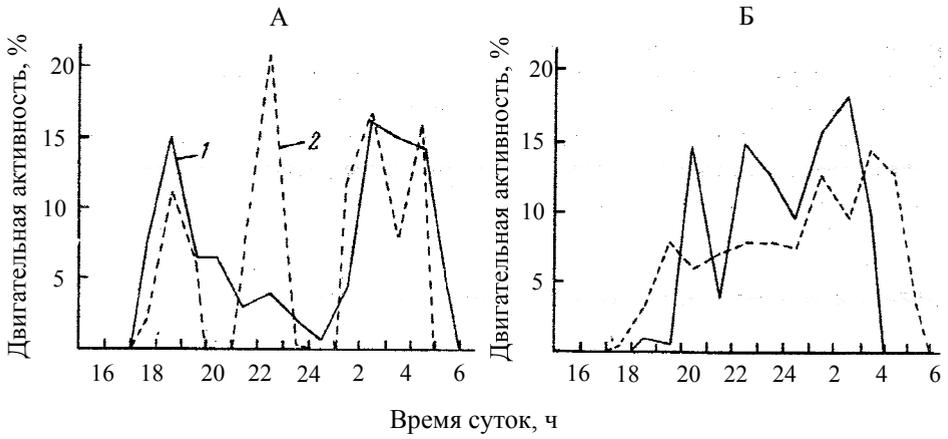


Рис. 1.2. Двигательная активность в течение суток бинтуронга (1) и мусанга (2) в октябре-ноябре (А) и в апреле (Б) (по Рожнов и др., 1992).

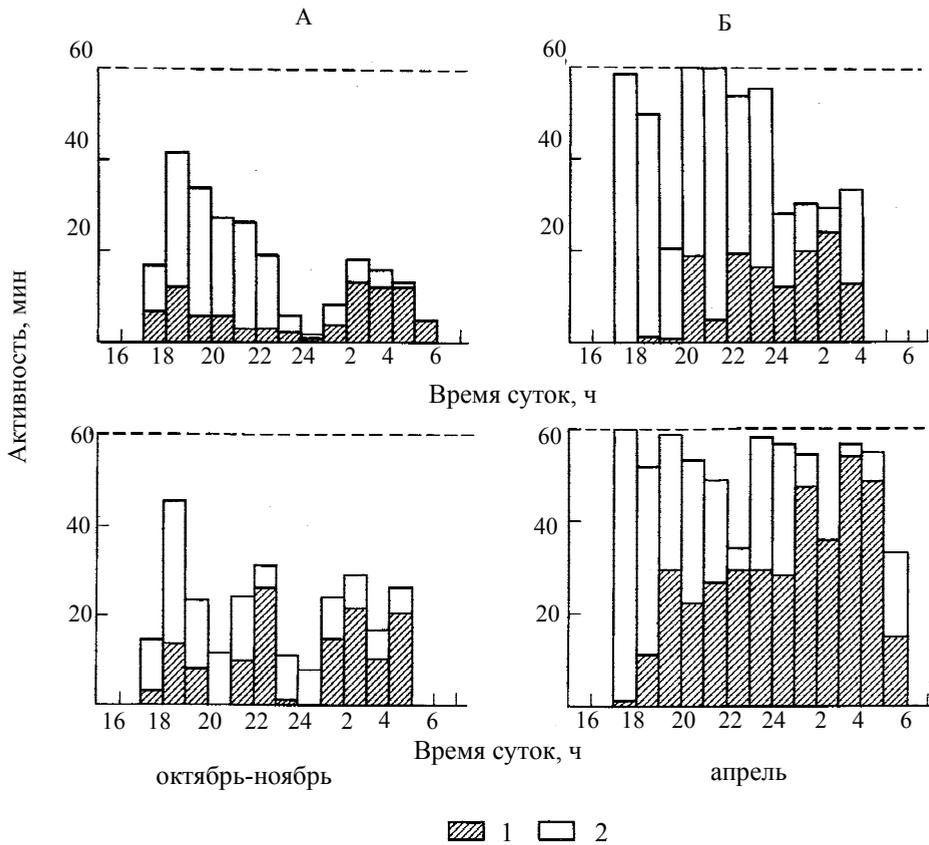


Рис. 1.3. Соотношение двигательной (1) и пассивной (2) активности в течение суток у бинтуронга (А) и мусанга (Б) в октябре-ноябре и в апреле (по Рожнов и др., 1992).

