АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК
1980

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК 1980

УДК 591.5

Экологические аспекты поведения животных: [Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Статьи сборника выполнены на основе изучения поведения животных разных таксономических групп с экологических позиций. Обсуждается влияние различных факторов среды на поведение животных: плотности популяции и света на поведение личинок комаров, погодных условий на активность нападения кровососущих комаров, возраста на изменение термопреферендума головастиков лягушек. Исследованы причины изменений сезонных миграций и подвижности лося. С применением теста «открытого поля» изучены двигательная активность полевок в разные сезоны года, ориентировочно-исследовательская активность отдельных видов и форм мелких грызунов; затронуты вопросы таксономии этих форм. Приведены результаты изучения брачного поведения лягушек и территориальности птиц и полевок как факторов, регулирующих структуру, плотность и численность популяций.

Сборник предназначен для зоологов, экологов, этологов, полезен систематикам, физиологам, преподавателям и студентам зоологических специальностей вузов, а также охотоведам и специалистам по борьбе с гнусом.

Ответственный редактор **В. К. Рябицев**

© УНЦ АН СССР, 1980. Э $\frac{21008—988}{055(02)7}$ 16—1980

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ · 1980

Л. С. НЕКРАСОВА

ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА ПОВЕДЕНИЕ ЛИЧИНОК ДВУХ ВИДОВ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ, ВЫРАЩЕННЫХ В УСЛОВИЯХ РАЗНОЙ ПЛОТНОСТИ

Известно, что повышенная плотность личиночных поселений приводит к изменениям как структуры популяции, так и биохимических, физиологических и других показателей кровососущих комаров. Чтобы дать более разностороннюю характеристику физиологических различий комаров, выращенных в условиях разной плотности, мы провели опыты по изучению влияния света на их поведение. Сигнальное значение света преломляется через двигательные реакции организма, и «оценить свойства зрения насекомого можно только в поведенческом эксперименте — по ответам целого организма...» (Мазохин-Поршняков, 1965, с. 227). На протяжении всей своей жизни личинки комаров встречаются с изменениями освещенности. Это случается при набегании тени на водоем, при перемещении самих личинок в толще воды и т. д. При изменении освещенности у личинок комаров описаны реакции испуга и фотокинеза (Беклемишев, 1944; Маслов, 1964; Bickley, 1972).

Лабораторные опыты по влиянию света на личинок *Aedes caspius dorsalis* Mg. и *Culex pipiens* L. проводили в августе 1978 г. Личинок, отловленных в природе, группировали по возрастам. Особей одного возраста помещали в сосуды с отстойной водопроводной водой. Условия выращивания личинок комаров до опыта следующие:

	A. c. dorsalis	*C. pipiens*
Время отлова	24/VIII	22/VIII
Место отлова	Ботанический сад института экологии, г. Свердловск	Электростанция, ВИЗ, г. Свердловск
Время рассаживания в сосуды	25/VIII	23/VIII
Объем воды в сосуде, *мл*	200	200
Колич. личинок в сосуде, *экз.*	10 и 100	10 и 100
Стадия развития личинок при рассаживании	III	II
Корм	Дрожжи и вареный одуванчик (в избытке)	
Температура воды, °С	20,5	20,5

После четырех дней содержания в условиях большой (0,5 *экз/мл*, или 100 личинок в 200 *мл* воды) и малой (0,05 *экз/мл*, или 10 личинок в 200 *мл* воды) плотности личинки *A. c. dorsalis* и восьми дней содержания в таких же условиях — *C. pipiens* использовались в опытах. Условия проведения экспериментов были следующие:

	A. c. dorsalis	*C. pipiens*
Начало опыта	23 *ч* 10 *мин*, 28/VIII	22 *ч* 40 *мин*, 31/VIII
Конец опыта	5 *ч* 25 *мин*, 29/VIII	5 *ч* 15 *мин*, 1/IX
Освещенность, *лк*	500	500
Температура воды, °С	23,5	23,5
Объем воды в чашке Петри, *мл*	100	100
Колич. личинок в чашке, *экз.*	10	10
Стадия развития личинок . .	IV	IV
Число повторностей при плотности:		
малой	8	9
большой	10	10

Перед началом опыта личинок недолго держали в банках с чистой отстойной водой, чтобы «отмыть» их от частиц пищи и экскрементов. Затем по 10 насекомых помещали в чашку Петри *1* диаметром 100 *мм* (рис. 1), которую на основе из оргстекла *2* ставили на стеклянный лист *3* рядом с лежащим на нем листом черной бумаги *4*. Включив расположенную снизу люминесцентную лампу *5* и выключив верхний свет в комнате, подсчитывали количество личинок в левой и правой половинах чашки. После этого осторожно, чтобы не спугнуть личинок, чашку передвигали до положения, когда одна ее половина оказывалась на черной бумаге. В этот момент включали секундомер. В течение четырех минут каждые пять секунд отмечали число личинок, находящихся на освещенной половине чашки. Затем личинок перемешивали и снова записывали их перемещения. Это повторяли еще раз. Таким образом, поведение 10 личинок наблюдали в течение 12 *мин*.

Рассмотрим сначала реакцию на свет личинок *A. c. dorsalis*, выращенных при малой плотности поселений. В начале опыта на освещенной половине чашки было в среднем 5,6 личинок, через одну минуту после начала опыта оставалось 3,36 личинок, т. е. в 1,6 раза меньше. У личинок, выращенных при большой плотности, среднее число личинок различалось сильнее — в

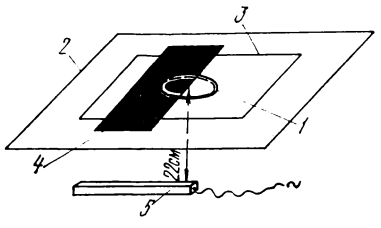


Рис. 1. Схема установки для проведения опыта.
Объяснение см. в тексте.

Таблица 1

Среднее количество личинок комаров на светлом поле, *экз.*

Вид	До начала опыта	Через 1 *мин* после начала опыта	Через 4 *мин* после начала опыта
A. c. dorsalis	5,6* / 4,46	3,36 / 1,9	1,1 / 1,06
C. pipiens	5,2 / 5,2	3,7 / 4,8	2,9 / 3,6

* В числителе — при малой плотности; в знаменателе — при большой плотности.

2,3 раза (4,46 и 1,9 личинок; табл. 1). Следовательно, при данных условиях проведения опытов (ночь, освещенность 500 *лк*, свет снизу) личинки этого вида комаров предпочитали темноту. В табл. 2 и на рис. 2 приведены средние данные, полученные при записи распределения личинок каждые пять секунд в течение 12 *мин* опыта. Видно, что к затененной половине чашки особенно тяготели личинки *A. c. dorsalis*, выращенные в поселениях большой плотности. Число личинок на светлой половине чашки достоверно различалось ($p=0{,}001$) в зависимости от условий выращивания. Наблюдалось также быстрое перемещение личинок, выращенных в поселениях большой плотности, со светлой половины в темную. Они сильнее реагировали на границу «свет — темнота».

Личинки *C. pipiens* тоже предпочитали находиться на затемненной половине чашки, однако у них не наблюдалось зависимости избегания света от условий выращивания (см. табл. 2 и рис. 2). Например, через одну минуту от начала опыта число личинок, выращенных при малой плотности, уменьшилось на свету в 1,4 раза (3,7 личинки при исходном числе 5,2), а при большой — в 1,1 раза (4,8 и 5,2 соответственно).

Таблица 2

Влияние плотности поселений на реакцию личинок комаров на свет (сред. колич. личинок на светлом поле за 12 *мин*)

Вид	Малая плотность			Большая плотность		
	n*	M	σ^2	n	M	σ^2
A. c. dorsalis	297	3,2	2,9	611	1,9	1,8
	$t=5{,}4$		$t=11{,}6$	$t=19{,}2$		
C. pipiens	322	4,0	1,4	359	4,2	3,9
			$t=1{,}4$			

* n — число измерений (отсчетов личинок на светлом поле) за 12 *мин*.

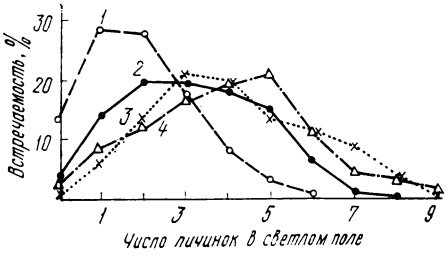


Рис. 2. Реакция личинок комаров на свет.

Плотность поселений *Aedes*: *1* — большая, *2* — малая; плотность поселений *Culex*: *3* — большая, *4* — малая.

В табл. 1 приведено среднее количество личинок в светлом поле через одну и четыре минуты. Личинки как *A. c. dorsalis*, так и *C. pipiens* при воздействии света уходили в тень. Как уже отмечалось, первые из поселений большой плотности избегали свет сильнее. Интересно, что через четыре минуты количество личинок, попавших на темную половину чашки, увеличивалось.

По-видимому, в момент испуга фотокинез был сильнее у личинок *A. c. dorsalis* из плотных поселений. Но и потом личинки, более подвижные на свету, могли случайно забегать в тень, где становились менее подвижными, вследствие чего оставались на затененной половине чашки (Беклемишев, 1944). Эта половина чашки становилась для них своеобразной ловушкой. Поэтому к четвертой минуте сглаживались различия в поведении личинок *A. c. dorsalis* из поселений разной плотности, которые наблюдались в первую минуту воздействия света.

Сравнение результатов опытов на двух видах комаров показало, что личинки *A. c. dorsalis* сильнее избегали света, чем *C. pipiens*. Личинки второго вида более спокойно пересекали границу «свет — темнота», некоторые ориентировали свое тело вдоль этой границы, в то время как *A. c. dorsalis* «отскакивали» от нее.

Разную реакцию личинок этих видов комаров на свет сто́ит сопоставить с их экологией, например, с поведением при питании. Личинки *C. pipiens* обычно фильтруют, прикрепившись к поверхности, а *A. c. dorsalis* часто соскребывают перифитон в толще воды и на дне. В соответствии с этим личинки *A. c. dorsalis*, которые чаще бывают в толще воды, избегали свет сильнее, чем фильтрующие на поверхности *C. pipiens*.

Возможно, что видовые различия в реакциях личинок на свет объясняются видовыми различиями светового оптимума. Одна и та же освещенность (500 *лк*) могла восприниматься комарами по-разному, что отразилось на их поведении. При изучении комаров другого рода (*Anopheles*) видовых различий в реакциях личинок на свет не отмечалось (Kühlhorn, 1972).

Полученные данные подтверждают результаты наших предыдущих экспериментов (Некрасова, 1977; Некрасова, в печати), в которых было установлено, что по многообразным показателям (росту, развитию, смертности и другим) комары *A. c. dorsalis* реагировали на повышенную плотность поселений и на

экзометаболиты, выделяемые в среду личинками, гораздо сильнее, чем *C. pipiens*.

У комаров *A. c. dorsalis* содержание личинок в поселениях большой плотности усилило отрицательную реакцию на свет. Известно, что выращиваемые на свету личинки комаров больше реагируют на плотность поселений (Фань-Тиль, 1931, цит. по Беклемишеву, 1944). Этот факт В. Н. Беклемишев объяснял следующим образом: повышенная на свету возбудимость учащает столкновения личинок, ухудшая и без того неблагоприятные условия перенаселенности. С другой стороны, при механическом раздражении, которое может имитировать один из компонентов фактора плотности, личинки комаров прячутся по темным углам (Холмс, 1911, цит. по Шовену, 1953). Поэтому можно думать, что если личинки *A. c. dorsalis* из поселений большой плотности избегают яркий свет — то это один из типов приспособлений комаров к данным экологическим условиям.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара (*Anopheles maculipennis* Mg.). М.: Медгиз, 1944, 299 с.

Мазохин-Поршняков Г. А. Зрение насекомых. М.: Наука, 1965, 263 с.

Маслов А. В. Условия существования и нормы поведения личинок комаров *Culiseta bergrothi* Edw. (Diptera, Culicidae).— Зоол. ж., 1964, т. 43, вып. 6, с. 859—871.

Некрасова Л. С. Экспериментальное изучение влияния плотности поселений личинок кровососущих комаров на их рост, развитие и выживаемость. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1977, 22 с.

Некрасова Л. С. Об эколого-физиологических различиях кровососущих комаров *Aedes* и *Culex* (Diptera, Culicidae). В печати.

Шовен Р. Физиология насекомых. М.: Мир, 1953, 494 с.

Bickley W. E. Some aspects of the behavior of mosquito larvae (Diptera, Culicidae).— J. Wash. Acad. Sci., 1972, vol. 62, N 3, p. 261—264.

Kühlhorn F. Verhaltensstudien der Anopheles — Larven (Diptera, Culicidae).— Z. angew. Zool., 1972, Bd 59, N 1, s. 73—103.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ 1980

Л. С. НЕКРАСОВА, Ю. Л. ВИГОРОВ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ В РЕАКЦИЯХ БЕГСТВА И ДЫХАНИИ ЛИЧИНОК И КУКОЛОК КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ

Среди поведенческих реакций личинок комаров на разные раздражения встречается «реакция бегства» или нырок (Беклемишев, 1944): нырок беспокойства и нырок опасности (Маслов, 1964). Во время нырка личинка или куколка находятся в толще воды или у дна. Чтобы получить новую порцию воздуха, насекомое всплывает к поверхности. Сроки, через которые насекомые всплывают, могут служить некоторой мерой напряженности дыхательного обмена (Кузнецов, 1953).

Нами изучен нырок у кровососущих комаров преимагинальных стадий как один из простых физиолого-поведенческих показателей, позволяющих оценить своеобразие и разнородность популяций разной плотности.

Личинок, отловленных в природных водоемах, доращивали в лаборатории до IV возраста или стадии куколки в условиях разной плотности: 0,5 и 0,05 *экз/мл*, т. е. 100 и 10 личинок в 200 *мл* воды (соответствующие лабораторные колонии мы будем дальше называть поселениями большой и малой плотности). В таком диапазоне плотности мы изучали раньше ее влияние на другие биологические характеристики комаров (Некрасова, 1974).

Поведение личинок. Опыты на личинках *Aedes caspius dorsalis* Mg. были проведены 14—15 июля 1978 г. Личинки, отловленные 8 июля в Ботаническом саду Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР (г. Свердловск), сгруппированы по возрастам. 10 июля из личинок III стадии сформировали «популяции» большой и малой плотности. Условия содержания личинок описаны ранее (Некрасова, 1974).

Средняя температура воды равнялась 22,6°С. Личинок помещали по одной в мерные цилиндры с водой (50 *мл*, высота столба воды 13 *см*). В течение пяти минут легкими ударами по дыхательной трубке (сифону) личинок заставляли нырять. Интервалы времени между нырками измеряли при помощи секундомера.

В первом варианте опыта во время отсчета интервала вре-

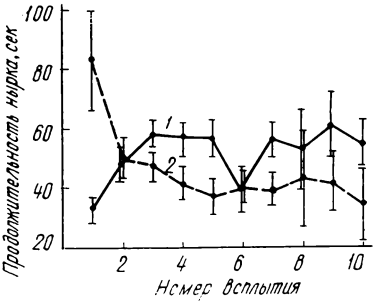


Рис. 1. Изменение времени всплытия личинок *A. c. dorsalis* в зависимости от последовательных раздражений (личинки между нырками дышали на поверхности). Плотность поселения: *1* — большая; *2* — малая.

мени личинки успевали на 4—6 *сек* прикрепиться к поверхности воды и подышать. Этот опыт поставили на 17 личинках из поселений малой плотности (средний вес особей 5,36 *мг*) и на 15 — из большой (4,3 *мг*). Вес личинок, выросших в двух разных условиях, достоверно различался ($p=0{,}001$).

По средним интервалам времени пребывания личинок под водой при последовательных нырках (рис. 1) видно, что при первом погружении личинки из поселений малой плотности находились под водой в 2,5 раза дольше, чем из большой. Длительность последующих нырков у первых уменьшалась, в то время как у личинок из загущенных популяций она возрастала.

А. В. Маслов (1964) отмечал, что при частых повторениях раздражающих возбуждений происходит утомление личинок. Они не делают глубоких нырков, стараются быстрей подняться к поверхности. Объяснить сокращение длительности последующих нырков утомлением личинок и истощением энергетических запасов можно было бы у комаров из разреженных поселений. Однако это объяснение не годится для личинок из загущенных колоний, так как, несмотря на меньшие размеры тела, длительность повторных нырков у них, наоборот, увеличивалась. По мнению В. Н. Беклемишева (1944), чем активнее и сильнее личинка, тем легче вызвать у нее нырок и тем легче она может подняться к поверхности. Объяснить различия в длительности нырков разной мышечной активностью личинок мы не можем, так как не сравнивали двигательную активность личинок в поселениях разной плотности.

На вторую вероятную причину противоположных изменений продолжительности нырков указывает сравнение индивидуальной изменчивости данного показателя. У выросших в тех и других условиях личинок вариабельность длительности нырков довольно большая (коэффициенты вариации 45,7—83,4 и 35,9—67,5% при малой и большой плотности соответственно). Однако у личинок из загущенных поселений коэффициенты вариации продолжительности нырка, особенно первого, заметно меньше. Это, вероятно, связано с большей выровненностью таких личинок и по морфологическим показателям (коэффициенты вариации веса тела 18,4 и 6,7% при малой и большой плотности). Уменьшение разнородности комаров по морфологическим и

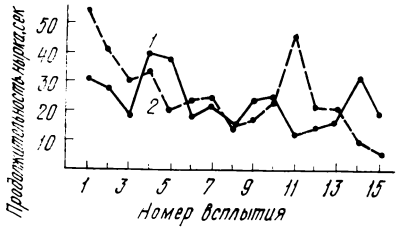


Рис. 2. Изменение времени всплытия личинок *A. c. dorsalis* в зависимости от последовательных раздражений (личинки между нырками не дышали).
Условные обозначения те же, что и на рис. 1.

