

**ПЛУСНИН Ю.М.**

**ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ НА РАЗНЫХ ФАЗАХ  
ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ**

Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук  
(03.00.08 – зоология)

Биологический институт СО АН СССР  
Новосибирск, 1985

Работа выполнена в лаборатории популяционной экологии и генетики животных Биологического института Сибирского отделения АН СССР

Научный руководитель - доктор биологических наук В.И. Евсиков.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор А.А. Максимов,  
доктор биологических наук В.Г. Кривошеев.

Ведущая организация - Институт экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР.

Защита диссертации состоится 12 марта 1985 г. на заседании специализированного совета. К 03.14.01 по присуждению ученой степени кандидата наук в Биологическом институте СО АН СССР.

Отзывы в двух экземплярах, заверенные печатью, просим направлять в специализированный совет по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 2, Биологический институт СО АН СССР.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического института СО АН СССР.

Автореферат разослан 06.02.1985

Ученый секретарь специализированного совета кандидат биологических наук А.Ю. Харитонов

**ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ**

Актуальность темы. Поведенческая структура популяции – одна из главных компонент ее экологической и физиологической адаптации. Анализ поведенческих механизмов поддержания популяционного гомеостаза занимает важное место и в рамках теорий авторегуляции численности млекопитающих (Christian, 1971; Krebs et al., 1973; Шилов, 1973, 1977; Anderson, 1960).

Водяная полевка (*Arvicola terrestris* L.) является удобным объектом для популяционных исследований в силу того, что данный вид характеризуется: 1) высокой фоновой численностью, позволяющей проводить массовые исследования; 2) наличием выраженных и регулярных вспышек численности, захватывающих большие площади ареала; 3) отчетливым генетическим полиморфизмом по окраске; 4) пространственной разобщенностью экологически различных групп животных, что позволяет сравнивать их по совокупности поведенческих показателей. Вместе с тем, этот вид, будучи хорошо изучен в области экологии, биоценологии, морфологии и систематики, до сих пор остается практически не изученным в плане анализа этологической структуры его популяции. Между тем, выяснение норм поведенческих стереотипов животных, наблюдаемых в различных экологических условиях, может иметь значение при прогнозе вспышек численности водяной полевки и проведении более эффективных мероприятий по предупреждению ее вредящей деятельности.

Цель и основные задачи работы. Проводилось изучение этологической структуры популяции водяной полевки на индивидуальном, групповом и популяционном уровнях организации в периоды пика, спада и депрессии численности с целью выяснения роли поведенческих механизмов в авторегуляции численности.

Характер исследований определил следующие основные задачи: 1) изучение пространственной организации популяции в стадиях размножения и предзимовочных поселениях во время высокой и

низкой численности; 2) изучение иерархической структуры и характера зоосоциальных отношений между животными в экспериментальных условиях, выяснение поведенческих особенностей полевков разного иерархического ранга; 3) исследование влияния внешних условий, внутривидовых и генетических факторов на индивидуальную агрессивность полевков и интенсивность агрессивных взаимодействий в популяции; 4) изучение структуры индивидуального поведения полевков, характера и направлений изменений поведения на разных фазах динамики численности; 5) выявление поведенческой разнокачественности полевков разной окраски и роли генетического полиморфизма популяции в поведенческих механизмах регуляции численности.

Научная новизна и значение полученных результатов. Впервые проведен комплексный анализ этологической структуры популяции в естественных условиях обитания одновременно по целой группе параметров, что позволило обнаружить новые поведенческие свойства полевков и особенности группового поведения, имеющие значение в процессах внутривидовой регуляции численности. В частности, выявлены определенные особенности внутривидовой организации и иерархической структуры групп, показано значение этологической дифференциации животных в пространственном подразделении популяции и динамике численности.

Установленные связи между изменениями численности популяции и ее этологической структурой позволяют описать основные элементы поведенческой регуляции численности на фазах пика, спада и депрессии. Анализ совокупности поведенческих свойств полевков в выборках, взятых на разных фазах популяционного цикла, дает также возможность осуществлять краткосрочный прогноз динамики численности на основе поведенческих критериев.

