

Попов Владимир Сергеевич

**РОЛЬ СОЦИАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ В ПРОСТРАНСТВЕННОЙ
СТРУКТУРЕ ПОСЕЛЕНИЯ ЖЕЛТОГО СУСЛИКА
(SPERMOPHILUS FULVUS LICHT. 1823)**

специальность 03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва

2007

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Научный руководитель:

кандидат биологических наук
М. Е. Гольцман

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
проф. А.А. Никольский
доктор биологических наук,
К. А. Роговин

Ведущая организация:

Естественно-географический факультет
Пензенского государственного педагогического
университета им. В. Г. Белинского

Защита состоится 15 октября 2007 г. в 15 час. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу: 119992, Москва, Ленинские горы, МГУ, Биологический факультет, ауд. М-1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова

Автореферат диссертации разослан 15 сентября 2007 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Л. И. Барсова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы Интерес к исследованиям социальных взаимоотношений животных значительно возрос в 60-е годы XX века, когда для объяснения поведенческого альтруизма с позиций индивидуального отбора были предложены концепции совокупной приспособленности (Hamilton, 1964), отбора родственников (Hamilton, 1963) и реципрокного альтруизма (Trivers, 1971). Развитие этих концепций в русле социобиологии (Wilson, 1975) привело к признанию за социальными отношениями роли самостоятельного эволюционного фактора. Постоянное действие такого фактора предполагает появление соответствующих адаптаций. Однако предлагаемые социобиологами механизмы эволюционного действия социальных факторов требовали обязательного наличия группировок родственников. Тем самым априорно подразумевалось, что эволюция социальности – это эволюция группового образа жизни, а одиночность – исходное состояние, специфических адаптаций не требующее (Панов, 1983; Чабовский, 2006). Поэтому одиночный образ жизни выпал из сферы внимания исследователей, и до последнего времени не существовало гипотез, способных объяснить эволюционные причины, приводящие к развитию как группового образа жизни, так и одиночности. Попытка создать унифицированный подход к исследованию социальности была предпринята М. Е. Гольцманом и его последователями. В основе предложенной гипотезы лежит представление о социальности как степени специализации особей к определенному уровню воздействия со стороны социальной среды (Гольцман и др., 1994; С. В. Попов, Чабовский, 2005; С. В. Попов, 2005, 2006; Чабовский, 2006 а, б).

Многообразия взглядов на социальность проявляется в том, что само это понятие имеет различные толкования, которые могут не совпадать между собой как у различных исследователей, так и применительно к разным таксонам (Ebensperger, Cofre, 2001; Cahan et al., 2002; С. В. Попов, Чабовский 2005). Такое положение затрудняет сравнительный анализ социальности, необходимый для решения фундаментальной проблемы эволюции этого феномена.

Многие из гипотез, рассматривающих развитие социальности, создаются и тестируются исследователями грызунов (обзор Lacey, Solomon, 2003). Однако даже в рамках этого отряда есть всего несколько групп, по которым накоплен достаточный материал для сравнительных исследований. Это песчанки (Rodentia, Gerbillidae) (Гольцман и др. 1994; Громов 2004; С. В. Попов 2005; Чабовский 2006а), роющие грызуны Нового Света (Rodentia, Hystricomorpha) (Ebensperger, Cofre, 2001), и наземные беличьи (Rodentia, Marmotinae) (Barash, 1974; Michener, 1983; Blumstein, Armitage, 1998). Среди наземных беличьих хорошо исследованы социальные отношения неарктических и африканских видов, в то время как данные по палеарктическим представителям, за редким исключением, отсутствуют (Шилова, 2000).

Существует разработанная типология социальности наземных беличьих, основанная на составе и разнообразии внутрипопуляционных групп (Michener, 1983). Однако согласно этой типологии в категорию «одиночные» входят виды, с существенно различными социальными отношениями. В ряде исследований было показано, что представители таких одиночных видов оказываются способны поддерживать устойчивые социальные связи (Yoerg, 1999; Sterling, Radespiel, 2000). Поэтому для полноты сравнительного анализа социальной организации наземных беличьих

требуются новые методические подходы, позволяющие обнаружить такие «скрытые» социальные связи у одиночных видов (Чабовский, 2006).

Цели и задачи исследования Целью настоящей работы было определить роль социальных связей в формировании и поддержании пространственной структуры естественного поселения одиночного желтого суслика.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить и описать паттерны социальных связей, которые поддерживаются взрослыми особями вне периода спариваний;
2. Определить роль социальных связей с родичами и агрессии в процессе расселения молодых особей с natalного участка;
3. Определить, возникают ли между половыми партнерами устойчивые социальные связи и как долго они сохраняются;
4. Проанализировать, каким образом межгодовая динамика социальных связей отражается в динамике пространственной структуры поселения желтого суслика.

Научная новизна работы Впервые собран материал, позволяющий количественно характеризовать социальные отношения желтого суслика. Разработан метод измерения силы социальных связей через оценку устойчивости позиции ближайшего соседа. Применение этого метода позволило обнаружить комплексы социальных связей, которые не проявляются ни через совместное использование пространства, ни через социальные контакты. Выявлены группировки участков взрослых родственных самок – матрилинии, которые ранее были описаны для наземных беличьих, ведущих групповой образ жизни. Обнаруженные нами у желтого суслика социальные связи между родственными взрослыми самками позволяют распространить представления о матрилиниях как основе структуры поселений так же и на одиночные виды наземных беличьих. В результате анализа роли социальных связей в процессе расселения молодых самок предложена схема становления и развития матрилиний.

Практическое значение работы Полученные в работе результаты дают возможность раскрыть непосредственные поведенческие механизмы, лежащие в основе пространственной структуры поселений желтого суслика. Знание этих механизмов позволяет прогнозировать и контролировать численность этого вида, который является важным компонентом степных экосистем.

Разработанный метод измерения социальных связей позволяет получать сопоставимые оценки социальности для групповых и одиночных видов животных. Это представляется важным шагом к созданию унифицированной методологии исследования социальных отношений, их эволюции и адаптивного значения.

Апробация работы Материалы диссертации были представлены на международных совещаниях «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2003 и 2007 г.г.); международном совещании «Млекопитающие как компоненты аридных экосистем» (Саратов, 2004); конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2005); конференции «Суслики Евразии (роды *Spermophilus* и *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видовой разнообразия» (Москва, 2005); на 10-ой Пущинской школе молодых ученых РАН (Пущино, 2006); на конференции рабочей группы по изучению биологии Европейского суслика (Фельштарканы, 2007). Результаты ра-

боты обсуждались на семинарах группы популяционной экологии ИПЭЭ РАН, и лаборатории поведения животных кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ.

Публикации По материалам исследований опубликовано 16 научных работ.

Объем и структура работы Диссертация изложена на 121 стр. печатного текста и состоит из введения, восьми глав, заключения, выводов, двух приложений, благодарностей и списка цитируемой литературы, включающего 136 работ, из них 97 на иностранных языках. Работа содержит 3 таблицы и 17 рисунков.

Благодарности В первую очередь я хочу выразить сердечную благодарность моему научному руководителю М. Е. Гольцману, а так же А. В. Чабовскому, руководившему полевым этапом исследований. Я благодарен так же своему отцу С. В. Попову, консультировавшему меня на всех этапах исследований. Считаю необходимым сказать, что эти люди создали теорию социальности, лежащую в основе моей работы, и тем самым определили мой путь в науке. Я выражаю огромную признательность бессменному руководителю экспедиции ИПЭЭ РАН в Саратовской обл. проф. С. А. Шиловой, без энтузиазма и самоотверженности которой это исследование никогда бы не состоялось. Я благодарен всем своим коллегам по этой экспедиции – Л. Е. Савинецкой, Н. А. Стуколовой, В. В. Неронову, М. В. Касаткину, Н. Васильеву, А. Ф. Бабицкому, Д. Ю. Александрову, А. И. Шилову, Д. Б. Васильеву, О. Н. Шекаровой, В. Матросовой и всем, с кем мне посчастливилось работать в эти годы, в особенности группе С. В. Титова, и О. А. Ермакова из Пензенского Педагогического Университета. Я благодарен всем жителям села Дьяковка, из которых отдельно хочется отметить Г. В. Маркелова, сотрудников Дьяковского лесхоза и его директора В. П. Еськову, а так же сотрудников Дьяковской биостанции Саратовского филиала ИПЭЭ РАН за безотказную помощь в решении бытовых проблем и организации полевых работ. Я глубоко признателен Н. А. Формозову, И. А. Володину, Е. П. Крученковой и другим сотрудникам и студентам лаборатории поведения животных кафедры зоологии позвоночных за плодотворное обсуждение работы, а так же В. Ю. Олейниченко, взявшему на себя труд прочитать первый вариант рукописи.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 05-04-48-575а).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение Обоснована актуальность исследования, сформулированы его цели и задачи.

Глава 1. Теоретические основы исследования

Приводится анализ различных теоретических подходов к исследованиям социальных отношений животных, и, соответственно, взглядов на проблему эволюции и адаптивности социальных структур в рамках этих подходов. На основании анализа выдвигается тезис о невозможности решить эту проблему без разработки унифицированной теории социальности, которая объясняла бы социальные отношения как одиночных видов, так и видов ведущих групповой образ жизни. В качестве одного из возможных вариантов такой теории предлагается подход к изучению социальности как степени специализации к определенному уровню воздействия со стороны социальной среды. В результате специализации формируется опре-

деленный уровень социальной зависимости (Гольцман и др., 1994; С. В. Попов, Чабовский, 2005; С. В. Попов, 2005, 2006; Чабовский, 2006 а, б). Приводится краткий анализ предсказаний и объяснительных схем, предполагаемых этим подходом по сравнению с другими подходами к изучению социальности.

