

УДК 599.322-155

АГОНИСТИЧЕСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ БОЛЬШОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS MAJOR*, RODENTIA, SCIURIDAE)

© 2008 г. С. В. Титов¹, А. А. Шмыров², А. А. Кузьмин¹, О. А. Ермаков²

¹Пензенский государственный педагогический университет, Пенза 440602, Россия
e-mail: svitov@yandex.ru

²Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия

Поступила в редакцию 18.12.2003 г.

После исправления 10.03.2008 г.

В поселениях большого суслика (Ульяновская обл.) в ходе четырехлетних (1997, 1998, 2003, 2006, 2007 гг.) этологических наблюдений (490 ч) изучены особенности агонистического поведения этого вида. На основе полученных данных проведен подробный анализ агонистических контактов ($n = 72$). Отмечено наличие трех вариантов взаимодействий особей: доминирование-подчинение (31.2%), прямая агрессия (25.0%) и избегание столкновений (43.8%). В агонистическом поведении большого суслика прослеживаются две тенденции. Первая поведенческая тенденция “оставаться на месте” проявляется в территориальном характере агонистического поведения и избегании прямых столкновений. Вторая заключается в ограничении применения элементов прямой агрессии и использовании элементов поведения “доминирование-подчинение”. В целом, особенности агонистического поведения большого суслика позволяют охарактеризовать его как территориальный вид рода *Spermophilus*, использующий для смягчения агрессии в контактах элементы поведения “доминирование-подчинение”.

Для стабилизации пространственной структуры популяций у колониальных животных агонистическое поведение имеет огромное значение (Шилов, 1991, 2002). Проявляясь в различных формах – от активной агрессии до ритуализированных схваток, – оно играет решающую роль в установлении отношений доминирования и становлении территориальности.

Изучение агонистического поведения сусликов рода *Spermophilus* как колониальных видов грызунов всегда вызывало большой интерес у исследователей. Накоплен большой фактический материал по особенностям агрессивного поведения и социальности почти для всех представителей рода *Spermophilus* Северной Америки. Однако у сусликов Евразии данный аспект поведения почти не изучен (Шилова, 2000). В литературе приводятся лишь некоторые сведения об агонистическом поведении шести видов евразийских сусликов: малого (*S. pygmaeus*), горного (*S. musicus*), желтого (*S. fulvus*), крапчатого (*S. suslicus*), длиннохвостого (*S. undulatus*) и берингийского (*S. parryii*) (Солдатова, 1962; Шилова и др., 1979; Бокштейн и др., 1989; Крылова, Лысыкова, 1990; Лобков, 1999; Шилова, Шилов, 2003).

Предлагаемая статья содержит описание и анализ оригинальных данных по агонистическому поведению большого суслика (*Spermophilus major* Pallas 1778) в естественных условиях. Наш интерес к изучению агонистического поведения этого вида объясняется большей по сравнению с

другими сусликами Поволжья “социальностью” его поведения, которая проявляется в образовании устойчивых пространственных гетеросексуальных группировок и полигинной системе размножения (Титов, 1999, 2001, 2004). Полигинные сексуальные отношения подразумевают активную конкуренцию самцов за самок. Такая конкуренция реализуется у наземных беличьих на основе двух поведенческих стратегий – доминирования или территориальности (Dobson, 1983). Элементы доминирования-подчинения должны чаще встречаться в агонистических контактах при реализации первой стратегии, а элементы прямой агрессии более характерны для контактов при реализации второй стратегии.

Цель работы – на основе анализа поведенческих последовательностей в конфликтных ситуациях установить типичную схему развития агонистических контактов у большого суслика и соотнести ее с двумя поведенческими стратегиями (доминированием или территориальностью) реализации конкуренции за пространство и половых партнеров.

Предлагаемая статья продолжает цикл работ в рамках проводимых в последнее десятилетие исследований гибридных зон большого суслика с крапчатым, малым и желтым сусликами (Ермаков, 1996; Титов, 1999; Ермаков и др., 2002; Титов и др., 2005). Характеристика агонистического поведения большого суслика поможет понять систе-

му отношений, складывающихся между гибридирующими видами в условиях симбиотопии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили результаты стационарных наблюдений в трех изолированных поселениях большого суслика (окрестности пос. Клин Николаевского р-на (1997 г.), окрестности с. Смышляевка (1998 г.) и с. Заречное (2003 и 2006 г.), Кузоватовского р-на Ульяновской обл.). В течение трех полевых сезонов (апрель-июнь, 14–30 дней) под наблюдением находились 20 меченых особей из трех пространственных группировок (11 самок и 9 самцов): 1997 г. – 5 самок, 3 самца; 1998 г. – 3 самки и 2 самца; 2003 г. – 3 самки и 4 самца. Мечение зверьков проводили двумя способами. Долговременные индивидуальные метки наносили методом ампутации пальцев по стандартной схеме (Кучерук, 1952). Временные метки для визуальных наблюдений представляли собой простые геометрические фигуры или их сочетания, нанесенные на определенные участки шерсти зверьков черным урзолом “Д”.

В работе были использованы два метода наблюдения (Попов, Ильченко, 1990): метод сплошного протоколирования (изучение использования зверьками пространства поселения, их перемещения в пределах участков, общей временной и пространственной структуры поведенческой активности, бюджетные затраты – доли затраченного времени) и метод регистрации отдельных поведенческих проявлений (охрана участков).

Подробные данные о пространственной структуре поселений большого суслика были опубликованы ранее (Титов, 2001). Границы участков обитания оценивали по частоте регистрации зверьков (программа “Ellips”) в учетных квадратах со стороной 15 м на площадках наблюдений, состоящих из 25 квадратов. Число встреч меченых больших сусликов в таких учетных квадратах составляло от 9 до 267 (в среднем 61) и в 57% случаев превышало 10. Картирование точек агрессивных столкновений позволило выделить в пределах участков обитания охраняемые зоны – территории.

