

Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение II. Пространственно-этологическая структура популяции

В. И. ЕВСИКОВ, М. А. ПОТАПОВ, В. Ю. МУЗЫКА

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

АННОТАЦИЯ

В течение двух циклов численности (1980–1998 гг.) в популяции водяных полевок (*Arvicola terrestris* L.) изучали уровень ранений на шкурках, социальные ранги самцов в экспериментальных ссаживаниях и пространственное распределение репродуктивно активных особей. Исследования проводили в период интенсивного размножения (май и июнь). Уровни ранений у зимовавших самок были низки и не зависели от популяционной численности. У зимовавших самцов уровень ранений коррелировал с численностью. Несмотря на колебания популяционной численности, плотность размещения репродуктивно активных животных в локальных субпопуляциях была неизменной. С помощью метода "ближайшего соседа" показано, что размножающиеся самки территориальны. В локальных субпопуляциях с численным преобладанием самцов ближе к самкам отлавливались более крупные самцы, что, возможно, отражает их успех в межсамцовой конкуренции и приоритетный доступ к самкам в условиях относительного дефицита репродуктивного ресурса. Показано, что масса тела существенно различалась у самцов разного социального ранга и была максимальной у доминантов. При изучении склонности к доминированию в экспериментальных ссаживаниях самцов, имеющих разную окраску шерсти (гомозиготных бурых и черных и гетерозиготных темно-бурых), было выяснено, что различия между ними зависят от фазы популяционного цикла. На фазах пика и спада численности доля доминантов была выше у гетерозиготных темно-бурых самцов (по сравнению с гомозиготными бурыми). Предполагается, что такие различия могут вносить определенный вклад в поддержание внутривидового полиморфизма по признаку основного тона окраски шерстного покрова.

ВВЕДЕНИЕ

Социальное поведение животных определяет формирование их пространственной организации и иерархических систем субординации. Считается, что у многих видов полевок (*Microtinae*) плотность размножающихся особей в локальных субпопуляциях устанавливают самки [1, 2]. Р. Бунстра [1] выдвинул гипотезу о том, что самки конкурируют за пространство для обеспечения условий для выживания и роста молодняка. В соответствии с гипотезой Р. Остфелда [3], лимитирующим ресурсом для самок является пища, и поэтому их пространственное

размещение и степень территориальности определяются распределением пищевого ресурса. Относительное значение "защиты потомства" и "защиты пищевого ресурса" в проявлении самками территориальности обсуждается поныне [4], но, как нам кажется, противопоставлять эти факторы (и соответствующие гипотезы) неправомерно. Эти гипотезы сходятся в предположении, что пространственное распределение и социальная организация самцов определяются их конкуренцией за доступ к репродуктивно активным самкам [1–3, 5]. Установление иерархии доминирования среди самцов является фактором, предопределяющим относитель-

ный репродуктивный успех особей. Различия в репродуктивном успехе доминирующих и подчиненных самцов, которые легко наблюдать в условиях эксперимента на многих видах грызунов [6–8], в природе изучены в меньшей степени. Определенную информацию об относительном репродуктивном успехе самцов в природе можно получить, применяя радиотелеметрию, анализируя генетические метки ("finger prints") взрослых особей и их предположительных потомков, используя радиоактивные метки и др. В данной работе мы ограничились одним из непрямых подходов к оценке успеха самцов в размножении, основанном на анализе расстояний между точками поимок самцов и таковыми самок, что может отражать степень доступа самцов к репродуктивному ресурсу [9].

Водяные полевки (*Arvicola terrestris* L.), обитающие в Западной Сибири, принадлежат к околоводной экологической форме и летом населяют обводненные местообитания. В отличие от самцов, часть самок вступает в размножение в год своего рождения [10, 11]. Резко континентальный климат Сибири с холодными зимами заставляет полевок переселяться из летних увлажненных местообитаний в сухие возвышенные места (на луга), где они зимуют в подземных ходах. Не существует надежных данных о подснежном размножении водяных полевок. Весной перезимовавшие полевки вновь переселяются во влажные биотопы [12]. В соответствии с моделью Т. Бёрки и Н. Стенсета [13], в которой продолжительная зима и мозаично распределенные ресурсы уменьшают популяционную стабильность и периодически приводят к популяционному краху, репродуктивная стратегия водяных полевок в Западной Сибири носит оппортунистический характер. Их популяции претерпевают 1000-кратные изменения численности с периодичностью, соответствующей циклам обводненности территории [14, 15]. Зимовавшие самки вовлечены в размножение практически поголовно [10], в то время как большая часть самцов, по всей видимости, исключена из этого процесса. В начале сезона размножения наблюдается численное преобладание самцов [16], что, видимо, вследствие обостренной конкуренции приводит к их резкой дифференциации по репродуктивному успеху.