Глава 2. Сравнительные исследования социальности наземных беличьих

Приведен обзор развития сравнительных исследований социальных отношений у представителей наземных беличьих (Barash, 1974; Michener, 1983; Blumstein, Armitage, 1998, 1999; Alline 2000). В основе таких сравнительных исследований лежит типология внутривидовых группировок. Вопрос об адаптивности и, соответственно, способах эволюции социальных систем наземных беличьих здесь решается с помощью выявления характеристик жизненного цикла (таких как возраст вступления в размножение, длительность спячки, сроки и дистанция расселения выводков), способствующих развитию группового образа жизни. Эти исследования, однако, не дают удовлетворительного объяснения очень широкому разнообразию социальных структур наземных беличьих, и не уделяют внимания непосредственным механизмам поддержания социальных структур, а ведь эволюция социальных структур – это в первую очередь эволюция таких механизмов (Попов, 2006).

С точки зрения существующей типологии, желтый суслик обладает типичным набором характеристик жизненного цикла, характерным для одиночных представителей наземных беличьих.

Глава 3. Методология исследований социальных связей

Преобладающим способом исследования социальных связей на сегодняшний день является их оценка на основании совместного использования пространства и частоты контактов. В главе 3 рассматриваются ограничения таких оценок, основным из которых представляется ориентация на виды, ведущие групповой образ жизни. Вместе с тем, исследователями все чаще отмечается необходимость унифицированного способа измерения социальных связей (Whitehead, 1997; Blumstein, Armitage, 1998; Noncas, 2000). В качестве одного из способов измерения социальных связей была предложена оценка силы социальной связи через устойчивость позиции ближайшего соседа (Чабовский, 2006; Atsalis, 2000; Hirsch, 2002). Силу социальной связи между двумя особями в работе оценивали подсчитывая индекс ассоциации между ними на основании того, как часто они являлись ближайшими соседями (Carins, Schwanger, 1987; Ginsberg, Young, 1992). Приведен анализ возможных ошибок, вызванных особенностями такого измерения социальных связей. Чтобы избежать ряда подобных ошибок, нами использовалась процедура оценки неслучайности социальных связей, выявленных на основании индекса ассоциации. Эта процедура основана на обобщенном методе Монте-Карло, она предполагает сравнение наблюдаемого распределения пар ближайших соседей со случайным распределением таких пар (разработка процедуры см. Manly, 1995; Bejder et al., 1998; Whitehead, 1999; модификации для разных групп животных см. Whitehead, 1997; Baird, Whitehead, 2000; Chilvers, Corkeron, 2002; Ottensmeyer, Whitehead, 2003; Karczmarski et al., 2005; Lusseau et al., 2006; Vonhof et al., 2004; Wittemyer et al., 2005).

Глава 4. Методика и материалы

4.1 Методика проведения полевого этапа исследований

Материал для исследования был собран в 2002 – 2006 годах на базе многолетней экспедиции лаборатории популяционной экологии института проблем эко-

логии и эволюции (ИПЭЭ) имени А.С. Северцова РАН в Саратовской области (левобережье Волги, Краснокутский район, окрестности села Дьяковка). Модельная площадка была выбрана на территории долговременного поселения желтого суслика, расположенного на участке выпасаемой гемипсаммофитной степи.

Большинство особей на модельной площадке были отловлены и индивидуально помечены пожизненно (с помощью ампутации пальцев) и временно для дистантного опознавания (нанесением на шерсть индивидуальной симметричной метки с помощью урзола-D). Мы проводили регулярные осмотры модельной площадки, и поэтому могли вовремя обнаружить все выводки, вышедшие из норы. Сразу по обнаружении выводка мы начинали отлов, и большинство молодых были отловлены нами в первую неделю после начала наземной активности. Благодаря таким осмотрам мы так же могли вовремя обнаружить вновь пришедших особей, которых, по возможности, старались сразу же отловить.

Таблица 1. Объем использованного в работе материала

сезон	18 мая - 15 июля 2002	23 мая - 7 августа 2003	19 мая - 6 августа 2004	17 марта - 11 апреля 2005	25 мая - 31 июля 2005
исследованная площадь, га	40,5	29	38,1	39,2	30,3
количество опознаваемых особей, шт.	56	157	211	53	313
плотность до выхода выводков, ос/га	0,32	1,31	1,76	1,35	3,66
плотность после выхода выводков, ос/га	1,06	4,1	5,54	-	10,33
количество сканирований	63	47	241	58	195
количество пространственных регистраций	1844	2605	4983	401	3508

Для получения материала по пространственной локализации особей нами была разработана процедура сканирований. Процедура заключалась в том, что в течение фиксированного времени (от 40 минут до 2 часов) наблюдатель, осматривая площадку, отмечал пространственное положение всех обнаруженных особей, причем для каждой особи учитывали только первую встречу. После сканирования координаты положения каждой особи измеряли с помощью прибора спутниковой навигации (GPS Garmin 12), следя за тем, чтобы погрешность позиционирования прибора не превышала 5 метров.

В сезоны низкой плотности (2002 и 2003 года и, частично, весной 2005 года, см. табл. 1) сканирования проводили одновременно по всему экспериментальному участку с одного постоянного наблюдательного пункта. Однако, по мере возрастания плотности, охватить вниманием всю территорию становилось невозможно, поэтому в остальные сезоны мы проводили сканирования выделяя на площадке несколько локальных участков, отделенных друг от друга естественными границами (проселочными дорогами или посадками клена татарского). В случае сканирования

локальных участков мы старались осматривать их одновременно с нескольких наблюдательных пунктов или с минимальными временными промежутками.

Во время сканирований мы отмечали все социальные контакты между особями, отмечая агонистические формы поведения (атаки, схватки и погони), и аффилиативные формы поведения (игровые взаимодействия, тактильные контакты, различные формы обнюхивания).

4.2 Методика первичной обработки материала

При обработке результаты сканирований заносили в унифицированную электронную таблицу, содержащую следующие графы: название точки; ее координаты; дата и время регистрации; номер, пол и возраст особи.

Выбранная нами процедура измерения социальных связей основана на выявлении пар ближайших соседей. На основании координат регистраций особей из сканирований, мы рассчитывали расстояние между всеми животными, встреченными в сканировании. После этого для каждой особи мы определяли ближайшего соседа. В результате каждое сканирование было представлено нами в виде перечня диад особей – ближайших соседей.

Поскольку при определении ближайшего соседа расстояние до него в расчет не брали, было необходимо ввести некоторое пороговое значение, дальше которого определять ближайшего соседа смысла не имеет (Чабовский, 2006). За такое значение нами было принято 50,17 м. – это средний радиус участка взрослой самки за три года наблюдений (2002 – 2004, N=58). Если для особи не регистрировали соседей в пределах этого радиуса, то мы считали, что ближайший сосед отсутствовал и отмечали одиночную встречу.

При анализе мы учитывали всех животных, зарегистрированных во время сканирований хотя бы один раз.

4.3 Методика анализа: основная процедура

Для оценки силы социальной связи мы использовали стандартный индекс ассоциации (SR):

$$SR = \frac{x}{x + y_{ab} + y_a + y_b},$$

где x – количество периодов наблюдений, когда особей a и b отмечали в составе одной диады; y_a – количество периодов наблюдений, когда присутствовал только a ; y_b – количество периодов наблюдений, когда присутствовал только b ; y_{ab} – количество периодов наблюдений, когда a и b отмечали в составе разных диад (Carins, Schwanger, 1987; Ginsberg, Young, 1992).

В соответствии с рекомендациями Х. Уайтхеда (Whitehead, 1999), выбор длины периода наблюдений определился компромиссом: если взять период слишком коротким, то случайное отсутствие особи в наблюдениях за этот период будет вносить существенную погрешность в значение SR, а если взять период слишком длинным, то SR будет давать слишком грубую оценку силы социальной связи. Мы установили период наблюдений равный трем дням. С одной стороны, такая длина периода гарантировала встречу всех особей, присутствующих на площадке, хотя бы по одному разу. С другой стороны, с учетом длительности сезонов полевых работ (от 1 до 2,5 месяцев, см. табл. 1), оказывается, что в каждый сезон укладывается от 10 до 25 таких периодов. Большое число периодов позволяет более точно оценить долговременные связи между особями, поскольку повышает чувствительность индекса ассоциации к совместным встречам.

Мы тестировали распределение полученных индексов ассоциации на случайность, чтобы определить наличие предпочтения или избегания между особями (тест предпочтения-избегания, Whitehead, 1999). Этот же тест использовали для определения предпочтения или избегания между самцами и самками. Кроме того, мы анализировали на случайность социальные связи, обнаруженные в каждой диаде особей.

Процедуры подсчета SR, анализа предпочтения-избегания и анализа случайности связей в диадах были проведены с использованием программы SocProg 2.3, compiled version (Whitehead, 2006).

4.4 Методика анализа: дополнительные процедуры

В качестве дополнительных переменных для анализа социальных связей мы использовали показатели пространственного распределения особей, такие как степень перекрывания их индивидуальных участков и дистанцию между центрами активности. Мы строили индивидуальные участки используя метод минимального выпуклого многоугольника - MBM (Shoener, 1981).

Степень перекрывания индивидуальных участков оценивали как отношение совместно используемой площади к сумме площадей индивидуальных участков особей. Центром индивидуального участка считали точку, координаты которой были равны среднему арифметическому координат всех регистраций особи. За расстояние между участками особей принимали расстояние между их центрами.

Все процедуры, связанные с вычислением площади участков, проводили с помощью специализированной программы ArcView 3.3 (© Environmental Systems Research Institute, Inc. 1992-2000), с использованием модуля Animal Movement v. 1.2 (© P. N. Hooge and B. Eichenlaub, 1997 Alaska Science Center - Biological Science Office, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK, USA).

Для характеристики частоты контактов между особями в диадах мы использовали абсолютное число контактов для каждой пары особей, взвешенное по числу сканирований за сезон. Для летних сезонов 2004 и 2005 года, когда для сканирования площадку разбивали на отдельные участки, взвешивание проводили по числу локальных сканирований, в зависимости от того, на каком локальном участке проживали контактировавшие особи.