ля летом мало, осенью заметней, а зимой важно настолько, насколько может быть важна нора для животного, проводящего в ней большую часть времени» (Раевский, 1947, с. 177). Сезонная изменчивость существует и в выборе места для гнезда, и условий, служащих ему защитой, а также в характере внутреннего оборудования убежищ. В результате появляется закономерный годовой ряд изменений в гнездовой жизни соболя. Следует отметить, что этот аспект использования убежищ сободем согласуется со схемой использования пространства волками, выявленной Х.А. Эрнандес-Бланко с соавторами (Эрнандес-Бланко, Литвинова, Поярков, 2003).

Расположение убежищ на своем участке животные помнят очень хорошо и нередко возвращаются в них практически по прямой из мест охоты или спасаясь от преследования (Надеев, Тимофеев, 1955).

Около постоянных убежищ находятся так называемые постоянные уборные — скопления экскрементов и мочи. При этом около выводковых убежищ большого скопления экскрементов, как правило, не бывает (Раевский, 1947). Причинами этого могут быть как периодическая смена самкой с выводком убежища, так и длительное ее отсутствие при поиске корма. Помет детенышей может выбрасываться из гнезда не всегда в одно место.

В убежищах млекопитающих нередко отмечаются скопления кожных паразитов, что, по-видимому, является одним из факторов, заставляющих животных периодически их менять. В частности, барсуки перед залеганием в зимний сон и после него выгребают из своих нор подстилку, избавляясь таким образом от накопившихся в ней паразитов.

Постоянными убежищами животные пользуются на протяжении нескольких лет подряд. При этом некоторые убежища на протяжении многих лет переходят от одной особи к другой и используются разными поколениями зверей. Это, например, известно для соболя (Раевский, 1947; Надеев, Тимофеев, 1955), речной выдры (Erlinge, 196), а использование нор поколениями барсуков (Neal, 1948) является хрестоматийным примером. Нам также во время полевых работ на протяжении ряда лет приходилось отлавливать в одних и тех же убежищах разных животных (более подробно см. Главу 3).

В биологическом сигнальном поле мелких хищных млекопитающих норы и убежища представляют собой наиболее важные структурные элементы, определяющие его топографическую модальность.

Характер питания и трофическая специализация видов. Обилие, доступность и распределение корма могут определять у мелких хищных млекопитающих размер их групп и величину участков обитания (Kruuk, 1978; Kruuk, Parish, 1982; Macdonald, 1981). Исследования Г. Крука на барсуках и Д. Макдональда на лисах показали, что размер групп и величина участков обитания у этих хищных млекопитающих зависят от кормовой базы, но определяются разными факторами: размер групп — количеством корма, величина участков — его пространственным распределением.

Питание представителей разных групп мелких хищных млекопитающих изучено в разной степени. Наиболее подробно его особенности известны для куньих, которые во многих странах на протяжении долгих лет являлись ценными пушными животными и изучению их биологии уделялось достаточно внимания. Такие данные представлены в огромном числе частных работ и обобщены в ряде сводок, из которых можно упомянуть лишь некоторые отечественные (Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1977; Туманов, 2003; Данилов, 2005).

