

## ЗООЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Оригинальная научная статья

УДК 591.511:591.51

doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-49-58



### Социальное поведение кустарниковых собак, *Speothos venaticus* (Lund, 1842) в искусственных условиях

Алёна Михайловна Барина<sup>1</sup>, Михаил Александрович Брагин<sup>1</sup>,  
Наталья Александровна Веселова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Московский зоологический парк, Москва, Россия

<sup>2</sup> Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва, Россия

**Автор, ответственный за переписку:** Наталья Александровна Веселова; e-mail: veselova\_n.a@rgau-msha.ru

**Аннотация.** Проведен анализ социального поведения семейной группы кустарниковых собак, *Speothos venaticus* (Lund, 1842) в условиях Московского зоопарка. В Московском зоопарке сложилась уникальная ситуация, позволяющая наблюдать за семейной группой кустарниковых собак, состоящей из 23 особей. Группа состояла из родительской пары и пяти помётов детенышей (10 самцов и 11 самок). Исследование проводили летом и осенью 2022 г. путем наблюдений за фокальной группой животных разного пола и возраста, состоящей из 12 особей (5 самок и 6 самцов). Оценивали иерархическую структуру группы кустарниковых собак, соотношение различных форм социального поведения животных, а также характер их агрессивных взаимодействий. Было показано, что в исследуемой семейной группе выделялись доминирующая размножающаяся пара и ее потомство, что соответствует данным, известным из литературы. Преобладающей формой поведения у животных было групповое перемещение по вольеру, что составило 47,3% от всех социальных взаимодействий собак. Среди старших особей уровень агрессии был низким. Вероятно, иерархическая структура группы кустарниковых собак основана не на агрессии высокоранговых животных, а на демонстрации подчинения низкоранговыми особями. Среди прочих социальных взаимодействий наблюдались игра, коммуникации, маркировочное, родительское и половое поведение. Характер маркировки территории мочой имел половые различия. Самки метили территорию, принимая позу стойки на передних лапах, тогда как самцы разбрызгивали мочу. При этом преобладало последовательное мечение (71,6%).

**Ключевые слова:** кустарниковая собака *Speothos venaticus*, социальное поведение, иерархия, зоопарк, зоокультура, благополучие животных, искусственные условия

**Для цитирования.** Барина А.М., Брагин М.А., Веселова Н.А. Социальное поведение кустарниковых собак *Speothos venaticus* (Lund, 1842) в искусственных условиях // Тимирязевский биологический журнал. – 2023. – № 2. – С. 49-58. <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-49-58>

© Барина А.М., Брагин М.А., Веселова Н.А., 2023

## ZOOLOGY, HUMAN AND ANIMAL PHYSIOLOGY

Original article

doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-49-58



### Social Behaviour of Bush Dogs, *Speothos Venaticus* (Lund, 1842) in Captivity

Alena M. Barinova<sup>1</sup>, Michail A. Bragin<sup>1</sup>, Natalya A. Veselova<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Moscow Zoo, Moscow, Russia

<sup>2</sup> Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russian Federation

**Corresponding author:** Natalya A. Veselova, veselova\_n.a@rgau-msha.ru

**Abstract.** In the present study, we analysed the social behaviour of a family group of bush dogs, *Speothos venaticus* (Lund, 1842), at Moscow Zoo. A unique situation has developed at Moscow Zoo, which makes it possible to observe a family group of bush dogs, consisting of 23 individuals. The group consisted of the parent couple and five litters of cubs (10 males and 11 females). The study was carried out in the summer and autumn of 2022 by observing a focal group of animals of different sex and age, consisting of 12 individuals (5 females and 6 males). The hierarchical structure of a group of bush dogs, the ratio of various forms of social behaviour of animals, as well as the nature of their aggressive interactions were evaluated. It was shown that in the studied family group, the dominant parent couple and their

offspring were distinguished, which corresponds to the data known from the literature. The predominant form of behaviour in animals was group movement around the enclosure, which accounted for 47.3% of all social interactions between dogs. The level of aggression was low among older individuals. Probably, the hierarchical structure of the group of bush dogs is not based on the aggression of high-ranking individuals, but on the demonstration of submission by low-ranking ones. Other social interactions observed included play, communication, marking, parental, and sexual behaviour. There were sex differences in the way territory was marked with urine. Females marked territory by adopting a standing posture on their forelegs, while males sprayed urine. At the same time, sequential urinary marking prevailed (71.6%).

**Key words:** bush dog *Speothos venaticus*, social behaviour, hierarchy, zoo, zooculture, animal welfare, captivity

**For citation.** Barinova A.M., Bragin M.A., Veselova N.A. Social behaviour of bush dogs, *Speothos venaticus* (Lund, 1842) in captivity // Timiryazev Biological Journal. 2023; 2: 49-58. (In Rus.). <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-49-58>

## Введение

У многих видов семейства Псовые (Canidae Fischer, 1817) социальные группы образуются за счет нерасселившегося потомства с разным соотношением полов [3]. Размер такой группы тесно связан с размером добычи и стратегией добывания корма, причем наиболее социальными видами являются те, которые сотрудничают при охоте на крупную добычу [9].