4.5 Методы статистической обработки материала

Большинство выборок демонстрировали распределение отличное от нормального, поэтому мы использовали непараметрический тест Манн-Уитни для сравнения их между собой и непараметрическую ранговую корреляцию Спирмана для исследования зависимости между ними. Для оценки достоверности межгодовых различий мы использовали непараметрический вариант дисперсионного анализа (Kruskal-Wallis ANOVA). В отдельных указанных случаях мы использовали дискриминантный анализ. Статистическая обработка проведена в программе STATISTICA 6.0. Достоверными считали отличия, уровень значимости которых достигал 0,05, в отдельных случаях так же рассматривали различия с уровнем значимости не превышающим 0,1 как близкие к достоверному.

Глава 5. Социальные связи взрослых особей в пострепродуктивный период

Почти во всех случаях, кроме летнего сезона 2002 года, распределение позиций ближайшего соседа заметно отличалось от случайного. Результат 2002 года, возможно, вызван небольшим числом наблюдаемых особей в это году (см. табл. 1).

Во остальных случаях анализ предпочтения-избегания выявлял неслучайное распределение ближайших соседей. Как однополые, так и разнополые взрослые

особи встречались друг с другом неслучайным образом, либо предпочитая друг друга, либо избегая. Эта закономерность сохраняется как при анализе кратковременных предпочтений (внутри трехдневных периодов), так и долгосрочных – за весь сезон.

Чтобы понять, за счет чего возникает неслучайность общего распределения ближайших соседей, мы провели анализ случайности связи во всех выявленных диадах особей по всем сезонам.

Для 2002 года неслучайных связей в диадах выявлено не было, в 2003 году мы получили 15 достоверных связей, в 2004 – 75 и в 2005 – 105, всего 195 связей.

У наземных беличьих устойчивые парные связи известны между половыми партнерами, между резидентами одной пространственной ячейки, между молодыми зверьками из одного нерасселившегося выводка, и между родственными самками. Очевидно, во всех этих случаях различным будет как механизм возникновения и поддержания связи, так и ее сила и стабильность. Поскольку процедура выявления связи никак не свидетельствует о ее биологической сущности, мы решили проанализировать состав диад, в которых были найдены неслучайные связи.

При анализе мы подсчитали частоту с которой должны встречаться связи между представителями различных демографических групп, исходя из количества представителей этих демографических групп. Подсчеты основывались на предположении о том, что все зверьки вступают в связь с равной вероятностью, поэтому расчетная частота связей пропорциональна числу представителей демографических групп, к которым относятся особи, составляющие диаду. Сравнение расчетных частот с реальными представлено на рис. 1.

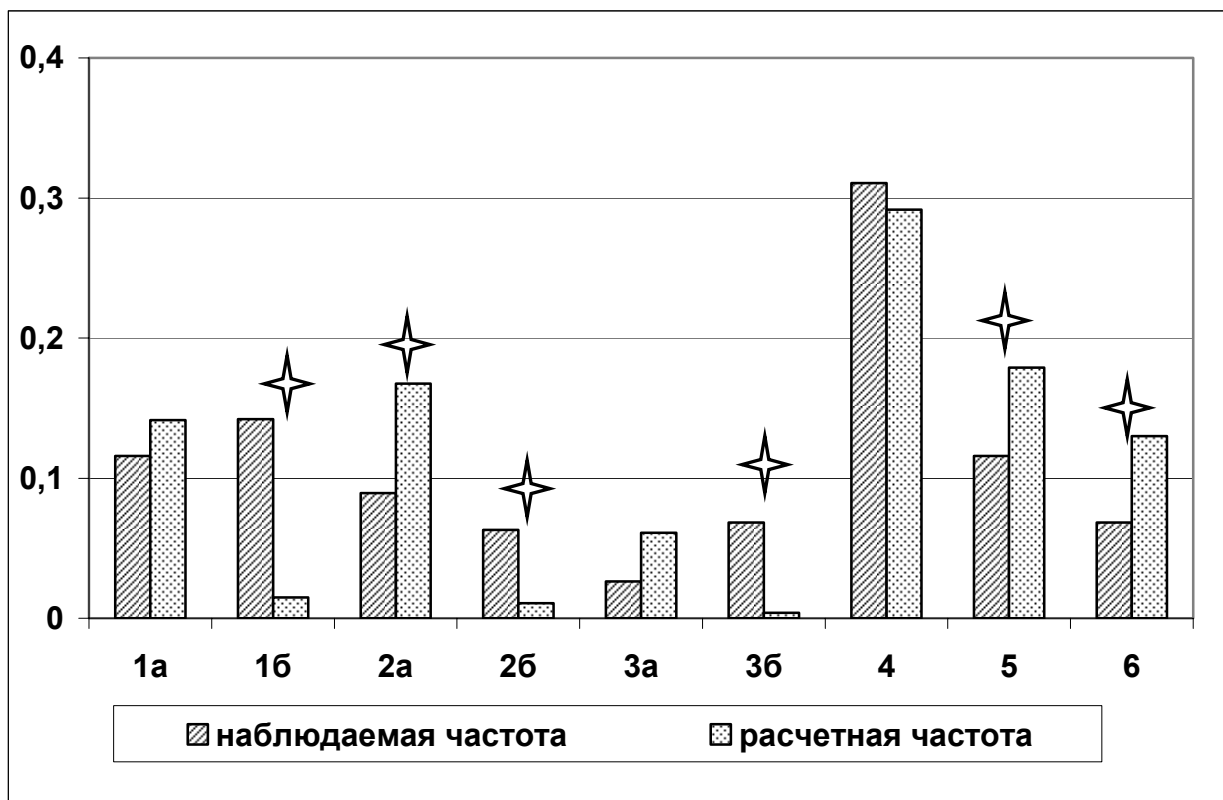


Рис. 1. Расчетная и наблюдаемая частота встречаемости неслучайных связей в диадах (отмечены достоверные различия). 1 – пара рожавших самок; 2 – рожавшая и холостая самки; 3 – пара холостых самок; 4 – пара самец – рожавшая самка; 5 – пара самец – холостая самка; 6 – пара самцов; а – неродственные; б – родственные.

Связи в диадах родственных самок, как размножавшихся, так и холостых, возникали достоверно чаще, случайного, тогда как в диадах неродственных самок связи встречались достоверно реже ожидаемого, или встречаемость их не отличалась от случайной. Таким образом, взрослые самки предпочитали родственников в качестве социальных партнеров, а неродственные либо избегали друг друга, либо связи между ними возникали с частотой, не отличимой от случайной.

В случае пар самец - самец или самец - холостая самка вероятность стать социальными партнерами была достоверно меньше, чем в других комбинациях. Это свидетельствует о наличии избегания между самцами и другими взрослыми особями, за исключением размножавшихся самок, на протяжении всего сезона после конца репродуктивного периода.

5.1 Социальные связи между родственными самками

Предпочтение родственными самками друг друга в качестве социального партнера согласуется с параметрами пространственного распределения взрослых самок желтого суслика (табл. 2). Участки родственных самок располагались ближе друг к другу и в большей степени перекрывались, а социальные связи, судя по значению индекса ассоциации, между родственными самками были достоверно сильнее, чем между неродственными.

Таблица 2. Прямые и косвенные показатели, характеризующие силу социальной связи между взрослыми самками. В качестве значения N взято число диад, все различия между родственными и неродственными самками достоверны (тест Манна-Уитни, $p < 0,002$), кроме частоты контактов ($p = 0,12$).

Параметры	Родственные (N=125)	Неродственные (N=264)
степень пересечения участков, %	9,3	3,4
расстояние между центрами, м.	47,49	74,16
индекс ассоциации, медиана	0,1	0
индекс ассоциации, среднее ± стандартное отклонение	0,14±0,14	0,08±0,11
частота контактов, медиана	0	0
частота контактов, среднее ± стандартное отклонение	0,05±0,14	0,013±0,07

Этот комплекс различий хорошо согласуется с представлением о матрилинеальной пространственной организации, описанной для других видов наземных беличьих. Основой пространственной структуры у этих видов служат матрилинии – группировки участков взрослых родственных самок (Michener, 1983; Alline, 2000; Armitage, Schwartz, 2000). Матрилинеальная структура возникает вследствие натальной филопатрии молодых самок, характерной для наземных беличьих: дистанция расселения молодых самок невелика, они оседают и выводят молодых вблизи участка матери. Таким образом, соседями взрослых самок оказываются родственные особи.

У желтого суслика самки филопатричны, как и у других наземных беличьих (см. гл.6), что является предпосылкой для формирования пространственных кластеров родственных самок. Количество родственных самок среди особей, занимающих соседствующие участки, в текущем сезоне очень хорошо скоррелировано с общим количеством родственных самок (корреляция Спирмана, $R = 0,81$; $p < 0,0001$; $N = 82$).

Эта корреляция говорит о том, что родственные самки стремятся занимать соседние участки, образуя агрегации. Более того, внутри матрилиний участки располагаются более плотно и шире перекрываются. Так, средняя дистанция до центров активности 5 ближайших соседних самок отрицательно связана с количеством родственниц среди них (ранговая корреляция Спирмана, $R = -0,29$; $p = 0,0015$; $N = 114$), то есть, участки родственных самок располагаются более агрегировано, чем участки неродственных.

