

Государственное образовательное учреждение высшего
профессионального образования
Московский педагогический государственный университет
Кафедра зоологии и экологии

Магистерская диссертация
**Внутригрупповая социальная организация
карликовых сумчатых летяг (*Petaurus breviceps*, Waterhouse, 1839)
в условиях неволи**

Выполнила
Студентка 6 курса магистратуры
Естественнонаучного образования
Журухина Ася Владимировна
Научный руководитель
К. б. н. Алпатов Василий Васильевич
Соруководитель: зоолог
Экспериментального отдела мелких млекопитающих
Московского зоопарка
Кондратьева Лидия Владимировна
Рецензент
К. б. Н. доц. Шаталова Светлана Петровна

Москва, 2011

Оглавление

Введение	3
Цели и задачи работы	4
Благодарности	5
ГЛАВА I. ИЗУЧЕНИЕ СОЦИАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ГРУПП МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ОБЗОР ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ	6
1.1. Социальное поведение животных	6
1.2. История изучения социального поведения животных	8
1.3. Методы исследования социальной структуры групп животных и опыт применения их на практике	12
1.4. Карликовая сумчатая летяга (<i>Petaurus breviceps</i> , Waterhouse, 1839)	25
1.4.1. Общие сведения о биологии вида	25
1.4.2. Поведение карликовых сумчатых летяг	29
ГЛАВА II. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	35
2.1. Описание животных	35
2.2. Условия содержания	37
2.3. Методы сбора и обработки материала	38
ГЛАВА III. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	41
3.1. Типы внутригрупповых социальных контактов и распределение инициатив	41
3.2. Взаимоотношения животных в группе	52
3.3. Основные закономерности в использовании пищевых ресурсов и гнездовой камеры членами группы	60
3.4. Обсуждение результатов	64
3.4.1. Внутригрупповые отношения карликовых сумчатых летяг	64
3.4.2. Поведение животных при даче лакомства и общие закономерности социального поведения, характерного для карликовых сумчатых летяг в условиях неволи	72
Выводы и практические рекомендации	77
Список литературы	79
Приложения	86

Введение

Поведение животных стало предметом изучения еще задолго до периода расцвета естественных наук. Знакомство с повадками животных было жизненно необходимо человеку на заре цивилизации. Оно способствовало успеху в охоте и ловле рыбы, приручению животных и развитию скотоводства, строительству и спасению от стихийных бедствий и т.д. Накопленные путем наблюдения знания служили основой для первых собственно научных обобщений, которые всегда были связаны с выяснением связи между человеком и животными и их положения в картине мироздания.

Основоположником научного подхода к изучению поведения считают Чарлза Дарвина (Darvin, 1929; Дарвин, 2001; Дарвин, 2009). В начале XX в. стали уделять особое внимание проблемам изучения социального поведения животных. Социальные связи могут формироваться между родителями и детенышами, между двумя взрослыми животными или связывать всех членов группы. Подобные взаимодействия внутри групп являются основными в поведенческом репертуаре высших позвоночных животных и человека в том числе. Социальному поведению животных свои труды посвятили такие известные ученые, как Конрад Лоренц (Lorenz, 1927, 1935, 1978; Лоренц, 1994) и Николас Тинберген (Тинберген, 1985, 1993); а в последние годы изучение внутригрупповых взаимоотношений ведется наиболее интенсивно в связи с тем, что знание социального поведения животных важно в нескольких практических аспектах:

- Сельское хозяйство: оптимизация внутригрупповых отношений особей в группе позволяет увеличить выход продукции
- Охрана природы: знание механизмов внутривидовых отношений поможет уберечь многие виды от исчезновения, кроме того, позволит грамотно формировать группы животных в условиях неволи.

В данной работе мы исследовали социальную организацию групп карликовых сумчатых летяг (*Petaurus breviceps* Waterhouse, 1839). Исследования именно этого вида интересны тем, что, несмотря на обычность его в зоопарках мира и частных руках, он изучен недостаточно полно. В природе эти небольшие зверьки ведут ночной скрытный образ жизни, и наблюдения за ними сильно затруднены, в результате чего многие аспекты биологии вида, а в частности социального поведения этих животных, до сих пор слабо изучены. Таким образом, данные о поведении карликовой сумчатой летяги (*Petaurus breviceps* Waterhouse, 1839) в неволе необходимы для дальнейшего изучения биологии вида, а также по результатам изучения внутригрупповой иерархии этих зверьков можно будет сделать практические выводы по наиболее эффективному формированию групп летяг на экспозиции в зоопарках и при содержании в домашних условиях.

Цели и задачи работы

В ходе выполнения данной работы были исследованы три группы карликовых сумчатых летяг экспериментального отдела мелких млекопитающих Московского зоопарка.

Целью данной работы являлось изучение социальной организации групп карликовых сумчатых летяг в условиях неволи.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Оценить социальную активность карликовых сумчатых летяг (*Petaurus breviceps*) и дать ее количественную характеристику в зависимости от положения особи в группе.
2. Выявить наиболее часто встречающиеся поведенческие комплексы, а так же установить направленность и интенсивность взаимодействий животных в группах.
3. Выделить в каждой группе систему доминантных рангов.

4. На основании полученных данных определить наиболее социально устойчивый состав группировок в условиях неволи, и сформулировать практические рекомендации по формированию групп.

Материалы данного исследования имеют как теоретическое, так и прикладное значение. Теоретическая значимость работы связана с пополнением данных по биологии редкого малоизученного вида млекопитающих. Кроме того, полученные результаты позволяют лучше понять общие закономерности формирования группировок у социальных форм животных. Практическое значение работы связано с тем, что ее результаты позволяют формулировать конкретные рекомендации по содержанию и разведению этого и близких видов в неволе.

Благодарности

Выражаю огромную благодарность за предоставление возможности наблюдений и за помощь в сборе материала коллективу Экспериментального отдела мелких млекопитающих Московского зоопарка. Я благодарна Л.В. Кондратьевой за всестороннюю помощь и поддержку на всех стадиях выполнения работы, за ее терпение и ценные рекомендации. Также я благодарна своему научному руководителю, В.В. Алпатову, за всестороннюю квалифицированную помощь в выполнении и оформлении работы и контроль на всех этапах.

ГЛАВА I

ИЗУЧЕНИЕ СОЦИАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ГРУПП МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ОБЗОР ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ

1.1 Социальное поведение животных

Социальные взаимодействия объединяют двух и более животных, проявляющих тенденцию собираться и держаться вместе. Подобные взаимодействия внутри групп являются основными в поведенческом репертуаре высших позвоночных животных, в том числе человека. Социальные связи могут формироваться между родителями и детенышами, между двумя взрослыми животными или связывать всех членов группы. Эти иногда очень разнообразные отношения имеют общую функцию: обеспечение репродуктивного успеха, расселения и защиты от врагов. Зверькам, живущим в группе, легче защищаться от хищников или совместно нападать; в то же время детско-родительские связи и другие социальные связи внутри группы обеспечивают успех в выращивании детенышей и их защите (Тинберген, 1985, 1993; Carter, 2002; Крученкова, 2009).

Социальное поведение, обеспечивая взаимосвязь особей в популяции, объединяет множество индивидов в некое единство, обладающее свойствами системы. Эта система именуется разными авторами популяционной, социальной, социо – демографической, самовоспроизводящейся (breeding) и т.д. Все эти термины, являются, по существу, синонимами (Панов, 1983).

Социальная организация – это способы взаимодействия структурных единиц (отдельных животных, микрогруппировок и т.д.) разного уровня друг с другом: их взаимное притяжение, отталкивание, вытеснение одних другими и т.д. Эти взаимодействия могут быть как непосредственными (собственно коммуникация), так и опосредованными. В последнем случае

наблюдаемый исследователем результат (например, вытеснение одной группировки другой) может быть следствием событий, существенно удаленных в пространстве и во времени от непосредственно исследуемой ситуации – например, исходом взаимодействия группы – узурпатора с другими ее соседями (Панов, 1983).

В простейшем виде групповые отношения проявляются при объединении животных в группы – стада, косяки или стаи, - то есть, при совместном существовании. Однако не каждое скопление животных можно рассматривать как сообщество. Групповым можно назвать такое объединение животных, где особи ищут себе подобных, остаются вместе и действуют совместно в результате взаимного влияния (Тинберген, 1985, 1993).

У животных, живущих группами, существует своя особая иерархия внутри сообществ. В каждой группе есть доминанты и субдоминанты, подчиненные особи, особи, держащиеся особняком. В одной группе может существовать несколько более мелких группировок. Например, в стаде винторогих козлов существуют кланы (доминирующий и подчиненный), внутри кланов образуются семейные группы со своими доминантами, выделенными по половому признаку, старшинству, размерам рогов и общим размерам тела (Гашинский, 2008). Но, несмотря на то, что факт существования внутренней иерархии известен достаточно давно, тема социальной организации групп животных остается плохо изученной.

1.2 История изучения социального поведения животных

Основоположником научного подхода к изучению поведения животных считается Чарлз Дарвин (1809-1882). Его теория естественного отбора, взгляды на инстинкты, поведенческие наблюдения могут считаться непосредственно предшествующими взглядам основателей классической этологии (Darvin, 1929; Дарвин, 1991, 2001, 2009).

Морган, критикуя развитый последователями Дарвина подход к наделению животных умственными способностями (разум) и чувствами, сформулировал свое знаменитое правило о том, что нельзя представлять какое-либо действие как результат проявления более высоких психических способностей, если его можно объяснить результатом способностей, находящихся ниже на психологической шкале (Morgan, 1894). Этот более скептический подход к поведению животных лег в основу бихевиоризма.

Конрад Лоренц и Николас Тинберген критиковали бихевиоризм за его бесплодность и оторванность от реальности. Эти исследователи считали, что поведение животных необходимо изучать в естественной обстановке, а не в лаборатории. Лоренц подчеркивал важность тщательных наблюдений, а Тинберген показал, что в естественных условиях можно проводить глубокие по замыслу эксперименты (Lorenz, 1927, 1935, 1978; Лоренц, 1994; Тинберген, 1969).

Первые попытки описать и изучить феномен социального доминирования предпринимались еще в начале XX века, в работах ученых Шьелдеруп-Эббе и Конрада Лоренца. Шьелдеруп-Эббе исследовал социальную структуру групп домашних кур и уток. Он обнаружил, что отношения между особями в группах упорядочены в строгую иерархическую систему (Schjelderup-Ebbe, 1924). Конрад Лоренц в своих работах изучал поведение колоний галок и стаи диких гусей. В результате многолетних наблюдений Лоренц сделал заключение, что это – организованные

сообщества с четкой внутренней структурой и сложными взаимоотношениями ее членов (Lorenz, 1927, 1935, 1978; Лоренц, 1994). Лоренц разделил все сообщества на два условных класса: анонимные (в таких сообществах члены группы персонально не знают друг друга, отсутствует внутренняя структура – например, перелетные стаи птиц) и индивидуализированные (в которых существует четкая внутренняя структура, каждая особь знает членов своей группы – например, стая волков). Лоренц предположил, что структурированность групп с социальными связями между каждым членом сообщества возможна только у видов, обладающих способностью к направленной агрессии (Лоренц, 1994).

Предполагалось, что формирование иерархии внутри группы является механизмом, благодаря которому доминант получает приоритет абсолютно во всех ситуациях. Такое внутреннее распределение выделяет наиболее жизнеспособных особей, давая им преимущество в размножении, а значит, обеспечивает естественный отбор: доминирование распределяет членов группы по рангам в соответствии со способностью адаптироваться к условиям среды (выделяет наиболее приспособленных). Эксперименты показали, что в группах с установленной иерархией животные мирно уживаются, самцы уступают доминанту право на спаривание и другие ресурсы. А.М.Гул и У.К.Олли в группе домашних кур ежедневно удаляли доминанта, сравнивая затем их поведение с контрольной группой кур с установившейся иерархической системой. Животные экспериментальной группы были вынуждены ежедневно «выяснять отношения». В результате в контрольной группе агрессивных стычек было меньше, была выше яйценоскость, более интенсивно потреблялся корм. Был сделан вывод, что организованные группы более стабильны (Guhl, Alle, 1944). Данный вывод представляет довольно большой интерес с практической точки зрения: грамотное формирование групп животных может позволить увеличить

количество продукции в хозяйствах. Долгое время считалось, что чем более жестко организовано сообщество, тем более оно устойчиво.

Н. Тинберген ввел такой термин, как «порядок клевания». Живущие группами животные часто дерутся (из-за самки, территории, еды). В столкновениях из-за корма или удобного места каждая особь в результате научения узнает, которого из сородичей надо избегать, поскольку тот сильнее, а кто достаточно слаб, чтобы его испугать. В результате возникает «порядок клевания», при котором каждый член группы знает свое место. Таким образом, количество драк снижается за счет установления иерархии (Тинберген, 1993).

Начиная с тридцатых годов двадцатого века во всем мире, в том числе и в России, началось более углубленное изучение феномена социального доминирования. Исследования были обусловлены возрастающим интересом к следующим проблемам (Гольцман и др., 1977):

- Есть ли общие для всех млекопитающих принципы формирования социальных систем, каковы биологические корни социального поведения, что определяет «социальные возможности» каждого животного и их изменение?

- Аутэкология, изучение экологии популяций: понимание внутривидовых структур, в том числе социальных, имеет большое значение (Гольцман и др., 1977). В частности, существует предположение, что социальная иерархия и общественное поведение животных является регулятором колебания численности животных, а следовательно, исследования социальной организации групп животных может иметь практическое значение для животноводов, охотоведов (возможность получения максимальной продукции), работников сельского хозяйства и медицины (успех в борьбе с грызунами – вредителями и переносчиками заболеваний) (Баскин, 1976). Примером тому может служить Болгария, где широко разводят кур корнуэльской породы. Однако эти птицы известны

своей низкой плодовитостью и небольшим процентом вылупившихся птенцов. При исследовании поведения петухов этой породы установили корреляцию между рангом птицы в социальной иерархии, ее половой активностью и степенью страха при появлении человека. Было установлено, что половая активность и плодовитость спокойных птиц (без боязни человека) почти в 2 раза выше, чем у «нервных». Корреляции между социальным рангом птицы и степенью ее «нервозности» установлено не было. Проведенная работа позволила сделать практический вывод: при разведении корнуэльских кур целесообразно допускать к размножению петухов, не боящихся человека (Shabalina, 1981).

В конце XX века сами принципы организации структуры сообщества стали пересматриваться (Гольцман и др., 1977). Было показано, что различия в поведении особей разного ранга приводит к асимметрии физиологических адаптаций: доминанты часто обладают большей массой тела и степенью упитанности (Zegren, 1980 цит. по Гольцман, 1983), более развитыми клыками, когтями (Хайнд, 1975), большей массой органов половой системы (например, у мышей – препуциальных желез) (Gosling et al., 2000). Также показано, что они имеют больший успех в размножении, чем более низкоранговые особи (Осадчук, Науменко, 1986; Осадчук, 1990). Таким образом, доминирование является результатом тормозящего и одновременно стимулирующего эффекта социальной активности одной особи на тот же вид активности других особей; во взаимодействиях разного типа могут доминировать разные особи (Гольцман, 1983).

Ученые строили различные математические модели организации сообщества, и главная роль в них отводилась отношениям доминирования. Однако само это явление оказалось значительно более сложным, чем предполагали прежде. Во многих случаях взаимодействия между животными не допускают однозначного толкования (так называемое амбивалентное

поведение), и сейчас еще многие вопросы в этой области остаются нерешенными (<http://nauka.relis.ru/09/9804/09804007.htm>).

1.3. Методы исследования социальной структуры групп животных и опыт применения их на практике

Исследования поведения животных проводят как в природных условиях, так и в неволе. Наибольшее количество работ в естественных условиях было проведено за птицами и крупными млекопитающими (в основном за приматами, а также за копытными и некоторыми хищными (Эрнандес-Бланко, Поярков, Крутова, 2005). Наблюдения за мелкими млекопитающими в природе осложнены их размерами и подвижностью. Однако были изучены внутрисемейные отношения некоторых наземных видов (например, суслики, сурикаты) (Бабицкий и др., 2005). За животными, ведущими древесный образ жизни, визуальные наблюдения практически невозможны и их исследование проводят в неволе. Также в экспериментальных условиях проводили наблюдения за социальной организацией групп лабораторных животных (мыши, крысы), песчанок и мелких сумчатых (Гольцман и др., 1983, Громов, 1981, 2003, 2004, 2007; Luque-Larena Juan et al, 2002; и др.)

Методы анализа таких этологических наблюдений разрабатывались на протяжении нескольких лет и до сих пор пополняются (Попов, Ильченко 1990, 2005), В их основе лежат методы статистического анализа и математическое моделирование социальных структур (Гольцман и др., 1983). В ранний период развития этологии описание внутригрупповых связей в сообществах животных, как правило, ограничивалось констатацией фактов наличия внутригрупповых отношений и их характеристикой. Методика исследований системы доминантных рангов еще пока что не разработана до

конца. Это связано с тем, что по мере накопления фактов о различных формах доминирования стало очевидно, что это явление является значительно более сложным, чем прежде предполагали: оказалось, доминанты вовсе не во всех жизненных ситуациях имеют приоритет, во многих случаях отношения между животными невозможно толковать однозначно. Стали проводить исследования, основанные на анализе большего количества ситуаций: поведение при конкуренции за корм или воду, направленность агрессии, защита территории от чужаков, маркирование, успешность спаривания и ряд других параметров (Гольцман, 1977).

В основе анализа структуры взаимоотношений в группировках животных лежит количественный учет элементов социального поведения в парных взаимодействиях (диадах). Наличие асимметрии диадных связей свидетельствует об отношениях социального доминирования (Громов, 2003, 2004).

Один из наиболее распространенных методических приемов исследования социальной иерархии внутри групп – провоцирование ситуации конкуренции за какой-либо ресурс, который искусственно ограничивается экспериментатором. После анализа поведения особей при конкурентном взаимодействии доминантом можно считать животное, которое первым получает, больше съедает или дольше контролирует доступ к ресурсу. Например, опыты, проведенные в Калифорнийском университете: ученые наблюдали две группы макаков резусов. Члены одной из них росли со своими матерями и сверстниками. Вторая группа состояла из обезьян, выращенных в изоляции. Экспериментаторы искусственно создавали конкуренцию за пользование бутылочкой с водой. У выращенных в изоляции животных быстро устанавливалась стабильная очередность доступа к бутылочке. Иначе вели себя обезьяны другой группы. Нередко несколько компаньонов пытались общими усилиями отобрать бутылочку у владельца, а

когда это не удавалось, обезьяны разыгрывали настоящий спектакль. Если бутылочка оказывалась у доминанта, макак низкого ранга обращался к нему за помощью в спровоцированной им же самим драке, а затем захватывал бутылочку, оставленную своим ринувшимся в бой защитником (<http://nauka.relis.ru/09/9804/09804007.htm>).

Еще один методический прием – наблюдение за поведением группы при ее формировании – дает возможность оценить время, за которое устанавливаются и стабилизируются внутригрупповые отношения, формируется иерархическая структура доминантных рангов. Л.В. Меркулова с группой коллег в Московском зоопарке наблюдали за двумя взрослыми самками и одним самцом ковари (*Dasyuroides burnei*, двугребнехвостые сумчатые мыши) в процессе формирования группы. К самцу были подсажены две самки, наблюдения проводились методом регистрации отдельных поведенческих проявлений (Попов, Ильченко, 1990), фиксируя мирные и агрессивные элементы поведения каждого животного. Наибольшее количество мирных и агрессивных контактов было зафиксировано в первый день ссаживания, затем отношения внутри группы постепенно стабилизировались, агрессивных контактов уже на второй-третий день не было зарегистрировано. Ученые показали: первый день был решающим для формирования отношений между членами группы: в этот день в течение двух часов самец образовал пару со знакомой ранее самкой, и процесс формирования пары сопровождался подъемом социальной активности в группе (Меркулова и др., 1998).

Исследования эпидемиологов показали, что наличие или отсутствие положительного социального опыта и социальных связей у животного может очень сильно влиять на здоровье и благополучие зверя. Нервные и эндокринные механизмы влияют на социальное поведение и связи животных, в основном определяя материнское поведение и отношения между матерью и детенышем. Нейроэндокринная система, объединяющая такие нейропептиды,

как окситоцин, вазопрессин, опиоиды, кортикотропины и родственные им гормоны, как оказалось, играет центральную роль в формировании социальных связей животного, а также эти гормоны служат для координации физиологических и поведенческих следствий социальных взаимодействий (Carter, 2002). Положение в сообществе - господствующее или подчиненное - влияет на физиологические процессы, происходящие в организме животного.

Таким образом, гормоны могут не только стимулировать определенные ростовые процессы в организме животного, но также и влияют на многие формы поведения. Например, гормоны половых желез позвоночных необходимы для проявления всех форм брачного поведения: например, петухи, лишенные половых гормонов, не кукарекают и не спариваются (Тинберген, 1985).

