

УДК 591.5+599.742.1

ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ ОСТРОВНОЙ СИНДРОМ И ЕГО ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ДРАЙВЕРЫ В ПОПУЛЯЦИИ ПЕСЦА ОСТРОВА МЕДНЫЙ

© 2023 г. М. Е. Гольцман¹, *, Е. П. Крученкова¹, Л. О. Доронина², **

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра зоологии позвоночных
Ленинские горы, 1/12, Москва, 119234 Россия

²Институт экспериментальной патологии, Университет Мюнстера
Фон-Эсмарх-Штрассе, 56, Мюнстер, 48149 Германия

*E-mail: migolts@gmail.com

**E-mail: doronina@uni-muenster.de

Поступила в редакцию 14.08.2022 г.

После доработки 01.12.2022 г.

Принята к публикации 11.01.2023 г.

У рептилий, птиц и млекопитающих, обитателей океанических островов, происходит изменение многих черт биологии, получившее название “островной синдром”. Поведенческий аспект этих изменений слабо изучен. На основании 40-летнего изучения биологии песца на о-ве Медном мы показываем, что у островитян, по сравнению с материковыми песцами, меньше участки обитания и подвижность внутри участков; на порядок меньше дистанции расселения; выше родительский вклад и появляется кооперация в уходе за выводком. При этом островитяне значительно менее осторожны по отношению к человеку. Эти черты соответствуют признакам островного синдрома. С другой стороны, в противоположность тому, что обнаруживается в большинстве островных популяций, у медновских песцов сильнее проявляется территориальность, видимо, в ответ на возросший риск инфантицида. Кроме того, в отличие от материковых, в популяции Медного ясно выражен половой диморфизм в расселении с натальных участков и наследование участков обитания по материнской линии. Уход самцов за границу расселения сестер можно рассматривать как механизм избегания инбридинга. Сравнение с популяциями лис (*Urocyon littoralis*) на Нормандских островах (Южная Калифорния) позволяет предположить, что эти черты эволюционировали под действием специфических для о-ва Медный экологических драйверов — пятнистого и стабильного распределения ресурсов. Эти же особенности распределения ресурсов привели к усилению еще одного драйвера — “социального ландшафта” — и к появлению нового поведенческого метапризнака островной популяции — консерватизма в пространственном, репродуктивном и фуражировочном поведении.

DOI: 10.31857/S0044459623010049, EDN: ANBJRE

Хотя острова занимают менее 7% суши, на них обитает пятая часть всех современных видов наземных животных и растений (Fernández-Palacios et al., 2021). Эволюционные изменения на островах происходят значительно быстрее, чем на материке, в результате упрощенности экосистем, замкнутости, небольших размеров и высокой плотности популяций (MacArthur, Wilson, 1963). Благодаря уникальной эволюционной истории каждого острова и географической изолированности, океанические острова рассматриваются как природные лаборатории естественного биоразнообразия и музеи исчезающих эволюционных линий (Gibson et al., 2017; Whittaker et al., 2017). На островах особенно удобно проводить эко-эволюционные исследования (MacArthur, Wilson, 1963).

Сравнительный анализ островных и материковых видов позволил обнаружить комплекс морфологических, физиологических и поведенческих изменений, который получил название “островной синдром” (Adler, Levins, 1994). Наиболее исследованная из морфологических особенностей — изменение размеров тела в соответствии с так называемым островным правилом: мелкие позвоночные в ходе эволюции на островах становятся крупнее своих материковых сородичей, а крупные — мельче (Foster, 1964; Benítez-López et al., 2021). Изменяются характеристики локомоторного аппарата, например, у островных птиц уменьшаются летательные мышцы и удлиняются ноги, у некоторых видов редуцируются крылья (Wright et al., 2016), изменяется челюстной аппарат (Renaud, Auffray, 2010; Parmenter et al., 2022), происходят изменения в метаболизме

(McNab, 1994; Blanco et al., 2014) и иммунной системе (O'Connor et al., 2018). Меняются генетические (Funk et al., 2016) и демографические (Adler, Levins, 1994; Crespin et al., 2012) параметры популяции. Естественно, что все эти характеристики базируются на изменениях поведения, которое определяет и генетическую, и морфологическую траекторию эволюционного развития (см., напр., Royauté et al., 2020). Однако поведенческая составляющая островного синдрома — возможно, наиболее интересный его аспект — остается наименее изученной.

При анализе поведенческих отличий островитян можно выделить два основных подхода. Первый заключается в проверке выраженности уже найденных или предполагаемых особенностей. Например, безбоязненного отношения к человеку, известного еще по наблюдениям Дарвина 1831—1836 гг. (Дарвин, 1941). Некоторые другие поведенческие отличия островитян не столь очевидны, но их можно предположить, исходя из умозрительных представлений о том, что должно происходить при увеличении популяционной плотности, ограничении пространства и отсутствии хищников. Например, изменение таких персональных черт, как агрессивность, социальность, активность, тенденция к исследованию и когнитивные способности (см. обзор Gavrilidi et al., 2022). Однако возможности проверки гипотез об изменении этих черт и интерпретация их связей с экологией ограничены по двум причинам. Во-первых, многие анализируемые характеристики (например, внутривидовая агрессивность, активность, тенденция к исследованию) недостаточно формально определены, так как основаны на разнородных представлениях разных авторов. По этой причине их трудно измерить и тем более сравнить. Во-вторых, эти характеристики очень вариабельны и нестабильны — они меняются с возрастом, репродуктивным и социальным статусом и зависят от экологического контекста. Несмотря на эти трудности, некоторые из них, например “агрессивность”, определяются *ad hoc* и успешно исследуются в островных популяциях с помощью комбинации полевых и лабораторных методов (напр., Baier, Hoekstra, 2019).

Другой подход основан на долговременном и комплексном изучении параметров жизненного цикла, экологии и поведения многих поколений индивидуально распознаваемых особей и разных сторон биологии популяции. Это дает возможность не только оценить индивидуальную, возрастную и контекстную изменчивость, но и выявлять новые, до этого неизвестные характеристики популяции и их связи с экологическими драйверами. Междисциплинарные долговременные исследования отдельной популяции трудоемки и затратны, но они дают наиболее полную картину

поведенческих изменений, их взаимосвязанности и функций. Они позволяют найти новые, априорно неизвестные релевантные поведенческие переменные, уточнить предполагаемые драйверы и включить в рассмотрение более детальную картину жизненного цикла (Clutton-Brock, Sheldon, 2010).

Цель настоящей работы — на основании 40-летнего опыта изучения островной популяции песца описать изменения в поведении, традиционно рассматриваемые при изучении островного синдрома, а именно паттернов использования пространства, системы репродуктивных связей и отношения к людям. Сравнивая биологию двух таксономически и экологически близких островных форм — медновских песцов и калифорнийских лис, — мы попытаемся показать, что изменения ключевых характеристик популяции могут произойти не как прямое следствие островной изоляции, а из-за специфики экологических условий на данном острове, а значит, эти изменения могут быть разнонаправленными на разных островах. Помимо этого, мы попытаемся обосновать выделение новой популяционной метахарактеристики — консерватизма в пространственном, социальном и фуражировочном поведении — и связать ее с новым для изучения островного синдрома драйвером — действием социального ландшафта.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПЕСЦА НА О-ВЕ МЕДНОМ И ОСНОВНЫЕ ДРАЙВЕРЫ, МЕНЯЮЩИЕ ЕГО БИОЛОГИЮ

Ареал песца (*Vulpes lagopus*) циркумполярно охватывает тундровые зоны Северной Америки, Азии и Европы. Песец отлично адаптирован к условиям Арктики, к экстремально низким температурам, передвижениям на огромные дистанции по льду, длительным голодовкам и использованию пищевых источников, обилие которых меняется по сезонам и годам. Все материковые популяции песца, как и популяции арктических островов, соединяются генными потоками (Dalen et al., 2005; Geffen et al., 2007). Однако на самом юге ареала, в Северной Пацифике на Командорских островах, существуют две изолированные островные популяции, представляющие два эндемичных подвида (Огнев, 1931; Гептнер, 1967): *V. lagopus beringensis* Merriam, 1902 на о-ве Беринга и *V. l. seminovi* Ognev, 1921 на о-ве Медном. Оба островных подвида далеко дивергировали от материкового песца и генетически (Джикия и др., 2007; Ploshnitsa et al., 2012), и морфологически (Огнев, 1931; Цалкин, 1944; Нанова, 2021).

