

Биологический факультет
Кафедра зоологии позвоночных

РЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ
КАРЛИКОВОЙ СУМЧАТОЙ ЛЕТЯГИ
(*PETAURUS BREVICEPS*, WATERHOUSE, 1839)
В УСЛОВИЯХ НЕВОЛИ. НЕКОТОРЫЕ
СРАВНЕНИЯ С ДОМОВЫМ ОПОССУМОМ
(*MONODELPHIS DOMESTICA*, BURNETT, 1830)

Дипломная работа
студентки V курса
Л.В. Кондратьевой

Научные руководители:
О.Г. Ильченко
Е.П. Крученкова
С.В. Попов

Москва, 2006

О Г Л А В Л Е Н И Е

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	5
1.1. БИОЛОГИЯ КАРЛИКОВОЙ СУМЧАТОЙ ЛЕТЯГИ	5
1.2. БИОЛОГИЯ ДОМОВОГО ОПОССУМА	11
1.2. ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ПАРЫ У СУМЧАТЫХ ЖИВОТНЫХ	13
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	18
2.1 ОПИСАНИЕ ЖИВОТНЫХ	18
2.2 УСЛОВИЯ СОДЕРЖАНИЯ	20
2.3 ПРОЦЕДУРА ССАЖИВАНИЯ	21
2.4 МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ ДАННЫХ	21
2.5 МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ ВИДЕОДАННЫХ ПО ДОМОВЫМ ОПОССУМАМ	24
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ	26
3.1 ЭТОГРАММА СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ СУМЧАТЫХ ЛЕТЯГ В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ ПАРЫ.	26
3.2. СОЦИАЛЬНЫЕ КОНТАКТЫ И ИХ ИНИЦИАТОРЫ (КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ПАР 1 И 2)	32
3.3. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ОТНОШЕНИЙ.	35
3.4 ДИНАМИКА ОТНОШЕНИЙ В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ ПАРЫ (КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ПАР 1 И 2)	42
3.5 СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ДОМОВЫХ ОПОССУМОВ В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ ПАРЫ	47
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ	51
4.1 ПОВЕДЕНИЕ СУМЧАТЫХ ЛЕТЯГ В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ ПАРЫ	51
4.2 РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ПАРАМИ	53
4.2 ПОВЕДЕНИЕ ДОМОВЫХ ОПОССУМОВ В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ ПАРЫ .	56
РЕЗЮМЕ	58
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	
ПРИЛОЖЕНИЕ	63

ВВЕДЕНИЕ

Наиболее сложный и важный тип социального поведения животных связан с размножением. Выживание вида зависит именно от успешного воспроизведения его особей, и, чтобы обеспечить этот процесс, в ходе эволюции сформировались многие поведенческие адаптации. Таким образом, все составляющие репродуктивного поведения – брачное поведение, или поведение ухаживания, собственно половое поведение, и, наконец, родительское поведение, непосредственно связаны с успехом размножения. Поэтому их интенсивно исследуют в рамках современной эволюционной биологии и социобиологии. Репродуктивное поведение обсуждается, в частности, в теории приспособленности и совокупной приспособленности (Hamilton, 1964), в концепциях отбора родичей и родительского вклада (Trivers, 1972), в теории выбора половых партнеров (Wilson, 1975).

При этом большая часть современных исследований по этому вопросу построена таким образом, чтобы подтвердить или опровергнуть одну из теоретических социобиологических гипотез. Это накладывает определенный отпечаток, как на методы сбора материала, так и на способы его интерпретации. В таких работах нет места подробному описанию структуры поведения или взаимодействий между партнерами.

Однако, в исследовании репродуктивного поведения есть и другие традиции. Так, например, в своих известных работах Дьюсбери скрупулезно описал половое поведение 42 видов грызунов (Dewsbury, 1981, 1987). Это позволило ему сделать выводы о родственных отношениях и особенностях социальной структуры изучаемых видов. Другой аспект – описание процесса формирования пары перед спариванием.

Процесс формирования пары это, как правило, относительно короткий период, когда животные сближаются, становятся не только терпимыми, но и на какой-то срок психологически привязанными друг к другу. Как осуществляется этот процесс, каковы закономерности его хода, какие факторы на него влияют – все эти вопросы остаются до сегодняшнего дня малоизученными. При этом они имеют большое значение, как для теории аффилиативных связей, так и для практики. В частности, все практические зоологи, работающие в зоопарках и питомниках, знают, насколько важен процесс формирования пары и с какими большими трудностями он связан (см. например, Вахрушева, Ильченко, 1995, Мешик, 1996).

Объект нашего изучения - карликовая сумчатая летяга (*Petaurus breviceps*, Waterhouse 1839). Несмотря на то, что сейчас его можно увидеть почти во всех зоопарках мира и во многих частных коллекциях, где его содержат в

качестве любимца, работ по поведению и размножению в неволе крайне мало. Отечественная литература отсутствует. В опубликованных статьях, посвященных сумчатым летягам, упоминается об отцовской заботе о потомстве, которое встречается только у 7% млекопитающих (игрунки, собачьи, землеройки) (Kleiman, 1977). Этот замечательный вид уже несколько лет содержится в научном отделе Московского зоопарка. В предыдущей нашей работе мы описали родительское поведение сумчатой летяги (Кондратьева, 2005), а данное исследование посвящено половому поведению и процессам образования пары. Мы поставили перед собой следующие задачи:

1. Создать этограмму поведения сумчатой летяги в период ухаживания и спаривания.
2. Описать процесс сближения животных при образовании пары и выделить в этом процессе основные фазы и структуры.
3. Выявить общие закономерности и индивидуальные особенности в репродуктивном поведении животных.

В 2005 году впервые в Московском зоопарке мы провели наблюдения за мелкими млекопитающими с использованием специальной системы для непрерывной дистанционной видеосъемки. Были подобраны соответствующие методы регистрации и обработки данных. Это была работа по формированию репродуктивной пары у домовых опоссумов (*Monodelphis domestica*, Burnett, 1830). При работе с сумчатыми летягами мы использовали такую же методику. Таким образом, у нас появилась возможность сравнить данные по двум видам сумчатых животных, отличающихся по образу жизни и стратегии размножения.



Рис. 1 Карликовые сумчатые летяги - Самец и самка

ГЛАВА 1.ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В этой главе мы последовательно рассмотрим данные по биологии карликовой сумчатой летяги и домового опоссума а также данные по половому поведению и формированию пары у сумчатых.

1.1. БИОЛОГИЯ КАРЛИКОВОЙ СУМЧАТОЙ ЛЕТЯГИ

ВНЕШНИЙ ВИД И ОБРАЗ ЖИЗНИ

Карликовая сумчатая летяга (*Petaurus breviceps* Waterhouse, 1839, *Marsupialia: Petauridae*) обитает в восточной части Австралии, Новой Гвинее и Тасмании (Соколов, 1973). Очевидно, в Тасманию этот вид был завезен в начале девятнадцатого века. Это подтверждается палеонтологами, которые не обнаруживают здесь более древних останков сумчатых летяг. Аборигены Тасмании не имеют в своем языке названия для этого вида (www.parks.tas.gov.au).

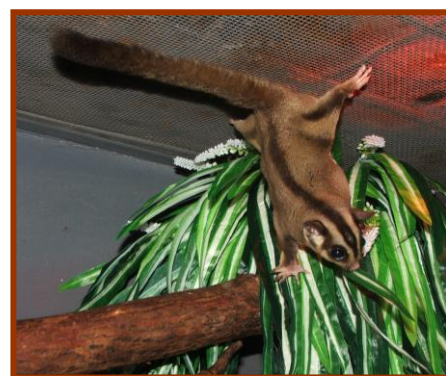


Рис.2 Молодой самец

Карликовые сумчатые летяги — небольшие, скрытные, ведущие ночной образ жизни животные. Длина их тела варьирует от 120 до 320 мм, хвоста от 150 до 480 мм. Средний вес 85-160 г. Самцы всегда крупнее самок и легко отличаются по большому пятну на лбу (лобная железа). На ощупь шерсть мягкая и шелковистая, хвост пушистый, не уплощенный. В окраске преобладает серый цвет, брюшко — белое. Длинная черная полоса идет от кончика носа и до кончика хвоста, расширяясь на лбу и на хвосте, почти целиком его покрывая. Также есть черные полосы по бокам мордочки и по краю летательной перепонки. С возрастом шерсть тускнеет, яркий белый окрас живота сменяется желтоватым, а затем желто-рыжим (Соколов, 1973; Nowak, 1991; Jackson, 2003). В неволе встречаются животные с другим окрасом, например, вместо белого цвета у них преобладает рыжий. Иногда рождаются альбиносы (www.sugarglider.net).



Рис.3 Альбинос сумчатой летяги

Этот вид предпочитает селиться в открытых лиственных лесах, явное

предпочтение отдает эвкалиптовым (Macdonald, 2002; Suckling, 1984). Участок обитания семейной группы составляет около 0,5 гектара (Nowak, 1991). По другим данным, их кормовые территории летом составляют в среднем 2,9 гектара, а зимой – 6,1 гектара (Jackson, 2003). Животные очень активны и за ночь могут преодолевать большие расстояния (Nowak, 1991).

Звери очень хорошо лазают как вверх, так и вниз головой. У сумчатых летяг имеется специальное приспособление – летательная перепонка, тянущаяся от пятого пальца передней конечности к голеностопному суставу задней (Соколов, 1973). Поэтому для передвижения они могут использовать планирование, преодолевая таким образом расстояние до 60 метров (Nowak, 1991). Почти все светлое время суток сумчатые



Рис 4 Планирование

летяги проводят в своих гнездах, расположенных в дуплах, редко на земле, в траве. Активный период начинается с наступлением темноты. Подстилка в гнезде состоит из листьев, тонких веточек и сухой травы. Строительный материал для гнезда летяги переносят в хвосте, свернув его спиралью, реже в зубах (Jackson, 2003).

При понижении температуры сумчатые летяги могут впадать в состояние оцепенения, когда их метаболизм замедляется, и температура тела падает (Jackson, 2003; Fleming, 1980). Ванг (цит. по: Wang, 1989) описал два типа оцепенения: сезонный и ежедневный. Во время ежедневного оцепенения температура тела падает до 11⁰С, а в период сезонного оцепенения температура тела составляет 1-6⁰С. Сезонное оцепенение почти идентично со спячкой, и животное может провести в нем от одной до трёх недель.

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).

Обычные корма в природе составляют фрукты, пыльца, беспозвоночные (Jackson, 2003). 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, вареное яйцо, детское питание, витамины), кукуруза, семена подсолнуха, насекомые (Jackson, 2003).

СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Являясь социальными животными, карликовые сумчатые летяги обитают группами, которые состоят из особей различных возрастов. По разным данным максимальное количество животных в группе от 7 (Jackson, 2003) до 12 (Macdonald, 2002). В полевом исследовании Саклинга (Suckling, 1984), наиболее часто встречались группы, состоящие из трех самцов и четырех самок. Группы могут включать до четырех неродственных между собой особей (Suckling, 1984). 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 в зоопарках наблюдали случаи, когда отец принимал участие в уходе за детенышами и не проявлял агрессии к молодым самцам. Сэдлер и Вард (Sadler, Ward, 1999) считают это исключительно следствием содержания в неволе.



Рис 5 Самец с детенышем

В природе в группе есть доминирующий самец, который охраняет территорию и размножается. Обычно молодые самцы покидают колонию в возрасте 10-12 месяцев (Jackson, 2003).

Для маркирования территории самцы используют щечные, грудные, уrogenитальные и лобную железы, а самки – уrogenитальные, грудные и сумочные железы. Лобная железа у самцов проявляется к периоду достижения им половозрелости, и продолжает расти на протяжении всей жизни животного (Schultze-Westrum, 1965). Территорию метят все члены группы, но доминирующий самец перекрывает метки других особей, а также метит остальных членов группы (Schultze-Westrum, 1965). Для сумчатых летяг показано, что они индивидуально, очевидно по запаху, распознают других особей своего вида (Schultze-Westrum, 1965). У каждого животного есть свой специфический запах. У самцов он выражен сильнее, чем у самок. Один из способов приручить животное, содержащееся в клетке – это повесить на нее свою нательную одежду, тогда летяги привыкнут к запаху и перестанут вас пугаться (www.sugarglider.net).

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. Трепание 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).

РАЗМНОЖЕНИЕ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ

По данным Брэдли и Стоддарта (Bradly, Stoddart, 1993), в искусственных колониях сумчатых летяг, 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, детей 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. В природе сумчатые летяги живут 4-6 лет, в неволе 5-8 лет. Наблюдали случай, когда самец дожил до 14 лет (Соколов, 1973; Nowak, 1991; Jackson, 2003).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА И РЕПРОДУКТИВНОГО СТАТУСА У СУМЧАТЫХ ЛЕТЯГ

Для определения возраста животных используются различные параметры, включающие вес, цвет шерстяного покрова, развитие пахучих желез, развитие сумки и уровень стертости зубов. Для сумчатых летяг наиболее надежным является определение возраста по зубам. Весовой индикатор может использоваться лишь до достижения животным 18-ти месячного



Рис.6 Сумка в период беременности



Рис.7 Сумка в период лактации

возраста. (Jackson, 2003).

Самок, в зависимости от их репродуктивного статуса, относят к следующим категориям (Roberts and Kohn, 1991 цит. по Jackson, 2003):

- Не размножавшаяся (нерожавшая) самка – сумка маленькая, без кожных складок, чистая и сухая, соски очень маленькие.
- Рожавшая самка, которая уже размножалась, но на данный момент не беременна – сумка маленькая, но явная, соски немного вытянуты.
- Беременная самка – сумка розового цвета, железистая, по бокам можно увидеть кожные складки.
- Самка с детенышами в сумке – детеныши висят на сосках.
- Самка в период лактации (детенышей в сумке нет, но они еще питаются молоком самки) – сумка широко открыта, кожные складки выражены слабо, волосяной покров редкий и грязный, кожа гладкая и темно-розовая, соски сильно вытянуты.
- Самка в пост-лактационный период – когда из сосков выделяется только прозрачная жидкость и/или размеры их уменьшаются.



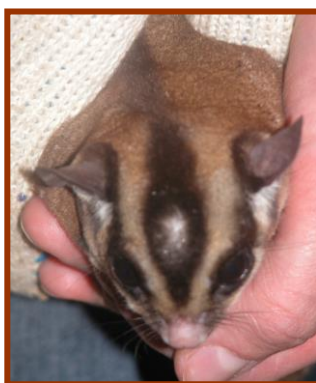
Рис.8 Детеныш в сумке

У самцов на лбу и на груди есть запаховая железа, которая с возрастом увеличивается. Выделяют следующие степени ее активности (Millis and Bradley, 2001, цит. по Jackson, 2003)

- Активность отсутствует или очень низкая — пятно почти не заметно, почти нет облысения на месте железы; выделений почти нет.
- Средняя активность — окрашивание и выпадение волос на месте железы, видны восковидные выделения.
- Высокая активность — полное облысение пятна на лбу; восковые выделения постоянны.



**Рис.9 Низкая
активность
фронтальной железы**



**Рис.10 Средняя
активность
фронтальной**



**Рис 11 высокая активность
фронтальной железы**

Для самцов, с наступлением периода размножения, измеряют объем семенников, который считается по формуле: $V = \pi/6 \times (\text{ширина})^2 \times (\text{длина})$ (Spenser, 1996, цит. по Jackson, 2003).

1.2.БИОЛОГИЯ ДОМОВОГО ОПОССУМА

Домовый опоссум(*Monodelphis domestica* Burnett, 1830, *Marsupialia: Didelphidae, Monodelphis*) Встречается в восточной и центральной Бразилии, Боливии, Парагвае (Nowak, 1991).

Это небольшой зверек, с длиной тела 25-28 см (хвоста 7-8 см). Высота в холке 6-7 см. Вес тела 90-150 г у самцов и 80-100 г у самок (Соколов,1973; Fadem, Rayve, 1985)

Обитают в лесах разного типа. Ведут наземный образ жизни. Могут довольно хорошо лазать по деревьям. Гнезда устраивают в укрытиях, внутри пустых дупел, в стволах поваленных деревьев или среди камней, как правило, у воды. Охотно поселяются в жилищах людей, за что и получили свое название (Nowak, 1991). Самцы несколько крупнее, мускулистее самок, мех самцов гуще, длиннее, волнистее, отчетливо видны парные семенники (В. Thomas, личное сообщение)



Рис.12 Домовый опоссум

Окрашены зверьки от темно-серого до глинисто-желтого цвета. На спине бывают извилистые полосы. Животные из разных частей ареала могут быть различного цвета. Брюшко обычно светлее. Морда у них вытянутая и заостренная. Глаза небольшие, выпуклые. Ушные раковины средних размеров, неволосяные. Хвост не очень длинный, хватательный, почти полностью обнаженный, в основании обволосен и утолщен отложениями жира. Конечности укороченные, пятипалые; задние немного длиннее передних. Большой палец задней конечности крупных размеров, противопоставляется другим пальцам и лишен когтя. Волосяной покров короткий, густой. Сумка отсутствует. 12 сосков расположены в виде кольца (Nowak, 1991). Зубы имеют корни. Зубная формула: $i3:4\ c1:1\ p3:3\ m4:4 = 50$. Клыки развиты хорошо. Передние коренные зубы тритуберкулярного типа.

Охотится преимущественно по ночам, в одиночку. В рацион домовых опоссумов входят насекомые, мелкие грызуны, сочные плоды, семена и падаля. В жилище человека охотятся на грызунов, насекомых - поэтому являются желанными гостями в домах. Это довольно активный хищник и особенно умелый охотник на скорпионов (Nowak, 1991).

В противоположность сумчатым летягам, домовые опоссумы одиночные животные. Особи нетерпимы друг к другу, хотя конфликты редко

заканчиваются серьезными травмами (Nowak, 1991).

Домовые опоссумы достигают половозрелости в 4-5 месяцев. Способность к размножению сохраняется до 39-месячного возраста у самцов и 28-месячного - у самок (Fadem, Rayve, 1985). Сезонность размножения отсутствует (Соколов, 1973). Периодичность размножения не чаще, чем один раз в 3 месяца (не больше 4 пометов в год) (Fadem, Rayve, 1985)

Овуляция спонтанная. Точные сведения о длительности эстрального цикла отсутствуют. Возможно, эстральный цикл не превышает 8 дней (В. Thomas, личное сообщение). В монографии Новака (Nowak, 1991) приводятся обобщенные данные по роду в целом - 3-12 дней.

Длительность беременности 14-15 дней (Fadem, Rayve, 1985). Аналогичные цифры привела Бетти Томас (личное сообщение) и Von Martin Hohle (2004). Есть послеродовой эструс.

Детеныши домовых опоссумов рождаются слабо развитыми (длина их 0,7-0,8 см) передвигаясь по брюху матери, достигают сосков и прикрепляются к ним. Между двумя и тремя неделями после рождения у детенышей начинает расти шерстка. В возрасте трех недель детеныши достигают длины 3,5-4,0 см. Приблизительно в это время они открепляются от сосков матери, перебираются ей на спину и крепко там фиксируются, обвив ее хвост своими хвостиками и держась за шерсть матери лапами и зубами. В возрасте 4 недель детеныши могут передвигаться отдельно от матери. На восьмой неделе их длина от 6,3 до 7,5 см, мех густой и мягкий. С двух месячного до четырех-пяти месячного возраста самцы растут более интенсивно, чем самки (В. Thomas, личное сообщение). Зависимость детенышей от матери длится около 50 дней (Fadem, Rayve, 1985). После чего детеныши покидают гнездо.



Рис 13 Детеныши на сосках

Продолжительность жизни по полевым данным от 5 до 8 лет (Соколов, 1973).

1.2. ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ПАРЫ У СУМЧАТЫХ ЖИВОТНЫХ

В целом у сумчатых проявляется репродуктивная стратегия характерная для 93% видов млекопитающих а именно - вклад самца в выращивание потомства минимален – только самки заботятся о детенышах (Kleiman, 1977.). Отцовское поведение у сумчатых животных (за исключением *Petaurus breviceps*) отсутствует (Klettenheimer et al. 1997) .

ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ

Половое поведение самца запускается тестикулярными гормонами. У сумчатых летяг в сезон размножения происходит увеличение размеров семенников и активности дорсальной параклоакальной железы (Bradley, Stoddart, 1993). Эти изменения происходили параллельно динамике концентрации тестостерона в плазме крови и совпадали с морфологическими и функциональными изменениями фронтальной и горловой запаховых желез. С увеличением концентрации андрогенов уменьшался объем интерстициальной ткани, разрасталась секретирующая часть желез, увеличивался диаметр ядер салльных и апокриновых клеток. Кастрация приводила к резкому уменьшению размеров их дорсальной параклоакальной железы, а последующее 12-ти дневное введение тестостерона восстанавливало дооперационное состояние желез. Синхронизация изменений концентрации андрогенов в плазме крови, морфологии запаховых кожных желез и размеров дорсальной параклоакальной железы предполагает, что у сумчатых летяг секрет дорсальной параклоакальной железы играет важную роль в поддержании социальной структуры колонии. Последнее подтверждается тем фактом, что особи, занимающие в группе более высокое социальное положение, обладают более крупными дорсальными параклоакальными железами и семенниками и имеют большую массу тела и уровень андрогенов в плазме крови (Bradley, Stoddart, 1993).

Готовность самца вступить в размножение зависит также от того, когда рождаются детеныши в данной популяции. Так, рождаемость детенышей может быть сезонной (приуроченной к оптимальным пищевым ресурсам и/или климату, в то время, когда детеныши покидают сумку), скученной (в одни месяцы встречается чаще, чем в другие) или непрерывной (в любые месяцы, не привязываясь к определенному периоду) (Dickman, 2006). Самцы в постоянно размножающей популяции готовы вступить в размножение в любое время, когда самцы из популяций, где детеныши рождаются сезонно, следуют тестикулярному циклу.