За весь период наблюдений (1996–2003 гг.) было зарегистрировано 118 парных взаимодействий. Из них 30 (25.4%) были репродуктивными (Титов, 2004), 72 (61.0%) – агонистическими и 16 (13.6%) – нейтральными (ограничивались только визуальным контактом зверьков). Агонистические взаимодействия носили преимущественно территориальный характер, т.к. отмечались на охраняемых участках.

Из 72 агонистических контактов 12 были зафиксированы между самками, 24 контакта между самками и самцами и 36 контактов между самца-

ми. Всего в контактах было зарегистрировано 12 различных элементов поведения ($n = 260$): приближение резидента, приближение вторженца, затаивание вторженца, взаимная угроза (обоюдная агрессивная стойка), выпады с целью удара или укуса, дорзальное подставление, погоня петлями, драка “клубком”, назо-назальное обнюхивание, боксирование, выход из контакта резидента и выход из контакта вторженца (табл. 1). При этом другие формы обнюхивания и погони у большого суслика мы не наблюдали, поэтому далее по тексту мы называем их просто “обнюхиванием” и “погоней”.

Для оценки места агонистического поведения большого суслика в структуре общей поведенческой активности были использованы данные по бюджетным затратам времени на эту форму поведения, полученные в результате наблюдений методом сплошного протоколирования за ограниченным числом особей (3 самки и 3 самца).

Полученные в наблюдениях цепочки следующих друг за другом поведенческих элементов принимали как возможные схемы агонистических контактов большого суслика. Впоследствии, по значениям коэффициентов ранговой корреляции Кендалла (τ) частот поведенческих элементов из всех полученных схем были выделены наиболее вероятные (рис. 1).

Для анализа в агонистических контактах все элементы были условно разделены на три группы, характеризующие три основных типа развития взаимодействий: “доминирование-подчинение”, “агрессия” и “избегание”. Процедура группировки осуществлялась формально по исходу каждого взаимодействия. Если цепочка элементов включала элементы прямой агрессии (драка, выпады с целью укуса), то основное направление этой поведенческой последовательности характеризовалось как “агрессия”, а входящие в нее остальные элементы относили к агрессивным. Если взаимодействие заканчивалось подчинением одного из участников (подставлением в дорзальной позе), а другой демонстрировал элементы доминирования (обнюхивания), то направление этого взаимодействия характеризовали как “доминирование-подчинение”, а все элементы в последовательности как ведущие к доминированию-подчинению. В случае, когда взаимодействие завершалось быстрым выходом из контакта одного из участников, основное направление развития взаимодействия характеризовалось как “избегание”, а элементы как ведущие к избеганию столкновения.

Для проверки правильности формальной группировки элементов агонистического поведения большого суслика был проведен факторный анализ (метод главных компонент, три фактора) на основе

Таблица 1. Частоты поведенческих элементов в агрессивных контактах ($n = 72$) большого суслика

Поведенческий элемент	Типы поведенческих последовательностей ($n = 72$)						
	Инициатор – резидент					Инициатор – вторженец	
	I $n = 12$	II $n = 8$	III $n = 8$	IV $n = 8$	V $n = 28$	VI $n = 4$	VII $n = 4$
<i>Первый поведенческий элемент</i>							
Приближение резидента			1 0.889 $n = 64$				–
Приближение вторженца			–				1 0.111 $n = 8$
<i>Последующие элементы</i>							
Затаивание вторженца	2 0.188 $n = 12$	3 0.500 $n = 4$	3 0.500 $n = 4$	–	–	–	–
Взаимная угроза (обоюдная агрессивная стойка)	–	2 0.125 $n = 8$	–	–	–	–	–
Выпады с целью удара или укуса	5 1.000 $n = 4$	–	2 0.125 $n = 8$	3 0.500 $n = 4$	–	–	–
Дорзальное подставление вторженца	4 1.000 $n = 4$	–	–	2 0.125 $n = 8$	–	–	–
Погоня петлями	–	3 0.500 $n = 4$	–	–	2 0.437 $n = 28$	2 0.500 $n = 4$	–
Драка “клубком”	–	–	–	–	3 0.286 $n = 8$	–	2 0.500 $n = 4$
Назо-назальное обнюхивание	3 0.333 $n = 4$	–	–	–	3 0.142 $n = 4$	–	–
Боксирование	–	–	3 0.500 $n = 4$	–	–	–	–
<i>Терминальные элементы</i>							
Выход резидента из контакта	3 0.667 $n = 8$	4 1.000 $n = 8$	4 1.000 $n = 8$	3 0.500 $n = 4$	3 0.571 $n = 16$	3 1.000 $n = 4$	–
	6 1.000 $n = 4$			4 1.000 $n = 4$	4 1.000 $n = 12$		
Выход вторженца из контакта	–	–	–	–	–	–	3 1.000 $n = 4$

Примечание. Для каждого из элементов указаны: порядковый номер (жирный шрифт) в последовательностях, частота в бинарных цепочках элементов и абсолютное количество элементов.