физиологическим показателям могло произойти за счет их большей смертности. В случае дифференциальной смертности в плотных поселениях могли выжить преимущественно комары, более приспособленные к жестким условиям жизни, в частности к недостаче кислорода, или способные к более интенсивному дыханию за короткое время между нырками.

Третьей причиной неодинакового изменения длительности нырков у личинок из поселений разной плотности могло быть различие личинок по интенсивности обмена. Показано, что личинки *Aedes aegypti*, выросшие в загущенных колониях, потребляют кислород менее интенсивно, чем контрольные (Barbosa, Peters, 1973). Этим можно было бы объяснить тот факт, что личинки *A. c. dorsalis* из загущенных поселений, несмотря на меньший вес тела, дольше обходились без кислорода воздуха.

Следующий небольшой опыт позволяет сделать выбор между этими тремя предположениями. В нем были испытаны комары из тех же колоний, что и в первом варианте: четыре личинки из поселений малой плотности, три — из поселений большой. Опыт отличался от первого тем, что личинкам не давали дышать атмосферным воздухом, спугивая их каждый раз при приближении к поверхности. Моменты последовательных нырков личинок записывали при помощи магнитофона в течение пяти минут.

Результаты эксперимента (рис. 2) показали, что, как и в первом опыте, у личинок из менее плотных поселений продолжительность нырков последовательно уменьшалась (вплоть до десятого нырка). Средняя продолжительность первого нырка у личинок из плотных поселений была меньше, чем из разреженных, и почти такой же, как и в первом опыте (30,3 и 32,5 *сек* — второй и первый опыты соответственно). Длительность последующих нырков постепенно снижалась. Снижение шло волнообразно с периодом, приблизительно равным трем ныркам. Начиная с четвертого, средняя продолжительность нырков у личинок, выращенных в разных экологических условиях, была приблизительно одинаковой на протяжении всего опыта.

Таким образом, несмотря на такое же, как и в первом опыте, различие в продолжительности первых нырков опасности; длительность последующих нырков у личинок, выращенных при разной плотности, в этом опыте не различалась. Различие могло

Вес куколок комаров из поселений разной плотности, *мг*

Плотность	*A. c. dorsalis*		*C. pipiens*	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$
Малая (0,05 *экз/мл*)	5,35±0,155 $n=8$	4,77±0,189 $n=11$	3,88±0,122 $n=15$	2,24±0,217 $n=4$
	$t=6,7$	$t=5,6$	$t=8,2$	$t=0,8$
Большая (0,5 *экз/мл*)	3,92±0,155 $n=5$	3,37±0,207 $n=4$	2,92±0,059 $n=33$	2,09±0,064 $n=33$

бы сохраниться, если бы оно определялось разной выносливостью комаров при недостатке кислорода или утомлением, разными энергоресурсами и интенсивностью обмена. Главное отличие этого опыта от предыдущего состояло в том, что личинкам не удавалось дышать атмосферным воздухом. Видимо, поэтому, не считая различий в первых трех нырках опасности, никаких преимуществ у личинок из разных экологических условий обнаружить не удалось. Однако из-за того, что личинки из загущенных поселений имели меньший вес и, следовательно, интенсивность обмена у них должна была быть относительно выше, одинаковая продолжительность нырков (не считая первых трех) свидетельствует о несколько большей выносливости этих комаров при недостатке атмосферного воздуха.

В результате проведенных опытов относительно простым способом нам удалось выявить своеобразие комаров, выросших в разных экологических условиях. Поведенческий показатель оказался достаточно чувствительным для выявления эколого-физиологических различий комаров.

Поведение куколок. Чтобы узнать, как различие личинок, выросших при разной плотности, проявляется в наиболее короткую стадию онтогенеза, мы изучили тем же методом нырки опасности куколок двух видов кровососущих комаров, обычных на Среднем Урале.

Поселения *A. c. dorsalis* сформировали из личинок III стадии, отловленных 24 августа 1978 г. в Ботаническом саду института (г. Свердловск). Личинок рассаживали по 10 и 100 штук в банки с 200 *мл* воды. Средняя температура воды была 20°С. Куколок из этих поселений испытывали 31 августа и 1 сентября. Личинок *Culex pipiens* L. отловили 18 июня 1978 г. в районе электростанции ВИЗа (г. Свердловск). Поселения такой же плотности сформировали 21 июня. Средняя температура воды составляла 22°С. Опыты на куколках поставили 28 и 30 июня и 1 июля. Вес куколок обоих видов приведен в таблице.

Куколок отпугивали от поверхности легкими ударами по куколочным рожкам, моменты этих ударов и нырков записывали при помощи магнитофона в течение пяти минут.

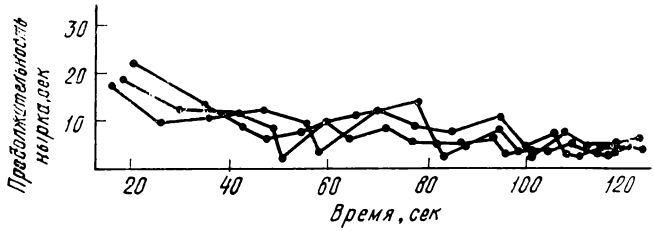


Рис. 3. Изменение длительности нырков куколок *C. pipiens* в течение опыта (на примере трех особей).

Интервалы времени между последовательными всплываниями куколок *C. pipiens*, прогоняемых от поверхности, на протяжении первых двух минут опыта сокращались, особенно сильно (в три раза) в первую минуту (рис. 3). В последующем продолжительность нырков составляла около четырех секунд и мало изменялась. У бóльших по размеру куколок *A. c. dorsalis* интервалы времени между последовательными нырками тоже постепенно уменьшались, но они были значительно больше, чем у первого вида, и сильно изменчивы даже у одного и того же насекомого. Стабилизации длительности нырка на протяжении пяти минут опыта не происходило.

В этой статье мы ограничимся рассмотрением поведения куколок лишь при первом нырке опасности. Из средних величин продолжительности нырков у куколок разного вида и пола, взятых из личиночных поселений различной плотности (рис. 4), видно отсутствие достоверного влияния плотности личиночных поселений на продолжительность нырка опасности куколок. Однако у куколок *A. c. dorsalis*, выросших при большей плотности, нырки как самцов, так и самок длились в среднем дольше, чем при малой плотности.

Видовые различия по длительности нырков были достоверными в трех случаях из четырех (кроме самцов из малой плотности): куколки *C. pipiens* всплывали почти вдвое чаще.

Как при малой, так и при большой плотности личиночных поселений продолжительность нырков опасности у куколок самок *A. c. dorsalis* была более изменчива, чем у самок *C. pipiens* ($p=0{,}01$; использовался F-критерий Фишера). Действие условий содержания личинок проявилось в том, что у куколок сам-

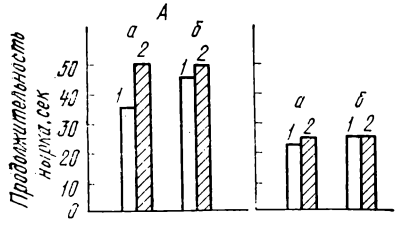


Рис. 4. Продолжительность нырка опасности куколок комаров *A. c. dorsalis* (*А*) и *C. pipiens* (*Б*) из поселений большой (*2*) и малой (*1*) плотности (*а* — самки, *б* — самцы).

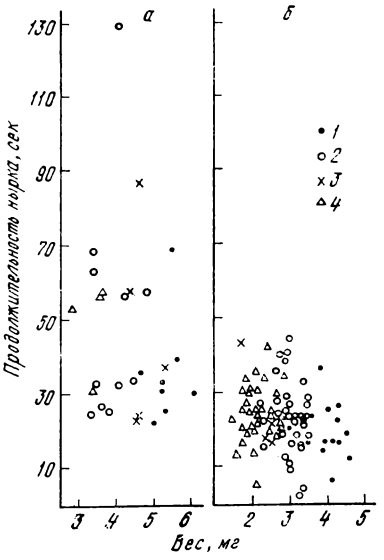


Рис. 5. Соотношение между весом тела и продолжительностью нырка опасности куколок комаров *A. c. dorsalis* (*а*) и *C. pipiens* (*б*).
Из поселений малой плотности: *1* — самки; *3* — самцы; большой плотности: *2* — самки; *4* — самцы.

цов *C. pipiens* индивидуальная изменчивость нырков была уменьшена, а у куколок самок *A. c. dorsalis* — увеличена по сравнению с куколками из малой плотности ($p \leqslant 0{,}05$).

В целом обнаружены неплохие видовые различия кровососущих комаров по длительности нырка опасности куколок и по его индивидуальной изменчивости. Условия выращивания личинок повлияли только на индивидуальную изменчивость этой формы поведения куколок. Это дополняет имеющиеся в литературе данные об индивидуальной изменчивости комаров при действии плотности. У куколок *Anopheles quadrimaculatus* из перенаселенных культур описаны, например, более сильные вариации длины плавника (Terzian, Stahler, 1949). Характер сдвигов в изменчивости *Culex nigripalpus* под действием плотности обусловлен полом комаров и измеряемым признаком (Nayar, 1968). Выявленные нами видовые различия по изменчивости поведения куколок под действием плотности могли быть обусловлены неодинаковой смертностью преимагинальных стадий комаров разных видов.

Видовые различия в продолжительности нырков опасности куколок можно связать с видовыми различиями экологии личинок. Личинки *Aedes* чаще, чем *Culex*, питаются в глубине водоемов и могут быть более приспособлены к недостатку кислорода. Если при линьке в куколку нет принципиальных изменений в работе отвечающих за дыхание биохимических систем или резких изменений в устойчивости нервных центров насекомого к кислородной задолженности, то видовые эколого-физиологические различия личинок могли стать основой аналогичных различий куколок.

В противоположность особенностям личинок, у куколок *A. aegypti*, выращенных в плотных поселениях, обнаружена бóльшая интенсивность потребления кислорода воздуха, чем у контрольных куколок (Barbosa, Peters, 1972). В наших опытах

на *A. c. dorsalis*, судя по длительности нырков, наблюдалась противоположная тенденция: после испуга куколки из культур малой плотности всплывали скорее, чем из большой (см. рис. 4). Эта слабая тенденция особенно интересна ввиду существенных различий в весе куколок. Такие различия могли бы стать причиной неодинаковой интенсивности обмена, а отсюда противоположных наблюдаемым различий в способности куколок обходиться без кислорода воздуха.

Для куколок каждого вида и пола длительность первого нырка опасности не зависела от веса их тела (рис. 5). Следовательно, этот поведенческий показатель не связан с запасами энергоресурсов, воздуха или интенсивностью обмена куколки. Остается предположить, что длительность первого нырка опасности в большей степени связана с нейрофизиологическими механизмами и, возможно, определяется процессами адаптации и дифференциальной смертности комаров в поселениях разной плотности.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара (*Anopheles maculipennis* Mg.). М.: Медгиз, 1944, 299 с.

Кузнецов Н. Я. Основы физиологии насекомых, том II. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1953, 402 с.

Маслов А. В. Условия существования и нормы поведения личинок комаров *Culiseta bergrothi* Edw. (Diptera, Culicidae).— Зоол. ж., 1964, т. 43, вып. 6, с. 859—871.

Некрасова Л. С. Влияние плотности экспериментальных популяций на скорость роста, развития и смертность личинок комаров.— Экология, 1974, № 1, с. 68—72.

Barbosa P., Peters T. M. The effect of larval overcrowding on pupal respiration in *Aedes aegypti*.— Can. J. Zool., 1972, vol. 50, N 9, p. 1179—1181.

Barbosa P., Peters T. M. Some effects of overcrowding on the respiration of larval *Aedes aegypti*.— Entomol. Exp. Appl., 1973, vol. 16, N 2, p. 146—156.

Nayar J. K. The biology of *Culex nigripalpus* Theobald (Diptera, Culicidae). Part II. Adult characteristics at emergence and adult survival without nourishment.— J. Med. Entomol., 1968, vol. 5, N 2, p. 203—210.

Terzian L. A., Stahler N. The effects of larval population density on some laboratory characteristics of *Anopheles quadrimaculatus* Say.— J. Parasitol., 1949, vol. 35, p. 487—489.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ 1980

Н. В. НИКОЛАЕВА

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ АКТИВНОСТЬ НАПАДЕНИЯ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ НА СЕВЕРЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Исследования, проведенные на севере Сибири в 1960—1968 гг., показали, что массовый лет комаров рода *Aedes* продолжается 1—1,5 месяца. Сроки начала и конца лета непостоянны и колеблются от 10 до 15 дней. В отличие от районов средней тайги, где в динамике численности нападающих комаров *Aedes* ясно выражены два пика (Вашков и др., 1970), во всех пунктах севернее 65° с. ш. наблюдается один такой подъем. Пик численности нападающих самок приходится на первую, вторую или третью декаду июля. На Южном Ямале максимум нападающих в разные годы отмечали 22—30 июля (Полякова, 1966; Полякова, Патрушева, 1974). Максимальная численность самок в районах лесотундры следующая (в расчете на одноминутный отлов сачком): в районе г. Дудинки (п-ов Таймыр) — 456, в долине р. Омолона — 490, в низовьях р. Лены — 456, в окрестностях г. Салехарда — 1218, в долине р. Щучьей — 519 *экз.* (Полякова, 1966; Мезенев, 1967; Полякова и др., 1970; Полякова, Мирзаева, 1973; Полякова, Патрушева, 1974).

Численность нападающих комаров в значительной степени зависит от погодных условий. В районах с постоянной сменой дня и ночи главным фактором, определяющим поведение голодных самок, выступает освещенность: изменению освещения при заходе — восходе солнца соответствуют два пика на кривой суточной активности комаров (Мончадский, 1953). У многих видов комаров обнаружена также четкая положительная корреляция вечернего максимума активности с высокой относительной влажностью воздуха в эти часы (Dabrowska, 1959; Provost, 1973).

В условиях полярного дня комары нападают круглые сутки, но суточный ритм нападений непостоянный. Высказывали предположение (Полякова, 1970), что основную роль в изменении суточной активности комаров *Aedes* на севере играют температура и освещенность. Лет комаров начинается при температуре 3,1°С, а наибольшее количество их нападает при 8—20°С;

температура выше 21°С действует на них угнетающе (Полякова, 1966, 1970; Мезенев, 1970). Во всех обследованных районах изменения освещенности в пределах 11—20 тыс. *лк* не оказывали закономерного влияния на активность нападения, и только при освещенности свыше 30 тыс. *лк* число комаров резко снижалось (Мезенев, 1970; Полякова, 1972). Изменения влажности воздуха в пределах 25—100%, по-видимому, не влияют на активность северных видов *Aedes*.

Наряду с температурой заметное влияние на численность нападающих комаров оказывает ветер: хотя отдельные особи сохраняют способность к полету при ветре до 5,2 *м/сек*, оптимальной для полета считается скорость ветра менее 2,5 *м/сек* (Полякова, 1970). Быстрая смена погоды, характерная для многих районов Ямала и Таймыра, сильно влияет на суточный ритм комаров даже на протяжении одного сезона. В большинстве случаев высокая активность нападения наблюдается в вечерние, ночные и утренние часы (с 19—20 до 7—10 *ч*) и резко снижается днем (Полякова, 1966; Мезенев, 1967). Однако в период массового лета комаров численность нападающих самок достигает максимума и в 12—15 *ч* (Дремова и др., 1972; Полякова, 1974).

Активность нападения комаров массовых видов (*Aedes communis* Deg., *A. hexodontus* Dyar, *A. punctor* Kirby, *A. impiger* Walk., *A. excrucians* Walk.) в разных северотаежных и лесотундровых районах Сибири неодинакова. Различия в агрессивности обнаруживаются при сравнении соотношения видов среди личинок и среди нападающих самок. Так, в лесотундре Таймыра 73,9—85,0% собранных в разные годы личинок составляет *A. communis* и 10,9—13,6% — *A. hexodontus*; в то же время среди нападающих самок доля *A. communis* уменьшается до 3,0—8,5%, а доля *A. hexodontus* возрастает до 84,7—86,9% (Полякова, 1966, 1972; Мезенев, 1967). Изменения в соотношении видов исследователи объясняют факультативностью кровососания у *A. communis*. В то же время в районах северной и средней тайги соотношение *A. communis* на личиночной и имагинальной стадиях существенно не различается (Ермакова, 1970; Мезенев, 1976). В пойменных таежных биотопах долины Енисея *A. communis* составлял 35,0% от всех личинок и 33,6% от нападавших самок, а в долине Вилюя — соответственно 24,3 и 21,0% (Полякова, 1968; Пителина, 1973).

Одна из причин наблюдаемой смены видов состоит, видимо, в разлете самок от мест выплода. Как показало массовое мечение комаров рода *Aedes* в разных географических пунктах, разлет (миграция) происходит в течение всей жизни имаго и обычно достигает 4,5 *км* и более (Ермакова, 1970; Лурье и др., 1976; Fussell, 1964; Chant, Baldwin, 1972). В северной тайге (Якутия) максимальная дальность разлета — 17 *км* — обнаружена у *A. hexodontus*; *A. communis* и *A. punctor* преодолевали

расстояние 7—8 *км*, *A. excrucians* — 10 *км* (Петручук, 1972а). Распространение комаров происходило главным образом в сторону понижений и речных долин, затем они перемещались вниз по долине независимо от направлений господствующих ветров (Виноградская и др., 1970; Петручук, 1972б). Кроме миграций от мест выплода, отмечается медленное хаотичное кружение самок над растительностью, с частыми взлетами и посадками. Целенаправленный полет комаров *Aedes* к человеку наблюдается только с расстояния не более 5—10 *м* (Коростелева и др., 1977, Service, 1971).