Апробированный комплексный метод исследования этологической структуры популяции в естественных условиях обитания может применяться и при изучении других видов мелких млекопитающих.

Публикация результатов исследования. По теме диссертации опубликовано 8 печатных работ.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы докладывались на конференциях молодых ученых Биологического института СО АН СССР (1982, 1984 г.), на Л Всесоюзной конференции по экологической физиологии (Сыктывкар, 1982 г.), на Всесоюзном совещании «Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих» (Пушино, 1983 г.) и на III Всесоюзной конференции по поведению животных (Москва, 1984 г.).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, четырех глав (включая обзор литературы), заключения и выводов. Работа изложена на 235 страницах, включая 22 рисунка, приложение с 41 таблицей и список литературы (265 названий, из них 130 на иностранных языках).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в соответствии с плановой темой лаборатории популяционной экологии и генетики животных Биологического института СО АН СССР "Исследование эколого-физиологических механизмов реализации репродуктивного потенциала млекопитающих". Использованы материалы по водяной полевке, собранные автором в составе экспедиции лаборатории в Убинском районе Новосибирской области в сезоны пика (1980 г.), пика - начала спада (1981 г.), резкого спада (1982 г.) и депрессии численности (1984 г.). За исследуемый период численность популяции сократилась более чем в 30 раз (Дорофеев и др., 1984). Объем полевого материала составил 3259 особей.

Изучение этологической структуры популяции проводилось по следующей схеме. В типичных местах размножения полевков (болото, займище, берега канав) в одной из пяти исследованных локальных популяций закладывались постоянные площадки и линии отловов, на которых с помощью регулярно (на расстоянии 10 м друг от друга) расставленных живоловушек в течение четырех ночей отлавливали животных. Пространственная организация поселений (демов) изучалась по фиксированным точкам отловов с помощью метода "ближайшего соседа" (Thompson, 1956; Burgees, 1979), с привлечением данных, полученных методом меченая и повторного вылова на тех же площадках. Исследовано распределение 820 полевков в 53 демах.

Отловленные животные из всех локальных популяций помещались в полевую виварий, где содержались при температуре  $17 \pm 3^\circ \text{C}$  и режиме освещения 16С:8Т в индивидуальных вольерах с достаточным количеством корма и воды в течение 1-3 сут. На вторые сутки изучалось индивидуальное поведение полевков в тесте "открытого поля" (Hall, 1934) по 7 параметрам: латентному времени, частоте дефекации, уринации и груминга (самоочищения), вертикальной (ориентировочной), горизонтальной (двигательной) активности и скорости передвижения по арене. Всего исследовано 1527 полевков. Часть особей (151) изучалась в «риск-тест» на уровень исследовательской активности.

Через 2-3 суток животных объединяли в группы по 6 особей одного пола и возраста и в тесте «попарного ссаживания» (Фуллер, Хан, 1975) определяли агрессивный ранг животного и латентный период атаки (505 особей). Часть животных из этих групп через 12-18 часов исследовалась в

двухсуточном эксперименте "группового осаживания" при повышенной плотности (также по 6 особей); изучались особенности формирования иерархической структуры, интенсивность агонистических взаимодействий и зоосоциальное поведение полевок разного статуса. Используются поведенческие методы исследования структуры замкнутой группы (см.: Crowcroft, Sowe, 1963; Henry, Stephens, 1977). Проведены наблюдения за 337 полевыми из 45 групп.

Особь из разных групп и контрольные животные забивались одновременно; на внутренней поверхности шкурки подсчитывалось число ран и свежих шрамов (Christian, 1971; Rose, 1979) для определения уровня агрессивных взаимодействий в популяции (данные получены по 2025 полевым). Определялась окраска животного по эталонному набору шкурок от черной до светло-рыжей. Поведение исследовалось отдельно у полевок четырех половозрастных групп: взрослых (перезимовавших) самцов и самок, молодых (сеголеток) самцов и самок.