В данном контексте интерес представляет кустарниковая собака, *Speothos venaticus* (Lund, 1842) как один из наименее изученных южноамериканских видов псовых [7, 14]. Кустарниковая собака является высокосоциальным видом, ведущим групповой образ жизни. Стая представляет собой семью, включающую от 5 до 12 особей, где доминирующее положение занимает размножающаяся самка и старший самец, остальные члены группы принимают участие в уходе за детенышами. Для кустарниковых собак характерна хорошо развитая система персонализированных связей между членами группы [8]. Преобладающими в коммуникации являются ольфакторная и акустическая формы, в меньшей степени – визуальная, что связано с особенностями морфологии животных и характером их местообитания [5, 15]. Кустарниковые собаки охотятся стаей, и их техника охоты аналогична технике других социальных хищников – таких, как, например, пятнистая гиена *Crocuta crocuta* (Erxleben, 1777) [8]. Вместе с тем изучение особенностей поведения кустарниковых собак в природе является крайне затруднительным, вследствие чего данные о социальной организации и коммуникации этих представителей псовых, известные из литературы, получены преимущественно в искусственных условиях [15].

В Московском зоопарке кустарниковые собаки содержатся с 2017 г. [4]. Ко времени проведения исследований численность семейной группы, образованной доминантной парой и 5 пометами детенышей, составляла 23 особи.

Исходя из вышесказанного целью исследований стал анализ особенностей социального поведения кустарниковых собак, *Speothos venaticus*, в условиях Московского зоопарка.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Охарактеризовать распределение основных форм социальных взаимодействий животных.
2. Проанализировать агрессивные взаимодействия животных в группе.
3. Изучить особенности маркировочного поведения кустарниковых собак.

## Методика исследований

Исследования проводили в июне-июле и в сентябре 2022 г. на базе вольерного комплекса Московского зоопарка. Семейная группа кустарниковых собак состояла из 23 особей, включающих в себя родительскую пару и 5 помётов детенышей (10 самцов и 11 самок) (табл. 1).

Животных содержали совместно. Комплекс вольеров для кустарниковых собак состоял из 3 уличных и 5 внутренних вольеров. Общая площадь внутренних вольеров составляла 24,2 м<sup>2</sup>, внешних – 682,6 м<sup>2</sup>. Субстрат уличных вольеров представлял собой супесчаную почву. Также здесь располагалось несколько укрытий и предметов интерьера, выполняющих функцию обогащения среды (живая растительность, бревна, валуны). Кормление животных осуществляли дважды в день.

Перед началом исследований нами были проведены предварительные наблюдения за животными для выбора оптимального времени, продолжительности и кратности видеозаписи в соответствии с активностью собак в течение дня и режимом работы киперов. Затем, на основании этих данных, проводили по 2 сессии наблюдений в день: дневную (с 12:00 до 13:30) и вечернюю (с 15:30 до 17:00). Видеозапись наблюдений в обеих сессиях осуществлялась после кормления животных, чтобы исключить влияние ожидания корма на характер активности собак. Были проведены наблюдения в течение 141 ч, было сделано 1164 записи.

Таблица 1

**Объем и характеристика исследуемых животных**

| Возрастная категория          | Кличка и пол        | Дата рождения |
|-------------------------------|---------------------|---------------|
| Доминантная родительская пара | Вицли-Пуцли (самец) | 15.09.2017 г. |
|                               | Фрея (самка)        | 07.10.2017 г. |
| Помет № 1                     | 3 самца             | 23.09.2019 г. |
| Помет № 2                     | 1 самец и 3 самки   | 08.05.2020 г. |
| Помет № 3                     | 1 самец и 3 самки   | 27.12.2020 г. |
| Помет № 4                     | 2 самца и 3 самки   | 30.07.2021 г. |
| Помет № 5                     | 3 самца и 2 самки   | 01.04.2022 г. |
| Всего                         | 23 особи            | -             |

Table 1

**Scope and characteristics of the animals studied**

| Age category           | Name and sex          | Date of birth |
|------------------------|-----------------------|---------------|
| Dominant parent couple | “Witzli-Putli” (male) | 15.09.2017    |
|                        | “Freya” (female)      | 07.10.2017    |
| Litter No. 1           | 3 males               | 23.09.2019    |
| Litter No. 2           | 1 male и 3 females    | 08.05.2020    |
| Litter No. 3           | 1 male и 3 females    | 27.12.2020    |
| Litter No. 4           | 2 males и 3 females   | 30.07.2021    |
| Litter No. 5           | 3 males и 2 females   | 01.04.2022    |
| Total                  | 23 individuals        | -             |

Наблюдения проводили с помощью камеры GoPro HERO8 Black Edition (CHDX-801-RW), установленной во внешнем вольере, методом регистрации отдельных поведенческих проявлений. Суть метода заключается в регистрации всех социальных взаимодействий особей [2]. При регистрации отмечали продолжительность поведенческого акта. Кратковременные акты были отмечены как мгновенные. По каждому поведенческому акту на стандартизированных листах регистрации отмечали инициаторов и реципиентов поведенческих актов. Записи дополняли примечаниями. Также на основании предварительных наблюдений был создан перечень интересующих нас форм поведения кустарниковых собак (табл. 2). Отдельно также фиксировались случаи мечения территории мочой (как последовательного, так и одиночного).