Методика исследований

Наблюдения за активностью нападающих самок комаров проводили в среднем течении р. Хадытаяхи на Южном Ямале в 1972—1974 гг., а также в окрестностях пос. Уренгоя в 1975 г. Численность комаров на реке учитывали на участке пойменного лиственнично-елового леса площадью 5 *га* и на смежном участке тундры площадью 25 *га*. В окрестностях пос. Уренгоя наблюдения велись на участке пойменного елово-березового леса. Климатические условия в обоих районах довольно сходные. Безморозный период продолжается в среднем 66 дней. Весенний переход температур через 0° наблюдается в третьей декаде мая — первой декаде июня. Летом господствуют северные и северо-западные ветры со скоростью 4—5 *м/сек*. На Ямале годовое количество осадков обычно не превышает 350 *мм*, основная их масса выпадает в июле — августе (в среднем 113 *мм*). В бассейне р. Пура годовое количество осадков достигает 500 *мм* (Орлова, 1962).

Учеты численности комаров производили методом кошения по растительности и отловом особей, нападающих на наблюдателя. Для кошения использовали сачок из мельничного шелка с диаметром кольца 25 *см* при длине палки 1 *м*. Обкашивали полосу растительности шириной 1 *м*, дважды проводя сачком по одному месту. При данном диаметре сачка за 20 двойных взмахов отлавливали комаров с площади 5 $м^2$. После каждых 10 взмахов комаров вытряхивали в полиэтиленовые мешочки с ватными тампонами, смоченными хлороформом, и этикеткой. Такой способ сбора обеспечивает хорошую сохранность насекомых. Кошение обычно считается методом относительного учета численности насекомых. Однако в условиях р. Хадытаяхи комары распределяются по растительности таким образом, что сбор кошением оказывается чрезвычайно уловистым, и допустима экстраполяция данных об их численности на единицу площади. Учеты кошением проводили в дневное время, в жаркую сухую погоду, либо при сильном ветре, когда активность комаров понижена. На участке пойменного леса комаров учитывали через каждые три — пять дней с момента завершения вылета из водо-

емов. Одновременно брали по 8—10 проб, т. е. на площади 40—50 $м^2$. Всего в 1972—1975 гг. проведено 280 учетов. Собрано 18600 особей.

Для учета нападающих самок делали 30 взмахов сачком вокруг себя в течение одной минуты. Учеты проводили ежедневно в одних и тех же точках: на лесном участке пять-семь раз в сутки, на тундровом — два-три раза. Приурочивали их к утренним и вечерним часам, благоприятным для лета комаров. При изучении суточной активности один раз в 10 дней учитывали самок круглосуточно, через каждые один-два часа. Для определения видовой принадлежности отбирали по 25 *экз.* из каждых 100 отловленных комаров. В 1972—1974 гг. на р. Хадытаяхе проведено 477 учетов, собрано 47740 самок, из них 16590 определено; в 1975 г. за 125 учетов собрано 46040 самок, из них 7380 определено.

Результаты и их обсуждение

Лет комаров *Aedes* на р. Хадытаяхе происходил в следующие сроки: в 1972 г.— со 2 июля по 15 августа (45 дней), в 1973 г.— с 25 июня по 22 августа (59 дней), в 1974 г.— с 29 июня по 10 августа (52 дня). Однако из-за холодной ветреной погоды самки в указанные периоды не нападали в течение десяти, пяти и семи дней. В 1973 г. вылет из куколок начался 19 июня, а нападение комаров стало возможным только спустя пять дней. Лет комаров в окрестностях пос. Уренгоя в 1975 г. наблюдался с 5 июля по 18 августа (44 дня).

На основании всех проведенных в течение сезона учетов кошением рассчитывали среднюю численность имаго на 1 $м^2$ территории. На лесном участке р. Хадытаяхи она составляла в 1972 г. 11,8 *экз.* (для 78 проб), в 1973 г.— 4,6 *экз.* (для 57 проб), в 1974 г.— 6,0 *экз.* (для 26 проб). Статистическая ошибка достигала 8,4—12,8% от приведенных величин. Средняя численность имаго в тундре составляла в те же годы соответственно 5,3; 2,3 и 4,2 *экз*/$м^2$ (для 19—22 проб). Средняя численность комаров в пойменном лесу в районе пос. Уренгоя составила 35,4 *экз*/$м^2$. Колебания по годам средней численности имаго на лесном участке р. Хадытаяхи в целом совпадали с отмеченными там изменениями численности личинок: их обилие в расчете на 1 *га* территории достигало в указанные годы 64,0; 26,7 и 32,1 тыс. *экз.* (Николаева, 1978).

При сравнении численности комаров в сходных биотопах разных географических пунктов следует учитывать возможность неодинаковых темпов гибели и расселения особей от мест выплода. В этом случае более показательно сравнение результатов учета численности имаго непосредственно после окончания их вылета из куколок. Так, численность имаго на лесном участке р. Хадытаяхи 12 июля 1972 г. составляла 12 *экз*/$м^2$, а 12 июля

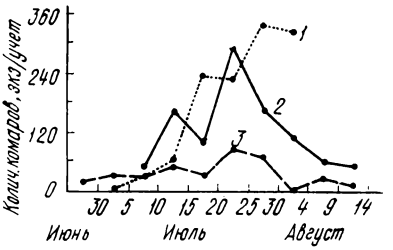


Рис. 1. Динамика численности нападающих самок в пойменном лесу на р. Хадытаяхе.
1 — 1974 г.; *2* — 1972 г.; *3* — 1973 г.

1975 г. в районе пос. Уренгоя — 52 *экз/м*^{2}. Эти различия также соответствовали установленным различиям в численности личинок: в районе пос. Уренгоя на 1 *га* территории приходилось в 4,2 раза больше личинок, чем на аналогичном участке в пойме р. Хадытаяхи (Николаева, 1978).

Численность самцов и самок в течение сезона менялась поразному. За счет повышенной смертности самцов их численность в популяции комаров резко сокращалась уже через 10 дней после массового вылета из куколок. Численность самок на растительности в пойменном лесу сохранялась высокой более длительное время — вплоть до начала августа. Спустя 7—15 дней после вылета из водоемов наблюдалось перераспределение самок по территории, их повышенная концентрация в увлажненных, заветренных местах для откладки яиц. По этой причине самки составляли 70—77% особей, собранных при учетах кошением в течение сезона.

Данные по динамике численности нападающих самок *Aedes* в пойменном лесу р. Хадытаяхи представлены на рис. 1, где каждая точка обозначает среднее арифметическое из 20—25 учетов, проведенных в течение пяти дней. Несмотря на различия в сроках вылета комаров из водоемов, а также неодинаковые погодные условия, изменение числа нападающих особей на протяжении разных сезонов носило сходный характер. Наиболее высокого уровня численность активных самок достигала в третьей декаде июля, а в 1974 г. в связи с поздним вылетом — и в первой декаде августа. Максимальное количество нападающих комаров при учетах на лесном участке р. Хадытаяхи составляло в 1972 г. 397 *экз.* (22 июля), в 1973 г.— 144 *экз.* (24 июля) и в 1974 г.— 484 *экз.* (29 июля). Аналогичные сезонные изменения численности нападающих самок происходили и на тундровом участке: максимальное количество комаров составляло соответственно 334 *экз.* (20 июля), 232 *экз.* (23 июля) и 630 *экз.* (19 июля).

Кроме средней численности самок в отдельные пятидневные периоды, рассчитывали также их численность для каждого сезона в целом. В условиях пойменного леса среднее число нападающих комаров составило в 1972 г. 110 *экз/учет*, в 1973 г.— 36 *экз/учет*, в 1974 г.— 201 *экз/учет* (для 96—180 учетов статистическая ошибка не превышала 5,9—8,0% от приведенных величин). В тундре средняя численность нападающих комаров со-

ставляла в те же годы 159, 113 и 178 *экз/учет*. Полученные нами данные показывают, что различия в численности нападающих комаров могут не совпадать с годовыми изменениями численности их личинок. Так, в соответствии с уменьшением численности личинок в водоемах лесного участка в 1973 г. средняя численность нападающих самок также сократилась в три раза. В 1974 г. достоверного увеличения обилия личинок не произошло, численность же нападающих комаров возросла в 5,6 раза. Можно предполагать, что одной из причин такого увеличения численности явился более дружный вылет комаров из куколок и, как следствие, бóльшая синхронизация нападения отдельных особей: в 1973 г. вылет комаров из лесных водоемов продолжался 23 дня, а в 1974 г.— только 16 дней.

Как показали учеты кошением, численность комаров на растительности тундрового участка в отдельные годы была в 1,4—2 раза меньшей, чем на лесном участке. Однако средняя численность нападающих особей в этих двух биотопах в 1972 и 1974 гг. различалась незначительно, а в 1973 г. была в тундре даже в три раза выше. Очевидно, в результате отсутствия древесной растительности концентрация нападающих самок вокруг добычи происходит в тундре с большей территории, нежели в лесу. Средняя численность нападающих самок в районе пос. Уренгоя составляла 368 *экз/учет*, сезонный максимум их активности, как и на р. Хадытаяхе, приходился на период с 24 по 31 июля. В это время количество комаров достигало 966—1370 *экз/учет*.

Лет комаров в разные сезоны происходил при неодинаковом температурном режиме. Так, средняя температура июля составляла в 1972 г. 13,1, в 1973 г.— 12,3, в 1974 г.— 16,3 и в 1975 г.— 15,3°С. Значительные различия в температуре воздуха наблюдались и в 5—7-дневный период подъема численности нападающих комаров: в 1972 г. подъем отмечался при средней суточной температуре 11,1, в 1973 г.— при 13,8, в 1974 г.— при 17,3°С. В районе пос. Уренгоя периоду высокой активности комаров соответствовала средняя суточная температура 20,8°С. Возможно, что повышенные температуры летом 1974 г. также явились фактором, способствующим разлету и дружному нападению самок, особенно в пойменном лесу при высокой влажности воздуха. В 1974 г. синхронизация физиологического созревания и летной активности отмечена и у самцов: дружный выплод и необычайно теплая погода привели к тому, что интенсивность роения увеличилась до 107 самцов в пробе. В 1973 г. при равной численности популяции комаров в роях насчитывалось только 36 самцов в пробе (Николаева, 1976).

Несмотря на большую изменчивость погодных условий, суточный ритм активности комаров на р. Хадытаяхе все три сезона был довольно постоянным: высокая численность нападающих особей наблюдалась с 19 до 2 *ч*, а в пасмурные дни — также с 3 до 7 *ч*. В течение суток количество комаров варьировало в

Рис. 2. Суточные изменения численности нападающих комаров на р. Хадытаяхе (июль 1974 г.).

5—11 раз. Приводим усредненные данные трех круглосуточных учетов нападающих комаров, проведенных 15, 20 и 25 июля 1974 г. (рис. 2). Обычно в дневные часы при температуре воздуха 23—26°С комары были мало активны, затем, по мере снижения температуры от 22 до 16°С, их численность возрастала. Суточный ритм активности комаров в районе пос. Уренгоя на разных этапах сезона изменялся (рис. 3). В первой декаде июля заметное повышение числа нападающих особей наблюдалось как в дневные, так и в вечерние часы. Во второй декаде увеличение активности отмечалось только в вечерние (с 19 до 21) часы. В третьей декаде июля отчетливо проявлялись два пика суточной активности: с 4 до 10 и с 18 до 22 *ч*.

Приводим данные о видовом составе нападающих комаров на лесном и тундровом участках р. Хадытаяхи в разные сезоны (табл. 1). Наблюдались существенные различия в соотношении отдельных видов на личиночной стадии и в период нападения самок на человека. В пойменном лесу доля *A. communis* среди нападающих комаров была в 2,1—2,8 раза меньшей, чем среди личинок. Одновременно соотношение остальных видов по сравнению с личиночной фазой возрастало: *A. excrucians* — в 2,4—8,6 раза, *A. pullatus* — в 6,0—6,5 раза, *A. hexodontus* — в 12—24 раза. Особенно заметно возрастало относительное обилие *A. nigripes*: в 1973 г. их доля среди нападающих самок была в 83, а в 1974 г. в 50 раз выше, чем среди личинок в лесных водоемах. В тундре среди нападающих комаров несколько возрастала доля *A. communis*, появились *A. excrucians* и *A. pullatus*, тогда как соотношение двух доминирующих видов — *A. hexodontus* и *A. nigripes* — как правило, не отличалось от их соотношения в период личиночного развития.

Изменения в соотношении видов и прежде всего снижение доли *A. communis* среди нападающих комаров в пойменном лесу на р. Хадытаяхе аналогичны изменениям, описанным для некоторых других районов Севера.

Рис. 3. Суточные изменения численности нападающих комаров в районе пос. Уренгоя в июле 1975 г. по декадам:
1 — третья, *2* — вторая, *3* — первая.

Таблица 1

Соотношение видов нападающих комаров в разные годы на р. Хадытаяхе, %

Вид	Лесной биотоп			Тундровый биотоп		
	1972 г.	1973 г.	1974 г.	1972 г.	1973 г.	1974 г.
A. communis	33,2	30,4	42,1	12,6	9,8	16,1
A. excrucians	4,8	4,3	2,3	5,3	3,3	4,7
A. hexodontus	31,0	38,8	24,3	63,3	57,4	38,0
A. impiger	1,6	1,9	1,6	0,7	0,9	3,8
A. intrudens	0,7	0,1	0,1	—	—	—
A. nigripes	1,9	8,3	5,0	6,3	24,9	31,4
A. pullatus	20,9	13,4	23,7	4,0	1,8	4,9
A. punctor	5,9	2,8	0,9	7,8	1,9	1,1
Колич. комаров	7135	3928	1497	2206	854	732

Однако причина этого — не только присущая *A. communis* факультативность кровососания, как предполагают некоторые исследователи (Полякова, 1972; Мезенев, 1976). Нами (Николаева, 1975) показано, что в условиях р. Хадытаяхи потенциальной способностью к автогенному развитию яичников в равной степени обладают как *A. communis*, так и *A. hexodontus*; кроме того, она проявляется у *A. impiger* и *A. pullatus*. Таким образом, на протяжении некоторого периода часть особей этих видов не участвует в нападении: они приступают к нападению только после первой яйцекладки. Более вероятно, что сдвиг в численном соотношении видов среди нападающих комаров происходит в результате интенсивных миграций их с участков поймы, лежащих выше по течению, и особенно — из тундры. Сходная картина массовых перемещений комаров *A. hexodontus* с открытых равнинных болот в долину реки отмечена в лесотундре Якутии (Виноградская и др., 1970; Петручук, 1972а).

Приводим данные, показывающие изменение соотношения видов нападающих комаров на протяжении каждого сезона (табл. 2). На основании данных о средней численности особей в одноминутных учетах (см. рис. 1) рассчитывали численность отдельных видов, нападающих в каждый пятидневный период. Хотя численность личинок *A. hexodontus* и *A. nigripes* на тундровом участке в 1973 и 1974 гг. была довольно сходной, разлет самок в эти сезоны проходил по-разному. В 1973 г. численность *A. nigripes* в пойменном лесу в начальный период их лета (25 июня — 4 июля) составила 4,6—7,4, в дальнейшем она также не превышала 6,7 *экз/учет*. В 1974 г. численность *A. nigripes* на лесном участке до середины июля не превышала 2,9—

Таблица 2

Соотношение видов нападающих комаров в пойменном лесу р. Хадытаяхи, %

Вид	1972 г.							
	5.VII—9.VII	10.VII—14.VII	15.VII—19.VII	20.VII—24.VII	25.VII—29.VII	30.VII—3.VIII	4.VIII—8.VIII	9.VIII—13.VIII
A. communis	37,4	48,3	33,0	39,8	28,8	18,2	21,4	20,5
A. excrucians	—	0,4	5,5	6,8	6,9	5,4	3,0	5,0
A. hexodontus	15,2	16,0	16,9	22,4	34,6	61,7	53,7	58,1
A impiger	10,6	0,4	1,9	0,3	1,6	0,2	1,7	0,6
A. intrudens	—	1,0	1,5	0,5	1,0	—	1,1	—
A nigripes	4,2	1,1	1,6	0,4	2,2	3,7	3,8	1,1
A. pullatus	31,1	31,4	36,9	23,8	16,5	6,7	4,5	4,8
A. punctor	1,5	1,4	2,7	6,0	8,4	4,1	10,8	9,9
Колич. комаров	521	915	750	1952	1328	535	529	537

Вид	1973 г.								
	25.VI—29.VI	30.VI—4.VII	5.VII—9.VII	10.VII 14.VII	15.VII—19.VII	20.VII—24.VII	25.VII—29.VII	30.VII—3.VIII	4.VIII—8.VIII	9.VIII—13.VIII
A. communis	13,9	43,8	51,3	38,1	38,1	29,2	30,7	30,6	9,7	14,6
A. excrucians	—	—	0,5	6,2	8,9	5,0	5,4	2,4	1,9	7,3

Продолжение табл. 2

Вид	1973 г.									
	25.VI—29.VI	30.VI—4.VII	5.VII—9.VII	10.VII—14.VII	15.VII—19.VII	20.VII—24.VII	25.VII—29.VII	30.VII—3.VIII	4.VIII—8.VIII	9.VIII—13.VIII
A. hexodontus	35,6	9,7	17,5	27,3	36,3	42,9	47,5	50,8	70,5	53,4
A. impiger	12,9	9,4	—	—	—	0,6	0,2	—	—	—
A. intrudens	—	0,2	0,5	0,1	0,6	—	—	—	—	—
A. nigripes	31,2	10,1	3,2	2,8	6,0	6,5	4,6	8,0	9,8	17,1
A. pullatus	5,4	26,8	26,5	23,0	10,1	12,2	8,0	7,3	2,6	2,3
A. punctor	1,0	—	0,5	2,5	—	3,6	3,6	0,9	5,5	5,3
Колич. комаров	202	436	189	648	168	887	610	124	308	356

Вид	1974 г.					
	29.VI—3.VII	4.VII—8.VII	9.VII—13.VII	14.VII—18.VII	19.VII—23.VII	24.VII—28.VII
A. communis	—	18,9	32,2	47,6	48,9	11,1
A. excrucians	—	—	—	—	5,5	5,6
A. hexodontus	81,5	51,9	32,2	15,2	21,4	40,7
A. impiger	—	16,0	1,1	0,9	—	—
A. nigripes	11,1	11,3	6,3	5,1	3,1	7,4
A. pullatus	—	1,9	27,1	31,2	20,3	27,8
A. punctor	7,4	—	1,1	—	0,8	7,4
Колич. комаров	27	106	174	551	585	54

3,9 *экз/учет*, но в период 19—28 июля она возросла до 11,5—25,2 *экз/учет*. Численность *A. hexodontus* на лесном участке в 1973 г. возрастала от 8,5 (25—29 июня) до 44,3 *экз/учет* (20—24 июля). В 1974 г. она первоначально также составляла 6,4, но к 19—23 июля увеличилась до 50,2 *экз/учет*, а в следующие пять дней — до 138,5 *экз/учет*. Численность нападающих самок *A. communis* в период 14—23 июля 1974 г. составляла 111,9—114,7, тогда как в те же сроки в 1973 г. она не превышала 24,5—30,1 *экз/учет*. Еще в большей степени возрастала активность *A. pullatus*: 18—28 июля 1974 г. их насчитывалось 73,3—94,6, а в предшествующем сезоне — 12,6—14,8 *экз/учет*. Таким образом, в 1974 г. сложились условия, благоприятные для разлета и нападения комаров: в пойменном лесу численность самок отдельных видов возросла в три — шесть раз по сравнению с их обилием в 1973 г., хотя численность личинок этих видов существенно не изменилась.