Открытые в 1741 г. экспедицией Витуса Беринга Командорские острова расположены на западной оконечности Алеутской островной дуги, примерно в 175 км от побережья Камчатки. Остров Мед-

ный в 9 раз меньше о-ва Беринга и более удален от Камчатки. Его площадь около 186 км², длина около 55 км и ширина от 0.35 до 7.5 км. Климат на Командорах относительно мягкий со средней температурой –4°C в январе и 11°C в августе, но с сильными ветрами и почти постоянным туманом (Пономарева, Исаченкова, 1991). Благодаря очень высокой продуктивности океана, у побережья о-ва Медный скапливается большое количество морских позвоночных. Весной здесь образуются репродуктивные лежбища северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) и сивуча (*Eumetopias jubatus*). В прибрежных водах обитают популяции каланов (*Enhydra lutris*) и островного тюленя (*Phoca vitulina stejnegeri*), акваторию островов постоянно посещают киты (Мамаев, 2010). До второй половины XVIII в. здесь обитала популяция стеллеровой морской коровы (*Hydrodamalis gigas*), которая была уничтожена в первые десятилетия колонизации острова. Единственные наземные млекопитающие на острове – песцы. На береговых обрывах острова расположены большие колонии морских птиц – глупыша (*Fulmarus glacialis*), кайр (*Uria aalge* и *U. lomvia*), бакланов (*Phalacrocorax pelagicus* и *Ph. urile*), моевок (*Rissa tridactyla* и *R. brevirostris*) и других видов. Колониальные морские птицы, их яйца и птенцы, морские беспозвоночные, трупы морских зверей, выбрасываемые океаном или остающиеся на репродуктивных лежбищах, используются песцами на протяжении сотен поколений. Все источники пищевых ресурсов песца располагаются пятнами вдоль 165-километровой береговой линии: колонии морских птиц; репродуктивные лежбища котиков и сивучей; скопления беспозвоночных в бухтах с богатой литоралью, где песцы добывают их во время отлива. Все эти пищевые источники не меняют своего расположения многие десятки лет и сезонные изменения их обилия высоко предсказуемы (Гольцман и др., 2010). Такое распределение ресурсов – одна из главных черт, отличающих экологию островного песца. На материке, особенно в тундре вдали от побережья, песцы питаются мышевидными грызунами, птицами и их яйцами, зайцами и трупами северных оленей. Распределение и обилие этих ресурсов сильно меняется и по сезонам, и из года в год. В прибрежных районах с большими колониями птиц источники пищевых ресурсов песца становятся более предсказуемыми и обильными (Tannerfeldt, Angerbjorn, 1996; Eide et al., 2011).

Так как о-в Медный расположен в незамерзающей части Берингова моря, популяция практически полностью изолирована и недоступна для иммиграции. А.И. Черский (1920) писал, что по воспоминаниям старожилов было два случая заноса белых песцов в 1873 и в 1892 гг., однако ни в XX в. (Черский, 1920; Ильина, 1950; наши данные), ни в XXI в. (наши данные), когда за популя-

цией велись постоянные наблюдения, ни белых песцов, ни песцов с характерным изменением окраски, встречающихся на о-ве Беринга, на Медном не регистрировали.

О размерах популяции песца на о-ве Медный со времен открытия Командорских островов в середине XVIII в. до второй половины XX в. можно судить по документированным объемам промысла (см., напр., Ильина, 1950). Как показывает ретроспективное моделирование динамики численности (наши неопубл. данные), численность популяции в предпромысловый период (начало декабря) с 1868 по 1965 год была около 800 животных, хотя в некоторые годы значительно превышала 1000. То есть эффективная численность популяции даже в годы максимального подъема была очень низкой (о соотношении реальной и эффективной популяционной численности см., напр., Creel, 1998). При этом из-за небольшой площади острова плотность популяции песца была и остается необычайно высокой. На большей части ареала на материке она не достигает двух активных нор на 100 км² и только в особенно богатых пищевыми ресурсами местах может подниматься до 10–15 нор. На Медном в середине XX в. плотность активных нор была около 70–80 на 100 км², а после 1994 г. – около 20 (Goltsman et al., 2005a).

Длительная изоляция маленькой популяции привела к снижению генетического полиморфизма. На Медном к началу XX в. было полностью утрачено разнообразие гаплотипов D-петли мтДНК и в значительной степени – разнообразие микросателлитов и генов главного комплекса гистосовместимости (ГКГ). В конце 70-х годов популяция Медного из-за эпизоотии ушной чесотки прошла через глубокий спад численности, и это привело к еще большей утрате генетического разнообразия (исчезновению 5 из 17 аллелей в 9 микросателлитных локусах) и к полной утрате разнообразия антигенсвязывающего региона II класса ГКГ (Ploshnitsa et al., 2012, 2013). Эти генетические потери, видимо, резко понизили иммунорезистентность медновских песцов (Бочарова, Гольцман, 2008).

Таким образом, наиболее значительные отличия экологических условий существования островной популяции песцов сводятся к следующим: (1) обилие, высокая пространственно-временная предсказуемость и пятнистость распределения ресурсов; (2) ограниченное океаническими водами и небольшое по размерам пространство, отсутствие путей для расселения за пределы острова; (3) отсутствие притока генов из других популяций; (4) отсутствие хищников и сниженная межвидовая конкуренция (Гольцман и др., 2003).

На изменения биологии островного песца, несомненно, влияли специфические внутривидовые факторы: (1) сверхвысокая плотность

популяции и, как следствие, (2) высокая внутривидовая конкуренция за места для размножения; (3) высокий риск инфантицида; (4) повышенный риск инбридинга.

ИЗМЕНЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ

Размеры участков обитания. Средний размер летнего участка обитания у материковых песцов лежит в широком диапазоне от 4 до 125 км² (Fraford, Prestrud, 1992; Anthony, 1997; Pletenev et al., 2021). Размеры участков обитания песцов на тихоокеанских островах, где проводили такие исследования (Медном, Беринга и Св. Павла), гораздо меньше — от 0.1 до 4 км² (White, 1992; Pletenev et al., 2021; наши неопубл. данные).

Подвижность островных песцов в пределах участка обитания также значительно меньше, чем у материковых сородичей. Средний суточный ход у трех самок из одной семьи, двух лактирующих и помощницы, измеренный по данным GPS-ошейников, на Медном был 12.5 км ($n = 3$; наши неопубл. данные). На о-ве Беринга средний суточный ход у территориальных песцов — около 9.5 км ($n = 11$) (Плетенёв, 2017). Средний суточный ход материкового песца на о-ве Байлот (Нунавут, Канада) был гораздо больше — 51.9 км ($n = 8$) (Poulin et al., 2021). На о-ве Байлот были использованы сходные методы GPS-регистрации с примерно таким же интервалом фиксации, как на о-вах Беринга и Медный (4–5 мин). Так же как на о-ве Беринга, измерения на Байлоте проводили в сезон репродукции у территориальных самцов и самок, примерно половина из которых участвовала в размножении.