В Московском зоопарке ученые проводили наблюдения за группой лемуров катта, описывая характерные для этих животных формы социального поведения и регистрируя гормональный статус каждого лемура по анализу кала животного. Уровень серотонина в организме дает представление о степени эмоционального возбуждения животного (тревога, агрессия), а уровень дофамина и норадреналина определяет «уровень покоя». Исследование показало, что чем меньше на животное направлено агрессивных форм поведения, тем выше уровень дофамина+норадреналина (тем выше «уровень покоя»), а также что уровень этих медиаторов положительно коррелирует с количеством направленных на исследуемое животное миролюбивых контактов. Прослеживалась отрицательная корреляция между «уровнем покоя» животного и количеством полученных животным социально-исследовательских контактов. Показано, что чем больше на самку направлено миролюбивых контактов, тем ниже уровень серотонина в ее организме (тем спокойнее животное); этот уровень тем выше, чем больше на животное направлено социально-исследовательских контактов. Исходя из полученных данных, ученые сделали вывод о

взаимоисключении исследовательской активности и инициирования миролюбивого поведения, а также что исследовательское поведение необходимо для постоянной «проверки» всех членов группы, чем более «уверено в себе» животное (чем больше на нее направлено миролюбивых контактов), тем больше оно инициирует исследовательских контактов («проверяет» остальных членов группы). И, с другой стороны, чем «неспокойнее» животное, тем больше на него направляется исследований (Мешик и др., 1999).

Роль вокализации (голосовых сигналов) в становлении и поддержании иерархической структуры групп животных также является важной частью исследований социальных отношений. М.Е. Гольцман с группой своих коллег исследовал поведение большой песчанки в естественных и лабораторных условиях. Было проведено около 300 опытов с попарным ссаживанием животных, при этом регистрировались звуки и зарисовывались основные позы зверей при взаимодействии. Ученые выделили и описали основные функциональные группы выразительных движений песчанок (поведение при обследовании партнера, поведение, способствующее установлению и усилению социальных связей, агонистическое поведение, признаки доминирования и подчинения, половое поведение, маркирование запахом, амбивалентное поведение), а также исследовали звуковой репертуар этих животных. Все звуки разделили на комплексы, исходя из общего характера поведения, при котором они издаются. Были выделены звуки агонистического, оборонительного поведения, угрозы, предупреждения об опасности, «опознавания» и др. Ученые показали, что для песчанок характерны также звуки невокального происхождения: стук зубами и стук лапами, которые проявляются в агонистических ситуациях и в ситуациях, провоцирующих сильное возбуждение животных (Гольцман, 1977).

В серии других своих экспериментов М.Е. Гольцман с сотрудниками наблюдали за шестью группами больших песчанок, причем четыре группы

состояли из взрослых самца и самки и четырех их детенышей, а оставшиеся две группы включали четыре взрослых самца и три-пять взрослых самок. Фиксировали поведение каждого животного, а также провели опыты по исследованию реакции группы на чужака. В качестве «чужака» использовали половозрелых и неполовозрелых животных обоего пола. Зверек из другой группы брался чистым пластиковым стаканом и после 15-минутной «изоляции» выпускали в исследуемую группу. Наблюдатели фиксировали все взаимодействия «новичка» с «хозяевами» и отмечали маркировочную активность самцов (для этого животным предлагали пластинку из оргстекла с наклеенными на нее кубиками из того же материала). Пластинку обрабатывали спиртом, насухо вытирали и помещали в клетку. Фиксировали время нахождения каждого животного на пластине и число потираний брюшной железой. Опыты показали, что в семьях больших песчанок не формируется жесткая иерархическая система господства одних и подчинения других животных. Все члены группы принимают активное участие в социальной жизни, однако в группе существует определенная иерархия отношений, проявляющаяся в различных формах поведения («поведенческие роли») (Гольцман, 1977).

В семьях с одним взрослым самцом только этот самец маркирует территорию и партнеров по группе, защищает территорию от других самцов – демонстрирует характерные признаки доминирования. В семьях с двумя и более самцами функции «главного» самца распределяются между разными самцами, усложняя систему иерархических отношений в группе. Как выяснилось, важное место в системе взаимоотношений между животными занимает чистка. Показано, что главный самец чистит партнеров по группе чаще и продолжительнее остальных членов семьи, иногда даже принудительно. Реакция подставления под чистку а также агонистическое поведение показывают различия между доминирующим самцом и другими членами группы: «главному» самцу чаще подставляются под чистку,

буквально «выпрашивая» ее; в конфликтных ситуациях доминант подвергается нападениям реже других (Гольцман и др., 1977).

Вокализацию гигантских сумчатых летяг (*Petaurus australis*) в естественных условиях изучали R.P. Kavanagh и W.G. Rohan-Jones в Новом Южном Уэльсе (Австралия). Учеными было зарегистрировано шесть типов голосовых сигналов: «плач» (moan), «булькающий» звук, издаваемый при планировании (gliding gurgle), основной (полный, завершённый) крик (full call), основной крик с коротким писком (full call with bleep), короткий крик (short call), рычание (growl). Все эти звуки различались по своей длительности, частоте, громкости. Каждый тип вокальных сигналов издается животными в определенной ситуации: когда летяга срывается с места либо в момент планирования, перед приземлением или непосредственно при приземлении животного на ствол дерева, во время ежедневного активного передвижения в кронах деревьев. Эти звуки служат для коммуникации между зверьками группы даже на больших расстояниях, сигнализируя о том, где находится конкретный индивидуум, и чем он занят. На каждый сигнал одного зверька приходил отклик от других. Также исследователи сделали вывод, что, возможно, в вокальных сигналах зверьков сообщается информация о поле, возрасте и социальном статусе животного (Kavanagh, Rohan-Jones, 1982).

Для представителей рода *Petaurus* по результатам полевых наблюдений описано четыре типа социальной организации (Lindenmayer, 2002):

1. Моногамия – когда животное спаривается только с одним партнером в течение сезона. Как правило, возникает, когда пищевые ресурсы ограничены, и их равномерное распределение не позволяет самцу защищать территорию большую, чем территория одиночной самки. Другие типы семейной организации возникают при доступности пищевых ресурсов в достаточном количестве:

2. Полигиния – самцы спариваются с двумя и более самками в течение сезона

3. Полигамия – одно животное спаривается с несколькими партнерами в течение сезона

4. Промискуитет – представители обоих полов имеют несколько партнеров, спаривание беспорядочно, смешанно.

Т.А. Зоренко, М.В. Рутовская исследовали социальное поведение двух подвидов дальневосточной полевки при содержании в неволе, фиксируя акустические сигналы: были проведены три серии экспериментов. В первой двух половозрелых самцов ссаживали на нейтральной территории и фиксировали все элементы поведения. Во второй серии ссаживали самцов и не готовых к спариванию самок, в третьей – готовых к спариванию самок и половозрелых самцов. По результатам наблюдений все элементы поведения дальневосточных полевок были распределены по нескольким функциональным группам: связанные с опознаванием, дружелюбные, агонистические, ритуализированные, прямые агрессивные, прямые защитные, сексуальные и маркировочные. Было выделено четыре типа звуковых сигналов, относящихся к определенным формам социального поведения животных: пение самцов (при взаимодействии полевок разного пола), тихий писк самок при ухаживании, резкие пiski самцов и самок при стойках, выпадах (защитное поведение). Было показано, что акустическая активность зверьков зависит от их социального положения и физиологического состояния: резкие пiski характерны больше для подчиненных зверьков. Также обнаружилось, что в поведении дальневосточных полевок преобладают ритуализированные агонистические контакты; уровень агрессивности влияет на маркировочную и акустическую активность самцов: чем более агрессивен самец, тем чаще и продолжительнее он метит территорию (Зоренко, Рутовская, 2006).

В Новосибирском институте цитологии и генетики СО РАН проводились опыты по исследованию социального поведения лабораторных мышей: пару самцов ссаживали на одной территории, проводя наблюдения за их поведением. На первом этапе эксперимента использовали клетку с неосвоенной мышами поверхностью пола. В результате наблюдений были выделены два периода в становлении социального доминирования: формирование и поддержание доминантных отношений. Формирование длилось примерно 1 сут., во время этого периода зарегистрировано наибольшее количество элементов социального поведения – самцы часто дерутся и обнюхивают друг друга и территорию. Во второй период частота агрессивных взаимодействий резко снизилась, изредка агрессия проявлялась только у одного самца в паре. В период поддержания доминантно-субординантных отношений самцы – доминанты метили территорию чаще, чем субординанты (Брагин и др., 2006).

В последующей серии опытов с лабораторными мышами А.В.Брагин с коллегами изучали агрессивное поведение самцов лабораторных мышей на нейтральной территории и на территории, освоенной раздельно живущими самцами. При этом отмечали маркировочную активность животных и измеряли вес препуциальных желез. В результате пришли к следующим выводам: территориальные условия не влияют на длительность периода формирования социальной иерархии, зато влияют на степень агрессии самцов и ее длительность. Было отмечено, что социальная иерархия формируется в течение суток от начала взаимодействий особей. Если же предоставить животным возможность предварительно освоить территорию и увидеть друг друга, то это у мышей не только усилит агрессию самцов на этапе формирования доминантно-субординантных отношений, но и приведет к значительным межранговым различиям на этапе поддержания социальной иерархии (как по интенсивности маркировки территории, так и по массе препуциальных желез) (Брагин и др., 2009). Однако интенсивность агрессии

не влияет на длительность периода формирования социальной иерархии. Полученные данные по агонистическому поведению позволили ученым смоделировать одну из функций социальной иерархии – сведение к минимуму внутривидовой агрессии (Брагин и др., 2009).

Исследования в естественных условиях обитания животных: в Центральном зубровом питомнике Приокско-Террасного заповедника и в национальном парке «Орловское полесье» наблюдали за зубрами. Проводили описание и анализ социального поведения самцов зубров. В результате были выделены четыре категории самцов: самцы-одинцы, редко становящиеся лидерами; самцы-лидеры; самцы, не склонные к лидерству; самцы с инфантильным поведением. Пришли к выводу, что оптимальный вариант – когда самцы-подростки постоянно находятся в стаде, а взрослые самцы – только в период гона: постоянное присутствие самца в стаде ослабляет его половую активность (Чикурова, 2008).

Ю.Н.Литвинов с коллегами из Института систематики и экологии животных г. Новосибирска и Красноярского государственного университета провели анализ состава и социальной организации лесостепных сообществ грызунов разных районов Сибири. Комплексная оценка структуры доминирования, сходства показателей населения, рангового распределения грызунов в сообществе позволила определить основные закономерности сходства и различия организации животных разных биотопов Сибири: выяснилось, что структура сообществ отдельных участков зависит от характера ландшафта населяемой местности, от количества и происхождения микроландшафтов, составляющих участки обитания (Литвинов et al, 2006)

Т.Ю.Чистова проводила наблюдения за рыжими полевками в заповеднике «Лес на Ворскле». Зверьки были помечены индивидуально, работы велись на постоянной площадке 9 га. По результатам наблюдений было выделено 4 типа взаимодействий: агрессивные, нейтральные, дружелюбные и избегание. Наибольшее число контактов зарегистрировано

между взрослыми самцами, наименее часто – между самками. Интересно, что в годы с высокой плотностью популяции (более 10 особей на гектар) между самцами преобладали агрессивные контакты, а в годы с низкой плотностью (около 6 особей на 1 га) преобладали нейтральные взаимодействия (60%), но были и агрессивные (40%) (Чистова, 2002).

Взаимоотношения типа доминирования-подчинения характерны для семейных групп монгольской песчанки. В зависимости от типа взаимодействий в группе может быть выделено несколько доминантов, причем данная система у монгольских песчанок весьма лабильна, в разных ситуациях в зависимости от состава группы и на разных этапах ее формирования возможны быстрые перестройки путем перераспределения социальных ролей между особями. В.С.Громовым при наблюдении за песчанками в естественных условиях показано, что иерархия отношений у данного вида песчанок основана на определенных закономерностях в демонстрации ювенильных форм поведения; высшее доминирующее положение занимают взрослые особи; зверьки старших выводков доминируют над младшими. На первых этапах формирования группы контакты между зверьками редки; с появлением молодняка и по мере его подрастания социальные контакты внутри группы становятся разнообразнее: наряду с мирным обнюхиванием появляется поведение, связанное с охраной и маркировкой территории, чистки, подставления под чистку и т.д. Интересно, что в семейных группах монгольских песчанок агрессивные контакты чрезвычайно редки. Также при исследовании социального поведения монгольских песчанок обнаружили, что некоторые особи являются инициаторами подавляющего большинства взаимодействий определенного типа (например, взрослые самцы маркируют территорию и защищают ее от чужаков); в группах, где есть половозрелые молодые зверьки, часть функций взрослого самца по охране и маркировке территории распределяется между ними. Взрослые самки занимают положение равное

или почти равное положению самцов, становятся доминантами в случае гибели самца. Также В.С.Громов провел исследование с применением нейротропного препарата амизила с целью снизить агрессивную реакцию песчанок на чужих особей: под действием препарата в подопытной группе снизилась маркировочная активность самца, некоторые формы территориального поведения были подавлены вообще. Место главного самца занял другой самец – произошло перераспределение поведенческих ролей (Громов, 1981).

При наблюдениях за социальной структурой семейных групп общественной полевки (*Microtus socialis*) в условиях лабораторного и вольерного содержания В.С.Громов описал структуру социальных отношений в семейных группах полевок. Установил, что в семейных группах общественной полевки доминируют миролюбивые взаимодействия, а показателем социального ранга служит частота демонстраций агонистического поведения. В семье доминируют обычно взрослые особи (Громов, 2003).

В семейных группах обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) в условиях лабораторного содержания установлено также преобладание миролюбивых контактов. Частота агонистического поведения невелика, отчетливое распределение социальных ролей у этого вида отсутствует. Основную массу миролюбивых контактов составляют взаимодействия, связанные с опознаванием партнеров по группе (Громов, 2004).

Проводились и исследования поведения животных в условиях полувольного содержания: В.С.Громов и О.Г.Ильченко изучали использование пространства и социальную организацию у светлой песчанки при содержании в обширной вольере. Отмечался характер взаимодействий животных в сезон размножения как элементов социальной организации этого вида. Показано, что самцы этого вида контактируют между собой гораздо чаще, чем особи противоположного пола; кроме того, частота

агонистических актов преобладает над миролюбивыми – отношения между особями одного пола у этого вида основываются на стремлении с монополизированному использованию индивидуальных участков. Подобное пространственное разобщение типично как для самцов светлой песчанки, так и для самок, что препятствует формированию иерархии доминирования (Громов, Ильченко, 2007).

Долгое время считалось, что социальный ранг животного прямо пропорционально зависит от размеров его тела. Действительно, в сообществах многих видов такая зависимость подтверждена наблюдениями: винторогие козлы (Гашинский, 2008), снежные полевки (Luque-Larena Juan, 2002), и др. Однако для некоторых видов данное предположение неверно: например, при содержании соснового бурундука в неволе более мелкие животные доминируют над крупными (Schulte-Hostedde et al, 2002). В группах арктических песцов, содержащихся в неволе, вообще не было замечено корреляций между социальным статусом животного и его размерами тела (Korhonen, Alasuutari, 1992).

Таким образом, социальное доминирование – явление, изученное пока что недостаточно хорошо, однако представляющее большой интерес для ученых – зоологов и экологов, предоставляющее широкий простор для дальнейших исследований.

1.4. Карликовая сумчатая летяга (*Petaurus breviceps*, Waterhouse, 1839)

1.4.1 Общие сведения о биологии вида

Карликовые сумчатые летяги - млекопитающие, принадлежащие к подклассу Сумчатые (Marsupialia), надотряду Австралийские сумчатые (Australidelphia), отряду Двурезцовые (Diprotodontia), семейству Поссумы и Кускусы (Phalangeridae), семейству Лазающие, кольцехвостые и полосатые поссумы (Petauridae) и роду Сумчатые летяги (*Petaurus*) (Соколов, 1973, 1979, 2002; <http://www.apus.ru/site.xp/049053057124050053054054.html/>). Семейству Petauridae присущи характерные особенности: темные полосы в окраске морды и спины, а также уникальное строение задних лап. Задние лапы имеют пять пальцев, первый из которых большой, не имеет коготка, противопоставлен другим пальцам (Sobie, 2010). Он используется зверем для обхватывания ветки дерева (Kelsey-Wood, 1996). Второй и третий палец задних лап срастаются, они имеют коготки, и такая структура используется животными для груминга. Четвертый палец удлиннен и используется для извлечения насекомых из коры деревьев (Sobie, 2010).

Род *Petaurus* объединяет четыре вида некрупных древесных сумчатых, имеющих летательную перепонку: *Petaurus breviceps*, *P. norfolcensis*, *P. australis*, *P. abidi* (Zeigler, 1981). Из всех перечисленных видов *Petaurus breviceps* распространен наиболее обширно: в природе карликовые сумчатые летяги обитают в восточной Австралии, Новой Гвинее, на Тасмании (Соколов, 1973, 1979). Существует семь подвидов *Petaurus breviceps*: *P. breviceps breviceps*, *P. breviceps longicaudatus*, *P. breviceps ariel*, *P. breviceps flavidus*, *P. breviceps tafa*, *P. breviceps papuanus*, *P. breviceps biacensis* (Franklin, 2005, цит. по Banks et al., 2010).

Это небольшие зверьки. Длина тела 120-320 мм, хвоста – 150-480 мм.. Окраска тела в основном серая с белым брюшком и длинной черной полосой, идущей от кончика носа до кончика хвоста и черными полосками по бокам мордочки и по краю летательной перепонки (www.sugarglider.net) (рис. 1). Средний вес 85-160г, самцы всегда крупнее самок и отличаются по большому пятну на лбу (лобная железа). Шерсть мягкая и шелковистая, хвост пушистый, не уплощенный. С возрастом шерсть тускнеет, яркий белый окрас живота сменяется желтоватым, а затем желто-рыжим (Соколов, 1973, 1979; Nowak, 1991; Jackson, 2003). В неволе встречаются животные с другим окрасом, например, вместо белого цвета у них преобладает рыжий. Иногда рождаются альбиносы (Кондратьева, 2005; www.sugarglider.net).



Рис. 1. Карликовая сумчатая летяга (самец) (фото с сайта <http://sugarglidersocietyofsarasota.yolasite.com/mission.phpzooekzotika.ru>).

От пятого пальца передней конечности к голеностопному суставу задней тянется летательная перепонка (Соколов, 1979), позволяющая планировать на расстояние до 60 метров (Nowak, 1991).

Селиться предпочитают в лиственных лесах, предпочитая эвкалиптовые; гнезда располагают в дуплах, редко на земле, в траве. В гнездах проводят все светлое время суток, выходя наружу с наступлением

темноты (Jackson, 2003). В качестве подстилки в гнездах используют листья, тонкие веточки и сухую траву, при этом строительный материал для гнезда летяги переносят при помощи хвоста, свернув его спиралью вокруг выбранного предмета, реже в зубах (Jackson, 2003). Очень хорошо лазают как вверх, так и вниз головой (Соколов, 1973, 1979).

Известно, что при понижении температуры сумчатые летяги могут впадать в состояние оцепенения, когда их метаболизм замедляется, и температура тела падает (Jackson, 2003; Fleming, 1980). В неволе поведение и физиология летяг меняется - увеличивается активный период, увеличивается уровень метаболизма во время отдыха и оцепенения. Уменьшается продолжительность состояния оцепенения - оно встречается реже и становится не таким глубоким. Перед впадением в спячку и в состояние оцепенения летяги в неволе жир не набирают. (Fleming, 1980).

Живут семейными группами по 7-12 особей различных возрастов, у каждой группы есть своя территория размером около 0,5 гектара, на которой располагается несколько гнезд. Территория охраняется всеми членами группы, особую роль играет доминирующий самец, который метит границы (<http://moscowzoo.ru/get.asp?ID=A22>). Зверьки охраняют как собственно гнездовые норы, так и всю территорию группы от чужаков (Fleay, 1947, цит. по Kavanagh, Rohan-Jones, 1982). По предположению Д. Линденмайера (Lindenmayer, 2002), основная причина такого группового образа жизни – возможность сохранения тепла при скупивании животных в течение зимы. Многочисленные семейные группы, характерные для холодных периодов года, сокращаются до нескольких зверьков летом.

Обычные корма в природе составляют фрукты, пыльца, беспозвоночные (Jackson, 2003). Предпочитают нектар и пыльцу эвкалипта и банксии (Howard, 1989). В неволе оптимальный рацион такой: свежая вода, сухой собачий корм (Eukanuba Pet Food Kibble), мелко нарезанные фрукты, взбитая нектарная смесь (теплая вода, мед, вареные яйца, детское питание,

витамины), кукуруза, семена подсолнуха, насекомые (сверчки, зоофобус, мучные черви) (Jackson, 2003 цит. по Кондратьевой Л.В., 2005).

Живут в природе 4-6 лет, в неволе 5-8 лет. Наблюдался случай, когда один самец дожил до 14 лет (Соколов, 1973, 1979; Nowak, 1991; Jackson, 2003).

Размножение: по данным Брэдли и Стоддарта (Bradly, Stoddart, 1993, цит. по Кондратьева, 2005), в искусственных колониях, состоящих из моногамной пары, их детенышей и неродственных самцов, репродуктивно активен лишь один доминирующий самец. Период размножения - с апреля по ноябрь, количество выводков в год - не более двух, детенышей в помете - не более трех (Collins ,1973; Smith, 1973; цит. по Jackson, 2003). Половой цикл самки длится 29 дней. Послеродового эструса и эмбриональной диапаузы у самок нет. Беременность длится 16 дней. (Smith, 1971, цит. по Jackson, 2003). После рождения детеныши самостоятельно мигрируют в сумку. В сумке они прикрепляются к соску и висят на нем, не отрываясь, около 40 дней. Начинают выходить из сумки в 70-74 дня, питаются молоком 110-120 дней, достигают половозрелости самки к 12, а самцы к 8-15 месяцам (Кондратьева, 2005). Скорость роста и развития детенышей ниже, чем у плацентарных (Hegginbottom and Croft, 1999).