Для сравнения популяционных характеристик поведения использованы стандартные статистические методы и параметрические критерии. Кроме них, для оценки ряда качественных признаков и выборок с негауссовым распределением параметров применялись непараметрические критерии. При исследовании эволюционных различий между выборками использован метод обобщенных расстояний К. Пирсона (Pearson, 1924).

### ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИИ В СТАДИЯХ РАЗМНОЖЕНИЯ И ЗИМОВКИ

Пространственная организация популяции в период размножения характеризуется двухуровневой структурой: наличием локальных, относительно постоянных по составу поселений (демов) численностью 10-30 особей и внутриместных репродуктивных группировок (РГ) численностью 2-9 особей. Структура демов определяется двумя основными факторами: сезонными изменениями репродуктивного поведения и такой особенностью экологии вида как массовые весенне-осенние миграции из мест зимовки в места размножения и обратно. В сезоне, размножения у водяной полевки выделяются три основных периода 1) выселения в болота и начало размножения (апрель-первая половина мая); 2) период массового размножения (вторая половина мая – июнь); 3) окончание размножения и переселение полевок из демов в зимовочные станции (июль-август; Максимов, 1959; Пантелеев, 1968). Изменение пространственной структуры демов и плотность размножающихся полевок в них зависят от стадии размножения в популяции. В то же время эти характеристики не зависят от изменений численности популяции в периоды пика и спада (табл. 1, рис. 1).

Таблица 1  
Плотность взрослых особей в демах (экз. на 1000 м<sup>2</sup>) на разных фазах цикла и в разные периоды сезона размножения

Период размножения	Пик, 1980	Пик-спад, 1981	Спад, 1982
1. апрель – 15 мая	–	4,39; 5,43 (2)	3,67; 5,71 (2)
2. 16 мая – июнь	4,04 ± 0,96 (9)	3,14 ± 0,52 (13)	1,79; 5,28 (2)
3. июль - август	1,09 ± 0,29 (14)	1,07 ± 0,22 (9)	1,14 (1)

Зоосоциальные связи между полевыми в деме не зависят от Фоновой численности особей; они изменяются в течение сезона размножения от «квазимоногамных», основанных преимущественно на парных отношениях «самец-самка», до «квазиполигамных», основанных на территориальных отношениях нескольких самок и 1-2 самцов. В первый период сезона основу дема и РГ образуют размножающиеся пары (в них объединены 80% полевок дема, остальные особи представлены почти исключительно самцами). 2—4 пары формируют РГ; в деме насчитывается 1-5 РГ, которые максимально удалены друг от друга (рис. 1; табл. 2).

Во второй период сезона самки в демах распределяются более регулярно (занимают территории). Самцы, в отличие от первого периода, образуют группы из 2-3 особей. Расстояние между РГ уменьшается вдвое, их число сокращается. В непосредственной близости от самок и возле выводковых гнезд отлавливаются молодые полевки. Члены выводков связаны друг с другом.

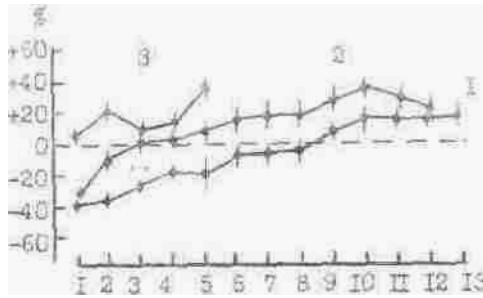


Рис. 1. Взаимное распределение взрослых полевков в деме в разные периоды сезона размножения (1 – 3). Ось ординат – расстояние между полевками в % отклонений от ожидаемого случайного расстояния (пунктирная линия); ось абсцисс – порядковый номер «ближайшего соседа», соответствующий его удаленности от любой особи дема. Данные суммированы по всем демам.