Самки вступают в эструс либо в ответ на изменение среды (удлинение фотопериода, повышение температуры, изобилие пищевых ресурсов),

либо постнатально, но не у всех видов существует послеродовой эструс. Не многие виды способны размножаться всю жизнь, так как это требует больших энергетических затрат. Но у многих представителей семейства кингуровых (подсемейство *Potoroinae* и подсемейство *Macropodinae*) есть эмбриональная диапауза, так что могут быть постоянно беременными (Tyndale-Biscoe and Renfree 1987). Несмотря на это, они часто бывают в анэструсе из-за лактации, и спариваются редко.

Некоторые представители сумчатых полиэструсовые, а иные – моноэструсовые. Например у опоссумовых (*Didelphidae*), самки могут входить в состояние эструса несколько раз за сезон. Если самка виргинского опоссума (*D.virginiana*) в репродуктивный период не сможет найти себе партнера, то через 8 дней она опять попадет в состояние эструса. Если её детеныши гибнут, то эструс начинается в период от двух до восьми дней. Изучая в центральной Аргентине серого опоссума (*Monodelphis dimidiata*), Пайн (Pine et al. (1985)) обнаружил, что сезон размножения у них четко синхронизирован и наступает только 1 раз в год. Что очевидно связано с тем, что на время размножения влияет фотопериод (Gardner 1982, Sunkist and Eisenberg 1993).



Рис. 14 Сумчатая мышь

Примером моноэструсовых животных могут быть некоторые хищные сумчатые (сумчатые мыши - *Antechinus*, кистехвостые сумчатые мыши - *Phascogale*). Овуляция у них спонтанна и эструс длится от двух до четырнадцати дней.

ПОВЕДЕНИЕ ПЕРЕД СПАРИВАНИЕМ.

Процесс ухаживания очень интересен, так как он включает в себя различного рода демонстрации и видоспецифичные элементы поведения, привлекающие полового партнера и сообщающие о его готовности вступить в размножение.

Важную роль играет поведение самки до копуляции. В период, когда самцы ищут рецетивных самок, последние всячески демонстрируют начало своего эструса. Например, многие самки двутребнехвостых сумчатых мышей (*Dasyuroides burnei*) начинают вокализировать и оставлять пахучие метки. Другие сумчатые просто метят границы своей территории. Таким образом, они привлекают наибольшее количество самцов на свою территорию, чтобы посмотреть на их турниры и выбрать подходящего здорового партнера.. Разборчивость самки зависит от количества и качества самцов, пытающихся спариться. А дальнейшее поведение самца зависит от того, насколько велик

был вклад в это спаривание, какая вероятность потери отцовства, и есть ли вероятность следующего спаривания в ближайшее время. (Dickman, 2006)

Далеко не для всех видов сумчатых было описано поведение в период ухаживания. Так как большинство сумчатых ведут одиночный образ жизни, то первая фаза ухаживания включает в себя противодействие самца агрессивному настрою самки (Croft 1982). Затем следует длительное преследование самки и драки. Самка останавливается и дает самцу приблизиться и исследовать её ротовую область и клоаку (назо-назальные и назо-анальные обнюхивания), после чего может начаться взаимная чистка.

Хорошо описан процесс ухаживания у кукусовых (*Phalangeridae*) (Winter, 1977). Социальные контакты с самками осуществляются весь год, но в период размножения самцы следуют за самками, вылизывая и обнюхивая их аногенитальную область. Один или два самца следуют за самкой 20-40 дней (цикл самки длится 26 дней), иногда спят в одном гнезде. В процессе ухаживания самцы издают специфические крики и дотрагиваются до самки одной лапой. Были сделаны наблюдения за поведением восточного кукуса (*P. peregrinus*) в неволе, где было отмечено, что самцы инициировали назо-назальное, назо-анальное обнюхивания и обнюхивали сумку у самки. Также самцы исследовали мочу самок и, в период эструса, их интерес к самкам возрастал.

Половое поведение карликовых кукусов (*Burramyidae*) имеет схожий характер, но описано плохо. Самцы приходят на территорию самок, их семенники свисают и увеличиваются в размере. Самцы подходят к самкам в эструсе и обнюхивают аногенитальную область до тех пор, пока самка не согласится спариться.

Ухаживание у двугребнехвостых сумчатых мышей начинается примерно за неделю до спаривания. Самец следует за самкой, учащаются случаи назо-назальных и назо-анальных обнюхиваний (Meissner, 1985). Самка избегает контактов с самцом, но он остается рядом с ней, за день до спаривания отмечаются попытки садки, на которые самка реагировала громкими выкриками и задиранием хвоста. (Батова, Меркулова, 1997)

Довольно хорошо изучено половое поведение потору и кенгуровых. Самцы большинства видов регулярно проверяют готовность самок к размножению. Такие «проверки» включают назо-анальный контакт. Иногда самцы слизывают мочу самок, нюхают сумку, трогают бока и гладят хвост самки. Самки, не готовые к спариванию, избегают самцов, падая на землю или убегая, и иногда бьют их. Как только самка вступает в эструс, и становится рецессивной, частота их «проверок» самцами увеличивается. Самцы пытаются не дать партнерше уйти, перекрывают ей дорогу и хватают за

голову. Подолгу самцы следуют за самкой и вокализируют. У некоторых видов самцы размахивают хвостом из стороны в сторону, разбрызгивают мочу на кусты и траву.

Как было отмечено выше, у некоторых видов есть послеродовой эструс. Лучше всего поведение животных в этот период описал Руд (1994) для филандера, или кенгуру Дерби (*M. Eugeniei*) в неволе. Он представляет информацию по изменению продолжительности копуляций, и изменении поведения самцов и самок в период послеродового эструса. Первый раз самец подходит к самке примерно в момент рождения детеныша, она становится рецессивной из-за гормональных изменений, вызванных родами. Самки начинают подпускать самцов и проявляют готовность к спариванию, примерно через 1,3 часа после спаривания. Агрессия между самцами и драки из-за самки откладывают спаривание примерно до 1,8 часа после спаривания. Агрессивные контакты между самцами включают удары, захваты за голову и укусы. Встречаются следования за самкой нескольких самцов. В среднем половое поведение проявляется на протяжении 6-7 часов после родов. Но это не типично для всех видов с послеродовым эструсом, например для краснодрюхого филандера (*Thylogale billardieri*) и прыткого валлаби (*Macropus agilis*) успешное спаривание может произойти на протяжении полудня после родов, а у рыжего кенгуру (*M. Rufus*) и у горного кенгуру (*M. Robustus*), примерно на протяжении двух дней после родов.

СПАРИВАНИЕ

Спаривание у сумчатых, в отличие от многих плацентарных, характеризуется длительными периодами интромиссии. Садка у опоссумов может длиться более 60 минут. Копуляция у мышевидных опоссумов (*Marmosa*) длится более 30 минут, а затем могут последовать еще две садки с промежутком в 6 часов. Спаривание у сумчатых мышей (*Antechinus*) длится более двух часов, даже у крупных макропод садка продолжается более 30 минут с многочисленными эякуляциями (Eisenberg, 1981).

При садке, у большинства видов, самец хватается за загривок зубами и обхватывают передними лапами бока. Совокупления могут длиться 1-6 часов, а то и дольше. Самцы разных видов во время садки массируют самку пальцами передних, а иногда и задних конечностей. Самцы сумчатых мышей и узколопых сумчатых мышей трутся подбородком о затылок самки. Фаза активной копуляции может сопровождаться пассивной, которая длится несколько часов, покой которой может быть нарушен только, пытающейся высвободиться самкой (Dickman, 2006).

Есть виды сумчатых, у которых спаривание носит принудительный характер. Так происходит, например у вомбатов (Vombatidae). Тэйлор (цит по Dickman, 2006), описал спаривание вомбатов в неволе. Спаривание

прошло удачно только после того, как самец челюстями захватил задние конечности самки. Во время копуляции самец лежал на боку. Самка пыталась вырваться, но самец удержал её, укусив бедро и ухватив за заднюю лапу. Спаривание продолжалось до тех пор, пока самец не разжал челюсти. После чего самец постоянно находился рядом с самкой спал с ней в одной норе еще несколько ночей.

Самцы коалы (семейство *Phascolarctidae*) пытаются спариться с самками в состоянии анэструса. Поэтому большинство спариваний у коал принудительные и могут включать насильственные копуляции. Такие спаривания, естественно, неудачны. Однако, Хандасайд (Handasyde, 1986) предполагает, что такая насильственная копуляция может побудить самку вступить в состояние эструса.

Хотя моногамные связи для сумчатых нехарактерны, самцы могут определенным образом контролировать отцовство. Так, самцы сумчатых летяг подавляют половую активность других самцов в группе, демонстрируя свое доминирующее положение в одиночку или вместе с близкородственным самцом (Klettenheimer et al. 1997). В некоторых популяциях скалистых кенгуру (*Petrogale assimilis*), самцы обеспечивают себе отцовство за счет непрерывного взаимодействия с одной или двумя самками, и отпугивания других самцов. Самец филандера (*Thylogale billardieri*) охраняет самку до 8 часов после копуляции, чтобы не допустить спаривание с другим самцом.



Рис.15 Спаривание *Dasyurus maculatus*.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проводилась в Отделе Научных Исследований Московского Зоопарка.

В общей сложности мы наблюдали за поведением 10 карликовых сумчатых летяг (*Petaurus breviceps*) (5 пар).

Период наблюдений – с ноября 2004 по январь 2006.

Кроме исследования поведения сумчатых летяг в марте-апреле 2005 года были проведены видеонаблюдения за формированием пары домовых опоссумов (*Monodelphis domestica*).

2.1 ОПИСАНИЕ ЖИВОТНЫХ

Сумчатые летяги содержатся в Московском зоопарке с 2000 года. Исходной была группа, состоящая из одного самца и двух самок, полученных от частных лиц, поэтому происхождение животных неизвестно. В настоящее время в зоопарке 20 животных, часть из них содержится в экспозиционной вольере павильона «Ночной мир», а часть в клетках в Отделе научных исследований Московского зоопарка. Именно за ними мы проводили наблюдения.

В общей сложности мы наблюдали за образованием 5 пар, из них за двумя парами проводили непрерывную дистанционную видеосъемку. Поэтому большая часть количественных данных относится именно к этим животным.

ПАРА 1:

Самка 1 – В зоопарк поступила незадолго до начала наблюдений от частного лица. Поэтому её возраст и репродуктивный статус мы могли определить лишь приблизительно по состоянию сумки: около 1,5 лет. Ранее не размножалась. Никаких навязчивых двигательных стереотипов (далее: НДС) у неё выявлено не было. Самка спокойно относится к людям, фактически это ручное животное. В общей сложности её активность была довольно высокой: она много и охотно перемещалась по клетке.

Самец 1 – поступил в 2000 году, в возрасте около 1 года. На период наблюдений ему было примерно 6 лет. Долгое время он содержался в большой группе



Рис. 16 Самец из пар 1,3,4

(из нескольких самцов и самок с детёнышами) в экспозиционной вольере павильона «Ночной мир», где неоднократно размножался. Затем был переведён в Научный отдел. После этого он производил потомство 2 раза с неопытными самками (см ниже: пара 3 и 4). Один раз от самки его пришлось отсадить, так как он начал нападать на нее. У самца наблюдается высокая активность экзокринной фронтальной железы. Тяжелый (175 грамм), малоподвижный, он активно охраняет территорию, много метит. К человеку относится агрессивно – атакует руки человека, который открывает крышку домика.

ПАРА 2:

Самка 2 – рождена в Московском зоопарке, возраст на период ссаживания – 10 месяцев. Ранее она жила в семейной группе из 6 животных (взрослые самец с самкой, две половозрелых самки и два детеныша). За этой группой проводились наблюдения в 2004 году, так что режим активности самки 2 был известен (Кондратьева, 2005). Навязчивые двигательные стереотипы (НДС) в период жизни в группе у неё отсутствовали. В размножение ранее не вступала. Самка по отношению к человеку спокойная, почти ручная.

Самец 2 – рожден в Московском зоопарке в павильоне «Ночной мир», где жил в большой группе, состоящей из 7ми животных (3 самца и 4 самки). Ранее не размножался. Его возраст к моменту ссаживания был 14 месяцев. К человеку относится неагрессивно. Активность фронтальной железы – средняя. Вес 85 грамм.

ПАРА 3

Самка 3 – поступила в зоопарк в марте 2005 года, возраст можно было узнать приблизительно по состоянию сумки – около 1 года. Ранее не размножалась. Активность была средней. К человеку агрессии не проявляет, но в руки не дается.

Самец 3 – при формировании пары использовали того же самца, что и для пары 1 (см. выше).

ПАРА 4

Самка 4 – рождена в зоопарке. На период начала наблюдений её возраст составлял 2,5 года. Ранее сидела с самцом на протяжении 1,5 лет, но животные так и не размножались. По устному сообщению О.Г. Ильченко, при создании этой пары, животные долго не шли на контакт друг с другом. Самка длительное время не спала с самцом в одном домике. Отмечалось много агрессивных контактов между зверьми. Динамика активности этих животных была известна по ранее сделанным наблюдениям. НДС у самки не проявлялось, но во время испуга она могла долго висеть на потолке

клетки без движения. Контакт с человеком избегает, хотя агрессию почти не проявляет.

Самец 4 – при формировании пары использовали того же самца, что и для пары 1 (см. выше)

ПАРА 5

Самка 5 – рождена в зоопарке, возраст на начало наблюдений – 8,5 месяцев. Ранее она жила в семейной группе, за которой проводились наблюдения (Кондратьева, 2005). Общее состояние зверька было не хорошим: часто проявлялся НДС (бег кругами по сетке на потолке) и общая нервозность (крики и метания по клетке при приближении человека). В группе не размножалась.

Самец 5 – рожден в зоопарке, возраст на начало наблюдений – 1,8 лет. Ранее жил в семейной группе из 4-х животных, за которыми проводились наблюдения (Кондратьева, 2005). Охраняет территорию, но на руки человека не нападает. НДС не выявлено. Активность фронтальной железы средняя, вес – 80 гр.

Для индивидуального различия животных в паре 2 самцу выстригли шерсть на хвосте и лапах, в остальных случаях животные легко отличались по размерам: самцы были заметно крупнее самок

2.2 УСЛОВИЯ СОДЕРЖАНИЯ

Звери содержались при инвертированном световом дне. Длительность ночного и дневного периода в течение года не менялась (с 6:00 до 18:00 – ночь, с 18:00 до 6:00 – день). Клетки, в которых проводили ссаживание сумчатых летяг, не отличались от тех, где содержались семейные группы: из стеклопласта с сетчатыми вставками, размер 130x77x37см. В каждой клетке стояло по 2 домика: один был подвешен под потолком, другой располагался на подстилке. Для удобства наблюдения одна стенка домика была стеклянной. Стеклянная сторона домиков вплотную прилегала к стенке вольеры. Когда наблюдения не проводились, прозрачная часть домика закрывалась картоном. Его закрепляли снаружи, на то место, где домик прилегал к стенке клетки. Во всех клетках также имелись: подвесная автоматическая поилка и 2 миски (для насекомых и остальных кормов). Также



Рис. 17 Клетка сумчатых летяг

были подвешены канатики для лазанья.

Клетки были оформлены крупными ветками, подстилка состояла из опилок. В качестве гнездового материала предлагали сено, сухую листву, тонкие веточки.

Ежедневный рацион летяг состоял из мелко нарезанных фруктов и ягод, творога, мёда, варёного яйца, насекомых (зоофобусы, сверчки, мучные черви) и витаминов. Количество еды рассчитывалось по числу животных в группе. Иногда ставились ветки лиственных и хвойных деревьев (береза, ольха, орешник, яблоня, ветла, сосна). Воду давали в автоматических поилках и меняли ежедневно.

2.3 ПРОЦЕДУРА ССАЖИВАНИЯ

Процедура ссаживания была организована следующим образом: Сначала готовили клетку: её чистили, насыпали свежие опилки, ставили ветки и вешали новые домики. Затем туда помещали самку и давали ей освоиться. Проводили визуальные наблюдения, интересные моменты заносили в дневник. Через 2-3 дня к самке подсаживали самца. В случае пар 1 и 2 в этот момент начинали видеозапись. После спаривания и стабилизации активности животных видеозапись останавливали. После окончания эксперимента животных не рассаживали, за исключением пары 3, в которой самец начал проявлять агрессию к самке. Затем мы продолжали наблюдать за зверьками. С периодичностью 1 раз в неделю летяг взвешивали, у самок проверяли состояние сумки, чтобы зафиксировать период беременности, родов и лактации.

2.4 МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ ДАННЫХ

СБОР И ОБРАБОТКА ВИДЕОДАННЫХ (ПАРЫ 1 И 2)

Для пары 1 наблюдения проводили в период с 20 по 26 ноября 2005 года, для пары 2 – с 23 декабря по 31 декабря 2005 года.

В период формирования пар 1 (6 дней) и 2 (8 дней) ежедневно вели непрерывную дистанционную видеозапись с 6 утра до 6 вечера, охватывая практически весь период активности животных. Таким образом, был зафиксирован весь процесс формирования репродуктивной пары.

Для записи видеоматериала мы использовали 2 камеры (KPS350 BH, угол захвата 90° - 44° на 70° - 30°) и цифровой видеомagneтaфон (4 channel DVR-773, proline UK). Две видеокамеры крепились при помощи кронштейнов на стенку таким образом, чтобы охватить все пространство клетки.

Информация сохранялась на жестком диске (HDD) объемом 125 ГБ. Просматривали запись с монитора HS-MB092

Всего проанализировано 168 часов видеозаписей.

При обработке видеозаписей пользовались методом временных срезов (Попов, 1990). Независимо от временных срезов, методом регистрации отдельных поведенческих проявлений (Попов, 1990) фиксировали все случаи социальных контактов. Также вели дневник.

Результаты наблюдений заносились в электронную базу таблиц Microsoft Excel и обрабатывались в статистическом пакете Statistica 6.0

Запись в таблицы Excel производилась следующим образом:

При использовании метода временных срезов с периодичностью 1 раз в 60 сек, мы регистрировали:

1. Тип активности

1. Перемещение по клетке – любой тип перемещения вне домика (бег, прыжки и тому подобное).
2. Сидит – все случаи, когда животное сидит без движения
3. Исследовательская активность – медленно передвигается, обнюхивая и осматривая всё вокруг себя
4. Кормовое поведение – все варианты кормления (на кормушке, на подстилке или на ветках.), а также питье воды.
5. Чистка тела – сюда вошли все элементы чистки и умывания вне домика. Также отмечался тип чистки.
6. Навязчивые двигательные стереотипы (НДС) - быстрый бег кругами по сетке на потолке.
7. Строительство гнезда – элементы поведения, когда животные манипулировали с гнездовым материалом (просто собирая его или затаскивая в домик).
8. Маркировочное поведение – все элементы маркировки анальными, щечными, сумчатыми, грудными железами и мочой.
9. Прочее – всё то, что не входит вышеизложенные пункты, например, дефекация, грызение веток и др..

2. Местонахождение животного

Отмечали, в каком из следующих мест находится животное:

1. В домике
2. На домике
3. На ветках
4. На подстилке
5. На выходе из домика
6. На потолке
7. На кормушке

Методом регистрации отдельных поведенческих проявлений все эпизоды социального поведения животных по следующей классификации:

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. Случаи назо-анального вылизывания мы включали сюда же.
3. Назо-медиальное обнюхивание – обнюхивание медиальной части тела другого животного.
4. Дистантное обнюхивание – обнюхивание друг друга на расстоянии нескольких сантиметров, звери вытягивают мордочки в направлении друг друга, принюхиваются.
5. Следование за партнером – животное идет прямо за партнером (на расстоянии не более 5 сантиметров), обычно принюхиваясь.
6. Заход в домик партнера – одно животное заходит в домик к другому.
7. Агрессия – выпады, укусы, погоню и удары передними лапами.
8. Обнюхивание кончика хвоста. При обнюхивании хвоста партнера животное иногда берет его в лапы.
9. Взаимная чистка – животные чистят друг друга.
10. Залезание на спину – зверь залезает на спину партнера, обхватывая

его бока передними лапами.

11. Подлезание под живот – животное либо быстро проскальзывает под брюхом у партнера, либо не торопясь, тычется носом в его живот.
12. Игровые элементы – затаскивание в домик за хвост, отбирание корма, цепляние передними лапами.
13. Избегание - при приближении партнера животное меняет местоположение.

СБОР И ОБРАБОТКА ДАННЫХ НЕПОСРЕДСТВЕННЫХ НАБЛЮДЕНИЙ (ПАРЫ 3, 4, 5)

Наблюдения за тремя парами проводили в период с 23 марта по 10 июня 2005 года. В течении 10 дней, с периодичностью раз в 2 дня проводили визуальные наблюдения за животными. Длительность наблюдений варьировала от 3 до 4 часов. Всего было обработано 55 часов наблюдений.

Собирая данные, мы пользовались методом регистрации отдельных поведенческих проявлений (Попов, 1990), фиксировали случаи социальных контактов между зверьми. Также вели дневник, куда вносили общие впечатления по поведению пары.

Результаты наблюдений заносились в электронную базу таблиц Microsoft Excel

2.5 МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ ВИДЕОДАННЫХ ПО ДОМОВЫМ ОПОССУМАМ

За парой домовых опоссумов мы наблюдали с 20 марта по 2 апреля 2005 года

Первых домовых опоссумов Московский зоопарк получил в июне 2003 года из Пражского зоопарка. Самец и самка за которыми вели наблюдения, родились в Московском зоопарке. Оба животных на момент ссаживания были молодыми (самец - 1 год и 5 месяцев, самка 1 год и 1 месяц). Самец ранее размножался, самка была неопытной.

Опоссумы содержались при естественном фотопериоде в клетках, размером 40x40x80 см. Клетка для ссаживания была размером 50x80x130 см. В ней стояло два деревянных домика: один был



Рис. 18 Клетка домовых опоссумов

повешен под потолком, а второй стоял на подстилке. В клетке на подстилке стояли две миски (для воды и кормов). Клетки были оформлены крупными ветками, подстилка состояла из опилок и торфа.