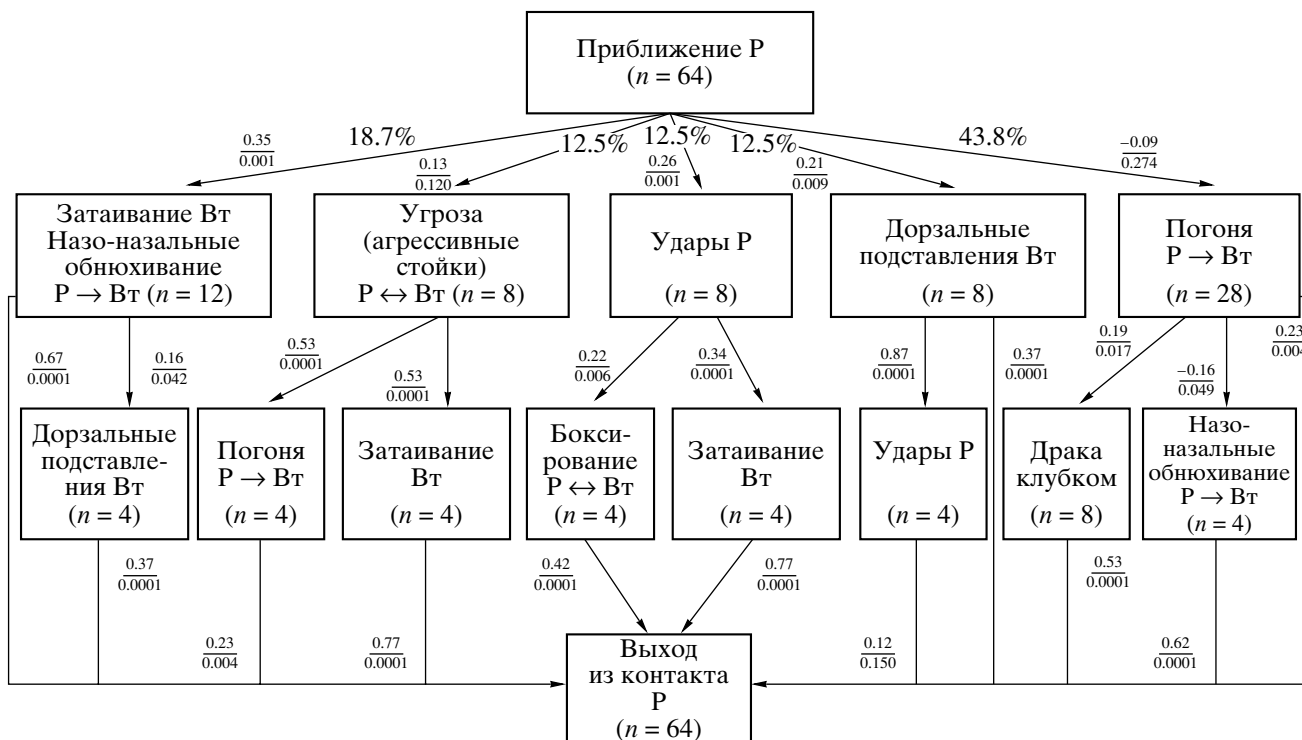


Рис. 1. Типичные схемы агонистических контактов ($n = 64$) большого суслика, построенные на основе достоверных корреляций частот последовательных элементов: в числителе – коэффициент корреляции Кендалла (τ), в знаменателе – уровень значимости (p). Р – резидент, Вт – вторженец. Направление стрелок совпадает с направлением хода контактов. Стрелки, направленные в противоположные стороны, указывают на циклическое повторение поведенческих элементов.

матрицы частот элементов, полученной в ходе анализа поведенческих последовательностей.

Для оценки степени географической изменчивости агонистического поведения большого суслика были использованы данные простых полевых наблюдений, полученные в период с 1996 по 2007 г. в двух географических точках на севере (с. Большие Ключищи, Ульяновский р-н, Ульяновская обл.), в центре – (с. Чириково, Кузоватовский р-н, Ульяновская обл.) и юге (разъезд Усатовский, Краснокутский р-н Саратовская обл.) западной части ареала этого вида.

Достоверность различий параметрических показателей (дистанции, время контакта и т.п.) оценивали по критерию Стьюдента (t_d) при пороговом значении $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая характеристика агонистических контактов

Агонистические контакты большого суслика характеризуется малой дистанцией между взаимодействующими особями (0.05–4.00 м, 1.43 ± 0.46 м, $n = 10$) и малой длительностью прямого столкновения (1–20 с, 6.3 ± 2.1 с, $n = 10$). Нейтральные контакты, при которых используются только зву-

ковая и зрительная коммуникации, характеризуются большой дистанцией (пределы 7.0–26.5 м, 17.1 ± 3.4 м, $n = 7$) и широким диапазоном значений длительности взаимодействия (пределы 45–300 с), по сравнению с агонистическим взаимодействием ($0.002 > p > 0.001$).

Затраты времени на агонистические столкновения сезонно изменяются в течение периода активности и отличаются у особей разных полов. Самцы ($n = 3$) в течение всего периода наземной активности более агрессивны, чем самки ($n = 3$). В период размножения (март-апрель, 1997 г.) агрессивность самцов наиболее высока, и агрессивные взаимодействия занимают $2.69 \pm 0.69\%$ ($M \pm SD$) бюджетных затрат времени (468 мин). Для самок (316 мин) этот показатель почти вдвое ниже – $1.1 \pm 0.73\%$ ($\chi^2 = 13.06$, $df = 2$, $p < 0.015$). В период выкармливания самками молодых и начала наживки у самцов (май-июнь, 1997 г.) временные затраты на агрессивные взаимодействия снижаются у самцов в 1.5 раза ($1.66 \pm 1.85\%$; $\chi^2 = 23.27$, $df = 2$, $p < 0.0001$; 339 мин), а у самок в 5.5 раз ($0.20 \pm 0.1\%$; $\chi^2 = 20.34$, $df = 2$, $p < 0.0001$; 1261 мин). При этом у самцов сохраняются более высокие по сравнению с самками показатели затрат времени на агонистические взаимодействия ($\chi^2 = 43.70$, $df = 2$, $p < 0.0001$). В целом время, ис-

пользованное большим сусликом на агонистические взаимодействия, сопоставимо с затратами времени на такие формы повседневной активности, как маркировка территории (0.47–0.21%), груминг (2.60–1.70%), рытье нор (1.41–1.10%).