Таблица 2

**Регистрируемые формы поведения**

| № | Форма поведения                  |                            | Описание                                                                                                                      |
|---|----------------------------------|----------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1 | Групповое перемещение по вольеру |                            | Быстрое перемещение группой по территории вольера                                                                             |
| 2 | Контактное касание               |                            | Назо-генитальные и назо-назальные контакты между двумя особями                                                                |
| 3 | Агрессия                         |                            | Укусы, преследование, характерная вокализация                                                                                 |
| 4 | Доминирование                    |                            | Инициатор накрывает собой реципиента и кусает его за шею                                                                      |
| 5 | Подчинение                       |                            | Инициатор переворачивается на спину, открывает живот, прижимает направленные назад уши, виляет хвостом, извивается всем телом |
| 6 | 6.1                              | Игровая борьба             | Взаимодействие двух и более особей, включающее в себя покусывания и преследования, без характерной для агрессии вокализации   |
|   | 6.2                              | Групповая игра с объектами | Взаимодействие группы особей и объектов                                                                                       |
| 7 | Родительское поведение           |                            | Взаимодействие родительской пары и детенышей, включающее в себя кормление молоком, защиту                                     |
| 8 | 8.1                              | Поза лордоза               | Проявление полового поведения                                                                                                 |
|   | 8.2                              | Попытки сделать садку      |                                                                                                                               |

Table 2

**Recordable behavioural patterns**

| No. | Behavioural patterns             |                         | Description                                                                                                                    |
|-----|----------------------------------|-------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1   | Group movement around the aviary |                         | Rapid movement of the group around the territory of the aviary                                                                 |
| 2   | Contact touch                    |                         | Naso-genital and naso-nasal contacts between two individuals                                                                   |
| 3   | Aggression                       |                         | Biting, stalking, characteristic vocalisations                                                                                 |
| 4   | Dominance                        |                         | The initiator covers the recipient and bites its neck                                                                          |
| 5   | Submission                       |                         | The initiator rolls over on its back, opens its gaster, flattens its ears pointing back, wags its tail, squirms its whole body |
| 6   | 6.1                              | Game fighting           | Interaction of two or more individuals, including biting and chasing, without aggressive vocalisation                          |
|     | 6.2                              | Group game with objects | Interaction of a group of individuals with an object                                                                           |
| 7   | Parental Behaviour               |                         | Interaction between the parent couple and cubs, including breast feeding and protection                                        |
| 8   | 8.1                              | Lordosis posture        | Manifestations of sexual behaviour                                                                                             |
|     | 8.2                              | Mating attempts         |                                                                                                                                |

Для регистрации социальных взаимодействий была выбрана фокальная группа животных, включающая в себя особей разного пола и возраста (табл. 3). Животных для фокальной группы отбирали таким образом, чтобы группа включала в себя доминирующую пару и щенков разных возрастов из всех пометов, имеющих такие индивидуальные особенности окраски, чтобы их можно было различать при анализе видеозаписей. Собак идентифицировали по окраске шерсти, размеру и полу. Также было проведено мечение детенышей для идентификации по полу.

Таблица 3

**Фокальная группа для регистрации инициаторов и реципиентов отдельных социальных контактов**

| Условное обозначение | Характеристика животного | Дата рождения |
|----------------------|--------------------------|---------------|
| F1                   | Доминантная самка        | 07.10.2017 г. |
| F2                   | Самка из помета № 2      | 08.05.2020 г. |
| F3                   | Самка из помета № 3      | 27.12.2020 г. |
| F4                   | Самка из помета № 4      | 30.07.2021 г. |
| F5, F6               | Самки из помета № 5      | 01.04.2022 г. |
| M1                   | Доминантный самец        | 15.09.2017 г. |
| M2                   | Самец из помета № 1      | 23.09.2019 г. |
| M3                   | Самец из помета № 4      | 30.07.2021 г. |
| M4, M5, M6           | Самцы из помета № 5      | 01.04.2022 г. |

Table 3

**Focal point group for recording initiators and recipients of individual social contacts**

| Unit designation | Characteristics of the animal | Date of birth |
|------------------|-------------------------------|---------------|
| F1               | Dominant female               | 07.10.2017    |
| F2               | Female from litter No. 2      | 08.05.2020    |
| F3               | Female from litter No. 3      | 27.12.2020    |
| F4               | Female from litter No. 4      | 30.07.2021    |
| F5, F6           | Females from litter No. 5     | 01.04.2022    |
| M1               | Dominant male                 | 15.09.2017    |
| M2               | Male from litter No. 1        | 23.09.2019    |
| M3               | Male from litter No. 4        | 30.07.2021    |
| M4, M5, M6       | Males from litter No.5        | 01.04.2022    |

Для оценки достоверности различий в количестве демонстрируемых форм социального поведения и различий в количестве маркировочного поведения у животных применяли непараметрический критерий Фридмана (Friedman's ANOVA) для несвязанных выборок с коэффициентом конкордации Кендалла. Для определения различий между разными типами маркировочного поведения использовали непараметрический критерий Вилкоксона (Wilcoxon Matched Pairs Test) для связанных выборок. За единицу расчета принимали суммарные данные наблюдений по каждой форме поведения за день. Для расчетов использовали пакет программ MS Excel и Statistica 10.0.

## Результаты и их обсуждение

В ходе проведения исследований и биометрической обработки данных были получены представленные ниже результаты. Так, на рисунке 1 представлено распределение основных форм социальных взаимодействий животных, выраженное в процентном соотношении ( $\text{ANOVA } \chi^2 = 235,6278$  ( $N = 48$ ,  $df = 7$ ),  $p = 0,00000$ ).

Большая доля поведенческих актов (46,7%) приходилась на групповое перемещение собак по территории вольера. Нами наблюдалось наличие общей тенденции в положении особей в шеренге. Так, в 98,7% эпизодов участия самца М1 (37 записей) в движении в шеренге он занимал положение позади остальных особей. Групповое перемещение по территории вольера, на которое приходится большая часть зарегистрированных поведенческих актов, вероятно, является адаптацией к стайной охоте. В природе стайная охота кустарниковых собак является наиболее эффективной при преследовании крупной добычи [6].