Ежедневный рацион опоссумов состоял из нарезанного мяса, рыбы, вареных яиц, сухого кошачьего корма, йогурта, нарезанных фруктов, добавляли минеральную подкормку. Также давали новорожденных мышей и насекомых. Воду, с добавленными поливитаминами, меняли ежедневно.

Мы придерживались системы ссаживания опоссумов, которая была описана Бетти Томас из Зоологического парка Вашингтона. Ссаживание самца и самки предваряли запаховым знакомством, которое происходило минимум за 3 дня перед ссаживанием. Для этого небольшое количество опилок из клетки самца переносили в клетку самки и наоборот. Затем самца с его домиком переносили в клетку самки на 8-11 дней, после чего пару разъединяли, оставив самку в ее клетке. Животных ссаживали на период от 8 до 11 дней, что определяется длительностью эстрального цикла (он не превышает 8 дней).

За опоссумами было проведено 12 периодов видеонаблюдений:

№1 - 20 марта 2005 – суточное наблюдение за поведением самки после трех дней привыкания к красной лампе. Это наблюдение отражает фоновую активность самки, и именно по нему был выбран временной интервал для дальнейших наблюдений.

№№ 2-4 - 21, 22, 25.03.05 – наблюдения за поведением самки в период запахового знакомства (обмена опилками). Всего обмен опилками проводили в течение 5 дней. Видеозапись осуществлялась с 18.00 до 9.00 следующего дня.

№№ 5-12 – ежедневные наблюдения с 26 марта по 2 апреля 2005 – объединение самки и самца (самец подсажен в клетку самки). Наблюдения также с 18.00 до 9.00.

Всего было собрано 213 часов видеонаблюдений. Данные обрабатывались подобно данным по сумчатым летягам за исключением:

1. При использовании метода временных срезов с периодичностью 1 раз в 60 сек, для типов активности, мы регистрировали только пункты с первого по четвертый.
2. При регистрации социальных контактов, для домовых опоссумов мы выделили девять элементов. Семь первых таких же, как и для сумчатых летяг, и еще 2: «приближение к партнеру» и «обнюхивание входа в домик партнера».

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1 ЭТОГРАММА СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ СУМЧАТЫХ ЛЕТЯГ В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ ПАРЫ.

За период наблюдений была составлена этограмма, в которой мы представили элементы социального поведения в репертуаре сумчатых летяг в период формирования пары (всего 28 элементов).

1. Обнюхивания – Легко можно выделить инициатора контакта, но не всегда обнюхивания бывают взаимными. Так в первый день ссаживания основную массу контактов инициирует самка, а самец может просто не обращать на это внимание.

1.1. Дистальное обнюхивание. Зверь, находясь на расстоянии нескольких сантиметров от партнера, начинает принюхиваться, вытянув мордочку в направлении другого животного, тело наряжено, хвост вытянут. Животное, инициирующее контакт может находиться как ниже, так и выше партнера. Другой зверек, иногда, также начинает принюхиваться, или не обращает внимания, продолжая заниматься своими делами.

1.2. Обнюхивание кончика хвоста. Находясь чуть сзади или сбоку от партнера, зверь изучает его хвост, при этом иногда берет его в лапы. Иногда обнюхивание кончика хвоста предшествует назо-анальному обнюхиванию. Партнер обычно не реагирует или пытается уйти от контакта. Эта форма обнюхивания встречается, в основном, в период, когда животные мало знакомы друг с другом. Если зверек берет хвост партнера в лапы, то это может перейти в игру, когда одно животное удерживает хвост другого, тянет его или просто не дает партнеру уйти.

1.3. Назо-назальное обнюхивание. Зверь обнюхивает мордочку партнера, иногда лижет партнера в нос. Назо-назальное обнюхивание у сумчатых летяг, как правило, взаимное, начинается одновременно у обоих животных и инициатор контакта не может быть выявлен. Однако, бывают случаи, когда второе животное отворачивается и не отвечает на обнюхивание. В течении дня назо-назальные обнюхивания обычны и встречаются не однократно.

1.4. Назо-медиальное обнюхивание. Подойдя близко к партнеру, животное начинает обнюхивать боковую часть тела другого животного (бок, шею или заднюю лапу). При этом, может происходить касание

вибрисами или носом тела партнера. Животное, к которому направлен контакт, может стоять, не двигаясь, либо ответить назомедиальным обнюхиванием, либо уйти.

1.5. Назо-анальное обнюхивание. Животное приближается к партнеру сзади и начинает обнюхивать дистальный конец тела партнера, под хвостом. Иногда этот тип обнюхивания сменяется вылизыванием аногенитальной области партнера. Животное, к которому направлен контакт, чаще всего не двигается или начинает медленно уходить. В период эструса самки могут развернуться и начать взаимно обнюхивать самца или залезать ему на спину.

1.6. Обнюхивание сумки – самец тычется носом в самку, в области сумки. Самка приподнимается на задних лапах. Редко уходит. Такой элемент поведения может быть связан с проверкой готовности самки вступить в размножение, так как существуют околосумчатые железы, выделяющие специфичный секрет. Этот тип обнюхивания хорошо описан у макропод.

Все типы обнюхиваний – регулярный элемент поведения сумчатых летяг. Уже в раннем возрасте детеныши начинают обнюхивать друг друга и других животных группы, так как знание индивидуального запаха членов семейно группы, у социальных животных имеет очень большое значение. В период знакомства и сближения животных, объединяемых в пару, преобладают дистальные и назо-назальные формы обнюхиваний. В период эструса, увеличивается частота назо-анальных и назо-медиальных обнюхиваний.

2. Социальные чистки (груминг). У сумчатых летяг встречается как взаимная чистка, в которой оба животных чистят друг друга, так и чистка одного животного другим.

2.1. Чистка партнера – инициатором такой чистки может быть как самец, так и самка. Ей предшествует назо-медиальное обнюхивание. Затем инициатор чистки опирается передними лапами или залезает на партнера, начиная чистку. Чаще всего чистят холку, голову, спину, хвот, редко бока и лапы. Иногда, можно наблюдать, как вне домика, самка залезает на партнера, обхватывая передними лапами его бока, и начинает активно чистить ему холку. Такая чистка может продолжаться довольно долго (до 5 минут).

2.2. Аногенитальное вылизывание – происходит после аногенитального обнюхивания. Зверек приближается дистальной части тела партнера, начинает нюхать под хвостом, а затем вылизывать. Этот элемент поведения более характерен для самца, но может встречаться и у

самок. Частота его встреч резко возрастает в период эструса и после родов самки.

2.3.Взаимная чистка – Животные образуют некое подобие клубка, активно чистят друг другу спину, голову, бока. Этот элемент редко встречается вне домика. Взаимная чистка в домике чередуется с индивидуальной чисткой.

Социальные чистки занимают важное положение в репертуаре сумчатых летяг. Чаще всего они происходят в домике в период до и после сна, но в период ухаживания её можно наблюдать вне домика. Инициатором чистки чаще бывает самка. Этот процесс может быть очень длительным (до часа).

3. Демонстрации. У сумчатых летяг наблюдаются элементы поведения, когда один зверек делает что-то, чтобы привлечь внимание другого, он показывает что умеет - демонстрирует себя другому во всей красе.

3.1.Растягивание летательной перепонки. Зверек выбирает место напротив партнера и виснет, зацепившись задними лапами, вниз головой. Передние лапы раскидывает в разные стороны и растягивает летательную перепонку. Затем начинает покачиваться из стороны в сторону, поворачиваясь к партнеру то одним, то другим боком. Иногда животные это делают в паре: одновременно раскрыв летательную перепонку напротив друг друга, начинают медленно покачиваться, что напоминает медленный танец, так как зверки висят очень близко, почти вплотную друг к другу.

3.2.Виляние хвостом. Эта демонстрация наблюдалась у самки. В первые дни ссаживания, самка приближается к самцу нерешительно, медленно, не сводя с него глаз. Хвост у нее извивается змеевидно, из стороны в сторону (такое движение можно наблюдать, также в момент охоты на насекомых). Заметив такое поведение, самец либо сидит неподвижно, ожидая, когда самка приблизится, либо уходит. Если самка таким манером доходит до самца, то поворачивается к самцу задом, хвост при этом продолжает извиваться, касаясь носа самца. Затем самец начинает наступать на самку, делая попытки спариться.

4.Гнездовое поведение. В период формирования пары у некоторых самцов проявляются элементы гнездового поведения, которое позже может не наблюдаться (самки приступают к строительству гнезда после родов и с половым поведением, видимо, это не связано). Хвост закручивается в петлю и зверек идет по направлению к выбранному объекту (ветка, сено, листик). Берет его в передние лапы и виснет вниз головой, цепляясь задними лапками. Затем засовывает материал в петлю на хвосте и медленно начинает перемещаться к домику. Не всегда

животным удастся донести материал до цели. Ветки звери иногда переносят в зубах.

5. Игры. Мирные контакты, в которые вовлечены оба партнера.

5.1.Затаскивание в домик за хвост. Зверек хватается лапами и зубами хвост другого животного и затаскивает его в домик. Иногда это заканчивается агрессией со стороны потерпевшего.

5.2.Залезание на спину. Чаще всего встречается у самок. Самка залезает на спину партнера, обхватывая его передними лапами с боков. Сидеть так она может довольно долго (несколько минут). Самец в этот момент сидит на одном месте, либо двигается, тогда самка чаще всего не удерживается и срывается.

5.3.Подлезание под живот. Эта форма поведения также более характерна для самок, чем для самцов. Самка либо быстро проскальзывает под брюхом у самца, либо тычется носом ему в бок.

5.4. Наскакивание. Один зверь насккивает на другого сбоку без каких-либо признаков агрессии. Это поведение может заставить партнера отскочить в сторону, или вовлечь его в игру.

5.5.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.

5.6.Сплетение. Животные перевиваются, виснут друг на друге, кружатся, образуя непрерывно движущийся клубок. Тут можно различить почти все элементы обнюхиваний, налезания, короткие чистки и т.п.

5.7.Догонялки. Напоминают игру белок в «горелки» вокруг ствола. Зверьки движутся по разные стороны ветки, выглядывая, и насккивая друг на друга.

Все типы игрового поведения встречаются еще в раннем возрасте, у детенышей, когда они играют между собой или с взрослыми особями (Кондратьева, 2005). Затем игры встречаются у молодых животных в любое время года. Когда зверьки достигают трех и более лет, игровое поведение обычно приурочено к периоду ухаживания.

6. Половое поведение

6.1.Садка. Её можно увидеть как в домике, так и вне него. Животное залезает на спину партнера, обхватывая его передними лапами с боков, удерживает за загривок. Это поведение может вызвать либо замирание партнера, либо его уход. В период ухаживаний часто так себя ведет самка. После спаривания попытки садки регулярно проявляет самец.

6.2.Спаривание. Происходит исключительно в домике. Включает в себя несколько копуляций и длится несколько часов.

7. Избегание. Когда зверек явно уходит от контактов и навязчивых приставаний партнера. Он может просто отвернуться, перейти в другой угол клетки, либо скрыться в домик. Если инициатор следует за ним в домик, то животное опять выходит или проявляет агрессию.

8. Агрессия. Проявляется в виде угрожающих криков, оскала, угрожающих выпадов или короткой погони. Возможны удары партнера передней лапой. В период формирования пары мы ни разу не наблюдали, чтобы животные наносили друг другу какие-либо травмы. Чаще всего агрессию проявляют самки. Самец может нанести какое-то ранение самке только в момент сильного испуга, например, когда снимают домик, а там находятся оба животных.

9. Маркировочное поведение. Можно выделить следующие типы маркировки:

9.1. Маркировка анальными железами. Животные приседают на ветке и продолжают медленно двигаться вдоль нее, коснувшись поверхности анальной областью.

9.2 Маркировка щечными железами. Обтирание предмета щеками. Такое поведение свойственно как самцам, так и самкам.

9.3 Маркировка грудными железами. Животное трется и проскальзывает по предмету грудью.

9.4. Маркировка сумчатыми железами. Характерна для самок. Они могут маркировать различные предметы – ветки и пр. При маркировании самка приседает, хвост немного подергивается. Самка из пары 1 метила подсаженного к ней самца. Она очень медленно проползала по его спине и бокам, обтирая со всех сторон. Затем слезла с него и тщательно обнюхивала.

9.5 Маркировка мочой. Характерна для самок и самцов. Чаще всего метятся ветки - зверек проходит по ним, оставляя капельки мочи позади

себя. В этих же местах метят другие особи.

Важную роль занимает маркировка в период формирования пары. Попад на территорию самки, самец начинает исследовать её метки, перекрывая некоторые из них.

Таким образом, у сумчатых летяг наблюдается богатый репертуар аффилиативных контактов: различные типы взаимных чисток и широкий игровой репертуар. Также стоит отметить наличие демонстраций в репродуктивный период.



Рис 19. Элемент исследовательского поведения у самца сумчатой летяги

3.2. СОЦИАЛЬНЫЕ КОНТАКТЫ И ИХ ИНИЦИАТОРЫ (КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ПАР 1 И 2)

В паре 1 за 6 дней ссаживания было зарегистрировано всего 1537 контактов, в среднем в день наблюдали 256,16 контактов ($SD=155,78$, диапазон от 109 до 561)

Для пары 2 за 6 первых дней ссаживания мы зарегистрировали 2027 контактов между животными, в среднем в день наблюдали 337,83 контакта ($SD=118,87$, диапазон от 184 до 516)

Несмотря на то, что для пары 2 было зарегистрировано большее число взаимодействий, достоверных различий между двумя парами не обнаружено (t -тест, $p=0,331$).

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ЭЛЕМЕНТОВ СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ

При проведении наблюдений, мы анализировали встречаемость 14 элементов социального поведения. Все 14 отмечены у самок, (хотя у самки из пары 2 не был замечен один из типов - избегание). У самцов зарегистрировано только 12 элементов (отсутствует агрессия).

Рисунки 20 и 21 показывают, что большая часть контактов между животными направлена на обследование партнера. Инициаторами обнюхиваний были и самцы и самки. В паре 1 обнюхивания, инициированные самцом, составили 68%, а для самки - 58% от общего числа контактов, инициированных каждым зверем. В паре 2 эти цифры составляют, соответственно, 63% для самца и 61% для самки. Наиболее частая форма обнюхиваний - назомедиальные, составляющие около 22% всех контактов в обеих парах. Для пары 2 также отмечено много назо-назальных обнюхиваний (также около 22%).

В паре 1 аффилиативные контакты в общей сложности составили 25% для самца и 29% для самки. В паре 2 - 16% для самца и 19% для самки. Чаще встречалось залезание на партнера - для пары 2 инициаторами этого элемента в равной степени были как самцы, так и самки (по 9%), в паре 1 самка залезала на партнера на 1% чаще - всего 17%.

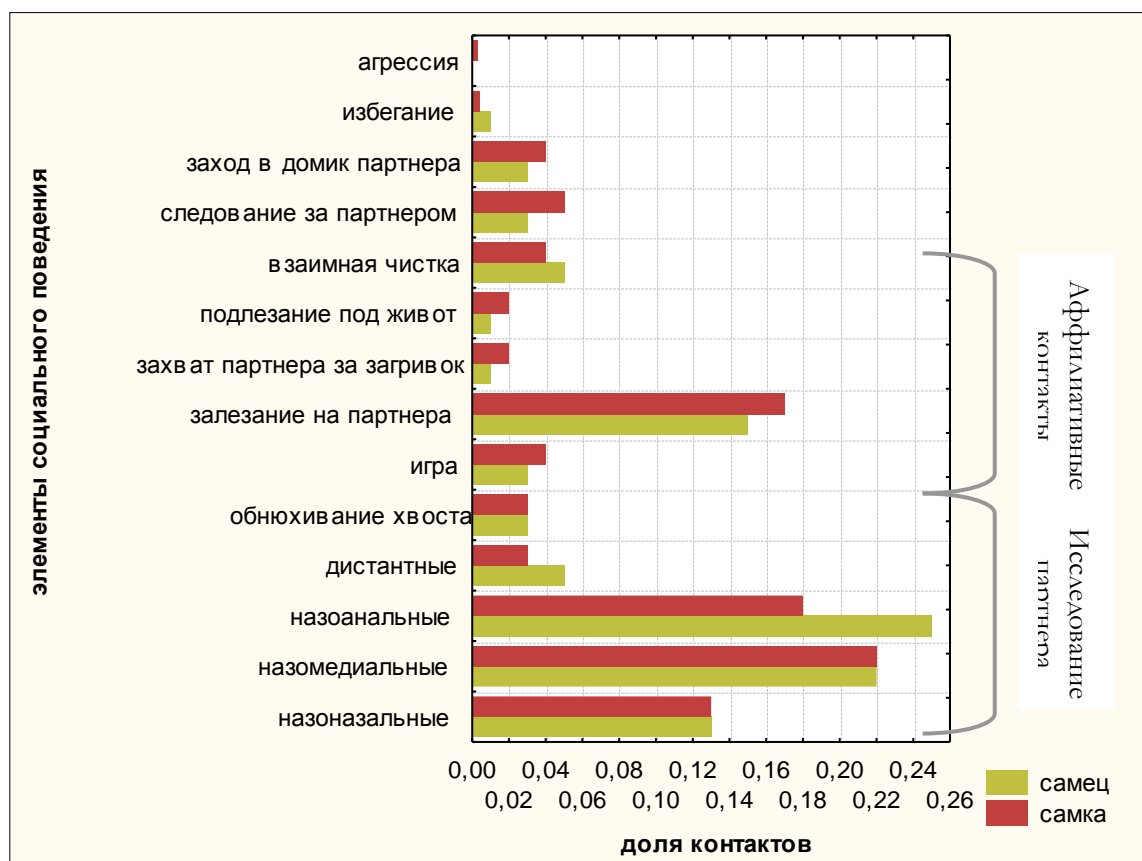


Рис.20 Встречаемость различных контактов при формировании пары 1 карликовых сумчатых летяг

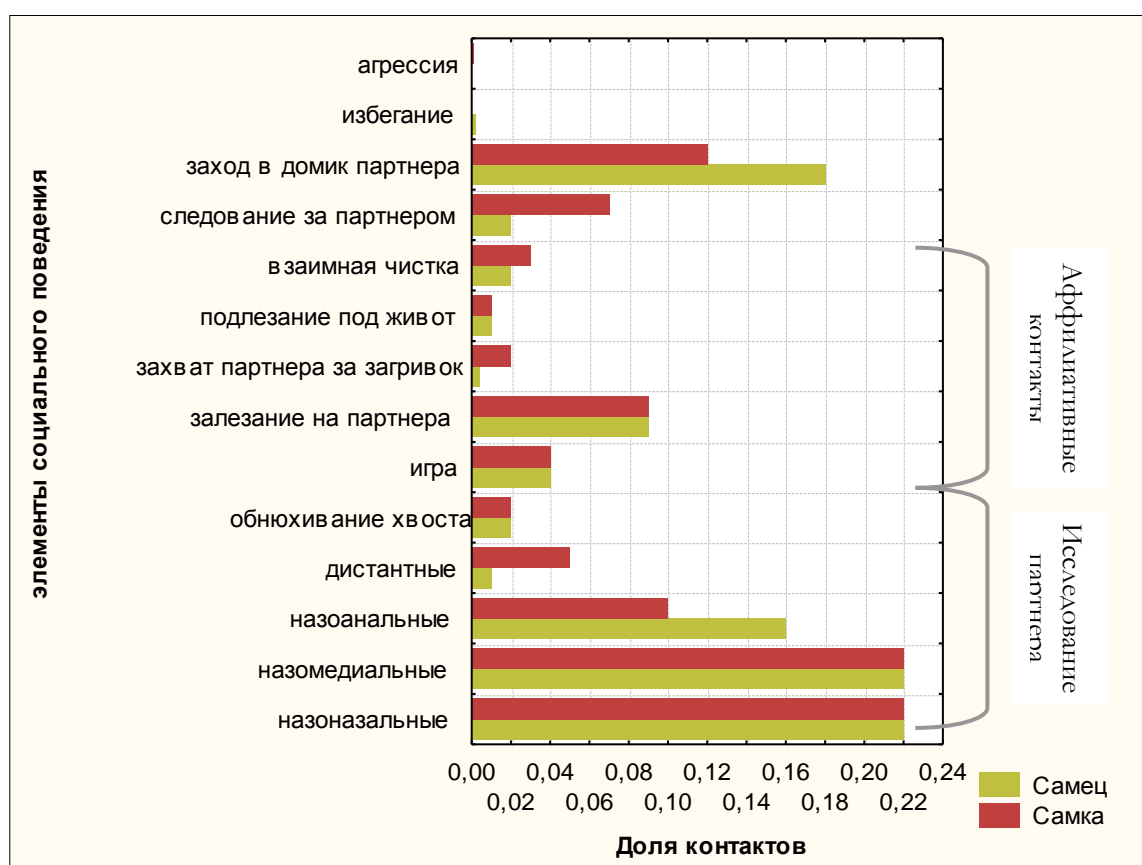


Рис. 21 Встречаемость различных контактов при формировании пары 2 карликовых сумчатых летяг.

Следование за партнером и заход в домик партнера для пары 1 отмечалось не часто. Для самки эти элементы были зарегистрированы чаще (следование за партнером – 5%, заход в домик партнера – 4%). У пары 2 эти элементы поведения встречались чаще. Следование за партнером составило 7% для самки и 2% для самца. Заход в домик партнера, – 12% и 18%, для самки и самца.

Также из рисунков 20 и 21 видно, что агонистическое поведение встречается очень редко в обеих парах. Агонистическое поведение было представлено избеганием партнера и угрожающими выпадами в его сторону. Избегание контактов встречалось у самцов обеих пар и у самки из пары 1, но величина этого элемента не превышала 1%. Агрессивные выпады, удары передней лапой и короткие погони были отмечены только со стороны самок (в обеих парах не более 1%). Ни один из этих актов не привел к повреждению партнера.

Таким образом, в целом по рисунку пары схожи, есть только некоторые небольшие количественные различия. Чаще всего в поведении сумчатых летяг встречалось обнюхивание партнера и аффилиативные контакты, что в целом характерно для социальных животных.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНИЦИАТИВ ПРИ СОЦИАЛЬНЫХ КОНТАКТАХ

На рисунке (рис 20, 21) также показано, какую долю из всех контактов данного типа инициировал самец, и какую самка за весь период формирования пары.