Специализация в питании у куньих может быть весьма разнообразной. Такие виды семейства, как представители родов *Mustela* и *Martes*, являются специализированными миофагами. Наиболее выраженными из них являются ласки и горностаи. На различиях в питании самцов и самок этих видов строят гипотезы о ярко выраженном у них половом диморфизме в размерах тела (King, Moors, 1979; King, 1989). У представителей рода настоящих куниц *Martes*, однако, в питании велика роль и растительных кормов, что отражается на особенностях водного и энергетического обмена этих видов (Туманов, 1991; Мещерский, Найденко, Рожнов, 1999 а, б; Мещерский, Рожнов, Найденко, 2003). Некоторые виды (росомаха) являются в основном падальщиками, хотя могут специализироваться и на добыче копытных — северного оленя (Новиков, 1993). Для харзы рассматриваются ее эволюционные пищевые связи с кабаргой (Матюшкин, 1974, 1988). Другие виды куньих, такие как норки и, особенно, выдры, специализированы на питании земноводными и рыбой. Основу питания европейского барсука в ряде регионов составляют дождевые черви (Kruuk, 1989), хотя в других местах они могут отсутствовать в его питании полностью (Сидорчук, Кашина, Рожнов, 2007).

Среди виверровых выделяется довольно большая группа видов (подсемейство *Paradoxurinae*), практически полностью перешедших с хищничества на растительноядное питание, главным образом плодами тропических растений. Многие другие виды (особенно из подсемейства *Viverrinae*), так же как и куньи, специализированы на питании мелкими грызунами, птицами, беспозвоночными или околотовными животными.

Большинство мангустов питаются разнообразными животными кормами (как позвоночными, так и беспозвоночными), в рационе многих из них велика доля пресмыкающихся.

Репродуктивная биология. Степень изученности жизненных циклов и репродуктивной биологии, как и других сторон биологии, также различна у разных групп мелких хищных млекопитающих: палеарктические виды, особенно виды куньих фауны России, и голарктические изучены в этом отношении более других, что отражено в ряде монографий и крупных аналитических статей (Терновский, 1977; Данилов, Туманов, 1977; Powell, 1993; Терновский, Терновская, 1994; Mead, 1994; Туманов, 2003).

У большинства палеарктических видов мелких хищных млекопитающих достаточно хорошо выражена сезонность в размножении. Однако в Палеар-

ктике, с ее выраженными сезонными явлениями, есть виды, способные размножаться и на протяжении всего года, например европейская речная выдра (Harris, 1968; Ruiz-Olmo, 1993; Туманов, Сидорович, 1994; Elmeros, Madsen, 1998). По продолжительности беременности у куньих можно выделить три группы: виды с короткой (1–1,5 мес) беременностью (ласки, хори, солонгой, колонок и некоторые другие), виды с выраженной диапаузой и продолжительной (около 9 мес) беременностью (соболи, куницы), и виды с варьирующей (1–3 мес) продолжительностью беременности (американская норка). Гон (время спаривания) у разных видов может проходить в разное время — в начале весны у первой и третьей групп, в середине лета — у второй. Детеныши появляются на свет, как правило, у всех видов в конце весны. Число детенышей в выводках варьирует от 2–4 до 6–8 и более (у черного хоря до 12). Половой зрелости животные достигают обычно в возрасте 10–12 мес, к следующему после рождения периоду размножения.

Репродуктивная биология виверровых и мангустов изучена в меньшей степени.

Сведения о репродуктивных особенностях виверровых получены главным образом при разведении их в неволе и представлены в ряде работ (Medway, 1969; Ewer, 1972; Acharjyo, Misra, 1975; Acharjyo, Misra, 1980; Acharjyo, Mohapatra, 1977, 1978, 1980; Acharjyo, Tripathy, 1974; Wemmer, Murtaugh, 1981; Рожнов и др., 1992; Рожнов, Найденко, 1997). С достаточной долей уверенности можно говорить о менее выраженной сезонности размножения или ее отсутствии у целого ряда видов, населяющих тропические широты. Продолжительность беременности известна для небольшого числа видов, как правило, она не превышает 2–3 мес. Размножаться молодые животные начинают в относительно позднем возрасте — на 3–4-й год после рождения.