Из-за скрытного ночного образа жизни наблюдения в природе за этими животными сильно затруднены, поэтому многие аспекты биологии вида, а также социального и материнского поведения этих животных до сих пор слабо изучены (Hegginbottom and Croft, 1999; Вахрушева и др., 2006).

1.4.2 Поведение карликовых сумчатых летяг

Являясь социальными животными, в природе и в неволе карликовые сумчатые летяги обитают группами, которые состоят из особей различных возрастов. Максимальное число животных в группе 7-12. Днем животные спят вместе в гнезде, ночью кормятся на территории группы, сообщая друг другу звуками об окружающей обстановке, тревоге, приближении хищника (Tyndale-Biscoe, 2005).

В группе есть доминирующий самец, который охраняет территорию и является отцом всех молодых зверьков. Редкое явление – два доминанта в группе (Nowak, 1999, Tyndale-Biscoe, 2005). Замечено, что доминирующий самец крупнее и весит на 20% больше субдоминантных самцов и самок группы, а также обнаруживает высокий уровень тестостерона в крови (Tyndale-Biscoe, 2005). В эксперименте, проведенном с самцами летяг, ученые помещали доминанта в чужую группу. В таких условиях самец быстро терял вес и уровень его тестостерона падал. В то же время субдоминант исходной группы занимал место доминанта, набирал в весе и уровень тестостерона в его организме повышался при изменившихся социальных условиях (Bradley, Stoddart, 1997, цит. по Tyndale-Biscoe, 2005).

Молодые самцы, достигнув возраста половозрелости к 10-12 месяцам, покидают колонию (<http://moscowzoo.ru/get.asp?ID=A22>). Взрослые самки рожают детенышей, которые остаются в группе до достижения годовалого возраста, затем уходят. Молодые самки иногда остаются в группе (Tyndale-Biscoe, 2005).

Наблюдения за поведением карликовых сумчатых летяг (*Petaurus breviceps*, Waterhouse, 1839) проводили на базе Экспериментального отдела мелких млекопитающих Московского зоопарка Л.В.Кондратьева и О.Г.Ильченко. По результатам изучения поведения нескольких семейных групп этих животных выделили 78 поведенческих элементов, которые

объединили в 13 групп, среди них: комфортное поведение, кормовое поведение, гнездовое поведение, исследование партнера, маркировка, игры, половое поведение и проч. (Кондратьева, Ильченко, 2007).

Взаимоотношения между взрослыми животными в группах в основном дружелюбные. Развито помощничество – молодые животные проявляют интерес к детенышам, ухаживают за ними.

Считается, что в природе самцы карликовых сумчатых летяг полигамны и им несвойственно отцовское поведение (Sadler, Ward, 1999, цит. по Jackson, 2003). Поэтому в неволе детенышей часто отсаживают, чтобы избежать возникновения агрессии со стороны отца к детенышам (самцам). Однако наблюдения за летягами в Московском зоопарке показали, что некоторые самцы проявляют ярко выраженное отцовское поведение (Кондратьева и др., 2008).

Для маркирования территории самцы используют щечные, грудные, уrogenитальные и лобную железы, а самки – уrogenитальные, грудные и сумочные железы. Территорию метят все члены группы, но доминирующий самец перекрывает метки других особей, а также метит остальных членов группы. Такое ольфакторное мечение не только позволяет идентифицировать отдельных зверьков группы, но и служит для поддержания внутrigрупповой иерархии (Schultze-Westrum, 1969; <http://moscowzoo.ru/get.asp?ID=A22>). Очевидно, сумчатые летяги индивидуально по запаху распознают других особей своего вида (<http://moscowzoo.ru/get.asp?ID=A22>). У каждого животного есть свой специфический запах, и у самцов он выражен сильнее, чем у самок.

Карликовые сумчатые летяги используют широкий набор звуковых сигналов различной интенсивности. Тявкающий звук используется для привлечения внимания, а также обозначения своего местонахождения. Рокот появляется в момент испуга или злости. Трещание издается в момент возбуждения или радости. Если оно следует за шипящим звуком, то означает

дружелюбные намерения. Шипение возникает при приближении одного животного к другому. Напоминает приветствие и иногда сопровождается неким подобием «танца» вокруг объекта, которому было предназначено. Плач – крик детеныша, когда он остается в одиночестве или встречает входящую в гнездо мать (www.sugarglider.net).

Мирные взаимодействия сумчатых летяг чрезвычайно разнообразны (исследование партнера, совместные игры, еда, сон, груминг, маркировка), эти отношения составляют основу социального общения этих животных в искусственно созданных группах и служат для поддержания их целостности. Агонистическое поведение проявляется редко и в мягкой форме (Кондратьева, Ильченко, 2007).

Научные сотрудники Московского зоопарка по результатам наблюдения за поведением этих животных выделили основные элементы социального поведения карликовых сумчатых летяг и представлены их в виде этограммы (Кондратьева, Ильченко, 2007). Некоторые варианты социального поведения представлены ниже:

Мирные контакты:

1. Назо-назальное обнюхивание – при встрече животные обнюхивают друг друга кончик носа, иногда лижут друг друга в нос.
2. Назо-анальное обнюхивание – обнюхивание дистального конца тела партнера, под хвостом.
3. Назо-медиальное обнюхивание – обнюхивание бока другого животного.
4. Дистальное обнюхивание – обнюхивание друг друга на расстояние нескольких сантиметров, звери вытягивают мордочки в направлении друг друга, принюхиваются.
5. Обнюхивание кончика хвоста – обнюхивание хвоста партнера.
6. Взаимная чистка – чистка начинается с головы, много времени уделяется хвосту партнера.

7. Избегание – при приближении партнера животное меняет местоположение.

Агрессивные контакты

8. Выпады – один зверь насакивает на другого с громкими выкриками (рокотом).

9. Погоня – бег за другим животным, иногда ему предшествует выпад или агрессивная вокализация.

10. Укусы – выпад и укус за любые части тела.

11. Удары передними лапами – при испуге зверь ложиться на спину, широко расставив передние лапы, при приближении соперника он начинает наносить ему сильные удары когтями.

Игровое поведение

12. Затаскивание в домик за хвост – зверек хватает лапами и зубами хвост другого животного и затаскивает его в дом. Иногда это заканчивается агрессией со стороны «потерпевшего».

13. Залезание на спину – чаще всего встречается в играх детей с взрослыми особями. Детеныш залезает на спину матери или отца, обхватывая его передними лапами с боков.

14. Подлезание под живот – также характерно для детей при играх с взрослыми самками, тут детеныш либо быстро проскальзывает под брюхом у самки, либо не торопясь тычется носом, как бы выпрашивая поесть.

15. Насакивание – один зверь насакивает на другого сбоку без каких-либо признаков агрессии.

16. Цепляние передними лапами – два животных хватают друг друга за передние лапы и держат очень крепко, перетягивая друг друга. Так они могут играть в подвешенном вниз головой положении или просто сидя на ветке, иногда в домике. Такая игра наблюдается среди животных всех возрастов. За этим элементом может следовать игровая борьба – сплетение.

17. «Танец» - животные перевиваются, виснут друг на друге, кружатся, образуя непрерывно движущиеся сплетение.

18. Игры с элементами полового поведения – например, молодой самец залезает на спину самки. Взрослый самец совершает это по отношению к своим детям (самцам и самкам).

Половое поведение

19. Аногенитальная чистка – самец вылизывает самку, слизывает выделяющийся секрет.

20. Садка – самец залезает самке на спину, обхватывает ее передними лапами и прикусывает за загривок.

21. Брачная игра – самка встает напротив самца, и ее хвост начинает извиваться как змея. Затем она поворачивается к самцу задом, хвост продолжает извиваться, касаясь носа самца. Затем самец начинает наступать на самку, делая попытки спариться.

Маркировочное поведение

22. Анальными железами – характерно для самцов, они приседают на ветке, слегка коснувшись анальной областью поверхности, и продолжают медленно двигаться вдоль нее.

23. Щечными железами – обтирание предмета щеками, что свойственно как для самцов, так и для самок.

24. Грудными железами – животное трется о предмет грудью, как бы проползая по нему.

25. Сумчатыми железами – характерно для самок, они приседают, хвост немного подергивается.

26. Мочой – характерно для самок и самцов. Чаще всего метятся ветки, животной проходит по ним, оставляя капельки мочи позади себя, в этих же местах метят другие особи (Кондратьева, Ильченко, 2007).

Таким образом, поведение и биология этого вида изучена достаточно слабо, и новые сведения о карликовых сумчатых летягах смогут помочь

сотрудникам зоопарков регулировать состав групп, учитывая специфику социального поведения этих животных.

ГЛАВА II

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Наблюдения проводили с 9 августа по 4 сентября 2010 года в условиях Экспериментального отдела мелких млекопитающих Московского зоопарка за тремя группами (14 особей) карликовых сумчатых летяг (*Petaurus breviceps*).

2.1 Описание животных

Сумчатых летяг содержат в Московском зоопарке с 2000 года. В настоящее время в зоопарке 30 животных, часть из них содержится в экспозиционной вольере павильона «Ночной мир», а часть в клетках в виварии отдела, где и были проведены наблюдения.

Все особи, за которыми проводили наблюдения, были рождены в неволе. Данные о группах представлены в таблице № 1.

Таблица 1.

Количественное соотношение животных разного пола в исследованных группах

Животные	Номер группы		
	№1	№2	№3
Самцы	2	2	3
Самки	1	1	2
Детеныши	1	2	-

Группа №1

Данная группа состояла из четырех животных (два самца, самка и детеныш). Родительская пара была сформирована в 2007 году. На момент наблюдений возраст животных составлял:

- Самец №1 – 5 лет
- Самец №2 - 1 год
- Самка №1 – 4 года
- Детеныша (самец) – 4 месяца

Группа №2

Группа состояла из 5 зверей: двух самцов, самки и двух детенышей. Родительская пара была сформирована в 2008 году. Возраст животных на момент наблюдений:

- Самка - 5 лет
- Самец №1 - 6
- Самец №2 - 1 год
- Детеныш №1 и №2 (самцы) – 3 месяца

Группа №3

Эта группа была без детенышей, состояла из двух самок и трех самцов. Группа была сформирована в 2009 году. Возраст животных на момент наблюдений составлял:

- Самка №1 – 3 года
- Самка №2 - 2 года
- Самец №1 – 2 года
- Самец №2 – 2 года
- Самец №3 - 1 год

2.2. Условия содержания

Группы зверей содержали при инвертированном световом дне. Длительность ночного и дневного периода в течение исследований не менялась (с 9:00 до 19:00 – ночь, с 19:00 до 9:00 – день). Семейные группы были размещены в отдельных клетках одинакового размера (130x77x37см) из стеклопласта с сетчатыми вставками (рис. 2).



Рис. 2. Клетки для содержания *Petaurus breviceps* в Экспериментальном отделе мелких млекопитающих

В каждой клетке стояло по 2 домика: один был подвешен под потолком, другой располагался на подстилке. Во всех клетках также имелись: подвесная автоматическая поилка и 2 миски (для насекомых и остальных кормов), беговые колеса, гамачки и деревянные лесенки. Клетки были оформлены крупными ветками, подстилка состояла из опилок. В

качестве гнездового материала использовали сено, сухую листву, тонкие веточки.

Ежедневный рацион летяг состоял из мелконарезанных фруктов и ягод, творога, йогурта, пыльцы, мёда, варёного яйца, насекомых (зоофобусы, сверчки, мучные черви) и витаминов. Количество еды рассчитывалось по числу животных в группе. В качестве лакомства предлагалась саранча и шарики, замешанные с использованием детского питания, нутряного сала, детского печенья, смеси для насекомоядных птиц, креветок, меда и творога. Воду давали ежедневно в автоматических поилках в неограниченном количестве.

2.3 Методы сбора и обработки материала

Для индивидуального распознавания животных мы использовали нанесение меток путем выстригания шерсти на разных участках хвоста

За каждой группой было проведено по пять трехчасовых наблюдений (с 9.30 до 12.30). Кормление животных в эти дни проводил сам наблюдатель. Миску с едой ставили в клетку в 10:00. Во второй и четвертый дни наблюдений за группами ставили эксперимент с лакомством, когда перед кормлением (в 9:30) клали 2-3 кусочка лакомства и отмечали поведение животных после этого. Лакомством служили: саранча и шарики, сделанные из специально приготовленной смеси (творог, нутряное сало, креветки, печенье, смесь для насекомоядных птиц и мед).

Наблюдения проводили методом регистрации отдельных поведенческих проявлений (Попов, Ильченко 1990). При этом фиксировали все социальные контакты. Были выделены 5 типов взаимодействий (опираясь на ранее составленную этограмму Л.В. Кондратьевой и О.Г. Ильченко (Кондратьева, Ильченко, 2007):

1. Игровые взаимодействия - включают в себя элементы игры, направлены на обучения детенышей и на закрепление социальных связей между членами группы. Им могут предшествовать дистантные обнюхивания, медленное приближение к партнеру, различные контакты и демонстрации.
2. Мирные взаимодействия - наблюдаются у карликовых сумчатых летяг чаще всего, служат для укрепления социальной структуры группы и взаимоотношений между партнерами. Они представлены разнообразными элементами поведения: маркировка, все типы обнюхиваний, чистки, следование друг за другом.
3. Агонистические взаимодействия – могут возникать в момент конкуренции зверьков за какой-либо ресурс (например, еду), служат для поддержания социальной иерархии внутри группы. Агонистическое поведение не приводит к разрыву социальных связей. Такие взаимодействия включают в себя звуки и позы угрозы, когда после дистантных обнюхиваний следует агрессивное приближение, выпад, погоня, драка. Также встречаются неожиданные нападения одного зверька на другого, за которыми следуют удары лапами, укусы, погоня.
4. Половые взаимодействия - включает в себя множество элементов: исследование партнера, социальные чистки, игры и собственно половое поведение: следование за партнером, садки, спаривание.
5. Нейтральные - когда животные находятся рядом, соприкасаясь какими-либо частями тела, но при этом друг на друга не реагируют. Например, сидят рядом возле кормушки, едят.

Во всех случаях взаимодействий отмечали инициатора контакта, его реципиента и регистрировали, кто из зверьков первым прервал контакт. Дополнительно регистрировали порядок выхода животных из домиков, очередность подхода к миске и лакомству, а также время первого контакта.

На протяжении всех наблюдений вели дневник событий, в который мы записывали общие впечатления и новые элементы поведения.

Таким образом, всего было проведено 45 часов наблюдений. Данные обрабатывали с использованием программы Microsoft Excel. Были построены социограммы и графики распределения контактов.

ГЛАВА III

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Типы внутригрупповых социальных контактов и распределение инициатив

При проведении наблюдений за тремя группами карликовых сумчатых летяг мы анализировали 5 типов поведенческих комплексов (мирные, нейтральные, игровые, агонистические и половые взаимодействия). Всего было зарегистрировано 288 контактов в трех группах летяг (рис. 3). Среди них преобладали мирные взаимодействия (82%) и нейтральные (15%). Меньше всего было агрессивных (2%), половых (1%) и игровых (<1%).

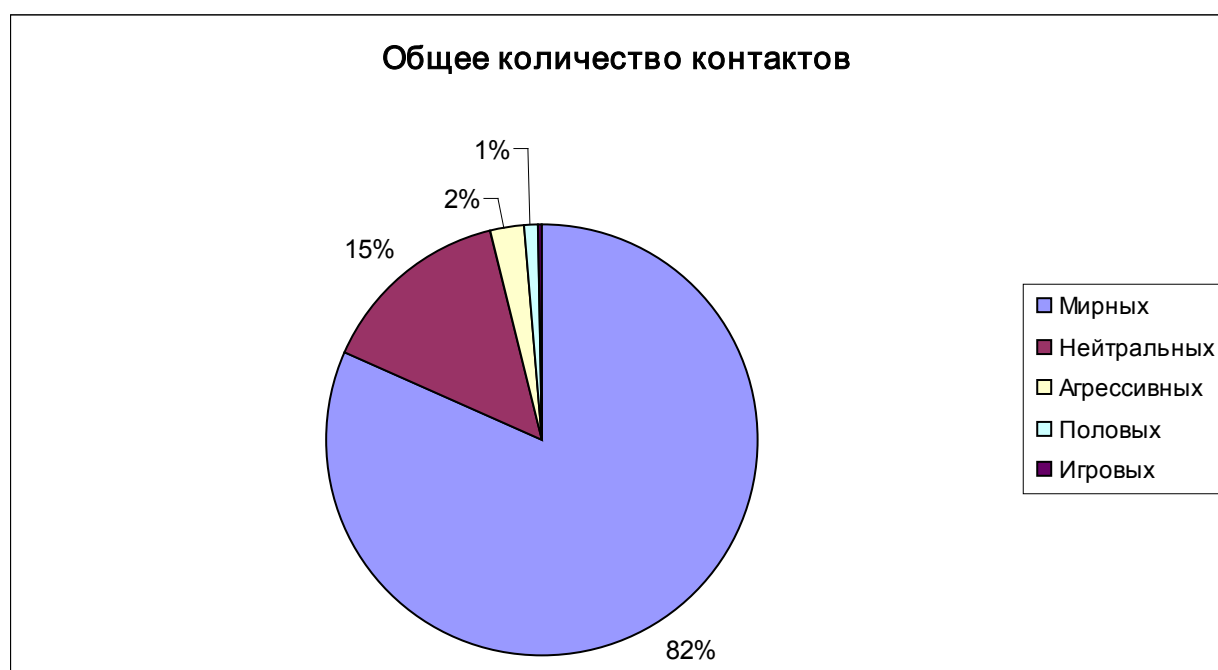


Рис. 3. Распределение общего количества контактов по типам

Все взаимодействия включали в себя комплекс последовательно сменяющих друг друга контактов. Так, мирные были представлены обнюхиванием партнеров друг друга, чисткой; агрессивные – характерными

звуками угрозы («трещанием»), ударами лапами, погоней; половые взаимодействия были представлены со стороны самца обнюхиванием и вылизыванием анальной области самки, попытками садки, хватанием за загривок; нейтральные контакты – когда животные, сидя возле миски или на гнездовом домике, соприкасались головами, боками, хвостами, но при этом не обращая друг на друга внимания и занимаясь своими делами; игровые взаимодействия мы наблюдали исключительно у детенышей они были представлены затаскиванием друг друга в домик за хвост.

Группа №1

Животные в этой группе были активны только первые три наблюдения, в остальные два – они не выходили из гнездового домика. На протяжении всех наблюдений встречались только мирные и нейтральные поведенческие комплексы. Общее количество контактов составило 46 (табл. 2)

Таблица 2.

Количество зарегистрированных социальных контактов разных типов в группе №1

Группа №1	
Тип взаимодействия	Количество контактов
Мирные	35
Нейтральные	11
Всего	46

Из 46 зарегистрированных контактов 76% приходилось на мирные и 24% составили нейтральные контакты (рис. 4)



Рис. 4. Соотношение мирных и нейтральных контактов в группе №1

Мирные контакты были представлены взаимной чисткой партнеров и обнюхиванием (назо – назальным и назо – медиальным). По итогам всех дней наблюдений, инициатором большинства мирных взаимодействий являлся самец 2 (рис. 5). Меньше всего контактов происходило по инициативе самки (всего 4). Самец № 1 инициировал мирные контакты только в первый и третий день наблюдений (всего 11), детеныш только в третий день (всего 7).

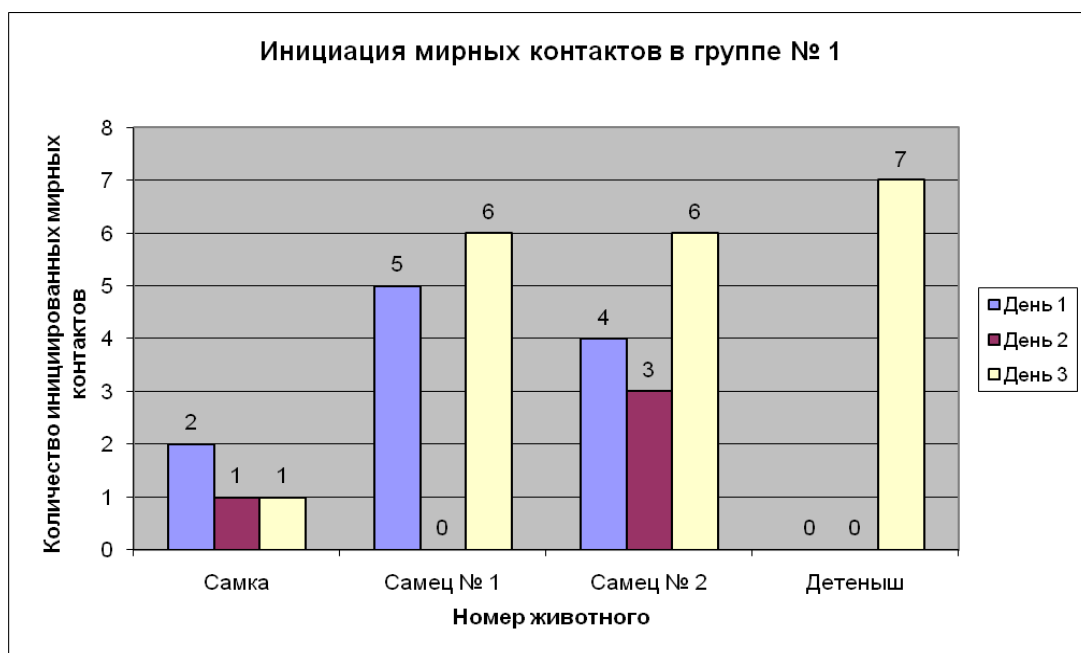


Рис. 5. Инициация мирных контактов в группе № 1

Нейтральные контакты происходили обычно возле миски с едой: при кормежке животные сидели рядом друг с другом, соприкасаясь боками, головами, хвостами, при этом не обращая друг на друга внимания. Иногда летяги после еды сидели рядом на домике и чистились, так же не обращая внимания друг на друга, но соприкасаясь хвостами. Основным инициатором мирных контактов также являлся самец №2 (всего 5) (рис. 6).