Наиболее частыми социальными взаимодействиями особей, включающими четкое поведение инициатора и реципиента, являлись агрессия (17,1%), контактное касание (10,8%), подчинение (4,8%).

Контактное касание зарегистрировано в 125 случаях, среди них 105 (84,0%) – назо-генитальные контакты. Реципиентами в большинстве случаев были самка F2 и самец M3, на которых приходилось 13,1 и 12,7% соответственно.

Для инициирования подчинения собака переворачивалась на спину, обнажала живот, прижимала направленные назад уши, виляла хвостом, извивалась всем телом и задевала лапами землю или другую особь. В больших группах наблюдались ритуалы подчинения особей друг другу без явного разделения на инициатора и реципиента. Самка F4 чаще инициировала поведение подчинения (16,1%), и реципиентом в таких случаях чаще всего выступала самка F2. Особи M1 и F1 выступали реципиентами поведения подчинения со стороны остальных особей в 32,2 и 25,0% зарегистрированных эпизодов. Таким образом, в их сторону была направлена большая доля актов подчинения (57,2%). За все время исследований доминирование было направлено исключительно на особей из 5 помета и отмечалось в 49 случаях.

Игровое поведение составляло 14,8% от всех социальных взаимодействий между животными и было подразделено на игровую борьбу и игру с объектами. Из 76 случаев игровой борьбы большинство (46,0%) приходилось на самца M4 – главным образом в качестве инициатора. Большинство игр с объектами включало взаимодействие 3 особей (83,0%).

Необходимо также отметить, что коэффициент конкордации Кендалла составил 0,70127 при среднем ранге  $r = 0,69492$ . Это свидетельствует о том, что в течение каждого дня наблюдений распределение различных форм социального поведения животных было сходным.

Из литературы известно, что в природе кустарниковые собаки, как и некоторые другие тропические псовые, проявляют определенную репродуктивную гибкость. Помимо климата, на сроки размножения тропических видов влияют скорее всего сезонные колебания доступности корма. В свою очередь, относительно стабильная кормовая база, возможно, потенциально позволяет кустарниковым собакам размножаться круглогодично. При этом решающим фактором в сроках размножения выступают социальные взаимодействия животных [12].

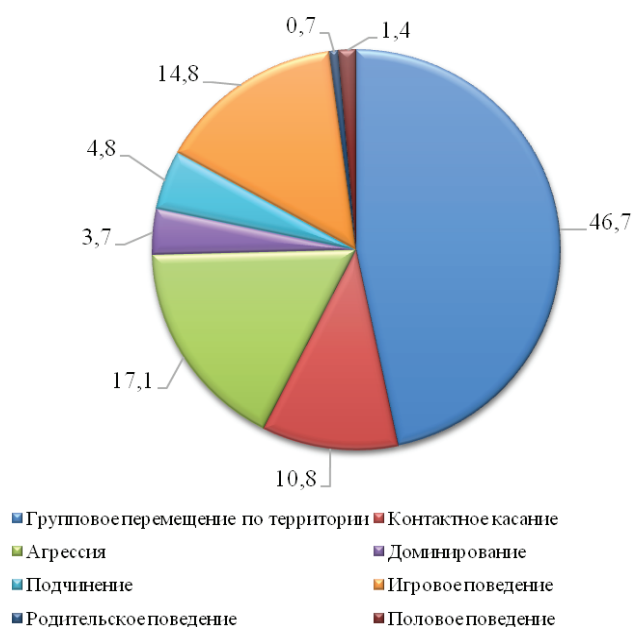


Рис. 1. Распределение основных форм социальных взаимодействий кустарниковых собак, %

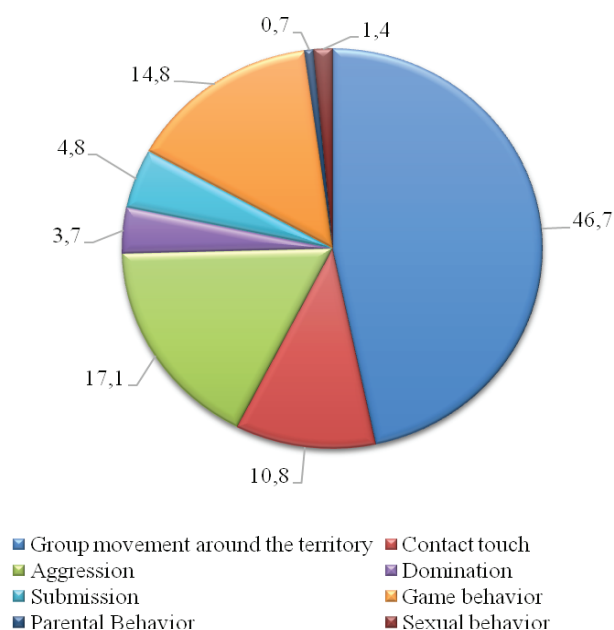


Fig. 1. Distribution of the main forms of social interactions of bush dogs, %

В условиях Московского зоопарка кустарниковые собаки также демонстрировали асезонную модель размножения. Проявление полового поведения наблюдалось в период со 2 по 7 сентября. Зарегистрировано 13 случаев попыток спаривания, причем в 12 случаях инициатором выступил самец М1, и один эпизод приходился на самца М3. Поза лордоза со стороны доминантной самки F1 наблюдалась в трех эпизодах.