Летом популяции водяной полевки структурированы на небольшие локальные (местные)

популяции, или демы [17]. Структурированность популяции на отдельные репродуктивные группировки (вследствие гетерогенности среды или особенностей социальной организации) может обеспечивать быстрые перестройки генетической структуры [18, 19] и определять демографические и микропопуляционные процессы [20]. С другой стороны, такая структурированность является условием устойчивого функционирования популяции как целого [21–23]. Сезонные переселения в сухие луговые стации обеспечивают "перемешивание" животных и поддержание генотипической популяционной целостности. В большой степени формирование местных популяций водяных полевок предопределяется мозаичностью пригодных местообитаний. Так же, как и у других видов полевок [2, 24–26], самки водяных полевок являются территориальными, в то время как самцы имеют большие по размеру и широко перекрывающиеся в пределах локальных поселений участки [12, 27, 28]. Это подтверждается и данными радиопрослеживания, из которых следует, что самцы проходят за ночь большие расстояния, чем самки [29]. Однако ранее (1980–1982 гг.) при применении метода "ближайшего соседа" [30, 31] не было обнаружено территориальности ни у самок, ни у самцов водяной полевки [17]. Это несоответствие заставило нас продолжать исследования территориального поведения.

Для изучаемой популяции характерен устойчивый полиморфизм по окраске шерстного покрова. Показано, что наблюдаемые различия в основном тоне окраски шерсти контролируются одним локусом, гомологичным *Agouti* [10, 32, 33]. Соотношение особей-носителей основных типов окраски меняется в ходе популяционных циклов. Доля гомозиготных бурых животных максимальна на пике численности, в то время как доля гомозиготных черных и гетерозиготных темно-бурых достигает максимума в период спада и депрессии численности [11, 34]. Циклические изменения генетической структуры отражают различную адаптивную ценность генотипов в изменчивой среде [35–38].

Цель настоящего исследования – изучение основных черт пространственной и социальной организации циклирующей популяции водяной полевки. Прежде всего, мы изучали степень агрессивности и ее изменчивость в ходе популяционных циклов у взрослых зимовавших жи-

вотных, а также соотношение самцов разных социальных типов (доминантов, субдоминантов и подчиненных). Проанализировано также пространственное распределение репродуктивно активных особей. Дело в том, что у видов с полигинной системой спаривания способность самца контролировать репродуктивный ресурс прямо или косвенно определяет его дарвиновскую приспособленность, поскольку более длительная экспозиция самца-претендента перед самкой повышает его привлекательность в качестве полового партнера. Мы предположили, что соотношение полов в местных популяциях определяет интенсивность межсамцовой конкуренции и приводит к разной степени дифференциации самцов по доступу к самкам. Для проверки этого предположения сравнивали расстояния между точками поимок репродуктивно активных самок и самцов с разной массой тела в местных популяциях с разным соотношением полов (сдвинутым в сторону преобладания либо самок, либо самцов). Кроме того, исследовали возможный вклад различий по способности к доминированию самцов разной окраски в поддержание популяционного полиморфизма по этому признаку.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Место исследований и динамика популяционной численности. Исследования проводили на циклирующей популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в окрестностях д. Лисьи Норки в Западной Сибири (55°50' с. ш., 80°00' в. д.) в течение 1980–1998 гг. Площадь района исследований составила 30 × 10 км. За время исследований популяция претерпевала значительные межгодовые изменения численности. В данной работе проанализированы пространственная и социальная структура репродуктивно активных полевок в мае и июне, т. е. в период интенсивного размножения. Использовали оценки популяционной численности, выполненные в мае. Каждый год в пятнадцати контрольных болотах, расположенных на эталонном участке площадью 0,85 км², определяли с помощью безвозвратного изъятия число живых полевок и аппроксимировали эту численность на район исследований (подробнее см. [34]). За период исследований популяция

прошла два полных цикла численности с пиками в 1980, 1987 и 1995 гг.

Интенсивность агрессивных взаимоотношений. Для оценки степени напряженности внутривидовых агрессивных отношений подсчитывали число ран и рубцов на обратной стороне шкурок животных, забитых вскоре после отлова [9, 39–44]. Использовали данные по случайным выборкам из зимовавших особей, отловленных в мае и июне. Для проверки связи уровня ранений с популяционной плотностью рассчитывали коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между средними значениями числа ран на шкурках и майскими оценками популяционной численности.

Социальные ранги самцов. Для получения данных о социальном поведении самцов применяли метод групповых ссаживаний на нейтральных аренах. Близкие подходы применяются при изучении как лабораторных, так и диких животных [45–50]. До проведения тестов отловленных в природе самцов содержали в течение 2–7 дней в виварии в индивидуальных клетках (35 × 35 × 35 см) с водой и пищей (трава, корнеплоды, вареное зерно), обеспеченными *ad libitum*. Гнездовым материалом служило луговое сено. Группы из шести случайно подобранных самцов помещали в экспериментальную установку, представляющую из себя круглую пластиковую арену (50 см в диаметре с высотой стенки 40 см), освещенную лампой мощностью 100 W. Животных индивидуально метили с помощью жидкости для исправления опечаток или выстригов шерсти. Продолжительность теста на доминирование составляла 1 ч. Наблюдения за поведением животных проводили в течение второй половины теста, когда снижалась частота агрессивных взаимодействий и животных можно было легко идентифицировать.