В третий период большинство взрослых полевков исчезает из демов; оставшиеся, в основном самки, распределены на максимальном расстоянии друг от друга. Полевки перестают образовывать группы. Однако, почти все молодые особи объединены группы по 2-4 (выводки). Организация демов соответствует полигамной форме семей у других грызунов.

Таблица 2

**Характеристика структуры демов в периоды размножения**

Период размножения	Число в деме			Расстояние (м) между	
	всех особей	молодых	РГ	Особями в РГ	РГ в деме
1	22,7 ± 7,2 (3)	0 (3)	3,0 ± 2,6 (9)	6,5 ± 0,8 (9)	100 ± 17 (7)
2	10,2 ± 0,9 (16)	1,4 ± 0,4 (16)	2,1 ± 0,9 (33)	7,0 ± 0,8 (31)	52 ± 9 (18)
3	12,6 ± 2,6 (23)	8,3 ± 1,2 (23)	1,0 ± 0,2 (23)	5,1 ± 0,6 (15)	34 ± 5 (9)

С помощью мечения и повторных отловов определены размеры участков обитания полевков в июне-июле. Они оказались одинаковыми у взрослых самцов и самок и молодых особей (в среднем составляют 225-330 м<sup>2</sup>, n = 32).

Предзимовочные поселения сеголеток на лугах имеют пространственную организацию аналогичную той, что формируется в демах весной. Группы из 2-3 особей представлены преимущественно полевками одного пола; сами группы друг относительно друга располагаются на максимальном расстоянии.

**ХАРАКТЕР ЗООСОЦИАЛЬНЫХ ОТНОШЕНИЙ И АГРЕССИВНОСТЬ В ПОПУЛЯЦИИ В ПЕРИОДЫ ПИКА И СПАДА ЧИСЛЕННОСТИ**

Зоосоциальная структура группы в эксперименте отражает существенные связи между животными в естественных условиях (Хайнд, 1975; Anderson, 1960). Она формируется на основе агрессивности, иерархии доминирования-соподчинения и индивидуальных особенностей поведения животных разного ранга.

Число парных драк в группе (за 30 мин) в начале осаживания равно 129±23; через 7 часов оно снижается до 44±14 (составляя 87% всех парных контактов), а к концу вторых суток уменьшается до 2,4±0,6 (8% всех контактов). Число же неагрессивных взаимодействий стабилизируется к концу первых суток на уровне 20-30 актов. Агрессивность детерминирует распределение полевков по иерархическим рангам только у взрослых самок и молодых полевков обоего пола (эти параметры положительно скоррелированы). У взрослых самцов агрессивность на определяет их статус.

Иерархическая структура группы не является линейной и достаточно жесткой: несколько особей могут иметь один и тот же статус, или изменять его в процессе осаживания. Изменяют свой статус в

основном субдоминантные особи, доминанты и подчиненные его практически не изменяют.

В группах часто образуются «альянсы» между двумя, реже тремя, полевыми животными в течение всего времени осаживания пространственно и поведенчески связаны друг с другом. «Альянсы» образуются достоверно чаще среди одноранговых особей, чем между особями разных рангов, причем чаще между доминантами (44%), чем между подчиненными (15%). Это ведет к формированию системы группового доминирования.

Поведенческие особенности животных и генотип влияют на их статус в группе. Полевки с высокой лабильностью поведения (частотой смены одного вида поведения другим) и иницирующие большее число контактов имеют в группе более высокие статусы. Полевки с высоким уровнем исследовательской активности и более эмоциональные особи (по частоте дефекаций) чаще занимают статусы субдоминантов и подчиненных. Гетерозиготные по окраске темно-бурые особи чаще являются доминантами, а гомозиготные черные и бурые полевки занимают более низкие статусы (табл. 3); различия у самок разной окраски более значительны, чем у самцов. Полевки из мест зимовки (мигранты) не отличаются от особей из мест размножения (оседлые) по рангам в группе.