Дистанции расселения. Материковый песец — один из самых подвижных наземных хищников. Дистанции его расселения сильно варьируют и зависят от пространственно-временной динамики распределения пищевых ресурсов (Шиляева, 1971; Lai et al., 2017). В тундровых районах песцы, питающиеся мышевидными грызунами, расходятся на большие расстояния от мест репродукции (так называемые миграции песцов). В годы спада численности грызунов расселяющиеся песцы проходят многие сотни километров. Например, на Ямале в 1937 и 1939 гг. меченные ушными метками щенки — самец и самка — через 4.5 мес. были обнаружены в 900 км от места мечения, а еще два самца ушли в разных направлениях на 1000 и на 900 км от места мечения (Сдобников, 1940). Меченные в 2009 г. на о-ве Байлот спутниковыми ошейниками взрослые самец и самка из разных семей с февраля по июль прошли расстояния не менее 4599 км (самка) и 2193 км (самец). Скорость передвижения самки достигала 90 км в день, самца — 88 км (Tarroux et al., 2010). Молодая

самка, также меченная ошейником со спутниковой связью, преодолела расстояние около 4500 км, перейдя со Шпицбергена на остров Элсмир (Нунавут, Канада). В среднем она проходила 46 км в день, максимально — 155 км (Fuglei, Tarroux, 2019). На о-ве Медный, вся длина которого 55 км, дистанции расселения, т.е. расстояние от нательной норы до места репродукции, составляют около 3–6 км (Goltsman et al., 2005a). Оценить вариативность дистанций расселения материкового песца в разных частях ареала невозможно из-за отсутствия данных, дистанции меняются из года в год и зависят от местообитания, состояния ресурсов и локальной плотности популяции (см., напр., Tannerfeldt, Angerbjörn, 1996; Strand et al., 2000). К тому же, на материке все расстояния измеряли от места мечения до места поимки, а не до места последующего размножения, поэтому считать их дистанцией нательного расселения, строго говоря, нельзя. Однако и без точных статистических оценок очевидно, что и среднее значение, и коэффициент вариации дистанции расселения на материке в сотни раз отличаются от таковых на островах.

Половой диморфизм в расселении. Хотя вышеперечисленные особенности пространственного поведения островного песца резко отличают его от материкового, пожалуй, наиболее сильное отличие — выраженный половой диморфизм в паттернах расселения и нательная филопатрия самок. На Медном самки размножаются, как правило, на нательном участке или участке, смежном с ним, что резко контрастирует с поведением самцов, в подавляющем большинстве покидающих нательные участки. Средняя дистанция расселения самок, покинувших свои нательные участки, около 3 км, а средняя дистанция расселения самцов — около 6 км (Goltsman et al., 2005a). Таким образом, несмотря на очень короткие дистанции расселения, самцы размножаются за границей зоны расселения своих сестер. Половой диморфизм в расселении с нательных участков, который, видимо, обеспечивает избегание инбридинга, отражает изменения в общей системе репродуктивных связей и предполагает разницу в затратах на уход с нательного участка между самцами и самками. Что касается материковых песцов, то, судя по опубликованным результатам мечения, нет оснований считать, что один пол более филопатричен или, напротив, более склонен к миграциям, чем другой (см., напр., Tannerfeldt, Angerbjörn, 1996; Strand et al., 2000). По крайней мере, в миграционных процессах участвуют и самцы, и самки, уходя с мест мечения часто на сотни и тысячи километров. В то же время исследование генетической структуры популяции песца Шпицбергена выявило у близкородственных самок тенденцию при расселении держаться ближе друг к другу, эта тенденция менее выражена у самцов. Это поз-

воляет предположить большую склонность к филопатрии у самок (Ehrich et al., 2012).

Половой диморфизм в дистанциях расселения широко распространен среди позвоночных (Greenwood, 1980; Dobson, 1982) и рассматривается как один из ключевых параметров эволюционной истории. Механизмы его формирования до сих пор малопонятны, хотя им посвящены десятки влиятельных работ (Dobson, 2013). Наиболее популярные эволюционные модели предполагают действие нескольких взаимосвязанных факторов: системы репродуктивных связей (моно- или полигамия), избегание инбридинга, конкуренции за ресурсы и партнера, кооперации/конкуренции между родственниками (Clutton-Brock, 1989; Lawson Handley, Perrin, 2007; Li, Kokko, 2019). Появление его в популяции Медного, причем в очень отчетливой форме, контрастирующей с паттернами поведения материковых сородичей, несомненно, заслуживает дальнейшего тщательного изучения.

ИЗМЕНЕНИЯ В РЕПРОДУКТИВНОМ ПОВЕДЕНИИ

Высокая частота образования сложных семей.

На материке семья песцов, как правило, состоит из пары взрослых, хотя может включать и дополнительных членов обоего пола (Овсяников, 1993; Strand et al., 2000; Norén et al., 2012). На Медном около половины семей включают от трех до шести взрослых (Kruchenkova et al., 2009). При этом в подавляющем большинстве случаев это один самец и объединенные близким родством самки. Чаще всего семья увеличивается благодаря тому, что в ней, как неразмножающаяся помощница, остается дочь из прошлогоднего выводка. Часто совместно размножаются две сестры или мать и дочери.

Территориальность и инфантицид, кооперация в охране выводков и тенденции к социальности. Репродуктивные участки командорских песцов эксклюзивны, в отличие от значительно перекрывающихся участков песцов на материке (Pletenev et al., 2021). Усиление территориальности противоположно ожидаемому, если исходить из данных по островным популяциям грызунов (Stamps, Buechner, 1985; Adler, Levins, 1994), у которых островной синдром включает понижение территориальности и агрессивности к соседям. Возможная причина высокой территориальности песцов на Медном в том, что высокая популяционная плотность и внутривидовая конкуренция приводят к увеличению риска инфантицида. Хотя собрать прямые данные, статистически подтверждающие это утверждение, очень трудно, в его пользу можно привести следующие аргументы. Во-первых, мы часто находили щенков, погибших, как показывало вскрытие, от единственного

укуса в основание черепа. Иногда погибших щенков обнаруживали сразу после проникновения на участок песка-интродера. Во-вторых, песцы интенсивно охраняют свои участки обитания от проникновения конспецификов, и особенно интенсивно охраняется место нахождения щенков. В бюджете активности медновских песцов охране щенков отводится наибольшая доля времени (Kruchenkova et al., 2009). Изгнание чужака всегда носит очень жесткую форму, если хозяину удастся догнать его, то неминуемо следует атака. Схватка не прекращается до тех пор, пока чужак не сумеет вырваться и стремглав покинуть участок. Жесткая территориальность песцов в репродуктивный период контрастирует с терпимостью к пространственной близости сородичей зимой и вне репродуктивного участка. Зимой возле выброшенных туш морских млекопитающих или на антропогенных пищевых пятнах за границами семейной территории могут собираться десятки песцов. Поэтому обсуждение часто возникающего вопроса, изменяется ли «агрессивность к сородичам» у островных видов (Gavrilidi et al., 2022), сильно зависит от биологического контекста, в котором рассматривается эта характеристика.