Несмотря на то, что ультимативные механизмы возникновения матрилинейной структуры широко обсуждаются, проксимальные механизмы ее поддержания изучены достаточно скупо. Как правило, исследователи ограничиваются суждением о natalной филопатрии самок, что позволяет считать матрилинии эпифеноменом половой специфики расселения, и сводит дискуссию об источниках матрилинейной организации к рассуждениям о соотношении выгод и затрат расселения. Мы не отрицаем важности этого соотношения для принятия самкой решения о расселении, однако хотим акцентировать внимание на том, что матрилинии нельзя свести только к пространственным отношениям. Во-первых, индекс ассоциации в парах родственных самок был достоверно больше, что говорит о том, что связи между ними сильнее, чем между неродственными (табл. 2). Во-вторых, несмотря на то, что индекс ассоциации, в силу нашего способа определения ассоциаций, оказывается отрицательно скоррелирован с расстоянием между участками особей (рис. 2), у родственных самок эта корреляция достоверно слабее, чем у неродственных, т.е. в меньшей степени зависит от собственно пространственной близости.

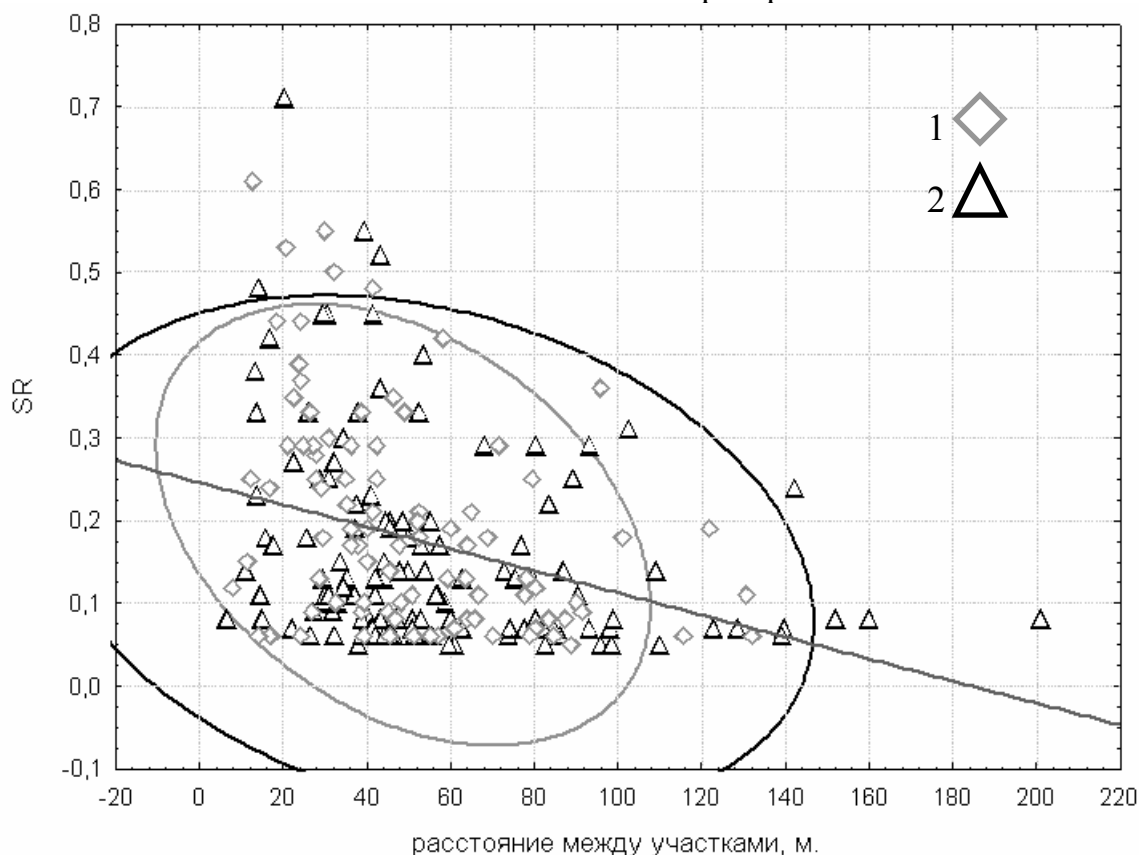


Рис. 2. Зависимость индекса ассоциации (SR) от расстояния между центрами участков у родственных (1) и неродственных (2) самок (ранговая корреляция Спирмана, $R = -0,56$, $p < 0,01$). Сравнение остатков: тест Манна-Уитни, $Z = -2,30$; $p = 0,021$. Для анализа взята только пары с ненулевым SR, для родственных $N = 91$, для неродственных $N = 128$.

Анализ остатков показывает, что диады родственных самок располагаются, как правило, над линией регрессии, а неродственных – ниже этой линии (рис. 2). То есть, в диадах родственных самок индекс ассоциации оказывался выше, чем можно было бы ожидать исходя из расстояния между их участками, а в диадах неродственных самок – ниже. Такой результат говорит о взаимодействии двух факторов, влияющих на силу социальной связи между особями: расстояния между их участками и родства между ними. В случае родственных самок пространственная близость оказывается гораздо менее важна для поддержания социальных связей между особями, чем в случае неродственных.

Таким образом, матрилинии не являются исключительно эпифеноменом пространственных отношений родственных самок. Социальные связи внутри матрилиний достоверно сильнее, чем между неродственными взрослыми самками, они меньше зависят от пространственной близости участков особей. Именно существование сильных социальных связей между родственными самками, а не пространственная близость сама по себе, является основой для эволюционного развития поведения, направленного на получение приспособительных выгод от социального окружения, будь то прямые выгоды (совместная забота о потомстве, охрана территории, и т.д.), или косвенные (непотизм).

5.2 Социальные связи между взрослыми самцами и размножающимися самками

Взрослые самцы встречались достоверно реже случайного как друг с другом, так и неразмножавшимися самками (рис. 1). Интересно, что по отношению к размножающимся самкам такое избегание в течение всего сезона наземной активности от репродуктивного периода до залегания отсутствует. Социальные связи между самцами и размножавшимися самками были слабее, чем между самками в матрилиниях (тест Манн-Уитни, $Z = -5,09$; $p < 0,001$), однако при рассмотрении пар, в которых индекс ассоциации имел ненулевое значение, достоверность отличий пропала. Более того, социальные связи между самцами и размножавшимися самками оказывались сильнее, чем между неродственными самками (тест Манн-Уитни, $Z = 2,02$; $p = 0,043$).

Наличие таких сильных социальных связей между самцами и размножавшимися самками для одиночного желтого суслика неожиданно и требует дополнительных объяснений. На наш взгляд, наиболее очевидным возможным объяснением в данном случае является то, что такие социальные связи обеспечивают самцам доступ к рецептивным самкам в следующем сезоне размножения, или, что менее вероятно, сохраняются между половыми партнерами после конца спариваний.

Наш материал позволял проверить это предположение на материале 2005 года, когда в марте – апреле в период спариваний мы проводили наблюдения за репродуктивным поведением. Для каждой пары партнеров мы проверили наличие социальной связи между ними в пострепродуктивный период (летний сезон 2005 года). Из 24 репродуктивных пар только в двух в течение всего сезона сохранялся ненулевой индекс ассоциации (для анализа были взяты только те особи, которые присутствовали и весной и летом 2005 года). Можно утверждать, что для желтого суслика в целом не характерно сохранение социальных связей между половыми партнерами в течение пострепродуктивного периода. То же самое относится и к грядущему репродуктивному сезону: из 8 случаев спаривания весной 2005 года, для которых такая проверка была возможна, ни в одной паре не было зафиксировано социальной связи летом 2004 года. Несмотря на то, что малый объем выборки в

данном случае исключает возможность статистического анализа, можно, на наш взгляд, утверждать, что такой результат свидетельствует о том, что социальные связи в пострепродуктивный период не облегчают доступа самца к самке в следующем сезоне спариваний, по крайней мере, это не единственная функция таких связей. Кроме того, остается необъясненным, почему же самцы в качестве социального партнера предпочитают именно размножавшихся самок, а не самок вообще.

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что социальные связи между взрослыми самцами и размножавшимися самками возникают и поддерживаются только в пострепродуктивный период, и объяснение этим связям нужно искать исходя из поведенческих особенностей животных именно в это время.

Для взрослых самцов сусликов некоторых видов характерно пострепродуктивное расселение (breeding dispersal (Hoogland, 1999)). То же отмечено нами и для желтого суслика. Смещение центра участка после окончания размножения составляло $134,7 \pm 128,3$ метра ($N=29$). Мы проверили гипотезу о том, что смещение индивидуального участка самца после репродуктивного периода направлено на формирование социальных связей между ним и размножавшимися самками в пострепродуктивный период. Смещение индивидуального участка считали как расстояние между центрами участков самца в весенний (март- начало апреля) и летний (конец мая – начало июля) сезон. Для анализа были выбраны только взрослые самцы, так как смещение участка годовалых самцов (как правило, не участвующих в размножении) скорее всего, является отложенным натальным, а не пострепродуктивным, расселением. Вычислить смещение участка было возможно только для тех взрослых самцов, которые были отмечены в весенний сезон, а потом наблюдались летом в течение хотя бы двух недель. При анализе нами была обнаружена положительная корреляция между дистанцией смещения центра участка взрослого самца с медианным (ранговая корреляция Спирмана, $R=0,55$; $p=0,008$; $N=22$) индексом ассоциации его с размножавшимися самками. Чем больше было смещение участка самца по окончании репродуктивного сезона, тем больше он был вовлечен в социальные связи с размножающимися самками. Иными словами, при выборе будущего зимовочного участка в ходе пострепродуктивного расселения самцы стремились занимать те участки, которые позволяли им поддерживать социальные связи с размножающимися самками при выводках.

На наш взгляд, такая стратегия может быть объяснена тем, что пространственная связанность самцов с размножавшимися самками оказывается выгодной для самцов из-за высокого уровня тревожности самок при выводках. Так, по нашим наблюдениям, из 21 случая окрикивания хищников, посещавших поселение, в 16 случаях кричали самки при выводках, в 3 случаях холостые самки и в 2 – молодые самцы, тогда как взрослые самцы не кричали ни разу. Это вполне согласуется с литературными данными. В большинстве работ, посвященных предупреждающим крикам сусликов, отмечалось, что самой тревожной демографической группой являются самки в период начала наземной активности их выводков, а взрослые самцы кричат очень редко или не кричат вообще (Sherman, 1977). Самцы, чьи участки соседствуют с участками размножающихся самок, могут не тратить времени и энергии на обнаружение хищника, а также не подвергаться рискам, связанным с таким поведением. Это позволяет им успешнее нажироваться и раньше залечь в спячку, что, в свою очередь, обеспечивает успешность перезимовки.