Таблица 3

**Распределение взрослых полевок разной окраски по агрессивности и иерархическим статусам в группе (в %)**

Окрасочная группа	Агрессивный ранг				Иерархический статус			
	(n)	Д	СД	П	(n)	Д	СД	П
Черные	(10)	0	40	60	(11)	9	55	36
Темно-бурые	(56)	29	39	32	(60)	45	33	22
Бурые	(50)	20	34	46	(45)	20	36	44

Примечание, (n) - число животных; Д - доминанты; СД - субдоминанты; П - подчиненные. Далее обозначения те же.

На фазах пика и спада численности доля полевок с разным статусом не изменяется в экспериментальных группах, тогда как доля агрессивных особей в период спада уменьшается (табл. 4).

Таблица 4

**Распределение взрослых полевок по агрессивности и иерархическим статусам на разных фазах динамики численности (в %)**

Параметра	Пик (1980)			Пик-спад (1981)				Спад (1982)			
	(n)	L	C*	(n)	Д	СД	П	(n)	Д	СД	П
Агрессивный ранг	—	—	—	(165)	26	40	34	(58)	15	42	43
Иерархический статус	(36)	53	47	(76)	36	30	34	(60)	28	42	30

- С – субординанты.

У взрослых самцов при попарном осаживании мигрантов с оседлыми первые занимают более низкие агрессивные ранги; различия между группами более существенны при высокой численности.

Интенсивность агрессивных взаимодействий в популяции прямо зависит от изменений численности: число ранений у полевок максимально в период пика и значительно снижается на спаде (рис. 2). Наиболее значительны изменения у взрослых самцов; для них характерна также сезонная динамика числа ран, связанная с репродуктивным поведением (возрастание числа агрессивных контактов с апреля по июнь и снижение в июле-августе). У молодых полевок связь уровня ранений с динамикой численности отмечается лишь в период осенней миграции (август-сентябрь). Снижение агрессивности в популяции во время спада численности определяется как снижением интенсивности агонистических взаимодействий между самцами в демах, так и уменьшением в популяции доли особей с высокой агрессивностью.

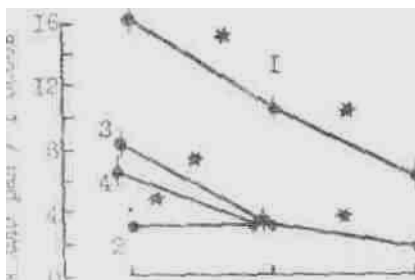


Рис. 2. Число ран у полевок в периоды пика (1980), начала спада (1981) и спада численности (1982). Перезимовавшие самцы (1; и самки (2) в апреле-июне; молодые полевки, самцы (3) и самки (4), в августе-сентябре. Звездочками обозначены достоверные различия между средними ( $p < 0,01$ ).

Уровень ранений у взрослых самцов из станций размножения, как и их агрессивность, выше, чем у самцов из мест зимовки (мигрантов); на спаде численности различия между этими двумя экологическими группами уменьшаются (табл. 5).

Таблица 5

**Интенсивность агрессивных взаимодействий (число ран) и доля особей разной агрессивности (в %) у взрослых самцов из станций размножения (оседлые) и зимовки (мигранты)**

Год, фаза цикла	Число ран на 1 особь		Агрессивный ранг					
	оседлые	мигранты	оседлые			Мигранты		
			Д	СД	П	Д	СД	П
1980, пик	19,8 1,8 (41)	15,0 0,8 (81)	-	-	-	-	-	-
1981, пик-спад	10,4 0,3 (235)	8,5 0,6 (94)	30	35 (62)	35	15	35 (26)	50
1982, спад	10,2 2,3 (16)	5,0 1,5 (11)	17	46 (24)	37	20	60 (5)	20

### ИНДИВИДУАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ПОЛЕВОК И СООТНОШЕНИЕ ОСОБЕЙ С РАЗНЫМ ТИПОМ ПОВЕДЕНИЯ В ПЕРИОДЫ ПИКА, СПАДА И ДЕПРЕССИИ ЧИСЛЕННОСТИ

Анализ структуры индивидуального поведения показал тесную взаимосвязь параметров горизонтальной и вертикальной активности, скорости передвижения и частоты груминга. Латентный период не связан со всеми исследованными параметрами поведения, а частота дефекации отрицательно коррелирует с ними у взрослых самцов, а у остальных полевок тесно связана с параметрами активности (вертикальной, двигательной, скоростью передвижения).

