

блюдений. Этот год отличается высокой долей обыкновенной и особенно пашенной полевки, при этом последняя к осени становится многочисленной даже в несвойственных ей местообитаниях. В 2004 г. соотношение основных видов мышевидных грызунов окончательно становится сходным со среднемноголетними показателями. Возвращается к исходному (до 1998 года) и распределение видов по биотопам.

Таким образом, сообщества мышевидных грызунов, обитающих на нарушенных вырубками территориях черневой тайги, представляют собой несбалансированную систему, возникшую как результат взаимодействия смежных популяций, что не способствует формированию стабильного по биологическим параметрам постоянного населения. Возникшая ситуация на настоящее время пока не может служить фундаментом для сколь-либо обоснованных краткосрочных прогнозов изменения численности мышевидных грызунов. Затянувшиеся последствия засухи 1998–1999 годов требуют продолжения непрерывного ряда наблюдений для формирования прогнозной базы данных. С другой стороны, учитывая тенденции изменений в последнее десятилетие климатических параметров [3], лишь к 2003 году обстановка начинает нормализоваться, но именно этот год по составу доминантов нетипичен для всего 30-летнего периода наблюдений. Этот год отличается высокой долей обыкновенной и особенно пашенной полевки, при этом последняя к осени становится многочисленной даже в несвойственных ей местообитаниях. В 2004 году соотношение основных видов мышевидных грызунов окончательно становится сходным со среднемноголетними показателями. Возвращается к исходному (до 1998 года) и распределение видов по биотопам. Полученные результаты могут служить основанием для построения модели изменений численности животных в период глобального потепления.

#### Литература

1. Гашев, С. Н. Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области) / С. Н. Гашев. – Тюмень: ТюмГУ, 2000. – 220 с.
2. Глотов, И. Н. Сообщества мелких млекопитающих Барабы / И. Н. Глотов, Л. Н. Ердаков, В. А. Кузякин, А. А. Максимов, Е. П. Мерзлякова, А. С. Николаев, В. Е. Сергеев. – Новосибирск: Наука, 1978. – 230 с.
3. Груза, Г. В. Об изменениях температуры воздуха и атмосферных осадков на территории России в XX веке / Г. В. Груза, М. Ю. Бардин, Э. Я. Ранькова, Э. В. Рочева, Ю. Ю. Соколов, О. Ф. Самохина, Т. В. Платова // Состояние и комплексный мониторинг природной среды и климата. Пределы изменения – М.: Наука, 2001. – С. 18–39.
4. Захаров, В. М. Асимметрия животных / В. М. Захаров. – М.: Наука, 1987. – 216 с.
5. Карасева, Е. В. Методы изучения грызунов в полевых условиях / Е. В. Карасева, А. Ю. Телицына. – М.: Наука, 1996. – 227 с.
6. Литвинов, Ю. Н. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири / Ю. Н. Литвинов. – Новосибирск: ЦЭРИС, 2001. – 123 с.
7. Максимов, А. А. Природные циклы. Причины повторяемости экологических процессов / А. А. Максимов. – Л.: Наука, 1989. – 236 с.
8. Максимов, А. А. Циклические процессы в сообществах животных / А. А. Максимов, Л. Н. Ердаков. – Новосибирск: Наука, 1985. – 236 с.
9. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М., 1981. – 399 с.
10. Сергеев, В. Е. Многолетняя динамика таксоценоза бурозубок черневой тайги юга Западной Сибири / В. Е. Сергеев, В. Б. Ильяшенко, С. С. Онищенко, И. А. Колегова // Сибирский экологический журнал. – 2001. – № 6. – С. 785–790.
11. Шадрина, Е. Г. Биоиндикация воздействий горнодобывающей промышленности на наземные экосистемы Севера: морфогенетический подход / Е. Г. Шадрина, Я. Л. Вольперт, В. А. Данилов, Д. Я. Шадрин. – Новосибирск: Наука, 2003. – 110 с.
12. Эколого-генетический анализ отдаленных последствий Тоцкого ядерного взрыва в Оренбургской области в 1954 г. (факты, модели, гипотезы). – Екатеринбург, 1997. – 192 с.