Можно с уверенностью утверждать, что социальные связи между самцами и размножавшимися самками в пострепродуктивный период не являются следствием спаривания между ними и не обеспечивают им доступа к этим самкам в будущий сезон. Эти социальные связи поддерживаются за счет других мотиваций, возможно, связанных с получением самцами косвенных выгод от тревожности самок при выводках. Возможность для самцов эксплуатировать тревожность самок при выводках предполагает предсказуемость поведения самок для самцов, а так же пространственно-временную синхронизацию поведения, самцов и самок. Наличие этих черт в социальных взаимоотношениях желтого суслика свидетельствует о высокой степени социальной зависимости, характерной для представителей этого вида.

Глава 6. Влияние социальных факторов на расселение молодых особей

По нашим наблюдениям, молодые особи желтого суслика занимают зимовочные участки к сороковому дню от начала наземной активности. Поэтому в дальнейший анализ дистанции расселения мы включали всех особей, которых удалось пронаблюдать хотя бы до сорокового дня наземной активности.

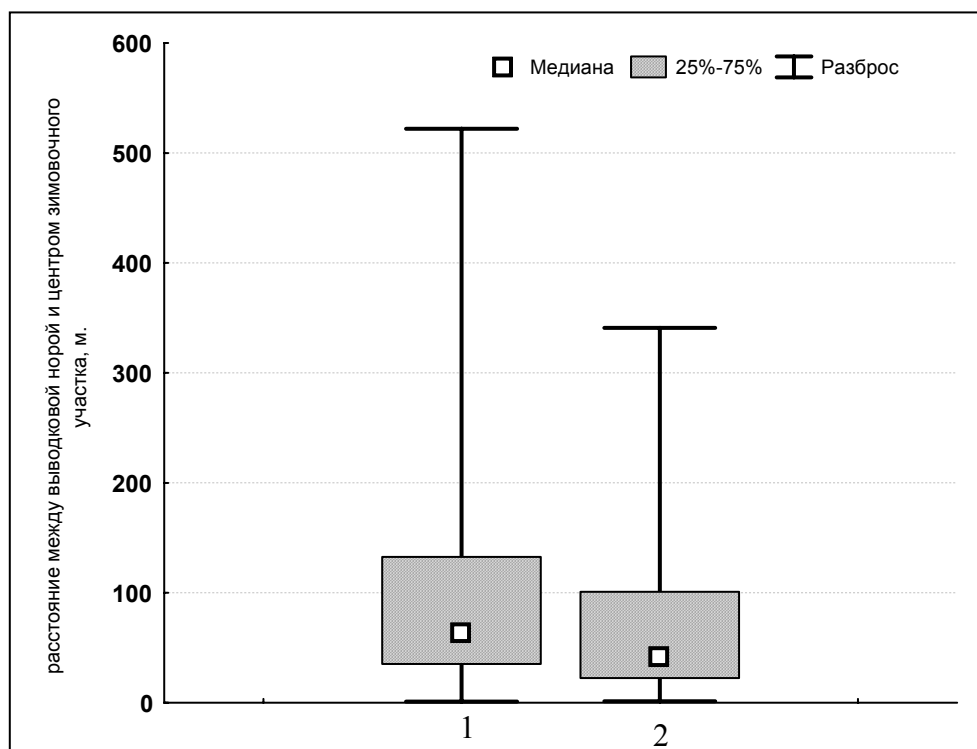


Рис. 3. Дистанции расселения до первой зимовки самцов (1; N = 60) и самок (2; N = 72)

Самки занимали зимовочные участки ближе к выводковой норе, чем самцы (тест Манна-Уитни, $Z = 2,92$, $p = 0,05$). Такие различия позволяют говорить о большей выраженности натальной филопатрии у самок желтого суслика по сравнению с самцами (рис. 3).

Помимо дистанции расселения, важной характеристикой этого процесса является доля животных каждого пола покинувших материнский участок к концу первого сезона жизни. Мы считали особь покинувшей материнский участок в том случае, если более 50% ее регистраций после 40-го дня наземной активности попадают за его пределы. 53% самцов и 42% самок покидали материнский участок к первой спячке (различия недостоверны). Это весьма необычно для сусликов: как

правило, большинство самцов уходят с материнского участка, в то время как большинство молодых самок на нем остаются (Holecamp, 1986; Nunes, 1998).

Одно из возможных объяснений такой ситуации было получено при наблюдениях в 2005 году во время сезона спариваний: из 7 годовалых самцов, вышедших из спячки на площадке, к пострепродуктивному сезону осталось только 3, в то время как из 10 годовалых самок осталось 8. При этом трех из четырех исчезнувших самцов нам удалось обнаружить на удаленных участках поселения в 1,5 – 2 км. от тех мест, где они наблюдались весной, в то время как две исчезнувшие самки обнаружены не были. Таким образом, у годовалых самцов, которые в большинстве своем не принимают участия в размножении, расселение может продолжаться и после первой спячки, в то время как у годовалых самок, которые в большинстве своем рецептивны, расселение целиком проходит до первой зимовки.

Значения дистанции расселения демонстрировали существенный разброс, как у самцов, так и у самок. Он вызван тем, что на принятие решения о расселении каждой конкретной особи влияет множество факторов. В соответствии с целями нашего исследования, мы решили оценить влияние на расселение проксимальных факторов социальной природы.

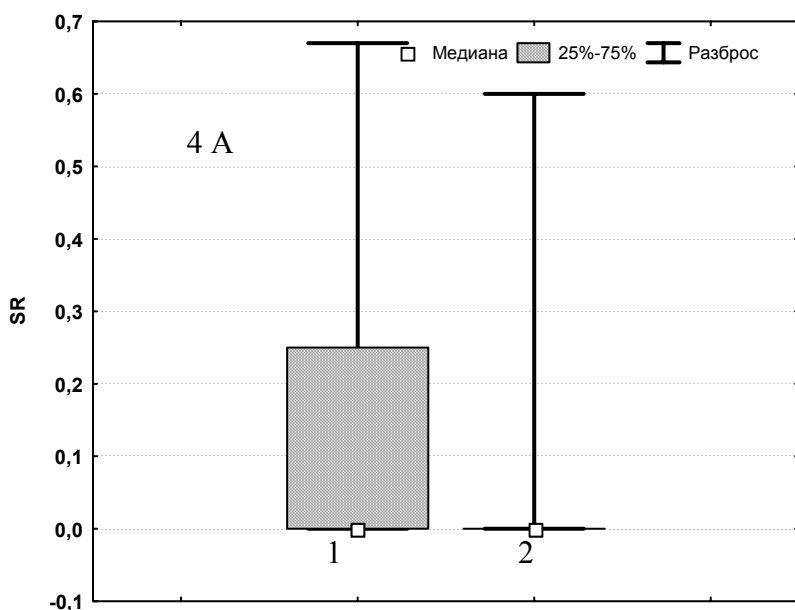
Поскольку одним из возможных механизмов, запускающих расселение у сусликов, считается возрастание агрессии между детенышами внутри выводка (Brandt, 1992), которое проявляется в том, что агрессивные контакты приходят на смену аффилиативным (в большинстве своем игровым), мы проанализировали, как меняется частота этих контактов от выхода молодых особей из норы до первой зимовки. Частота аффилиативных контактов внутри выводка со временем действительно снижалась, однако агрессивные контакты не приходили им на смену. Агрессивные контакты внутри выводка происходили крайне редко, и едва ли играли какую-то роль в инициации расселения.

Чтобы оценить наличие социальных барьеров на пути расселяющегося зверька, мы подсчитали количество взрослых особей, центры участков которых находятся в радиусе 82 метров (средняя дистанция расселения) от выводковой норы. Силу социальных связей внутри выводка для особи оценивали, подсчитывая индекс ассоциации с матерью и средний индекс ассоциации со всеми сибсами за первые 20 дней наземной активности.

Из всех рассмотренных показателей лишь индекс ассоциации с матерью в первые 20 дней наземной активности демонстрировал слабую отрицательную связь с дистанцией расселения при рассмотрении молодых самцов и самок вместе (ранговая корреляция Спирмана, $R = -0,19$, $p = 0,046$): чем сильнее была социальная связь с матерью в первые 20 дней наземной активности сибса, тем меньше была дистанция его расселения в дальнейшем. Однако, при рассмотрении самцов и самок по отдельности, обнаружилось, что у самок, не расселившихся за пределы участка матери, индекс ассоциации с матерью в первые 20 дней наземной активности был достоверно больше, чем у расселившихся самок, тогда как у самцов подобных различий не возникало (рис. 4).

Индекс ассоциации с матерью в первые 20 дней наземной активности был так же достоверно большим у молодых самок, чем у молодых самцов, вне зависимости от того, расселились они в дальнейшем, или залегали в спячку на материнском участке (тест Манн-Уитни, $Z = 2,09$; $p = 0,04$; $N = 49$ для самцов и $N = 65$ для самок).