Анализ агонистических взаимодействий ($n = 72$) большого суслика выявил две группы контактов: взаимодействия, начинающиеся с приближения вторженца – 8 (11.1%), и взаимодействия, инициированные приближением хозяина индивидуального участка (резидента) – 64 (88.9%). Вне зависимости от того, какая особь инициирует контакт, тенденции в поведении зверьков зависят только от территориального статуса особей и сохраняются на протяжении всего взаимодействия. Во взаимодействиях для резидента характерна поведенческая тенденция “оставаться на месте”. Поведение вторженца отличается выраженным стремлением избегания взаимодействий: он уходит за пределы территории хозяина.

Контакты первой группы ($n = 8$) характеризовались однотипной поведенческой последовательностью. После приближения вторженца на дистанцию меньше критической (около 4 м) всегда следовала драка “клубком”, из которой вторженец выходил первым и затем стремительно убегал от места столкновения. Резидент после прекращения драки обычно настораживался, стоя на задних лапах в позе “столбиком” ($n = 6$), либо “проводил” вторженца до границ своего участка (“погоня петлями”, $n = 2$).

Вследствие редкой встречаемости, кратковременности протекания и однотипного характера развития взаимодействия, начинающиеся с приближения вторженца ($n = 8$), в дальнейшем при анализе агонистического поведения большого суслика они были исключены из анализируемой выборки, которая после этой процедуры составила 64 контакта.

Агрессивные столкновения, начинающиеся с элемента прямой агрессии после приближения резидента (удары с целью укуса), у большого суслика встречались редко (12.5%, $n = 64$). Частота элементов поведения, которые приводят или могут приводить к причинению каких-либо повреждений вторгнувшейся в пределы охраняемого участка особи (погони, драка “клубком”, боксирование), во всех контактах ($n = 64$) составляла 68.8%. Большую часть таких элементов (50.0%, $n = 64$) составляла погоня – элемент поведения, который по своей сути не предполагает проявления прямой агрессии, но и полностью ее не исключает. При этом необходимо отметить, что в 28 контактах, начинающихся с погони, связь этого элемента с предшествующим приближением резидента не достоверна ($\tau = -0.09$, $p = 0.274$). Поэтому эта схема развития агонистического контакта “приближение резидента–погоня” для

большого суслика не является типичной. При сопоставлении частот регистраций агрессивных поведенческих элементов заметна тенденция к уменьшению их встречаемости по мере нарастания степени “агрессивности” элементов. Так, если погоня была зарегистрирована в 32 случаях (50.0%, $n = 64$), удары или выпадения с целью укуса и боксирование в 12 случаях (18.8%), то драка клубком была отмечена лишь в 8 из них (12.5%).

В отличие от агрессивных контактов, развивающиеся по схеме доминирования-подчинения ($n = 28$) или избегания ($n = 28$) столкновения встречаются чаще (по 43.8%, $n = 64$). Зверьки активно используют элементы, связанные с опознаванием особи (обнюхивание 25%) и подчиненного поведения (дорзальное подставление 18.8%), а также элементы отказа от взаимодействия (затаивание 31.3%).

В 43.8% случаев (28 контактов из 64) в результате использования вторженцем поз подчинения или затаивания агонистические взаимодействия заканчиваются выходом резидента из контакта. Таким образом, уменьшение активности вторженца почти всегда ведет к снижению агрессивности владельца участка. Лишь в некоторых случаях при принятии вторженцем поз подставления или агрессивной стойки (по 6.3%, $n = 64$) дальнейшее взаимодействие зверьков имело агрессивный характер и заканчивалось изгнанием вторженца с участка резидента в результате погони или выходом резидента из контакта после произведенной им серии ударов вторженца с целью укуса.

Разнообразие вариантов агонистических контактов

В агонистических контактах большого суслика инициатор всегда играет доминирующую роль. При этом если взаимодействие имеет территориальный характер, а резидент участка инициирует контакт, то он и является в нем доминантом. По характерным маркерным элементам и по особенностям течения всего контакта можно достаточно надежно выделить три основных варианта агонистических взаимодействий.

Взаимодействия с элементами доминирования-подчинения. Суслики сближаются друг с другом до тех пор, пока между ними не остается 3–4 м. Затем они замирают (2–3 с) в характерной для этого вида взаимодействиях агрессивной позе (голова направлена вверх, хвост – параллельно земле, лапы слегка согнуты и расставлены – подробнее см. Титов, 2004). Далее одна из особей (инициатор/резидент) начинает движение, другая отвечает на это затаиванием. Приблизившись вплотную, инициатор (резидент) осуществляет назо-назальное обнюхивание. При этом реципиент (вторженец) заваливается на спину и принимает дорзальную по-

зу подставления. Далее инициатор (резидент) отступает на 15–20 см и производит 2–3 выпада в сторону реципиента, стараясь ударить в бок или брюхо. Во время этих атак реципиент (вторженец) крутится на земле таким образом, что при любом выпаде инициатора они встречаются нос к носу. Инициатор (резидент) выходит из контакта первым, возвращаясь к исходной (до начала взаимодействия) форме активности. Реципиент (вторженец) еще долгое время остается в подчиненной позе, и только при удалении инициатора на 3–5 м от места контакта стремительно убегает. Инициатор (резидент) контакта в это время настораживается на четырех лапах.

Взаимодействия с элементами агрессии. Проявляются в двух основных формах.

Прямое преследование (погоня). Контакт начинается сразу, как только одна из особей замечает другую: она стремительно подбегает к обнаруженному зверьку на минимальную дистанцию (1 м). Далее события развиваются в двух направлениях. В одних случаях наблюдается погоня петлями – одна из особей спасается бегством, в других – особи принимают характерные для этой схемы контактов агрессивные позы (голова направлена вверх, хвост поднят и распушен, лапы слегка согнуты и расставлены в стороны и замирают на 2–3 с. После того как одна из особей начинает двигаться, как и в первом варианте взаимодействия, разворачивается погоня.