Мангусты, по-видимому, также способны размножаться на протяжении всего года, что отмечено для многих видов этого семейства (Albignac, 1969, 1974; Ewer, 1972; Larkin, Roberts, 1979; Rasa, 1989; Rasa et al., 1992).

Демографическая структура и внутривидовые отношения. Демографическая структура популяций мелких хищных млекопитающих и ее динамика изучены главным образом у промысловых видов куньих. Специальный анализ ее в связи с использованием пространства на примере представителей рода *Martes* проводит Р. Пауэлл (Powell, 1994). Он отмечает, что возрастная структура зависит от плотности популяции и различается у промышляемых и непромышляемых популяций этих видов: молодые животные чаще попадают в капканы. Соотношение полов также различно у промышляемых и непромышляемых популяций, так как в капканы чаще попадают более активные самцы, хотя, как правило, соотношение самцов и самок близко к 1 : 1. На структуру популяции и ее динамику оказывают влияние пресс охоты и ее продолжительность, состояние кормовой базы и местообитаний.

Мелкие хищные млекопитающие, обитающие в Палеарктике и тропических широтах, имеют значительные различия в демографических процессах, происходящих в их популяциях (Рожнов, 1994). Это позволяет предполагать, что благополучие популяций видов млекопитающих сравнимых экосистем поддерживается разными механизмами. В соответствии с различиями в половой и возрастной структуре популяций различается, по-видимому, и организация социальных связей в популяционных группировках млекопитающих, в том числе и мелких хищных млекопитающих, этих экосистем.

Что касается внутривидовых отношений мелких хищных млекопитающих, выполнен ряд подробных эколого-поведенческих исследований отдельных видов, таких как барсук, некоторые виды куниц, бескоготных выдр, пальмовой куницы, мангустов. Однако представления о социальном поведении и социальности этих видов получены главным образом по косвенным показателям, в первую очередь по особенностям их пространственного распределения.

Классическая модель социальной организации у куньих предполагает одиночно-территориальный образ жизни. При нем распределение самок этих видов определяется распределением ресурсов, а самцов — распределением самок (Powell, 1979; Johnson, Macdonald, Dickman, 2000).

Несмотря на общепризнанность такой модели, система размножения и пространственная структура у куньих широко варьируют как между видами, так и у одного и того же вида. Европейский барсук в этом отношении является весьма характерным примером: у него можно выделить весь континуум социальных отношений от «внутриполовой» территориальности (термин предложен Р. Пауэллом — Powell, 1979) через широкое перекрыwanie участков обитания особей разного пола до смешанных разнополых групп с промискуитетным типом половых отношений.

Изучение социального поведения мелких хищных млекопитающих западными исследователями лежит, прежде всего, в рамках теорий происхождения территориальности как одного из способов социальной организации в целом и гипотезы распределения ресурсов в частности.

Главным фактором, определяющим развитие территориальности, считается трофический. Гипотезы, связывающие трофическую экологию и территориальное поведение, можно разделить на две группы: 1) трофический фактор — ведущий в эволюции территориальности, 2) трофический фактор — лишь один из факторов эволюции территориальности, наряду с которым важное место занимают и другие факторы.

Наиболее распространенная гипотеза, относящая трофический фактор к ведущему в эволюции территориальности (McNab, 1963; Holmes, 1970), состоит в том, что «главная функция территориального поведения — рассредоточение популяции в соответствии с запасами пищи» (Holmes, 1970).

Однако надежды найти в абсолютных размерах участка обитания простой и однозначный коррелят обилия ресурсов оказались иллюзорными. Размеры участка обитания подвержены огромной внутривидовой изменчивости, а площадь, заключенная в границах участка, используется неравномерно.

Другая группа гипотез — трофический фактор один из главных в эволюции территориальности, но наряду с ним важное место занимают и другие факторы. Дж. Крук (Crook, 1965) показал, что территориальность чаще свойственна тем семействам птиц, для которых характерен насекомоядный тип питания, в противоположность семействам с растительноядным типом питания. Кроме того, по мнению Дж. Крука территориальность скоррелирована также со скрытностью гнезд или недоступностью их для хищников.