Так как в заботе о щенках могут принимать участие все члены расширенной семьи, а выводки у островных песцов меньше, чем у материковых (Goltsman et al., 2005a), совокупный вклад родителей и помощников, т.е. время, энергия и ресурсы, затрачиваемые взрослыми членами семьи на выкармливание щенка, в островной популяции очень высок. Действительно, щенки — самая уязвимая возрастная когорта, и, как показывает моделирование, популяционная динамика очень чувствительна к выживаемости щенков (Гольцман и др., 2018). Размеры семьи негативно коррелируют с вероятностью, что щенки могут остаться без охраны, и положительно — с числом взрослых, одновременно присутствующих около норы. В простых семьях с парой взрослых животных временное отсутствие взрослых возле норы случается значительно чаще, чем в семьях с помощниками или несколькими лактирующими самками. При этом защитная реакция присутствующих около норы резидентов (окрикивание и преследование интродера) проявляется значительно интенсивнее, если около норы присутствует двое или больше песцов (Kruchenkova et al., 2009). Если на материке дополнительными членами семьи часто бывают самцы, и они практически не принимают участия в уходе за щенками (Strand et al., 2000), то на Медном дополнительные члены семьи, за очень редким исключением, — родственные самки, ухаживающие за выводком наравне с родителями. Высокий уровень кооперации между ними — видимо, отличительная черта островных песцов. Интересно, что кооперация проявляется прежде всего в охране щенков и снабжении их

пищей. Как и на материке, песцы на Медном разыскивают корм поодиночке, также поодиночке охотятся на птиц и детенышей котиков. Наблюдения, когда двое или несколько песцов согласованно действуют на охоте, очень редки. При этом в родительском поведении кооперация повседневно. Она проявляется в разделении ролей при уходе за щенками и в согласованных приносах корма. Например, некоторые члены семьи, обычно самец и помощники, могут вообще не заходить в нору к щенкам и, принося корм, вызывают характерным звуком-кудахтаньем на поверхность норы щенков или находящуюся в норе самку, которая передает добычу щенкам. Зачастую охотящиеся члены семьи издали вызывают взрослого, ухаживающего за щенками, и передают ему корм в нескольких десятках метров от норы. Охраняющая щенков самка, заметив самца-интродукера, часто не атакует его сама, а криками вызывает самца, который может находиться на отдаленном конце участка (Goltzman et al., 2005a; Kruchenkova et al., 2009). Вклады членов репродуктивной группы в выращивание щенков дифференцированы и различаются в разных семьях в зависимости от состава семей, расположения ресурсов и взаимоотношений с соседями (Крученкова, Гольцман, 1994).

Таким образом, в основе специфики репродуктивной экологии островного песца лежит не просто увеличение вклада родителей и родичей в усиленную охрану выводка, а кооперация и диверсификация вкладов всех членов семейной группы, наиболее ярко демонстрирующие усиливающуюся тенденцию к социальности.

ОТНОШЕНИЕ К ЧЕЛОВЕКУ

Уменьшение осторожности в присутствии потенциальной опасности, уменьшение дистанции бегства и повышение смелости (*boldness*) отмечается у многих островных видов (*island tameness*) (Gavrilidi et al., 2022). Хотя никаких специальных исследований не проводилось, по нашему впечатлению в популяции Медного, точно так же как и в популяции о-вов Ушишира (Курильские острова, на которых более ста лет назад выпущены песцы с о-ва Медный), песцы наиболее толерантны к присутствию людей, и дистанция бегства у них по крайней мере на порядок меньше, чем, например, у песцов в Ненецком округе (наши неопубл. данные). Вполне возможно, что справедлива обычно принятая трактовка потери осторожности как следствие отсутствия на островах хищников. В “Журнале плавания с Берингом” в 1741 г. Г.В. Стеллер очень выразительно описал встречи с песцами на о-ве Беринга через несколько дней после первой высадки на остров: “Песцы, которых было теперь среди нас бесчисленное множество, привыкли к виду людей и, против

обычая и природы, стали настолько зловредны, что растаскивали наш багаж, ели кожаные мешки, разбрасывали провиант, у одного утащили башмаки, у другого — чулки и штаны, перчатки, куртки, которые валялись под открытым небом, и по недостатку здоровых людей, лишены были охраны. Они воровали даже железные и иные предметы, которые им были без надобности. Не было такого, к чему они не принялись бы и не украли...” (Стеллер, 1995, с. 107).

Сейчас, после двухвекового, очень интенсивного промысла песца, такое поведение встречается очень редко. Тем не менее в июле 1976 г., когда промысловики привезли нам несколько туш морских котиков, ночью наш домик, рядом с которым жила большая семья песцов, подвергся буквально штурму. Песцы, несмотря на присутствие в доме людей, прогрызли деревянную дверь и выбили стеклянное окно в комнату. Интересно, что после одного—двух часов непрерывной атаки, в которой участвовало несколько песцов, она внезапно, как по команде, прервалась и больше в ту ночь не возобновлялась.

Часто во время фуражировочных обходов побережья песцы при встрече подпускают человека практически вплотную, а при повторных встречах иногда даже пытаются играть с ним. Особенно это характерно для животных, не размножающихся в данном году. Охраняющие выводок песцы обычно пытаются прогнать зашедшего в охраняемую зону человека, окрикивая его и даже слегка покусывая за ноги. По мере приближения человека к выводку, окрикивание становится интенсивнее, а при удалении сменяется территориальным лаем. Это поведение очень похоже на территориальное поведение при проникновении на участок чужого песца, хотя последнего атакуют гораздо более агрессивно.

СРАВНЕНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ ПОВЕДЕНИЯ У МЕДНОВСКИХ ПЕСЦОВ И КАЛИФОРНИЙСКИХ ОСТРОВНЫХ ЛИС. ПОЧЕМУ ДВА ВИДА ВЫБРАЛИ РАЗНЫЕ СТРАТЕГИИ РАССЕЛЕНИЯ С НАТАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ

До настоящего времени из семейства псовых сохранились только две формы островных эндемиков, с плейстоцена изолированных на океанических островах. Это песцы на островах Северной Пацифики (Geffen et al., 2007) и калифорнийские островные лисы (*Urocyon littoralis*). Лисы сохранились в шести популяциях, каждая из которых представляет уникальный подвид, занимающий один из Нормандских островов (Channel Islands) у побережья Южной Калифорнии (Coonan et al., 2010). Островные популяции и песцов, и лис сформировались при сходных экологических условиях: (1) полная изоляция; (2) обильная пи-

щевая база, позволяющая поддерживать плотность популяции гораздо большую, чем плотность популяций у материковых сородичей; (3) смена основных пищевых объектов; (4) отсутствие на островах нативных хищников. Видимо, это определило сходство в результирующих изменениях биологии: (1) в островных популяциях обоих видов значительно изменились размеры тела (Wayne et al., 1991; Goltzman et al., 2005a); (2) резко снизился генетический полиморфизм (Ploshnitsa et al., 2012, 2013; Robinson et al., 2016); (3) упала иммунорезистентность (Бочарова, Гольцман, 2008; Ploshnitsa et al., 2012; Robinson et al., 2016); (4) уменьшились участки обитания (Roemer et al., 2001; Pletenev et al., 2021); (5) уменьшились дистанции расселения (Roemer et al., 2001; Goltzman et al., 2005a); (6) уменьшилась подвижность внутри участка обитания (Coonan et al., 2010; Плетенёв, 2017). Эти сходные черты в изменении биологии свидетельствуют о валидности концепции островного синдрома и согласуются с уже имеющимися данными по другим видам позвоночных.

Однако различия в изменении биологии двух островных видов не менее очевидны и интересны. Во-первых, на Медном песцы стали значительно крупнее своих материковых сородичей (на 40–60% по массе тела; Гольцман и др., 2003; Goltzman et al., 2005a), а лисы на Нормандских островах стали примерно на столько же мельче (Wayne et al., 1991; Crooks, 1994). Во-вторых, у островных песцов появился сильный половой диморфизм в расселении с натальных участков и наследование участков обитания самками. У калифорнийских лис половых различий ни в дистанциях при натальном расселении, ни в наследовании участков не обнаружено (Roemer et al., 2001; Coonan et al., 2010).