Прямой агрессивный контакт (драка). Начало контакта такое же, как и во взаимодействиях с прямым преследованием. Отмечены два варианта таких контактов: следующая после погони непродолжительная (10–15 с) драка “клубком” (12.5%, $n = 64$) или короткое (2–5 с) боксирование лапами (6.3%, $n = 64$) после выпадов (резидента) с целью укуса. И в том, и другом случае борьба заканчивается стремительным бегством одной из особей. При этом другая особь всегда остается на месте и настораживается, стоя на четырех лапах.

Взаимодействия с элементами затаивания и избегания. Как и в предыдущих вариантах контактов, взаимодействие начинается, когда одна особь обнаруживает другую. При приближении инициатора реципиент прижимается всем телом к земле (затаивание) и до окончания контакта не меняет положение. Заметив эту реакцию реципиента, инициатор останавливается на расстоянии 2–3 м и продолжает прерванную контактом поведенческую активность, как бы не замечая объект потенциальной агрессии. Особенностью этих контактов является то, что они наблюдаются, как правило, только между зверьками-соседями в моменты фуражирования.

Анализ схем типичных агонистических контактов (рис. 1) показал, что из 12 характерных элементов поведения три связаны с прямой агрес-

сией: выпады резидента с целью удара или укуса (после приближения резидента и дорзального подставления вторженца, $\tau = 0.870$, $p = 0.0001$), драка “клубком” (нередко прерывающая погоню, $\tau = 0.190$, $p = 0.017$) и боксирование (следующее после ударов резидента, $\tau = 0.220$, $p = 0.006$). К избеганию столкновения, которое проявляется в быстром выходе из контакта его инициатора – резидента, ведут три элемента. Это затаивание (после обоюдных агрессивных стоек, $\tau = 0.530$, $p = 0.0001$, после приближения резидента, $\tau = 0.350$, $p = 0.001$ или вслед за выпадами резидента с целью удара или укуса, $\tau = 0.340$, $p = 0.0001$), дорзальное подставление вторженца и погоня (при приближении резидента, $\tau = 0.370$, $p = 0.0001$ и $\tau = 0.230$, $p = 0.004$, соответственно) Наконец, поведение подчинения-доминирования связано с позой дорзального подставления (при приближении резидента – $\tau = 0.210$, $p = 0.009$ и после затаивания вторженца при назо-назальном обнюхивании резидента – $\tau = 0.160$, $p = 0.042$), а также с затаиванием вторженца (после приближения реципиента, $\tau = 0.350$, $p = 0.001$). Как видно из приведенного выше описания, многие из поведенческих элементов являются мультивекторными, и безоговорочное отнесение их к какой-либо из трех групп элементов, ведущих к развитию определенного варианта агонистического контакта, невозможно. Поэтому был проведен факторный анализ данных частотной матрицы, уже использованной нами при анализе поведенческих последовательностей (табл. 2 и рис. 2).

Наблюдаемые элементы поведения (переменные) объединяются в три кластера, соответствующие трем основным направлениям развития агонистического контакта. По первому фактору (F1) максимальная нагрузка выявлена для драки клубком (0.7). Этот фактор, по-видимому, соответствует проявлению прямой агрессии. По второму фактору (F2) максимальная нагрузка отмечается для погони петлями (0.7). Хотя этот элемент и является агрессивным, выполнение его связано с активным уходом вторженца с территории резидента, а сам фактор, вероятно, соответствует поведению избегания столкновения со стороны вторженца. Этот вывод подтверждается тем, что только по этому фактору поведенческий элемент “выход из контакта вторженца” имеет положительную факторную нагрузку – 0.051. По третьему фактору (F3), по-видимому, соответствующему поведению доминирования-подчинения, максимальная факторная нагрузка отмечается для позы дорзального подставления (0.127). Правильность соотношения трех факторов, представленных тремя осями ортогонального пространства, с тремя направлениями развития агонистических взаимодействий доказывает и распределение положительных сильных факторных нагрузок для двух начальных во взаимодействиях

Таблица 2. Результаты факторного анализа (метод главных компонент) поведения большого суслика в агонистических контактах ($n = 72$)

Элементы поведения и параметры анализа	Фактор 1 (F 1)	Фактор 2 (F 2)	Фактор 3 (F 3)
	Факторные нагрузки (нормализованное вращение)		
1. Приближение резидента	-0.159*	-0.101*	0.952*
2. Приближение вторженца	0.159*	0.101*	-0.952*
3. Затаивание вторженца	-0.910*	-0.050*	0.192*
4. Взаимная угроза	-0.564*	0.363*	0.185*
5. Выпады резидента с целью удара или укуса	0.001	-0.973*	0.136*
6. Дорзальное подставление вторженца	0.040	-0.938*	0.127*
7. Погоня петлями	0.081*	0.755*	0.058*
8. Драка клубком	0.765*	0.500*	-0.008
9. Назо-назальное обнюхивание	0.375*	-0.656*	0.348*
10. Боксирование	-0.624*	-0.021	0.009
11. Выход резидента	0.913*	-0.266*	0.293*
12. Выход вторженца	-0.155*	0.051*	-0.838*
Собственные числа	4.095	3.729	2.308
% общей дисперсии	31.50	28.68	17.75
Кумуляция собственных чисел	4.09	7.82	10.13
Кумулятивный % дисперсии	31.50	60.18	77.93

* Факторы, вошедшие в кластер нагрузок.

элементов. Активное приближение вторженца связано как с первым (агрессия), так и со вторым (избегание) фактором, тогда как приближение резидента – исключительно с фактором поведения доминирования-подчинения.