На основании данных о социальных взаимодействиях животных была построена социограмма, отражающая агрессивные взаимодействия (рис. 2).

Из 1164 записи случаи агрессивного поведения были отмечены в 179 случаях.

Как показали результаты наблюдений, в адрес доминантной пары в период проведения исследований агрессия не поступала. Проявление агрессивного поведения самца М1 было напрямую связано с половым поведением доминантной самки в период эструса. В остальных случаях агрессивное поведение чаще всего было направлено на особей из 5 помета (89,9%).

Характер социальной динамики семейной группы кустарниковых собак в условиях Московского зоопарка указывает на возможную социальную организацию этого вида в природе. Взаимодействия животных, включающие в себя агрессию и подчинение, позволяют подтвердить предположение о том, что самка F1 и самец М1 были доминирующими и являлись социальным ядром рассматриваемой семейной группы кустарниковых собак. В их адрес поступала наибольшая доля актов подчинения и наименьшая доля проявления агрессии. Практически полное отсутствие агрессивного поведения среди старших особей и высокая доля актов подчинения доминантной родительской паре свидетельствуют предположительно о том, что структура семейной группы кустарниковых собак основана не на агрессии высокоранговых животных, а на активной демонстрации подчинения низкоранговых животных высокоранговым. Это соответствует данным, известным из литературы: в неволе группа кустарниковых собак (6 особей), состоящая из доминирующей размножающейся пары и потомства, демонстрировала синхронизацию поведения, совместное кормление и участие в различных действиях без проявления ярко выраженной агрессии [10]. Кроме того, похожая иерархическая структура группы и уровень социальности наблюдаются и у других представителей семейства псовых: обыкновенных, *Canis lupus* Linnaeus, 1758 [11], и красных, *Cuon alpinus* (Pallas, 1811) [1], волков.

В маркировке территории мочой принимали участие 7 особей из фокальной группы (М1, М2, М3, F1, F2, F3, F4). При этом нами отмечалось два вида мечения территории: последовательный, когда несколько животных друг за другом оставляли метку на одном и том же месте, и одиночный, когда метку оставляло одно животное. На рисунке 3 представлена гистограмма, отражающая соотношение разных типов мечения территории мочой, которые отмечались у кустарниковых собак в ходе исследований.

Из 81 регистрации мечения в 51 случае наблюдалось последовательное мочеиспускание, что составило 62,2% от его общего количества, тогда как на долю одиночного мочеиспускания приходилось 37,8% ( $T_{\text{эмп}} = 65$ ;  $p \leq 0,05$ ). Таким образом, в характере оставления меток мочой, как и в подавляющем большинстве остальных взаимодействий, явно прослеживалась социальная синхронизация, типичная для кустарниковых собак.

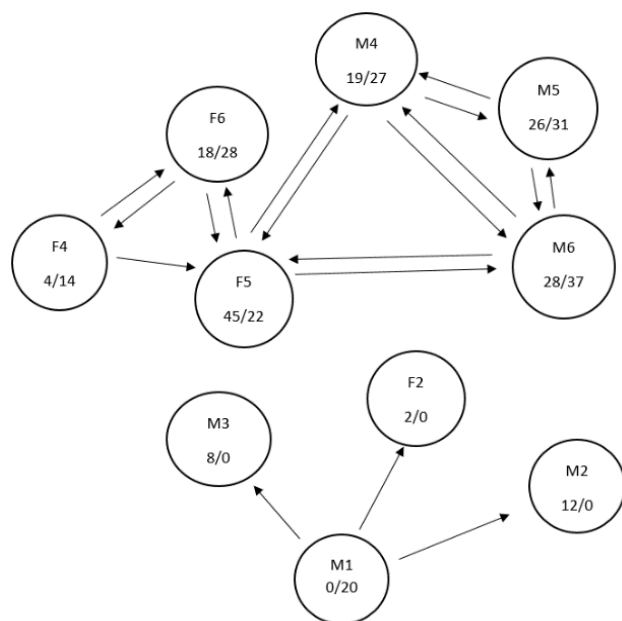


Рис. 2. Социограмма агрессивных взаимодействий животных:

справа – количество инициированных взаимодействий;  
слева – количество принятых взаимодействий