Эти различия замечательны тем, что они тесно связаны с ресурсной базой — объектами питания и распределением пищевых источников. На Медном песцы включили в рацион объекты крупные и обладающие жестким внешним покровом, т.е. трупы морских млекопитающих и морских беспозвоночных (Гольцман и др., 2010), это привело к укрупнению и значительным изменениям черепа (Цалкин, 1944) и увеличению размеров тела. В противоположность этому, на Нормандских островах лисы стали питаться более мелкими объектами, чем их материковые сородичи (Cypher et al., 2014). Такая связь размеров тела с объектами питания относительно понятна, хотя изменение размеров тела в сторону гигантизма или карликовости, вероятно, зависит не только от объектов питания, но и от других экологических драйверов, например, межвидовой и внутривидовой конкуренции.

Связь распределения пищевых ресурсов с паттернами натального расселения интуитивно не

столь понятна, поскольку она не прямая, а опосредована через сложные социальные механизмы. Многие модели, хорошо согласующиеся с эмпирическими данными, показывают, что распределение пищевых ресурсов определяет пространственное поведение, репродуктивные и социальные связи и оказывает глубокое влияние на всю экологию и траекторию эволюции вида (Crook, 1965; Slobodchikoff, 1988; Johnson et al., 2002).

Контрастирующее различие в распределении ресурсов, используемых медновскими песцами и калифорнийскими островными лисами, может служить основой для анализа различий в стратегиях расселения. На Медном ресурсы песка пятнами располагаются вдоль береговой линии (Goltzman et al., 2005b). Пространственное расположение богатых ресурсных пятен исключительно стабильно — они существуют на протяжении десятков и сотен поколений песцов. На Нормандских островах распределение мелких пищевых объектов лис (насекомые, ящерицы, грызуны) гомотенное и дисперсное (Cypher et al., 2014). Богатство пищевого пятна позволяет репродуктивной паре песцов увеличить семейную группу, присоединяя родственников (Johnson et al., 2002). А неизменность пространственного расположения пятна и высокая предсказуемость его функционирования превращает доступ к нему в ценное наследство, особенно в условиях высокой конкуренции. Однако наследование используемого участка должно сопровождаться уходом с него либо самцов, либо самок, чтобы избежать инбридинга. На выбор, какой пол должен стать расселяющимся, могли повлиять два фактора. Во-первых, изначально большая склонность самок к филопатрии и к поддержанию пространственной близости с близкородственными самками (Ehrlich et al., 2012), и во-вторых, исходный половой диморфизм в размерах тела, выраженный и у материкового песка (Goltzman et al., 2005a). Переселение опасно и энергозатратно, поэтому с позиций кин-отбора половой диморфизм в размерах приводит к различиям между полами в рисках и затратах ухода с натального участка (Li, Kokko, 2018). Как показывают результаты анализа коэволюции диморфизма в расселении и различных характеристик жизненного цикла, половой диморфизм в расселении у 257 видов животных наиболее сильно связан с половым диморфизмом в размерах тела и с ростом кооперации родственников при уходе за детенышами (Trochet et al., 2016).

РОЛЬ СОЦИАЛЬНОГО ЛАНДШАФТА И КОНСЕРВАТИЗМ В ПОВЕДЕНИИ ПЕСЦА

Как в классических экологических работах, так и в теоретических моделях, распределение пищевых ресурсов рассматривается как главный

драйвер, формирующий фуражировочное и социальное поведение (Наумов, 1948; Johnson et al., 2002). Однако на выбор мест для постоянного обитания и размножения, на стратегии расселения и репродукции не меньшее влияние оказывает аспект среды, создаваемый самими животными — “социальный ландшафт” — распределение обитаемых участков, близких родственников, персональные взаимоотношения с соседями, составы семей, организация охраны выводков, локальные вариации плотности поселения. Все эти факторы организуют поведение песцов в не меньшей степени, чем внешние экологические условия.

Остров Медный на протяжении тысячелетий фактически представляет единое поселение песца, в котором все участки обитания, по крайней мере последовательно, через соседей, связаны друг с другом. Использование территории этого поселения, т.е. выбор места для размножения, охоты, сбора корма и передвижения вдоль острова, регулируется социальными факторами, а не только распределением ресурсов и физическими препятствиями. Даже при современной низкой плотности популяции основные затраты времени в репродуктивный период у взрослых определяются не столько величинами фуражировочных дистанций, сколько заботой о выводке, размерами и расположением наиболее охраняемых зон внутри участка обитания, возможностями проникновения интродуцентов и взаимоотношениями с соседями (Наумов и др., 1981; Крученкова, Гольцман, 1994; Kruchenkova et al., 2009). Об энергозатратах на территориальное поведение можно судить по высокой частоте территориальных демонстраций. Например, в одной из семей они совершались 2.6 раза в час (440 ч наблюдений), в другой — 1.1 раз (253 ч) (Крученкова и др., 2003) и, как правило, в одних и тех же местах. В результате вдоль основных троп, возле нор и на площадках территориальных демонстраций, благодаря изменению почвы, возникли травянистые кочки. Такие “информационные посты” — холмики примерно 30 см высотой и 30–80 см в диаметре (Наумов и др., 1981; Goltzman et al., 2005a) — образуют на Медном сетевую структуру. Преобразование физического ландшафта, благодаря зоогенному изменению почвы и растительности, сформировало уникальную информационную систему, используемую многими поколениями песцов.

Поддержанию социального ландшафта способствует консерватизм пространственного поведения островного песца. После формирования семьи и первого размножения семья, как правило, сохраняется до смерти одного из партнеров. Смена участка после первой репродукции происходит редко, если не считать изменений его конфигурации на периферии. Даже не размножающиеся в данный сезон песцы обычно сохраняют те участки, на которых они размножались в преды-

дущие годы (наши неопубл. данные). Хотя из-за отсутствия данных мы не можем оценить, в какой степени пространственный консерватизм свойственен материковому песцу, однако можем с уверенностью утверждать, что у островного он выражен очень сильно. Участки песца на Медном передаются по материнской линии благодаря выраженной натальной филопатрии самок, и одни и те же укрытия для выводков используются из года в год. Норы и тропы к ним поддерживаются сотни лет. Таким образом, неизменность расположения укрытий создает “якоря” для местонахождений выводка — базовой системообразующей части репродуктивного участка. С другой стороны, обратная положительная связь от сохраняющейся из поколения в поколение сети информационных постов способствует консервативности пространственного поведения.

Высоко предсказуемое в пространстве и времени расположение пищевых источников определяет не только консерватизм в использовании участка, но и консерватизм в выборе пищевых объектов. Ярким примером этого являются сохраняющиеся поколениями традиции в предпочтении определенных видов птиц, а также потеря пищевой традиции (почти полное прекращение использования лежбищ северного морского котика) после прохождения популяции песца через демографическое бутылочное горлышко (Гольцман и др., 2010).