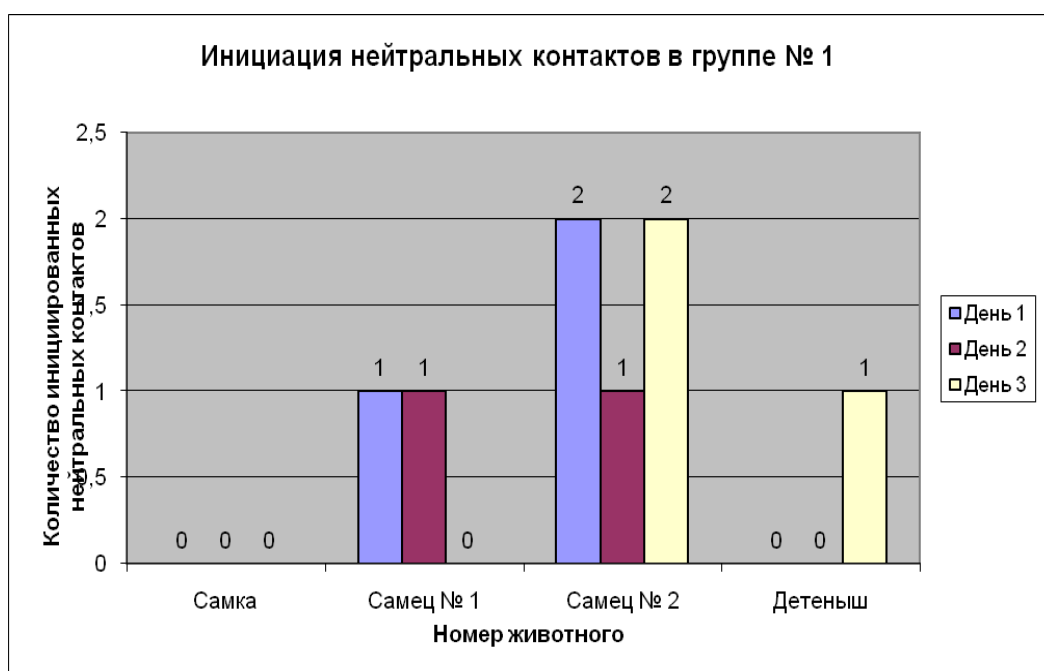


Рис. 6. Инициация нейтральных контактов в группе № 1

Агрессия встречалась только у самки, как ответ на мирные попытки самца №2 или детеныша обнюхать её в момент кормления. Если самка ела фрукты, то легко отдавала их «посягателю», без какого – либо недовольства. Однако насекомых, особенно саранчу, самка охраняла и при попытках отобрать с «трещанием» забиралась повыше. Такие случаи встретились нам только два раза, в третий день наблюдения.

Таким образом, контакты внутри группы № 1 наблюдались почти исключительно нейтрально – дружелюбные. Несмотря на то, что самец №2 быть инициатором большинства зарегистрированных внутригрупповых контактов, он держался в отдалении от остальных взрослых особей, проявляя мирный интерес к детенышу, самцу №1 и к самке.

Группа №2

В группе №2 социальные взаимодействия были представлены всеми типами: мирные, нейтральные, агрессивные, половые и игровые. Общее количество контактов составило 66 (табл. 3), из которых большую часть составили мирные (70%), а 30% - другие типы контактов (рис. 7)

Табл. 3.

Распределение социальных контактов разных типов в группе №2

Группа №2	
Тип взаимодействия	Количество контактов
Мирные	47
Нейтральные	11
Половые	3
Агрессивные	4
Игровые	1
Всего контактов	66



Рис. 7. Распределение контактов разных типов в группе №2

Мирные взаимодействия в этой группе были представлены чисткой (особенно со стороны самца 1 к самке), обнюхиванием (назо–назальным, назо–медиальным, назо–анальным) и следованием самца №1 за самкой. Инициатором большинства мирных контактов во все дни наблюдения был самец №1 (рис. 8). Самец №2 за все дни наблюдений инициировал всего 4 мирных контакта. Самка являлась инициатором 12 контактов. Детеныши появлялись из домика редко, и проявляли мирный интерес исключительно к самке и друг к другу на пятый день наблюдений (4 и 2 контакта соответственно).

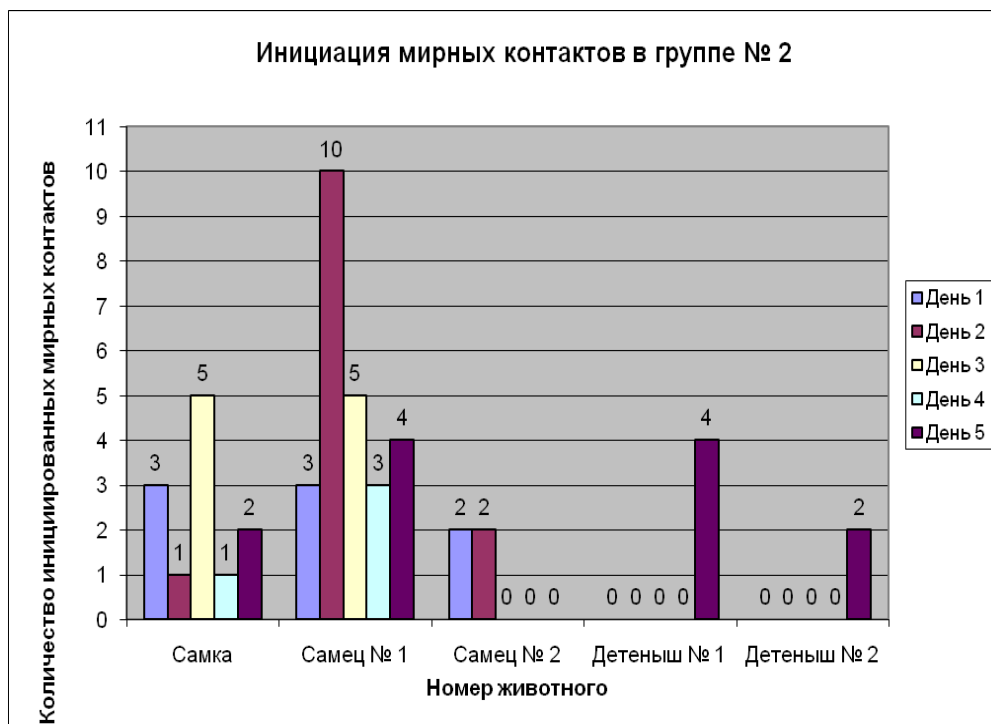


Рис. 8 Инициация мирных контактов в группе № 2

Нейтральных контактов в группе № 2 было зарегистрировано немного, взрослые члены группы инициировали их в равном количестве (рис. 9). Нейтральные контакты происходили исключительно возле миски, когда во время еды зверьки соприкасались боками. Однако чаще всего самец №1 кормился первым и в одиночестве, когда другие члены группы еще не вышли из домика.

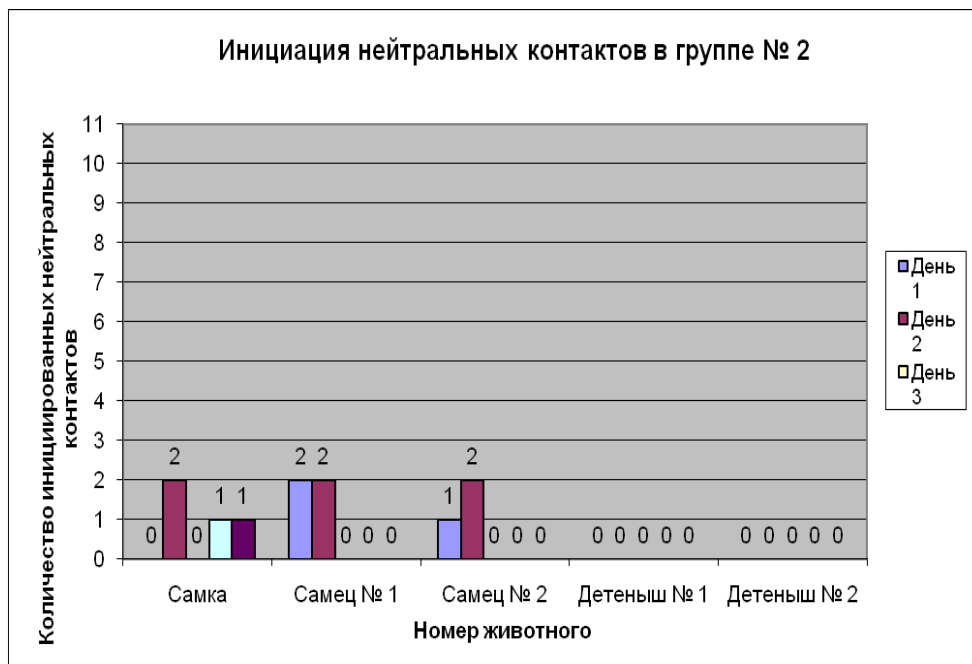


Рис. 9. Инициация нейтральных контактов в группе № 2

Агонистическое поведение в данной группе проявлялось как конкуренция за пищевой ресурс, таких контактов зарегистрировано всего 4, и все происходили на пятый день наблюдения. Инициаторами оказывались самка и самец 1 в равной степени, агрессия направлялась ими друг на друга: стычки происходили, при попытке самца 1 отобрать насекомое у самки и наоборот. Владелец лакомства реагировал сердитым «трещанием», иногда следовали удары лапами и, как правило, животное забиралось повыше или уходило в домик подальше от «посягающего» на еду.

Игровые взаимодействия мы наблюдали только между детенышами на пятый день наблюдения. Когда один покидал домик и сидел рядом со входом, другой пытался затащить его в домик за хвост.

Половое поведение встречалось редко, и только во второй день наблюдения; инициатором всегда выступал самец 1, реципиентом – самка, которая реагировала на его ухаживание нейтрально: сидела спокойно, занималась самостоятельной чисткой, иногда просто уходила.

Группа №3

В группе №3 мы наблюдали наибольшее количество социальных контактов – 176 (табл. 4), из них 87% – мирные, а 13% пришлось на нейтральные и агрессивные контакты (рис. 10)

Табл. 4.

Распределение социальных контактов разных типов в группе №3

Группа №3	
Тип взаимодействия	Количество контактов
Мирные	153
Нейтральные	20
Агрессивные	3
Всего контактов	176



Рис. 10 Распределение контактов разных типов в группе №3

Мирные контакты в этой группе чаще всего инициировал самец 1 (рис. 11). Он постоянно обнюхивал других членов группы (назо–назальное, назо – медиальное, назо–анальное обнюхивание), чистил (часто принудительно), следовал за самками, уделяя им много внимания во все дни наблюдения. Иногда при попытках обнюхать самку, которая ела насекомое, получал агрессивный ответ. Самки 1 и 2 инициировали 32 и 28 контактов соответственно; самец 2 и 3 – 36 и 15 контактов.

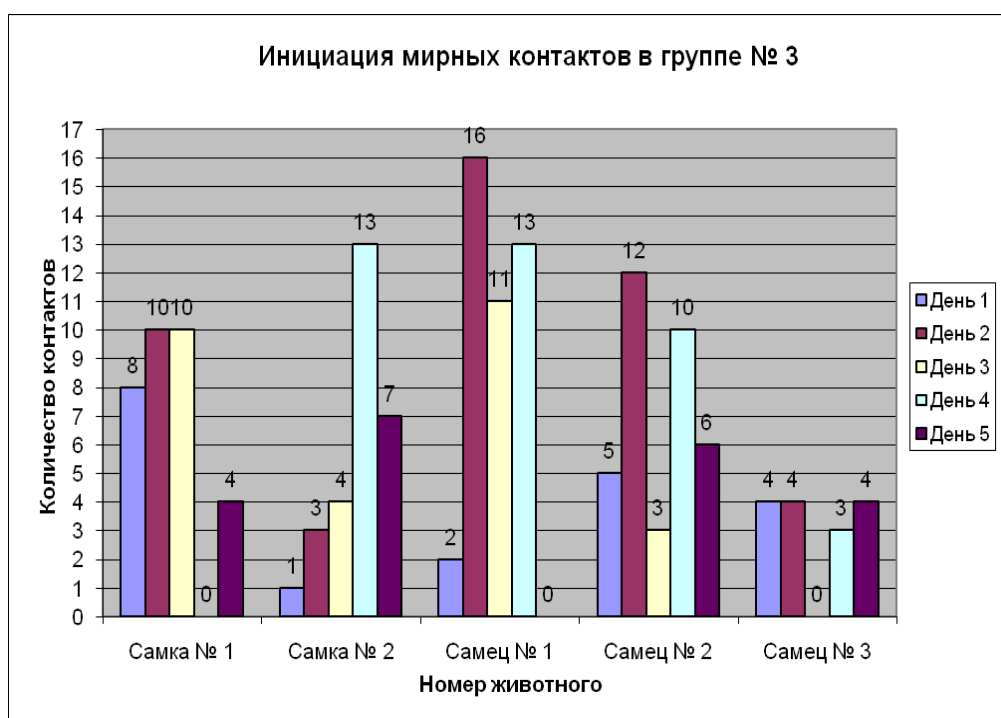


Рис. 11. Инициация мирных контактов в группе № 3

Нейтральных контактов мы наблюдали мало, чаще всего возле миски (рис. 12). После того, как в клетку ставили миску с едой, животные выходили и ели, сидя рядом. При этом друг на друга внимания не обращали, но соприкасались боками, хвостами и лапами. Самец 3 оказался инициатором большинства таких контактов: приходил к миске, возле которой уже кто-то кормился, устраивался рядом, не проявляя интереса к соседям.

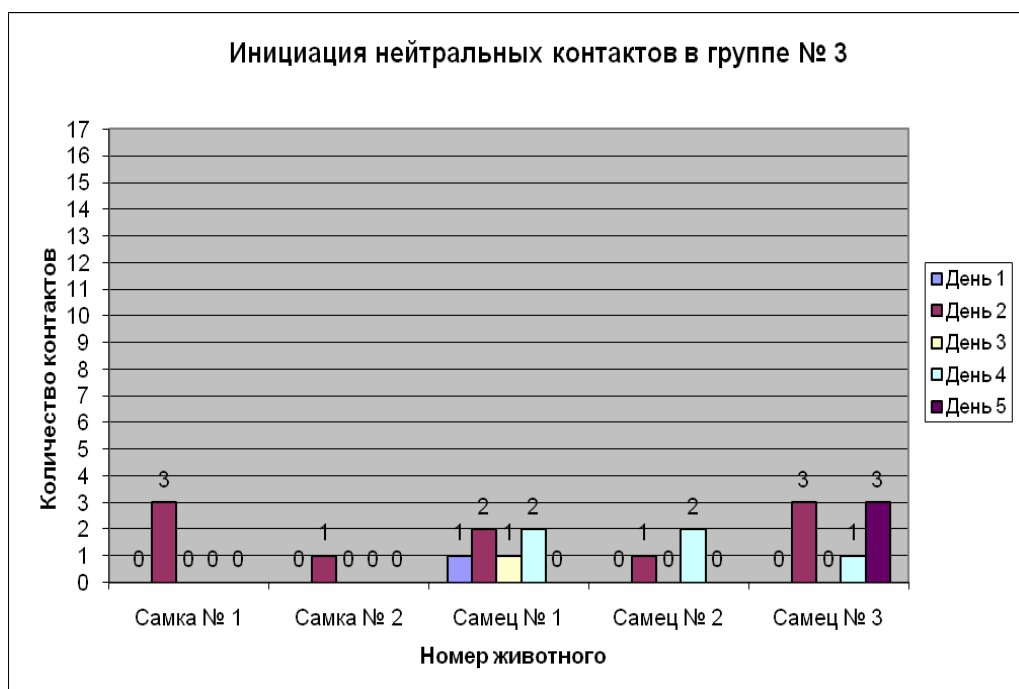


Рис. 12. Инициация нейтральных контактов в группе № 3

Агрессия в данной группе встречалась два раза, на четвертый и пятый день наблюдения. В четвертый день: когда животным предложили лакомство (саранчу), между теми, которым она досталась и теми, кто не успел, разгорелись агрессивные стычки. Самка 2 успела схватить лакомство и с трещанием и ударами лапами отбивалась от посягающих на него самки 1 и самца 1, после чего следовали погони. Также на пятый день между самкой 2 и самцом 3 встречались агрессивные стычки, на первый взгляд необоснованные: звери мирно обследовали пол клетки, но при приближении друг к другу «трещали», нападали друг на друга, били лапами и преследовали.

Таким образом, подавляющее число наблюдаемых контактов во всех трех группах носило мирный характер, агрессия встречалась обычно при конкуренции зверьков за лакомство, причем предлагаемые в качестве лакомства шарики не вызвали у животных интереса, тогда как лакомство – саранча вызывала иногда целые серии агрессивных стычек. В каждой группе

выделился наиболее социально активный зверек, таковыми оказались самцы: в группе № 1 – самец 2, в группе № 2 – самец 1, в группе № 3 – самец 1.

3.2. Взаимоотношения животных в группе

Группа № 1

Направленность социальных контактов в группе № 1 была распределена неравномерно (прил. 1, рис. 1). Как видно из социограммы, в первый день наибольшее количество контактов инициировал самец 2, чаще всего по отношению к самцу 1 и наоборот. Самка инициировала мирные контакты только к самцу №1.

Во второй день наблюдения также встречались только единичные мирные и нейтральные контакты, основным инициатором которых опять был самец 2 и направлены они были равномерно на всех членов группы (прил. 1, рис. 2). Несмотря на то, что в этот день мы предлагали животным лакомство (шарики), особого интереса они у зверей не вызвали.

Только в третий день наблюдений был активен детеныш, он инициировал мирные контакты, направленные на самку. Также примерно равное количество мирных контактов инициировал самец 2 к самке и самец 1 к детенышу (прил. 1, рис. 3).

В четвертый и пятый дни наблюдения животные были малоактивны и контактов вне домика не происходило. Животные выходили по одному (в основном это был самец 1 и самка), ели и возвращались в домик, и даже лакомство на четвертый день (саранча) не спровоцировало повышения активности в этой группе.

Таким образом, общая социограмма для группы № 1 по результатам трех дней наблюдений выглядит следующим образом (рис. 13):



Рис. 13 Социальные контакты в группе № 1. Общая социограмма. Условные обозначения: ♀ - самка; ♂ - самец; Juv – детеныш. Пунктирные стрелки (---►) – количество контактов равно 1 - 2; сплошные тонкие стрелки (—►) – количество контактов от трех до девяти; сплошные жирные стрелки (—►): количество контактов от десяти и более.

В результате наблюдений мы выяснили, что самец 2 был инициатором большинства контактов, которые были преимущественно направлены на самку и самца 1. Самец 1 направлял контакты на всех животных группы, отдавая предпочтение самке (приложение 2, табл. 1).

Наибольшее количество контактов со стороны членов группы было направлено на самку и самца 1 (табл. 5).

Табл. 5

Количество контактов, направленных на членов группы № 1

Реципиент	Количество контактов, направленных на реципиента
♀ 1	18
♂ 1	16
♂ 2	4
Juv	8

Группа № 2

Из этограммы (прил. 1, рис. 4) видно, что в первый день наблюдений наибольшее количество контактов инициировал самец 1 по направления к самке, в то время как самка уделяла внимание обоим самцам, которые реагировали на нее мирно. Однако, когда самка попыталась отобрать у самца 3 сверчка, получила агрессивный ответ: самец с «трещанием» скрылся в домике. Детеныши были неактивны.

На второй день наблюдений в качестве эксперимента животным было предложено лакомство (шарики из креветок, меда и творога), однако звери отнеслись к угощению спокойно. Инициатором большинства контактов в этот день был самец 1, его активность была направлена на самку (встречались даже половые взаимодействия: вылизывание аногенитальной области и попытки садок, на что самка либо не обращала внимания, либо мирно обнюхивала самца) (прил. 1, рис. 5). Самец 2 был малоактивен, держался в отдалении от остальных членов группы, инициировал всего два мирных и два нейтральных контакта, направленных на самку и самца 1. Детеныши из домика не выходили.