УДК 577.49: 591.533: 599.363

*Е. М. Лучникова, В. Е. Сергеев, Н. С. Теплова*

#### ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ КАК ЭЛЕМЕНТ ЭТОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЗЕМЛЕРОЕК (INSECTIVORA, SORICIDAE)

Исследование организации и закономерностей функционирования сообществ и популяций животных, а также способов разделения ресурсов между ними представляет научный интерес как с точки зрения теоретической, так и прикладной эко-

логии. Наличие возрастных особенностей поведения землероек ведет к усложнению этологической структуры их популяций и снижению внутривидовой конкуренции.

В целях изучения онтогенеза поведения были проведены наблюдения за суточной активностью, поведенческим репертуаром, внутри- и межвидовыми отношениями и питанием бурозубок разных возрастов.

Поведение беременных и кормящих самок имеет свои особенности. При внутри- и межвидовых ссаживаниях беременные самки занимают укрытие и покидают его только для поиска пищи. Самки стремятся запасти корм и в этом случае покидают убежище только для дефекации, уринации и приема воды. На все попытки к контакту беременные самки отвечают ритуализованной агрессией, а при более настойчивых попытках – нападениями. В поведенческом репертуаре важное место занимает гнездо-строение. За 2-3 дня до рождения детенышей общая суточная активность резко падает.

После рождения детенышей бурозубка более 70 % времени находится в гнезде, обогревает и кормит детенышей, которые рождаются голыми и слепыми. Характерная поза кормления – на боку или на спине. В этот период самка покидает гнездо на короткое время, в основном для поиска пищи или гнездового материала.

По мере развития детенышей самка все большую часть времени проводит вне гнезда, а к концу лактационного периода ее посещения гнезда становятся более частыми, но и более кратковременными. Кроме того, спустя неделю после рождения детенышей самка, находясь в гнезде, большую часть времени проводит вне гнездовой камеры, в одном из ходов, где она спит, чистится, иногда ест запасенный корм.

Потревоженная самка активно защищает гнездо, громко стрекочет и набрасывается на противника. Новорожденные детеныши могут перемещаться только внутри гнездовой камеры за счет изгибания тела и слабого отталкивания передними лапами. В недельном возрасте они активно ползают по гнезду, иногда выползая из гнезда вслед за самкой. В это время отмечено развитие комфортного поведения: детеныши делают попытки умыться, чиститься. Для сохранения тепла детеныши спят скучившись. 10-дневные детеныши обыкновенной бурозубки, очутившись вне гнезда, пытаются самостоятельно вернуться. 16-дневные детеныши при беспокойстве быстро покидают гнездо. В этом возрасте они хорошо ползают и, будучи еще слепыми, делают первые попытки исследования прилегающей к гнезду территории. На детеныша, очутившегося вне гнезда в спокойной обстановке, самка не реагирует, в случае тревоги наблюдалась реакция перетаскивания. Реакций следования караванчиком или гроздью, описанных для ряда насекомоядных (Tsuji, Vogel, 2002), у исследованных нами тундряной и обыкновенной бурозубок не отмечено.

Глаза у детенышей открываются на 20-21-й день, в этом возрасте движения у них уже полно-

стью сформированы. Предложенный корм они едят начиная с 22-23-го дня, продолжая питаться молоком. Хотя детеныши продолжают скучиваться в гнезде, у них уже начинается нарастание агрессивных взаимодействий, которое в сочетании со способностью к самостоятельному питанию и нарастающей исследовательской активностью ведет в дальнейшем к распаду выводка.