В популяции отмечены значительные годовые изменения параметров поведения, связанные с динамикой численности (рис.3).





Рис. 3. Динамика параметров индивидуального поведения в течение 1980 – 1984 гг. (данные по всей выборке за исключением полевков с массой менее 90 г). Звездочками обозначены достоверные различия между средними ( $p < 0,05$ ).

В период спада численности (1981 – 82 гг.) у полевков возрастает латентный период, частота урикации и падает частота дефекаций, что свидетельствует о повышении уровня хронической стрессированности животных во время «краха» популяции; в период депрессии (1983-84 гг.) уровень стрессированности снижается. В течение всего времени снижения численности в популяции возрастает доля полевков с высокой активностью.

Оценка эмоциональности животных по уровню дефекации показала, что особи с высокой эмоциональностью имеют меньшие значения латентного времени, большую вертикальную и двигательную активность, скорость передвижения. Они менее агрессивны (самцы) и занимают в группах более низкие ранги, чем низкоэмоциональные особи; на спаде различия исчезают (табл. 6).

Таблица 6

**Распределения по агрессивности и иерархическим статусам взрослых полевков с высокой (ВЭ) и низкой (НЭ) эмоциональностью**

Год, фаза цикла	Агрессивный ранг						Иерархический статус					
	НЭ			ВЭ			НЭ			ВЭ		
	Д	СД	П	Д	СД	П	Д	СД	П	Д	СД	П
1981, пик-спад	2	44	2	2	39	3	47	38	15	27	23	50
	8	(81)	8	7	(62)	4		(45)			(26)	
1982, спад	2	36	3	2	53	2	30	32	38	26	58	16
	5	(44)	9	0	(15)	7		(40)			(19)	

В период спада в популяции резко снижается доля высокоэмоциональных особей, а во время депрессии возрастает до того же уровня, что и при высокой численности (см. рис. 3). Наиболее значительное сокращение доли эмоциональных особей отмечено у черных полевков. Среди полевков разной окраски черные же Долее эмоциональны, чем бурые и темно-бурые: у черных эта доля составляет 63% (70), у темно-бурых – 43% (307) у бурых – 38% (186; данные по взрослым особям).

Полевки с высоким и низким уровнем исследовательской активности (склонные и не склонные выходить на освещенную арену из темной стартовой камеры - этот признак, также как и эмоциональность, является устойчивой поведенческой характеристикой особи) не различаются между собой по параметрами индивидуального поведения, числу ранений и по долям агрессивных и неагрессивных особей в выборках. При осаживании же в группах они занимают различные статусы. Среди полевков с низкой исследовательской активностью преобладают особи с высоким статусом (отношение Д:СД:П равно 38:41:21 %; n=42), а среди полевков с высокой активностью - особи низкого ранга (соответственно 15:42, 5:42, 5%; n=33). Во время высокой численности и на спаде в популяции наблюдается примерно равное соотношение особей с высокой и низкой исследовательской активностью (47 и 53% соответственно), а в годы депрессии доля полевков с высокой активностью возрастает до 75% ( $p < 0,0005$ ).

Поскольку популяция водяной полевки обновляется практически заново в течение года (Максимов, 1959; 1977), изменения поведения на разных фазах цикла связаны с динамикой в популяции долей особей с разным типом поведения. (Сезонная динамика индивидуального поведения отмечена в основном у перезимовавших самок).

