

В.И. Приходько

СООБЩЕСТВА ПАРНОКОПЫТНЫХ ЕВРАЗИИ



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.

ГЛАВА 1. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЦЕНТРЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ ПАРНОКОПЫТНЫХ

Появление представителей отряда Artiodactyla связано с адаптивной радиацией древних эутериов 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-

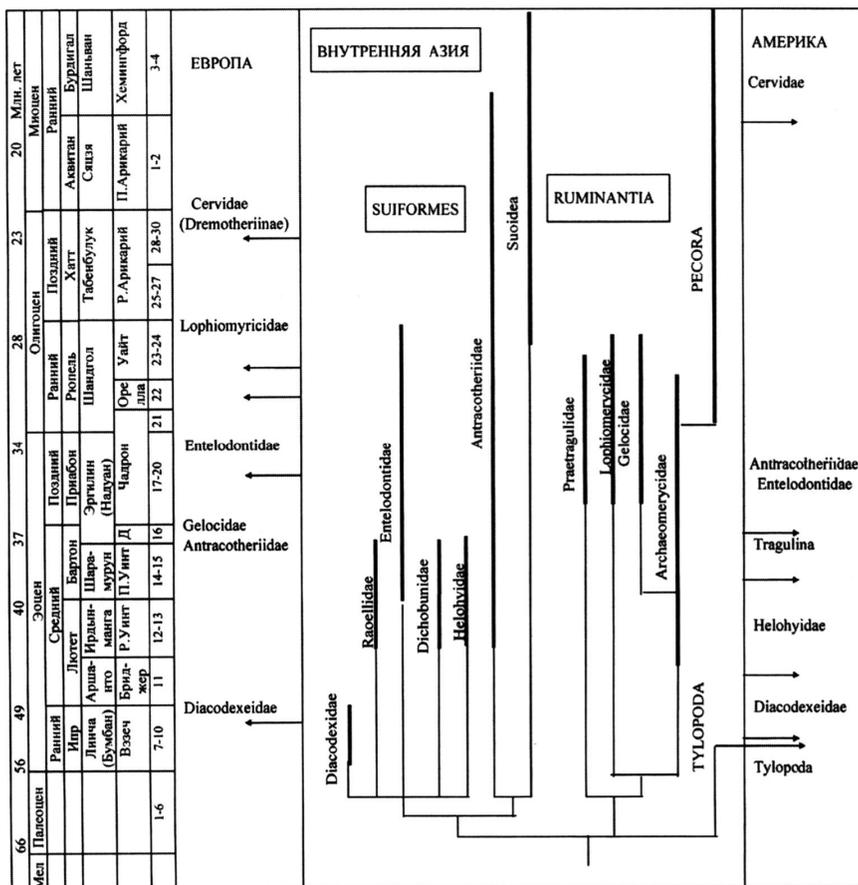


Рис. 1. Филогения Artiodactyla в кайнозое Внутренней Азии (по: Вислобокова, 2006).

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 свинных 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

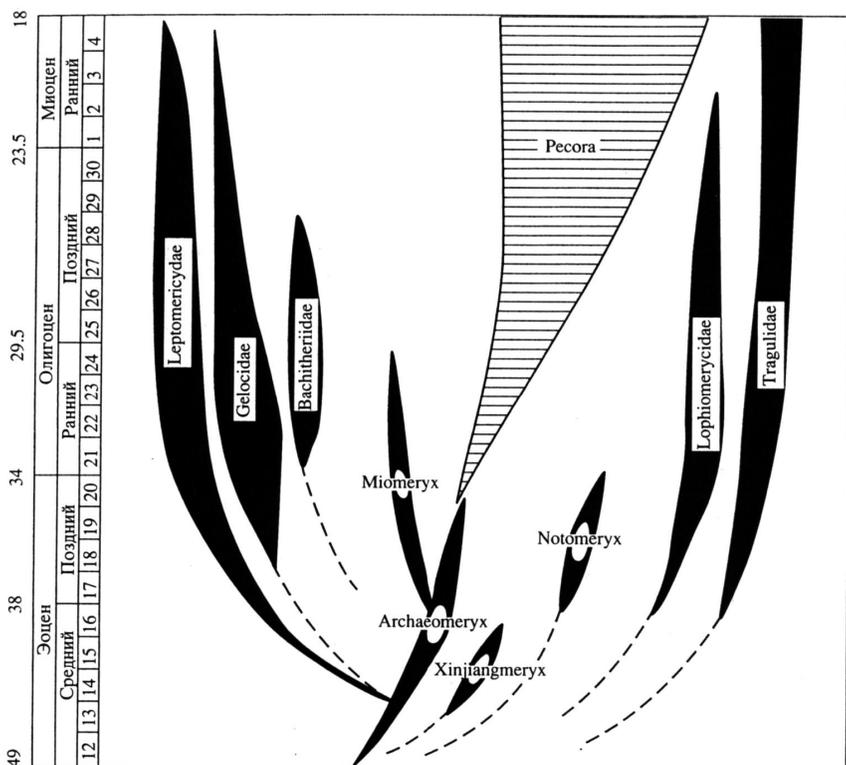


Рис. 2. Схема родственных связей археомерицид с семействами трагулид (по: Вислобокова, Трофимов, 2000 а).

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

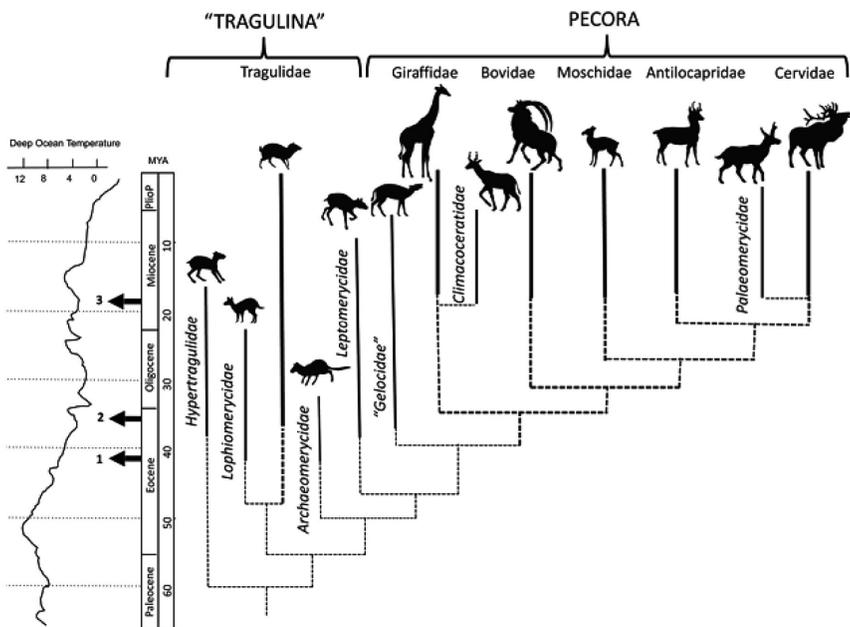


Рис. 3. Филогения Ruminantia (по: Janis, Theodor, 2014).

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 unicorn</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), промыскитет отмечен у аляскинского подвида северного оленя (карибу Гранта) (*Rangifer tarandus granti*) и, видимо, характерен также для сибирского и европейского подвигов. В стадах диких северных оленей Евразии половое соотношение составляет 1:2–3, что может быть эффективным моду-сом 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 осеннее-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 промыскитета характерны для сибирского (Fedosenko, Blank, 2001; Данилкин, 2005) и альпийского (Parrini et al., 2009) коз-

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.