Особый интерес представляли собой особи, отнесенные нами к группе *juvenis*. Неоднократно в ловушки попадали группы из нескольких зверьков, отличающихся мелкими размерами, коротким хвостом и нетипичным поведением. Зверьки скучивались в цилиндрах и длительное время не погибали, что не характерно для бурозубок. Детальные исследования выявили поведенческие особенности, отличающие этих зверьков от сеголеток *subadultus* и перезимовавших особей. Установлено, что суточная активность этих зверьков очень низка (Лучникова, Теплова, 2003), в состоянии бодрствования преобладает покой. Ювенильные особи очень пугливы, боятся покинуть гнездо. В их поведенческом репертуаре отсутствует гнездо-строение, активный поиск пищи, слабо представлены оборонительно-ориентировочные реакции, рефлекс свободы. Приемы пищи кратковременные, редкие, охота на беспозвоночных не отмечена. Выявлена выраженная инверсия их суточных ритмов по отношению к половозрелым особям, в частности к кормящей самке (рис. 1).

При внутри- и межвидовых контактах, в отличие от взрослых особей, зверьки не проявляли агрессивности по отношению к другим особям. Напротив, мы наблюдали нейтрально-дружелюбные взаимодействия: между собой зверьки скучиваются, а при ссаживании со взрослыми делают попытки к скучиванию. Интересно, что взрослые особи в этих случаях также не проявляли агрессии. Звуковая сигнализация носила специфический характер и проявлялась при испуге и попытках к скучиванию. Исходя из этого, было сделано предположение, что исследуемые зверьки относятся к группе *juvenis* (молодые зверьки до выхода из гнезда) в стадии распада выводка, а все присущие им поведенческие особенности обусловлены сохранением черт гнездового периода жизни. Так, низкая агрессивность исключает конфликты в выводке, позволяя сосуществовать матери и детенышам, низкая активность снижает потребление пищи, облегчая тем самым выживание кормящей самки. Что касается инверсии ритма, то она обеспечивает безопасность выводка – в то время, когда мать уходит на поиски корма для себя, детеныши спят, их труднее обнаружить, а когда мать возвращается, то кормит детенышей молоком, находясь в неактивном состоянии.