П. Васаер и Р. Уайли (Waser, Wiley, 1979) считают, что тот или иной способ пространственной организации обусловлен влиянием двух групп параметров. Первая группа параметров — средовые (характер размещения пищевых ресурсов, которые рассредоточены случайным образом или локально сгруппированы, степень вариабельности их во времени — постоянные, регулярно возобновляющиеся, варьирующие непредсказуемо). Вторая группа — поведенческие параметры (наличие или отсутствие постоянного, локально привязанного к местности центра активности особи или группы, размер доступного особи поля кормовой активности и его соотношение с размером участка обитания, особенности индивидуальной стратегии поиска корма). Формирование территориальности (неперекрывающихся участков обитания) наиболее вероятно, если запасы ресурсов не претерпевают существенных изменений в пространстве и во времени, независимо от того, имеют ли особи локально фиксированные центры активности или нет.

Д. Макдональд (Macdonald, 1983) для объяснения происхождения территориальности предложил *гипотезу распределения ресурсов* (RDH — Resource Dispersion Hypothesis). Ее суть состоит в том, что экологической предпосылкой повышения социальности в процессе эволюции является такое распределение кормовых ресурсов, при котором на территории размножающейся пары может существовать дополнительное количество особей. Эти условия задают рамки, в которых повышение социальности определяется преимуществами группового образа жизни. Однако связь между обилием, доступностью и распределением корма и размерами групп и величиной участков обитания прослеживается не всегда (Mohelman, 1979).

С целью подтверждения экологических теорий происхождения социальности и гипотезы распределения ресурсов был проведен анализ социальных отношений у кунных в зависимости от экологических условий методом главных компонент (Johnson, Macdonald, Dickman, 2000). Этот анализ показал, что степень социальности кунных и размер репродуктивных групп у них воз-

растают с увеличением изменчивости образа жизни, отражающего К-стратегию родительского вклада, а абсолютные и остаточные размеры участка обитания уменьшаются при увеличении репродуктивных групп и массы групп соответственно.

Способы коммуникации. По общепринятым представлениям, у мелких хищных млекопитающих наиболее развита запаховая коммуникация. Кроме химических сигналов мелкие хищные млекопитающие используют в коммуникации визуальные и акустические сигналы, но их репертуар относительно беден, а роль в организации устойчивых социальных связей у них, по-видимому, не столь велика как у запаховых сигналов.

Визуальные сигналы этих животных изучены далеко недостаточно и описаны фрагментарно фактически лишь для черного хоря (Poole, 1966, 1967, 1972, 1973), который был основным видом и в наших исследованиях. Наиболее выраженным визуальным сигналом в поведении кунных, который можно отнести к демонстрациям, является «поза уверенности в себе», описанная нами для этих видов (Соколов, Рожнов, 1982).

Описанию *акустических сигналов* и их физических параметров некоторых видов кунных, виверровых и мангустов посвящен большой ряд работ (Huff, Price, 1968; Gilbert, 1969; Channing, Rowe-Rowe, 1977; Belan, Lehner, Clark, 1978; Baker, 1982; Farley et al., 1987; Peters, Wozencraft, 1989), в том числе работа, выполненная нами на обыкновенном мусанге (Rozhnov, Rutovskaya, 1996). Характеристики частоты и амплитуды звуковых сигналов, приводимые в этих работах, свидетельствуют о возможности коммуникации животных этих видов с их использованием лишь на близкой дистанции и при прямых контактах, что происходит, по-видимому, относительно редко между пространственно разобщенными особями.