Результаты настоящего исследования показывают, что количество нападающих самок в том или ином регионе определяется не только исходной численностью популяции комаров, но в значительной степени зависит от погодных условий сезона. Среди них ведущим фактором выступает температура: в зависимости от температурного режима меняются сроки личиночного развития и вылета комаров, а также синхронность физиологического созревания и гонотрофической активности самок.

ЛИТЕРАТУРА

Вашков В. И., Кербабаев Э. Б., Дремова В. А. Гнус в нефтегазоносных районах Западной Сибири и опыт организации борьбы с ним.— В сб.: Проблемы Сибири, вып. 14. М.: Наука, 1970, с. 172—185.

Виноградская О. Н., Данилов В. Н., Митрофанов А. М., Рязанцев В. А. Разлет комаров р. *Aedes* в условиях северной тайги.— Медицинская паразитология и паразитарные болезни, 1970, т. 39, № 1, с. 6—13.

Дремова В. А., Волкова Т. В., Смирнова С. Н., Маркина В. В., Лешкова В. В. Суточный ритм активности комаров в условиях тундры Красноярского края.— Медицинская паразитология и паразитарные болезни, 1972, т. 41, № 2, с. 213—217.

Ермакова Р. М. Видовой состав, фенология комаров и биологическое обоснование борьбы с ними в нефтегазоносных районах Тюменской области.— В сб.: Проблемы борьбы с гнусом. М., 1970 (Мин-во здравоохр. СССР), с. 42—48.

Коростелева Н. В., Плеханов Г. Ф., Купрессова В. Б., Шевякова Е. С. Разлет и возможность ориентации комаров рода *Aedes* на близких расстояниях от объектов питания.— В сб.: Этологические проблемы экологии насекомых Сибири. Новосибирск: Наука, 1977, с. 139—150.

Лурье А. А., Маркович Н. Я., Проскурякова А. М. Опыт массового мечения комаров *Aedes vexans vexans* с помощью радиоактивного фосфора для изучения дальности их разлета от мест выплода.— Паразитология, 1976, т. 10, вып. 5, с. 401—407.

Мезенев Н. П. Кровососущие комары (*Culicinae*) юго-западной части Таймыра.— Паразитология, 1967, т. 1, вып. 5, с. 422—430.

Мезенев Н. П. Кровососущие двукрылые (преимущественно комары) Таймыра и защита от них северных оленей репеллентами. Автореф. канд. дисс. Л., 1970, 21 с.

Мезенев Н. П. Фауна и экология кровососущих комаров Эвенкии.— Паразитология, 1976, т. 10, вып. 6, с. 536—543.

Мончадский А. С. Ночная активность комаров и ее эпидемиологическое значение.— Зоол. ж., 1953, т. 32, вып. 5, с. 860—873.

Николаева Н. В. Автогенное развитие яичников у комаров рода *Aedes* (Diptera, Culicidae) на Южном Ямале.— Зоол. ж., 1975, т. 54, вып. 11, с. 1643—1647.

Николаева Н. В. О роении комаров рода *Aedes* (Culicidae) в лесотундре.— Паразитология, 1976, т. 10, вып. 4, с. 310—314.

Николаева Н. В. Численность кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в лесных и тундровых биоценозах Южного Ямала.— Зоол. ж., 1978, т. 57, вып. 7, с. 1017—1023.

Орлова В. В. Западная Сибирь. Климат СССР, вып. 4. Л.: Гидрометеоиздат, 1962, 295 с.

Петручук О. Е. Рассеивание комаров рода *Aedes* в условиях тайги северо-западной Якутии (окрестности г. Мирного). Сообщение I. Дальность разлета разных видов комаров *Aedes*.— Медицинская паразитология и паразитарные болезни, 1972а, т. 41, № 1, с. 26—31.

Петручук О. Е. Рассеивание комаров рода *Aedes* в условиях тайги северо-западной Якутии (окрестности г. Мирного). Сообщение II. Влияние условий внешней среды и возрастного состава популяций на разлет комаров.— Медицинская паразитология и паразитарные болезни, 1972б, т. 41, № 2, с. 207—213.

Пителина Л. А. Фауна и биология комаров бассейна нижнего течения Вилюя.— Паразитология, 1973, т. 7, вып. 5, с. 450—456.

Полякова П. Е. Кровососущие комары (Diptera, Culicinae) окрестностей Норильска.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1966, № 4, вып. 1, с. 151—153.

Полякова П. Е. Кровососущие комары (Diptera, Culicinae) северотаежной подзоны Оби и Енисея.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1968, № 10, вып. 2, с. 108—113.

Полякова П. Е. Кровососущие комары севера Сибири. Автореф. канд. дисс. Новосибирск, 1970, 22 с.

Полякова П. Е. Кровососущие комары окрестностей Усть-Хантайской ГЭС.— Труды Биол. ин-та СО АН СССР. Новосибирск: Наука, 1972, вып. 11, с. 112—120.

Полякова П. Е. Места укрытия и активность нападения комаров рода *Aedes* Mg. в условиях севера Сибири и Дальнего Востока.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1974, № 5, вып. 1, с. 94—100.

Поляков П. Е., Гомоюнова Н. П., Кирьяшкина Л. А., Левина Л. Ф. Кровососущие комары (Diptera, Culicinae) бассейна реки Омолон.— Изв. Сиб. отд. АН СССР. Новосибирск, 1970, № 5, вып. 1, с. 83—98.

Полякова П. Е., Мирзаева А. Г. Фауна кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) низовий р. Лены.— Энтомолог. обозрение, 1973, т. 52, № 3, с. 624—627.

Полякова П. Е., Патрушева В. Д. Фауна и экология комаров (Diptera, Culicidae) Южного Ямала.— В сб.: Фауна и экология насекомых Сибири. Новосибирск: Наука, 1974, с. 90—100.

Chant G. D., Baldwin W. F. Dispersal and longevity of mosquitoes tagged with 32P.— Can. Entomol., 1972, vol. 104, N 6, p. 941—944.

Dabrowska E. Aktywnosé dobowa komarów i czynniki ja regulujace.— Ekol. polska, 1959, A7, N 8, s. 221—254.

Fussell E. M. Dispersal studies on radioactive-tagged Culex quinquefasciatus Say.— Mosq. News, 1964, vol. 24, N 4, p. 422—426.

Provost M. W. Mosquito flight and night relative humidity in Florida.— Fla Sci., 1973, vol. 36, N 2—4, p. 217—225.

Service M. W. The daytime distribution of mosquitoes resting in vegetation.— J. Med. Entomol., 1971, vol. 8, N 3, p. 271—278.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ 1980

В. Г. ИЩЕНКО

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ И ЭФФЕКТИВНОСТЬ БРАЧНЫХ ХОРОВ У МАЛОАЗИАТСКОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA MACROCNEMIS* BOUL.)

Структура брачных скоплений у бесхвостых амфибий привлекает внимание исследователей по ряду причин. С одной стороны, именно в период размножения у некоторых видов прослеживается территориальное поведение (Holmes, 1964; Altig, 1972), с другой — изучение соотношения полов и возрастных групп в период размножения позволяет составить представление об эффективном размере популяции (Merrell, 1968) и степени панмиксии (Ищенко, Щупак, 1975). Характер брачных скоплений может обусловливаться приуроченностью животных к определенным нерестилищам и хомингом (Oldham, 1963), или стабильностью количества водоемов, пригодных для размножения, т. е. абиотическими факторами. Один из элементов брачных скоплений — возникновение брачных хоров — формируется для установления определенной иерархии среди самцов и распределения территории, но прежде всего — для привлечения самок.

Во всех случаях при образовании брачных пар преимущество имеют генотипы особей, первыми пришедших на места размножения. В этом случае существенную роль будет играть удаленность мест зимовок от мест размножения и набор биотопов, в которых животные находятся на зимовке. Поэтому, на наш взгляд, не только этологическая, но и экологическая структура популяции может в значительной мере определять формирование и эффективность брачных скоплений.

В течение 1970—1973 гг. нами изучалось пространственное распределение половозрелых особей в популяциях малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul.). Установлено, что в популяции, заселяющей во время размножения участки оз. Верхнее и прилегающие водоемы (район среднего течения р. Черек, Кабардино-Балкарская АССР), количество размножающихся особей во времени варьирует слабо, причем достаточно стабильным оказывается и количественное распределение животных по отдельным нерестилищам (Ищенко, Молов, 1979). Если в целом

в популяции ежегодно размножается 2500—2600 самок, то в основной ее части (в заливах озера) размножается 25—30% особей, 30—35% распределяются по водоемам, в различной мере удаленным от озера, а места размножения остальных приурочены к мелким пересыхающим лужам. Наблюдения показали, что около 40% размножающихся особей в этой популяции регулярно зимуют в воде, остальные — на суше.

В ряде других популяций, обитающих в районе Баксанского ущелья, размножение осуществляется во временных водоемах, возникающих в период снеготаяния, реже — в немногочисленных более крупных, непромерзающих (Эфендиев, Ищенко, 1974). Но условия зимовки резко различаются. Популяция, заселяющая пойму р. Адырсу (правый приток р. Баксан), на высоте 2400 *м* над ур. м., зимует только на суше, а особи популяции, заселяющей пойму р. Баксан близ с. Тегенекли (1800 *м* над ур. м.), зимуют и в воде, и на суше. В конце сентября 1971 г. в зимовальном водоеме близ с. Тегенекли обнаружено около 150 половозрелых животных, а осенью 1972 г., по наблюдениям С. М. Эфендиева, в нем находилось примерно 500—600 особей. Последняя цифра, насколько можно судить по результатам весеннего учета, характеризует и количество размножающихся животных в популяции. Иными словами, в разные годы в этой популяции от 40 почти до 100% животных могут зимовать в воде. Напротив, особи популяции малоазиатской лягушки, обитающие в пойме р. Дзкгнагет, впадающей в оз. Севан, зимуют исключительно на суше, из-за отсутствия подходящих водоемов.

Таким образом, разные популяции характеризуются различной, не исключено, что стабильной, долей особей, проходящих зимнюю спячку в неодинаковых условиях. В этой связи представляют интерес наблюдения, проведенные нами в 1971—1972 гг. Установлено, что в конце сентября — начале октября на зимовальных скоплениях на суше при температуре воздуха днем 8—10°С животные не проявляют никакой активности ни по отношению к окружающей среде, ни по отношению друг к другу. В то же время животные, зимующие в водоеме, даже при температуре воды 3—4°С сохраняли высокую двигательную активность, и все самки находились в амплексусе с самцами. Как в 1971 г., так и в 1972 г. в водоеме не обнаружено неспаренных самок. Что касается популяции, обитающей в районе оз. Верхнее, то весной 1972 г. был отмечен массовый выход пар с зимовального водоема в амплексусе. Во всех случаях степень соединения пар была высокой, не меньшей чем пар, образованных непосредственно в водоемах, в которых осуществляется размножение. Можно полагать, что и в этом случае пары были сформированы во время зимовки, если не в самом ее начале. Следовательно, в разных популяциях доля спаривающихся животных в период размножения различна: в некоторых она может быть очень высокой, в других — ничтожной.

Различная экологическая ситуация, складывающаяся в разных популяциях, приводит к тому, что в них, как и в разных частях одной популяции, эффективность брачных хоров оказывается неодинаковой. Они оказывают различное влияние на реализацию репродуктивного потенциала популяции. В тех случаях, когда формирование брачных пар происходит в период размножения, брачные хоры играют определенную роль в осуществлении панмиксии, а формирование пар на зимовке в значительной мере ограничивает ее. Более того, можно полагать, что в период ухода на зимовку пары будут сформированы из животных, первыми ушедших на зимовку. Это могут быть особи, физиологически быстрее подготовившиеся к спячке, обеспечившие необходимый энергетический резерв, более готовые к размножению или просто особи с высокой степенью реакции на понижение температуры среды. В любом случае это будут более или менее физиологически однородные пары; и в тех популяциях, где образование брачных пар происходит в основном до размножения, может уменьшаться разнородность популяции по физиологическим особенностям. В случаях, когда брачные пары формируются только в период размножения, картина может быть обратной.

Поскольку на суше малоазиатская лягушка, как и близкие ей виды, зимует на небольшой глубине, снеготаяние и прогрев верхних слоев почвы приводят к массовому выходу с зимовок. В это время на нерестилище приходят животные, ушедшие на спячку в разное время, вследствие чего состав брачных пар физиологически может быть более разнородным. В данном случае брачные хоры способствуют сохранению разнородности популяции. Усиливать этот эффект брачных хоров может и действие абиотических факторов, когда спаривание по каким-либо причинам резко задерживается, а затем происходит в сжатые сроки. В любом случае в пределах территории, занимаемой популяцией, могут колебаться экологические условия (условия для образования пар до периода размножения могут варьировать во времени), и тогда нарушение экологической структуры популяции, в частности пространственной, неизбежно вызовет изменение структуры и эффективности брачных хоров.

ЛИТЕРАТУРА

Ищенко В. Г., Молов Ж. Н. Пространственная структура и продуктивность популяции малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul.).— В сб.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1979, вып. 126, с. 61—74.

Ищенко В. Г., Щупак Е. Л. Экологическая регуляция генетического состава популяции малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul.).— Экология, 1975, № 2, с. 54—64.

Эфендиев С. М., Ищенко В. Г. Особенности размножения малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis*) в условиях высокогорья Северного Кавказа.— Экология, 1974, № 6, с. 80—83.

Altig R. Defensive behaviour in *Rana areolata* and *Hyla avivoca*.— Quart. J. Florida Acad. Sci., 1972, N 35, p. 212—216.

Holmes S. J. The biology of the frog. N. Y., 1964, 180p.

Merrell D. J. A comparison of the estimated size and the effective size of breeding populations of the leopard frog *Rana pipiens*.— Evolution, 1968, vol. 22, N 2, p. 274—283.

Oldham R. S. Homing behaviour in *Rana temporaria* Linne.— British J. Herpetology, 1963, vol. 3, N 5, p. 116—127.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ 1980

В. С. КРУГЛОВ

ТЕРМОПРЕФЕРЕНДУМ И ЕГО РОЛЬ В ЭКОЛОГИИ ГОЛОВАСТИКОВ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ

Воздействие температуры на различные физиологические процессы у амфибий рассматривается в литературе достаточно полно, однако роли поведенческой терморегуляции в их экологии уделяется мало внимания. Установлено, что амфибии обладают физиологическими механизмами поведенческой терморегуляции и способны в определенных пределах поддерживать температуру тела независимо от температуры среды (Пашкова, Сударев, 1960; Licht, Brown, 1967; Lillywhite, 1971). Лягушка-бык может использовать для обогревания прямые солнечные лучи при температуре ниже оптимальной и изменяет позу, увеличивая поверхность испарения, при температурах выше оптимального уровня. Разница между температурой тела и воздуха может достигать 7°С (Lillywhite, 1970).

Хотя температура среды играет решающую роль в росте и развитии личинок амфибий, данные о роли терморегуляторного поведения и термопреферендума у этих животных фрагментарны (Проссер, 1977; Lucas, Reynolds, 1967; Keen, Schroeder, 1975). В литературе сведения о роли термопреферендума в территориальном распределении головастиков амфибий отсутствуют.