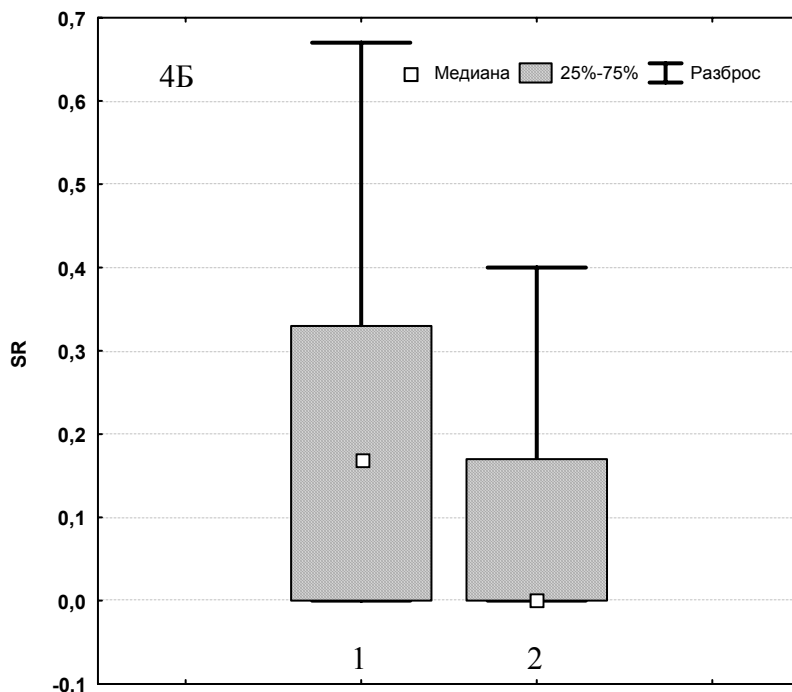
Рис. 4. Различия в индексе ассоциации (SR) с матерью в первые 20 дней наземной активности у расселившихся (2) и нерасселившихся (1) молодых особей. А – самцы (тест Манн-Уитни, $Z = 0,91$; $p = 0,26$; $N = 49$); Б – самки (тест Манн-Уитни, $Z = 2,24$; $p = 0,02$; $N = 65$).



Кроме того, оказалось, что локальная плотность взрослых родственных самок отрицательно сказывается на дистанции расселения молодой самки (ранговая корреляция Спирмана, $R = -0,22$, $p = 0,062$), в то время как общее количество взрослых особей на дистанцию отселения не влияет ($p = 0,42$).

Расселение молодых самок желтого суслика подвержено влиянию социальных факторов: чем сильнее социальные связи с матерью в начале наземной активности, тем с

меньшей вероятностью в дальнейшем молодая самка покидает материнский участок. Кроме того, наличие родственных взрослых самок по соседству отрицательно сказывается на дистанции расселения молодых самок. Нам не удалось выявить факторов социальной природы, влияющих на расселение молодых самцов. Молодые самцы в начале наземной активности образуют менее сильные социальные связи с матерью, чем молодые самки. Процесс natal dispersal у самцов желтого суслика продолжается после первой зимовки в годовалом возрасте, тогда как самки это время уже приступают к размножению.



Глава 7. Социальные связи между взрослыми особями в период спариваний

Для оценки силы социальной связи между половыми партнерами мы измеряли индекс ассоциации между самцами и самками во время сезона размножения весной 2005 года.

Из 38 репродуктивных пар только в 4 индекс ассоциации превышал нулевое значение. Всего в весенний сезон 2005 года нами было выявлено 16 диад, состоящих из самца и самки, и, таким образом, лишь в 25% диад ненулевой индекс ассоциации совпадал с репродуктивной связью. Сила социальной связи между особями оказалась не связана с наличием репродуктивных связей между ними: мало того, что в большинстве репродуктивных пар сила социальной связи была нулевой, медианный индекс ассоциации в тех 4 парах, где он был больше 0, составил 0,11, в то время, как во всех диадах самцов и самок медианный индекс ассоциации был равен 0,25. То есть, в парах самцов и самок, между которыми не было репродуктивных взаимодействий, социальные связи были более чем в два раза сильнее (впрочем, различия здесь не достигают уровня достоверности).

Вообще, сила социальной связи в диадах самцов и самок в репродуктивный период не отличается от силы социальной связи в диадах самцов (0,25 и 0,2 соответственно, различия не достоверны – тест Манна-Уитни). Интересно, что сила социальной связи в диадах самцов значительно возрастала, если одним из участников диады был годовалый самец, не принимающий участия в размножении (тест Манна-Уитни, $Z = -2,00$, $p = 0,045$).

Эти различия вызваны тем, что годовалые самцы не избегали взрослых, а в ответ на агонистические взаимодействия, инициированные взрослым самцом, принимали позу подчинения. За счет этого, годовалые самцы не изгонялись взрослыми, и, в отличие от других особей, сохраняли с взрослым самцом пространственную близость и длительные социальные связи. Так, тест на случайность связи в диадах, проведенный нами на материале весеннего сезона 2005 года, выявил лишь три неслучайных диады, все они состояли из взрослого и годовалого самцов. Такие связи, возможно, позволяют молодым самцам получить необходимый социальный опыт, существенный для формирования поведенческих стереотипов репродуктивного поведения.

Для желтого суслика не характерно формирование социальных связей между половыми партнерами ни в период спариваний, ни в пострепродуктивный период, что вполне соответствует одиночному образу жизни. Тем не менее, обнаруживаются социальные связи между репродуктивно активными самцами, а так же между взрослыми и годовалыми самцами. Такие социальные связи могут играть роль в формировании поведенческих тактик самцов, направленных на получение доступа к рецептивным самкам.

Глава 8. Межгодовая динамика показателей, характеризующих социальные связи

8.1 Влияние плотности населения взрослых особей на показатели, характеризующие социальные связи

Межгодовые изменения социальной структуры, в первую очередь, вызваны возрастанием плотности взрослого населения площадки от 2002 к 2005 году (табл. 1). Ранее нами было показано, что с возрастанием плотности в поселении желтого суслика увеличивается социальная сложность из-за увеличения разнообразия со-

циодемографических ролей (Попов и др. 2005). Поскольку характер зависимости социальных отношений между особями от плотности их населения сам по себе является важной характеристикой социальности вида (Попов, Чабовский, 2005), мы исследовали, как меняются усредненные по взрослой части популяции характеристики силы социальной связи в зависимости от плотности населения. Для сравнения мы взяли все пары особей, в которых хотя бы одна из характеристик социальной связи между ними (пересечение участков, частота взаимодействий или индекс ассоциации) имели ненулевое значение.

Частота социальных контактов между взрослыми особями была крайне низкой. Ни в один из четырех сезонов доля диад, в которых этот показатель превышал нулевое значение, не превышала 25%, причем межгодовые различия не достигали уровня достоверности (тест Крускала-Уоллиса, $H_{(3, N = 857)} = 5,59$; $p = 0,13$) поэтому мы отказались от рассмотрения межгодовой динамики этого показателя. По-видимому, у желтого суслика прямые социальные контакты не играют определяющей роли в возникновении и поддержании социальных связей.

На остальные рассмотренные параметры изменение плотности влияло неоднозначно. Характеристики, связанные с пространственным распределением особей, - процент пересечения участков и расстояние между центрами активности особей, возрастали от 2003 к 2004 году и убывали от 2004 к 2005 году. Индекс ассоциации в этот же период менялся в противофазе с показателями пространственного распределения.

Показатели, характеризующие пространственное распределение, не могут служить репрезентативной характеристикой социальных связей между особями, по крайней мере, в отношении желтого суслика. Если тот факт, что индекс ассоциации и расстояние между участками особей меняется в противофазе, еще и можно объяснить обратной корреляцией между этими показателями, то в отношении степени монополизации территории такое объяснение невозможно.

Вообще, сила социальной связи у желтого суслика зависит от плотности (тест Крускала-Уоллиса, $H_{(3, N = 403)} = 14,837$, $p = 0,002$) хотя и неоднозначно. Характер этой зависимости требует дополнительных исследований, возможно, он связан с общей тенденцией в развитии матрилиний в эти годы (см. 8.2). Тем не менее, само наличие такой зависимости говорит не в пользу социальной индифферентности желтого суслика.

8.2 Динамика социальных связей в процессе развития матрилиний

Наши наблюдения в течение четырех лет позволили проследить процесс развития кластеров индивидуальных участков родственных самок – матрилиний - на площадке, поскольку на протяжении всего этого времени плотность взрослого населения возрастала (Табл. 1). Как было показано выше, матрилинии являются не просто пространственной общностью взрослых родственных самок, возникающей как следствие натальной филопатрии, а предполагают наличие не характерных для неродственников социальных связей между входящими в их состав особями. Социальные связи между родственными самками в той или иной мере характерны для всех видов сусликов (Michener, 1983). Мы попытались на нашем материале проследить механизмы становления этих связей, а так же возникающих на их основе матрилиний.

Поскольку матрилинии возникают из-за того, что молодые самки занимают зимовочные участки вблизи выводковой норы, мы решили сравнить дистанции расселения молодых самок из выводков самок, входящих в матрилинии, и из вы-

водков «одиночных» самок. Сравнение показало, что молодые самки из выводков, появившихся в матрилиниях действительно более филопатричны, чем молодые самки из выводков «одиночных» матерей (тест Манн-Уитни, $Z = -1,77$; $p = 0,076$).

Как было показано выше, на вероятность выселения молодой самки с материнского участка влияет сила социальной связи с матерью в первые 20 дней наземной активности, а количество родственных взрослых особей вблизи выводковой норы отрицательно влияет на дистанцию расселения.

Исходя из этих данных, можно предположить следующую последовательность событий, приводящих к развитию матрилиний (рис. 5). В случае возникновения сильных социальных связей между матерью и молодыми самками в первые три недели после выхода выводка из норы, молодые самки остаются на зимовочных участках в окрестностях выводковой норы, не теряя социальных связей с матерью.

Поскольку наличие участков взрослых родственных самок по соседству отрицательно влияет на дистанцию расселения молодой самки, то в результате размножения в следующем году молодые самки будут с еще большей вероятностью оставаться вблизи участка матери. Таким образом, возникает система с положительной обратной связью: чем больше самок рекрутируется в состав матрилинии, тем больше молодые самки будут склонны оставаться на территории матрилинии в дальнейшем. Ключевым событием для возникновения матрилинии при прочих равных условиях оказывается возникновение сильной социальной связи с матерью сразу после начала наземной активности.