Хотя образование ландшафтных информационных сетей послужило основой для создания концепции “сигнального поля” Н.П. Наумовым (Наумов, 1972; Ванисова, Никольский, 2012; Никольский и др., 2013) и, в определенной степени, концепции “привлекательности сородичей для выбора биотопа” (*conspecific attraction for habitat selection*) (Schmidt et al., 2010; Buxton et al., 2020), роль социального ландшафта в эволюционной экологии поведения только начинает исследоваться (Formica, Tuttle, 2009; Wey et al., 2015; Grenier-Potvin et al., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Длительная островная изоляция, несомненно, приводит к изменению многих поведенческих характеристик. Эти изменения взаимосвязаны, и их можно рассматривать как единый синдром. Формирование островного синдрома происходит под воздействием многих экологических драйверов, которые действуют не просто на отдельный поведенческий признак, а на всю систему. Мы полагаем, что для понимания специфики формирования поведения островитян длительные полевые исследования с прослеживанием индивидуальных судеб животных не заменимы никакими другими. Изучение персональных черт на популяционном уровне нуждается не только в оценке воз-

растной и индивидуальной изменчивости измеряемых характеристик, но и релевантных описаниях экологического контекста. И то, и другое можно получить только при междисциплинарных долговременных исследованиях. Только с помощью такого подхода можно найти изменения ключевых характеристик жизненного цикла, таких как половой диморфизм в расселении или наследование участков обитания. Только при изучении поведения многих поколений можно обнаружить такие тенденции, как высокий уровень консерватизма — метапеременную, обсуждение которой в связи с островным синдромом мы в литературе не встречали.

БЛАГОДАРНОСТИ

Данные для этого исследования собирали начиная с 1976 г., за эти годы многие организации, и в первую очередь РФФИ и МГУ, финансировали эти работы, в которых принимали участие десятки студентов и аспирантов МГУ. Всем им мы приносим глубокую благодарность. Полевой сбор данных не мог бы состояться без помощи руководства Командорского заповедника, сотрудники которого всегда оказывали нам всемерное содействие в логистике и организации работ. Наши друзья и коллеги с Камчатки, специалисты по морским млекопитающим, не только оказывали огромную помощь при доставке на удаленные острова, но и в сборе данных. Мы очень благодарны А.В. Чабовскому за полный и тщательный разбор рукописи и подробные комментарии, они очень помогли нам при подготовке окончательного текста. Мы также благодарны К.А. Роговину за конструктивные советы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Данное исследование выполнено с соблюдением этических стандартов и законов Российской Федерации. Все работы велись после получения разрешений экспертной комиссии Министерства природных ресурсов РФ и Росприроднадзора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бочарова Н.А., Гольцман М.Е., 2008. Микроскопическое исследование кожного покрова песца о-ва Медный (*Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Мат-лы IX междунар. научн. конф. 25–26 ноября 2008 г. Петропавловск-Камчатский: Изд-во “Камчатпресс”. С. 250–253.
- Ванисова Е.А., Никольский А.А., 2012. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рождения профессора Н.П. Наумова) // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 6. С. 403–417.
- Гептнер В.Г., 1967. Песец *Alopex lagopus* Linnaeus, 1758. Географическая изменчивость // Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 1. М.: Высш. шк. С. 205–208.
- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Сергеев С.Н., Володин И.А., 2003. Песец острова Медного (*Alopex lagopus semenovi*). Особенности экологии островной популяции // Зоол. журн. Т. 82. № 4. С. 514–524.
- Гольцман М.Е., Нанова О.Г., Сергеев С.Н., Шиенок А.Н., 2010. Использование кормовых ресурсов репродуктивными семьями песцов (*Alopex lagopus semenovi*) на острове Медный (Командорские острова) // Зоол. журн. Т. 89. № 10. С. 1246–1263.
- Гольцман М.Е., Сушко Е.Д., Доронина Л.О., Крученкова Е.П., 2018. Индивидуум ориентированная модель популяционной динамики песца (*Vulpes lagopus semenovi*) на о-ве Медном (Командорские острова) // Зоол. журн. Т. 97. № 11. С. 1400–1417.
- Дарвин Ч., 1941. Путешествие натуралиста вокруг света на корабле “Бигль”. М.: Изд-во АН СССР. 618 с.
- Джикия Е.Л., Колесников А.А., Чудакова Д.А., Загребельный С.В., Гольцман М.Е., 2007. Генетический полиморфизм командорских популяций песцов (*Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931, *Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902) // Генетика. Т. 43. № 9. С. 1239–1245.
- Ильина Е.Д., 1950. Островное звероводство. М.: Международная книга. 302 с.
- Крученкова Е.П., Гольцман М.Е., 1994. Родительское поведение песца (*Alopex lagopus semenovi*) на острове Медном. Факторы, определяющие связь взрослых песцов и детенышей // Зоол. журн. Т. 73. № 5. С. 88–103.
- Крученкова Е.П., Гольцман М.Е., Фроммольт К.-Х., 2003. Ритмическая организация сериального лая песца: половозрастные и контекстные определяющие // Зоол. журн. Т. 82. № 4. С. 525–533.
- Мамаев Е.Г., 2010. Фауна китообразных акватории Командорских островов: ретроспективный анализ и современное состояние // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 19. С. 25–49.
- Нанова О.Г., 2021. Сопоставление морфологической дифференциации командорских песцов (*Vulpes lagopus semenovi*, *Vulpes lagopus beringensis*) с межвидовым уровнем различий в родах *Urocyon* и *Vulpes* (Canidae) // Зоол. журн. Т. 100. № 5. С. 573–589.
- Наумов Н.П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 204 с.
- Наумов Н.П., 1972. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 651–666.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М., 1981. Социальное поведение песца на о. Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31–75.