Выборки из разных локальных популяций значительно различаются между собой по индивидуальному поведению. Наибольшая этологическая дифференциация отмечена между взрослыми самцами из мест размножения и зимовки (оседлыми и мигрантами): оседлые имеют более высокую вертикальную и двигательную активность и скорость передвижения, меньший латентный период. Различия между мигрантами и оседлыми самцами поддерживаются постоянно и независимо от изменений численности популяции, они не соответствуют удаленности отдельных местообитаний друг от друга: оседлые полевки из удаленных станций меньше различаются между собой, чем оседлые и мигранты из соседних местообитаний (табл. 7). У молодых особей таких различий не обнаружено.

Таблица 7

**Этологические расстояния (представлены значениями  $\chi^2_6$ ) между группами взрослых полевков из мест размножения ( $P_1$  и  $P_2$ ) в зимовки ( $M$ )**

Пары	Пик, 1980	Пик-спад, 1981	Спад, 1982
$M - P_1$	18,35**	29,95***	18,61**
$M - P_2$	6,44	9,95	16,72*
$M - P_2$	10,87	18,58**	11,78

Примечание: Расстояние между центрами местообитаний:  $M - P_1 = 7$ км;  $M - P_2 = 20$ км;  $P_1 - P_2 = 14$ км;  $p < 0,05$  (\*);  $p < 0,01$  (\*\*);  $p < 0,001$  (\*\*\*)

Отмечены определенные различия в структуре индивидуального поведения у полевков разной окраски. Динамика средних значений параметров у темно-бурых особей в течение сезона и в течение нескольких лет менее выражена, чем у черных и бурых. По средним значениям параметров все три группы не различаются.

## **ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ В ПОПУЛЯЦИИ ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ**

В заключении рассмотрены динамика поведенческих свойств популяции на отрезке цикла «пик – спад – депрессия» и предполагаемые изменения этологической структуры на отрезке «депрессия – подъем – пик». Полученные результаты свидетельствуют о том, что механизмами регуляции численности в популяции выступают как изменения физиологического статуса особей (в соответствии с гипотезой физиологического стресса Дж. Кристиана), так и изменения соотношения долей особей, различных по своим этолого-генетическим свойствам (в соответствии с гипотезой Д. Читти). В то же время, динамика этологической структуры популяции в ответ на колебания численности характеризуется



разным направлением. Зоосоциальное поведение особей и организация сообществ (демов) являются консервативной компонентой поведенческой системы популяции, связанной с поддержанием популяционного гомеостаза и оптимизацией процесса размножения; поэтому эти поведенческие характеристики не зависят от численности. Напротив, индивидуальное поведение полевок и их агрессивность являются лабильными компонентами поведенческой системы популяции и меняются в связи с динамикой численности.

Число поведенческих регуляторов численности возрастает за счет генетической и этологической разнокачественности особой (окрасочный полиморфизм и конституциональные поведенческие типы) и путем дифференциации животных на основе поведения на экологические группы мигрантов и оседлых, которые характеризуются различным вкладом в репродуктивный потенциал популяции (Одум, 1975). Поведенческие ответы на изменение численности отличны также у полевок разного возраста и пола: наиболее выраженные реакции отмечаются у взрослых самцов, а поведение самок в большей степени детерминировано генотипом.

Наблюдаемые изменения этологической структуры на спаде и депрессии численности позволяют предполагать возможные направления ее изменения при подъеме численности: неизменность пространственной структуры популяции, рост агрессивности, изменение структуры индивидуального поведения в связи со снижением стрессированности особей, возрастанием доли эмоциональных, агрессивных и несклонных к исследовательскому поведению полевок.

## ВЫВОДЫ

1. Показано, что в период размножения для популяции водяной полевки характерна демовая организация, основанная как на связях между разнополюми, так и однополюми размножающимися особями. Зоосоциальные отношения между молодыми полевками начинают устанавливаться в деме с раннего возраста. Пространственная организация предзимовочных поселений сеголеток аналогична структуре демов весной.

2. Установлено, что организация демов и плотность полевок в них не зависят от изменений численности популяции на фазах пика и спада. Они зависят от сезонности размножения и весенне-осенних массовых миграций.