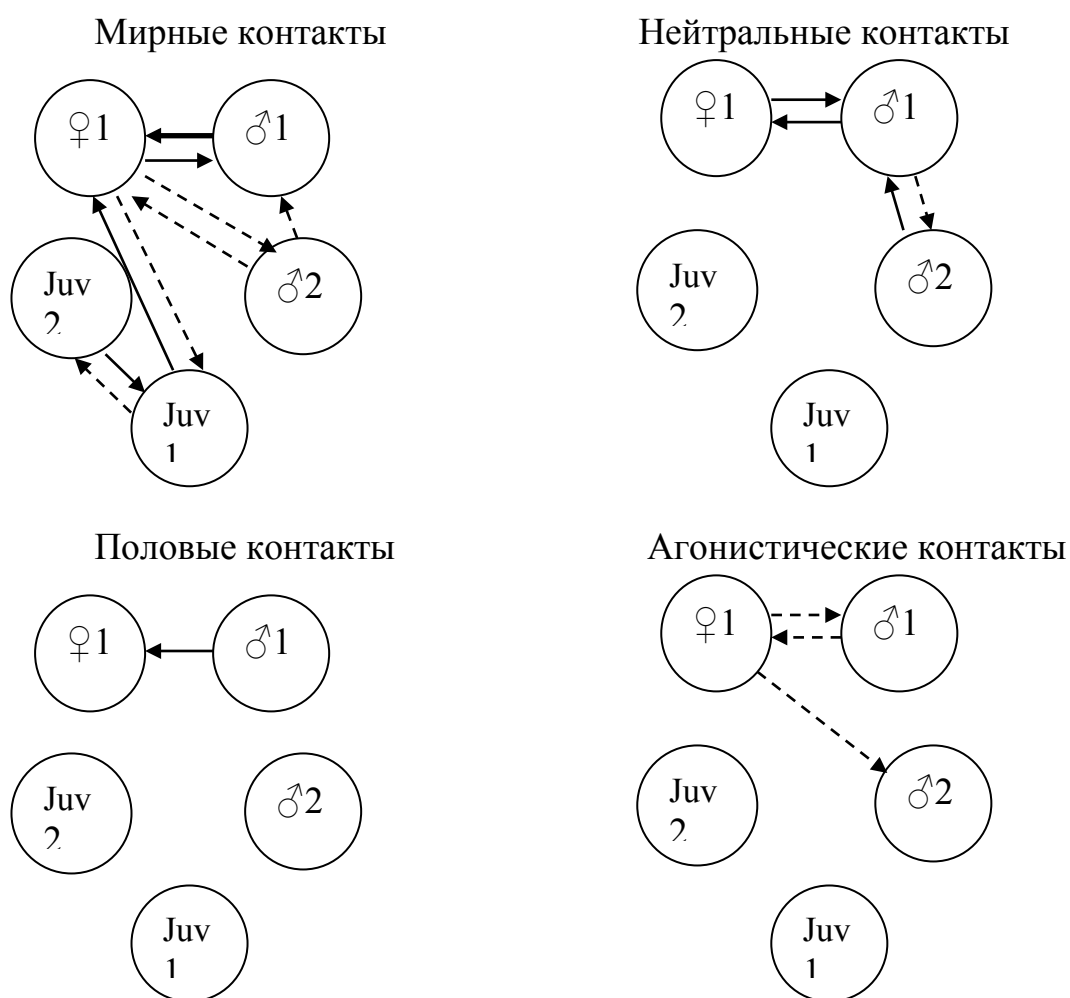
В третий день в данной группе мы наблюдали исключительно мирные контакты, инициаторами которых были самка 1 и самец 2 по отношению друг к другу: взаимное обнюхивание, исследование, чистка. Самец 3 и детеныши из домика не выходили (прил. 1, рис. 6).

На четвертый день мы предложили животным в качестве лакомства саранчу. Угощение досталось самке и самцу 1. Самец 3 был неактивен, детеныши также из домика не показывались. Основные контакты внутри группы (мирные) инициировал самец 2 по отношению к самке (прил. 1, рис. 7).

В пятый день наблюдения были активны все члены группы, кроме самца 2, так и не появившегося из домика. Снова большинство контактов инициировал самец 1, направлен его интерес был исключительно к самке.

Кроме мирных взаимодействий, между этими двумя животными встречались и агрессивные: когда самец 1 пытался отобрать у самки сверчка и наоборот. Звери сердито «трещали», после чего следовали удары лапами и преследование. Между детенышами были отмечены игровые контакты: когда один пытался затащить другого в домик за хвост (прил. 1, рис. 8).

Таким образом, общая социограмма для группы № 2 по результатам пяти дней наблюдений выглядит следующим образом (рис. 14):



Игровые контакты

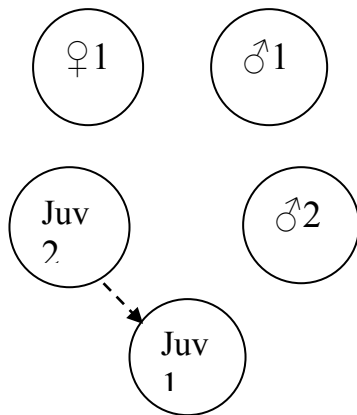


Рис. 14. Социальные контакты в группе № 2. Общая социограмма. Условные обозначения: см. рис. 13.

В результате наблюдений мы выяснили, что самец 1 наибольшее количество контактов направил самке. Самец 2 часто предпочитал оставаться в домике, в то время как другие взрослые члены группы были активны. Контакт инициировал мало, направлены они были больше на самца 1 (5 контактов) и в меньшей степени на самку (2 контакта), обычно держался в отдалении (прил. 2, табл. 2).

Наибольшее количество контактов со стороны членов группы было направлено на единственную самку, наименьшее – на самца 2 и детенышей. (табл. 6):

Количество контактов, направленных на членов группы № 2

Реципиент	Количество контактов, направленных на реципиента
♀ 1	38
♂ 2	20
♂ 3	3
Juv 4	4
Juv 5	1

Группа № 3

В группе № 3 контакты оказались распределены хаотично. На социограммах (прил. 1, рис. 9, 10, 11, 12, 13) приведены данные по направленности социальных контактов в дни наблюдений. Как видно из социограммы, в первый день наибольшее количество контактов инициировала самка 1: мирные контакты, направленные на всех членов группы (чистка и обнюхивания). Другие животные реагировали также мирно, обнюхивали ее в ответ и чистили. Нейтральный контакт отмечен всего один: между самцом 1 и самцом 2 возле миски (прил. 1, рис. 9).

На второй день наблюдения животным предложили лакомство (шарики). Активны были все животные, однако наибольшее количество социальных контактов инициировал самец 1; в основном его мирный интерес был направлен на самок, в основном на самку 1 (10 контактов), 4 контакта на самку 2. Самки отвечали также мирным обнюхиванием либо игнорировали самца. Лакомство не вызвало у зверей особого интереса (прил. 1, рис. 10).

В третий день наблюдений снова наиболее социально активным оказался самец 1. Он инициировал большую часть мирных и нейтральных

контактов, реципиентом которых были самка 2 и самец 2 в равной степени. Самка 1 отвечала на его интерес мирным обнюхиванием и чисткой, самец 2 игнорировал, интересуясь больше самкой 2 (прил. 1, рис. 11). В целом группа была мало активна, выходили всего три животных, и при попытке зайти в домик их встречали агрессивным «трещанием» находящиеся там зверьки.

В четвертый день наблюдений животным было предложено лакомство (саранча), что вызвало всплеск агрессивных контактов, в основном между самцом 1 и самкой 2: лакомство досталось самке, и самец пытался подобраться поближе к самке, чтобы отобрать, на что самка отвечала «трещанием», ударами лапами, пыталась залезть повыше от «посягателя». В итоге самец оторвал кусочек от насекомого в лапах самки. Кроме того, самка 2 среагировала агрессивно и на самку 1 в ответ на мирное обнюхивание. Мирные контакты были распределены хаотично, наибольшее их количество инициировали самка 2 и самец 1 (по 13 контактов), интересуясь всеми членами группы, кроме самца 3: на него был направлен всего один мирный контакт со стороны самца 2 (прил. 1, рис. 12).

В пятый день наблюдений наиболее активными оказались самка 2 и самец 3. Большая часть их контактов носила мирный характер по отношению к другим членам группы, однако между этими двумя животными встречалась агрессия: звери исследовали подстилку клетки и неожиданно несколько раз друг на друга нападали с «трещанием», ударами лапами и погоней. Самец 1 не инициировал социальных контактов вообще (прил. 1, рис. 13).

Таким образом, общая социограмма для группы № 3 по результатам пяти дней наблюдений выглядит следующим образом (рис. 15):

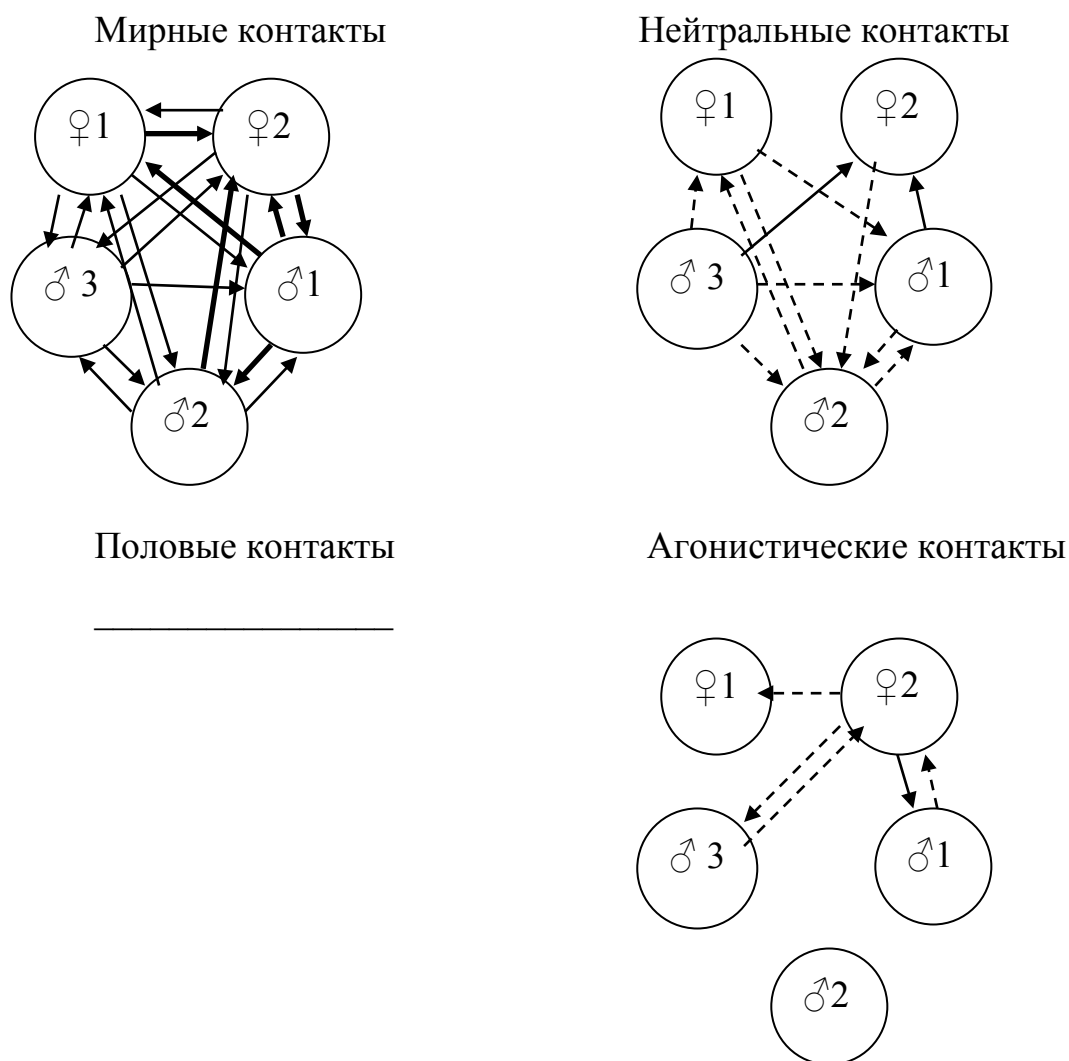


Рис. 15. Социальные контакты в группе № 3. Общая социограмма. Условные обозначения: см. рис. 12.

В результате наблюдений мы выяснили, что активнее всех инициировал контакты самец 1, а наименее социально активным оказался самец 3. Он часто предпочитал держаться в отдалении, выходил из домика позже всех, контактов инициировал мало (прил. 2, табл. 3).

Наибольшее количество контактов со стороны членов группы было направлено на самку 2, и наименьший интерес членов группы вызывал самец 5 (табл. 7).

Количество контактов, направленных на членов группы № 3

Реципиент	Количество контактов, направленных на реципиента
♀ 1	39
♀ 2	55
♂ 1	33
♂ 2	34
♂ 3	15

Таким образом, картина распределения контактов в трех группах имеет свои сходства и различия. Во всех группах идет преобладание мирных и нейтральных контактов, но их направленность различается. В случае третьей группы они распределены дихотомично, тогда как в первых двух группах четко выделяется пара зверей, направляющих друг на друга максимальное количество контактов.

3.3. Основные закономерности в использовании пищевых ресурсов и гнездовой камеры членами группы

В ходе наблюдений мы вели дневник, в котором отмечали порядок выхода и входа зверьков в домик (начало и конец активности) и очередность подхода к миске.

Группа №1

В этой группе в течение трех дней наблюдения первой из домика выходила самка замени на (табл. 8), она же первой подходила к кормушке, и ей же доставались насекомые и лакомство, если другие зверьки долго оставались внутри домика. Чаще всего следом за самкой выходил самец 1.

Табл. 8.

Очередность выхода из домика в группе № 1

№ дня	№ первого зверька
1	♀
2	♀
3	♀
4	♂ 1
5	Juv

Самец 2 предпочитал подходить к кормушке, только когда остальные поедят, и, если самец 1 оставлял метки лобной железой, после его ухода метил там же.

Как показали наблюдения, очередность подхода животных к миске совпала с очередностью выхода из домика: кто первым вышел, тот первым шел к миске (табл. 9).

Табл. 9.

Очередность подходов к миске по дням в группе № 1

Номер наблюдения	Номер зверя, первым подошедшего к миске
1	♀ 1
2	♀ 1
3	♀ 1
4	♂ 2

Группа №2

В группе № 2 на протяжении первых четырех дней, первым выходил самец 1 (табл. 10). Он же первым подходил к миске. За ним обычно сразу выходила самка, зверьки вместе ели, чистились.

Табл. 10.

Очередность выхода из домика в группе № 2

№ дня	№ первого зверька
1	♂ 2
2	♂ 2
3	♂ 2
4	♂ 2
5	♀ 1

Самец 3 либо вообще не выходил из домика во время активности остальных зверьков, либо выходил на непродолжительный отрезок времени, мало контактируя с остальными членами группы.

Детеныши в силу возраста были не очень активны, чаще всего они просто высовывались из домика и наблюдали, что делают остальные зверьки, либо вылезали на крышу домика и лазали по решетке клетки и потолку, иногда играя друг с другом (затаскивали друг друга в домик за хвост).

Очередность подхода к миске совпала с очередностью выхода из домика (табл. 11).

Табл. 11.

Очередность подходов к миске по дням в группе № 2

Номер наблюдения	Номер зверя, первым подошедшего к миске
1	♂ 1
2	♂ 1
3	♂ 1
4	♂ 1
5	♀

Группа №3

В группе № 3 очередность выходов из домика в разные дни была разной (табл. 12):

Табл. 12

Очередность выхода из домика в группе № 3

№ дня	№ первого зверька
1	♂ 3
2	♂ 2
3	♂ 2
4	♀ 2
5	♀ 1

Наибольшую активность проявлял самец 2. Также очень активной оказалась самка 1: дольше всех оставалась вне домика, даже когда все остальные члены группы удалялись внутрь для чистки и отдыха.

Очередность подхода животных к миске не совпала с очередностью выхода из гнездового домика (табл. 13):

Табл. 13.

Очередность подходов к миске по дням в группе № 3

Номер наблюдения	Номер зверя, первым подошедшего к миске
1	♀ 1
2	♂ 3
3	♀ 2
4	♀ 2
5	♀ 1

Таким образом, по нашим наблюдениям, в первых двух группах очередность выхода из домика и подхода к миске совпадали: зверьки выходили уже после того, как в клетку поставили миску, и первый вышедший из домика первым делом шел есть. Однако в группе № 3 звери выходили и до постановки еды, и далеко не всегда первый вышедший из домика зверек первым приходил к миске.

3.4. Обсуждение результатов

3.4.1. Внутригрупповые отношения карликовых сумчатых летяг

Из литературных данных, нам известно, что карликовые сумчатые летяги – социальные, территориальные животные, живущие семейными группами, происходящими от родительской пары. Каждая группа занимает относительно большую территорию. Молодые особи, чаще самцы, по достижении половозрелости группу покидают (Jackson, 2003). В условиях неволи были отмечены случаи, когда молодых животных из группы изгоняли (Кондратьева, Ильченко, 2010). Это происходило после того, как молодые самцы начинали участвовать в размножении внутри группы. Изгнанная пара переселялась в отдельный домик, их активность не совпадала с активностью остальных членов группы, часто наблюдали агрессивные контакты. Можно предположить, что в таких группах со сложной структурой взаимоотношений между животными, где в размножении участвует только один самец (Bradly, Stoddart, 1993), а остальные принимают участие в воспитании его детенышей, должна существовать иерархия. Интересно, как распределяются социальные роли в условиях искусственно созданной группы, где животные живут в небольших клетках и не имеют возможности расселиться. С этой целью мы

провели ряд исследований с тремя группами сумчатых летяг (группа №1 – 4 особи; группа №2 – 5 особей; группа №3 – 5 особей), чтобы понять закономерности в отношениях между членами группы, выявить их социальные роли и описать социальную структуру искусственной популяции.

Чтобы определить иерархическую структуру группы мы опирались на показатели доминантности (Гольцман, 1977): доступ к кормушке и характер взаимодействий зверька с остальными членами группы. В качестве критериев для выделения лидера мы использовали:

- количество инициированных зверьком контактов (всех типов);
- первенство в выходе из домика и в подходе к миске;
- поведение в созданной нами конкурентной ситуации (во время дачи лакомства);
- интерес к зверьку со стороны членов группы («доля внимания», направленного на предполагаемого доминанта (Гольцман, 1983));
- принималось во внимание субъективное мнение наблюдателя.

Таким образом, зверька, инициировавшего наибольшее количество контактов ко всем членам группы (то есть, наиболее социально активного), первым выходящего из домика и подходящего к миске, первым получающего лакомство и не делящего его ни с кем мы сочли возможным считать доминантом в конкретной группе – учитывая при этом гибкость системы доминирования – подчинения, при которой в разных ситуациях могут быть лидировать разные особи (Гольцман, 1983).

Группа № 1

Проведя серии наблюдений, мы смогли заключить, что в данной группе явный лидер еще не оформился. Самым активным инициатором социальных контактов был самец 2. Он проявлял большой интерес к самцу 1 и к самке, однако вместе с этим он часто предпочитал держаться в отдалении от остальных членов группы. Остальные звери не проявляли к нему интереса, большинство контактов членов группы были направлены на единственную самку.

Самец 1: в сумме число иницированных им контактов оказалось немногим меньше (всего на 5), чем контактов, иницированных самцом 2. В основном это произошло за счет того, что во второй день наблюдений самец 1 был неактивен. Интерес членов группы к самцу 1 был высок, в отличие от самца 2, к которому звери интереса не проявляли.

Самка часто первой выходила из домика и подходила к миске, ей доставалась большая часть лакомства, к ней остальные члены группы проявляли наибольший интерес. Однако вместе с этим данная самка не проявляла интереса ни к кому из животных в группе и иницировала наименьшее количество контактов по сравнению с остальными зверьками.

Детеныш в данной группе был малоактивен, большую часть времени находился в домике, где и происходило его основное общение с членами группы. Во время его непродолжительных выходов из гнезда основной интерес малыша был направлен на самку.

Из наблюдаемого можно сделать вывод, что, возможно, группа находится на стадии изменения существовавшей социальной иерархии, несмотря на то, что агрессия, характерная для начальных стадий установления отношений (Лоренц, 1994), отсутствовала. Возможно, самец 1 являлся доминантом в группе № 1, но у него появился сильный соперник – самец 2, которому он постепенно стал «уступать позиции». Пяти дней наблюдения оказалось недостаточно для четкого выявления внутренней

иерархии группы №1, так как два из этих дней животные были малоактивны. Благодаря тому, что за животными были продолжены наблюдения, не вошедшие в данную работу, стало известно, что через 7 месяцев в группе возник серьезный конфликт между самцом № 1 и самцом № 2. Молодой самец 2 стал проявлять агрессию по отношению к доминанту, были отмечены драки. Серьезные покусы привели к необходимости отсадить самца № 2. После этого самка забеременела и благополучно выкормила детеныша. Все это подтверждает наше предположение, что структура группы была расшатана и начинала меняться – возможно, это связано со старением лидера (самца 1) и взрослением молодого самца № 2, готовившегося занять положение доминанта. В природе такой самец отселится бы и основал свою семью, либо ушел бы старший самец.