Анализ положения переменных (элементов) в ортогональном многофакторном пространстве позволяет уточнить качественные результаты группировки элементов поведения (рис. 2). По первой оси ортогонального пространства (фактор F1), описывающей 31.5 % общей дисперсии и соответствующей проявлению прямой агрессии, в сектор положительных значений векторного пространства попадают 5 поведенческих элементов: драка клубком, назо-назальное обнюхивание, погоня петлями, выпады с целью удара или укуса и дорзальное подставление. При этом последние три элемента близки к нулевому уровню нагрузок фактора, поэтому характерными для прямой агрессии следует считать только первые два элемента. По второму фактору (F2), описывающему 28.7% общей дисперсии и соответствующему проявлению поведения избегания столкновения, в сектор положительных значений векторного пространства попадают 6 поведенческих элементов: назо-назальное обнюхивание, дорзальное подставление, выпады с целью удара или укуса, приближение резидента, боксирование, затаивание. Характерными для избегания столкно-

вения следует считать только первые три элемента, поскольку последние три элемента близки к нулевому уровню нагрузок фактора по этой оси ортогонального пространства. Наконец, по третьему фактору (F3), описывающему 17.8% общей дисперсии и соответствующему проявлению поведения доминирования-подчинения, в сектор положительных значений векторного пространства попадают 9 поведенческих элементов: приближение резидента, назо-назальное обнюхивание, дорзальное подставление, выпады с целью удара или укуса, затаивание, взаимная угроза, боксирование, выход резидента из контакта. При этом последние три элемента являются близкими к нулевому уровню нагрузок фактора по этой оси ортогонального пространства, поэтому характерными для поведения доминирования-подчинения следует считать только первые шесть элементов.

Таким образом, по результатам факторного анализа большая часть выделенных поведенческих элементов (50%) связана с поведением доминирования-подчинения. С избеганием столкновений и прямой агрессией связано значительно меньшая часть элементов – 25 и 20%, соответственно. Заметим, что группировка поведенческих элементов неоднозначна, так как многие из элементов поведения в равной степени связаны с двумя, а иногда и с тремя направлениями развития агонистических контактов.

При оценке связи уровня агрессивности особей с частотными характеристиками других форм поведения и показателями участков обитания положительная корреляция была получена только по двум показателям. Число агонистических контактов коррелирует с числом проявлений комфортного поведения в учетных квадратах площадок наблюдений ($r = 0.318$, при $p < 0.0001$ и $n = 179$) и размерами охраняемых участков ($r = 0.718$; при $p = 0.045$ и $n = 8$). Последнее косвенно указывает на территориальный характер агонистического поведения большого суслика. Определенное значение для смягчения агонистических взаимодействий, проявляющееся в предотвращении случайных встреч зверьков, имеет и маркировочное поведение. Неоднократно наблюдаемые ($n = 15$) быстрые уходы зверьков с таких точек участков обитания косвенно указывают на существование этого механизма избегания прямых агрессивных столкновений.

ОБСУЖДЕНИЕ

Агонистическое поведение большого суслика сложно по форме и связано с выраженной территориальностью этого вида. В структуре контактов, зафиксированных в разных географических точках, в разные сезоны и при разных сочетаниях полов взаимодействующих особей различий не было обнаружено. По-видимому, отсутствие таких различий указывает на существование у большого суслика единой схемы организации агонистических взаимодействий, не зависящей от пола взаимодействующих особей и периода годового цикла.

В агонистическое поведение большого суслика входят как поведенческие последовательности, развивающиеся по схеме “доминирование-подчинение”, так и прямые агрессивные взаимодействия. Яркой особенностью агонистического поведения *S. major* является высокая доля (50%) контактов, заканчивающихся бегством вторженца и выходом резидента из контакта. Таким образом, согласно теоретически ожидаемой биномиальной модели организации агонистического поведения “территориальность или доминирование” (Dobson, 1983) поведение большого суслика занимает промежуточное положение. Оставаясь бесспорно территориальным видом (Титов, 2001), большой суслик, тем не менее, не является представителем “агрессивных одиночек”, но и не относится к видам сусликов с иерархической структурой пространственных группировок.

Преобладание у большого суслика агонистических взаимодействий над другими видами контактов, по-видимому, является характерной чертой поведения всех территориальных видов сусликов. У североамериканских видов подобные данные получены для золотистого (*S. lateralis*),

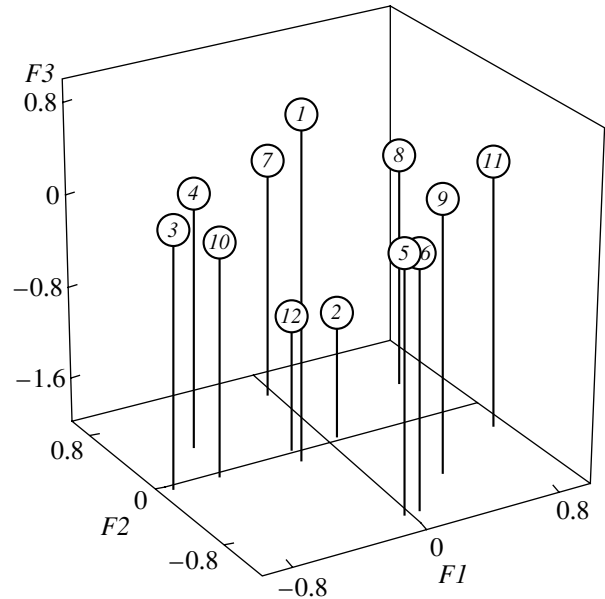


Рис. 2. Расположение элементов (параметров) агонистического поведения большого суслика в ортогональном векторном пространстве (F1, F2, F3) по результатам факторного анализа (метод главных компонент), элементы поведения: 1 – приближение резидента, 2 – приближение вторженца, 3 – затаивание вторженца, 4 – взаимная угроза, 5 – выпады резидента с целью удара или укуса, 6 – дорзальное подставление, 7 – погоня петлями, 8 – драка клубком, 9 – назо-назальное обнюхивание, 10 – боксирование, 11 – выход из контакта резидента, 12 – выход из контакта вторженца.