Каждого самца относили к доминантам, субдоминантам или подчиненным на основе этологических критериев. Явные доминанты демонстрируют комплекс типичных поведенческих актов: 1) атаки с укусами, направленные на партнеров; 2) стереотипные угрозы: вздыбливание шерсти, биение хвостом, расчесывание боковой железы, стучание зубами. Явные подчиненные демонстрируют: 1) избегание социальных контактов; 2) покорность (лежат на

спине с животом, подставленным атакующей особи); 3) нахождение в высокой стойке и писк после окончания прямого агонистического контакта. Самцов, не проявляющих ни поведенческого комплекса, присущего доминантам, ни такового, характерного для подчиненных, либо, наоборот, совмещающих в своем поведении элементы этих комплексов, относили к субдоминантам. Таким образом, подобное деление предполагает комбинированный характер последней группы (субдоминантов), а их доля может служить обратной мерой выраженности иерархических рангов в группах ссаживания. Для определения различий в массе тела между социальными рангами применяли дисперсионный анализ (ANCOVA), где ковариатами выступали популяционная численность и месяц, в который проводили исследования. Были рассчитаны коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между значениями численности популяции и долей доминантов, субдоминантов и подчиненных среди протестированных самцов.

Полиморфизм по окраске шерсти. Для определения возможного вклада социального поведения в поддержание окрасочного полиморфизма сравнивали способность к доминированию самцов разной окраски. Социальные ранги зимовавших самцов определяли в групповых ссаживаниях, как описано выше. Окраску шерсти регистрировали визуально, сверяясь с эталонным набором шкур. Для сравнения распределений социальных рангов у носителей разных окрасок использовали критерий сравнения χ^2 .

Пространственное распределение. Изучение пространственного распределения репродуктивно активных водяных полевков проводили на всех фазах динамики численности (в 1981–1982, 1988–1989, 1991–1996 гг.). Пространственное распределение изучали в мае–июне в местообитаниях, расположенных по берегам обводненных придорожных дренажных канав. Такие местообитания заселены водяными полевками на протяжении всего популяционного цикла. Результаты как радиопрослеживания [29], так и других наблюдений показали, что в таких местообитаниях большая часть активности животных распределена практически линейно вдоль уреза воды. Здесь расположены основная тропа, уборные и кормовые столики с пищевыми остатками. Эта особенность делает

очень эффективным использование регулярно расставленных на кромке воды "кулундинских" живоловок [51]. Полевки, как правило, попадают в ближайшую к месту дневного отдыха живоловку. Проанализирована пространственная структура 49 местных популяций. Длина ловчих линий варьировала от 150 до 560 м. Ловушки расставляли через каждые 10 м. Отлов проводили в течение трех последовательных ночей. Для каждого животного регистрировали место поимки. Всех отловленных животных взвешивали. К репродуктивно активным относили самцов со скротальным положением семенников, самок с различимыми при вскрытии эмбрионами или плацентарными пятнами. Репродуктивно активными в период исследований были все зимовавшие особи, а из сеголеток приблизительно 30 % самок и практически 0 % самцов.

Вероятность поимки полевки за одну ночь ($p_{\text{п}}$) рассчитывали регрессионным методом [52, 53]. Для получения хороших результатов при отловах с изъятием Дж. Уайт с соавт. [53] рекомендуют достигать $p_{\text{п}} \geq 0,4$. Это позволяет минимизировать нарушение модели закрытой популяции вследствие смертности и миграций. Вероятности поимки в нашей работе были достаточно высоки (для самцов 0,71; для самок 0,68 за ночь), чтобы обеспечить быстрое изъятие (97,5 % самцов и 96,7 % самок за три ночи отлова).

Для оценки типа пространственного распределения применяли анализ расстояний до ближайшего соседа [30, 31, 54–56]. Такая оценка основана на отклонении наблюдаемого средне-

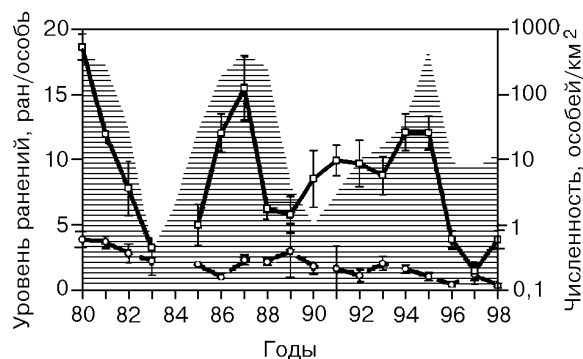


Рис. 1. Уровни ранений (средние \pm SE) зимовавших самцов (сплошная линия) и самок (прерывистая линия) на фоне изменения популяционной плотности (заштрихованная область).