В паре 1 почти все типы контактов инициировали в равной степени и самец и самка, только назоанальные контакты достоверно отличаются ($p=0,0001$) чаще их инициировал самец. В паре 2 также инициатива партнеров была примерно одинаковой – только назоанальные вылизывания, и заход в домик самец инициировал чаще (difference test: means, $p=0,0002$). Кроме того, в этой паре самка чаще следовала за партнером и у нее была выше инициатива дистантных обнюхиваний.

Следовательно можно предположить, что инициативность зверьков фактически одинакова – нет доминирования в данном типе контактов или подавления инициатив партнера.

3.3. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ОТНОШЕНИЙ.

Вначале, основываясь на дневниковых записях, приведем описание событий, которые произошли при формировании пар (подробное описание развития отношений по парам 1 и 2 включено в раздел «Приложение»). Мы считали, что пара сформирована лишь после того, как животные спарились, их режим активности нормализовался, и агрессивные контакты между животными отсутствуют или минимальны.

ПАРА 1

После того, как самца подсадили в клетку к самке, он всё время принохивался и осматривался. В начале он быстро прошел по веткам и зашел в верхний домик, осмотрел его и направился метить и нюхать ветки. Контакты с самкой по инициативе самца были малочисленны, это были в большинстве случаев назо-медиальные и назо-анальные обнюхивания, сопровождающиеся залезанием на самку и даже, иногда, захватом её за загривок. Самка сначала опасалась и близко к самцу не подходила (дистантные обнюхивания), но через несколько минут осмелела и подошла к партнеру, обнюхала его хвост, затем последовали назо-анальные и назо-медиальные обнюхивания. Весь день самка была инициатором контактов, а ближе к концу дня стала залезать самцу под живот и на спину. Для этой самки была отмечена высокая доля маркировочного поведения. Причем она метила не только ветки и домик, но и самого самца, залезая на него то с одного, то с другого бока. Когда темный период суток (с 6 утра до 6 вечера) стал подходить к концу, самец начал выбирать домик для сна. Эта процедура заняла у него не много времени, он три раза по очереди зашел в один и в другой домик и остановил свой выбор на верхнем, где и улегся спать. Самка, наблюдавшая за ним всё это время, ушла следом за самцом.

На следующий день самец стал намного меньше двигаться, подолгу мог сидеть на одном месте - на крыше верхнего домика. Маркировочное поведение отмечалось довольно часто после контакта с самкой. Он стал активнее интересоваться самкой (были отмечены назо-анальные вылизывания и обнюхивания, залезания на партнера). Но всё же инициативность самки была выше. Преобладали назо-медиальные обнюхивания с залезанием на партнера и взаимные чистки. Были отмечены игры и демонстрации.

На третий день животные спарились. Спаривание происходило в домике и длилось с 7 утра до 14:05. Спариванию предшествовала длительная взаимная чистка. Из-за плохого качества записи, нам не удалось точно зафиксировать длительность двух копуляций и следующих за ним склепываний, но можно точно сказать, что второй период был намного

короче. По общему впечатлению, спаривание не носило принудительный характер, в посткопуляционный период самка не пыталась вырваться и уйти. Хотя, в перерыве между спариваниями самка намеревалась покинуть домик, но самец удержал её, затянув обратно в домик за хвост. По окончании спаривания, животные чистились, первым домик покинул самец, самка вышла сразу за ним.

После спаривания, когда животные покинули домик, самец следовал за самкой, а она пыталась уйти от контактов с ним. Немного походив по клетке, самка скрылась в нижнем домике и пробыла там около двух часов. Всё это время самец сидел на крыше, но зайти к самке не пытался. Когда самка выходила, самец шел к ней и предпринимал попытки садки, на что самка реагировала отрицательно (избеганием или агрессией).

В последующие дни после спаривания самец стал мало двигаться, начал больше есть. Время, проведенное в движении было приблизительно равно тому, что он проводил сидя на одном месте. Случаи маркировки стали редки, социальные контакты он инициировала редко, и преимущественно это были назо-назальные контакты. Самка двигалась много, и её активность в целом превышала активность самца. Часто инициировала она социальные контакты: подолгу чистила самца, сидя рядом с ним на верхнем домике, иногда пыталась играть с самцом (удержания за хвост, цепляние лапами). В дальнейшем агрессивных контактов не наблюдалось. Самка удачно забеременела, родила и выкормила детеныша. Эту пару мы расформировывать не стали, так как зверьки хорошо относятся друг к другу и в период лактации произошло спаривание, самка забеременела во второй раз.

ПАРА 2

Самец, попав в клетку к самке, начал исследовать. Короткие перебежки с места на место чередовались с замиранием на одном месте. Много времени потратил самец, исследуя домики (особенно верхний) и ветки. Меньше всего времени он провел на полу и на кормушке. Метил самец редко. Первое время, самец вообще не обращал внимания на самку. Знакомство началось с дистантного обнюхивания, приближения, затем обнюхивания хвоста и аногенитальной области. Контакты он инициировал очень редко, с преобладали назо-меднальные и назо-назальные обнюхиваний. Пару раз самец инициировал игры с самкой, 4 раза отметили залезание на партнера. С появлением самца в клетке, самка явно оживилась. Хотя ей понадобилось некоторое время, чтобы ознакомиться с ситуацией: сначала она просто сидела и наблюдала за самцом, затем начала неторопливо, осторожно подходить к нему. Последовало дистантное обнюхивание, приближение, обнюхивание хвоста и аногенитальной области. Познакомившись, и не встретив в ответ агрессии, самка стала следовать за самцом. Она, буквально,

непрерывно была рядом с ним, инициируя игры и взаимные чистки. Несколько раз были отмечены такие элементы, как подлезание под живот и залезание на партнера. Метила самка мало, преимущественно домик. Начиная с 16:30 самец начал бегать из домика в домик. За одну минуту, бегая по клетке, он мог успеть заглянуть в оба домика. Было видно, что он явно не может остановить свой выбор на каком-то определенном месте. Самка сначала следила за ним, а затем, у нее начал проявляться навязчивый двигательный стереотип (бег кругами по небольшому куску сетки на потолке, расположенной прямо над верхним домиком). Затем, самка походила по веткам, поела и направилась в верхний домик, чтобы устроиться там, спать. Самец сразу к ней присоединился.

На протяжении следующих трёх дней активность самца менялась. После светлой фазы, самец выходил позже самки, несмотря на то, что уже не спал. Он оставался в домике, в первый день до 8, во второй до 7, а в третий он в 6 часов был уже активен. На протяжении этого периода мы наблюдали очень интересную картину. Самка первой выходила из гнезда, делала круг по клетке, после чего возвращалась в домик. Там она начинала активно чистить и теревить самца, после чего выскакивала из домика и бежала на сетку на потолке. Затем, у самки можно было наблюдать НДС на протяжении нескольких минут. Потом самка останавливалась, несколько секунд сидела, быстро пробежала по клетке, а затем уходила в домик к самцу. Опять приставала к нему и выходила из домика. Такое поведение продолжалось до тех пор, пока самец не выходил из домика. Как только это случалось, самка успокаивалась (хотя НДС еще встречалось), а затем уходила в домик и сворачивалась там в клубок. Наступала очередь самца заходить в домик и теревить самку. Как только оба зверька оказывались одновременно вне домика, самка начинала есть или грызть ветку, а самец активно передвигался по клетке. Маршрут его был не постоянен, каждый круг самец корректировал так, чтоб пробежать мимо самки. Проходя рядом с самкой, самец мог просто задеть её или перепрыгнуть через нее, не задерживаясь. Добравшись до верхнего домика, он несколько секунд сидел на крыше, а затем продолжал движение по клетке. На второй день наблюдений было отмечено максимальное количество назо-назальных контактов со стороны самца. В 3-ий и 4-ые дни участились случаи следования за партнером в домик и залезание на партнера. Также, в 4ый день наблюдений самец довольно много чистился, сидя на ветках.

Для этой пары спаривание не удалось записать на пленку, так как оно, по видимому, происходило в светлый период времени, между 4ым и 5ым наблюдениями, когда съемка не велась. О том, что спаривание произошло именно в этот период мы можем судить по изменению активности зверей на следующий день и беременности самки.

День после спаривания характеризовался резким изменением социальной

активности зверьков. Количество контактов в этот день было не большим. Надо отметить резкое изменение в поведении самки. Утром этого дня, она не стала выходить первой и теревить самца. Наоборот, большую часть контактов с самого утра инициировал самец. Самка же избегала его, уходила в домик, а самец следовал за ней. Самец инициировал игры, активно чистил самку в домике. Вечером того же дня (16:30) зверьки активно передвигались по клетке, ушли в верхний домик только после того, как переключили свет (самец ушел первым, а самка последовала за ним).

В последующие дни, общая активность самца превышала активность самки. Его режим менялся и стал походить на режим активности самки. Доли социальных контактов у зверьков были схожи, с той лишь разницей, что самец чаще следовал в домик за самкой, и для него были отмечены залезания на партнера с захватом за загривок, что вызывало агрессию со стороны самки. Самец старался быть поближе к самке и, проходя по своему маршруту, обязательно к ней подходил, нюхал или просто задевал её боком. Часто отмечались игры, в которых охотно принимали участие оба зверька. В их репертуаре были представлены все типы отмеченных у летяг игр. Самка вела себя спокойно, правда НДС продолжал проявляться до последних дней наблюдений по утрам, в одно и тоже время (в период с 7 до 11). Чаще всего самка первой уходила в домик, а самец следовал за ней.

Самка успешно родила двойню и выкормила детенышей. Животных рассаживать мы не стали.

ПАРА 3

Самку посадили в чистую клетку, и дали ей несколько дней, чтобы освоиться. Через 2 дня к ней был посажен взрослый самец – то самый, что позже участвовал в формировании пар 1 и 4. Попад в клетку, самец потратил небольшое количество времени на исследование, ушел в домик самки и пробыл в нем около 30 минут. После выхода из домика у самца начало проявляться повышенное исследовательское и маркировочное поведение. В этот день на самку он почти не обращал внимания. Но если она подходила к нему, то можно было наблюдать назо-анальные обнюхивания со стороны самца. Агрессии к самке он не проявлял. Самка же была очень активной, приближалась к самцу, обнюхивала его, следовала за ним и в этот же день начала залезать на него.

На следующий день были отмечены элементы полового поведения – самка начала залезания на самца, активная взаимная чистка со стороны самки, попытки садки и аногенитальные вылизывания со стороны самца.

на третий день было отмечено много игр между животными. Активность была высокой, сидели на одном месте зверьки мало. И всё же инициатором

большинства аффилиативных контактов была самка.

В пятый день животные спарились. Домик не имел стеклянной стенки, поэтому наблюдать спаривание на не удалось. Но в этот день животные долго не покидали домик, а когда вышли самка была малоактивна и старалась избегать общения с самцом, скрываясь от него в нижнем домике. Самец следовал за ней, но тактильных контактов почти не инициировал (были отмечены лишь назо-анальные вылизывания и одна попытка садки). В этот день животные ушли спать в другой, нижний, домик.

В последующие дни активность животных стала средней, контакты отмечали достаточно часто, но игр почти не наблюдалось. Самец стал менее активным, всё больше проводил, сидя на крыше домика. Самка стала много есть, иногда сидела рядом с самцом на домике.

Спаривание прошло удачно, самка забеременела и благополучно родила двойню. Но, начиная с середины июня, когда до выхода детенышей из сумки оставалось меньше месяца, самец начал проявлять к самке агрессивность. Нередко можно было слышать агрессивные звуки, доносящиеся из домика. Когда крышку домика приподнимали, самец вцеплялся когтями в самку, а иногда наносил ей удары передними лапами. Синхронизация их активности становилась всё меньше, и, постепенно, самка перестала заходить в домик и контактировать с самцом. У неё изменилось поведение: больше самка не спала ни в одном из домиков, а сворачивалась клубком прямо на опилках, иногда забиваясь под корягу. На подстилку было поставлено дополнительное укрытие - скорлупа от кокосового ореха, которое самка начала использовать. При попытке самца проникнуть к ней, самка отвечала агрессивными выкриками и выпадами. Эту пару нам пришлось расформировать, самец был отсажен.

ПАРА 4

В начале июля (4 июля) в клетку самки подсадили взрослого самца, о котором рассказывалось выше (см. пара 1 и 3). На подстилке было поставлено дополнительное укрытие (обычный деревянный домик), но в течение моих наблюдений им пользовались лишь один раз.

После того, как самца подсадили в клетку к самке, он начал исследовать и метить территорию. Через несколько минут самец ушёл в верхний домик, в котором всегда спала самка. Самка выскочила из этого домика и повисла на сетчатом потолке, где и провела длительное время без движения (1,5 часа) в состоянии, напоминающем шоковое (Кондратьева, 2005). Самец вышел из домика и начал исследовать клетку (нюхать и метить), не обращая никакого внимания на висящую на потолке самку. В свою очередь самка стала приходить в себя и наблюдать за самцом (поворачивая голову в его направлении, принюхиваясь). Были отмечены дистантные обнюхивания.

Затем самка начала приближаться к самцу и инициировать контакты (в основном назо-назальные и назо-медиальные обнюхивания). Вечером того же дня, животные уже спали в одном домике.

С появлением нового самца активность самки стала расти (по сравнению с ранее сделанными наблюдениями). Она много двигалась, чистила самца и следовала за ним. Агрессивных контактов не отмечалось.

Животные спарились приблизительно 9 июля – через 5 дней после ссаживания. Они продолжали спать вместе в одном домике. Самка много ела и подолгу сидела рядом с самцом. Общая активность животных стала стабильной (без всплесков активности, с повторяющимся из дня в день режимом).

Когда пришло время, детенышу выходить из сумки, самец был отсажен.

ПАРА 5

Самка сидела одна в клетке на протяжении 5 дней. Расположена клетка была рядом с группой, в которой жил её будущий партнер, так что животные могли видеть и слышать друг друга.

После того, как самец был посажен к самке, она сразу стала проявлять к нему интерес, были отмечены дистальные обнюхивания, приветливое шипение и обнюхивания хвоста. Самец не долго исследовал клетку, метил мало. Контакты с самкой почти не инициировал. Примерно через час после начала ссаживания (в 16 часов), самец начал выбирать домик: он заходил то в домик, который стоял на подстилке, то в верхний – подвешенный на сетку под потолком. Через несколько минут он сделал свой выбор и ушел в верхний домик, самка последовала за ним.

На следующий день было отмечено много игр между животными. Также мы наблюдали демонстрации со стороны самки (виляние хвостом и растягивание летательной перепонки перед партнером). Оба животных много времени проводили вне домика. Они вместе активно передвигались по клетке, играли.

Через 5 дней после ссаживания животные спарились. После этого, в поведении самца, мы несколько раз отмечали элементы строительства гнезда. В период после спаривания часы сна и бодрствования зверьков почти всегда совпадали, так что можно было говорить о высокой синхронизации их активности. Очередность выхода из домика была почти всегда одинаковой: самец выходил первым, а заходил – последним. Агрессивных контактов между ними отмечено не было. Состояние самки стало стремительно улучшаться, НДС отмечался все реже.

Таким образом, во всех 5 случаях выделяется следующая последовательность фаз формирования пары:

1. Период знакомства – характеризуется повышенной исследовательской активностью самца, маркировкой. Исследовательская активность самки направлена на изучение партнера, она же является инициатором большинства контактов в этот день.
2. Период сближения животных – начинается с того момента, как животные вместе уходят в домик на длительный периода сна. Он может варьировать по времени (от одного дня и более). Животные начинают больше времени уделять друг другу, повышается социальная активность, преобладают разные типы взаимных обнюхиваний, направленных на исследование партнера. Проявляются разнообразные игры. Мы считали, что зверьки нормально прошли через этот период, если они не проявляли агрессии к друг другу (или она была минимальной) и уходили спать в один домик.
3. Период ухаживания – в этот период наблюдается высокая половая активность со стороны самки. Она характеризуется проявлением таких элементов, как залезание на партнера, захваты за загривок, взаимные чистки, подлезание под живот партнера. Также можно наблюдать различные демонстрации.
4. Спаривание – всегда происходит в домике. Занимает длительный период (несколько часов) и включает в себя несколько копуляций и склещиваний.
5. Период после спаривания – непродолжительный (несколько часов). Самец начинает инициировать большое количество контактов (с преобладанием вылизываний аногенитальной области). Он постоянно следует за самкой, предпринимает попытки садки. Самка уходит от контактов, скрываясь в нижнем домике.
6. Период стабилизации активности – режим активности становится постоянным изо дня в день. Доля социальных контактов изо дня в день практически не меняется. Взаимные чистки происходят преимущественно в домике. Элементы ухаживания проявляются крайне редко.

Все звери, за которыми проводили наблюдений, приступили к размножению в течение 6 дней после ссаживания хотя момент формирования пары был выбран без учета фазы эстрального цикла самки (случайно).

3.4 ДИНАМИКА ОТНОШЕНИЙ В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ ПАРЫ (КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ПАР 1 И 2)

Показателем общей активности животных является время, которое животные проводят вне домика, так как вне домика они не спят и много двигаются, а в домик уходят для сна или чистки.

На рисунках 23, 24 приводится график изменения активности животных по дням. По оси ординат показана доля наблюдений (фиксации поведения через 1 мин), когда животные были вне домика

Рисунки во-первых, подтверждают наше мнение о существовании четко выраженных периодов формирования пары (см. выше): первый день в обоих парах характеризовался высоким уровнем активности животных. Затем следовал спад – знакомство завершилось. Затем (3 и 4 день) спаривание. Поскольку происходит в домике – активность низкая. Затем следует стабилизация отношений.

Но конечно, самым интересным является высокая степень соответствия активности партнеров – что видно и в паре 1 и в паре 2. Хотя в паре 1 активность самки несколько выше, а в паре 2 несколько более активным после спаривания стал самец.

Эта тенденция особенно выразительна на графиках, показывающих почасовое (в течение каждого дня) изменение активности членов пары (рис 25-34). На рисунках приведены графики активности (пребывания вне домика) самки и самца пары 1 (рис. 25-28.) и пары 2 (рис. 29-34). На этих графиках наглядно видно, что активность животных в паре синхронизирована – если активность одного партнера в данное время повышается или понижается, то такое же изменение мы видим в активности другого партнера. Чтобы оценить эту синхронизацию статистически, мы посчитали количество минут за каждый день наблюдений, когда животные находятся вне домика одновременно. После чего подсчитали теоретическую и эмпирическую вероятность. Затем сравнили по критерию Т. Уайта (Гмурман, 1977)

$$U = \frac{(m/n - P_0) \sqrt{n}}{\sqrt{(P_0 g_0)}}$$

P – теоретическая вероятность
 m/n – эмпирическая вероятность
 $g - 1 - P$
 n – число временных срезов

Достоверность различий при $p > 0,05$; $u > 1,96$ и $p > 0,01$; $u > 2,54$.

Наглядно данные анализа представлены на рисунке 22. Статистическое оценивание показывает, что синхронизация активности достоверна для обеих пар на протяжении всего периода наблюдений ($p < 0,001$, $u > 8$).