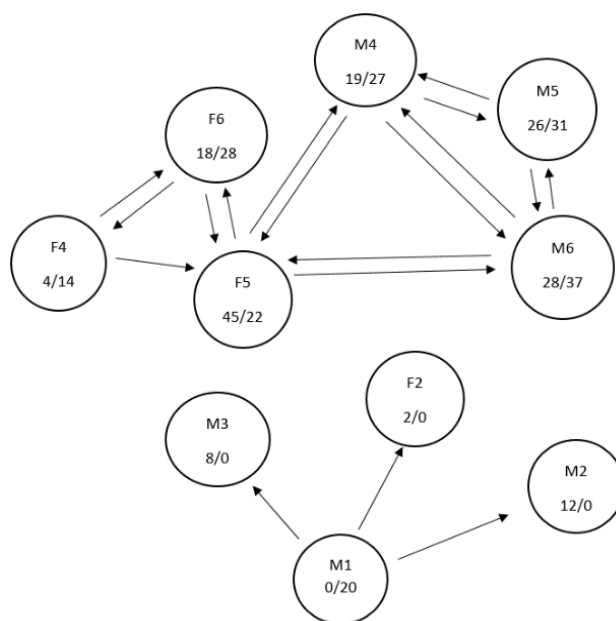
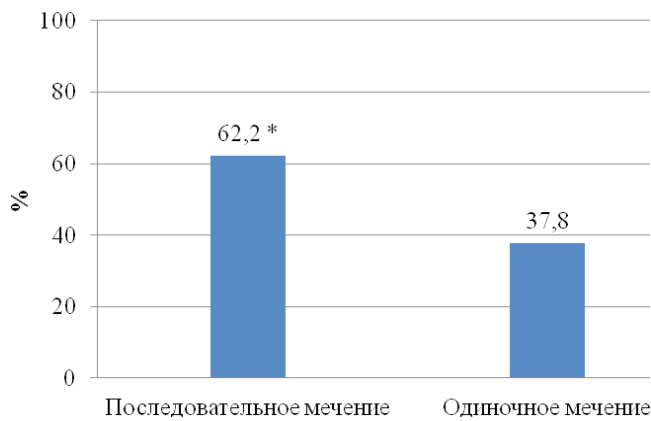
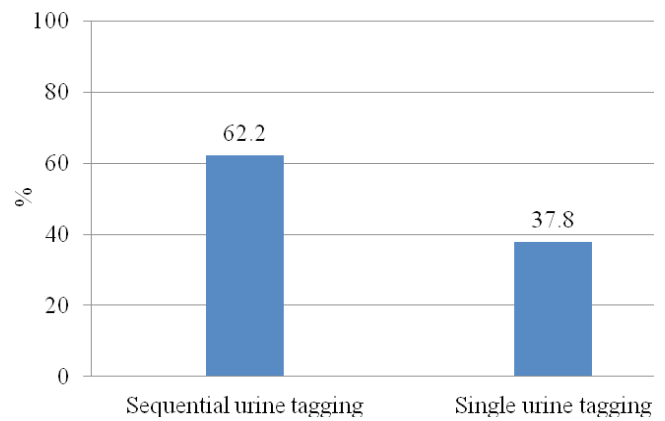


Fig. 2. Sociogram of aggressive animal interactions  
(number of initiated interactions are on the right,  
number of accepted interactions are on the left)



**Рис. 3.** Соотношение последовательного и одиночного мечения мочой, % (\* $p \leq 0,05$ )



**Fig. 3.** Ratio of sequential to single urinary marking, % (\* –  $p \leq 0,05$ ) urinary marking

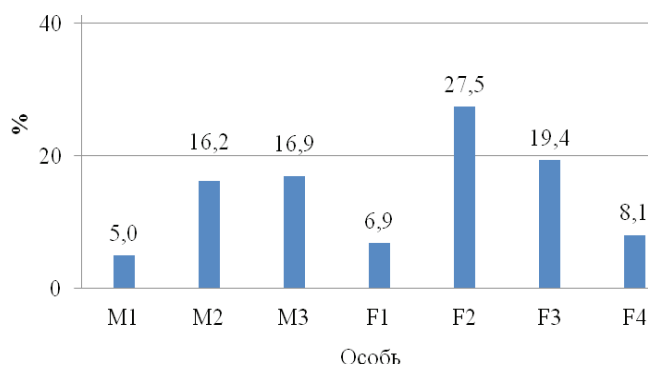
Следует отметить, что наибольшее количество актов маркировки территории (29 раз), из которых 17 раз наблюдалось последовательное и 12 раз – одиночное мечение, пришлось на день, когда животных перевели в новую для них часть вольера. В тот же день дважды наблюдался и самый большой по количеству участвующих особей эпизод последовательного мечения, включающий в себя 6 животных ( $M1 \rightarrow M2 \rightarrow M3 \rightarrow F2 \rightarrow F3 \rightarrow F4$  и  $M1 \rightarrow M2 \rightarrow F2 \rightarrow F3 \rightarrow M3 \rightarrow F4$ ). Начинали «цепочку» последовательного мечения в основном доминирующая пара ( $M1$  и  $F1$ ), самец из первого помета ( $M2$ ) и особи из второго помета. Реже отмечалась инициация маркировки особями из 3 помета, и в гораздо меньшей степени – из 4 помета. Особи из самого младшего, 5 помета, участвовали только в эпизодах последовательного мечения, занимая место в конце маркировочной «цепочки».

Можно предположить, что последовательное мечение всеми членами группы обеспечивает дополнительную возможность сосуществовать в некоторой синхронности и защите друг друга. В дополнение к этим функциям общий групповой запах с преобладанием запаха спаривающейся пары может оказаться полезным для сплочения отношений между членами группы (возможно, в роли помощников) и в природе может информировать чужаков об идентичности группы (численности, возрастно-половой структуре) и, следовательно, о ее потенциале защищать ценные ресурсы или потомство.

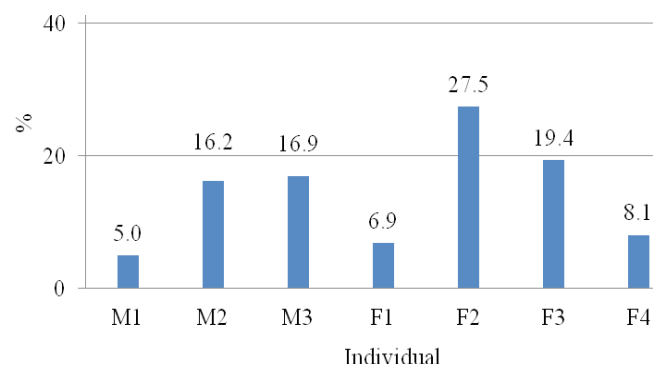
Также нами проанализировано общее распределение случаев маркировочного поведения среди особей фокальной группы, выраженное в процентном соотношении ( $\text{ANOVA } \chi^2 = 20,72604$  ( $N = 35$ ,  $df = 6$ ),  $p = 0,00205$ ) и представленное на рисунке 4.