Рис. 5. Схема развития матрилинии (объяснения в тексте)

Как было сказано выше, матрилинии представляют собой не только пространственные, но и социальные кластеры родственных самок. К этому необходимо добавить, что механизмом, обеспечивающим их возникновение и существование, служит не сама по себе натальная филопатрия, как это принято считать, но наличие социальных связей между матерью и ее дочерьми с самого начала наземной активности выводка, которое, в частности, проявляется в натальной филопатрии последних.

Вне всякого сомнения, матрилинии представляют из себя основу социальной структуры поселений желтого суслика. Большинство взрослых самок на площадке пребывают в составе матрилиний, причем с увеличением плотности доля таких самок так же увеличивается. Механизм развития матрилинии, представленный на рис. 5, предполагает только ее нарастание, в то время как в реальности матрилинии должны не только нарастать, но и уменьшаться, а так же исчезать вовсе. Мы не наблюдали этого, так как все 4 года наших наблюдений в поселении происходил рост плотности (табл. 1). Тем не менее, на основании имеющегося у нас материала мы попытались предположить возможные механизмы, которые приводили бы к деградации матрилиний.

Оказалось, что пребывание самки в составе матрилинии значительно снижает успешность ее размножения, подсчитанную как число особей в выводке, доживших до репродуктивного возраста (переживших первую зимовку). Число выживших особей отрицательно коррелировало как с количеством родственных самок среди пяти ближайших соседок матери выводка (ранговая корреляция Спирмана, $R = -0,21$; $p = 0,035$; $N_{\text{выводков}} = 100$), так и с общим числом самок, в матрилинии, к которой принадлежала мать выводка (ранговая корреляция Спирмана, $R = -0,33$; $p = 0,001$; $N_{\text{выводков}} = 100$)(в обоих случаях число самок подсчитывали в том же сезоне, когда выводок появился). Наш материал не позволяет говорить о причинах снижения выживаемости выводков в матрилиниях, этот вопрос требует специальных исследований. Можно предположить, что это вызвано негативными последствиями повышения плотности выводков в составе матрилинии, которое происходит в силу того, что участи взрослых самок в матрилиниях располагаются теснее, чем у неродственных взрослых самок (табл. 2).

В исследованиях поведенческих экологов количество потомков особи, доживших до репродуктивного возраста, часто используется в качестве показателя приспособленности особей (McGuire et al., 2002). Парадоксальным образом получается, что пребывание в составе матрилинии снижает приспособленность самок желтого суслика, то есть, социальные связи, которые поддерживает самка в составе матрилинии, оказываются инадаптивными. Такая ситуация трудно поддается объяснению с позиций, основанных на представлении о социальных связях особи как черте ее жизненной стратегии, направленной на максимизацию собственной приспособленности. Однако в рамках представлений о социальных связях как отражении степени социальной зависимости особей, существование инадаптивных социальных связей не представляется чем-то из ряда вон выходящим. Напротив: чем большая степень социальной зависимости характерна для вида, тем чаще потребность его представителей в строго определенном уровне социальной стимуляции будет проявляться в поддержании социальных связей, не только не повышающих собственную приспособленность, а часто и понижающих ее.

Заключение. Социальные связи у желтого суслика: итог

При исследовании социальных отношений желтого суслика мы применяли несколько характеристик, которые традиционно используются для оценки социальных связей между особями: это степень перекрытия их участков, частота социальных взаимодействий и дистанция между центрами участков. Кроме того, мы использовали индекс ассоциации, оценивающий устойчивость позиции ближайшего соседа, в качестве характеристики силы социальной связи в паре особей. Поскольку нами был проведен анализ случайности связей в диадах особей, мы решили оценить вклад каждой из используемых нами переменных в различия между

случайными и неслучайными связями. Для анализа были взяты все пары особей за все сезоны, индекс ассоциации для которых превышал нулевое значение.

Дискриминантный анализ показал, что только индекс ассоциации и дистанция между центрами участков вносят вклад в различия между достоверными и не достоверными связями в диадах (Wilk's Lambda = 0,92; $p < 0,001$ и Wilk's Lambda = 0,60; $p = 0,092$ соответственно), ни степень пересечения участков, ни частота контактов между особями на достоверность социальной связи не влияют, при этом сильные социальные связи у особей, участки которых расположены близко, как правило оказываются достоверными (рис. 6).

Случайные и неслучайные диады на рис. 6 демонстрируют существенно разное распределение: для неслучайных диад основной разброс наблюдается по значениям индекса ассоциации, а по оси абсцисс разброс очень маленький. Для случайных диад наблюдается зеркально противоположная картина. Как было отмечено выше (а так же Whitehead, 1997, Lusseau et al., 2006), значение индекса ассоциации вовсе не обязательно отражает наличие социальной связи, но может быть следствием, например, пространственного консерватизма особей. Значительная зависимость индекса ассоциации от расстояния между центрами участков, заметная на рис. 17 в случае случайных связей, позволяет нам предположить, что здесь мы имеем дело только с пространственными отношениями. В то же время в случае неслучайных связей значительный разброс значений индекса ассоциации не может быть объяснен исключительно через расстояние между участками, поскольку изменчивость этого расстояния в случае неслучайных связей очень маленькая.

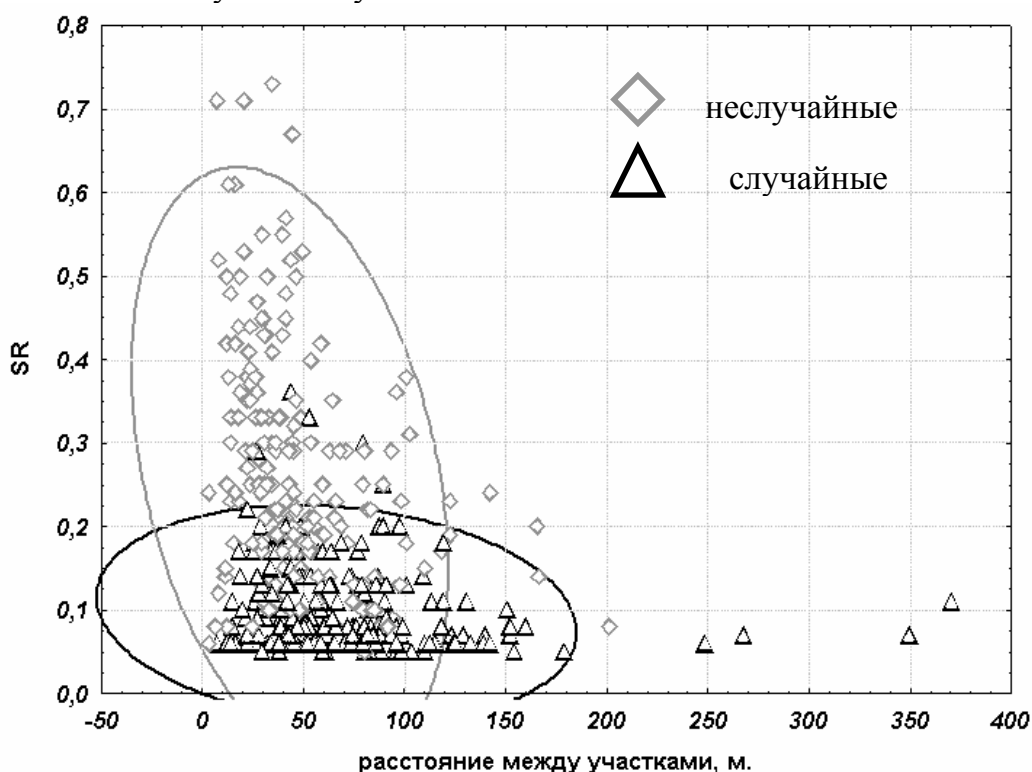


Рис. 6. Различия случайных и неслучайных социальных связей в диадах особей по расстоянию между центрами участков и величине индекса ассоциации (SR). Для анализа взяты только диады, в которых индекс ассоциации превышал нулевое значение.

Анализ случайности связей в диадах позволяет разделить те случаи, когда значения индекса ассоциации отражают только пространственную близость, от тех случаев, когда он действительно показывает силу социальной связи.

Образ жизни желтого суслика можно уверенно назвать «одиночным», по крайней мере, сравнительно с другими представителями рода *Spermophilus*. Взрослые особи желтого суслика крайне редко взаимодействуют между собой, не демонстрируя при социальных контактах никаких предпочтений. Индивидуальные участки пересекаются лишь не в значительной степени, среди взрослых особей не наблюдается совместного использования убежищ. Выводки распадаются крайне быстро: расселение молодых особей происходит в первый же сезон наземной активности (по крайней мере, у самок), при этом начинается оно уже на вторую неделю после выхода выводка на поверхность. Социальные связи между половыми партнерами существуют очень не долго – в течение одного-трех дней, которых, как правило, оказывается достаточно для копуляции.

Тем не менее, такой комплекс жизненных черт одиночного вида вовсе не обязательно предполагает отсутствие устойчивых социальных связей между особями (Yoerg, 1999; Schwab, 2000; Чабовский, 2006). Для таких видов в ряде случаев показано наличие «скрытых» социальных связей, которые не проявляются ни через совместное использование пространства, ни через частые социальные взаимодействия. Мы предприняли попытку обнаружить такие социальные связи у желтого суслика, используя устойчивость позиции ближайшего соседа.

Нам удалось обнаружить несколько паттернов скрытых социальных связей, характерных для желтого суслика.