Материал и методика

В настоящей работе представлены результаты исследования термопреферендума у головастиков различных стадий развития остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nills.) из популяции лесоучастка Бельский Талицкого района Свердловской области.

Свежеотложенную лягушечью икру доставили в лабораторию 29 апреля 1977 г. и поместили в аквариумы с водой, температура которой колебалась от 17 до 21°С. На седьмой день свободно плавающие личинки были отсажены в аквариумы с разной температурой, которую ежедневно контролировали. До опыта головастиков не менее двух недель содержали в разных температурных условиях: в среднем 17, 20 и 22,5°С. Термопреферендум определяли у головастиков 26, 27, 28 и 29-й стадий развития (Терентьев, 1950).

Температура, предпочитаемая головастиками остромордой лягушки разных при температуре

Показатель	26-я стадия			27-я стадия	
	17°	20°	22.5°	20°	22,5°
Предпочитаемая температура, °С	19,6	21,2	21,9	23,7	22,6
Пределы	10—27	12—29	12,5—29	15—31	12—28
Стандартное отклонение	4,4	4,0	4,3	3,6	3,9
Коэффициент вариации, %	22,5	18,8	19,6	15,3	17,2
Колич. особей	10	10	15	31	15
Колич. наблюдений	60	60	75	279	60

Для определения предпочитаемой температуры, головастиков одной стадии развития группами по 6—20 особей помещали в термоградиент — прибор, который представляет собой П-образную стальную камеру длиной 1400, шириной 120 и высотой 50 *мм*, обтянутую полиэтиленовой пленкой. Температуру холодного конца поддерживали 6—8°С, теплого — 32—33°С. Глубина воды в камере составляла 12—15 *мм*. Методика определения предпочитаемой температуры была близка к описанной Кееном и Шродером (Keen, Schroeder, 1975). Головастики находились в термоградиентной камере 4—7 *ч*. Предпочитаемую температуру определяли не ранее чем через 1,5—2 *ч* с момента размещения головастиков в камеру, поскольку вначале предпочитаемая температура довольно значительно варьирует. Температуру измеряли каждые 20—30 *мин* в тех точках камеры, где находились головастики, с точностью до 0,5°С, что соответствует температурному перепаду по длине тела головастика в камере. Камеру освещали с расстояния 2 *м* четырьмя люминесцентными лампами белого света мощностью по 40 *Вт* каждая.

Результаты и обсуждение

Основные исследования выполнены на головастиках, выращенных при средней температуре 20°С. Анализ результатов показывает, что с переходом от 26 к 29-й стадии развития температура, предпочитаемая головастиками, постепенно возрастает с 21,2 до 26,5°С (см. таблицу). Эти изменения обусловлены в основном тем, что возрастает нижний предел предпочитаемой температуры (с 12°С у головастиков 26-й стадии развития до 19°С у головастиков 29-й стадии), в то время как верхний предел температуры, выбираемой в термоградиентной камере, почти не изменяется. Иными словами, с возрастанием стадии развития диапазон предпочитаемых головастиками температур сужается. Это видно и по уменьшению коэффициента вариации предпочитаемой температуры.

стадий развития, выращенными 17, 20 и 22,5°С

28-я стадия		29-я стадия
20°	22,5°	20°
25,8	23,5	26,5
18,5—30,5	13,5—29	19—31
2,5	3,5	3,0
9,8	14,9	11,5
49	15	6
329	135	48

Полученные результаты могут указывать на то, что с приближением метаморфоза и выхода на сушу головастики активно ищут участки водоемов с повышенной температурой. Это подтверждают и полевые наблюдения: на ранних стадиях развития головастики распределены почти по всему водоему, а на 28 и 29-й стадиях они в основном сконцентрированы вдоль береговой полосы в хорошо прогреваемых местах. Такая концентрация головастиков в теплых участках водоемов дает им возможность быстрее пройти метаморфический климакс и выйти на сушу.

Пространственное разделение головастиков старших стадий развития от младших, возможно, имеет определенное экологическое значение. В соответствии с теорией метаболической регуляции роста и развития, головастики старших стадий могут тормозить рост и развитие отставших в развитии головастиков (Шварц, Пястолова, 1970). Пространственное разделение снимает или уменьшает фактор ингибирования, что позволяет головастикам младших стадий развития нормально расти и развиваться. Температурный градиент в водоемах может быть одним из факторов, регулирующих пространственное распределение головастиков.

В естественных условиях развитие головастиков остромордой лягушки идет на фоне постепенного повышения средней температуры воды в водоемах: с 10—12°С в период икрометания до 27—30°С в прибрежной полосе некоторых водоемов во время метаморфоза. Головастикам необходимо быть физиологически готовыми к такому изменению температуры: их физиологические функции должны быть «настроены» оптимально на среднюю температуру среды, характерную для каждого периода развития. Предпочитаемая температура, вероятно, отображает среднюю оптимальную для роста и развития головастиков данной популяции температуру.

Температура, предпочитаемая головастиками, зависит от температурной акклиматизации. На 26-й стадии развития в диапазоне 17—20°С повышение средней температуры содержания головастиков на 1°С приводит к увеличению предпочитаемой на 0,53°С; в диапазоне температур 20—22,5°С аналогичная величина равна 0,28°С, т. е. наклон кривой в системе координат «температура акклиматизации — предпочитаемая температура» падает с ростом первой. При дальнейшем повышении температуры акклиматизации можно ожидать падения предпочитаемой. Такая зависимость имеет место на 27 и 28-й стадиях развития

головастиков. На этих стадиях развития головастики, акклиматизированные к 22,5°С, предпочитают температуру меньшую, чем животные, акклиматизированные к 20°С.

Если мы допускаем наличие процессов акклиматизации и поведенческой терморегуляции, то при прочих равных условиях популяция животных должна характеризоваться определенной предпочитаемой температурой, которая равна оптимальной для этой популяции, независимо от условий акклиматизации. Те различные величины предпочитаемой температуры, которые мы получаем при действии на животных разных температур, есть только «мгновенные» значения предпочитаемой.

Предположим, что мы акклиматизировали животных к температуре t_1 ($t_1 < t_{опт}$), а затем поместили их в термоградиент. Через некоторое время животные выберут температуру $t_2 < t_{опт}$, но $t_2 > t_1$. По истечении определенного времени эти животные акклиматизируются к температуре t_2 и соответственно выберут температуру t_3 ($t_2 < t_3 < t_{опт}$) и т. д. Такой процесс будет идти до тех пор, пока оптимальная и предпочитаемая температуры не станут равными.

Значение оптимальной температуры можно получить из решения системы двух уравнений

$$\begin{cases} t_{пр} = t_{акк} = t_{опт}; \\ t_{пр} = F(t_{акк}), \end{cases}$$

где $t_{пр}$ — «мгновенные» значения предпочитаемой температуры; $t_{акк}$ — температура акклиматизации; $F(t_{акк})$ — функция, отражающая зависимость «мгновенных» значений предпочитаемой температуры от температуры акклиматизации. Используя линейную аппроксимацию для этой функции, на основании данных таблицы мы вычислили оптимальные температуры для головастиков остромордой лягушки 26, 27 и 28-й стадий развития, которые соответственно равны 21,7; 22,6 и 23,0°С.

Оптимальная температура может зависеть от комплекса факторов, действующих на животных, от их возраста и физиологического состояния (Licht, Brown, 1967; Lillywhite и др., 1973). Акклиматизация приводит к сдвигу функций относительно генетически обусловленного оптимального уровня. Снятие действия ограничивающего фактора дает возможность функциям вернуться (путем постепенного перехода, поиска) к оптимуму.

ЛИТЕРАТУРА

Пашкова И. М., Сударев О. Н. Отношение озерных лягушек (*Rana ridibunda* Pall) к температуре в природе и в эксперименте.— Докл. АН СССР, 1960, т. 135, № 6, с. 1512—1515.

Проссер Л. Температура.— В кн.: Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1977, т. 2, с. 84—209.

Терентьев П. В. Лягушка. М.: Сов. наука, 1950, с. 59—62.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок амфибий, ч. 2. Разнообразие действия.— Экология, 1970, № 2, с. 38—55.

Keen W. H., Schroeder E. E. Temperature selection and tolerance in three species of *Ambystoma larvae.*— Copeia, 1975, N 3, p. 523—530.

Licht P., Brown A. G. Behavioral thermoregulation and its role in the ecology of the red-bellied newt, *Taricha rivularis.*— Ecology, 1967, vol. 48, N 4, p. 598—611.

Lillywhite H. Behavioral temperature regulation in the bull frog, *Rana catesbiana.*— Copeia, 1970, N 1, p. 158—168.

Lillywhite H. Temperature selection by the bull frog, *Rana catesbiana.*— Comp. Biochem. Physiol., 1971, vol. 40A, p. 213—227.

Lillywhite H., Licht P., Chelgren P. The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad, *Bufo boreas.*— Ecology, 1973, vol. 54, N 2, p. 375—383.

Lucas E. A., Reynolds W. A. Temperature selection by amphibian larvae.— Physiol. Zool., 1967, vol. 40, N 2, p. 159—171.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ 1980

Н. Е. ЗУБЦОВСКИЙ

ВНУТРИВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ЗЯБЛИКА *(FRINGILLA COELEBS* L.*)* И ЛЕСНОГО КОНЬКА *(ANTHUS TRIVIALIS* L.*)* В ИЛЬМЕНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Исследования последних лет показали, что территориальное поведение — важнейший фактор, определяющий пространственную структуру популяций животных. Формы поведения, направленные на упорядоченность пространственного распределения семейных территорий, обусловливают рассредоточение пар (препятствуют чрезмерному скучиванию) и оптимизацию использования материальных ресурсов среды, а также обеспечивают поддержание необходимого уровня контактов между особями популяции (Наумов, 1971, 1972; Шилов, 1972, 1973). Попытки различных исследователей рассмотреть взаимосвязь этологической и пространственной структуры популяций животных привели к развитию представлений об аудиовизуальных совокупностях особей, образующих так называемую популяционную парцеллу (Наумов, 1971), одновидовых поселениях птиц в виде пространственных систем, элементы которых находятся в строго определенной пространственной связи с ближайшим соседом (Бируля, 1971).

В ходе формирования пространственной структуры поселений птиц и совместного существования соседних пар складывается сложный комплекс различных форм взаимоотношений между особями, включающий как прямую агрессию против конспецифической особи, так и мирные способы — совместную защиту территории от чужих особей своего вида (преимущественно самцов), общность кормовых территорий (Благосклонов, 1974; Рыжановский, 1972; Рябицев, 1977), что характерно и для млекопитающих (Радаков, Баскин, 1972). Высказывается мнение, что такой комплекс представляет собой механизм поддержания гомеостаза, действующего на популяционном уровне (Шилов, 1973).

Задача нашего исследования — показать роль внутривидовых отношений доминирующих видов птиц (зяблика и лесного конь-

ка) в формировании и поддержании пространственной структуры гнездового населения каждого из этих видов в лесных биотопах Ильменского заповедника.

Материал и методика

Работа проводилась в течение гнездовых периодов 1973—1976 гг. Материал собран на постоянных маршрутах, проложенных в основных типах лесных биотопов заповедника и на двух стационарных площадках. Общая протяженность маршрутного учета составила 300 *км*. Учет проводился в ранние утренние часы. Встречи поющих самцов наносились на план по показаниям шагомера. Ширина учетной полосы принималась равной 50 *м*. Для получения более полных данных разового картирования гнездящихся пар в июне 1975 г. пройдены маршруты в однородном березняке (7,2 *км*) и сосново-березовом лесу (10 *км*). Результаты картирования обработаны статистически.

Лесные биотопы мы подразделили на четыре типа: сосново-березовые леса (состав древостоя от 6С4Б до 8С2Б), березняки (10Б, единично С, Ос), приручьевые леса (5Б2Ос 2Ол 1С), сосняки (10С). Сосняки — наиболее неблагоприятные биотопы для птиц. Они характеризуются бедным видовым составом древостоя, почти полным отсутствием яруса подлеска и кустарников, редким покрытием из мхов и ягодников. Более сложная структура и богатый видовой состав древесной, кустарниковой и травянистой растительности, большая биомасса беспозвоночных — объектов питания птиц в первых трех биотопах (Миронов, 1961; Коробейников, 1974) делают их привлекательнее для птиц.

Площадка № 1 (21 *га*) представляет собой участок березового леса. Возраст деревьев 75 лет, высота основного яруса 23 *м*. В составе древостоя С, Ос, Ол, образующие иногда небольшие по площади выделы, подлесок редкий из липы, рябины, высотой 0,5—2 *м*. Подрост из Б, С, Ос, высотой 2—3 *м*, 2 тыс. *шт/га*.

Площадка № 2 (15 *га*). Средний состав древостоя 6С4Б, единично Ос. Высота основного яруса 27 *м*. В подросте С, Б, их высота 0,5—4 *м*, количество 4,5 тыс. *шт/га*. Подлесок из рябины, кизильника, ракитника средней густоты. Как видно из описания, на этой площадке выше густота древесной растительности из-за большой высоты и плотности подроста и подлеска.

На площадках изучали динамику заселения их птицами, вели абсолютный учет гнездящихся пар, определяли размеры токовых территорий. Площадки предварительно разделяли на квадраты со стороной 20 *м*. Цифровые метки на деревьях ставили краской. Таким образом, можно было точно определить местонахождение птицы в любой точке площадки и фиксировать это на плане. Размеры токовых территорий определяли по методике точечного картирования (Odum, Kuenzler, 1955). Всего из-

Таблица 1

Даты заселения биотопов зябликом и лесным коньком (апрель)

Вид	Год	Приручьевые леса	Сосново-березовые леса	Березняки	Сосняки
Зяблик	1974	3	4	3	13
	1975	6	7	7	14
	1976	9	11	10	19
Лесной конек	1974	—	14	13	24
	1975	—	16	16	27
	1976	—	22	21	28

мерили 59 токовых территорий зяблика и 35 — лесного конька.

Внутривидовые отношения изучали путем наблюдений в природе и экспериментальным путем — подстановкой на территории самцов зяблика и лесного конька в клетке. Фиксировались все случаи проявления агрессивности и демонстрации угрожающих поз. Для получения более полных данных о структуре охраняемого участка клетка поднималась на различную высоту над землей и оценивалась реакция «хозяина» территории на появление «провокатора». С 10 апреля по 24 мая в 1974 и в 1975 гг. опыты с подстановкой были проделаны на территориях 20 коньков и 16 зябликов. Часть птиц (26 самцов зяблика и 17 — лесного конька) была предварительно отловлена и помечена цветными целлулоидными кольцами.

Результаты исследований и их обсуждение

Формирование пространственной структуры поселений. Появление первых территориальных самцов зяблика в заповеднике приходится на первую декаду апреля (табл. 1), причем вначале и почти одновременно заселялись приручьевые леса, березняки и сосново-березовые леса. Сосняки заселялись на 8—10 дней позднее. Формирование гнездового населения зябликов в каждом из этих биотопов заканчивалось в основном через 8—11 дней после появления первых территориальных самцов. Первые токующие самцы лесного конька отмечались в середине апреля. Заселение березняков и сосново-березовых лесов происходило в разные годы 13—22 апреля, сосняков — 24—28 апреля, т. е. на 6—11 дней позднее. Формирование гнездового населения лесных коньков в сосново-березовых и березовых лесах шло в течение 9—11 дней, по истечении которых увеличения количества территориальных самцов на маршрутах и площадках не наблюдалось. По данным картирования, в этих биотопах не было отмечено изменения числа самцов конька в 1974 г. после 23 апреля, в 1975 г. после 27 апреля, в 1976 г. после 30 апреля. В со-

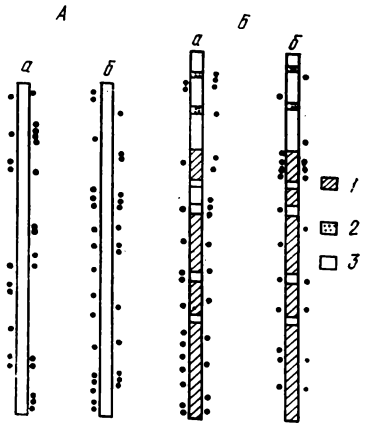


Рис. 1. Распределение поющих самцов зяблика и лесного конька в березовом лесу (7,2 *км*) — *А*; сосново-березовом лесу (10 *км*) — *Б* в 1974 г.— *а* и в 1975 г.— *б*.

1 — сосново-березовый лес; *2* — сосняк; *3* — березняк.

сняках этот процесс заканчивался в разные годы 4—9 мая.

Сформировавшееся население зяблика и лесного конька пространственно неоднородно и расчленено на группы из нескольких особей. Об этом свидетельствуют данные маршрутного картирования (рис. 1) и результаты их статистической обработки (табл. 2). Анализ полученных результатов показывает, что как в неоднородном по составу и структуре сосново-березовом лесу, так и в более однородном массиве березового леса групповые поселения являются элементарными пространственно обособленными частями всего населения рассматриваемых видов.

Причины пространственной неоднородности населения зяблика и лесного конька заключались как в расчлененности леса на ряд качественно различных биотопов, так и в явно прослеживаемой склонности самцов селиться в обществе себе подобных. Например, самцы зяблика, прилетающие первыми, занимали индивидуальные территории в пределах наибольших по размеру (0,4—1 *га*) выделов, состав древостоя в которых отличается от окружающего массива леса (осинник, сосняк или ольховник среди березняка, липняк среди сосняка и т. п.). Прилетающие позднее зяблики селились в непосредственном соседстве с самцами-основателями. Таким образом, эти самцы-основатели являлись своеобразными центрами, вокруг которых формировались группы из двух — трех — четырех и более птиц. Картины заселения территории лесным коньком и зябликом в общем аналогичны. Отличия заключались только в том, что центры поселений всегда располагались вокруг полян, лугов, редин и подобных им мест. В ходе формирования пространственной структуры таких поселений взаимоотношения самцов зябликов и лесных коньков строились таким образом, что расстояние между центрами ближайших гнездовых участков в каждом конкретном случае (биотоп, плотность гнездования) изменялось в узких рамках (табл. 3).