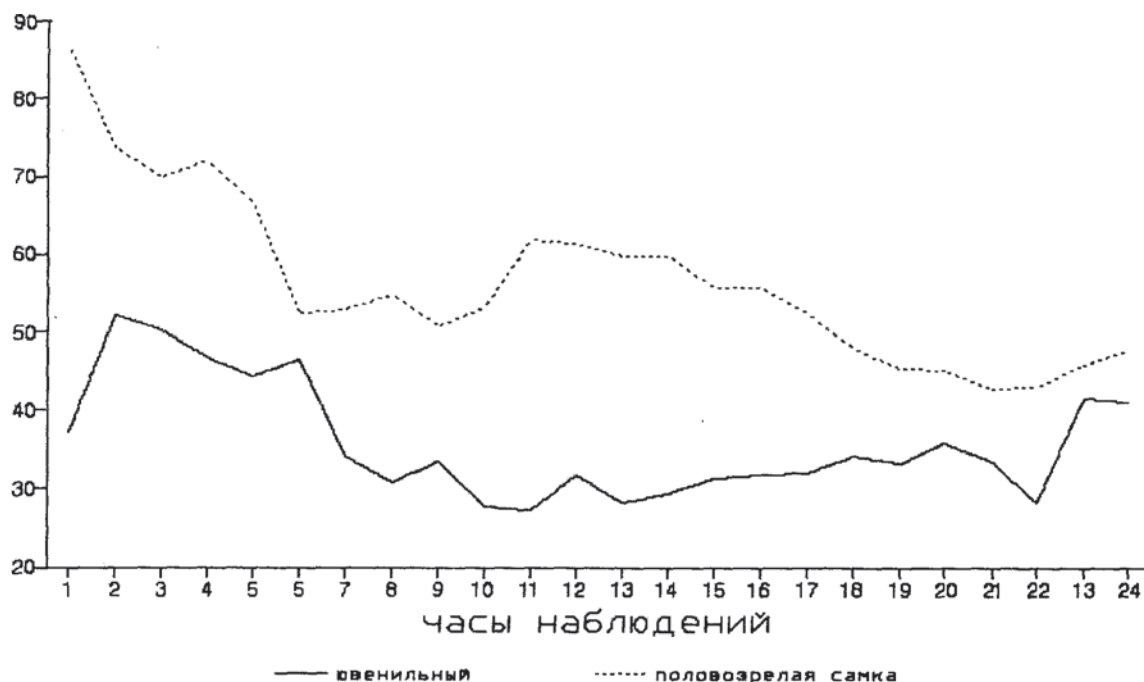


Рис. 1. Суточная активность в возрастных группах обыкновенной бурозубки

В результате исследований выявлены некоторые отличия в суточной активности сеголеток subadultus, в дальнейшем именуемых «сеголетки», и перезимовавших зверьков adultus, в дальнейшем именуемых «перезимовавшие».

Так, если в июне и июле различия в суточной активности сеголеток и перезимовавших зверьков незначительны, то в августе суточная активность перезимовавших зверьков значительно снижается, достоверно отличаясь от таковой у сеголеток subadultus (ANOVA, тест LSD:  $p < 0,05$ ), при этом общий вид кривой сохраняется.

У обыкновенных бурозубок различия в суточном ритме наблюдаются на протяжении всего

летнего сезона: у сеголеток subadultus отмечен подъем активности в вечернее время, практически отсутствующий у перезимовавших зверьков. Это явление описано и другими авторами (Ivanter, Makarov, 2002; Макаров, 2003).

Поведение зверьков-сеголеток и перезимовавших зверьков при внутривидовых ссаживаниях также характеризовалось определенными различиями. Наиболее мирно протекали ссаживания сеголеток с сеголетками, доля нейтрально-дружелюбных взаимоотношений здесь наибольшая, а показатели агрессивности самые низкие (табл. 1).

Таблица 1

Поведение обыкновенных бурозубок при ссаживании одно- и разновозрастных групп

Вид ссаживания	Перезимовавшие	Сеголетки с перезимовавшими	Сеголетки
Кол-во опытов	10	21	34
К	15,3 ± 2,8	21,1 ± 2,9	22,7 ± 2,6
W	82,6 ± 7,9	72,1 ± 5,4	57,3 ± 5,3
X	43,8 ± 11,1	19,1 ± 4,3	18,6 ± 4,4
→1	54,1 ± 9,9	67,8 ± 5,5	62,2 ± 4,5
←1	58,9 ± 9,1	66,9 ± 5,1	64,3 ± 3,4
→2	58,8 ± 11,7	52,2 ± 4,8	65,7 ± 3,6
←2	57,3 ± 10,5	43,1 ± 6,0	63,3 ± 4,1
X1	39,4 ± 10,5	13,0 ± 4,2	41,4 ± 5,6
X2	43,2 ± 11,1	40,9 ± 7,3	36,0 ± 3,6
X0	17,4 ± 9,1	12,2 ± 4,6	22,6 ± 5,9

Условные обозначения: К – число контактов за время ссаживания, W – ритуализованная агрессия, %; X – прямая агрессия, %; → 1 – стремление к контакту первого участника, %; ← 1 – стремление к избеганию первого участника, %; X1 – % драк, вы-

игранных первым участником, X2 – % драк, выигранных вторым участником, X0 – % драк «вничью».

При ссаживании особей одной возрастной группы сеголетки отличаются от перезимовавших

особей меньшей агрессивностью, как прямой, так и ритуализованной ( $p < 0,05$ ). Стремление к контакту и избеганию уравновешены как у сеголеток, так и у перезимовавших, но так как сеголетки за время ссаживания встречаются чаще, то и значения этих показателей у них выше ( $p < 0,05$ ). В то же время по доле драк «вничью» сеголетки и перезимовавшие особи не различаются. Перезимовавшие особи ведут себя с сеголетками практически так же, как и с особями своей возрастной группы. Уровень проявления ритуализованной агрессии не различается, но прямую агрессию перезимовавшие особи проявляют по отношению к перезимовавшим вдвое чаще, чем по отношению к сеголеткам ( $p < 0,05$ ).