Как следует из гистограммы, наиболее часто (27,5%) маркировочную активность проявляла самка  $F2$  из 2 помета. На втором месте по количеству участия в мечении территории (19,4%) находится самка  $F3$  из 3 помета. На самцов из 1 и 4 пометов ( $M2$  и  $M3$ ) приходится в среднем по 16,6% от всех проявлений маркировочного поведения.

Отметим, что несмотря на наличие доминирующей пары, наиболее активное участие в мечении территории вольера принимали самки разного возраста. Возможно, это объясняется тем, что подрастающие самки из старших пометов стремились к сепарации и отделению от семейной группы, но при этом еще не могли составить полноценную конкуренцию доминирующей самке, поскольку открытую агрессию к ней не проявляли. При этом коэффициент конкордации Кендалла составил 0,09870 при среднем ранге  $r = 0,07219$ . Это указывает на то, что в течение каждого дня наблюдений распределение случаев мечения между особями было сходным.



**Рис. 4.** Маркировочное поведение кустарниковых собак из фокальной группы, %



**Fig. 4.** Marking behaviour of bush dogs from the focal group, %

Необходимо также отметить, что между самцами и самками наблюдалась значительная разница в позах мочеиспускания. Самой распространенной позой для мочеиспускания у самок была стойка на передних конечностях, используемая в 97,0% случаев. Запаховое мечение у самцов осуществлялось путем разбрызгивания мочи, что является уникальным для представителей семейства Псовые [13]. У животных обоего пола мечение приводило к тому, что их шерсть пропитывалась мочой. Это, вероятно, повышало интенсивность восприятия запаха другими членами семейной группы [10].

### Выводы

Таким образом, можно заключить, что в условиях Московского зоопарка исследуемые животные образовывали семейную группу, в которой взаимодействие между особями зачастую включало в себя близкие физические контакты и синхронизацию отдельных форм поведения, типичную для данного вида.

Социальная динамика семейной группы кустарниковых собак в Московском зоопарке отражает, вероятно, характер социальной организации этих животных в дикой природе. Социальным ядром группы являются самец M1 и самка F1, поскольку в их сторону было направлено большинство проявлений подчинения (80,4%).

Низкий уровень агрессии среди старших особей позволяет предположить, что структура группы кустарниковых собак основана не на агрессии высокоранговых животных, а на демонстрации подчинения низкоранговых животных высокоранговым.

Маркировочное поведение кустарниковых собак чаще проявлялось в виде последовательного мечения территории, которое животные наиболее активно продемонстрировали в день, когда их перевели в новую часть вольера. Наиболее часто метили территорию самки из 2 и 3 пометов. В характере оставления запаховых меток наблюдаются четкие половые различия. При этом ольфакторная коммуникация также была направлена на установление определенных социальных взаимоотношений в семейной группе исследуемых животных.

### Список источников

1. Немцова Т.А. Организация стаи и особенности социального поведения красного волка // Вестник РГАЗУ. – 2006. – № 1 (6) – С. 173-176.
2. Попов С.В., Ильченко О.Г. Руководство по научным исследованиям в зоопарках: Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе. – М.: Московский зоопарк, 2008. – 160 с.
3. Резникова Ж.И. Эволюционные и этологические аспекты общественного образа жизни у животных // Вестник ВОГиС. – 2007. – № 2. – С. 290-305.
4. Сайт Московского зоопарка. – URL: <http://moscowzoo.ru>, свободный. – Загл. с экрана (дата обращения: 17.02.2023).
5. Álvarez-Solas S., Ramis L., Peñuela M.C. Highest bush dog (*Speothos venaticus*) record for Ecuador with a potential association to a palm tree (*Socratea rostrata*) // Studies on Neotropical Fauna and Environment. – 2022. – Vol. 57 (1), № 1-10. doi: 10.1080/01650521.2020.1809973.
6. Beisiegel B.M., Ades C. The bush dog *Speothos venaticus* (Lund, 1842) at Parque Estadual Carlos Botelho, Southeastern Brazil // Mammalia. – 2004. – Vol. 68. – Pp. 65-68.
7. Bellasai S.S., Martínez V., Guerrero D. et al. First camera trap record of bush dogs in the Paraguayan Upper Paraná Atlantic Forest // Canid Biology & Conservation. – 2020. – № 22 (3). – Pp. 11-14.
8. Bush Dog / Red List IUCN. – URL: <https://www.iucnredlist.org/species/20468/9203243>, свободный. – Загл. с экрана (дата обращения: 17.02.2023).
9. Kleiman D.G. Some Aspects of Social Behavior in the Canidae // American Zoologist. – 1967. – Vol. 7. – Pp. 365-372.