Коммуникации мелких хищных млекопитающих с использованием *химической модальности* уделяется много внимания, но исследования ее в значительной степени односторонни (Рожнов, 1988). Огромное число работ посвящено изучению морфологических структур, продуцирующих запахи, и химическому составу летучих соединений экскретов, исходя из априорного мнения об участии их в хемокоммуникации изучаемых видов. Работ, в которых анализируются поведенческие аспекты химической коммуникации, такие как обонятельные контакты животных, возможность получения той или иной информации при таких контактах, крайне мало. Это связано как с методическими трудностями изучения информативности запаховых сигналов и химической коммуникации в целом, так и с трудностями полевых исследований поведенческой экологии рассматриваемой группы млекопитающих.

Глава 2

СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ЕГО ОСОБЕННОСТИ У МЕЛКИХ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В отношении многих видов мелких хищных млекопитающих, особенно палеарктических, к которым относится большая часть куньих, существует утвердившееся мнение, что их сообщества организованы по индивидуально-территориальному принципу. В отношении других видов, например мангустов, показано, что они ведут групповой образ жизни, при этом система отношений в группах у отдельных видов может быть организована очень сложно.

В настоящей главе рассмотрены как литературные, так и полученные нами экспериментальные данные об особенностях социальных отношений и репродуктивного поведения представителей этой группы млекопитающих, поскольку именно с ними связаны и особенности опосредованной хемокоммуникации этих зверей.

Исследования социального поведения мелких хищных млекопитающих, динамики активности маркировочного поведения и влияния на него социальных факторов мы изучали на животных, живущих в группах. Основными объектами исследований были ласка, черный хорь, европейская норка, американская норка. Исследования социального поведения мелких хищных млекопитающих проведены на группах разного полового и возрастного состава, содержащихся в экспериментальных вольерах большой площади (от 40 до 120 м²) в течение разных периодов времени (от 1 суток до нескольких лет). В вольерах, в которых содержали группы зверей, был создан сложный интерьер (убежища, кюветы с водой, коряги и другие объекты), делающий его похожим на естественные условия, в которых обитают изучаемые виды. Кроме того, для изучения социального поведения проведены парные ссаживания животных на нейтральной территории. Длительность каждого сеанса наблюдений составляла от 1 до 24 ч. В вольере формировали одновидовую или двухвидовую группу животных и регистрировали все контакты между ними с целью выявить структуру группы.

При изучении социального поведения мелких хищных млекопитающих нами использованы разнообразные методы, широко применяемые в этологии: прямые наблюдения, парные ссаживания, эксперимент, корреляционный и т.п. (Дьюсбери, 1981; Попов, Ильченко, 1990; Овсяников, 1993; Lehner, 1996). В репертуаре социального поведения были выделены характерные элементы взаимодействий, которые распределили по функциональным группам: агрессивные взаимодействия при нападении (жесткие и мягкие), агрессивные взаимодействия при обороне (жесткие и мягкие), миролюбивые вза-

имодействия, половые контакты, опознавательные (обонятельные) контакты, а также избегания животными контактов друг с другом. Такие взаимодействия регистрировали методом прямых визуальных наблюдений за экспериментальными группами животных, в которые входили особи как одного пола, так и самцы и самки одного или разных видов. Отражением социальной структуры группы являются социограммы, составленные по числу и направленности контактов между особями. В сформированные группы (после того, как отношения между животными стабилизировались) подсаживали других особей, относящихся к тому же виду, что и особи группы, или к другому виду. Затем оценивали реакцию группы на подсаженное животное. Наблюдения проводили в разные периоды годового цикла модельных видов.

2.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОЦИАЛЬНЫХ ОТНОШЕНИЙ МЕЛКИХ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Исследование внутривидовых отношений мелких хищных млекопитающих, в частности кунных, в естественных условиях проводилось разными исследователями главным образом с позиций концепции территориальности. Они изучали размеры участков обитания, их взаиморасположение и характер использования (Lockie, 1966; Housenknecht, 1969; Gerell, 1970; Erlinge, 1968, 1974, 1977a, 1977b; King, 1975; Tayler, 1970; Simms, 1979). По результатам этих работ можно сделать ряд общих выводов, которые важны для понимания социальных отношений мелких хищных млекопитающих.