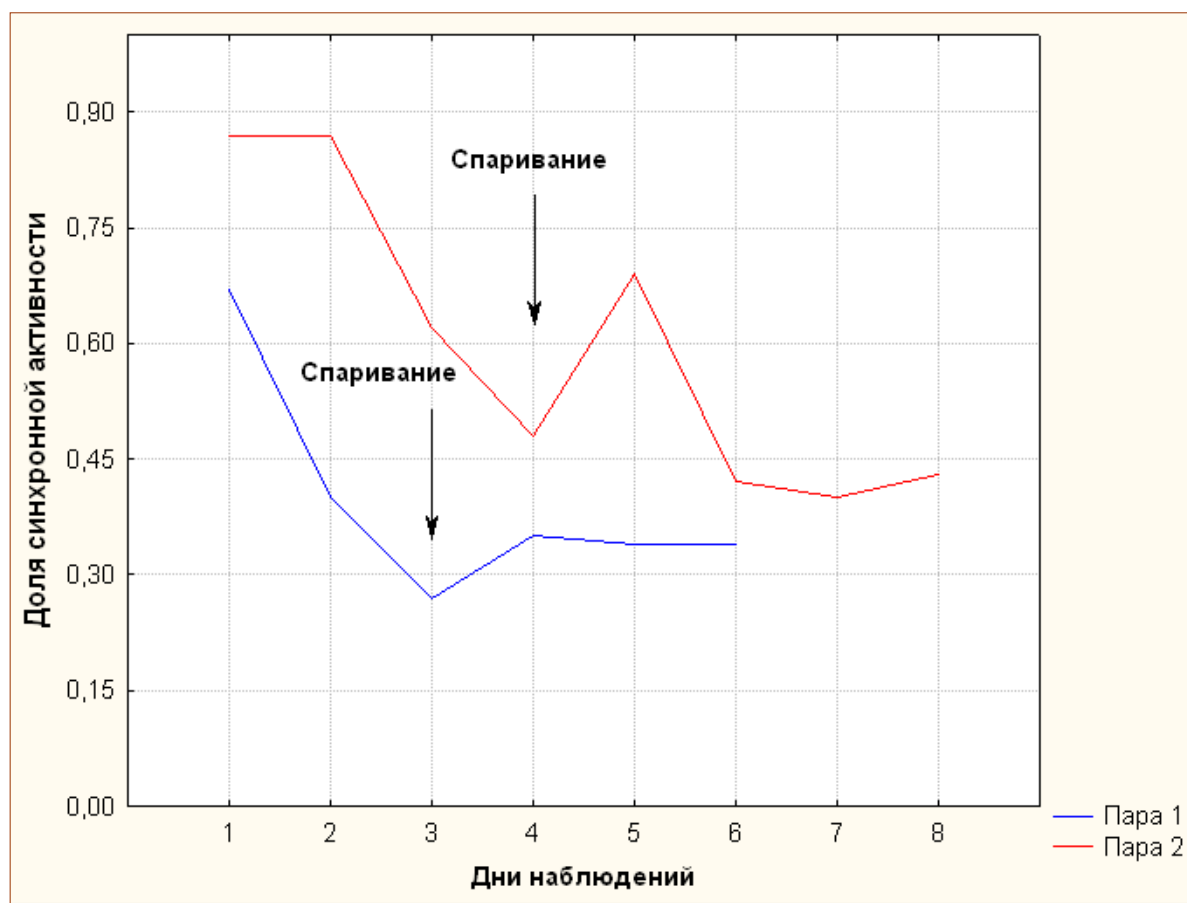


Рис. 22 Синхронизации активности сумчатых летяг в период формирования пары

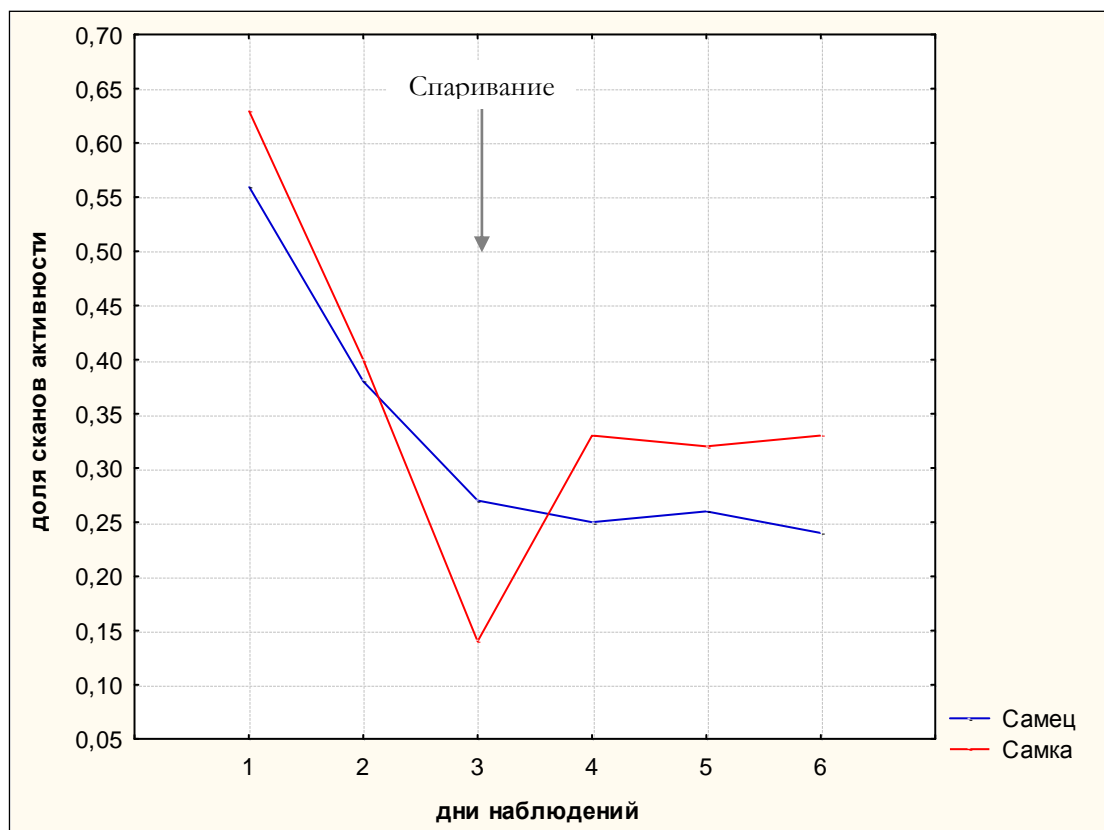


Рис. 23 Общая активность сумчатых летяг из пары 1 в период формирования пары

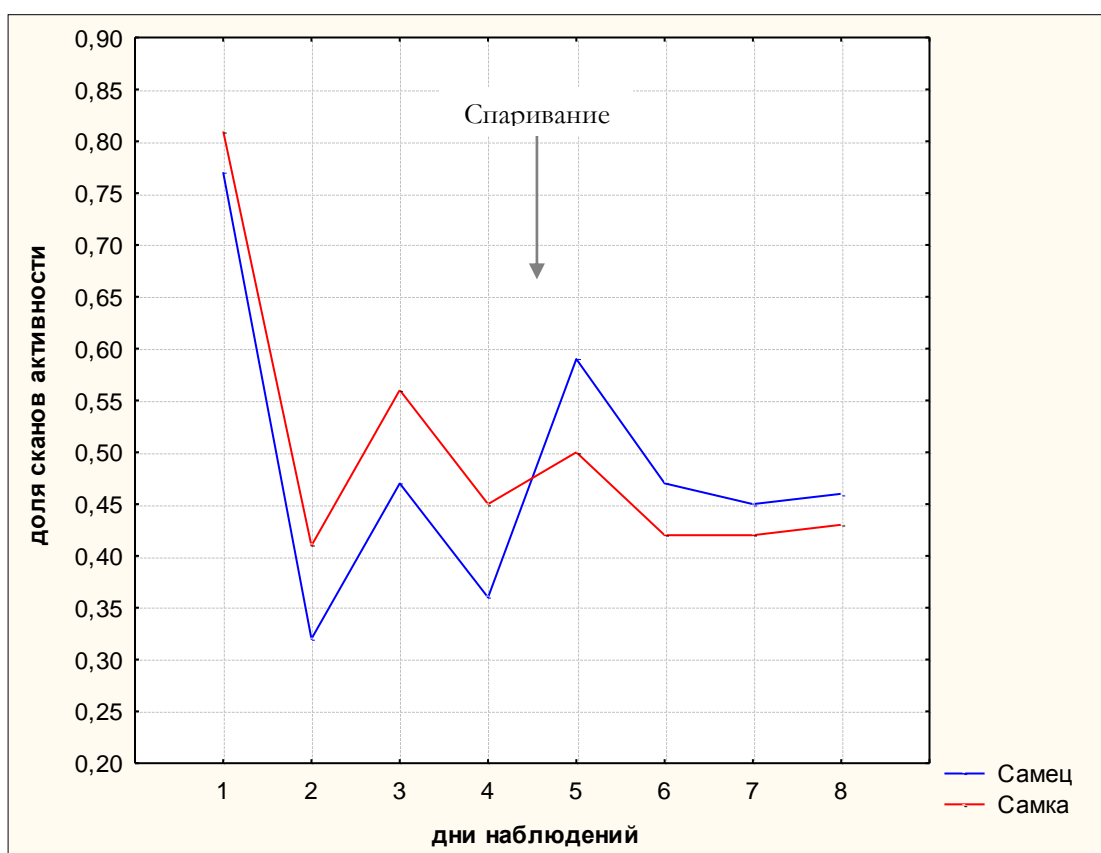


Рис. 24 Общая активность сумчатых летяг из пары 1 в период формирования пары

Почасовое изменение активности сумчатых летяг из пары 1

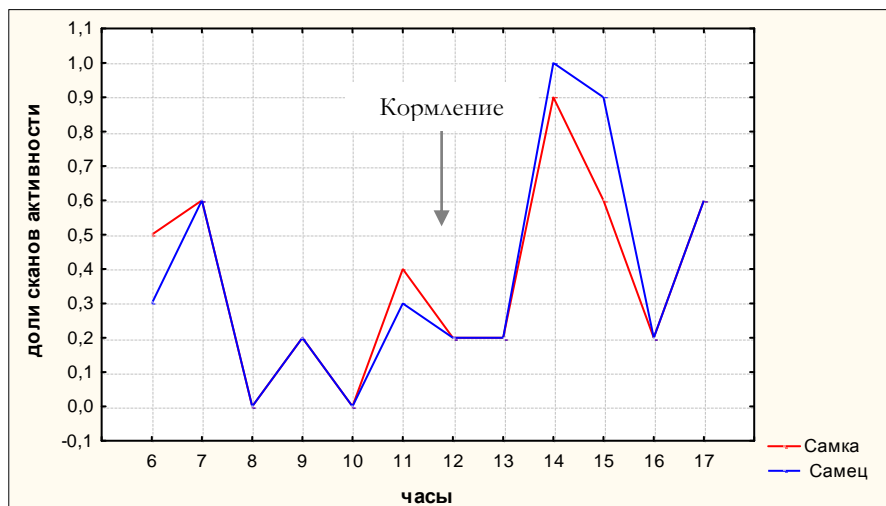


Рис.25 Активность животных во второй день наблюдений

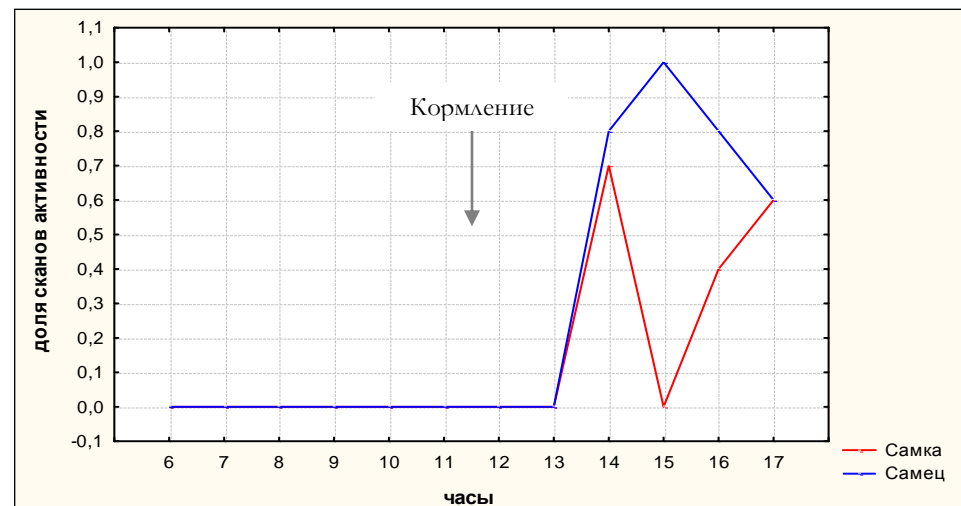


Рис.26 Активность животных в день спаривания

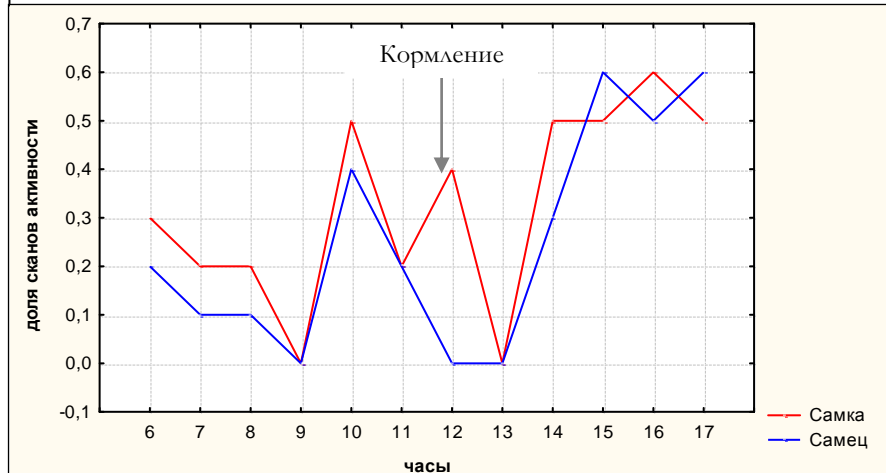


Рис.27 Активность животных в день после спаривания

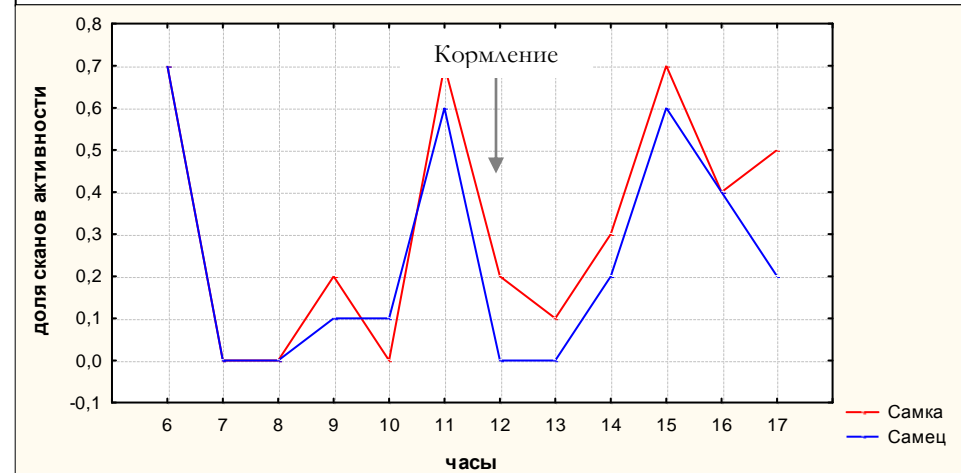


Рис.28 Активность животных в последний день наблюдений

Почасовое изменение активности сумчатых летяг из пары 2

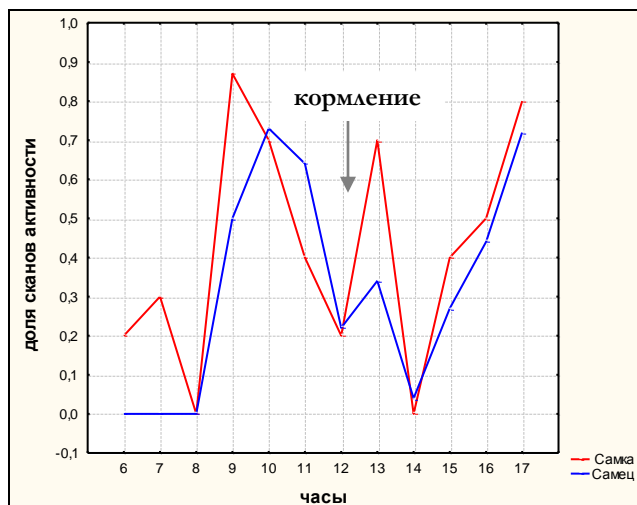


Рис. 29 Второй день наблюдений

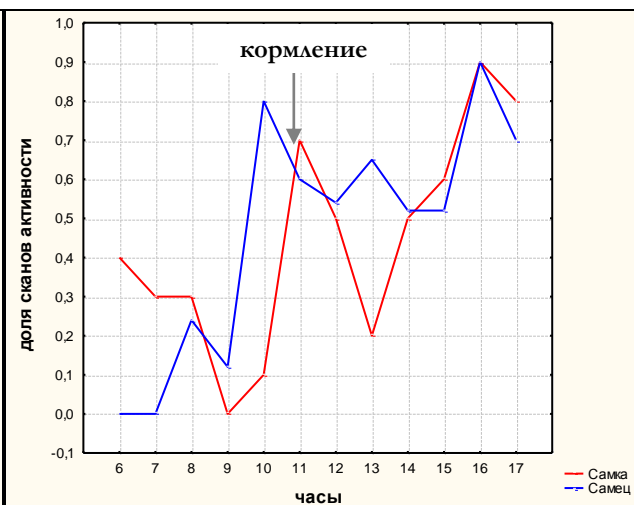


Рис.30 Третий день наблюдений

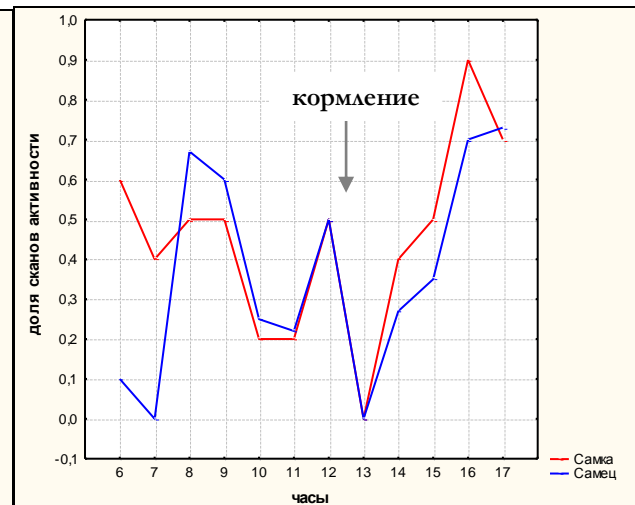


Рис.31 Четвертый день наблюдений

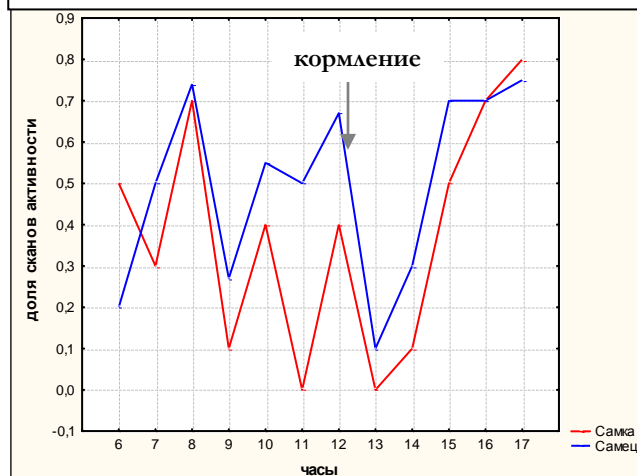


Рис.32 День после спаривания

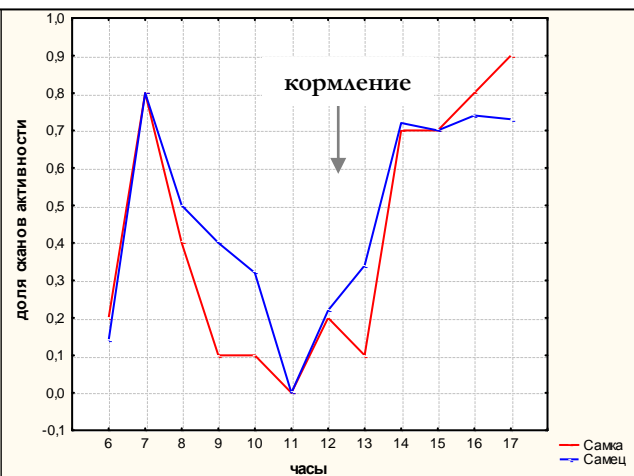


Рис.33 Шестой день наблюдений

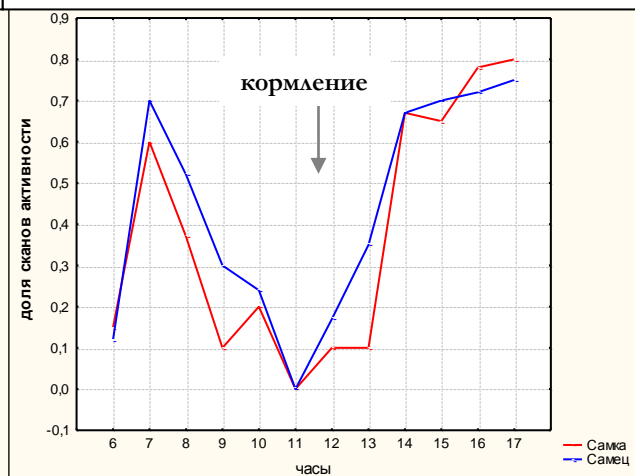


Рис.34 Последний день наблюдений

3.5 СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ДОМОВЫХ ОПОССУМОВ В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ ПАРЫ

Всего за 8 дней ссаживания пары опоссумов было зарегистрировано 444 контакта.

В поведенческом репертуаре домовых опоссумов мы выделили 10 типов контактов. Все 10 представлены в репертуаре самки. У самца не было отмечено агрессивных выпадов на партнера. Как видно из рисунка 35, доли встречаемости различных контактов у обоих партнеров схожи. В репертуаре самки преобладают обнюхивания входа в домик, где находится второй зверек и только у нее отмечены агрессивные выпады. Поведению самца более свойственны приближения к партнеру и избегания контактов. Эти различия статистически достоверны (difference test: means) при $P < 0,01$. В случае с избеганием $P < 0,05$.

В целом можно сказать, что в репертуаре социального поведения репродуктивной пары домовых опоссумов основная масса приходится на обследование партнера, с преобладанием дистантных видов обнюхивания (обнюхивание партнера на расстоянии и обнюхивание входа в домик – 45% у самки и 19% у самца). Агонистическое поведение, в основном, представлено взаимным избеганием (22%- самка, 32%- самец) и несколькими выпадами со стороны самки (4% от всех инициированных ею контактов), которые, впрочем, не имели ярко выраженный агрессивный характер и не привели к повреждениям партнера.

Динамика контакты направленных на обследование партнера в поведении опоссумов имеет свои закономерности. Так, взаимные контакты, направленные на исследование партнера чаще были отмечены в первый день при знакомстве партнеров. Затем их частота упала, но, в небольших количествах их отмечали вплоть до дня, когда произошло спаривание. В три дня, следующие за тем, ни одного взаимного мирного контакта отмечено не было. Взаимные избегания в единичных случаях присутствовали в дни, предшествующие спариванию и наибольшее их количество было отмечено в день спаривания. В период после спаривания взаимное избегание наблюдали только в один из трех дней.

Таким образом, взаимно направленные однотипные контакты, характерны для периода до спаривания, а затем взаимодействия партнеров становятся более асимметричными.