- Никольский А.А., Рожнов В.В., Поярко А.Д., Михеев А.В., Авилова К.В. и др., 2013. Биологическое сигнальное поле млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК. 323 с.
- Овсяников Н.Г., 1993. Поведение и социальная организация песца. М.: Изд-во ЦНИЛ. 243 с.
- Огнев С.И., 1931. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 2. М.; Л.: ГЛАВНАУКА. 776 с.
- Плетенёв А.А., 2017. Использование участка обитания песцом (*Vulpes lagopus beringensis*, Merriam 1902) в период размножения. Магистерская дисс. М.: МГУ. 78 с.
- Пономарева Е.О., Исаченкова Л.Б., 1991. Общая физико-географическая характеристика Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. М.: Изд-во МГУ. С. 17–29.
- Сдобников В.М., 1940. Опыт массового мечения песцов // Проблемы Арктики. № 12. Л.: Изд-во Главсевморпути. С. 106–110.
- Стеллер Г.В., 1995. Дневник плавания с Берингом к берегам Америки 1741–1742. М.: Изд. ПАН. 224 с.
- Цалкин В.И., 1944. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии // Зоол. журн. Т. 23. № 4. С. 156–169.
- Черский А.И., 1920. Командорский песец. Материалы по изучению рыболовства и пушного промысла на Дальнем Востоке. Токио: Изд. Управления Рыб. и Мор. Звер. промыслами. Вып. 1. С. 60–107.
- Шиляева Л.М., 1971. Экология и основы прогнозирования численности песца на примере северо-европейской популяции. Дисс. ... канд. биол. наук. Киров: ВНИИОЗ. 230 с.
- Adler G.H., Levins R., 1994. The island syndrome in rodent populations // Q. Rev. Biol. V. 69. P. 473–490.
- Anthony R.M., 1997. Home ranges and movements of Arctic fox (*Alopex lagopus*) in western Alaska // Arctic. V. 50. P. 147–157.
- Baier F., Hoekstra H.E., 2019. The genetics of morphological and behavioural island traits in deer mice // Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci. V. 286. № 1914. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1697>
- Benítez-López A., Santini L., Gallego-Zamorano J., Milá B., Walkden P., et al., 2021. The island rule explains consistent patterns of body size evolution in terrestrial vertebrates // Nat. Ecol. Evol. V. 5. № 6. P. 768–786. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01426-y>
- Blanco G., Laiolo P., Fargallo J.A., 2014. Linking environmental stress, feeding-shifts and the “island syndrome”: A nutritional challenge hypothesis // Popul. Ecol. V. 56. № 1. P. 203–216. <https://doi.org/10.1007/s10144-013-0404-3>
- Buxton V.L., Enos J.K., Sperry J.H., Ward M.P., 2020. A review of conspecific attraction for habitat selection across taxa // Ecol. Evol. V. 10. № 23. P. 12690–12699. <https://doi.org/10.1002/ece3.6922>
- Clutton-Brock T., 1989. Female transfer and inbreeding avoidance in mammals // Nature. V. 337. P. 70–71. <https://doi.org/10.1038/337070a0>
- Clutton-Brock T., Sheldon B.C., 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology // Trends Ecol. Evol. V. 25. № 10. P. 562–573. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.08.002>
- Coonan T.J., Schwemm C.A., Garcelon D.K., Munson L., Asa Ch., 2010. Decline and Recovery of the Island Fox: A Case Study for Population Recovery. Cambridge; N.-Y.: Cambridge Univ. Press. 212 p.
- Creel S., 1998. Social organization and effective population size in carnivores // Behavioral Ecology and Conservation Biology / Ed. Caro T. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 246–270.
- Crespin L., Duplantier J.-M., Granjon L., 2012. Demographic aspects of the island syndrome in two Afrotropical *Mastomys* rodent species // Acta Oecol. V. 39. P. 72–79. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.01.002>
- Crook J.H., 1965. The adaptive significance of avian social organizations // Symp. Zool. Soc. Lond. V. 14. P. 181–218.
- Crooks K., 1994. Demography and status of the island fox and the island spotted skunk on Santa Cruz Island, California // Southwest. Nat. V. 39. № 3. P. 257–262. <https://doi.org/10.2307/3671590>
- Cypher B.L., Madrid A.Y., Van Horn Job C.L., Kelly E.C., Harrison S.W.R., Westall T.L., 2014. Multi-population comparison of resource exploitation by island foxes: Implications for conservation // Glob. Ecol. Conserv. V. 2. P. 255–266. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.10.001>
- Dalen L., Fuglei E., Hersteinsson P., Kapel C.M.O., Roth J.D., et al., 2005. Population history and genetic structure of a circumpolar species: the arctic fox // Biol. J. Linn. Soc. V. 84. P. 79–89. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00415.x>
- Dobson F.S., 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals // Anim. Behav. V. 30. P. 1183–1192. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80209-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80209-1)
- Dobson F.S., 2013. The enduring question of sex-biased dispersal: Paul J. Greenwood's (1980) seminal contribution // Anim. Behav. V. 85. № 2. P. 299–304. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.11.014>
- Ehrich D., Carmichael L., Fuglei E., 2011. Age-dependent genetic structure of arctic foxes in Svalbard // Polar Biol. V. 35. № 1. P. 53–62. <https://doi.org/10.1007/s00300-011-1030-1>
- Eide N.E., Stien A., Prestrud P., Yoccoz N.G., Fuglei E., 2011. Reproductive responses to spatial and temporal prey availability in a coastal Arctic fox population // J. Anim. Ecol. V. 81. № 3. P. 640–648. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01936.x>
- Fernández-Palacios J.M., Kreft H., Irl S.D.H., Norderd S., Ah-Penge C., et al., 2021. Scientists' warning – The outstanding biodiversity of islands is in peril // Glob. Ecol. Conserv. V. 31. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01847>
- Formica V.A., Tuttle E.M., 2009. Examining the social landscapes of alternative reproductive strategies // J. Evol. Biol. V. 22. № 12. P. 2395–2408. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01855.x>
- Foster J., 1964. Evolution of mammals on islands // Nature. V. 202. № 4929. P. 234–235. <https://doi.org/10.1038/202234a0>

- Fraford K., Prestrud P., 1992. Home range and movements of arctic foxes *Alopex lagopus* in Svalbard // Polar Biol. V. 12. P. 519–526.
<https://doi.org/10.1007/BF00238191>
- Fuglei E., Tarroux A., 2019. Arctic fox dispersal from Svalbard to Canada: One female's long run across sea ice // Polar Res. V. 38.
<https://doi.org/10.33265/polar.v38.3646>
- Funk W.C., Lovich R.E., Hohenlohe P.A., Hofman C.A., Morrison S.A., et al., 2016. Adaptive divergence despite strong genetic drift: genomic analysis of the evolutionary mechanisms causing genetic differentiation in the island fox (*Urocyon littoralis*) // Mol. Ecol. V. 25. № 10. P. 2176–2194.
<https://doi.org/10.1111/mec.13605>
- Gavriliidi I., Meester G., de, Damme R., van, Baeckens S., 2022. How to behave when marooned: The behavioural component of the island syndrome remains underexplored // Biol. Lett. V. 18.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0030>
- Geffen E., Waidyaratne S., Dalén L., Angerbjörn A., Vila C., et al., 2007. Sea ice occurrence predicts genetic isolation in the Arctic fox // Mol. Ecol. V. 16. № 20. P. 4241–4255.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2007.03507.x>
- Gibson L.A., Cowana M.A., Lyons M.N., Palmer R., Pearson D.J., Doughty P., 2017. Island refuges: Conservation significance of the biodiversity patterns resulting from 'natural' fragmentation // Biol. Conserv. V. 212. P. 349–356.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.010>
- Goltsman M., Kruchenkova E.P., Sergeev S., Volodin I.A., Macdonald D.W., 2005a. "Island syndrome" in a population of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) from Mednyi Island // J. Zool. V. 267. № 4. P. 405–418.
- Goltsman M., Kruchenkova E.P., Sergeev S., Johnson P.J., Macdonald D.W., 2005b. Effects of food availability on dispersal and cub sex ratios in the Mednyi arctic foxes, *Alopex lagopus semenovi* // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 59. P. 198–206.
- Greenwood P.J., 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals // Anim. Behav. V. 28. P. 1140–1162.
- Grenier-Potvin A., Clermont J., Gauthier G., Berteaux D., 2021. Prey and habitat distribution are not enough to explain predator habitat selection: addressing intraspecific interactions, behavioural state and time // Mov. Ecol. V. 9. № 12.
<https://doi.org/10.1186/s40462-021-00250-0>
- Johnson D.D., Kays R., Blackwell P.G., Macdonald D.W., 2002. Does the resource dispersion hypothesis explain group living? // Trends Ecol. Evol. V. 17. P. 563–570.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02619-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02619-8)
- Kruchenkova E.P., Goltsman M., Sergeev S., Macdonald D.W., 2009. Is alloparenting helpful for Mednyi Island arctic foxes, *Alopex lagopus semenovi*? // Naturwissenschaften. V. 96. № 4. P. 457–466.
<https://doi.org/10.1007/s00114-008-0494-5>
- Lai S., Bêty J., Berteaux D., 2017. Movement tactics of a mobile predator in a meta-ecosystem with fluctuating resources: the arctic fox in the High Arctic // Oikos. V. 126. № 7. P. 937–947.
<https://doi.org/10.1111/oik.03948>
- Lawson Handley L.J., Perrin N., 2007. Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal // Mol. Ecol. V. 16. № 8. P. 1559–1578.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2006.03152.x>
- Li X.-Y., Kokko H., 2018. Sex-biased dispersal: A review of the theory // Biol. Rev. V. 94. № 2. P. 721–736.
<https://doi.org/10.1111/brv.12475>
- Li X.-Y., Kokko H., 2019. Intersexual resource competition and the evolution of sex-biased dispersal // Front. Ecol. Evol. V. 7.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00111>
- MacArthur R.H., Wilson E.O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography // Evolution. V. 17. № 4. P. 373–387.
<https://doi.org/10.2307/2407089>
- McNab B.K., 1994. Energy conservation and the evolution of flightlessness in birds // Am. Nat. V. 144. № 4. P. 628–642.
<https://doi.org/www.jstor.org/stable/2462941>
- Norén K., Hersteinsson P., Samelius G., Eide N.E., Fuglei E., et al., 2012. From monogamy to complexity: Arctic fox social organization in contrasting ecosystems // Can. J. Zool. V. 90. P. 1102–1116.
<https://doi.org/10.1139/z2012-077>
- O'Connor E.A., Cornwallis C.K., Hasselquist D., Nilsson J.A., Westerdaal H., 2018. The evolution of immunity in relation to colonization and migration // Nat. Ecol. Evol. V. 2. P. 841–849.
<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0509-3>
- Parmenter M.D., Nelson J.P., Gray M.M., Weigel S., Vinyard C.J., Payseur B.A., 2022. A complex genetic architecture underlies mandibular evolution in big mice from Gough Island // Genetics. V. 220. № 4.
<https://doi.org/10.1093/genetics/iyac023>
- Pletenev A., Kruchenkova E., Mikhnevich Y., Roznov V., Goltsman M., 2021. The overabundance of resources leads to small but exclusive home ranges in Arctic fox (*Vulpes lagopus*) on Bering Island // Polar Biol. V. 44. P. 1427–1443.
<https://doi.org/10.1007/s00300-021-02888-3>
- Plushnitsa A.I., Goltsman M.E., Macdonald D.W., Kennedy L.J., Sommer S., 2012. Impact of historical founder effects and a recent bottleneck on MHC variability in Commander Arctic foxes (*Vulpes lagopus*) // Ecol. Evol. V. 2. № 1. P. 165–180.
<https://doi.org/10.1002/ece3.42>
- Plushnitsa A.I., Goltsman M.E., Happ G.M., Macdonald D.W., Kennedy L.J., 2013. Historical and modern neutral genetic variability in Mednyi Arctic foxes passed through a severe bottleneck // J. Zool. V. 289. № 1. P. 68–76.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00964.x>
- Poulin M., Clermont J., Berteaux D., 2021. Extensive daily movement rates measured in territorial arctic foxes // Ecol. Evol. V. 11. № 6. P. 2503–2514.
<https://doi.org/10.1002/ece3.7165>
- Renaud S., Auffray J.-C., 2010. Adaptation and plasticity in insular evolution of the house mouse mandible // J. Zool. Syst. Evol. Res. V. 48. № 2. P. 138–150.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2009.00527.x>
- Robinson J.A., Ortega-Del Vecchyo D., Fan Z., Kim B.Y., vonHoldt B.M., et al., 2016. Genomic flatlining in the endangered island fox // Curr. Biol. V. 26. P. 1183–