В свою очередь, сеголетки при ссаживаниях с перезимовавшими особями не проявляли большей агрессии, чем при ссаживании с особями своей возрастной группы. Зато при ссаживании сеголеток с перезимовавшими особями последние не только реже становятся инициаторами контактов ( $p < 0,05$ ), но и реже избегают партнера ( $p < 0,01$ ), зато чаще выигрывают в драках ( $p < 0,01$ ).

Сравнивая эти группы в целом, можно отметить, что перезимовавшие особи менее контактны, проявляют большую агрессивность (прямую и ритуализованную). Эта агрессия не носит избирательного характера (направлена и на сеголеток, и на перезимовавших), но в случае эффективного сопротивления (встречной агрессии) со стороны зимовавших, уровень агрессии резко возрастает. Будучи вынужденными отвечать на агрессию перезимовавших сеголетки, в свою очередь, также становятся более агрессивными, чем при встречах с особями своей возрастной группы. Несмотря на активное сопротивление сеголеток, в драках доминируют перезимовавшие особи, что объясняется не только их повышенной агрессивностью, но и более крупными размерами.

Чтобы изучить поведение зверьков самого старшего возраста, в своих экспериментах мы длительное время (до 4 месяцев) содержали в неволе перезимовавших особей бурозубок и кутор, отловленных в августе. Последний зверек из этой группы умер в конце ноября, то есть позже, нежели происходит отмирание перезимовавших особей в природе. В сентябре – октябре поведение экспериментальной группы изменилось: животные стали

вялыми, перестали проявлять «рефлекс свободы». Несмотря на обильное питание, у погибших зверьков практически отсутствовали жировые запасы (что не характерно для живущих в неволе землероек); волосяной покров на хвосте и ушах отличался крайней степенью вытертости. Хотя по результатам экспериментов нельзя сделать однозначные выводы о том, вызваны ли эти изменения в поведении и последовавшая за ними гибель только естественными причинами, можно предположить, что максимальная продолжительность жизни землероек рода *Sorex* и *Neomys* не превышает 15 месяцев.

Таким образом, с возрастом поведение землероек претерпевает определенные изменения. Ювенильные зверьки отличаются сниженной и инвертированной по отношению к взрослым суточной активностью, высокой контактностью, сниженной агрессивностью и обедненным поведенческим репертуаром. По мере развития зверьков агрессивные взаимодействия в выводке нарастают, что в дальнейшем ведет к его распаду и расселению молодых зверьков. Перезимовавшие особи, в отличие от молодых зверьков, менее контактны, проявляют большую агрессивность (прямую и ритуализованную) неизбирательного характера.

#### Литература

1. Лучникова, Е. М. Возрастные особенности поведения обыкновенной бурозубки *Sorex (Insectivora)* / Е. М. Лучникова, Н. С. Теплова // Матлы Междунар. совещания Териологического общества. – М., 2003 – С. 203.
2. Макаров, А. М. Экологический анализ питания и территориальной организации популяций мелких насекомоядных млекопитающих тайги: автореф. дис... д-ра биол. наук. – Петрозаводск, 2003. – 47 с.
3. Ivanter, E. I. Daily activity of common shrews (*Sorex araneus* L.) / E. I. Ivanter, A. M. Makarov // International Colloquium Biology of the Soricidae. – Pennsylvania, 2002. – P. 40.
4. Tsuji, K. Comparative analyses of growth and caravaning behavior among three species of shrews (Crocidae) / K. Tsuji, P. Vogel // International Colloquium Biology of the Soricidae. – Pennsylvania, 2002. – P. 41.