– У этих видов существуют группировки особей, состав которых постоянен на протяжении длительного времени (завершенного годового цикла), что предполагает и наличие определенной системы в организации их социальных отношений.

– Животные привязаны к своим участкам обитания, но в разные периоды года в разной степени: весной и летом они более подвижны, зимой — меньше. Об этом свидетельствует большая изменчивость размеров участков обитания во времени, разная интенсивность использования разных частей участка, нередкие выходы особей за пределы участков, на которых они проводят большую часть времени.

– В одном и том же месте могут находиться несколько особей, вступающих в прямые (агрессивные, миролюбивые, половые) взаимодействия друг с другом. Такие места, которые можно обозначить как наиболее социально значимые, относительно постоянны.

Конкретные примеры, характеризующие эти общие выводы, приведены ниже.

Социальные отношения мелких хищных млекопитающих топографически находят свое отображение в пространственной структуре популяций. Именно по ней главным образом судят о наличии внутривидовых группировок у многих видов животных и их социальной структуре. При этом по продолжительности присутствия на определенной территории членов таких группиро-

вок делят на оседло живущих особей (резидентов), проходящих через эту территорию особей (мигрантов, или транзитных особей), и особей, задерживающихся на данной территории на некоторое время (временных резидентов). Подобная структура популяции — наличие резидентов, временных резидентов и мигрантов — характерна, по-видимому, для всех мелких хищных млекопитающих и определяет их социальные отношения.

Специальные работы по выявлению парцеллярных группировок у мелких хищных млекопитающих немногочисленны. Однако существование таких группировок нередко подтверждается косвенно при изучении распределения этих животных в охотничьих угодьях охотников-промысловиков. Такие данные приведены в целом ряде работ, посвященных промыслу пушных зверей. Для ласки, горностаия, черного хоря, лесной куницы, соболя показано, что имеются места, где особи данного вида встречаются, и точно такие же места (в отношении наличия убежищ, корма и т.п.), не заселенные особями этого вида (Жарков, 1941; Раевский, 1947; Lockie, 1961; Erlinge, 1968, 1974, 1977; Gerell, 1970; Lavers, 1973; Дорофеев, Шибанов, 1976; Ефимов и др., 1982). На анализе некоторых работ мы остановимся более подробно.

Для доказательства наличия группировок оседло живущих зверьков в популяциях лесной куницы приводят высокий (60%) возврат колец с помеченных взрослых куниц, результаты промысла, свидетельствующие о неравномерном размещении в угодьях разных половых и возрастных групп этих животных и об эмиграции молодняка из мало или неопромышленых охотничьих угодий в места интенсивного промысла куниц (Ефимов и др., 1982).

Многие авторы (Плечов, 1939; Раевский, 1947; Тимофеев, 1951; Надеев; Тимофеев, 1955; Бромлей, 1956; Шапошников, 1956; Дулькейт, 1957) считают, что у соболя большая часть животных ведет оседлый образ жизни (являются резидентами) и имеет постоянные участки обитания. Однако результаты мечения соболей в Баргузинском заповеднике показали обратную картину (Черников, 1970а, 1971): резидентами оказались только 30–40% соболей, а остальные 60–70% — мигрантами. Молодняк (сеголетки) относится к подвижной части популяции, взрослые соболи преобладают среди резидентов, а также среди уходящих на очень большие расстояния животных. При распадении выводков молодняк покидает участок обитания взрослого соболя (Дулькейт, 1957).

Исследования, проведенные нами при отлове перевязки в пустыне Кызылкум (Узбекистан, Бухарская область) методом последовательного сплошного облова колоний большой песчанки (*Rhombomys opimus*), на которых живет перевязка, показали, что зверьки этого вида обитают на одних и тех же участках пустыни в течение ряда лет, не встречаясь на таких же по своим качествам других участках (рис. 2.1).

Соотношение во внутривидовых группировках резидентов, временных резидентов и мигрантов наиболее подробно изучено у фуру (альби-