Сравнительно сильные социальные связи образуются между взрослыми родственными самками. Такие социальные связи широко известны для наземных беличьих, ведущих групповой образ жизни. Они послужили поводом для развития представлений о матрилиниях («кластеры индивидуальных участков взрослых родственных самок» (Michener, 1983)), как основе социальной структуры групповых видов наземных беличьих. То, что нам удалось обнаружить признаки матрилинейной социальной организации у одиночного желтого суслика, несколько меняет представления о матрилиниях. По-видимому, для всех (по крайней мере, крупных¹) наземных беличьих, в той или иной мере характерно образование относительно сильных социальных связей между родственными самками. У групповых видов это сопровождается возникновением пространственно обособленных группировок родственных самок, тогда как у одиночных видов таких группировок не возникает. Таким образом, само по себе образование кластеров индивидуальных участков взрослых родственных самок представляется вторичным признаком по отношению к социальным связям между родственными самками.

Матрилинии развиваются в результате возникновения сильных социальных связей между матерью и ее дочерью в самом начале наземной активности выводка. Нами было показано, что в случае возникновения таких связей молодые самки склонны не расселяться с материнского участка. Более того, на дистанцию расселения так же отрицательно влияет количество взрослых родственных самок в окрестностях выводкового участка. Таким образом, развитие матрилинии происходит по принципу положительной обратной связи: чем в большей степени развита мат-

¹ Мы делаем оговорку именно о крупных представителях наземных беличьих, так как, по-видимому, у крупных и мелких представителей этой группы различны как эволюционные факторы, так и непосредственные механизмы, определяющие социальность (Чабовский, 2006).

рилиния, тем более «вязкой» будет родная социальная среда для молодых самок, появившихся на свет в составе этой матрилинии.

Интересно отметить, что обнаруженные зависимости присутствуют исключительно у молодых самок, но не у молодых самцов. Более того, у молодых самцов, по-видимому, вообще не возникает сильной социальной связи с матерью. Мы объясняем это тем, что у молодых самцов формируется поведенческая стратегия, направленная на раннее и дальнейшее расселение с выводкового участка (Титов, 2003; Brandt, 1992). Эта стратегия, будучи комплиментарной филопатрии молодых самок, обеспечивает защиту от близкородственных скрещиваний в дальнейшем (Dobson et al., 1998). Рождение детеныша у млекопитающих происходит в социальную среду, сформированную матерью, т.е. изначально аттрактивную для детеныша (Крученкова, 2002). Поэтому именно ситуация, наблюдаемая у молодых самок, представляется изначальной, не требующей дополнительных адаптаций. У молодых самцов, по-видимому, действуют какие-то механизмы, облегчающие им разрыв с «дружелюбной» средой, сформированной матерью и сибсами. Действие этих механизмов проявляется в том, что молодые самцы не образуют сильных социальных связей внутри выводка, что позволяет им легко уйти с нательного участка в дальнейшем.

Чем более развита матрилиния, тем менее успешным оказывается размножение самок в ее составе. Это свидетельствует об инадаптивности социальных связей между родственными самками, за счет которых поддерживается матрилиния. Однако термин «инадаптивность» в данном случае следует применять с некоторыми оговорками. Существование социальных связей, понижающих приспособленность вступающих в них особей, свидетельствует о высокой степени инертности тех механизмов, которые заставляют особей поддерживать такие связи. Речь идет о высокой степени социальной зависимости особей.

Кроме того, мы придерживаемся мнения, что степень социальной зависимости является частным проявлением более общей адаптации, затрагивающей все стороны поведения особи (Попов, 2006). Поэтому непосредственно к количеству социальных связей, образованных особью, вряд ли корректно применять «анализ соотношения плат и выигрышей» (cost-benefit analysis).

Образование социальных связей, лежащее в основе развития матрилиний, является непосредственным механизмом, определяющим структуру поселения у желтого суслика. Благодаря сильным социальным связям между родственными взрослыми самками, индивидуальные участки их образуют агрегации, хотя ясно очерченных пространственных группировок не возникает. Более того, такие агрегации оказываются привлекательными для самцов. Мы выяснили, что эта привлекательность обеспечивается возникновением социальных связей между самцами и размножавшимися самками, хотя нам и не удалось однозначно объяснить функции таких связей.

Несмотря на то, что желтый суслик обладает комплексом признаков, характерный для одиночных видов наземных беличьих, для особей этого вида характерна высокая степень социальной зависимости.

ВЫВОДЫ

1. У желтого суслика обнаружено два варианта социальных связей, которые возникают между взрослыми особями в пострепродуктивный период: связи между

родственными взрослыми самками в составе матрилиний и связи взрослых самцов с размножающимися самками.

2. У молодых самок вероятность выселения сnatalного участка отрицательно зависит от силы связи с матерью, а дистанция расселения отрицательно зависит от количества родственных взрослых самок вблизи natalного участка. У самцов влияния социальных факторов на расселение не выявлено.

3. Социальная связь между половыми партнерами у желтого суслика очень кратковременна. Выявленные социальные связи между самцами и самками в пострепродуктивный период не являются следствием репродуктивных контактов, а также не способствуют репродуктивным контактам между социальными партнерами в дальнейшем.

4. Основной структуры поселения желтого суслика служат группировки участков взрослых родственных самок – матрилинии. Матрилинии являются не только пространственными, но и социальными кластерами родственных самок. Они возникают в результате образования сильных социальных связей между матерью и молодыми самками в начале наземной активности выводков. Поддерживаются матрилинии за счет сильных социальных связей между родственными самками, и за счет того, что молодые самки из матрилиний, как правило, не расселяются.

5. Индекс ассоциации, отражающий устойчивость позиции ближайшего соседа, не зависит ни от пересечения участков, ни от частоты контактов между особями. Это делает его удобной характеристикой для исследования социальной организации одиночных видов, представители которых крайне редко контактируют между собой

Список публикаций по теме диссертации:

1. В. С. Попов, А. В. Чабовский, Л. Е. Савинецкая, С. А. Шилова, Расселение молодняка у желтого суслика *Spermophilus fulvus*. В сб. Териофауна России и сопредельных территорий, международн. совещание, 2003, М., РАН, с. 274.

2. В. С. Попов, Пространственная структура поселения желтого суслика (*Spermophilus fulvus*) в зависимости от плотности населения. В сб. Млекопитающие как компоненты аридных экосистем, международн. совещание, 2004, М., РАН, с.103-104.

3. В. С. Попов, А. В. Чабовский, Л. Е. Савинецкая, С. А. Шилова, Н. А. Стуколова, Разнообразие социодемографических ролей у желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht. 1823) в зависимости от плотности населения. // *Бюлл. МОИП, отд. биол.*, 2005, т.110, вып. 4, с.88-92.

4. В. С. Попов, А. В. Чабовский, Дифференцированный материнский вклад у желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.). В сб. Поведение и поведенческая экология млекопитающих, материалы научной конференции, 2005, М., с.161-164.

5. В. С. Попов, Н. А. Стуколова, Л. Е. Савинецкая, А. В. Чабовский, Успешность размножения у годовалых самок желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.). В сб. Суслики Евразии (роды *Spermophilus* и *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия, конференция, 2005, М., РАН, с. 79.

6. Н. А. Стуколова, А. В. Чабовский, В. С. Попов, Л. Е. Савинецкая, Ранний социальный опыт, физическое состояние и соотношение полов детенышей в выводках желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.): возможные взаимосвязи. В сб. Поведение и поведенческая экология млекопитающих, материалы научной конференции, 2005, М., с.169-172.

7. Н. А. Стуколова, А. В. Чабовский, В. С. Попов, Компромисс между ранним социальным опытом и нажировкой у детенышей желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.). В сб. Суслики Евразии (роды *Spermophilus* и *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видовой разнообразия, конференция, 2005, М., РАН, с. 104-105.

8. В. В. Неронов, В. С. Попов, Характеристики выводков желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.) в зависимости от состояния растительного покрова вблизи выводковых нор. В сб. Суслики Евразии (роды *Spermophilus* и *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видовой разнообразия, конференция, 2005, М., РАН, с. 66-68.

9. V. S. Popov, Long-teeth ground squirrel (*Spermophilus fulvus*) as a model object for behavioral studies. In: 1st European Ground Squirrel Meeting, Book of program and abstracts, 2006, Felsotarkany, Hungary, p. 45.

10. В. С. Попов, Н. А. Стуколова, А. В. Чабовский, Понижает ли размножение годовалых самок у желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht., 1823) их репродуктивный успех? *Бюлл. МОИП, отд. биол.*, 2006, т.111, вып. 5, с. 75-76.

11. В. С. Попов, А. Ф. Бабицкий, Роль матрилиний в репродуктивном успехе самок жёлтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.). В сб. Биология - наука XXI века: 10-я Пущинская школа-конференция молодых учёных, посвящённая 50-летию Пущинского научного центра РАН, Пущино. 2006,. Пущино: Пущинский научный центр РАН, с. 3.

12. С. А. Шилова, А.В. Чабовский, В. С. Попов, Особенности формирования поселений желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht., 1823) при вселении на новую территорию. *Бюлл. МОИП, отд. биол.*, 2006, т.111, вып.5, с. 71-74.

13. Н. А. Стуколова, А. В. Чабовский, В. С. Попов, Влияние времени выхода из спячки на физическое развитие и социальный опыт потомства у самок желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.). *Бюлл. МОИП, отд. биол.*, 2006, т.111, вып. 5, с. 77-79.

14. Н. А. Стуколова, А. В. Чабовский, В. С. Попов, Связь выживаемости в первую зиму с социальной активностью у детёнышей жёлтого суслика (*Spermophilus fulvus*). В сб. Биология - наука XXI века: 10-я Пущинская школа-конференция молодых учёных, посвящённая 50-летию Пущинского научного центра РАН, Пущино, 2006, Пущино: Пущинский научный центр РАН, с. 315.

15. В. С. Попов, Н. А. Стуколова, Анализ социальных связей в выводках желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.). В сб. Териофауна России и сопредельных территорий, материалы международного совещания, 2007, М., с. 392.

16. Н. А. Стуколова, В. С. Попов, Сравнение социальной активности молодых самцов и самок желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.). В сб. Териофауна России и сопредельных территорий, материалы международного совещания, 2007, М., с. 483.