Полученные нами данные об иерархии группы № 1 согласуются с данными, полученными при наблюдениях за летягами в природных условиях (Jackson, 2003) о том, что молодые самцы по достижении половозрелости либо покидают группу, либо занимают место доминанта. В условиях зоопарка животным расселяться некуда, и в данной группе впоследствии мы наблюдали серьезные конфликты между молодым самцом и взрослым доминантом, приведшие к серьезным травмам молодого зверька и его гибели. В Московском зоопарке были также зарегистрированы другие случаи изгнания молодых животных из группы (Кондратьева, Ильченко, 2010), однако их успевали отселить во избежание покусов и травм. Таким образом, в группах карликовых сумчатых летяг только один самец становится доминантом и не терпит наличия в группе другого половозрелого самца. У некоторых мелких млекопитающих, которым свойственны отношения доминирования – подчинения зачастую социальные роли могут распределяться: например, в группах больших и монгольских песчанок с несколькими самцами функции «главного» самца распределяются между другими самцами, усложняя иерархическую систему (Гольцман и др., 1977).

Группа № 2

Во второй группе за пять дней наблюдений мы смогли выявить явного доминанта – им оказался самец 1. Этот самец в течение четырех дней из пяти первым выходил из домика и подходил к кормушке, ему доставалось лакомство. Он инициировал наибольшее количество социальных контактов (в том числе агрессивных, в случае конкуренции за лакомство, и половых), направленных на единственную самку в группе.

Самец № 2 редко выходил из домика, предпочитал держаться в отдалении от остальных членов группы, инициировал небольшое количество контактов, направленных поровну к самцу 1 и к самке. Остальные члены группы данным самцом не интересовались: на него обращала внимание только самка, и то редко.

На самку было направлено наибольшее количество контактов со стороны всех членов группы, она же проявляла мирный интерес к самцу 1 и практически не обращала внимания на остальных зверей. Самка всегда выходила из домика сразу следом за самцом 1 и оставалась активна вместе с ним.

Детеныши в данной группе в силу возрасте обычно оставались в гнездовом домике во время активности взрослых, вылезая ненадолго. Основные контакты детенышей с другими членами группы происходили внутри домика; вне домика интерес малышей был направлен на самку и друг на друга.

Таким образом, складывается картина устойчивой групповой структуры, в которой можно выделить доминирующую особь (самец 1), субдоминанта (самка) и подчиненного зверька (самец 2).

Интересно, что доминант, самец 1, был гораздо крупнее других членов группы. Есть данные, что доминирующие самцы карликовых сумчатых летяг могут весить на 20 % больше субдоминантов (Tyndale-Biscoe, 2005).

Полученные результаты согласуются с данными, полученными при наблюдении за карликовыми сумчатыми летягами в естественной среде обитания: это семейная группа с четко организованной иерархией, где размножается только один самец, а остальные члены группы – детеныши семейной пары – по мере взросления принимают участие в социальной жизни группы, помогая выращивать потомство. У каждого зверька в группе – своя социальная роль (Bradly, Stoddart, 1993).

В такой группе с установленной иерархией животные мирно уживаются, практически не иницируя агонистических контактов, что подтверждает одну из функций социальной иерархии – сведение к минимуму внутривидовой агрессии (Брагин и др., 2009).

Таким образом, социальная организация летяг группы № 2 оказалась наиболее приближенной к таковой в естественных условиях.

Группа № 3

В группе № 3 наибольшую социальную активность проявлял самец 1: он – лидер по количеству инициированных контактов (в основном, мирно – нейтральных). Однако из домика он первым не выходил и к миске также приходил позже остальных.

Наибольшим количеством внимания со стороны членов группы пользовались самки. На них (особенно на № 2) было направлено основное количество контактов (мирно – нейтральных). В то же время только самки проявляли агрессию по отношению к остальным. Обе они первыми приходили к миске (за исключением одного дня), съедали самое вкусное – насекомых. Самка 1 была активна дольше всех зверей, исследовала клетку и подстилку, часто чистила ♀ 2 и других, иногда принудительно (животные реагировали спокойно).

Чаще других первым из домика выходил самец 2, однако к миске не подходил или подходил позже остальных.

Наименьшую активность проявлял самец 3: меньше всех контактов, и другие члены группы им не интересовались.

Таким образом, доминанты в данной группе по нескольким факторам оказались разными: по наибольшей активности (двигательной), чисткам и подходам к миске доминант – самка 1. По наибольшему интересу со стороны группы, проявлению агрессии и подходам к миске субдоминант – самка 2. По наибольшей социальной активности – самец 3. В этой группе можно говорить, что четкая структура ещё не создана. Возможно, причиной такой нечеткой структуры является то, что группа была создана относительно недавно (1,5 года назад) из неродственных половозрелых особей.

Такие же данные известны из литературных источников: карликовые сумчатые летяги в природе живут семейными группами, которые ведут свое начало от одной родительской пары. Именно в таком случае в группе формируется своя четкая иерархия (Jackson, 2003). В случае же формирования группы из неродственных особей даже через полтора года социальная структура группы не установилась полностью, нет распределения ролей между членами группы, выделяется два лидера, структура является весьма неустойчивой, нередки проявления агрессии.

Таким образом, карликовые сумчатые летяги – это вид с крепкими семейными связями. Поведение всех животных зависит друг от друга и меняется в зависимости от ситуации.

3.4.2. Поведение животных при даче лакомства и общие закономерности социального поведения, характерного для карликовых сумчатых летяг в условиях неволи

На второй и четвертый дни наблюдений за каждой группой мы проводили эксперимент, предлагая животным перед кормлением (в 9.30) лакомство (шарики из креветок, творога, печенья и нутряного сала и саранчу), и регистрировали контакты, происходившие в группе до 10.00 (до основного кормления). Подобный эксперимент провоцировал у зверьков конкуренцию за пищевой ресурс. Мы предположили, что поведение каждого животного в такой ситуации будет различаться в соответствии с его социальным статусом.

Однако зачастую животные выходили из гнездового домика только к 11.00, когда уже стояла миска с основной едой, поэтому в некоторых группах не удалось отметить поведение зверьков, конкурирующих за лакомство.

Шарики у летяг интереса не вызвали. Всем животным доставалось лакомство благодаря тому, что звери раскрошили шарики, раскидав кусочки по полу клетки. Те, кто не успел подойти к миске, собирали кусочки с подстилки. Возможно, такие шарики не являются для летяг лакомством.

Однако, когда в качестве лакомства предлагалась саранча, животные проявляли активный интерес, конкурировали за насекомых были отмечены агрессивные контакты. Наблюдения во всех трех группах показали, что лакомство доставалось тому зверьку, который первым выходил из домика (как правило, один и тот же самец – доминант, либо самка – субдоминант). «Обладатели» угощения съедали его и приходили к миске с основной едой. Подчиненные животные иногда предпринимали попытки утащить саранчу из лап поедающего ее зверька, однако такие попытки заканчивались сердитым «трещанием», ударами лапами, и доминант с лакомством забирался повыше.

В группе № 3 такие драки происходили между самкой 2 (субдоминант) и самцом 1 (одним из доминантов): животные пытались отобрать еду друг у друга, нападая с «трещанием». Среди других членов группы таких стычек не происходило.

Кроме того, по результатам, суммированным для всех групп, нами была выявлена интересная закономерность в инициации контактов: агрессивные взаимодействия в основном происходили между самкой и самцом, причем чаще всего инициатором выступала самка (рис. 16).

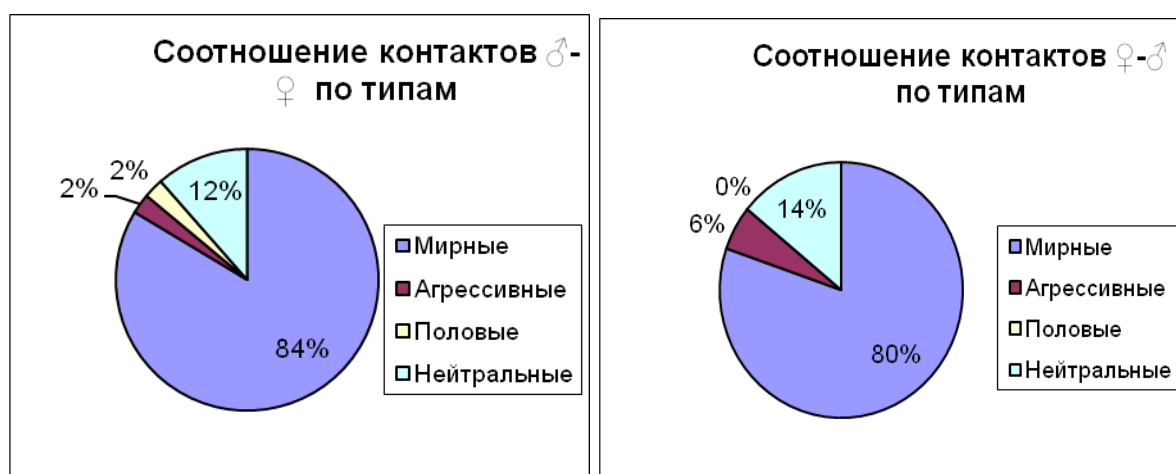


Рис. 16. Доли контактов разных типов, зарегистрированных в трех группах карликовых сумчатых летяг.

И совершенно не было агрессивных стычек между самцами (рис. 17):



Рис. 17. Доли контактов ♂-♂ разных типов.

По литературным данным (Гольцман, 1977, Лоренц, 1994), агрессивное поведение чаще всего свойственно животному, занимающему доминирующее положение (по наблюдениям сотрудников зоопарка, у сумчатых летяг это может быть не только самец, но и самка, что не свойственно летягам в естественных условиях), и направлено оно на поддержание существующей внутригрупповой иерархии. Однако доминантным самцам из трех групп агрессивное поведение было не свойственно. Доминант – самка оказалась только в одной группе, № 3, чему свидетельствуют: направленность мирных контактов других животных к этому зверю, маркировочное поведение доминанта, подходы к еде и выходы из домика. Однако для естественных групп летяг более характерен доминант – самец. Агрессия со стороны самок может быть также вызвана излишним вниманием со стороны самцов и её нежеланием или неготовностью к спариванию. По литературным данным, для карликовых сумчатых летяг характерна полигиния: один самец в течение сезона спаривается с несколькими самками (Lindenmayer, 2002). Однако в искусственных условиях зоопарка мы не смогли проверить эти данные: в группах № 1 и № 2 была всего одна самка, а в группе № 3, в которой самок было две, половых контактов не происходило.

Маркировочное поведение было выражено только среди самцов группы № 1, конкурировавших за положение доминанта. Известно, что запаховые метки являются одним из средств коммуникации между членами группы, и метки характерны для доминирующего самца, который метит как территорию, так и членов группы (Banks et al., 2010). Редкая встречаемость маркировочного поведения в группе № 3 объясняется тем, что в данной группе отсутствовал четко выраженный доминант. В группе № 2 с четко сложившейся социальной иерархией доминант также не оставлял меток.

Вокализация в исследованных группах проявлялась исключительно при агрессивных столкновениях между членами группы – зверьки

рассерженно «трещали». Для карликовых сумчатых летяг вокализация также имеет большое значение при коммуникации друг с другом. Описаны несколько типов голосовых сигналов: тьяканье, трещание, гудение, шипение, визг (Bays et al, 2006)

Таким образом, в устойчивых группах карликовых сумчатых летяг выделяется только один доминант – самец, самки обычно являются субдоминантами. Есть данные, что очень редко в естественных условиях в многочисленных группах могут доминировать два старших самца, которые охраняют территорию, агрессивны к чужакам и принимают участие в воспитании потомства (Nowak, 1999; Tyndale-Biscoe, 2005).

У некоторых мелких млекопитающих, живущих группами, которым свойственны отношения доминирования – подчинения, формируется похожая система доминантных рангов (Гольцман, 1977).

Подобный групповой образ жизни встречается у других мелких сумчатых, однако социальная структура их отлична от таковой у карликовых сумчатых летяг. В частности, группами живут представители семейств Petauridae и Phalangeridae: *Petaurus australis* образуют группы, включающие до 11 зверьков (Kavanagh, Rohan-Jones, 1982). Кольцехвостые поссумы (*Pseudocheirus peregrinus*) являются «полусоциальными» зверьками, живущими колониями, однако в одном гнезде могут уживаться не более трех особей – остальные располагают свои гнезда в непосредственной близости от соседей (Thomson, Owen, 1964, цит. по Kavanagh, Rohan-Jones, 1982; Nowak, 1999). Гигантские летучие кустусы (*Petauroides volans*) обитают колониями или группами в сезон размножения, однако у этих зверьков самки и самцы имеют свою территорию, причем территория самцов может перекрывать владения самок (Nowak, 1999). У близкого вида, *Petaurus australis*, популяции делятся на небольшие пары или группы, проживающие каждая на своей территории. Пары стабильны и моногамны, группы немногочисленны (один самец и одна – две самки), доминирующий самец также метит территорию и

членов группы (Nowak, 1999; Tyndale-Biscoe, 2005). Таким образом, *Petaurus breviceps* является самым социальным видом среди мелких сумчатых. Была замечена закономерность: чем меньше размер тела представителей вида, тем большую склонность к сбиванию в группы они проявляют. Ученые предполагают, что социальное поведение является главным фактором, регулирующим количество особей данных видов (Tyndale-Biscoe, Calaby, 1975, цит. по Kavanagh, Rohan-Jones, 1982)

Выводы и практические рекомендации

Проведенные наблюдения позволили нам сделать следующие выводы:

1. В группах карликовых сумчатых летяг в условиях неволи социально активен каждый зверек. Количество контактов, инициированных каждым членом группы, различается в зависимости от его положения во внутригрупповой иерархии: и инициатором и реципиентом контактов чаще является доминирующая особь.

2. Подавляющее число внутригрупповых контактов носят мирный характер. Агрессия в группе проявляется редко, игровое поведение характерно только для детенышей. Наибольшее количество контактов в группах направлено на самок, при этом в наблюдаемых группах доля половых взаимодействий была невелика.

3. В каждой группе существует своя система доминантных рангов. Чаще всего доминирующее положение занимает взрослый самец. Так же в группе возможно появление 2-х доминирующих особей.

4. Наиболее социально устойчивой группой можно считать ту, где есть четкое распределение ролей, существует семейная пара, детеныши и подчиненные особи.

Практические рекомендации по формированию групп карликовых сумчатых летяг (*Petaurus breviceps*) в условиях неволи

С целью демонстрации активных, здоровых животных в зоопарке наиболее эффективным является формирование групп из семейной пары (самец и самка) и их детенышей, которые впоследствии будут принимать участие в социальной жизни семьи. При этом необходимо следить за подрастающими молодыми самцами, чтобы предотвратить их стычки с доминантом. Таких зверей необходимо вовремя отсаживать.

Формирование группы из неродственных особей нецелесообразно: в такой группе не устанавливается устойчивая система доминантных рангов (в исследованной нами группе № 3 иерархия не установилась даже через полтора года после ссаживания зверьков). Группа оказывается неустойчивой, социальные контакты внутри нее распределяются хаотично; чаще, чем в других группах, встречается агрессия. Такая организация группы не свойственна природным условиям.

Подробное изучение социального поведения животных является непременным условием для обеспечения наилучших условий содержания, позволяющих сформировать стабильные, четко организованные, активные группы.

Список литературы

1. Бабицкий А.Ф., Чабовский А.В., Савинецкая Л.Е. Сроки наземной активности, наживровки и смертность крапчатого суслика в зависимости от плотности: межполовые различия// Суслики Евразии (роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия. М., 2005. С. 37-39.
2. Брагин А.В., Осадчук Л.В., Осадчук А.В. Симметричные территориальные условия и доминантно-субординантные отношения у самцов лабораторных мышей (*Mus musculus*) в модели социального доминирования// Зоологический журнал, 2009, т.88, №3, с. 344-356.
3. Брагин А.В., Осадчук Л.В., Осадчук А.В. Экспериментальная модель формирования и поддержания социальной иерархии у лабораторных мышей// Журн. высш. нерв. деят., 2006, т. 56, №3, с. 412-419.
4. Вахрушева Г.В. , Ильченко О.Г., Кондратьева Л.В. Искусственное выкармливание карликовой сумчатой летяги *Petaurus breviceps*// Науч. исслед. в зоол. парках, в.20, Москва, 2006, с. 44-50.
5. Гашинский А.В. Социальная жизнь искусственно созданной группы винторогих козлов (*Capra falconeri*) в условиях Московского зоопарка// Науч. исслед. в зоол. парках, в.24, Москва, 2008, с. 103-116.
6. Гольцман М.Е. Социальный контроль поведения млекопитающих: ревизия концепции доминирования// Итоги науки и техники, серия «Зоология позвоночных», т. 12, Проблемы этологии наземных позвоночных, М., 1983, с. 71-150.
7. Гольцман М.Е., Наумов Н.П., Никольский А.А. и др. Социальное поведение большой песчанки (*Rhombomys opimus* Lichf)//Поведение млекопитающих: Вопросы териологии. М.: Наука, 1977, с. 5-69.

8. Громов В.С. Социальная организация семейных групп монгольской песчанки (*Meriones Unguiculatus*) в естественных поселениях// Зоологический журнал, 1981, т. IX, вып. 11, с. 1683-1693.
9. Громов В.С. Социальная структура семейных групп общественной полевки (*Microtus socialis*) в условиях лабораторного и вольерного содержания// Зоологический журнал, 2003, том 82, №1, с. 94-103.
10. Громов В.С. Социальное поведение обыкновенной полевки, *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolae), в семейных группах в условиях лабораторного содержания // Зоологический журнал, 2004, том 83, №4, с. 493-502.
11. Громов В.С., О.Г.Ильченко Использование пространства и социальная организация у светлой песчанки (*Gerbillus Perpallidus*) в условиях полувольного содержания// Зоологический журнал, 2007, том 86, №9, с. 1131-1140.
12. Дарвин Ч. О выражении эмоций у человека и животных. Спб.: Питер, 2001. 320 с.
13. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Собрание сочинений. М.: Терра, 2009.
14. Зоренко Т.А., Рутовская М.В. Репертуар социального поведения дальневосточных полевок (*Microtus fortis*, Rodentia, Arvicolinae)//Зоологический журнал, том 85, №8, Москва, 2006, с. 983-997.
15. Кондратьева Л.В. Поведение карликовой сумчатой летяги (*Petaurus breviceps*, Waterhouse, 1839) при содержании групп в неволе// МГУ, биологический ф-т, кафедра зоологии позвоночных, Москва, 2005. – 81 с.
16. Кондратьева Л.В., Ильченко О.Г. Поведение карликовой сумчатой летяги (*Petaurus breviceps*) в условиях Московского зоопарка. I.

- Элементы поведения// Науч. исслед. в зоологич. парках, в.22, Москва, 2007, с. 88-113.
17. Кондратьева Л.В., Ильченко О.Г., Вахрушева Г.В. Сумчатые животные в Экспериментальном отделе мелких млекопитающих Московского зоопарка// Науч. исслед. в зоологич. парках, в.24, Москва, 2008, с. 63-76.
18. Крученкова Е.П. Материнское поведение млекопитающих. М., Красанд, 2009. – 208 с.
19. Литвинов Ю.Н., Сенотрусова М.М., Демидович П.А. Общие параметры организации лесостепных сообществ грызунов//Зоологический журнал, том 85, №11, Москва, 2006, с. 1362-1369.
20. Мак-Фарленд Д. Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция: Пер. с англ. – М.: Мир, 1988. – 520 с.
21. Меркулова Л.В., Вахрушева Г.В., Ильченко О.Г. Изменение поведения *Dasyuroides burnei* в процессе формирования группы в условиях неволи// Науч. Исслед. в зоологич. парках, в. 4, М., 1998, с. 176-183.
22. Мешик В.А. Подходы к изменению состава пар и групп приматов при содержании в неволе// Науч. исслед. в зоологич. парках, в. 26, Москва, 2010, с. 112-122.
23. Мешик В.А., Орбачевская И.Ю., Кудрин В.С. Социальное поведение и уровень гормонов стресса у лемуридов при содержании в группе// Науч. исслед. в зоологич. парках, в.11, Москва, 1999, с. 97-104.
24. Осадчук А.В., Науменко Е.В. Генетико-эндокринные механизмы дифференциального размножения в микропопуляциях у самцов лабораторных мышей// Докл. АН СССР, 1986: т. 268, № 4. – С. 983-987.
25. Осадчук А. В. В кн.: Онтогенетические и генетико- эволюционные аспекты нейроэндокринной регуляции стресса. Новосибирск: Наука, 1990. С. 160- 170.

26. Панов Е.Н. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных// Итоги науки и техники, серия «Зоология позвоночных», т. 12, Проблемы этологии наземных позвоночных. М., 1983, с.5-70.
27. Попов С.В., Ильченко О.Г. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за животными в неволе (издание 2, расширенное и исправленное). М., 2005. – 53 с.
28. Соколов В. Е. Систематика млекопитающих: Учебное пособие для биол. специальностей вузов. – М.: Высшая школа, 1979. – 528 с.
29. Соколов В.Е. Систематика млекопитающих (отряды Однопроходных, Сумчатых, Насекомоядных, Шерстокрылов, Рукокрылых, Приматов, Неполнозубых, Ящеров). Москва: "Высшая школа", 1973. – 430 с.
30. Соколов В.Е. Избранные труды: в 2-х т. Т.1. Морфология, систематика, фаунистика, эволюция млекопитающих/ РАН. Отд-ние биол. наук. Ин-т пробл.экологии и эволюции им.А.Н.Северцова М.: Наука, 2002. – 293 с.
31. Тинберген Н. Поведение животных: Пер. с англ. М.: Мир, 1985. – 192 с.
32. Тинберген Н. Социальное поведение животных: Пер.с англ. М.: Мир, 1993. – 149 с.
33. Хайнд Р. 1975. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир. – 855 с.
34. Чикурова Е.А. Особенности социального поведения самцов зубра (*Bison bonasus*)// Зоологический журнал, 2008, том 87, №8, с.1012-1018.
35. Чистова, Т.Ю. Особенности внутривидовых отношений рыжей полевки: результаты наблюдений в природе// Докл. РАН. – 2002. – 382, №5. – С. 714-717.
36. Эрнандес-Бланко Х.А., Поярков А.Д., Крутова В.И. Организация семейной группы волков (*Canis lupus lupus*) в воронежском биосферном заповеднике// Зоологический журнал, том 84, № 1. Москва, 2005, с. 80-92.