1189.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.02.062>
- Roemer G.W., Smith D.A., Garcelon D.K., Wayne R.K., 2001. The behavioural ecology of the island fox (*Urocyon littoralis*) // J. Zool. V. 255. № 1. P. 1–14.
<https://doi.org/10.1017/S0952836901001066>
- Royauté R., Hedrick A., Dochtermann N.A., 2020. Behavioural syndromes shape evolutionary trajectories via conserved genetic architecture // Proc. R. Soc. B. V. 287.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0183>
- Schmidt K.A., Dall S.R.X., Gils J.S., van, 2010. The ecology of information: An overview on the ecological significance of making informed decisions // Oikos. V. 119. P. 304–316.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17573.x>
- Slobodchikoff C.N. (ed.), 1988. The Ecology of Social Behavior. N.-Y.: Academic Press. 429 p.
- Stamps J.A., Buechner M., 1985. The territorial defense hypothesis and the ecology of insular vertebrates // Quart. Rev. Biol. V. 60. P. 155–181.
- Strand O., Landa A., Linnell J.D.C., Zimmermann B., Skogland T., 2000. Social organization and parental behavior in the arctic fox // J. Mammal. V. 81. № 1. P. 223–233.
- Tannerfeldt M., Angerbjörn A., 1996. Life history strategies in a fluctuating environment: Establishment and reproductive success in the arctic fox // Ecography. V. 19. № 3. P. 209–220.
- Tarroux A., Berteaux D., Bety J., 2010. Northern nomads: Ability for extensive movements in adult arctic foxes // Polar Biol. V. 33. № 8. P. 1021–1026.
<https://doi.org/10.1007/s00300-010-0780-5>
- Trochet A., Courtois E.A., Stevens V.M., Baguette M., Chaine A., et al., 2016. Evolution of sex-biased dispersal // Quart. Rev. Biol. V. 91. № 3. P. 297–330.
<https://doi.org/10.1086/688097>
- Wayne R.K., George S.B., Gilbert D., Collins P.W., Kovach S.D., et al., 1991. A morphologic and genetic study of the Island Fox, *Urocyon littoralis* // Evolution. V. 45. P. 1849–1868.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1991.tb02692.x>
- Wey T.W., Spiegel O., Montiglio P.-O., Mabry K.E., 2015. Natal dispersal in a social landscape: Considering individual behavioral phenotypes and social environment in dispersal ecology // Curr. Zool. V. 61. № 3. P. 543–556.
- White P.A., 1992. Social Organization and Activity Patterns of the Arctic Fox (*Alopex lagopus pribilofensis*) on St. Paul Island, Alaska. MS Thesis. Berkeley: Univ. of California. 278 p.
- Whittaker R.J., Fernández-Palacios J.M., Matthews T.J., Borregaard M.K., Triantis K.A., 2017. Island biogeography: Taking the long view of nature's laboratories // Science. V. 357. № 6354.
<https://doi.org/10.1126/science.aam8326>
- Wright N., Steadman D.W., Witt C.C., 2016. Predictable evolution toward flightlessness in volant island birds // PNAS. V. 113. № 17. P. 4765–4770.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1522931113>

Behavioral island syndrome and its ecological drivers in the Mednyi Island Arctic fox

M. E. Goltsman^{a, *}, E. P. Kruchenkova^a, and L. O. Doronina^{b, **}

^aLomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Vertebrate Zoology
 Leninskie Gory, 1, Bldg. 12, Moscow, 119234 Russia

^bInstitute of Experimental Pathology, ZMBE, University of Muenster
 Von-Esmarch-Str., 56, Muenster, D-48149 Germany

*e-mail: migolts@gmail.com

**e-mail: doronina@uni-muenster.de

Reptiles, birds, and mammals inhabiting oceanic islands tend to change many ecological, behavioral, and genetic characteristics. These changes are referred to as the “island syndrome”. The behavioral components of these changes have been little studied so far. Based on a 40-year study of the biology of the Arctic fox (*Vulpes lagopus*) on the Mednyi Island, we show that the island Arctic foxes changed many behavioral characteristics compared to mainland foxes. They use smaller home ranges, travel shorter daily distances, and their dispersal distance from the natal territory is much smaller. An increase in the family size of the island Arctic foxes, together with a decrease in litter size, leads to an increase in parental and kin investment and increased cooperation between family members. At the same time, the island foxes, to a large extent, lost their fear of humans. These features are consistent with those found in other island populations. On the other hand, in contrast to other island populations, Mednyi Arctic foxes have increased territoriality, apparently in response to an increased risk of infanticide. Furthermore, Mednyi Arctic foxes expose sex-biased dispersal and maternal inheritance of home range, which are absent in the mainland foxes. The sex-biased dispersal can be considered a mechanism for avoiding inbreeding. Comparison with island fox (*Urocyon littoralis*) populations in the Channel Islands (Southern California) suggests that these traits have evolved under the influence of specific environmental drivers of the Mednyi Island: patchy and highly predictable resource distribution. The particular resource distribution led to the increased importance of another driver, social landscape, and a new behavioral metatrait of the Mednyi fox — increased conservatism in spatial, reproductive, and foraging behavior.