Иными словами, в пределах рассматриваемых поселений зяблика и лесного конька проявлялась тенденция к упорядоченному, равномерному распределению территорий гнездящихся пар. У зяблика среднее расстояние между центрами ближайших

Таблица 2

Оценка пространственного распределения поющих самцов зяблика и лесного конька

Показатель	Сосново-березовый лес, 10 *км*		Березняки, 7,2 *км*	
	Зяблик	Лесной конек	Зяблик	Лесной конек
Дисперсия S^2	2,20	1,35	1,90	2,82
Среднее арифметическое, M	1,24	0,88	1,44	2,00
Отношение S^2/M . . .	1,79	1,53	1,32	1,41

гнездовых участков имело обратную зависимость от плотности гнездования и густоты древесного покрова, у лесного конька — только от плотности гнездования, что связано, по-видимому, с тем, что лесной конек гнездится в более изреженных участках леса.

Структура токовых территорий. По мнению различных исследователей, размеры токовых территорий могут определяться густотой растительного покрова (Рябицев, 1977; Mansfeld, 1961; Zimmerman, 1971; Wiens, 1973), плотностью населения (Gibb, 1956; McNeil, 1969), обеспеченностью кормом (Cody, Cody, 1972), временем занятия территорий (Wiens, 1973). По имеющимся в литературе сведениям, демонстрируемая территория зяблика составляет 0,67 *га* (Marler, 1956), 1,27—2,64 *га* (Glas, 1960) и 0,2—0,4 *га* (Олигер, 1970).

Таблица 3

Характеристика локальной плотности и расстояния между центрами гнездовых участков рассматриваемых видов птиц

Год	Сосново-березовый лес		Березняк	
	I	II	I	II
	Зяблик			
1974	1,1	96,2±4,3	1,0	105,1±4,1
1975	1,4	82,0±4,2	1,1	100,6±4,8
	Лесной конек			
1974	0,7	103±5,3	0,8	106±5,8
1975	1,1	71,6±5,1	1,1	81±5,3

Примечание: I — локальная плотность, *пар/га*; II — расстояние между центрами гнездовых участков, *м*.

Таблица 4

Характеристика токовых территорий рассматриваемых видов птиц

Биотоп	Год	Колич. измеренных территорий	Локальная плотность, *пар/га*	Пределы варьирования размеров территории, *га*	Размеры территории $M \pm m$, *га*
			Зяблик		
Сосново-березовый лес	1974	16	1,1	0,4—0,8	0,64±0,03
	1975	12	1,4	0,36—0,72	0,55±0,03
Березняк	1974	17	1,0	0,68—1,08	0,82±0,03
	1975	14	1,1	0,67—0,92	0,79±0,03
			Лесной конек		
Сосново-березовый лес	1974	8	0,7	0,52—0,68	0,60±0,02
	1975	9	1,1	0,28—0,46	0,37±0,02
Березняк	1974	10	0,8	0,45—0,83	0,59±0,04
	1975	8	1,1	0,23—0,51	0,39±0,03

По нашим данным (табл. 4), размеры токовых территорий зяблика на площадке сосново-березового леса составили 0,55—0,64 *га* и колебались от 0,36 до 0,8 *га*. При плотности гнездования зяблика, равной 1,1 *пар/га*, средние размеры токовых территорий (0,64 *га*) достоверно отличались от размеров территорий (0,55 *га*) при возрастании плотности до 1,4 *пар/га*. Критерий Стьюдента оказался равным 2,57, что больше табличного (2,1) при уровне значимости 0,05.

Следует отметить, что при увеличении плотности гнездования не только уменьшался размер токовых территорий, но и увеличивалась площадь зон перекрывания соседних территорий. В березняке (рис. 2) средние размеры токовых территорий зяблика равнялись 0,79—0,82 *га*. В отличие от сосново-березового леса плотность населения зябликов на этом участке изменилась за два года менее существенно — на 0,1 *пар/га*. Это не привело к статистически достоверному отличию размеров территории в разные годы. В различных биотопах при одинаковой плотности гнездования зябликов (1,1 *пар/га*) средний размер территорий был больше в березняке, для которого характерна меньшая густота древесного покрова, чем на участке сосново-березового леса. Регулирующая роль густоты древесного покрова проявляется, по-видимому, в том, что она ограничивает степень визуальных контактов и, следовательно, частоту агрессивных столкновений соседних самцов. При возрастании плотности населения, напротив, частота аудиовизуальных контактов возрастает. В такой си-

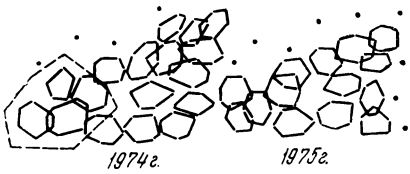


Рис. 2. Распределение гнездящихся пар зяблика на площадке березового леса.

Многоугольники, очерченные *сплошными* линиями,— токовые территории; *штриховыми* — кормовые территории; *точками* отмечены пары, территории которых не картировались.

туации уменьшение размеров токовой территории можно рассматривать как способ избежания лишних конфликтов с соседями, что, видимо, имеет определенный экологический смысл.

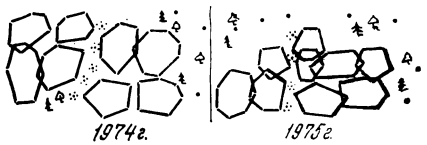
Токовые территории у лесного конька были несколько меньше по размерам, чем у зяблика (см. табл. 4). В сосново-березовом лесу они колебались от 0,28 до 0,68 *га* (рис. 3). При плотности гнездования 0,7 *пар/га* средний размер токовых территорий был 0,6 *га*, при плотности 1,1 *пар/га* — 0,37 *га*. Как и у зяблика, различия в размерах территорий лесного конька при таких колебаниях плотности имели статистическую достоверность. В березняке размеры территорий были от 0,23 до 0,83 *га*. При плотности 0,8 *пар/га* средний размер ее составлял 0,59 *га* и уменьшался до 0,39 *га*, когда плотность гнездования возросла до 1,1 *пар/га*. Наблюдаемые различия в размерах токовых территорий при колебаниях плотности в указанных пределах также существенны. Однако в разных биотопах не обнаружено статистически значимых зависимостей размеров токовых территорий от густоты древесного покрова, что связано с указанными выше особенностями экологии вида.

Во многих работах, касающихся размерности индивидуальных территорий птиц, их чаще характеризуют площадью, но есть сведения о том, что защищается не только участок, имеющий ширину и длину, но и высоту, т. е. уже не территория, а пространство (Spencer, 1972).

Мы попытались получить дополнительные сведения о структуре территорий зяблика и лесного конька, подставляя самцов этих видов в клетке на территории конспецифических особей. При подстановке на поверхности почвы клетки, в которой находился самец конька, «хозяин» территории быстро (через 1—6 *мин*) обнаруживал чужую птицу, приближался к клетке и проявлял к «провокатору» явные агрессивные действия. Самки, которых мы неоднократно наблюдали в ходе опытов в паре

Рис. 3. Распределение гнездящихся пар лесного конька на площадке смешанного леса.

Многоугольники — токовые территории; *точки* — пары, территории которых не картировались.



с самцами, такой реакции не проявляли. «Хозяин» территории аналогичным образом вел себя, когда клетка ставилась на кочку или поваленное дерево. Если клетку поднимали на высоту 2—3 *м*, агрессивная реакция «владельца» участка на чужую особь в серии наших опытов не наблюдалась.

Экспериментальные данные были дополнены наблюдениями в природе. Показателен такой пример. В зонах перекрывания территорий двух соседних самцов лесных коньков мы неоднократно наблюдали (19, 20, 23 апреля 1975 г.), когда они одновременно пели на двух березах на расстоянии 3—4 *м* один от другого. Но как только один из них спускался на землю в пределы территории соседа, тот немедленно атаковал и изгонял его за границы своего участка. За период работы мы были свидетелями около 50 драк самцов лесного конька. Все они начинались на земле, а затем схватки продолжались в воздухе и на деревьях.

В серии опытов с зябликами клетку устанавливали на земле, на поваленных деревьях, затем поднимали на высоту 2—6 *м*. В четырех случаях «хозяин» пытался атаковать «провокатора», когда клетка находилась на высоте до 6 *м*. При положении клетки на земле атаки «хозяина» были зарегистрированы на территориях 12 зябликов. Наблюдения в природе показали, что драки самцов этого вида возникали как в нижних, так и в верхних ярусах. Отметим, что зяблики используют для сбора корма и устройства гнезд все ярусы, начиная от поверхности почвы (сбор корма) и кончая кронами деревьев. Лесной конек устраивает гнезда исключительно на земле. Здесь же располагается его преимущественный ярус кормления. Таким образом, структура охраняемого участка непосредственно связана с особенностями экологии данных видов, а формы поведения, направленные на охрану индивидуальной территории, экологически оправданы.

Плотность гнездования. Результаты учета показали, что плотность гнездования зябликов в 1973, 1974 и 1976 гг. составляла в березняках, сосново-березовых и приручьевых лесах 50—71 *пар/км*^{2}. В 1975 г. плотность зябликов увеличилась в этих биотопах в среднем до 77 *пар/км*^{2}. В этом году отмечена наибольшая за весь четырехлетний период численность этого вида в заповеднике, достигшая 70 *пар/км*^{2}, тогда как в другие годы она составляла 45—65 *пар/км*^{2}.

Наиболее резкие колебания плотности зяблика были характерны для сосняков. В 1973 и 1974 гг. в этом биотопе гнездилось незначительное число зябликов — 3—5 *пар/км*^{2}, а в 1978 г. они здесь вообще не отмечались. В 1975 г. плотность гнездования зяблика в сосняках резко возросла и составила 32 *пары/км*^{2}, т. е. увеличилась в 6—10 раз по сравнению с предыдущими годами. Максимальная плотность зяблика в гнездовой сезон 1975 г. устанавливалась к 18—20 апреля в сосново-березовых,

березовых и приручьевых лесах. В сосняках она продолжала увеличиваться до 25 апреля. Другими словами, увеличение численности оставшихся на гнездование зябликов в 1975 г. вызвало незначительное возрастание их плотности в благоприятных биотопах и резкое увеличение числа гнездящихся птиц в сосняках. Сходная по характеру динамика плотности гнездования зяблика в сосновых и сосново-березовых лесах наблюдалась в Нидерландах (Glas, 1960).

Плотность гнездования лесного конька в сосново-березовых лесах в 1973—1976 гг. равнялась соответственно 45, 40, 52 и 46 *пар/км*^{2}; в березняках — 69, 76, 90, 90 *пар/км*^{2} и в сосновых лесах — 4, 6, 21, 18 *пар/км*^{2}. Как видно из приведенных данных, значительное увеличение плотности гнездования лесного конька отмечалось в 1975—1976 гг. На этот период приходилась и наибольшая численность данного вида (48—52 *пары/км*^{2}) по сравнению с гнездовыми сезонами других лет (37—39 *пар/км*^{2}). В эти годы мы отмечали лесных коньков на гнездовании даже в густых насаждениях сосны, березы и на других ранее не заселяемых участках территории. Таким образом, при увеличении численности лесных коньков наблюдалось относительно небольшое увеличение плотности гнездования этого вида в сосново-березовых и березовых лесах и более резкое — в сосняках.

Динамика внутривидовой агрессивности. Наблюдения в природе и экспериментальное изучение поведения зяблика показали, что этот вид строго территориален, о чем свидетельствуют и литературные данные (Олигер, 1970; Bergman, 1969). В первую неделю после начала формирования сообщества самцы, занявшие территорию, чрезвычайно агрессивны. В этот период мы насчитывали до одной-двух драк в час. Неоднократно отмечались случаи, когда территориальные самцы вылетали навстречу перелетным стаям зябликов и преследовали их некоторое время. В конце второй декады апреля драки между самцами наблюдались значительно реже (максимум две за день), а затем вообще прекращались. В 1973, 1974 и 1976 гг. мы не наблюдали в природе случаев агрессивных стычек зябликов после 20—22 апреля, в 1975 г.— после 26 апреля.

Наблюдение за поведением зябликов, территории которых располагались по соседству, показали, что по истечении семивосьми дней после начала заселения взаимоотношения самцов носили исключительно мирный характер. В это время образовалась широкая зона перекрывания кормовых территорий соседних пар. Нередко приходилось наблюдать двух-трех и даже четырех кормящихся вместе соседних самцов. Однако агрессивность к «чужим» самцам сохранялась. В серии опытов с подстановкой зяблика к 16 территориальным самцам агрессивная реакция на «провокатора» сохранялась до 10—13 мая. К этому времени у зябликов были готовы гнезда, у некоторых шла от-

кладка яиц. В ходе опытов (18, 26 апреля, 7 мая 1975 г.; 16, 28 апреля, 4 мая 1976 г.) мы были свидетелями, когда на «опытную» особь одновременно нападали два-три соседних самца зяблика. Результаты наблюдений свидетельствуют о том, что совместное существование самцов зяблика приводит к изменению характера территориальных отношений. Это изменение проявляется в индивидуальном знакомстве соседей, общности кормовых территорий, совместной защите от чужих самцов своего вида. Эти отношения формируются в течение семи-восьми дней после начала заселения территории. К другим самцам агрессивность сохранялась более значительное время — почти до середины мая. Эта агрессивность могла быть адресована особям, прилетающим позднее, или появляющимся в данном месте случайно.

Опыты с подстановкой лесного конька к территориальным самцам показали, что их агрессивность по отношению к чужим особям своего вида сохраняется до конца мая. Этот срок совпадает с началом откладки яиц и насиживания. Конфликты между соседними самцами наблюдались довольно редко и происходили в основном в 10-дневный период после начала заселения территории, когда шло установление ее границ. По истечении этого срока взаимоотношения соседей были мирными, образовались общие кормовые территории, где вместе кормились две-три пары коньков. Из опытов видно, что конькам свойственна совместная защита территорий от чужих самцов. Так, 25 и 27 апреля 1975 г., 6 мая 1976 г. мы наблюдали, как на «опытную» особь нападал вначале один самец конька, через некоторое время к нему присоединился его сосед. Таким образом, территориальному поведению лесного конька присущи длительная (больше месяца) агрессивность к чужим самцам своего вида и лояльность к соседям.

Внутривидовые отношения и ограничение локальной плотности гнездования в предпочитаемых биотопах. Одна из функций территориального поведения — ограничение локальной плотности гнездования птиц в благоприятных биотопах (Hinde, 1956; Krebs, 1971). Действие этого механизма основано как на взаимной агрессивности самцов, так и на проявлении других (мирных) способов охраны территории, в результате чего часть особей вынуждена селиться в менее предпочитаемых биотопах.

Учитывая длительность сохранения агрессивности территориальных самцов зяблика по отношению к чужим особям своего вида, совместную защиту территории самцами-соседями, а также явно прослеживаемую тенденцию занимать в первую очередь более благоприятные биотопы, резкое увеличение плотности гнездования зяблика в сосняках в 1975 г. можно объяснить только действием территориального поведения, предотвратившего чрезмерную скученность гнездования зябликов в сосново-березовых, березовых и приручьевых лесах. Трудно сказать,

какая форма территориального поведения играла определяющую роль в предотвращении успешных попыток новых самцов занять территории в зонах высокой плотности, но, видимо, здесь имели значение агрессивность самцов-хозяев территорий к чужим самцам, аудиовизуальная сигнализация и совместная охрана территорий. Как уже отмечалось, размер индивидуальной территории зяблика имеет обратную зависимость от плотности гнездования. Естественно, что размер территории не может уменьшаться беспредельно. Это понятно хотя бы из того факта, что зяблик не гнездится колониально.

Возникает вопрос о существовании предела плотности, при котором территориальное поведение начинает действовать как механизм, препятствующий вселению на территорию новых особей. По нашим данным можно предполагать, что такой предел наступает тогда, когда плотность зяблика в благоприятных биотопах достигла 70—80 *пар/км*^{2}. При достижении такой плотности новые самцы вынуждены были занимать территории в сосняках. Следствием таких же причин явилось, по-видимому, резкое увеличение плотности гнездования лесного конька в сосняках в 1975—1976 гг. при возрастании общей численности этого вида в заповеднике. Приведенные выше данные о заселении в первую очередь березняков и сосново-березовых лесов, о длительности устойчивой агрессивности территориальных самцов к чужим особям своего вида и о совместной защите территорий дают основание для такого утверждения.

Заключение

Гнездовое население зяблика и лесного конька пространственно неоднородно и расчленено на отдельные группы из нескольких особей. Начало групповым поселениям закладывают самцы-основатели, прилетающие на данную территорию первыми. Они привлекают (видимо, прежде всего песней) других самцов, которые занимают гнездовые участки в непосредственном соседстве с первыми. В пределах групповых поселений проявляется тенденция к упорядоченному, равномерному распределению территорий гнездящихся пар.

Размеры токовых территорий у обоих видов имеют обратную зависимость от плотности гнездования. Уменьшение размеров токовой территории при повышении плотности, по-видимому, является способом избежать лишних конфликтов с «владельцами» соседних территорий. В сформировавшемся групповом поселении между его членами складываются специфические взаимоотношения: узнавание соседа и помощь в защите территории от чужих самцов своего вида, общность кормовых территорий. При мирном характере взаимоотношений с соседями сохраняется устойчивая агрессивность к чужим самцам, которая может быть адресована особям своего вида, но позднее прише-

тающим или появляющимся в данном месте по другим причинам, в результате чего часть особей вынуждена занимать для гнездования менее благоприятные биотопы. Такие черты поведения в определенной степени способствуют поддержанию структуры поселений рассматриваемых видов.