37. Banks R.E., Sharp J.M., Doss S.D., Vanderford D.A., 2010. Exotic small mammal care and husbandry. Wiley-Blackwell: 180.
38. Bays T.B., Lightfoot T., Mayer J. (eds.), 2006. Exotic Pet Behavior: Birds, Reptiles and Small Mammals// Saunders, St. Louis, MO, pp. 328-340.
39. Darwin C., 1929. The origin of species by means of natural selection, or, The preservation of favored races in the struggle for life. Erres e Esses Lda: 538.
40. Fleming, M.R., 1980. Thermoregulation and torpor in the sugar glider, *Petaurus breviceps* (Marsupialia: Petauridae)// Australian Journal of Zoology 28. 521-534.
41. Gosling L.M., Roberts S.C., Thornton E.A., Andrew M.J., 2000. Life history costs of olfactory status signaling in mice. Behavioural Ecology and Sociobiology 48: 328-332.
42. Guhl A.M., Alley W.C., 1944. Some measurable effects of social organization in flocks of hens// Physiol. Zool., 17, 320-347.
43. Hannu Korhonen, Sakari Alasuutari, 1992 Hierarchical development in captive arctic blue fox pack// Scientifur, vol.16, № 1, February 1992: 13-21.
44. Hegginbottom, K., Croft, D., 1999. Social learning in marsupials// Symposium of the Zoological Society, London 72: 80-101.
45. Howard J. L., 1989. Diet of *Petaurus breviceps* (Marsupialia: Petauridae) in a mosaic of coastal woodland and heath// Australian Mammalogy, 12: 15-21.
46. Jackson S., 2003. Australian mammals: biology and captive management// CSIRO Publishing: 206-244
47. Kavanagh R.P., Rohan-Jones W.G. 1982. Calling behavior of the yellow-bellied glider, *Petaurus australis shaw* (Marsupialia: Petauridae)// Australian Mammalogy, 10: 95-111.
48. Kelsey-Wood D., 1996. Sugar glider as your new pet. T.F.N. publications. – 93.

49. Lindenmayer D., 2002 Gliders of Australia: a natural history. UNSW press. – 94.
50. Luque-Larena Juan J., Lopez Pilasr, Gosalbez Joaquim, 2002. Relative dominance affects use of scent-marked areas in male snow voles *Chionomys nivalis*// *Ethology*, 108, № 3: 273-285.
51. Morgan C.L. Introduction to Comparative Psychology, London, Scott., 1894
52. Nowak R M., 1991. Walker's Mammals of the World// The Johns Hopkins University Press, Balrimore and London I: 74-76.
53. Nowak R M., 1999. Walker's Mammals of the World/ The Johns Hopkins University Press, Balrimore and London II. – 1936.
54. Schulte-Hostedde A.L., Millar J.S., 2002. "Little chipmunk" syndrome? Male body size and dominance in captive yellow-pine chipmunks (*Tamias amoenus*)// *Ethology*, 108, № 2: 127-137.
55. Shabalina A.T.. Dominance rank, fear scores and reproduction in cockerels// *British poultry science* vol. 25, number 3, july 1984. Longman: 297-301.
56. Shultze-Westrum T.G., 1969. Social communication by chemical signals in flying phalangiers *Petaurus breviceps papuanus* // *Olfaction and Taste III*/ Ed. C. Pfaffman/ New York: Rockefeller Univ. Press: 268-277.
57. Sobie J.L. 2010. Sugar gliders// *Behaviour of exotic pets*/ Ed. by Valarie V. Tynes. Wiley-Blackwell: 181-189.
58. Tyndale-Biscoe C.H., 2005. Life of marsupials. Csiro Publishing: 442 p.
59. Zeigler A.C., 1981. *Petaurus abidi*, a new species of glider (Marsupialia: Petauridae) from Papua New Guinea// *Australian mammalogy*, 13: 81-88.
60. Шереметьев И.И. Поведение человеческой группы: взгляд этолога. (www.ethology.ru). Режим доступа: <http://www.ethology.ru/library/?id=329>
61. <http://moscowzoo.ru/get.asp?ID=A22>
62. <http://nauka.relis.ru/09/9804/09804007.htm>
63. <http://www.apus.ru/site.xp/049053057124050053054054.html/>

64. <http://www.sugarglider.net/>

65. <http://sugarglidersocietyofsarasota.yolasite.com/mission.php>

Приложения

Приложение 1. Социограммы.

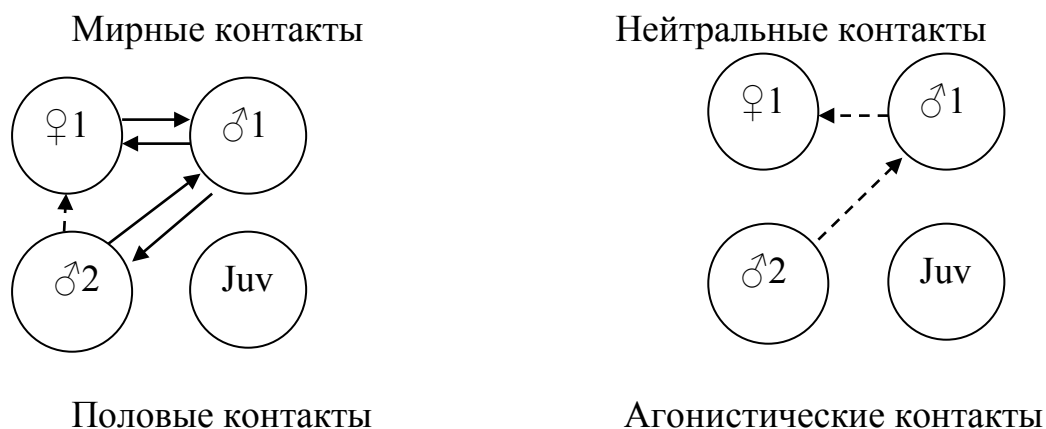


Рис. 1. Социальные контакты в группе № 1, первый день наблюдений. Пунктирные стрелки: количество контактов равно 1 - 2; сплошные тонкие стрелки: количество контактов от трех до девяти; сплошные жирные стрелки: количество контактов от десяти и более.

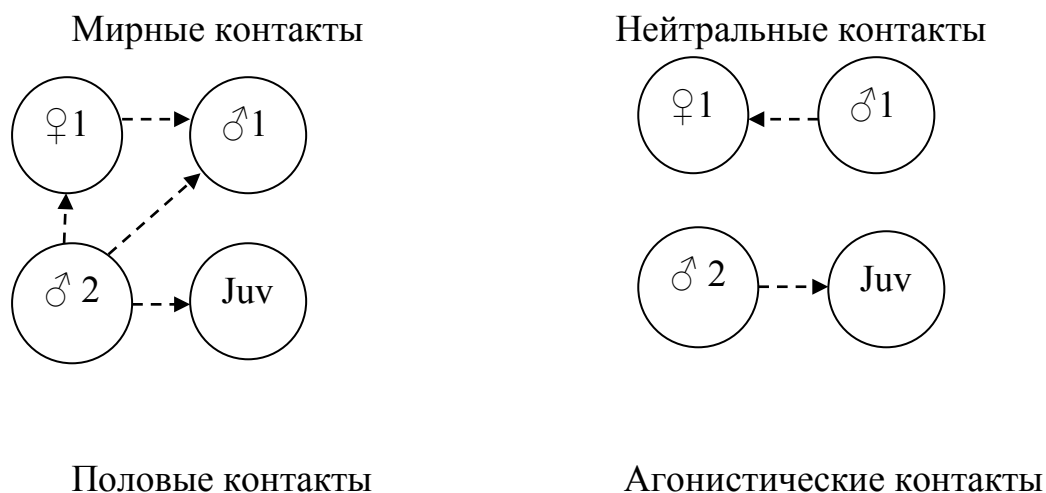


Рис. 2. Социальные контакты в группе № 1, второй день наблюдений. Пунктирные стрелки: количество контактов равно 1 - 2; сплошные тонкие стрелки: количество контактов от трех до девяти; сплошные жирные стрелки: количество контактов от десяти и более.

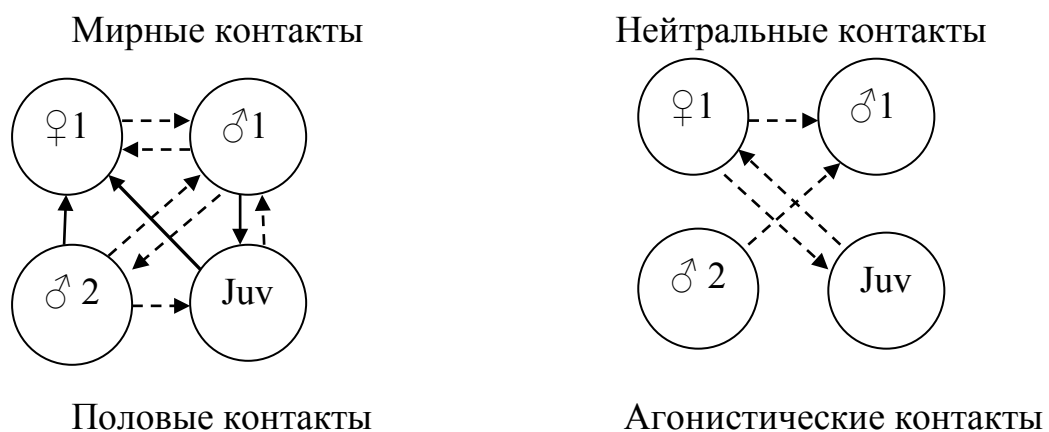


Рис. 3. Социальные контакты в группе № 1, третий день наблюдений. Пунктирные стрелки: количество контактов равно 1 - 2; сплошные тонкие стрелки: количество контактов от трех до девяти; сплошные жирные стрелки: количество контактов от десяти и более.

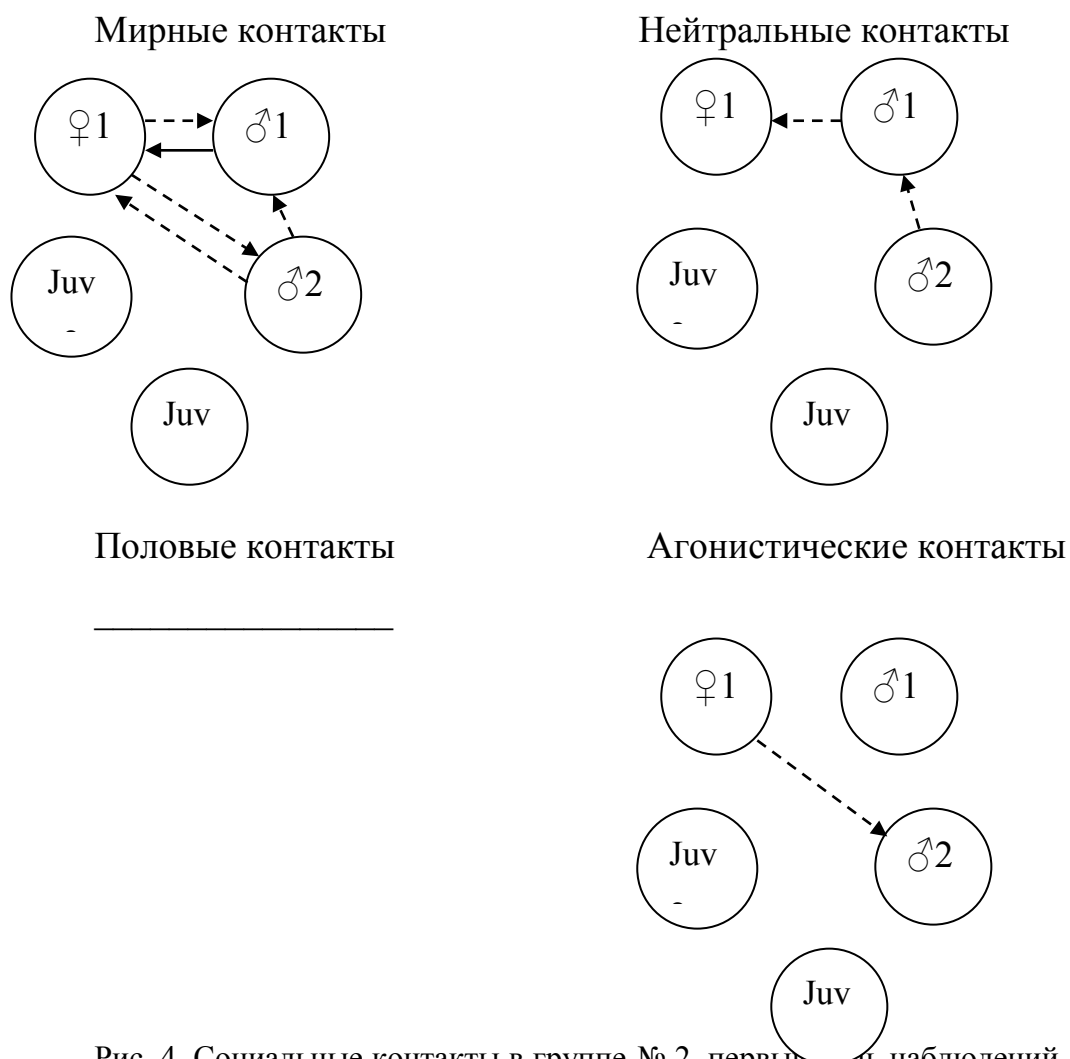


Рис. 4. Социальные контакты в группе № 2, первый день наблюдений. Пунктирные стрелки: количество контактов равно 1 - 2; сплошные тонкие стрелки: количество контактов от трех до девяти; сплошные жирные стрелки: количество контактов от десяти и более.

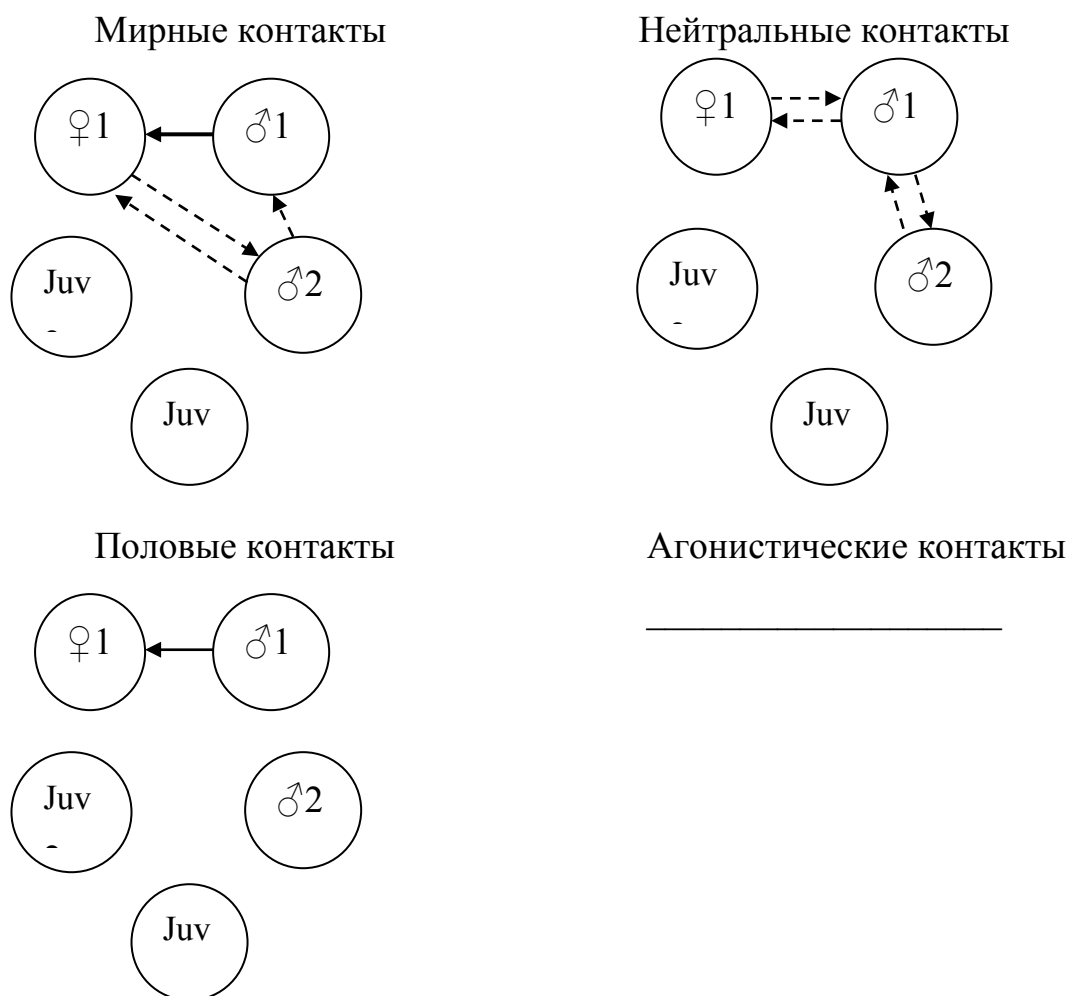


Рис. 5. Социальные контакты в группе № 2, второй день наблюдений. Пунктирные стрелки: количество контактов равно 1 - 2; сплошные тонкие стрелки: количество контактов от трех до девяти; сплошные жирные стрелки: количество контактов от десяти и более.

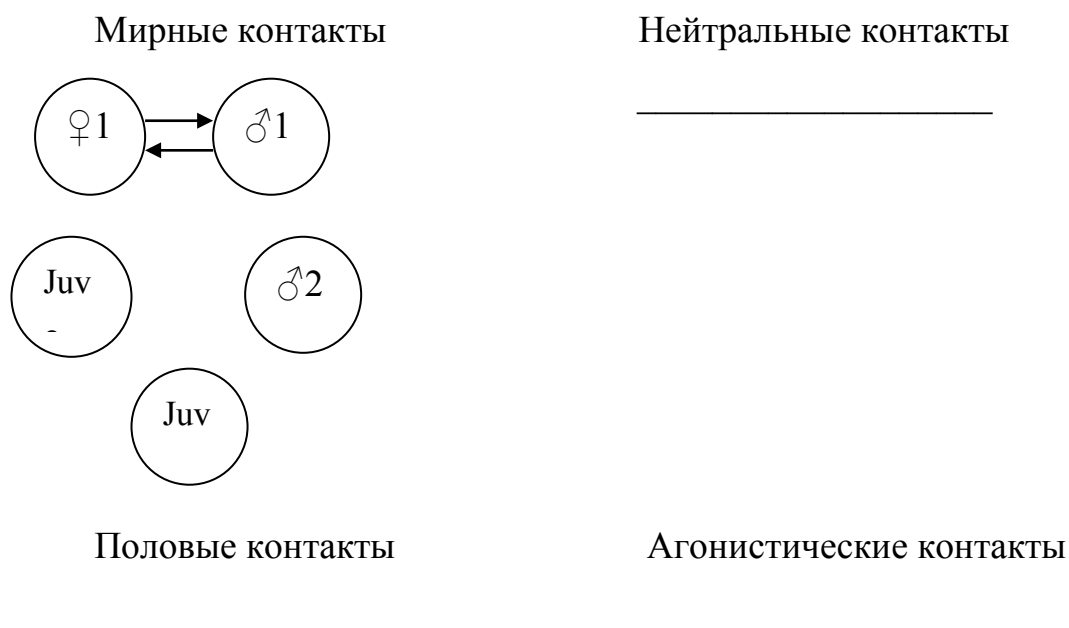


Рис. 6. Социальные контакты в группе № 2, третий день наблюдений. Пунктирные стрелки: количество контактов равно 1 - 2; сплошные тонкие стрелки: количество контактов от трех до девяти; сплошные жирные стрелки: количество контактов от десяти и более.