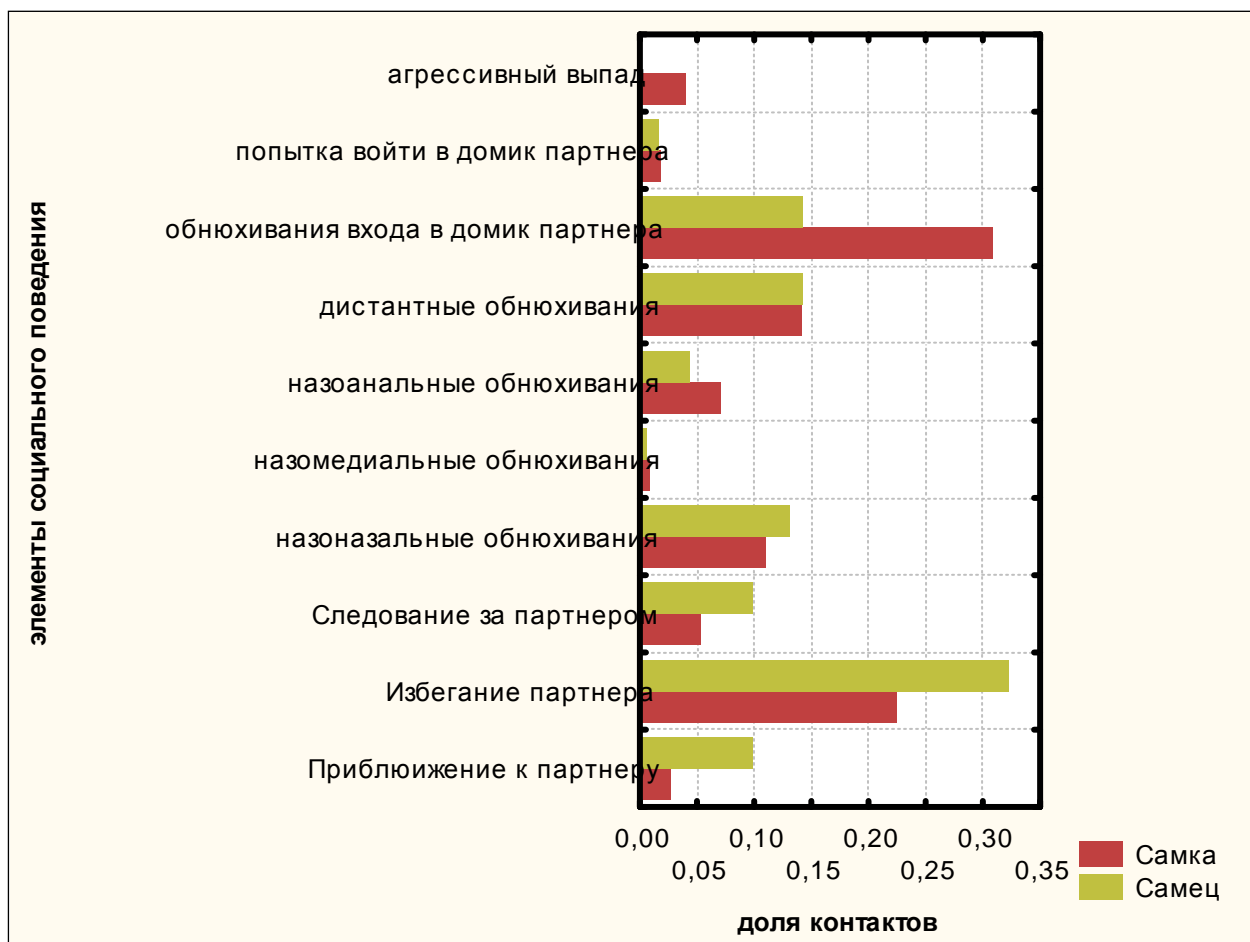


Рис. 35 Встречаемость различных контактов при формировании пары домашних опоссумов

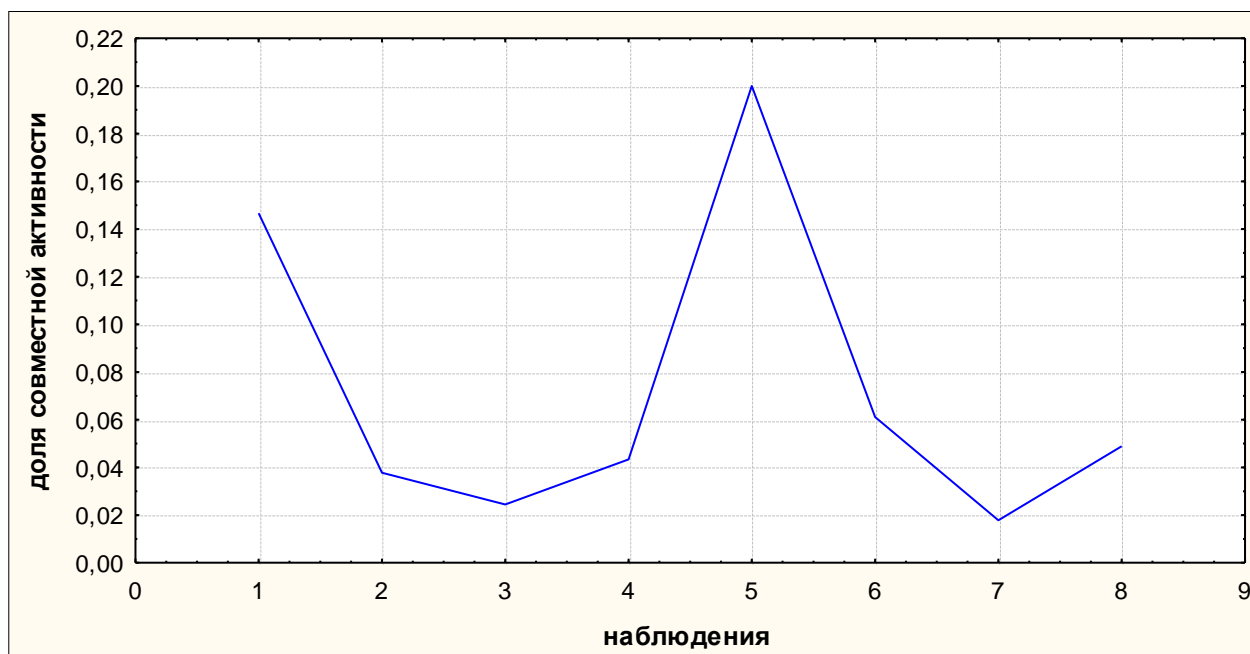


Рис.36 Изменение доли совместной активности в паре домашних опоссумов в период формирования репродуктивной пары

Социальная активность зверьков, достаточно высокая в день знакомства, затем снизилась и держалась на минимальном уровне в период, предшествующий спариванию. Она резко возросла в день спаривания, причем увеличилось число как мирных, так и агонистических контактов. На следующий после спаривания день число социальных контактов вновь упало до исходного уровня, а затем начало быстро подниматься, в значительной степени за счет агонистических взаимодействий.

В ходе развития отношений партнеров значительно меняется доля совместной активности (рис. 36). В дни, предшествующие спариванию, доля совместной активности снижается и достигает самых высоких значений в день спаривания. После этого значение показателя резко падает. Надо отметить, что значение показателя во все дни ссаживания, кроме двух дней, следующих за спариванием, статистически достоверно превышает вероятность случайного совпадения активности двух зверьков (сравнение по критерию Т. Уайта). В течение двух суток после спаривания, показатель синхронизации активности не выходит за пределы случайных значений.

ОПИСАНИЕ СПАРИВАНИЯ У ДОМОВЫХ ОПОССУМОВ

Опоссумы спаривались на 5 день объединения пары, два раза. Оба спаривания произошли в третьем, нейтральном укрытии. В этот день были отмечены два четких всплеска социальной активности, которые совпадали с периодами спаривания. Вне периодов половой активности партнеры не контактировали друг с другом.

В первое спаривание самка инициировала значительно большее количество контактов, а во втором спаривании активность самца была выше.

Оба спаривания различались по временным характеристикам. 1-е характеризовалось длительной (почти 1,5 ч.) подготовкой. Непосредственно спаривание заняло 10 минут, затем последовала 3-х минутная постэкуляторная чистка гениталий. Подготовка партнеров ко второму спариванию заняла примерно полчаса. Спаривание длилось 6 минут, после чего в течение 20 минут зверьки занимались чисткой.

Инициатива зверьков в первом и втором спаривании была различна. В первом самка инициировала разнообразные контакты - различные виды обнюхиваний, приближение и следование. Отмечены попытки залезть в домик к самцу. В ее поведении присутствовали так же элементы агонистического поведения. У самца в это же время были зарегистрированы только избегания контактов, дистантные обнюхивания и заходы в домик к самке.

Во втором спаривании инициатива контактов перешла к самцу. Для его поведения были характерны различные обнюхивания и приближения к

партнерше. Также он преследовал самку, пытался удержать ее зубами за основание хвоста и затащить в домик. Одна из этих попыток удалась, и последовало спаривание. Самка пыталась избегать контактов и отвечала агрессивной защитой на попытки самца удержать ее, однако она не воспользовалась возможностью скрыться в своем домике.

В конце каждого спаривания зверьки покидали домик и было видно, что спаривания сопровождалось склепыванием. После разъединения партнеров самка убегала вверх на свой домик, а самец на минуту застывал в характерной позе - стоял, напряженно выгнув спину и держа вытянутый хвост приподнятым.

Таким образом, первое спаривание произошло на фоне высокой социальной активности самки, включающей элементы агрессии и стремления самца избежать этих контактов.

Во втором спаривании картина резко изменилась. Самец весьма активно добивался спаривания с самкой, а она пыталась его избежать, хотя и проявляла интерес к партнеру.



Рис. 37 Пара домовых опоссумов

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ

4.1 ПОВЕДЕНИЕ СУМЧАТЫХ ЛЕТЯГ В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ ПАРЫ

Из литературных данных нам известно, что карликовые сумчатые летяги - социальные, территориальные животные, живущие семейными группами (Nowak, 1991; Jackson, 2003). Эти шустрые, хорошо лазающие и планирующие зверьки, обитают на больших участках, ведут скрытный ночной образ жизни, что делает наблюдения за ними в природе очень затруднительными. Но половое поведение этого вида почти не изучено. Так известно, что хотя размножение у них сезонное и детеныши покидают сумку весной, у самок этого вида наблюдается полиэструс, а у самцов сперматогенез продолжается весь год (Smith, 1979). Поэтому данные по половому поведению в неволе представляют большой интерес. Мы успешно создали пять репродуктивных пар и описали их поведение.

Формирование успешно размножающихся пар и групп в зоопарках – одна из важнейших задач сохранения и разведения видов в условиях неволи. Наибольшее внимание уделяется факторам, влияющим на размножение, и, соответственно на репродуктивное поведение. Взаимодействие с социальными партнерами – один из наиболее существенных факторов, формирующих поведение животных в неволе. Описание и анализ социальных структур, изучение влияния на характер взаимодействия состава группы и условий содержания, взаимосвязи внутригрупповых отношений с половым и родительским поведением позволяют существенным образом улучшить режимы содержания животных с помощью управления составом групп (Hedinger, 1965) Очень сложно подобрать нужного партнера без хорошего знания этологических особенностей данного вида.

Сложное социальное и репродуктивное поведение является причиной того, что их нормальное размножение возможно лишь после установления в паре стабильных отношений, обеспечивающих сосуществование партнеров и их репродуктивных успех. Процесс установления таких взаимоотношений – формирование пары, иногда осложняется из-за индивидуальных особенностей поведения особей, а также из-за патологии социального и репродуктивного поведения вызванного содержанием в неволе (<http://www.primitivism.com>). Хотя все животные, участвовавшие в формировании пары, имели индивидуальные характеристики поведения и активности, у них выявлены следующие общие черты:

1. Высокая исследовательская активность самца в первое время после подсаживания в клетку самки. Весь первый день самцы исследовали территорию. В этот день доля исследовательской активности была самой высокой. Она постепенно снижалась в последующие дни, а под конец наблюдений исследовательское поведение фактически пропадало. Очевидно, что во всех случаях здесь действовал фактор новизны, так как животные попадали в новую клетку, где содержалась самка.
2. Большое количество времени, которые самцы тратили на выбор домика. Для сумчатых летяг большое значение имеет укрытие. Поэтому самцы тщательно выбирали домик в клетке самки. Они внимательно исследовали оба домика, и, во всех случаях, отдавали предпочтение верхнему, расположенному под потолком. Это можно объяснить тем, что, являясь древесными животными, они лучше себя чувствуют наверху. Хотя в литературе описаны особи, которые предпочитают спать внизу, и даже строят гнезда в корнях деревьев (Nowak, 1991). Но в нашем исследовании такое было зарегистрировано лишь один раз, когда самка стала спать на подстилке, отдельно от самца.
3. Высокая социальная активность самки. В первый день ссаживания во всех наблюдаемых нами случаях, самка была инициатором большего числа контактов. В последующие дни самец начинал тоже проявлять инициативу, но вплоть до спаривания, самка проявляла большую активность и настойчивость во взаимодействиях с партнером. Она чистила самцу бока, спину и холку. Залезала сверху и захватывала зубами загривок. Следовала за самцом, насакивала на него, ездил на нем верхом. Проявляла все элементы игры, которые были описаны для детенышей. Самка же инициирует спаривание. Такое поведение характерно для видов с репродуктивной стратегией, в рамках которой выбор партнера производит самка (Rolland, Macdonald, 2003; Marissa L, et al, 2005; Morrow, Fricke, 2004; Dickman, 2006). Поэтому мы можем отнести сумчатых летяг именно к этой группе видов.
4. Характерное поведение животных в течение нескольких часов после спаривания. Самка в этот период избегает контактов с самцом, уходит в домик. В это же время самец почти постоянно следует за самкой, у него проявляется повышенная социальная активность, с преобладанием элементов полового поведения (аногенитальные вылизывания, попытки садки). Когда самка уходит в домик, то самец либо следует за ней, либо остается сидеть на крыше домика до тех пор, пока она не выйдет. Когда самец активно чистит аногенитальную область самки или предпринимает попытки садки, то с её стороны возможна агрессия.

5. В последующие за спариванием дни социальная активность как самки, так и самца остается довольно высокой. При встрече на ветках они обязательно нюхают друг друга нос или бока. Часто можно наблюдать игры, а в домике — длительные взаимные чистки. Хотя частота социальных контактов в период после спаривания, конечно ниже, чем в день перед спариванием, но всё же остается довольно высокой (рис.45,46) Это подтверждает высокие социальные тенденции данного вида..

Практически полное отсутствие агрессивных контактов в период формирования пары. Удивительно, что при формировании пар мы очень редко наблюдали агрессию, хотя у других видов сумчатых это широко распространено (Dickman, 2006). Например, Шультц-Веструм (Schultz-Westrum, 1965) описывал случаи, когда сумчатые летяги убивали особей из других групп, которые приходили на их территорию, независимо от пола. После спаривания самка могла проявлять агрессию при попытках садки со стороны самца, но они никогда не приводили к повреждению партнера.

Интересно заметить, что для сумчатых летяг важен процесс знакомства, «сближения» с партнером, на которое они тратят несколько дней. Ведь эти зверьки отличаются повышенной социальностью, по сравнению с другими сумчатыми (Nowak, 1991; Jackson, 2003). И, возможно, образуют пару на всю жизнь, с дальнейшим появлением семейной группы, со сложными отношениями между животными и жесткой иерархией (Klettenheimer et al. 1997)). Чем моложе животные, тем насыщенней репертуар их поведения при знакомстве (особенно привлекает внимание разнообразие игр). В течение последующих дней, даже после того, как произошло спаривание, животные продолжают привыкать друг к другу, меняя свой режим и подстраивая его под другую особь. Именно этим можно объяснить, что синхронизация их активности остается высокой даже после спаривания.

4.2 РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ПАРАМИ

Помимо общих моментов в поведении сумчатых летяг в период формирования репродуктивной пары, нами было выявлено довольно много различий, связанных с возрастом и репродуктивным опытом животных. В нашей работе мы создали пары, где самки были примерно одинакового возраста, а возраст самцов различается. В четырех пар из пяти самец был опытным, ранее вступал в размножение, и по всем показателям был хорошим производителем, привыкшим занимать доминирующее положение в группе (большой вес, высокая активность фронтальной железы). Напротив, самец из пары 2, был моложе, с отсутствием опыта размножения и средним уровнем активности фронтальной железы.

Считается, что у таких самцов шансы на успешное размножение в группе не велики. Они занимают положение субдоминантов, помогая растить детенышей и избегая агрессивных контактов (Sadler, Ward, 1998).

1. Маркировочное поведение было различным. Взрослый, опытный самец (из пары 1) много и активно метил (преимущественно мочой и анальными железами) — это поведение характерно для доминирующей особи (Schultz-Westrum, 1965). В случаях, когда самец был молодой, и ранее жил в семейной группе со сложной иерархией, где доминирующее положение занимало другое животное, маркировочное поведение было подавлено, и встречалось не так часто. Самки также вели себя различно. Один раз мы наблюдали, как самка активно метила самца из пары 1. Видимо, сильный запах и то, что раньше он сидел с другой самкой, побудило её метить самца сумчатыми железами. У сумчатых летяг обязательно есть запах, характерный для группы. И часто, доминирующее животное метит всех членов группы (Schultz-Westrum, 1965). Некоторые самки перекрывали метки самца, часто они метили свой домик, в котором привыкли спать.
2. Выбор домика. Как было отмечено выше, все самцы выбирали домик, но не каждый первым уходил туда на период длительного сна (в светлое время). Во всех трех случаях самец из пары 1, осмотрев территорию, сам выбирал себе домик для сна, предоставив самке следовать за ним. Самец из пары 2 вел себя не решительно. Осмотрев новую территорию и неоднократно проверив оба домика, он бегал между ними, но улечься не решался. Дождавшись, когда самка не уйдет в свой домик, где она привыкла спать, он последовал за ней. При формировании пары с двухгодовалым самцом, он сам выбрал домик, а самка следовала за ним. Скорее всего, тут играет роль личные характеристики самца. Молодой самец из пары 2 с самого начала показал себя, как молодой неопытный зверек. По всем его повадкам видно, что он занимал субдоминирующее положение в группе и привык следовать за доминирующим зверем. Поэтому в паре 2 такое положение заняла самка, что для сумчатых летяг не редкость. Описаны свободноживущие группы, где доминирующее положение занимает самка (Suckling, 1984).
3. Общая активность. За весь период наблюдений активность зверьков менялась. В общем можно отметить, что один из партнеров начинал корректировать свою активность в соответствии с активностью другого. В паре 1 это была самка, а в паре 2 — самец. Это можно видеть из графиков (рис 23-34). Явно, что живя в экспозиционной вольере, самец уходил спать в домик раньше (около 17 часов). Несколько дней он пытался улечься в домике, начиная с 16:30. Самец

заходил в домик, сворачивался в клубок, затем выходил и шел к самке, как бы приглашая её следовать за ним. Но самка уходила в тоже время, что она привыкла, а самец был вынужден её дожидаться и следовать за ней.

Наблюдая за животными разных возрастов, можно точно сказать, что активность у них сильно различается. Молодые зверьки активные, и даже после спаривания, они продолжают много двигаться и играть. Взрослый самец в дни после спаривания во всех случаях двигался мало. Молодые самки пытались его завлечь в игру, но у них это редко получалось. В паре 1 ранее подвижная самка, стала сидеть рядом с самцом на домике, чистить его, и вообще меньше двигаться. Всё это указывает на то, что, действительно, в группе сумчатых летяг режим общей активности задает доминирующая особь.

Таким образом, мы считаем, что у нас успешно получилось создать 3 пары сумчатых летяг, так как звери размножились и продолжили совместно жить без агрессивных контактов. После окончания наблюдений, самец из пары 1 еще раз успешно спарился с самкой. Мы получили общую картину формирования репродуктивной пары у сумчатых летяг, выявив последовательность событий одинаковую для всех особей:

1. Первый день ссаживания – характеризуется высокой исследовательской активностью самца, и сильным интересом самки к самцу
2. Период сближения – следующие дни после ссаживания. Этот период может затянуться на время после спаривания и плавно перейти в период нормализации активности. Во время знакомства, животные корректируют друг под друга свой режим, синхронизируя свою активность.
3. Спаривание – как и у большинства сумчатых, длительный процесс. Включающий несколько копуляций. Происходит исключительно в домике.
4. Период после спаривания – длится несколько часов. характеризуется высокой социальной активностью самца и избеганием контактов, со стороны самки. Возможны проявления агрессии со стороны самки.
5. Стабилизация активности животных – режим активности становится постоянным (с пиками и провалами) и значительно не меняется в последующие дни. По графикам, полученным за эти дни можно судить, уживутся ли зверьки вместе. Если они

большую часть времени активны одновременно, количество социальных контактов остается средним, нет агрессии между зверьками и они спят в одном домике, то пара сформирована хорошо и будет успешно размножаться далее.

Показали, что активность зверьков во многом зависит от возраста и индивидуальных качеств животного. Важное значение для зверьков имеет период знакомства, так как даже после спаривания животные могут вместе не ужиться, как это было с парой созданной ранее (Кондратьева, 2005).

4.2 ПОВЕДЕНИЕ ДОМОВЫХ ОПОССУМОВ В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ ПАРЫ

Сравнение полового поведения сумчатой летяги и домового опоссума представляется нам очень интересными, так как домовый опоссум отличается многими характеристиками образа жизни и размножения. Это одиночный вид, самки способны размножаться в течение относительно короткого периода – половозрелость наступает в 4-5 месяцев (по нашим данным – примерно в год), а после 28 -месячного возраста размножение прекращается, хотя в среднем, продолжительность жизни 5-8 лет (Соколов, 1973). Всё это сильно отличается от сумчатых летяг - социальных зверьков, размножающихся всю жизнь. Хотя домовые опоссумы - обычный вид в лабораториях и в зоопарках, описания поведения партнеров в период формирования пары в литературе мы не обнаружили.

Наши исследования показывают, что поведение самца и самки домовых опоссумов похожи - репертуары фактически одинаковы, (лишь одна форма агрессивного поведения - выпады, встречалась только у самки). Сходна и встречаемость различных элементов в поведении партнеров. В поведении самки преобладают обнюхивания входа в домик самца, а поведению самца более свойственны приближения к партнеру и избегание контактов. Социальная активность зверьков, достаточно высокая в день знакомства, затем снизилась и держалась на минимальном уровне в период, предшествующий спариванию (2й-4й дни ссаживания). Она резко возросла в день спаривания (5й день), причем увеличилось число как мирных, так и агонистических контактов. На следующий после спаривания день число социальных контактов вновь упало до исходного уровня, а затем начало быстро подниматься.