ЛИТЕРАТУРА

Бируля Н. Б. О структуре зооценотических группировок певчих птиц в сезон гнездования.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1971, т. 76, вып. 6, с. 5—21.

Благосклонов К. Н. Экспериментальный анализ гнездовых и кормовых территорий птиц.— В сб.: Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции, ч. 2. М.: Изд-во МГУ, 1974, с. 60—62.

Коробейников Ю. И. Численность и биомасса почвообитающих беспозвоночных в лесах Ильменского заповедника.— В сб.: Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974, с. 7—8.

Миронов Б. А. Гидрологические особенности лесов Ильменского заповедника.— В сб.: Вопросы развития лесного хозяйства на Урале, кн. 2. Труды Ин-та биол. УФАН СССР. Свердловск, 1961, вып. 25, с. 33—46.

Наумов Н. П. Пространственная структура вида млекопитающих.— Зоол. ж., 1971, т. 50, вып. 7, с. 965—980.

Наумов Н. П. Этологическая структура популяций наземных позвоночных.— В сб.: Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука, 1972, с. 37—39.

Олигер Т. И. О территориальном поведении зябликов.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1970, т. 75, вып. 1, с. 128—132.

Радаков Д. В., Баскин Л. М. Некоторые теоретические вопросы группового поведения позвоночных (на примере рыб и млекопитающих).— В сб.: Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука, 1972, с. 49—51.

Рыжановский В. Н. Некоторые особенности территориального поведения самцов краснозобого конька.— Там же, с. 141—142.

Рябицев В. К. Продуктивность и этологические механизмы регуляции плотности гнездования и численности птиц на Южном Ямале.— В сб.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1977, вып. 106, с. 104—133.

Шилов И. А. Соотношение пространственной и этологической структуры популяций позвоночных животных.— В сб.: Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука, 1972, с. 12—14.

Шилов И. А. Роль группового поведения в поддержании популяционного гомеостаза у позвоночных животных.— Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1973, № 5, с. 7—18.

Bergman G. Über das Revierbesetzen und die Balz das Buchfinken, *Fringilla coelebs*.— Acta Soc. Fauna Flora Fenn., 1969, N 4, p. 1—15.

Cody M. L., Cody Ch. B. J. Territory size, cluch size, and food in population of wrens.— Condor, 1972, vol. 74, N 4, p. 473—477.

Gibb J. Territory in the genus Parus.— Ibis, 1956, vol. 98, N 3, p. 420—429.

Glas P. Factors governing density in the chaffinch *(Fringilla coelebs)* in different types of wood.— Arch. neerl. zool., 1960, N 3, p. 466—472.

Hinde R. A. The biological significance of the territories of birds.— Ibis, 1956, vol. 98, N 3, p. 340—369.

Krebs J. B. Territory and breeding density in the Great tit *Parus major L.*— Ecology, 1971, vol. 52, N 1, p. 2—22.

Mansfeld K. Nahrungsangebot und Deckung gegen Raubzeug als

mitbestimmende Factoren der Siedlungsdichte der Vögel in Kiefernbeständen.— Angew. Ornithol., 1961, Bd 1, N 1, p. 15—18.

Marler P. Territory and individual distance in the chaffinch *Fringilla coelebs.*— Ibis, 1956, vol. 98, N 3, p. 496—501.

McNeil R. La territorialité: mécanisme de régulation de la densité de population chez certains passériformes du Québec.— Natur. canad., 1969, vol. 96, N 1, p. 1—35.

Odum E. P., Kuenzler E. J. Measurement of territory and home range size in birds.— Auk, 1955, vol. 72, N 2, p. 128—137.

Spencer K. G. The lapwing.— Birds, 1972, N 5, p. 121—124.

Wiens J. A. Interterritorial habitat variation in grasshopper and savannah sparrows.— Ecology, 1973, vol. 54, N 4, p. 877—884.

Zimmerman J. L. The territory and its density dependet effect in *Spiza americana.*— Auk, 1971, vol. 88, N 3, p. 591—612.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ 1980

В. К. РЯБИЦЕВ, М. Г. ГОЛОВАТИН, В. В. ЯКИМЕНКО

ТЕРРИТОРИАЛЬНОСТЬ ВОРОБЬИНЫХ В УСЛОВИЯХ ВЕСЕННЕГО ПОЛОВОДЬЯ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИЗЪЯТИЯ САМЦОВ

Территориальность, по мнению ряда исследователей,— один из механизмов, контролирующих численность популяций (Wynne-Edwards, 1959, 1964; Andrewartha, 1961). Были получены данные, свидетельствующие о том, что при достижении видом предела в заселении биотопа «лишние» самцы не могут отвоевать себе места и вынуждены либо заселять субоптимальные биотопы, либо не гнездиться совсем (Harris, 1970; Snow, 1970; Krebs, 1971). Этим самым был получен положительный ответ на вопрос о наличии «популяционного резерва» у отдельных видов птиц.

Ранее уже высказывались предположения, сделанные на основании косвенных данных, что территориальность в качестве ограничителя числа размножающихся особей выступает у птиц весьма редко, так как большинство видов существует в условиях недонаселенности местообитаний (Рябицев, 1977 а, б).

Предлагаемая статья — результат исследований, проведенных специально для выявления «популяционного резерва». Для этого были выбраны наиболее многочисленные птицы, населяющие пойменные леса Южного Ямала.

Весна 1978 г. отличалась очень высоким половодьем: было затоплено 90—95% пойменного леса (рис. 1). Наземногнездящиеся птицы были лишены возможности свободного выбора мест для устройства гнезд. Эта обстановка была очень удобной для выяснений функции территории как места гнездования у изучавшихся видов.

Материал и методика

Исследования проводили с мая по июль 1978 г. в среднем течении р. Хадытаяхи на юге п-ва Ямала. Пробный участок в пойме реки, площадью 14 *га* (рис. 1, *А*), примерно наполовину занят елово-березово-лиственничным лесом разной степени сомкнутости (0,1—0,7), 20% площади составляют ивняки и ольховники,

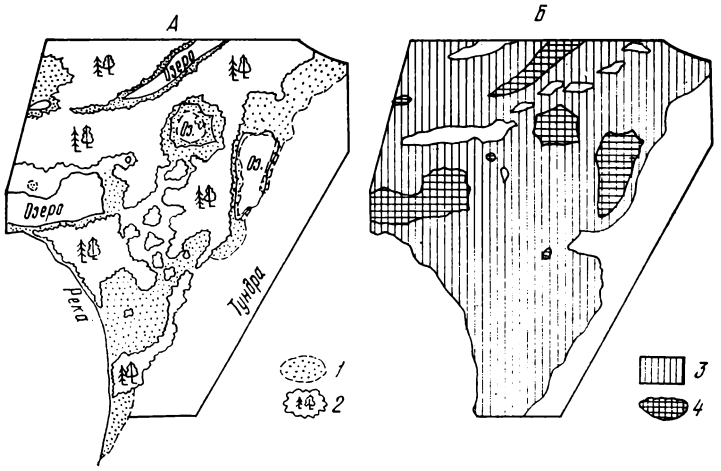


Рис. 1. Характеристика контрольного участка.
А — общий план участка (*1* — ивняки и ольховники; *2* — смешанный лес); *Б* — участок в период максимального половодья, 24 июня (*3* — площадь, затопленная талыми водами; *4* — постоянные водоемы).

15% — пойменные озера. Остальная часть участка представляет собой примыкающую к пойме мохово-лишайниковую тундру с зарослями ерников и багульника.

Объектами исследования были варакушка (*Luscinia svecica*), три вида пеночек — весничка (*Phylloscopus trochilus*), таловка (*Ph. borealis*) и теньковка (*Ph. collybitus*), камышевка-барсучок (*Acrocephalus schoenobaenus*), овсянка-крошка (*Emberiza pusilla*) и юрок (*Fringilla montifringilla*).

Пробный участок до прилета птиц разбили на квадраты со стороной 100 *м* и закартировали. На участке развешали бирки с номерами, каждый квадрат имел свою цветовую комбинацию бирок (от 1 до 100). Таким образом, любая точка на участке могла быть привязана к карте-схеме с точностью до 5 *м*.

Проводили регулярный отлов птиц паутинными сетями и их индивидуальное мечение цветными кольцами. На участке пометили почти всех самцов и большинство самок изучавшихся видов.

Картировали токовые (демонстрируемые) территории самцов по пунктам их пения, причем картирование проводилось почти непрерывно, начиная с заселения территорий первыми прилетевшими самцами. Точки, наносившиеся на план в течение нескольких дней, давали очертания территорий самцов в этот период. В тех случаях, когда границы территорий были очень изменчивы (например, с прилета), или точное картирование было невозможно из-за трудности передвижения наблюдателя по участку (в половодье), территории на картах-схемах

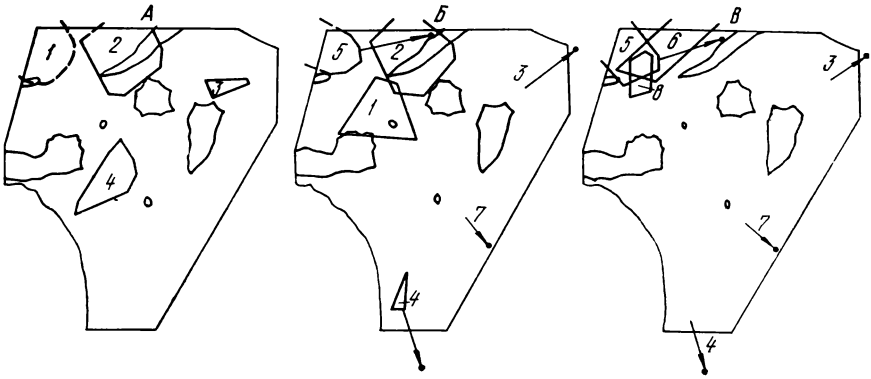


Рис. 2. Токовые территории варакушек: *А* — 17—21 июня; *Б* — 22—24 июня; *В* — 25—26 июня.

Стрелками с *точками* обозначены местонахождения гнезд, *цифрами* — индивидуальные номера самцов — «хозяев» территорий и гнезд.

вычерчивались приблизительно, прерывистой линией. Индивидуальные участки определялись по точкам встреч и отловов меченых птиц.

Для обнаружения популяционного резерва в период откладки яиц или насиживания проводилось изъятие (отстрел или отлов) самцов — по одному экземпляру каждого вида. После удаления самцов за их территорией («вакуум-территория») и территориями самцов-соседей устанавливалось тщательное наблюдение. В случае заселения освободившихся территорий изъятия проводили повторно.

Результаты исследований и их обсуждение

Варакушка. Расположение токовых территорий самцов постоянно менялось (рис. 2). Видимо, из-за затопления одни самцы покидали свои первоначальные территории, другие, новые,— появлялись. Токовые территории всегда включали хотя бы небольшие незатопленные участки.

Период токования у варакушек очень короткий (Schmidt, 1970). Одни самцы прекратили петь уже в начале устройства гнезд, другие — во время откладки яиц. К середине третьей декады июня на участке пели только три самца (см. рис. 2, *В*). Два из них (№ 6 и 8) ранее здесь не отмечались. Территории всех трех самцов перекрывались.

Было найдено четыре гнезда варакушек, причем все они располагались за пределами территорий самцов. Пение одного из самцов-хозяев гнезд (№ 7) на участке ни разу не отмечалось.

В течение всей весны некоторые незатопленные участки пой-

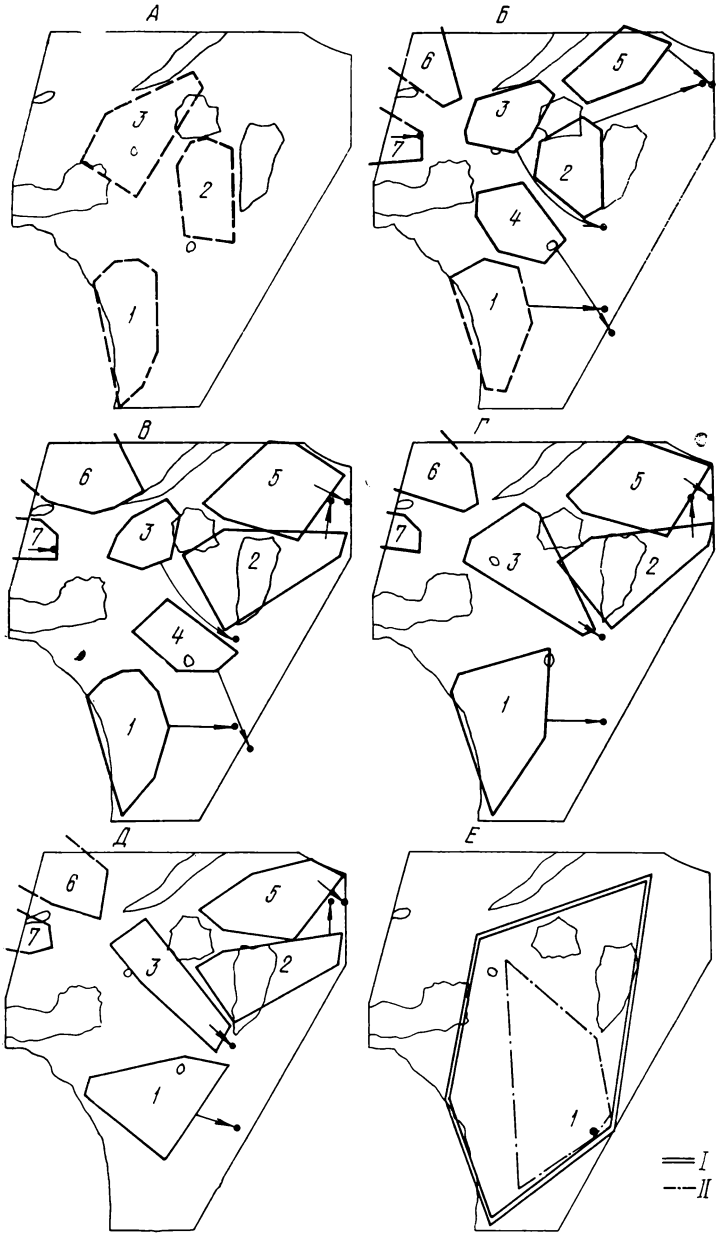


Рис. 3. Токовые территории пеночек-весничек: *А* — 16 июня; *Б* — 20—25 июня; *В* — 2—5 июля; *Г* — 7—10 июля; *Д* — 16—20 июля.

Стрелки с *точками* и *цифры* на токовых территориях — то же, что и на рис. 2. *Е* — индивидуальные участки пары № 1. *I* — индивидуальный участок самца; *II* — индивидуальный участок самки.

мы, представляющие собой характерные местообитания варакушек (берега озера с ивняками и отдельными деревьями, граница леса и тундры) не были заняты ими. Изъятие 1 июля самца № 2 (уже в то время, когда варакушки практически прекратили петь) не привело к появлению на участке нового поющего самца.

В начале июля, когда «лесные» варакушки уже почти не пели, в окрестной тундре с ивняками и отдельными деревьями отмечались активно поющие самцы, по-видимому, не успевшие сформировать пару и вытесненные из поймы половодьем.

Изменения в территориальной структуре варакушек, вызванные наводнением, не позволяют нам сделать однозначный вывод относительно популяционного резерва, хотя большинство фактов свидетельствует о его отсутствии.

Пеночка-весничка. Прилет и распределение птиц по территориям происходили до конца второй декады июня (рис. 3). В это время в лесу был сплошной снежный покров, который к концу декады постепенно сменялся поднимавшимися талыми водами. Установившаяся к 20 июня (устройство гнезд) территориальная обстановка (см. рис. 3, *Б*) не изменилась в течение всего периода максимального уровня талых вод, несмотря на то, что некоторые территории были затоплены полностью.

Из шести известных гнезд лишь одно находилось в пределах территории самца (№ 7), в остальных случаях самки выбрали для устройства гнезд примыкающие к пойме ерники. Это наблюдалось даже в том случае, когда территория самца (№ 3) была отделена от тундрового участка территориями двух других самцов.

К началу июля территории двух самцов (№ 2 и 5) увеличились (см. рис. 3, *В*). Самец № 2, чье гнездо подходило вплотную к территории самца № 5, находился у своего гнезда на правах «подчиненного». Здесь до середины июля наблюдались стычки этих самцов, которые обычно возникали при попытке самца № 2 петь у своего гнезда. 5 июля самец № 4 был отстрелян (его гнездо 4 июля было разорено, видимо, горностаем). Новых самцов на освободившейся территории не наблюдалось. Через два дня на части этой территории стал петь самец № 3 (см. рис. 3, *Г*), который теперь имел доступ к своему гнезду. Часть «вакуум-территории» занял позднее самец № 1 (см. рис. 3, *Д*). В начале июля в сети попадались только меченые самцы, территории которых находились на участке и в его окрестностях. Это обстоятельство (как и отсутствие попыток вселения новых самцов на «вакуум-территорию») свидетельствует о том, что у весничек в данном районе не было избытка численности.

Индивидуальные участки весничек (см. рис. 3, *Е*) были в несколько раз больше токовых территорий и сильно перекрывались.