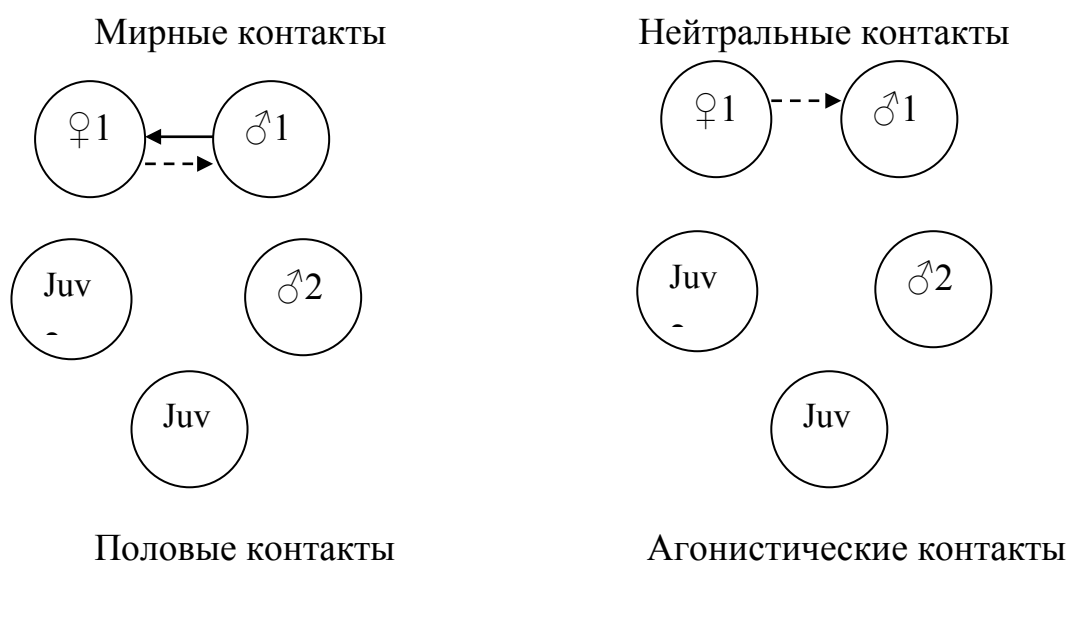


Рис. 7. Социальные контакты в группе № 2, четвертый день наблюдений. Пунктирные стрелки: количество контактов равно 1 - 2; сплошные тонкие стрелки: количество контактов от трех до девяти; сплошные жирные стрелки: количество контактов от десяти и более.

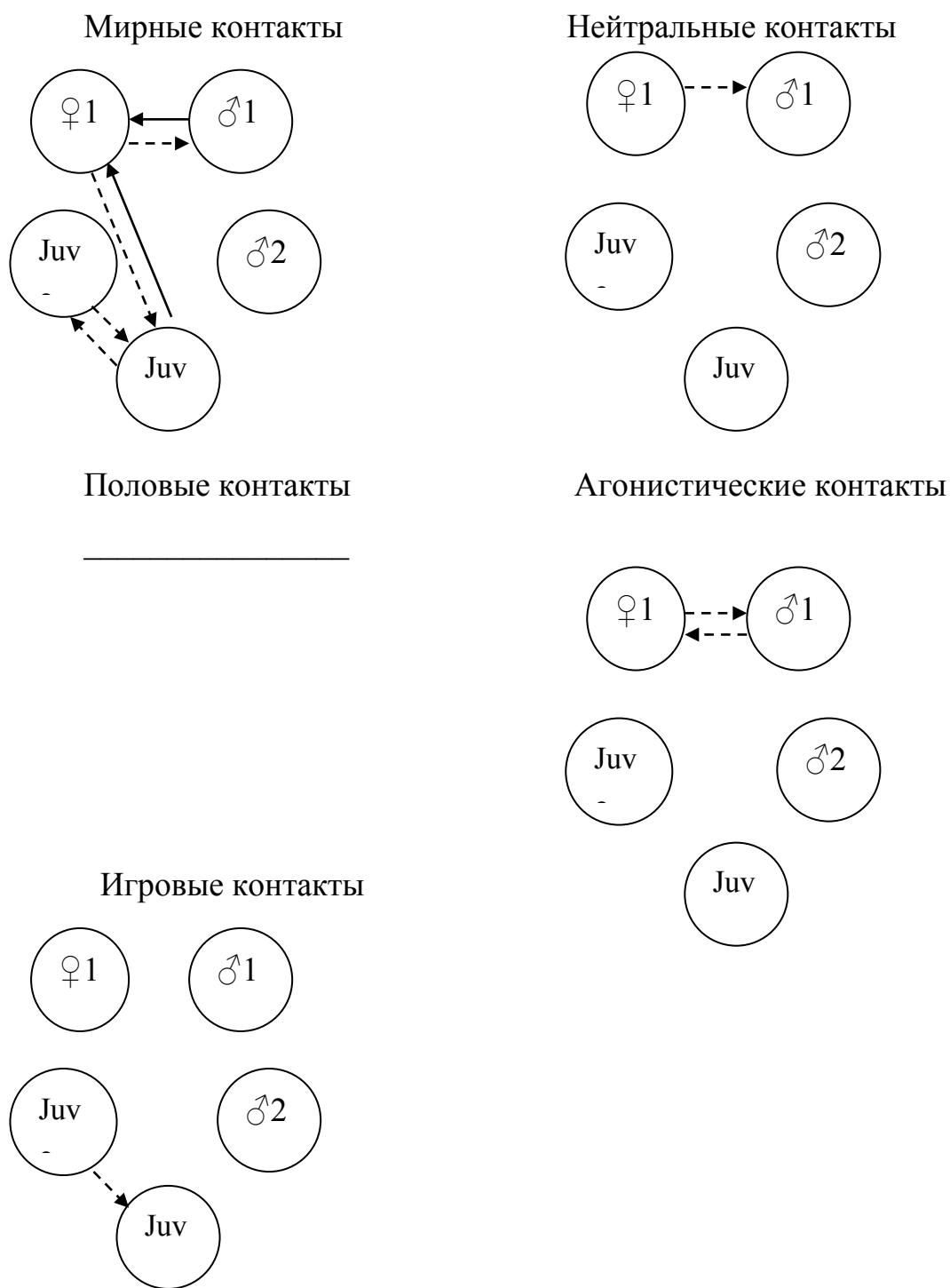


Рис. 8. Социальные контакты в группе № 2, пятый день наблюдений. Пунктирные стрелки: количество контактов равно 1 - 2; сплошные тонкие стрелки: количество контактов от трех до девяти; сплошные жирные стрелки: количество контактов от десяти и более.

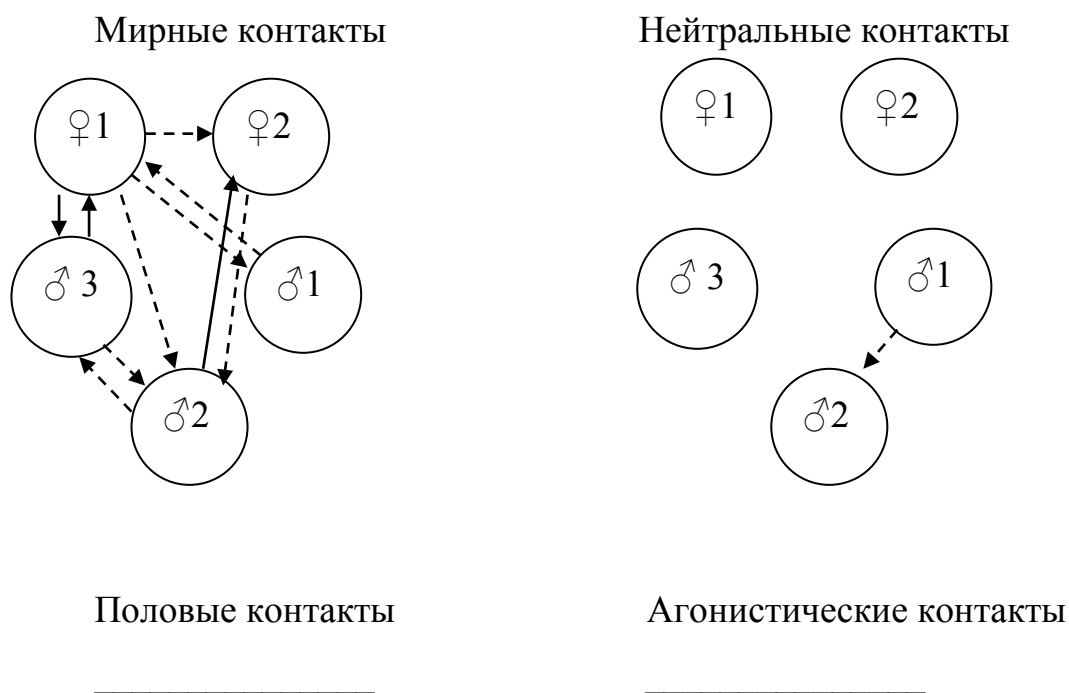


Рис. 9. Социальные контакты в группе № 3, первый день наблюдений. Пунктирные стрелки: количество контактов равно 1 - 2; сплошные тонкие стрелки: количество контактов от трех до девяти; сплошные жирные стрелки: количество контактов от десяти и более.

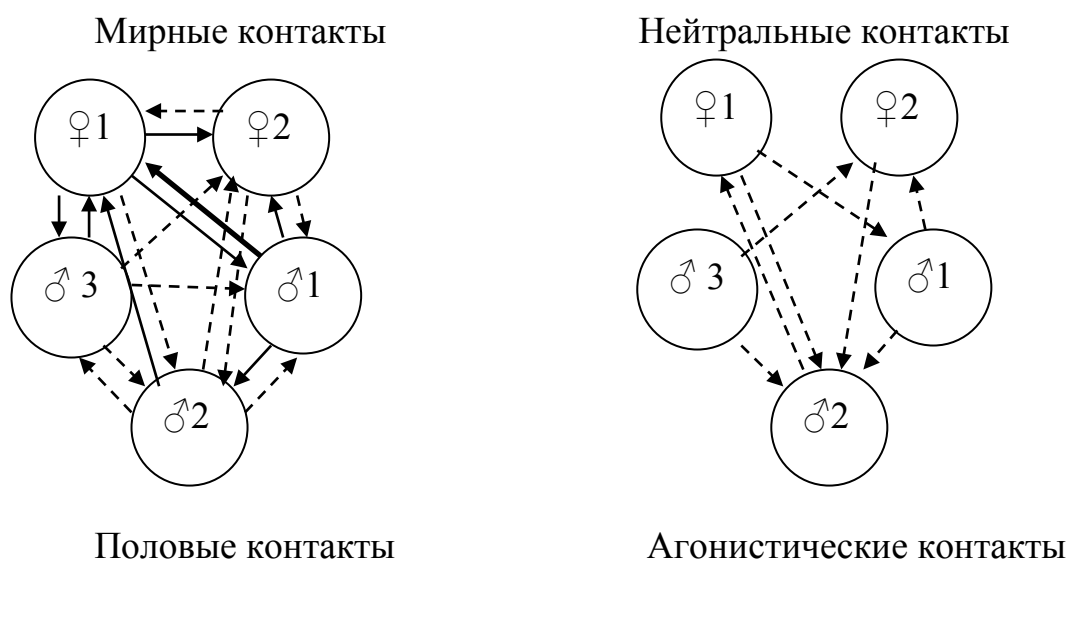


Рис. 10. Социальные контакты в группе № 3, второй день наблюдений. Пунктирные стрелки: количество контактов равно 1 - 2; сплошные тонкие стрелки: количество контактов от трех до девяти; сплошные жирные стрелки: количество контактов от десяти и более.

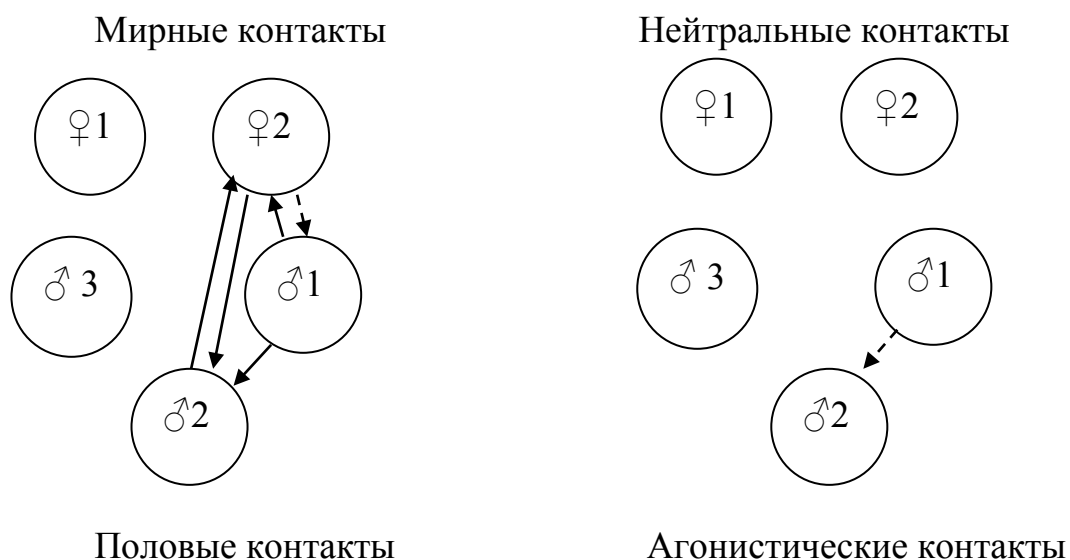


Рис. 11. Социальные контакты в группе № 3, третий день наблюдений. Пунктирные стрелки: количество контактов равно 1 - 2; сплошные тонкие стрелки: количество контактов от трех до девяти; сплошные жирные стрелки: количество контактов от десяти и более.

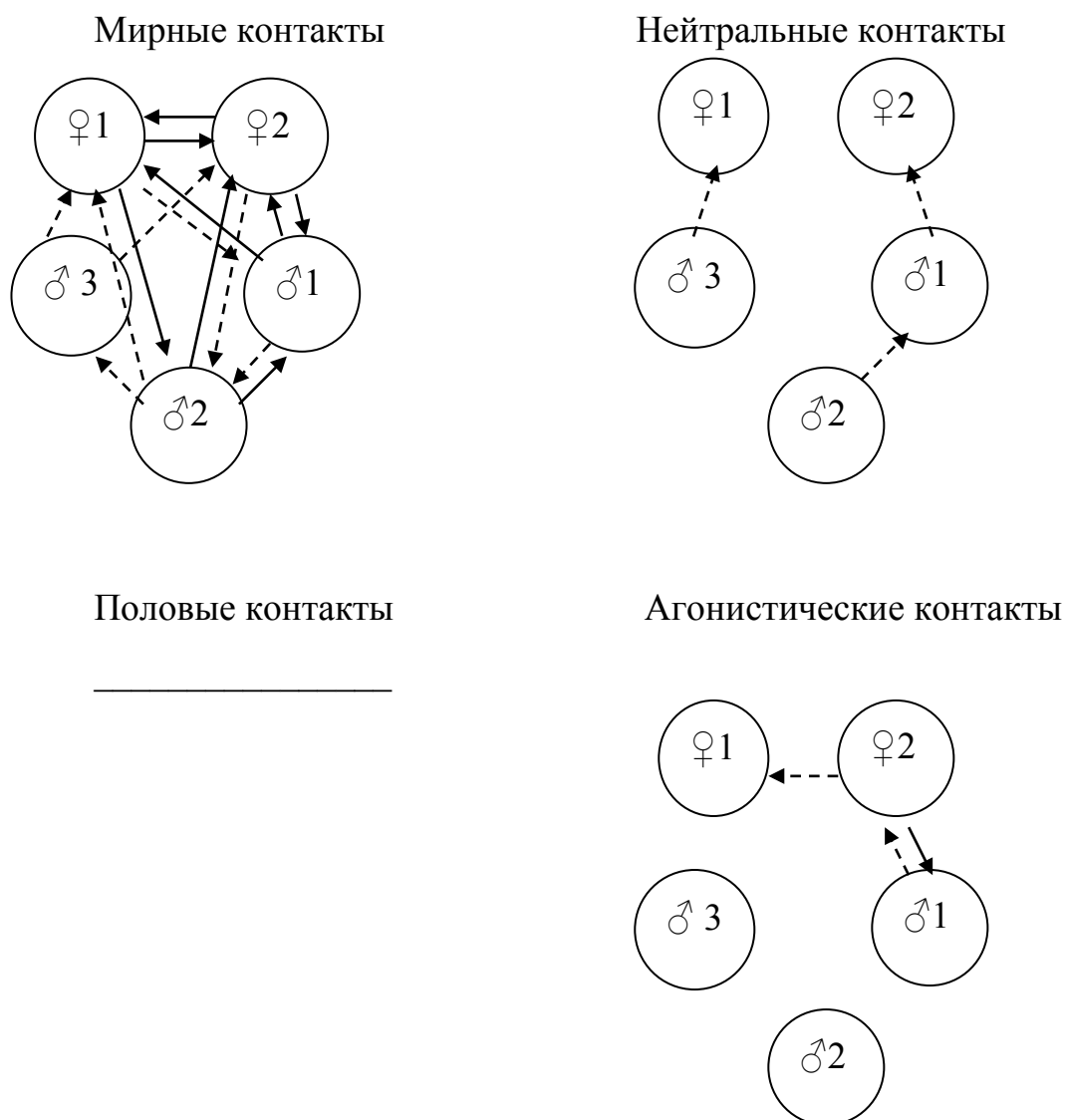


Рис. 12. Социальные контакты в группе № 3, четвертый день наблюдений. Пунктирные стрелки: количество контактов равно 1 - 2; сплошные тонкие стрелки: количество контактов от трех до девяти; сплошные жирные стрелки: количество контактов от десяти и более.

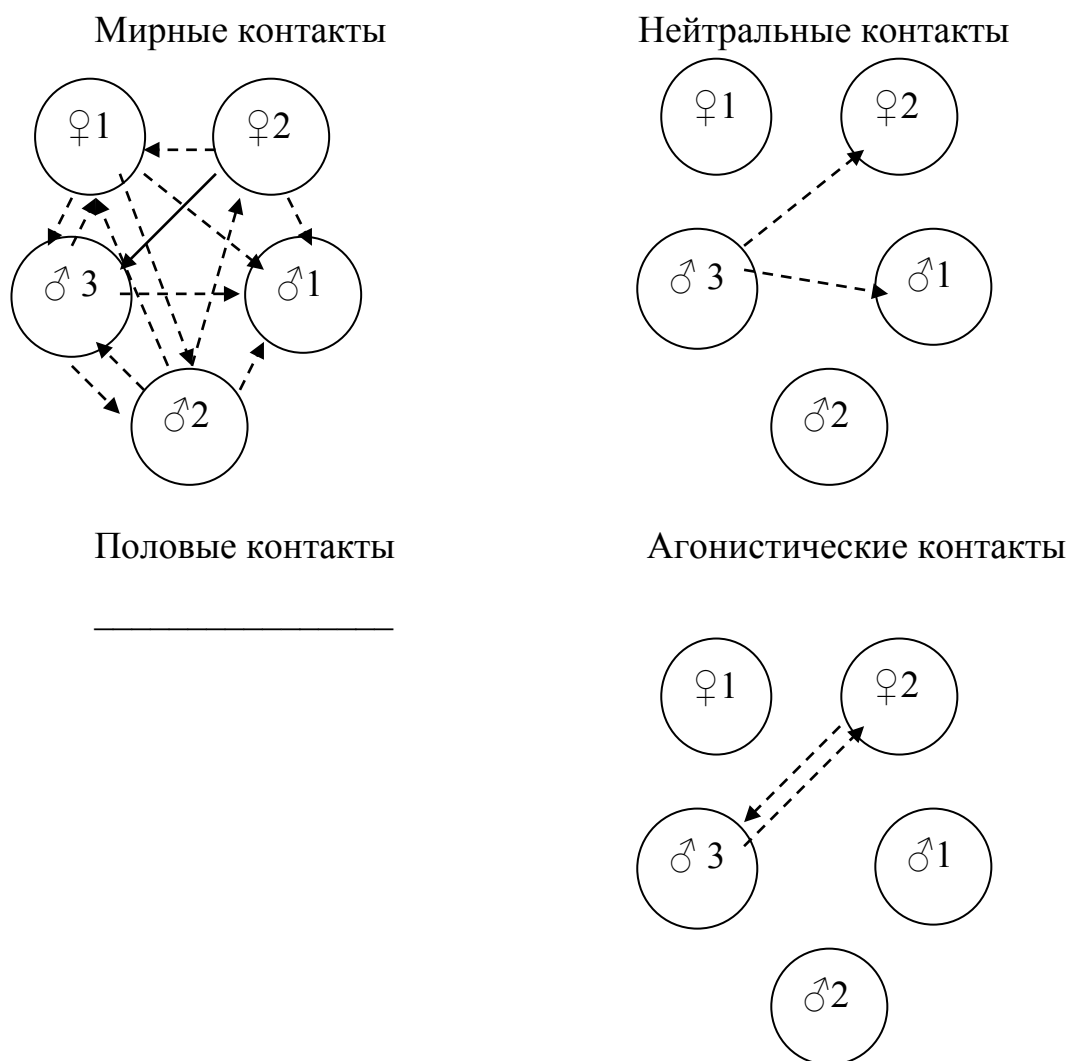


Рис. 13. Социальные контакты в группе № 3, пятый день наблюдений. Пунктирные стрелки: количество контактов равно 1 - 2; сплошные тонкие стрелки: количество контактов от трех до девяти; сплошные жирные стрелки: количество контактов от десяти и более.

Приложение 2. Таблицы.

Табл. 1.

Количество контактов, инициированных членами группы № 1

Инициатор	Количество инициированных контактов
♀ 1	7
♂ 1	13
♂ 2	18
Juv	8

Табл. 2.

Количество контактов, инициированных членами группы № 2

Инициатор	Количество инициированных контактов
♀ 1	18
♂ 1	34
♂ 2	7
Juv 1	4
Juv 2	3

Табл. 3.

Количество контактов, инициированных членами группы № 3

Инициатор	Количество инициированных контактов
♀ 1	35
♀ 2	31
♂ 1	48
♂ 2	39
♂ 3	23