Основная масса контактов приходится на обследование партнера, с преобладанием дистантных видов обнюхивания. Агонистическое поведение, представлено взаимным избеганием и несколькими выпадами со стороны самки. Видно, что самка более инициативна – на ее долю

приходится 51% контактов, 41% контактов инициировал самец, и 8% составляют взаимные контакты.

Взаимно направленное поведение у опоссумов немногочисленно, но его динамика имеет свои закономерности. Так, взаимные контакты, направленные на исследование партнера чаще были отмечены в первый день при знакомстве партнеров. Затем их частота упала, но, в небольших количествах их отмечали вплоть до дня, когда произошло спаривание. В три дня, следующие за ним, ни одного взаимного мирного контакта отмечено не было. Взаимные избегания в единичных случаях присутствовали в дни, предшествующие спариванию и наибольшее их количество было отмечено в день спаривания. В период после спаривания взаимное избегание наблюдали только в один из трех дней.

Таким образом, взаимно направленные однотипные контакты характерны для периода до спаривания, а затем взаимодействия партнеров становятся более асимметричными. В день объединения зверьков этот показатель имеет одно из самых высоких значений, что свидетельствует о высокой взаимозаинтересованности партнеров. Т.е. можно сказать, что домовые опоссумы в период до спаривания проявляют совместную активность, а после спаривания перестают ориентироваться на партнера.

Полученные нами данные очень схожи с результатами работы, проведенной в Московском зоопарке ранее (Ильченко, Вахрушева, 1998). Поскольку самка родила через 15 дней после спаривания, мы полагаем, что нам удалось пронаблюдать нормальную картину полового поведения опоссумов.

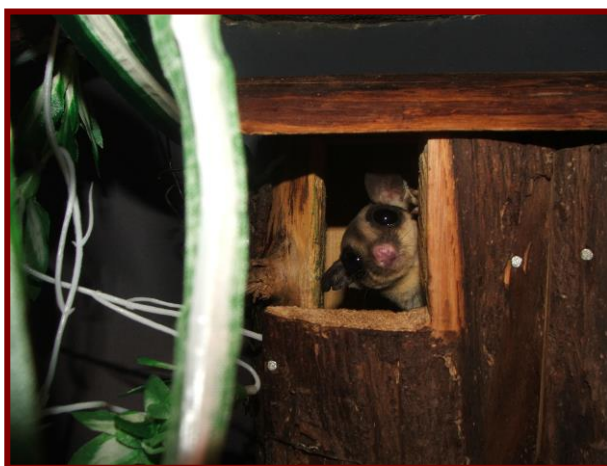


Рис.38

РЕЗЮМЕ

1. В период с ноября 2004 по январь 2006 года в Московском зоопарке проводили видео и визуальные наблюдения за процессом формирования пары и половым поведением карликовых сумчатых летяг (*Petaurus breviceps*) (5 пар) и домовых опоссумов (*Monodelphis domestica*) (1 пара). Всего проведено и проанализировано 436 часов наблюдений.
2. Подробно описаны все формы социального поведения *Petaurus breviceps*. В этограмму вошли 28 элементов поведения, относящиеся к 9 типам. Отмечено явное преобладание аффилиативных контактов (игры, взаимные чистки, залезания на партнера). Описаны различные социальные демонстрации во время формирования пары.
3. В процессе формирования пары у *Petaurus breviceps* выделены шесть фаз, каждая из которых характеризуется специфической картиной взаимоотношений партнеров: знакомство, сближение, ухаживание, спаривание, период после спаривания и период стабилизации активности.
4. В ходе формирования репродуктивной пары у *Petaurus breviceps* происходит установление стабильных социальных отношений и подстройка режима активности партнеров. Между партнерами после спаривания поддерживается устойчивая социальная связь.
5. В процессе формирования пар выявлены существенные меж-парные и меж-индивидуальные различия. В первую очередь они касаются общей активности, игрового поведения и инициативности животных. Факторами, определяющими такие различия, являются, в первую очередь, возраст и социальный опыт индивидуумов.
6. В период формирования пары у *Monodelphis domestica* наблюдается мало аффилиативных контактов, большая часть взаимодействий – дистантная. Агонистическое поведение выражено весь период формирования пары и усиливается после спаривания. Устойчивая социальная связь не формируется.

Список литературы

1. *Батова О.Н., Меркулова А.В.*, 1997. Опыт содержания двугребнехвостых сумчатых мышей (*Dasiuroides burnei*) в неволе // сб. Научные исследования в зоологических парках. М: Московский зоопарк, вып. 9, С.112-126.
2. *Вахрушева Г.В., Алексеичева И.А., Ильченко О.Г.*, 1995. Короткоухие слоновые прыгунчики: содержание и разведение в неволе, опыт искусственного выкармливания детенышей // сб. Научные исследования в зоологических парках. М: Московский зоопарк, вып. 6, С. 160-169.
3. *Ильченко О.Г., Вахрушева Г.В., Ефименко Н.Б.*, 1998. Динамика отношений в паре домовых опоссумов (*Monodelphis domestica*) во время ссаживания //сб. Научные исследования в зоологических парках. М: Московский зоопарк, вып. 10, С. 160-169.
4. *Кондратьева А.В.*, 2005. Социальное поведение карликовых сумчатых летяг (*Petaurus breviceps*, Waterhouse 1839) при содержании групп в неволе. Курсовая работа. М.: Биологический факультет МГУ.
5. *Мешик В.А.*, 1996. Формирование пар приматов в условиях неволи и методы коррекции поведения партнеров//сб. Научные исследования в зоологических парках. М: Московский зоопарк, вып. 7, С.160-169.
6. *Павлинов И.Я.*, 2003. Систематика современных млекопитающих. М.: Издательство Московского университета.
7. *Попов С.В., Ильченко О.Г.*, 1990. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе. М.: Министерство культуры СССР.
8. *Соколов В.Е.*, 1973. Систематика млекопитающих. Учебное пособие для университетов. М.: Высшая Школа.
9. *Andersson M.*, 1994. Costs of Mate Choice: Direct Benefits of Mate Choice

- In Sexual Selection. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. P.44-46.
10. *Bradley A. J., Stoddart D. M.*, 1993. The dorsal paracloacal gland and its relationship with seasonal changes in cutaneous scent gland morphology and plasma androgen in the marsupial sugar glider (*Petaurus breviceps*; Marsupialia: Petauridae) // *J. Zool.* V.2, P.331-346.
 11. *Dickman C.R.*, 2006. Marsupials. Cambridge University Press.
 12. *Densbury D. A.*, 1981. An exercise in the prediction of monogamy in the field from laboratory data on 42 species of muroid rodents // *The Biologist.* V. 63, P. 138-162.
 13. *Densbury D. A.*, 1987. The comparative psychology of monogamy // *Nebr Symp. Motiv.* V. 35, P. 1-50.
 14. *Fadem B.H., Rayve R.S.*, 1985. Characteristics of the oestrous cycle and influence of social factors in grey short-tailed opossums (*Monodelphis domestica*). // *J. Reprod. Fert.* V. 73, P. 337-342.
 15. *Fleming, M.R.*, 1980. Thermoregulation and torpor in the sugar glider, *Petaurus breviceps* (Marsupialia: Petauridae) // *Australian Journal of Zoology.* V. 28, P. 521-34.
 16. *Hamilton W. D.*, 1964. The genetical theory of social behavior // *Journal of Theoretical Biology.* V.7, P. 1-52.
 17. *Hedinger H.*, 1965. Environmental factors influencing the reproduction of zoo animals // *Sex and behavior.* P. 319-354
 18. *Higginbottom, K., Croft, D.*, 1999. Social learning in marsupials. Symposium of the Zoological Society, London 72, P. 80-101.
 19. *Jackson S.*, 2003. Australian mammals: biology and captive management. CSIRO Publishing, P. 206-244.
 20. *Kleiman, D. G.*, 1977. Monogamy in mammals // *Quarterly Review of Biology* V. 52, P. 39–69.
 21. *Macdonald D.*, 2002. The new encyclopedia of Mammals, Oxford University Press.

22. *Meissner K., Ganslosser U.*, 1985. Ontogeny of social behavior of the Kowari, *Desyuroides byrnei* Spenser, 1896 (Marsupialia: Dasyuridae). I. A Comparison of the behavioural Repertoire of Juvenile and Adult Kowaris. // Zool. Anz., Jena. P. 291-308.
23. *Meissner K.*, 1985. Ontogeny of social behavior of the Kowari, *Desyuroides byrnei* Spenser, 1896 (Marsupialia: Dasyuridae). II. Development of Initiation, Maintenance and Termination of Social Contacts. // Zool. Anz., Jena. P. 1-8.
24. *Nagy K.A., Suckling G.C.*, 1985. Field energetics and water balance of sugar gliders *Petaurus breviceps* (Marsupialia: Petauridae). // Australian Journal of Zoology V. 33, P.683-91
25. *Nowak R. M.*, 1991. Walker's Mammals of the World. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London V.1, P. 74-76.
26. *Sadler L.M., Ward S.J.*, 1999. Coalitions in male sugar gliders: are they natural? // Journal of Zoology (London) V. 232, P. 595-601
27. *Sadler R.M.F.S.*, 1974. Role of the environment in the reproduction of zoo animals // Research in Zoos and Aquariums, Washington D.C. P. 151-177.
28. *Shultz-Westrum T.*, 1965. Innerartliche Verständigung durch Dufte beim Gleitbeutler. *Petaurus breviceps papuanus* Thomas (Marsupialia, Phalangeridae). CSIRO Publishing.
29. *Suckling G. C.*, 1984. Population Ecology of the Sugar Glider, *Petaurus breviceps*, in a System of Fragmented Habitats. // Australian Wildlife Research, V. 11, P. 49-75.
30. *Tanaka, Y.*, 1996. Sexual selection enhances population extinction in a changing environment. // J. Theor. Biol. V.180, P. 197–206.
31. *Trivers, R. L.*, 1972. Sexual Selection and the Descent of Man. Aldine, Chicago. P. 136-179.
32. *Wilson E. O.*, 1975. Sociobiology: The New Synthesis. Harvard University Press.

33. <http://www.SugarGlider.com>
34. <http://www.sugarglider.net>
35. <http://www.sugarglider.org>
36. <http://www.parks.tas.gov.au/wildlife/mammals/sugglid.html>
37. <http://www.primitivism.com/domestic.htm>
38. <http://homepages.apci.net/~jackaroo/art2.htm>

ПРИЛОЖЕНИЕ

В приложении мы приводим подробное описание развития отношений при формировании пар 1 и 2 сумчатых летяг.

Первый день ссаживания

ПАРА 1

Активность самца

Исследование. В этот день самец был посажен в клетку к самке, он много двигался. В его поведении преобладала исследовательская активность, она составила 49% от всех остальных типов (рис 39). Ни в один другой день не было столь высокой доли исследовательского поведения. Всё время он принюхивался, осматривался. В начале, он быстро прошел по веткам и зашел в верхний домик, осмотрел его и направился метить и нюхать ветки. Меньше всего его интересовали подстилка и нижний дом. Наибольшее внимание он уделит исследованию верхнего домика.

Маркировка. Самец активно метил территорию (рис 39). Чаще всего встречались случаи маркировки мочой, реже аногенитальными железами, единичны были случаи меченья щечными железами. Самец метил в основном ветки, крышу и дно верхнего домика

Социальное поведение. На самку он внимания почти не обращал (как видно из рисунка 45, самец являлся инициатором лишь 64-х контактов из 200), контактировал с ней лишь в тех случаях, когда самка оказывалась рядом. Чаще всего со стороны самца это были назо-медиальные и назо-анальные обнюхивания (рис 43), в большинстве случаев, сопровождающиеся залезанием на самку и даже, иногда, захватом её за загривок.

Выбор домика. Когда темный период суток (с 6 утра до 6 вечера) стал подходить к концу, самец начал выбирать домик для сна. Эта процедура заняла у него не много времени, он три раза по очереди зашел в один и в другой домик и остановил свой выбор на верхнем, где и улегся спать.

Активность самки

Социальное поведение. Как только в клетке появился самец, самка сразу начала с ним знакомиться. Сначала она близко не подходила (дистантные обнюхивания), через несколько минут, стала медленно приближаться, обнюхала хвост партнера, затем последовали назо-анальные и назо-медиальные обнюхивания. Весь день самка была инициатором контактов, она подходила к нему, шла следом, бегала по тем местам, где только что

прошел самец (рис 44). Ближе к концу дня стали проявляться элементы поведения, характерные для детенышей: залезание на самца, подлезание под живот, толчки носом в живот. Максимальна доля была назо-медиальных и назо-анальных обнюхиваний

Исследование. Самка исследовала места, где проходил самец. Внимательно обнюхивала ветки и домик. Но доля исследовательского поведения, всё же, была средней – 12% (рис 40).

Маркировка. Доля маркировочного поведения была довольно высокой (8% от всех типов активности) (рис 40). Самка не только пыталась перекрыть метки самца (на ветках и домике), но и активно метила самца сумчатыми железами, залезая на него то с одного, то с другого бока. Для маркировки веток самка чаще всего пользовалась мочой, в домике пол метила щечными железами. Причем, интересна последовательность действий: самка заходила в домик, сначала обнюхивала пол, затем начинала его тщательно вылизывать, снова нюхала, а потом начинала метить, проскальзывая по полу щекой и грудью, то в одном, то в другом направлении. Понюхав пол в последний раз, она покидала домик.

Выбор домика. С приближением времени сна, самка стала следовать за самцом от одного домика к другому, сама она в домик не заходила, а оставалась сидеть на крыше. Наконец, когда самец улегся в верхнем домике, самка залезла к нему и, после взаимной чистки, уснула.

ПАРА 2

Активность самца

Исследование. Как и в паре 1, самец, попав в клетку к самке, начал исследовать. Доля исследовательской активности в этот день была наибольшей в сравнении с другими днями, и составила 18% (рис 41). Короткие перебежки с места на место чередовались с замиранием на одном месте, доли этих двух типов активности почти равны. Много времени потратил самец, исследуя домики (особенно верхний) и ветки. Меньше всего времени он провел на полу и на кормушке.

Маркировка. Метил самец в этот день больше, чем в остальные (рис 41), в основном мочой. Но доля маркировочного поведения всё же мала. В основном, было отмечено, что самец метил домик, реже ветки.

Социальное поведение. Оказавшись в новой клетке, первое время, самец вообще не обращал внимания на самку. Знакомство началось с дистантного обнюхивания, приближения, затем обнюхивания хвоста и аногенитальной области. Контакты он инициировал очень редко (44 контакта из 184), преобладали назо-медиальные и назо-назальные обнюхивания. Зато в

первый же день самец начал принимать участие в играх – всего было отмечено 8 игровых моментов, из них 2 раза начинал игру самец. Он охотно принял участие во взаимной чистке, которую начала самка. Всего 4 раза было отмечено залезание на партнера, во всех случаях этому предшествовали назо-медиальные обнюхивания.

Выбор домика. Начиная с 16:30 самец начал бегать из домика в домик. За одну минуту, бегая по клетке, он мог успеть заглянуть в оба домика. Было видно, что он явно не может остановить свой выбор на каком-то определенном месте (хотя в верхний домик он заходил чаще). Ближе к 17:00 самка отправилась в верхний дом, самец незамедлительно последовал за ней. В домике несколько минут была взаимная чистка, после чего самец вышел из домика на крышу, и снова вернулся, чтобы там провести весь светлый период (до 6 утра).

Активность самки

Социальное поведение. С появлением самца в клетке, самка явно оживилась. Хотя ей понадобилось некоторое время, чтобы ознакомиться с ситуацией: сначала она просто сидела и наблюдала за самцом, затем начала неторопливо, осторожно подходить к нему. Последовало дистантное обнюхивание, приближение, обнюхивание хвоста и аногенитальной области. Познакомившись, и не встретив в ответ агрессии, самка стала следовать за самцом. В этот день активность «следование за партнером» сильно превышала все остальные (21% от всех типов активности). Она, буквально, непрерывно была рядом с ним, инициируя игры и взаимные чистки (рис 44). Несколько раз были отмечены такие элементы, как подлезание под живот и залезание на партнера.

Исследование. В этот день доля исследовательского поведения была наименьшей, в сравнении со всеми остальными днями (рис 42). Несколько раз самки обнюхивала метки, оставленные самцом на ветках и на домике.

Маркировка. Несколько раз было отмечено, что самка метит домик щечными железами, и ветки – мочой, но эти моменты не попали на временной срез.

Выбор домика. Когда самец бегал между домиками, самка сначала следила за ним, а затем, у нее начал проявляться навязчивый двигательный стереотип (бег кругами по небольшому куску сетки на потолке, расположенной прямо над верхним домиком). Затем, самка походила по веткам, поела и направилась в верхний домик, чтобы устроиться там, спать. Самец сразу к ней присоединился.