го расстояния до ближайшего соседа от такового, ожидаемого из случайного распределения. Дистанция меньшая, чем случайная, служит свидетельством агрегации особей, в то время как бóльшая, чем случайная, отражает тенденцию к равномерному распределению и служит свидетельством территориальности. Сравнение ожидаемых и фактических дистанций было проведено по ранговому критерию Уилкоксона для 26 местных популяций, заселенных не менее чем тремя репродуктивными самками и тремя самцами.

Для проверки предположения о влиянии физического состояния самцов на их доступ к репродуктивному ресурсу рассчитывали коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между массой тела самцов и дистанцией до ближайшей самки-соседки в местных популяциях, заселенных не менее чем четырьмя самцами. Коэффициенты объединяли, используя z -трансформацию.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Интенсивность агрессивных взаимоотношений. Данные по уровню ранений, полученные в мае и июне, были объединены, поскольку не отличались ни в группе самцов, ни в группе самок ($F[1; 375] = 2,8$ и $F[1; 427] = 0,4$ соответственно; $p > 0,05$). Среднее число ранений на шкурках зимовавших самцов (рис. 1) коррелировало с популяционной плотностью ($r_s = +0,68$; $n = 18$; $p = 0,002$). У зимовавших самок уровень ранений был ниже, чем у самцов, и не связан с популяционной плотностью ($r_s = +0,18$; $n = 18$; $p = 0,473$).

Социальные ранги самцов. Обнаружены межгодовые корреляции между популяционной плотностью и долями доминантов, субдоминантов и подчиненных зимовавших самцов

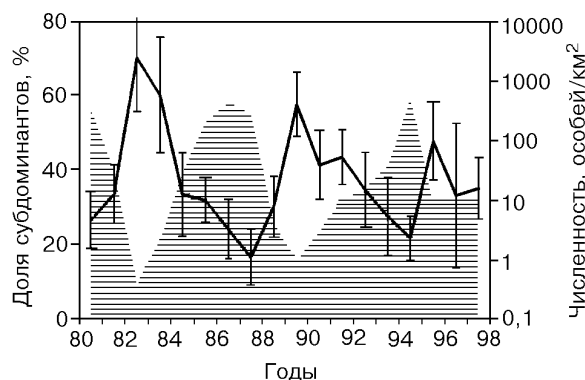


Рис. 2. Доли (% \pm ошибка %) субдоминантов среди зимовавших самцов на фоне изменения популяционной плотности (заштрихованная область).

(табл. 1, рис. 2). Доля субдоминантов отрицательно коррелировала со степенью агрессивности зимовавших самцов. Были установлены достоверные отличия по массе тела между самцами разного социального ранга ($F[2; 481] = 30,22$; $p < 0001$; все три группы различаются между собой по тесту Шеффи). Максимальная масса тела зарегистрирована у доминантов, минимальная – у подчиненных самцов.

Достоверные различия в долях доминантов, субдоминантов и подчиненных между самцами разной окраски обнаружены при объединении соответствующих данных по фазам пика и спада (1980–1982, 1987–1989, 1995–1996 гг.) численности ($\chi^2 [4] = 16,0$; $p = 0,003$). Из общего числа 488 протестированных самцов доминанты составляли 27,1, субдоминанты – 34,8 и подчиненные – 38,1 %. Эти значения были использованы как ожидаемое распределение. Показано, что на пике-спаде численности распределение социальных рангов сдвинуто в сторону преобладания подчиненных среди бурых самцов (распределение отличается от ожидаемого: $\chi^2 [2] = 12,6$; $p < 0,01$) и в сторону доминан-

Т а б л и ц а 1

Коэффициенты ранговой корреляции среднегодовых значений популяционной плотности и уровня ранений самцов с долями самцов разного социального ранга в популяции

Доля самцов	Популяционная плотность			Уровень ранений самцов		
	r_s	(n)	p	r_s	(n)	p
Доминанты	+0,55	(18)	0,017	+0,35	(17)	0,166
Субдоминанты	-0,86	(18)	0,000	-0,50	(17)	0,042
Подчиненные	+0,64	(18)	0,004	+0,20	(17)	0,435

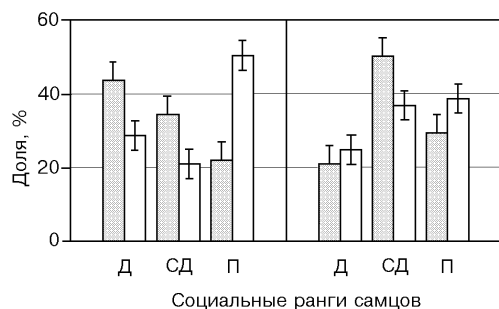


Рис. 3. Доли (% ± ошибка %) доминантов (Д), субдоминантов (СД) и подчиненных (П) среди зимовавших самцов с разной окраской шерстного покрова (пустые столбики – бурые, заштрихованные столбики – темно-бурые) на фазах пика-спада (левая часть диаграммы) и депрессии-роста численности (правая часть диаграммы).