калифорнийского (*S. beecheyi*) сусликов и суслика Ричардсона (*S. richardsonii*) (Owings et al., 1977; Michener, 1979, 1980; Ferron, 1985; Durant et al., 1988). Для евроазиатских видов такая особенность поведения выявлена у крапчатого, желтого и горного сусликов (Бокштейн и др., 1989; Крылова, Лысикова, 1990; Лобков, 1999). Бюджетные затраты времени на агонистические взаимодействия у большого суслика невелики и соответствуют затратам времени на другие формы обслуживающего поведения (маркировка, груминг, рытье нор). Этот факт лишний раз доказывает низкую агрессивность этого вида. Отметим, что подобные данные были получены, например, для калифорнийского суслика – 2.6% времени приходится на агонистические взаимодействия, 3.0% – на груминг (Owings et al., 1979).

Характер и направления агонистических взаимодействий большого суслика определяются территориальным статусом особи. Хозяин участка обитания, обладая неоспоримым превосходством во взаимодействиях, почти всегда начинает контакт первым и доминирует в нем. Территориальный характер агонистического поведения является типичным для представителей рода *Spermophilus*. Территориальная агрессия отмечена у колумбий-

ского (*S. columbianus*), калифорнийского, берингского, скалистого (*S. variegatus*), голохвостого (*S. tereticaudus*), горного, крапчатого, малого, желтого сусликов, суслика Ричардсона (Солдато-ва, 1962; Шилова и др., 1979; Бокштейн и др., 1989; Крылова, Лысикова, 1990; Лобков, 1999; Quanstrom, 1971; Yeaton, 1972; Dunford, 1977; Owings et al., 1977; Murie, Harris, 1978; Festa-Bianchet, Voag, 1982; Dobson, 1983; McLean, 1983). По-видимому, подобная система агонистического поведения кроме того, что позволяет избежать частых и серьезных по последствиям столкновений, значительно облегчает расселение молодых животных в поселении (Титов, 2003).

Частота использования большим сусликом элементов прямой агрессии по сравнению с использованием элементов доминирования-подчинения мала (1 : 3), что, на наш взгляд, указывает на большую “социальность” поведения большого суслика по сравнению с другими представителями рода *Spermophilus* Поволжья.

Например, в агонистическом поведении одиночно-территориального крапчатого суслика присутствуют либо элементы прямой агрессии, либо поведение, характеризующееся неопределенностью статуса контактирующих особей. В последнем случае постоянная смена роли лидера у взаимодействующих зверьков препятствует развитию взаимодействий по схеме “доминирование-подчинение”, а сам конфликт становится непредсказуемым по результатам разрешения. Именно поэтому в большинстве случаев взаимодействия крапчатых сусликов завершаются очень быстрым выходом из них одной из особей, что приводит к сокращению времени контактов особей. Кратковременные взаимодействия зверьков, на наш взгляд, не могут способствовать выработке устойчивых ансамблей социально ориентированных поведенческих элементов у крапчатого суслика (Титов и др., 2007). У большого суслика агонистические контакты более продолжительны, а статус особей в процессе взаимодействий не изменяется.

Большая часть евроазиатских видов сусликов (например, малый, желтый, горный) характеризуются хаотичной структурой социальных отношений (Шилова, 2000). Примерами “социальных” видов можно считать лишь двух сусликов Евразии – длиннохвостого и, вероятно, берингского (Шилова и др., 1979; Попов, Вержуцкий, 1988, 1990; Шилова, Шилов, 2003). Большой суслик, по-видимому, занимает промежуточное положение между двумя названными группами видов.

Таким образом, в агонистическом поведении большого суслика хорошо просматривается основная тенденция, заключающаяся в ограничении применения элементов прямой агрессии и переводе всего столкновения во взаимодействие по схеме “доминирование-подчинение”. В целом, осо-

бенности агонистического поведения большого суслика позволяют охарактеризовать его территориальным видом рода *Spermophilus*, использующим для смягчения агрессии в контактах элементы поведения “доминирование-подчинение”.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (06-04-48957).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бокштейн Ф.М., Кучерук В.В., Туникова Н.В., 1989. Использование территории и взаимоотношения желтых сусликов (*Citellus fulvus* Licht., 1823) // Экология. № 5. С. 45–50.
- Ермаков О.А., 1996. Большой и малый суслик в Поволжье: их распространение и взаимоотношения. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с.
- Ермаков О.А., Сурин В.Л., Титов С.В., Тагиев А.Ф., Лукьяненко А.В., Формозов Н.А., 2002. Изучение гибридизации четырех видов сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) молекулярно-генетическими методами // Генетика. Т. 38. № 7. С. 950–964.
- Кучерук В.В., 1952. Количественный учет важнейших видов грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: АН СССР. С. 9–45.
- Крылова Т.В., Лысикова Н.Н., 1990. Формирование общественного поведения горного суслика (*Citellus musicus*, Rodentia, Sciuridae) в онтогенезе // Экология. № 1. С. 77–80.
- Лобков В.А., 1999. Крапчатый суслик Северо-западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. Одесса: АстроПринт. С. 81–87.
- Попов В.В., Вержуцкий Д.Б., 1988. Характеристика внутривидовых группировок длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus*) в период депрессии численности // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. Т. 93. Вып. 6. С. 47–60. – 1990. Ранневесенний период жизни длиннохвостого суслика // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 95. Вып. 3. С. 38–42.
- Попов С.В., Ильченко О.Г., 1990. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе. М. 76 с.
- Солдатова А.Н., 1962. Особенности использования территории малым сусликом в различные периоды его жизни // Зоол. журн. Т. 41. № 11. С. 1706–1713.
- Титов С.В., 1999. Взаимоотношения крапчатого и большого сусликов в недавно возникшей зоне симпатрии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с. – 2001. Пространственная структура поселений большого и крапчатого сусликов в Поволжье // Зоол. журн. Т. 80. № 6. С. 731–742. – 2003. Расселение молодых в поселениях большого и крапчатого сусликов // Экология. № 4. С. 289–295. – 2004. Репродуктивное поведение большого суслика, *Spermophilus major* (Rodentia, Sciuridae) // Зоол. журн. Т. 83. № 9. С. 1148–1159.