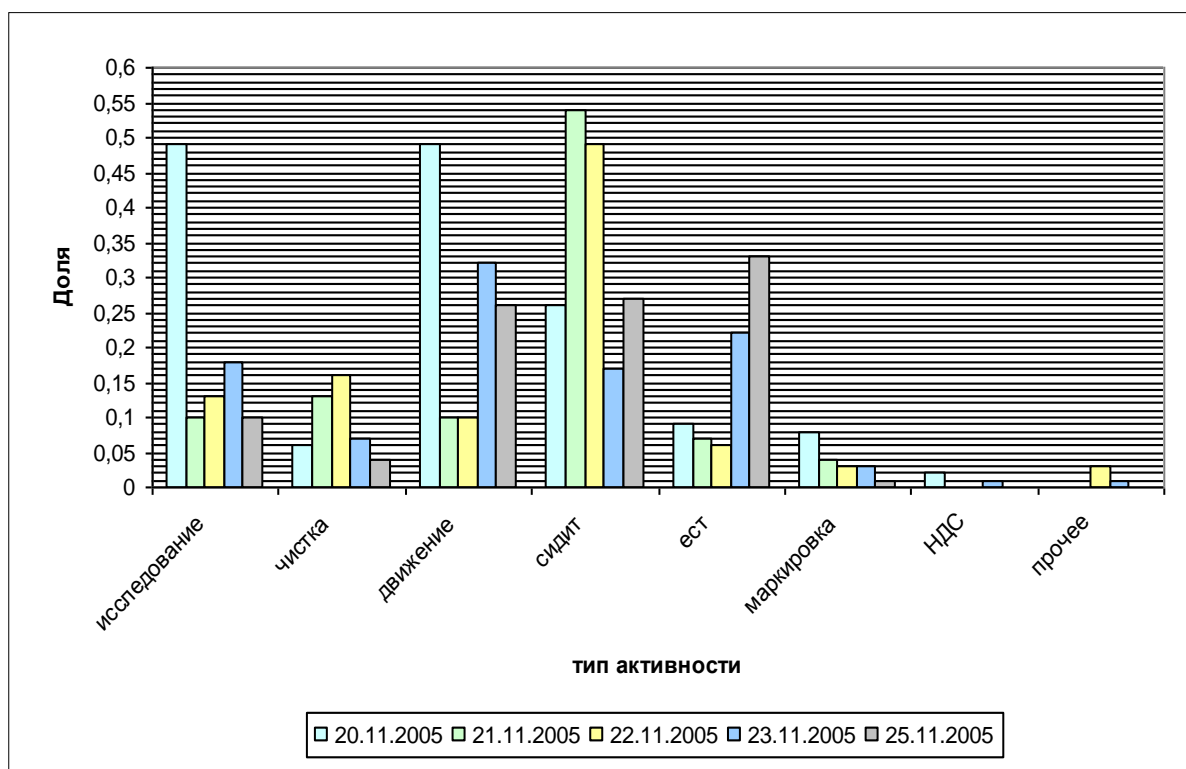


Рис.39 Типы активности самца из пары 1 за все дни наблюдений

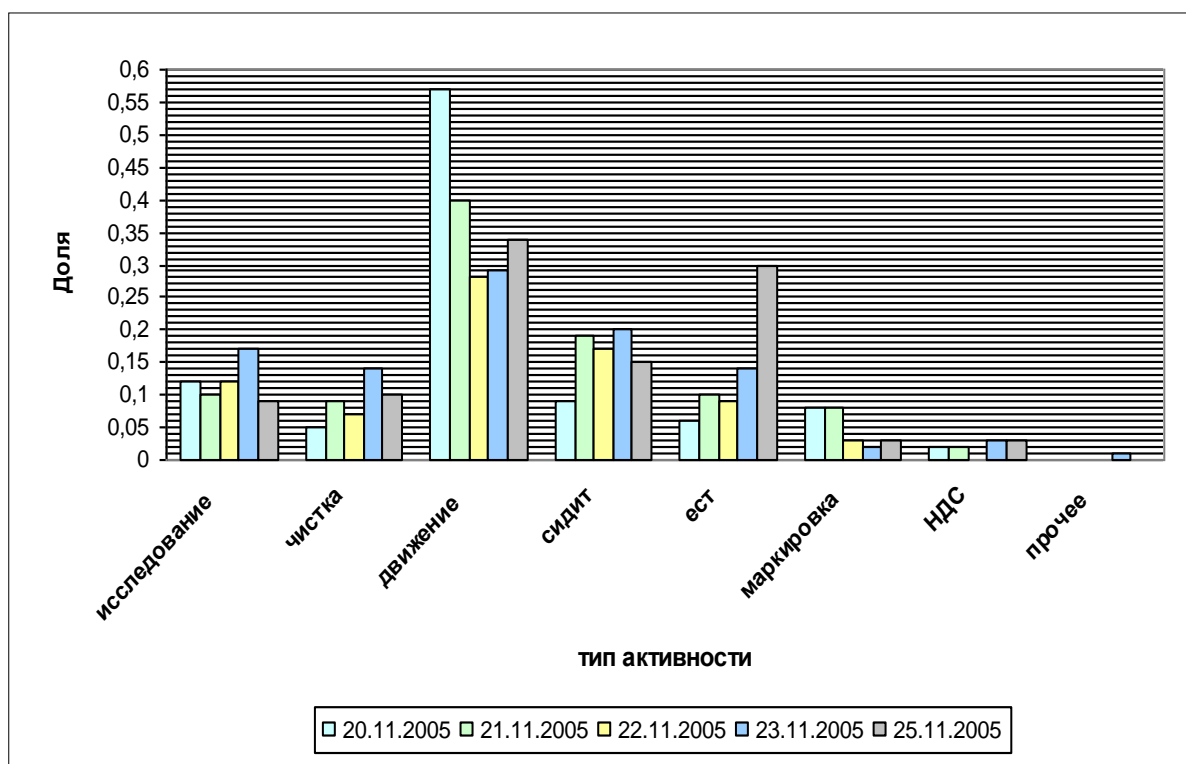


Рис.40 Типы активности самки из пары 1 за все дни наблюдений

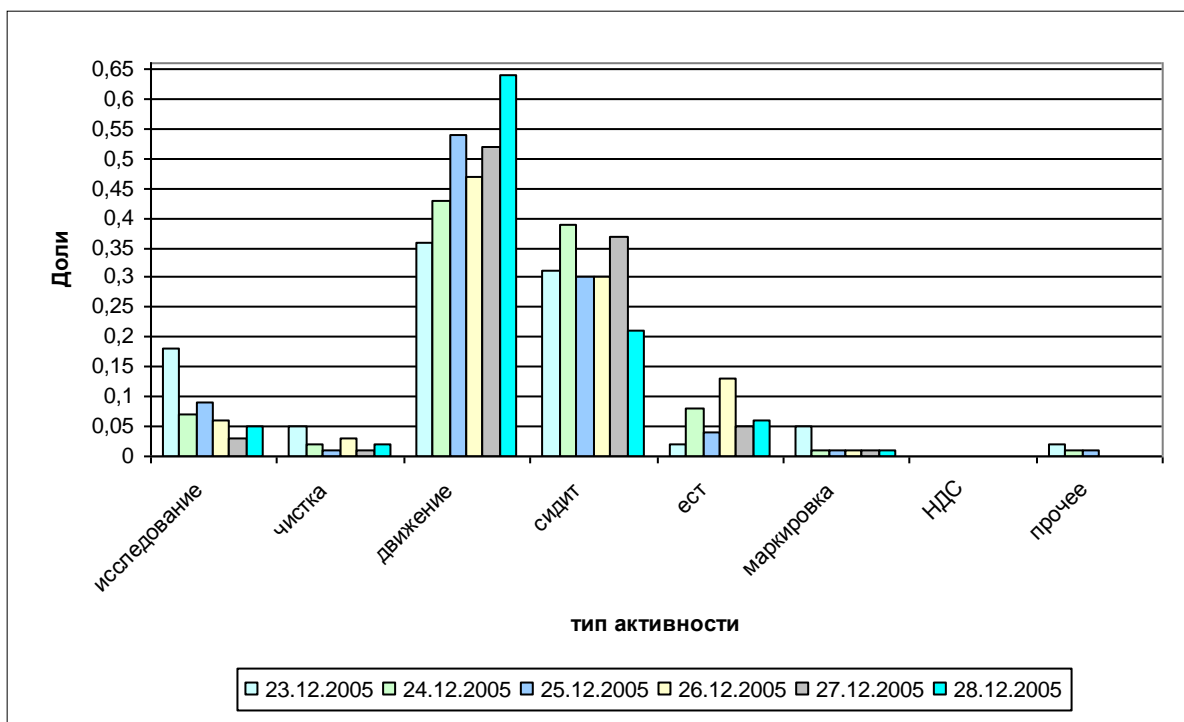


Рис.41 Типы активности самца из пары 2 за все дни наблюдений

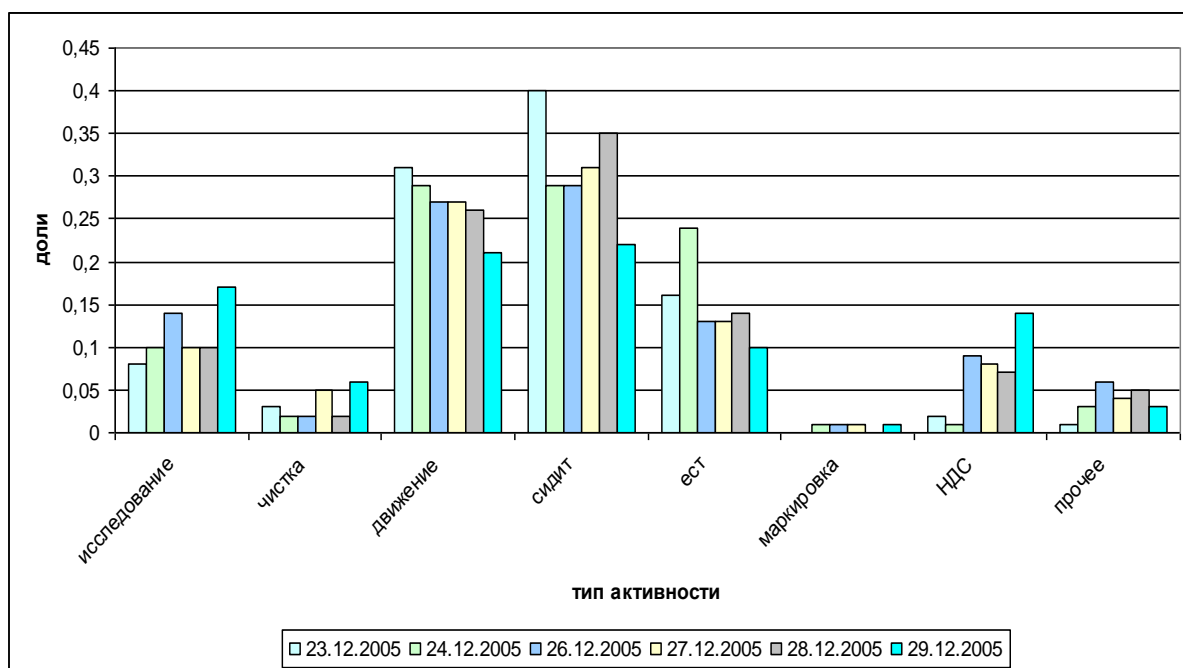


Рис.42 Типы активности самки из пары 2 за все дни наблюдений



Рис.43 Встречаемость различных контактов у сумчатых летяг из пары 1 в первый день ссаживания



Рис.44 Встречаемость различных контактов у сумчатых летяг из пары 2 в первый день ссаживания

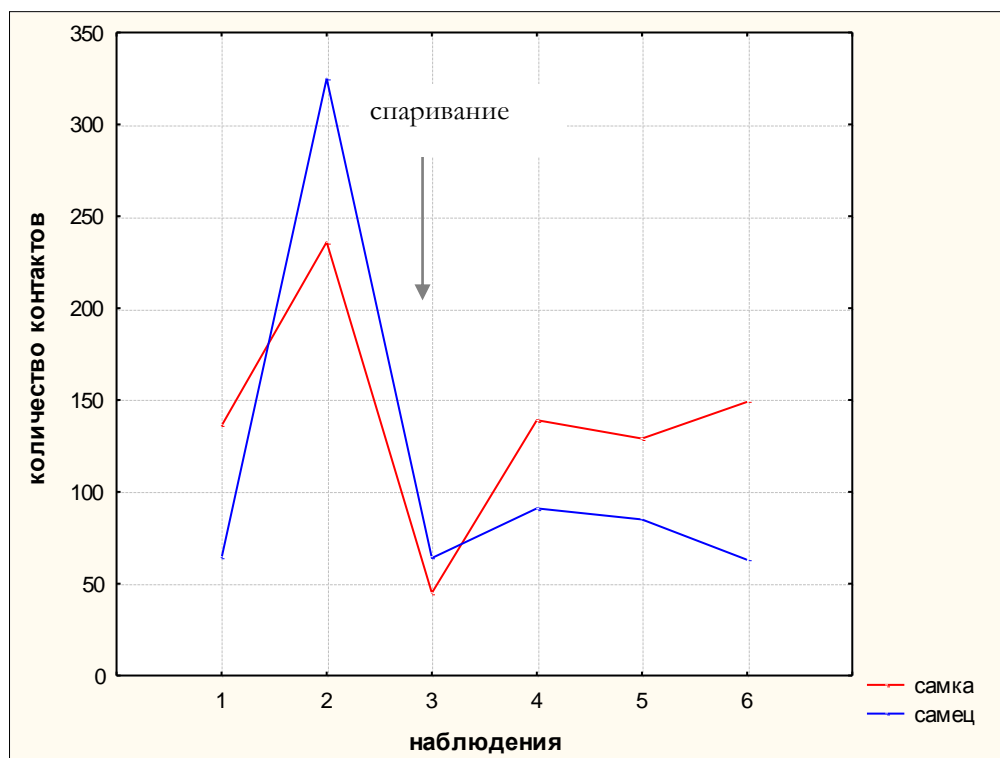


Рис.45 Количество контактов, инициированных каждым зверем из пары 1 сумчатых летяг в период формирования пары

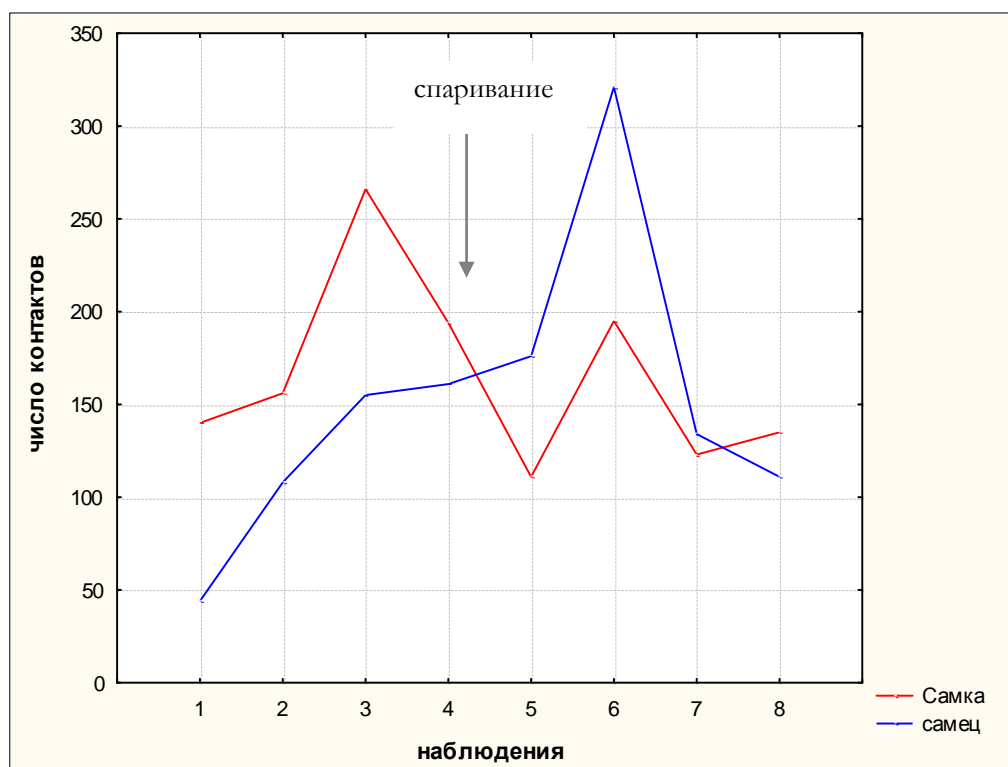


Рис.46 Количество контактов, инициированных каждым зверем из пары 1 сумчатых летяг в период формирования пары

Период сближения животных и период перед спариванием

Начало этого периода можно рассматривать с того момента, когда животные, по окончании темной фазы, уснули в одном домике. Для пары 1 – это один день (21 ноября), а для пары 2 – он включает 3 дня (с 24 по 26 декабря)

ПАРА 1

Активность самца

Двигаться самец стал намного меньше (рис 39), подолгу мог сидеть на одном месте - на крыше верхнего домика. Маркировочное поведение отмечалось довольно часто после контакта с самкой.

Социальное поведение. На следующий день (21 ноября 2005), доля исследовательской активности сильно уменьшилась, зато самец начал интересоваться самкой. Он, даже стал инициатором большего числа контактов (рис 45)(325 контактов из 561 за этот день). Больше всего было отмечено назо-анальных обнюхиваний и вылизываний. Высокая доля «залезания на партнера» - 22%. Несколько раз самец были инициатором взаимной чистки (22 раза из зарегистрированных 28). 0,02 составила доля «следования за партнером». В течении всего дня, почти во всех случаях, самка первой выходила из домика, а самец шел за ней. Один раз, слишком активно навязывая себя (попытка садки:залезание на спину, захват за загривок), самец вызвал агрессию со стороны самки. Правда, всё ограничилось оскалом, выпадом и короткой погоней. Были отмечены игры, которые начинал самец. Малоподвижный, тяжелый он предлагал такие игры, как переплетение друг с другом, удержание за лапы. Мы наблюдали очень красивый «танец», когда животные, повиснув на потолке на задних лапах, расправляли летательную перепонку напротив друг друга и медленно поворачивались из стороны в сторону.

Активность самки

Самка была активнее самца и доля её перемещения по клетке, хоть и была ниже, чем в первый день, но значительно превышала долю самца (0,4 против 0,1). Доля зарегистрированных случаев НДС на этот день составила 0,02, как и в первый день (рис 40). НДС у самки проявлялся как бег кругами по сетке на потолке. В основном он встречался днем, в период от 14 до 17.

На одном месте самка сидела в 19% от общего времени. В большинстве случаев она сидела на крыше домика, рядом с самцом. В этот день самка уходила в домик первой, первой же и покидала его. Были отмечены периоды длительного совместного пребывания в домике: с 6:41 до 7:16, с

7:51 до 9:34, с 9:49 до 11:07, с 11:28 до 12:14, с 12:27 до 13:45, с 15:56 до 16:49 и с 17:36 животные ушли в домик до следующего дня.

Социальное поведение. Доля контактов, инициированных самкой, была высокой. Больше всего было зарегистрировано назо-медиальных обнюхиваний. Чаще всего они сопровождались залезанием на партнера. В этот день было отмечено, что в нескольких случаях самка, оказавшись на самце, обхватывала передними лапами его бока и кусала за загривок (11 раз), чаще всего это происходило на крыше домика. 5 раз самец не выдерживал, и уходил в домик, сбрасывая с себя самку. В 15 случаях из 27 самка была инициатором игр. Когда самец сидел на домике, самка повисала над ним на потолке и прямо перед его носом, потягиваясь, растягивала летательную перепонку. 6 раз из 28 она начинала взаимную чистку, сидя на крыше домика, почти всегда, самец начинал её чистить в ответ, а иногда просто сидел без движения. Случаи следования за партнером были редки (зарегистрирован всего 1 раз).

ПАРА 2

Активность самца

На протяжении всех дней активность самца менялась (рис 29-34). После светлой фазы, самец выходил позже самки, несмотря на то, что уже не спал. Он оставался в домике, в первый день до 8, во второй до 7, а в третий он в 6 часов был уже активен. После выхода, он начинал активно передвигаться по клетке. Маршрут его был не постоянен, каждый круг самец корректировал так, чтоб пробежать мимо самки. Проходя рядом с самкой, самец мог просто задеть её или перепрыгнуть через нее, не задерживаясь. Добравшись до верхнего домика, он несколько секунд сидел на крыше, а затем продолжал движение по клетке. По сетке на потолке самец двигался следом за самкой. У неё начали проявляться стереотипные движения (НДС) – бег кругами по сетке на потолке, несколько раз самец медленно проходил по этому маршруту, внимательно обнюхивая сетку. Выбор домика для сна самец предоставлял самке, хотя сам несколько раз беспокойно заходил то в один, то в другой домик на несколько секунд.

Маркировка встречалась ежедневно, но доля её была не велика (0,01). Проявлялись элементы исследовательской активности. В 4ый день наблюдений самец довольно много чистился, сидя на ветках (0,03).

Социальное поведение.

На второй день наблюдений было отмечено максимальное количество назо-назальных контактов со стороны самца (0,4). В 3-ий и 4-ые дни участились случаи следования за партнером в домик и залезание на партнера. Доли назоанальных и назомедиальных контактов были средними

(0,19). Несколько раз самец начинал чистить самку. Были отмечены случаи формирования «клубка» на ветках – звери ползали друг по другу, подлезали под живот, нюхали, чистили партнера. Все это могло длиться несколько минут.

Активность самки

На протяжении этого периода мы наблюдали очень интересную картину. Самка первой выходила из гнезда, делала круг по клетке, после чего возвращалась в домик. Там она начинала активно чистить и теревить самца, после чего выскакивала из домика и бежала на сетку на потолке. Затем, у самки можно было наблюдать НДС на протяжении нескольких минут. Потом самка останавливалась, несколько секунд сидела, быстро пробегала по клетке, а затем уходила в домик к самцу. Опять приставала к нему и выходила из домика. Всё повторялось, начиная с НДС и заканчивая входом в домик, максимальное количество таких повторов, составило 15 штук. Такое поведение продолжалось до тех пор, пока самец не выходил из домика. Как только это случалось, самка успокаивалась (хотя НДС еще встречалось), а затем уходила в домик и сворачивалась там в клубок. Наступала очередь самца заходить в домик и теревить самку.

Спаривание

ПАРА 1

Спаривание было зарегистрировано 22.11.05. Оно происходило в домике в период с 7 утра до 14:05. Спариванию предшествовала длительная взаимная чистка. Из-за плохого качества записи, нам не удалось точно зафиксировать длительность первого и второго спаривания, но можно точно сказать, что второй период был намного короче. По окончании спаривания, животные чистились, первым домик покинул самец, самка вышла сразу за ним.

ПАРА 2

Для этой пары спаривание не удалось записать на пленку, так как оно, по видимому, происходило в светлый период времени, когда съемка не велась. Мы можем точно сказать, что спаривание выпало на период наблюдений, так как самка удачно забеременела именно в эти дни.

Период после спаривания

ПАРА 1

Период после спаривания можно определить как несколько часов (с 14:09 до 17:37), он характеризовался повышенной социальной активностью самца и избеганием контактов со стороны самки.

После спаривания, самец был инициатором 64-х контактов из 109. У него преобладали назо-анальные и назо-медильные обнюхивания. 5 раз были отмечены залезания на партнера, один раз этим была вызвана агрессия самки (выпад и короткая погоня). В общем можно сказать, что самец не упускал самку из виду и постоянно пытался быть рядом.

Самка вышла из домика после спаривания и направилась на кормушку пить. Затем ушла в нижний домик, где провела в общей сложности 2 часа. Самец в домик заходить не стал, а сидел на крыше того домика, куда скрылась самка. Выйдя из домика в 16:49 она передвигалась по клетке, ела, но с самцом контактировать не стремилась. В 17:36 самка ушла в нижний домик, где улеглась спать, самец последовал за ней.

ПАРА 2

Период после спаривания для этой пары был отмечен утром 27.12.05 в период с 6 утра до 16. Он характеризовался резким изменением социальной активности зверьков, что хорошо видно на графиках (рис 46). Количество контактов в этот день было в 2 раза меньше чем в предыдущие дни. Надо отметить резкое изменение в поведении самки. Утром этого дня, она не стала выходить первой и теревить самца. Наоборот, большую часть контактов с самого утра инициировал самец. Самка же избегала его, уходила в домик, а самец следовал за ней (49 раз за этот день он заходил к ней в домик). Инициировал игры (в 9 случаях из 10), активно чистил самку в домике. После 16:50 зверьки активно передвигались по клетке, ушли в верхний домик только после того, как переключили свет. Самец ушел первым в верхний домик, а самка последовала за ним.

Стабилизация поведения животных

ПАРА 1

В последующие дни после спаривания самец стал мало двигаться, начал больше есть. Время, проведенное в движении было приблизительно равно тому, что он проводил сидя на одном месте. У него можно выявить режим. Каждый день он уходил спать в период с 12 до 13, пики активности выпадали на 10-11 часов и 15 часов. Причем пик утренней активности был приурочен к кормлению. Случаи маркировки стали редки, социальные контакты он инициировала редко (в среднем 60 контактов за день), преимущественно это были назо-анальные обнюхивания.

Самка много двигалась, и её активность в целом превышала активность самца (рис 23). Часто инициировала она социальные контакты: подолгу чистила самца, сидя рядом с ним на верхнем домике, иногда пыталась играть с самцом (удержания за хвост, цепляние лапами). В общем, режим активности самки стал походить на активность самца, с той лишь разницей,

что днем, самка не проводила в домике больше 30 минут.

ПАРА 2

В последующие дни после спаривания, общая активность самца превышала активность самки (рис 24). Его режим менялся и в последние дни стал похож на режим активности самки, с двумя пиками активности – в 7 и 17 часов. И одним часом сна в домике – в 11 часов. Доли социальных контактов у зверьков были схожи, с той лишь разницей, что самец чаще следовал в домик за самкой, и для него были отмечены залезания на партнера с захватом за загривок, что вызывало агрессию со стороны самки. Самец старался быть поближе к самке и, проходя по своему маршруту, обязательно к ней подходил, нюхал или просто задевал её боком. Часто отмечались игры, в которых охотно принимали участие оба зверька. В их репертуаре были представлены все типы отмеченных у летяг игр. Самка вела себя спокойно, правда НДС продолжал проявляться до последних дней наблюдений по утрам, в одно и тоже время (в период с 7 до 11). Чаще всего самка первой уходила в домик, а самец следовал за ней.

Благодарности:

Я хочу выразить благодарность за ценные советы, помощь при обработке материала и написании работы Е.П. Крученковой. Очень признательна О.Г.Ильченко за её терпение и содействие в сборе и обработке материала, атакже за её помощь мне в трудные минуты. Я благодарна С.В. Попова за поддержку и предоставление возможности наблюдений. Также я благодарю всех тех, кто помогал мне в обработке видеоматериала: Г.В. Вахрушеву, С. Сапожникову и С. Панина. Отдельное спасибо сотрудникам отдела научных исследований Московского зоопарка за хорошее ко мне отношение и готовность помочь в моей работе



Рис. 47