Таблица 2

Локальная плотность размножающихся водяных полевок в местных популяциях (особей/100 м береговой линии) в годы с разной популяционной численностью (особей/км²)

Год	Популяционная численность	n	Средняя ±SE
1991	3	5	6,0 ± 1,2
1989	4	2	4,7 ± 0,7
1996	7	3	5,1 ± 1,0
1992	10	5	6,7 ± 1,4
1993	16	4	6,0 ± 0,9
1982	30	2	4,4 ± 1,5
1994	38	10	5,9 ± 1,0
1988	271	4	6,8 ± 0,6
1981	300	8	5,1 ± 0,7
1995	500	6	8,8 ± 2,1
Всего		49	6,1 ± 0,4

Таблица 3

Коэффициенты ранговой корреляции между массой тела самцов и дистанцией до первой ближайшей самки в местных популяциях с разным соотношением полов

Соотношение полов (доля самцов)	r _s	Число самцов	Число местных популяций	p
< 0,5	-0,06	34	6	> 0,10
0,5–0,7	-0,34	51	10	< 0,05
> 0,7	-0,56	40	4	< 0,01

тов – у темно-бурых ($\chi^2 [2] = 9,4; p < 0,01$; рис. 3). На фазах депрессии и роста численности (1983–1986, 1990–1994, 1997–1998 гг.) отличий между самцами разной окраски в распределении социальных рангов не наблюдалось ($\chi^2 [4] = 6,0; p = 0,198$). Распределение не отли-

чалось от ожидаемого у бурых самцов ($\chi^2 [2] = 0,8; p > 0,10$) и было сдвинуто в сторону субдоминантов у темно-бурых самцов ($\chi^2 [2] = 6,8; p < 0,05$). Объем материала по черным полевым недостаточен для статистического анализа.

Пространственная структура. Средняя плотность размножающихся животных в пределах местных популяций не отличалась достоверно между годами ($F[9; 39] = 0,88; p = 0,555$; табл. 2). Средняя дистанция от самки до ближайшей самки-соседки в 26 местных популяциях была больше, чем случайная (знаковый ранговый тест Уилкоксона, $p = 0,035$), что является свидетельством территориальности самок. Дистанции до ближайшего соседа не отличались от случайного ни в одном из следующих сочетаний: от самца до самца ($p = 0,098$), от самки до самца ($p = 0,706$), от самца до самки ($p = 0,233$).

Обнаружено, что соотношение полов в местных популяциях существенно влияет на их пространственную организацию. В отличие от местных популяций с преобладанием самок, в таковых с преобладанием самцов наблюдалась отрицательная корреляция между массой тела самцов и дистанцией от их точки поимки до точки поимки ближайшей самки-соседки, т. е. более крупные самцы ближе располагались к самкам. Более того, чем больше была доля самцов в местной популяции, тем сильнее была выражена связь между массой тела и дистанцией до ближайшей самки (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

В летний период популяция водяных полевок структурирована на дискретные местные популяции с населением от нескольких особей до нескольких десятков особей в зависимости от фазы популяционного цикла [17]. Такая структурированность важна для микроэволюционных процессов [18–20] и поддержания популяционного гомеостаза [21–23]. Поселения водяной полевки приурочены к обводненным биотопам (болотам, берегам водоемов и т. п.). Гетерогенность ландшафта и мозаичность пригодных местообитаний предопределяют формирование местных популяций, в которых осуществляется размножение [17]. Факторами, определяющими пространственную и социодемогра-

фическую структуру, могут служить особенности распределения растительности (предоставляющей животным пищу и укрытия), а также другие характеристики микросреды обитания [3, 57–61]. Формирование местных популяций водяных полевок происходит в соответствии с предсказаниями гипотезы Р. Остфелда [3] о том, что в территориальном поведении разных видов полевок ведущее значение имеет: для самок – распределение пищевого ресурса, а для самцов – распределение самок. Самки имеют приоритетный доступ к пищевому ресурсу и формируют в пределах пригодных местообитаний территории, достаточные для осуществления репродуктивной функции, включая защиту молодняка [1, 4]. В эти местообитания вселяются самцы и устанавливают между собой систему иерархических взаимоотношений, определяющих их репродуктивный успех. Таким образом, "ядром" формирующихся местных поселений водяных полевок выступают самки. Отметим, что при формировании демов у диких домовых мышей самки вселяются на участки, уже занятые доминирующими самцами [62]. Следует иметь в виду, что водяные полевки относятся к видам-зеленоядам. Высокая энергетическая стоимость размножения на фоне низкой калорийности диеты и мозаичности распределения пищевых ресурсов делает пищу лимитирующим фактором репродуктивного успеха самок. Таким образом, как и самки ряда других видов полевок, самки водяных полевок "вынуждены" регулировать использование пространства, устанавливая индивидуальные территории [12, 24, 25, 27]. Репродуктивный успех самцов, тратящих меньше энергии на размножение, лимитируется доступом к самкам. Стремление контролировать большее число самок в местных поселениях приводит к перекрыванию их участков обитания и установлению системы субординации в пределах группы [2, 5]. С другой стороны, территориальность самок и субординация у самцов являются механизмами, обеспечивающими стабильное существование групп и осуществление репродуктивной функции, так как упорядочивают отношения между особями и снижают внутригрупповую агрессию по отношению к потенциальным конкурентам за пищевой и репродуктивный ресурсы [23].