3. Зоосоциальная организация экспериментальных групп формируется на основе иерархии доминирования-соподчинения, поведенческой разнокачественности особей и агрессивности. Иерархическая структура группы нелинейна: для нее характерно образование "альянсов" между доминирующими животными. Иерархический статус особи в значительной мере преддетерминирован особенностями индивидуального поведения. У взрослых самцов агрессивность не определяет их статус, у полевок других половозрастных групп - определяет.

4. Интенсивность агрессивных взаимодействий в популяции и доля полевок с разным уровнем агрессивности изменяются в связи с динамикой численности: после окончания пика и на спаде снижается агрессивность и доля агрессивных особей в популяции.

5. Структура индивидуального поведения в популяции значительно изменяется на разных фазах цикла. Эти изменения отражают возрастание уровня хронической стрессированности особей в период спада и снижение стрессированности в период депрессии. В популяции изменяются также доли особей с разным типом поведения. В период спада резко снижается доля высокоэмоциональных полевок по сравнению с периодами высокой численности и депрессии. Во время депрессии в популяции возрастает доля полевок с высоким уровнем исследовательской активности.

6. Показано, что группы особей из разных местообитаний к пределам одной популяции (мигранты и оседлые) различаются между собой по совокупности признаков индивидуального поведения и агрессивности. Эти различия постоянны и не зависят от изменений численности. Они наиболее выражены у взрослых самцов; молодые полевки из разных мест не различаются между собой.

7. Обнаружены значительные поведенческие различия между полевками разной окраски, которые сохраняются на разных фазах динамики численности. Гетерозиготные по окраске темно-бурые особи более стабильны по параметрам индивидуального поведения, более агрессивны и занимают более высокие иерархические статусы, чем гомозиготные бурые и черные полевки. Различия между животными разной окраски сильнее выражены у самок, чем у самцов.

### Список печатных работ, опубликованных по теме диссертации.

1. **Плюснин Ю.М.** Поведенческие структуры управления в сообществах животных. - В кн.: Системный метод и современная наука. Новосибирск, 1979, вып. 5, с. 104-112.
2. **Плюснин Ю.М.** Социальная синхронизация поведения у полевки-экономки, - В кн.: Различные уровни биологической интеграции /Тезисы докл. VI Всесоюзн. конф. по экологической физиологии. Сыктывкар, 1982, Т. 2, с. 115.
3. **Плюснин Ю.М.** Модификация метода ближайшего соседа для изучения популяций, распределенных в пространстве сложной конфигурации. - В кн.: Распределение и численность позвоночных Сибири. Новосибирск, 1982, с. 211-217.
4. **Евсиков В.И., Плюснин Ю.М.** Полиморфизм по окраске и агрессивность у водяных полевок. - В кн.: Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих Авансы докл. Всесоюзн. совещ., Пушино. М., 1983, с. 53-55.
5. **Плюснин Ю.М., Евсиков В.И.** Сезонные изменения формы социальной организации репродуктивных групп водяной полевки. В кн.: Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих /Тезисы докл. Всесоюзн. совещ., Пушино. М., 1983, с. 155-157.
6. **Плюснин Ю.М.** Целевое управление процессом развития поведенческой структуры в экспериментальных группах животных. - В кн.: Целевое управление и имитационное моделирование /Тезисы докл. и сообщ. к 4-й науч.-методич. конф. Новосибирск, 1983, с. 68-70.
7. **Путилов А.А., Плюснин Ю.М.** Социальная синхронизация поведения у полевок. - В кн.: Поведение животных в сообществах /Материалы III Всесоюзн. конф. по поведению животных. М., 1983, Т. 2, с. 73-75.
8. **Мошкин М.П., Плюснин Ю. М., Герлинская Л. А., Марченко О.В., Евсиков В.И.** Эндокринная функция гонад и агрессивность самцов водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) на спаде численности природной популяции. – Экология, 1984, № 4, с. 51-58.