### References

1. Nemtsova T.A. Organization of the pack and features of the social behaviour of the dhole. Vestnik RGAZU. 2006; 1 (6): 173-176. (In Rus.)
2. Popov S.V., Il'chenko O.G. Zoo Research Guide: Guidelines for Ethological Observation of Mammals in Zoos. M.: Moskovskiy zoopark, 2008: 160. (In Rus.)
3. Reznikova Zh.I. Evolutionary and ethological aspects of the social way of life in animals. Vestnik VO-GiS. 2007; 2: 290-305. (In Rus.)
4. Moscow Zoo. [Electronic source]. URL: <http://moscowzoo.ru> (Access date: 17.02.2023). (In Rus.)
5. Álvarez-Solas S., Ramis L., Peñuela M.C. Highest bush dog (*Speothos venaticus*) record for Ecuador with a potential association to a palm tree (*Socratea rostrata*). Studies on Neotropical Fauna and Environment. 2022; 57 (1): 1-10. DOI: 10.1080/01650521.2020.1809973
6. Beisiegel B.M., Ades C. The bush dog *Speothos venaticus* (Lund, 1842) at Parque Estadual Carlos Botelho, Southeastern Brazil. Mammalia. 2004; 68: 65-68.
7. Bellasai S.S., Martínez V., Guerrero D., Groehn W., Mendoza C., Giordano A.J., Gregory T. First camera trap record of bush dogs in the Paraguayan Upper Paraná Atlantic Forest. Canid Biology & Conservation. 2020; 22(3): 11-14.
8. Bush Dog. RedListIUCN [Electronic source]. URL: <https://www.iucnredlist.org/species/20468/9203243> (Access date: 17.02.2023).
9. Kleiman D.G. Some Aspects of Social Behavior in the Canidae. American Zoologist. 1967; 7: 365-372.

10. Macdonald D.W. Social behaviour of captive bush dogs (*Speothos venaticus*) // Journal of Zoology. – 1996. – Vol. 239, Iss. 3. – Pp. 525-543. doi: 10.1111/j.1469-7998.1996.tb05941.x.
11. Mech L.D. Alpha status, dominance and division of labor in wolf packs // Canadian Journal of Zoology. – 1999. – Vol. 77. – Pp. 1196-1203.
12. Porton I.J., Kleiman D.G., Rodden M. Aseasonality of Bush Dog Reproduction and the Influence of Social Factors on the Estrous Cycle // Journal of Mammalogy. – 1987. – Vol. 68, Iss. 4. – Pp. 867-871. doi: 10.2307/1381569.
13. Porton I.J. Bush dog urine-marking: Its role in pair formation and maintenance // Animal Behaviour. – 1983. – Vol. 31, Iss. 4. – Pp. 1061-1069.
14. Sáenz-Bolaños C., Fuller T.K., Mooring M.S. et al. Bush Dogs in Central America: Recent Range Expansion, Cryptic Distribution, or Both? // Tropical Conservation Science. – 2019. – Vol. 12. – Pp. 125-131. doi: 10.1177/1940082919849758.
15. Tedford H. Phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae): the Living Taxa // American Museum Novitates. – 1995. – Vol. 56. – Pp. 37-51.

#### Информация об авторах

**Алёна Михайловна Барина**, кипер отдела «Млекопитающие», ГАУ «Московский зоологический парк»; 123242, Россия, г. Москва, ул. Большая Грузинская, 1; e-mail: alleney@yandex.ru.

**Михаил Александрович Брагин**, заведующий отделом «Млекопитающие», ГАУ «Московский зоологический парк»; 123242, Россия, г. Москва, ул. Большая Грузинская, 1; e-mail: mabragin1981@yandex.ru.

**Наталья Александровна Веселова**, доцент кафедры зоологии, канд. биол. наук, доцент, ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева»; 127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: veselova\_n.a@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0001-9679-2329.

Статья поступила в редакцию 22.02.2023  
Одобрена после рецензирования 14.04.2023  
Принята к публикации 31.08.2023

10. Macdonald D.W. Social behaviour of captive bush dogs (*Speothos venaticus*). Journal of Zoology. 1996; 239; 3: 525-543. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1996.tb05941.x

11. Mech L.D. Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. Canadian Journal of Zoology. 1999; 77: 1196-1203.

12. Porton I.J., Kleiman D.G., Rodden M. Aseasonality of Bush Dog Reproduction and the Influence of Social Factors on the Estrous Cycle. Journal of Mammalogy. 1987; 68; 4: 867-871. DOI: 10.2307/1381569

13. Porton I.J. Bush dog urine-marking: Its role in pair formation and maintenance. Animal Behaviour. 1983; 31; 4: 1061-1069.

14. Sáenz-Bolaños C., Fuller T.K., Mooring M.S., Porras J., Sievert P.R., Montalvo V.H., Carrillo E.J. Bush Dogs in Central America: Recent Range Expansion, Cryptic Distribution, or Both? Tropical Conservation Science. 2019; 12: 125-131. DOI: 10.1177/1940082919849758.

15. Tedford H. Phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae): the Living Taxa. American Museum Novitates. 1995; 56: 37-51.

#### About authors

**Alena M. Barinova**, keeper, Department “Mammals”, Moscow Zoo; 1, Bol'shaya Gruzinskaya Str., Moscow, 123242, Russian Federation; E-mail: alleney@yandex.ru.

**Mikhail A. Bragin**, Head of the Department “Mammals”, Moscow Zoo; 1, Bol'shaya Gruzinskaya Str., Moscow, 123242, Russian Federation; E-mail: mabragin1981@yandex.ru.

**Natalya A. Veselova**, CSc (Bio), Associate Professor of the Zoology Department, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: veselova\_n.a@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0001-9679-2329.

The article was submitted to the editorial office 22 Feb 2023  
Approved after reviewing 14 Apr 2023  
Accepted for publication 31 Aug 2023