Показано, что локальная плотность размножающихся особей в поселениях остается неизменной и соответствующей, по-видимому, опти-

мальному уровню эксплуатации ресурсов среды. Предположение о том, что пространственное распределение в пределах локальных местообитаний обеспечивает оптимальный уровень воспроизводства, подтверждает тот факт, что размеры участков обитания размножающихся полевок других видов также не зависят от популяционной плотности [63, 64]. Нехватка репродуктивных самок в местных популяциях с численным преобладанием самцов может усиливать межсамцовую конкуренцию. Индивидуальный успех в конкуренции в значительной мере обеспечивается массой тела (а следовательно, и способностью к доминированию). Более близкое размещение к самкам относительно более крупных самцов, скорее всего, и предопределяет их большую приспособленность (вклад в генофонд следующего поколения). Общеизвестно, что социальное доминирование обеспечивает приоритет в доступе к ограниченному или локализованному ресурсам [65]. Ранее нами было показано, что доминирующие самцы водяной полевки предпочитаемы самками и более успешны в размножении по сравнению как с субдоминантами, так и с подчиненными [8]. Это известно и для ряда других видов грызунов [6, 7]. Таким образом, полученные нами данные поддерживают предположение, что больший доступ к самкам доминирующих самцов является результатом как межсамцовой конкуренции, так и выбора, осуществляемого самками. Что касается интенсивности межсамцовой конкуренции, то она находится в зависимости от уровня популяционной плотности и демографической структуры местных субпопуляций.

Интенсивность агрессии среди зимовавших самок оказывается низкой на протяжении всего популяционного цикла, в то время как у самцов она меняется в зависимости от популяционной численности. Зависимость числа ранений у самцов от популяционной плотности говорит о том, что самцы в значительной мере вовлечены в агрессивные взаимоотношения. Доля субдоминантных самцов также является отражением степени межсамцовой конкуренции, поскольку отрицательно коррелирует со степенью агрессии самцов. Данная характеристика может служить обратной мерой выраженности иерархических отношений в популяции. Возрастание доли субдоминантов в годы низкой численности означает "сглаженность" отношений домини-

рования-соподчинения при низком уровне агрессивности. Подобная зависимость между соотношением разных социальных типов и агрессивней в популяции водяной полевки выражена в большей степени, чем у других видов [44, 66], среди которых отмечена отрицательная связь численности и агрессивности самцов [67]. В связи с этим следует отметить, что амплитуда циклов у водяной полевки весьма значительна (более 1000 крат), что может существенно увеличивать выраженность поведенческих процессов, предсказываемых различными гипотезами этолого-генетической популяционной регуляции (см. [68, 69]).

Другой проблемой, имеющей отношение к популяционной целостности, является проблема полиморфизма и его роли в поддержании "генетического гомеостаза" [70]. Наши данные говорят о том, что в популяции водяных полевок наличествуют условия, необходимые для поддержания устойчивого полиморфизма по окраске шерстного покрова. Возможный путь поддержания полиморфизма основан на существовании плейотропных эффектов генов окраски на плодовитость и социальное поведение [71–73]. Считается, что социальное поведение вносит существенный вклад в реализацию приспособленности. Наши результаты говорят о достоверных различиях в способности к доминированию гомозиготных бурых и гетерозиготных темно-бурых самцов на фазах пика и спада популяционной численности. Распределение доминантов, субдоминантов и подчиненных сдвинуто в сторону подчиненных у гомозиготных самцов и в сторону доминантов – у гетерозиготных. Можно высказать предположение, что большая способность к доминированию гетерозиготных самцов является одним из механизмов поддержания окрасочного полиморфизма в популяции. Эти результаты находятся в согласии с существованием зависимых от фаз цикла численности различий между носителями разных окрасок по массе тела (как самцов, так и самок) и репродуктивным характеристикам самок, а также с межгодовыми колебаниями генных частот (см. [34]).

Таким образом, разные социально-поведенческие стратегии полов, реализующиеся при формировании этологической структуры (консерватизм самок и ситуационная агрессивная

конкуренция самцов), обеспечивают условия для оптимального воспроизводства в ходе популяционных циклов.

Мы благодарны Ю. М. Плюснину за помощь в формировании программы этологических исследований и их инициацию в 1980 г. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, гранты № 96-15-97717 и 96-04-49931.