- Титов С.В., Ермаков О.А., Сурин В.Л., Формозов Н.А., Касаткин М.В. и др., 2005. Молекулярно-генетическая и биоакустическая диагностика больших (*Spermophilus major* Pallas, 1778) и желтых (*S. fulvus* Lichtenstein, 1823) сусликов из совместного поселения // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 110. Вып. 4. С. 72–77.
- Титов С.В., Ермаков О.А., Шмыров А.А., Кузьмин А.А., 2007. Агонистическое поведение крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*) в Поволжье // Зоол. журн. Т. 86. № 3. С. 349–359.
- Шилов И.А., 1991. Механизмы формирования и поддержания пространственно-этологической структуры популяций // Структура популяций у млекопитающих. М.: Наука. С. 65–85. – 2002. Популяционный гомеостаз // Зоол. журн. Т. 81. № 9. С. 1029–1047.
- Шилова С.А., 2000. Пространственная и социальная организация земляных белок (р. *Spermophilus*, *Xerus*, *Synomys*) как модель эколого-этологических исследований // Усп. совр. биол. Т. 120. № 6. С. 559–572.
- Шилова С.А., Шилов А.И., 2003. Некоторые черты поведения берингийского суслика (*Spermophilus parryi* Richardson, 1825) на Чукотке // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 108. Вып. 2. С. 3–8.
- Шилова С.А., Шилов А.И., Левина Л.Е., Родионова Е.И., 1979. Некоторые черты пространственно-этологической структуры популяции длинхвостого суслика (*Citellus undulatus* Pall.) и попытки ее направленного изменения // Зоол. журн. Т. 58. № 7. С. 1042–1046.
- Dunford C., 1977. Behavioral limitation of round-tailed ground squirrel // Ecology. V. 58. № 6. P. 1254–1268.
- Dobson F.S., 1983. Agonistic behavior and territoriality of the California ground squirrel // J. Mammal. V. 64. № 2. P. 218–225. – 1984. Environmental influences on sciurid mating system // The biology of ground-dwelling squirrels. L.: University of Nebraska Press, Lincoln. P. 227–249.
- Durant P., Dole J.W., Fisler G.F., 1988. Agonistic behavior of the California ground squirrel, *Spermophilus beecheyi*, at an artificial food source // Great Basin Natur. V. 48. № 1. P. 19–24.
- Ferron J., 1985. Social behavior of the golden-mantled ground squirrel (*Spermophilus lateralis*) // Can. J. Zool. V. 63. № 11. P. 2529–2533.
- Festa-Biabanet M., Boag D.A., 1982. Territoriality in adult female Columbian ground squirrels. // Can. J. Zool. V. 60. № 5. P. 1060–1066.
- McLean J.G., 1983. Paternal behaviour and killing of young in Arctic ground squirrels // Anim. Behav. V. 31. № 1. P. 32–44.
- Michener G.R., 1979. Spatial relationships and social organization of adult Richardson's ground squirrels // Can. J. Zool. V. 57. № 1. P. 125–139. – 1980. The measurement and interpretation of interaction rates: an example with adult Richardson's ground squirrels // Biol. Behav. V. 5. № 4. P. 371–384.
- Murie J.O., Harris M.A., 1978. Territoriality and dominance in male Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) // Can. J. Zool. V. 56. № 11. P. 2402–2412.
- Owings D.H., Borchert M.N., Virginia R.A., 1977. The behaviour of California ground squirrels // Anim. Behav. V. 25. № 1. P. 221–230.
- Owings D.H., Virginia R.A., Paussa D., 1979. The budgets of California ground squirrels during reproduction // South-west. Natur. V. 24. № 1. P. 191–195.
- Quanstrom W.R., 1971. Behaviour of Richardson's ground squirrel *Spermophilus richardsonii* // Anim. Behav. V. 19. № 4. P. 646–652.
- Yeaton R.I., 1972. Social behavior and social organization in Richardson's ground squirrel (*Spermophilus richardsonii*) in Saskatchewan // J. Mammal. V. 53. № 1. P. 139–147.

AGONISTIC BEHAVIOR OF THE RUSSET GROUND SQUIRREL (*SPERMOPHILUS MAJOR*, RODENTIA, SCIURIDAE)

S. V. Titov¹, A. A. Shmyrov², A. A. Kuzmin¹, O. A. Ermakov²

¹ Penza State Pedagogical University, Penza 440602, Russia

² Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia
e-mail: svtitov@yandex.ru

Specific features of the agonistic behavior in the russet ground squirrel, *Spermophilus major*, were studied in its colonies (Ul'yanovsk region) in 1997, 1998, 2003, and 2006. A detailed analysis of agonistic contacts between individuals ($n = 72$) was performed on the basis of the results obtained. There were distinguished three types of interactions: domination-subordination (31.2), direct aggression (25.0), and avoidance of interaction (43.8%). Two trends were characteristic of the animals' behavior. The first trend "stay on the place" manifested itself in the territorial character of their agonistic behavior and the avoidance of direct contacts. The second tendency consisted in the limitation of elements of direct aggression and of the domination-subordination behavior. The peculiarities of the russet ground squirrel's behavior allow characterizing this species as a territorial species of the genus *Spermophilus*, which uses elements of the behavior domination-subordination for the reduction of aggression in contacts.