ЛИТЕРАТУРА

1. R. Boonstra, *J. Anim. Ecol.*, 1977, 46, 835–851.
2. J. Viitala, *Ann. Zool. Fenn.*, 1977, 14, 53–93.
3. R. S. Ostfeld, *Am. Nat.*, 1985, 126, 1–15.
4. J. O. Wolff, *Oikos*, 1993, 68: 2, 364–370.
5. R. Boonstra, F. H. Rodd, *J. Anim. Ecol.*, 1983, 52, 757–780.
6. U. W. Huck, E.M. Banks, *Anim. Behav.*, 1982, 30, 665–675.
7. P. S. Brown, R. D. Humm, R. B. Fischer, *Horm. Behav.*, 1988, 22, 143–149.
8. V.I. Evsikov, G.G. Nazarova, M.A. Potapov, *Advances in the Biosciences: Chemical Signals in Vertebrates VII*, Oxford, Pergamon, 1995, 93, 303–307.
9. M. Potapov, V. Muzyka, *Pol. Ecol. Stud.*, 1994, 20: 3–4, 427–430.
10. Г. Г. Назарова, Реализация репродуктивного потенциала водяных полевок на разных фазах динамики численности (канд. дис.), Новосибирск, 1990.
11. В. И. Евсиков, Г. Г. Назарова, М. А. Потапов, *Генетика*, 1997, 33: 8, 1133–1143.
12. П. А. Пантелеев, Популяционная экология водяной полевки и методы борьбы, М., Наука, 1968.
13. T. V. Burkey, N. C. Stenseth, *Oikos*, 1994, 69: 1, 47–53.
14. А. А. Максимов, Типы вспышек и прогнозы массового размножения грызунов (на примере водяной крысы), Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1977.
15. В.И. Евсиков, М.П. Мошкин, *Сиб. экол. журн.*, 1994, 4, 331–346.
16. В. Г. Рогов, 5-й Съезд Всесоюз. териол. об-ва АН СССР (М., 1990), М., 1990, 196–197.
17. Ю. М. Плюснин, В. И. Евсиков, *Экология*, 1985, 3, 47–55.
18. A. C. Wilson, J. L. Bush, S. M. Case, M.C. King, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1975, 72, 5061–5065.
19. G. L. Bush, S. M. Case, A. C. Wilson, J. L. Patton, *Ibid.*, 1977, 74, 3942–3946.
20. W. Z. Lidicker Jr., *Acta Zool. Fenn.*, 1985, 173, 23–27.
21. V. C. Wynne-Edwards, *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*. Edinburgh, Oliver and Boyd, 1962.
22. И. А. Шилов, *Успехи совр. биол.*, 1967, 64, 333–351.
23. И. А. Шилов, Структура популяций млекопитающих, М., Наука, 1991, 5–20.
24. L. L. Getz, *J. Mammal.*, 1961, 42, 24–36.
25. M. Mazurkiewicz, *Acta Theriol.*, 1971, 16, 23–60.
26. S. Mihok, *Can. J. Zool.*, 1979, 57, 1520–1535.
27. D. M. Stoddart, *J. Anim. Ecol.*, 1970, 39, 403–425.
28. П. А. Пантелеев, А. Н. Терехина, Л. Н. Елисеев, Итоги мечения млекопитающих, М., Наука, 1980, 248–258.
29. В. Г. Рогов, В. Ю. Музыка, Н. А. Ромашов, В. И. Евсиков, *Зоол. журн.*, 1992, 71, 100–105.

30. P. J. Clark, F. C. Evans, *Ecology*, 1954, 35, 445–453.
31. H.R. Thompson, *Ibid.*, 1956, 37, 391–394.
32. Н.И. Наследова, Н. И. Печуркина, А. О. Рувинский и др., *Генетика*, 1980, **16**: 2, 347–349.
33. Л. А. Прасолова, Н. М. Бажан, Э. Б. Всеволодов, И.Ф. Латыпов, Там же, 1991, **27**: 8, 1423–1430.
34. В. И. Евсиков, Г. Г. Назарова, В. Г. Рогов, *Сиб. экол. журн.*, см. данный выпуск.
35. N. W. Timofeeff-Ressovsky, *Biol. Zbl.*, 1940, **60**: 3/4, 130–137.
36. С. М. Гершензон, *Журн. общ. биол.*, 1946, **7**: 2, 97–130.
37. С. М. Гершензон, Там же, 1974, **35**: 5, 678–684.
38. С. J. Krebs, J. H. Myers, *Adv. Ecol. Res.*, 1974, 8, 267–399.
39. С. J. Krebs, *Tech. Pap. Arctic Inst. N. Amer.*, 1964, 15, 1–104.
40. G. O. Batzli, F. A. Pitelka, *J. Mammal.*, 1971, 52, 141–163.
41. J. J. Christian, *Ibid.*, 1971, 52, 556–557.
42. W.Z. Lidicker, Jr., *Ecol. Monogr.*, 1973, 43, 271–302.
43. R. K. Rose, M. S. Gaines, *J. Mammal.*, 1976, 57, 43–57.
44. R.K. Rose, *Ibid.*, 1979, 60, 37–45.
45. S. A. Barnett, *The Rat: A study in Behaviour*, London, Methuen, 1963.
46. М. Е. Гольцман, Н. П. Наумов, А. А. Никольский и др., *Поведение млекопитающих*, 1977, М., Наука, 5–69.
47. В. Е. Соколов, К. Л. Ляпунова, И. М. Хорлина, Там же, М., Наука, 1977, 84–106.
48. С. J. Barnard, T. Burk, *J. Theor. Biol.*, 1979, 81, 65–73.
49. J. M. Ramirez, *Bull. Psychonom. Soc.*, 1980, 15, 96–98.
50. J. H. W. Gipps, *Anim. Behav.*, 1984, 32, 836–839.
51. Л. А. Барбаш, С.С. Фолитарек, Ю.А. Леонов, *Экология водяной крысы и борьба с ней в Западной Сибири*, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1971, 359–366.
52. D. W. Hayne, *J. Mammal.*, 1949, 30, 399–411.
53. G. C. White, D. R. Anderson, K. P. Burnham, D. L. Otis, *Capture-Recapture and Removal Methods for Sampling Closed Populations*, Los Alamos, U. S. Gov. Printing Office, 1982.
54. D. F. Sinclair, *Ecology*, 1985, 66, 1084–1085.
55. D. J. Campbell, *Anim. Behav.*, 1990, 39, 1051–1057.
56. Е. А. Новиков, *Экология*, 1995, 3, 40–46.
57. A. Cockburn, W. Z. Lidicker Jr., *Oecologia*, 1983, 59, 167–177.
58. R. S. Ostfeld, *Wildlife 2001: Populations*, London, Elsevier Appl. Sci., 1992, 851–863.
59. G. Bujalska, O. Lukyanov, D. Mieszkowska, *Pol. Ecol. Stud.*, 1994, **20**: 3–4, 131–136.
60. Г. Буяльская, О. А. Лукьянов, Д. Мешковская, *Экология*, 1995, 1, 35–45.
61. W.Z. Lidicker Jr., *Pol. Ecol. Stud.*, 1994, **20**: 3–4, 215–225.
62. G. R. Singleton, D. A. Hay, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1983, 12, 49–56.
63. S. Bondrup-Nielsen, *Ann. Zool. Fennici*, 1986, 23, 261–267.
64. G. O. Batzli, H. Henttonen, *J. Mammal.*, 1993, 74, 868–878.
65. J. V. Craig, *J. Anim. Sci.*, 1986, 62, 1120–1129.
66. J. E. Hofmann, L. L. Getz, B. J. Klatt, *Can. J. Zool.*, 1982, 60, 898–912.
67. L. M. Reich, K. M. Wood, B. E. Rothstein, R. H. Tamarin, *Anim. Behav.*, 1982, 30, 117–122.
68. L. C. Drickamer, *Amer. Zool.*, 1987, 27, 953–969.
69. R. H. Tamarin, M. Sheridan, *Ibid.*, 1987, 27, 921–927.
70. I. M. Lerner, *Genetic homeostasis*, Edinburgh, Oliver and Boyd, 1954.
71. Д. К. Беляев, В. И. Евсиков, *Генетика*, 1967, **3**: 2, 21–23.
72. A. E. Gill, *Evolution*, 1977, **31**: 3, 512–525.
73. S. Innes, D. M. Lavigne, *Can. J. Zool.*, 1979, 57, 585–592.

Population Ecology of the Water Vole (*Arvicola terrestris* L.) in West Siberia

V. I. EVSIKOV, M. A. POTAPOV, V. YU. MUZYKA

The number of wounds on skin, social ranks of captured adult males in experimental encounters and spatial distribution of breeding individuals were studied in a population of *Arvicola terrestris* (L.) during two consecutive cycles (1980–1998). The study was performed within a period of intense breeding (May and June). The level of wounding of overwintered females low and independent of population density. In overwintered males, the wounding level was positively correlated with population density. The local density of reproductively active water voles within local populations did not change regardless of population fluctuations. The nearest neighbor analysis indicated that breeding females were territorial. In the male-biased local populations, heavier males were trapped closer to females. This might reflect their advantage in male-male competition and prior access to the relatively limited reproductive resource. Male body weight significantly differed among social ranks and was maximal in dominant individuals. Dominance capacities of homozygous brown and black, and heterozygous dark-brown overwintered males were also compared in experimental encounters. Differences among coat color morphs were found to be cycle-dependent. At the peak and decline phases, the percentage of dominants was higher for heterozygous dark-brown than homozygous brown males. These differences may account partly for maintenance of coat color polymorphism within the population.