Пеночка-таловка. Распределение таловок по территориям совпало с разгаром весеннего половодья. На участке обосновалось два самца. Один из них пел почти полностью в пределах участка, территория другого заходила на участок лишь частично. В пределах территорий этих самцов были отдельные незатопленные островки. Третий самец пел первоначально за участком, там, где островков не было. Позднее его территория заходила и на участок, гнездо было найдено в ольховнике, освободившемся от вешних вод.

Экспериментального изъятия таловок не проводилось, так как недонаселенность этим видом пойменного леса была очевидной: 80% площади участка таловками не были заняты. Ранее на Ямале были получены данные о взаимоисключении токовых территорий веснички и таловки (Рябицев, 1977 в). Но специальные исследования, проведенные позднее, свидетельствовали о том, что такое взаимоисключение проявляется уже после гнездостроения и не может повлиять на распределение каждого из этих видов по местообитаниям (Рябицев и др., 1978). Поэтому заселенность весничками пробного участка также не могла помешать таловкам загнездиться в большем количестве. И тот факт, что изъятие самца веснички не привело к появлению на его месте нового самца таловки, лишь подтверждает данный вывод.

Пеночка-теньковка. Прилет и заселение территорий происходили в то же время, что и у весничек. Первоначально на участке пело два самца, но позднее (еще до половодья) остался один, который пел на почти неизменной территории в течение всего лета. Гнездо было найдено здесь же, на незатопленном островке. Теньковки часто устраивают гнезда на кустах и деревьях, потому половодье не могло помешать самкам загнездиться на территориях самцов.

Камышовка-барсучок. Распределение по территориям и гнездостроение происходили уже после спада воды, наводнение не могло отразиться ни на территориальной структуре вида, ни на местах расположения гнезд. Взаимного перекрывания территорий самцов не было на протяжении всего периода наблюдений. После изъятия самца (5 июля) появления на «вакуум-территории» нового самца не последовало. Здесь спустя сутки и позднее изредка пел соседний самец. Конфликтов на освобожденной территории не отмечалось.

Овсянка-крошка. Первые птицы появились 5 июня. В тот же день отмечены и редкие песни. Территориальные драки и погони наблюдались с 7 июня, но наиболее часто — 12—20 июня. В этот период (рис. 4) границы территорий иногда нарушались (поющий самец залетал на территорию соседа), что приводило к погоням и демонстрациям. Неоднократно отмечалось участие в конфликтах самок (чаще — самка с самкой, реже — самка с самцом). К 22 июня на участке пело 11 самцов. Их территории,

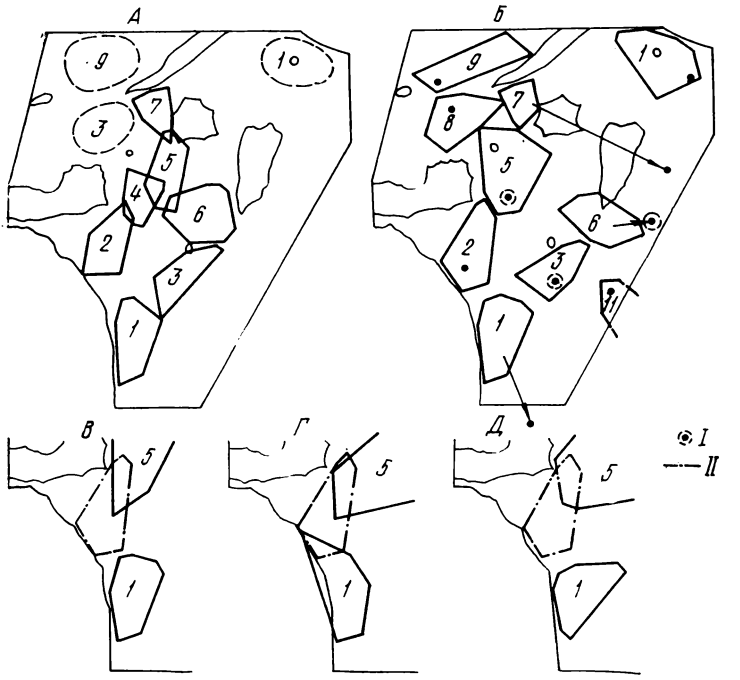


Рис. 4. Токовые территории овсянок-крошек: *А* — 12—20 июня; *Б* — 22—29 июня.

Стрелки с *точками* и *цифры* на токовых территориях — то же, что и на рис. 2. *В* — *Г* — *Д* — изменения токовых территорий самцов № 1 и 5 после изъятия самца № 2. *I* — предположительные местонахождения гнезд; *II* — «вакуум-территория».

закартированные с 22 до 29 июня, были изолированными, расположение нескольких изменилось (см. рис. 4, *Б*).

Самки строили гнезда на сухих островках, одно гнездо на участке было устроено на елке, на высоте 1,5 *м*. Вне территорий самцов, в ерниковой тундре, было построено четыре гнезда (№ 1, 6, 7, 10). Два самца (№ 6, 10) расширили территории до гнезд, один самец (№ 7) в окрестностях гнезда не пел. Появился новый самец (№ 11), который стал петь в тундре уже после начала строительства гнезда. Видимо, эта пара переселилась в тундру из глубины пойменного леса. Исчез самец № 4, его территорию разделили между собой соседи (№ 2 и 5). В период максимального половодья поющие самцы появились и в других участках припойменной тундры, за пределами исследуемого участка. Драк в этот период наблюдалось мало, чаще конфликты исчерпывались демонстрациями угрозы (поднятое раскрытое крыло).

После изъятия самца № 2 (29 июня) его соседи продолжали

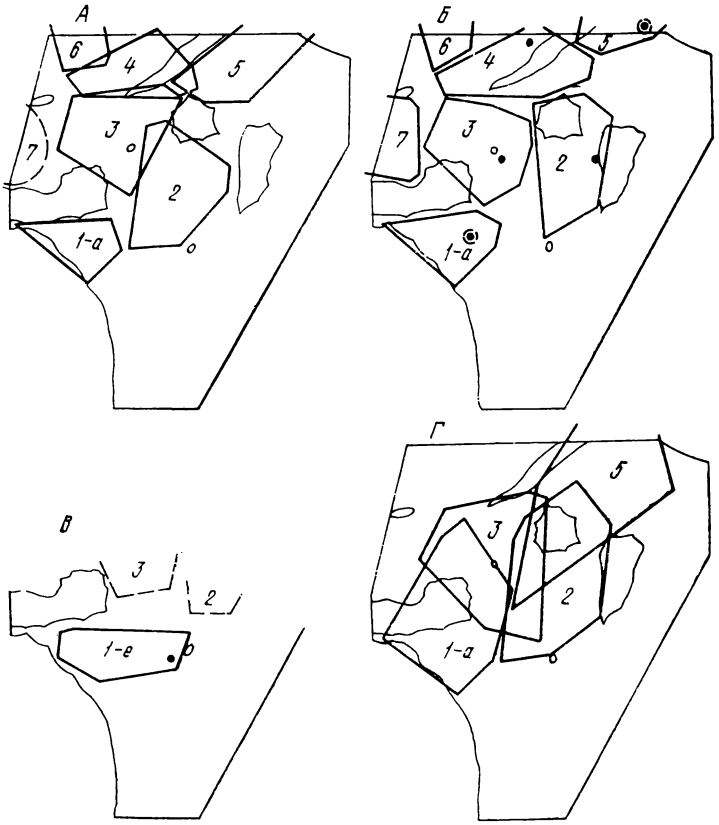


Рис. 5. Токовые территории самцов юрков:
А — 19—22 июня, *Б* — 24—29 июня, *В* — 3 июля; *Г* — индивидуальные участки самцов.
Значения точек и цифр на токовых территориях те же, что и на рис. 2.

петь на своих территориях. Лишь однажды самец № 1 пел в 20 *м* от гнезда, но был изгнан самкой. Самка продолжала насиживать кладку из трех яиц. Вскоре у нее началось смещенное гнездостроение, кладка (по-прежнему из трех яиц) была закрыта слоем травы. После этого самка бесследно исчезла. 30 июня на части «вакуум-территории» пел самец № 5 (см. рис. 4, *В*), а 1 июля уже около половины «вакуум-территории» было разделено между соседями (№ 1 и 5, см. рис. 4, *Г*). Попыток вселения новых, неокольцованных, самцов на освобожденную территорию не было: ни самих вторженцев, ни каких-либо драк или демонстраций (следовало бы ожидать защиты территории самцами № 1 и 5) не отмечалось. Позднее, когда у овсянок-крошек уже вылуплялись птенцы, на «вакуум-территории»

пел только самец № 5; самец № 1 пел опять на своей первоначальной территории (см. рис. 4, *Д*).

Таким образом, популяционного резерва в исследуемом районе у крошек не было. Припойменная тундра занималась птицами, вытесненными из леса половодьем. Однако таких переселенцев было немного, так как овсянки-крошки хотя и неохотно, но могут строить гнезда на деревьях.

Юрок. Первые стаи юрков были отмечены 28 мая. С 7 по 19 июня на участке пело всего три самца. 20 июня их число возросло до пяти, но больше не увеличивалось. В первые дни несколько менялись очертания токовых территорий из-за того, что отдельные участки леса отвоевывались одним самцом у другого. Часто отмечались нарушения границ (рис. 5). К 24—29 июня (устройство гнезд, откладка яиц) границы территорий стали более устойчивыми, взаимного наложения их уже не было (см. рис. 5, *Б*). Наводнение не повлияло на ход устройства гнезд юрков, все гнезда были в пределах территорий «хозяев».

Самец № 1-а был отстрелян 29 июня. Через час на его территории пел новый самец (№ 1-б). В это же время пела меченая самка № 1-а, которая имела гнездо на «вакуум-территории»: она издавала короткий крик «вжи» (птицы часто так реагируют на беспокойство). «Пение» самки прерывалось драками с другой, немеченой, самкой (№ 1-б). Самец № 1-б в этих драках также принимал участие, проявляя агрессивность к самке № 1-а. Последней удавалось в течение двух часов отстаивать около 0,4 *га* леса, где находилось ее еще не достроенное гнездо. Новые самец (№ 1-б) и самка (№ 1-б) держались и пели на оставшейся территории прежнего «хозяина». Когда самец № 1-б был изъят (29 июня), самка № 1-б исчезла, видимо, была изгнана самкой № 1-а. После этого наблюдения были прерваны до утра 30 июня, когда здесь пел уже новый неокольцованный самец (№ 1-в), но неактивно, в основном отвечая на пение ближайшего самца (№ 2). Меченая самка № 1-а держалась в окрестностях гнезда вместе с самцом № 1-в.

Самка № 1-а и самец № 1-в 1 июля были отстреляны. Появившийся вскоре новый самец № 1-г пел вначале в нижних ярусах леса. Затем он постепенно занял всю «вакуум-территорию» и стал петь в верхних частях крон. Новая самка № 1-в появилась одновременно с самцом № 1-г, она столь же активно пела, но на небольшой площади, около 0,2 *га*, внутри территории самца, в средней и нижней частях крон и в подлеске. Через 15 *мин* после изъятия этой пары (самца № 1-г и самки № 1-в) 5 июля появилось сразу два самца, но вскоре один из них был изгнан другим (№ 1-д), который и завладел всей территорией. Новая самка (№ 1-г) появилась одна, как и прежние, с «пением». В тот же день, когда самец № 1-д и самка № 1-г снова были изъяты, замена их новой парой (самцом № 1-е и самкой № 1-д) произошла уже через 5 *мин*.

На этом опыты по изъятию были прекращены. К 9 июля самец № 1-е пел активнее других самцов на участке, занимая территорию несколько большую, чем занимали все предыдущие «хозяева». Увеличение территории было вызвано тем, что самка начала строить гнездо за пределами первоначальной территории самца. Участок леса с гнездом, не занятый до этого другими самцами, был включен самцом № 1-е в свою территорию (см. рис. 5, *Г*).

Отмеченное в ходе эксперимента поведение этих птиц позволяет с большой долей уверенности предполагать, что формирование пар у юрков может происходить и без наличия территории. Несомненно также, что самки юрков имеют территорию, которую они демонстрируют и охраняют от самок (а возможно, и от «чужих» самцов) своего вида.

Кочующие по пойменному лесу юрки (одиночные птицы и стайки из самцов и самок) наблюдались до середины июля. Все постоянные обитатели пробного участка были помечены, кольцевались и все пойманные до начала июля птицы. Но все юрки, добытые на «вакуум-территории», были без колец. Видимо, птицы, не нашедшие себе места при распределении территорий, не привязаны к определенному участку леса.

При очевидном дефиците места оставался не занятым юрками редкий лиственничник с елями (около 0,5 *га*) и примыкающий к нему густой ивняк (0,6 *га*). Устоявшиеся территории самцов имели площадь от 0,9 до 1,9 *га*. Индивидуальные участки соседей сильно перекрывались (см. рис. 5, *В*), что уже отмечалось ранее (Bergmann, 1952).

Заключение

У изучавшихся видов птиц демонстрируемая территория являлась и защищаемой территорией «defended area», или территорией «territory» в классическом понимании (Howard, 1920; Nice, 1941; Hinde, 1956). Индивидуальные участки «home ranges» (иначе говоря, используемые территории «utilized areas») были гораздо больше защищаемых территорий. При отсутствии подходящего места для устройства гнезд внутри территорий самцов, самки строили гнезда за пределами этих территорий, что привело к изменению территориальной структуры поселений некоторых видов. Однако существенные изменения в пространственном распределении птиц происходили только у одного вида — варакушки.

Очевидно, что защита территории не является прямой защитой потенциальной кормовой базы и места для гнезда: ни участок кормления, ни гнездо в большинстве случаев не ограничены территорией. Следует признать наиболее верным мнение тех исследователей (Наумов, 1972; Шилов, 1972; Hinde, 1956; McNeil, 1969), которые, признавая полифункциональность тер-

риториальности, главной ее функцией считают регуляцию плотности видовых поселений.

В качестве механизма, обеспечивающего исключение «лишних» особей, территориальность (в исследуемом районе в 1978 г.) выступала только у одного вида — юрка. Численность других видов, населяющих пойменный лес, была ниже допустимых пределов, и поэтому надобности в территориальности как ограничителе числа размножающихся птиц не было.

Специфика токовой активности варакушки и совмещение территорий отдельных самцов (Schmidt, 1970), приводящее к их локальному переуплотнению, вызывают сомнения в том, что у этого вида территориальность может служить механизмом, препятствующим части особей популяции загнездиться. Для выяснения этого вопроса необходимы более глубокие исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Наумов Н. П. Этологическая структура популяций наземных позвоночных.— В сб.: Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука, 1972, с. 37—39.

Рябицев В. К. Продуктивность и этологические механизмы регуляции плотности гнездования и численности птиц на Южном Ямале.— В сб.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1977а, с. 104—133.

Рябицев В. К. Оценка территориального поведения птиц как фактора, ограничивающего численность популяций.— Материалы VII Всесоюзной орнитологической конференции, ч. 2. Киев: Наукова думка, 1977б, с. 36—37.

Рябицев В. К. Результаты исследования межвидовых территориальных отношений птиц на Южном Ямале.— Зоол. ж., 1977в, т. 56, № 2, с. 232—242.

Рябицев В. К., Шутов С. В., Пасхальный С. П. О популяционном резерве и взаимном влиянии на распределение по биотопам пеночки-веснички и пеночки-таловки.—Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978, с. 24.

Шилов И. А. Соотношение пространственной и этологической структуры популяций позвоночных животных.— В сб.: Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. М.: Наука, 1972, с. 12—14.

Andrewartha H. G. Introduction to the study of animal populations. London, Methuen Co. and Ltd., 1961, 281 p.

Bergmann G. Revier und Verhalten eines ungepaarten Bergfinkenmännchens (*Fringilla montifringilla* L.).— Ornis Fennica, 1952, N 29, p. 105—107.

Harris M. P. Territory limiting the size of the breeding population of the oystercatcher *(Haematopus ostralegus)* — a removal experiment.— J. Anim. Ecol., 1970, vol. 39, N 3, p. 707—713.

Hinde R. A. The biological significance of the territories of birds.— Ibis, 1956, vol. 98, N 3, p. 340—369.

Howard H. E. Territory in bird life. London, 1920, 239 p.

Krebs J. R. Territory and breeding density in the great tit, *Parus major L.*— Ecology, 1971, vol. 52, N 1, p. 2—22.

McNeil R. La territorialité: mécanisme de régulation de la population chez certains passériformes du Québec.— Natur. canad., 1969, vol. 96, N1, p. 1—35.

Nice M. M. The role of territory in bird life.— Amer. Midl. Nat., 1941, vol. 26, p. 441—487.

Schmidt E. Das Blaukehlchen.— A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt, 1970, p. 1—72.

Snow B. K. A field study of the bearded bellbird in Trinidad.— Ibis, 1970, vol. 112, N3, p. 299—329.

Wynne-Edwards V. C. The control of population-density through socialbehaviour: a hypothesis.— Ibis, 1959, vol. 101, N3—4, p. 436—441.

Wynne-Edwards V. C. Population control in animal.— Sci. Amer., 1964, vol. 211, N2, p. 68—74.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ · 1980

Ю. Л. ВИГОРОВ

О ВИДОВЫХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ РАЗЛИЧИЯХ ОРИЕНТИРОВОЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ПОВЕДЕНИЯ СЕРИИ ФОРМ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ

Уровень и способ деятельности отдельных животных определяют активность и устройство всей популяции. Поэтому своим поведением животные влияют на обмен веществ и на все соотношение сил в биоценозе, содействуют устойчивости и совершенствованию вида (Шмальгаузен, 1968, 1972; Майр, 1974). Действенность поведения и роль, «профессию» (Одум, 1975) животных в экосистеме в значительной мере определяют мотивации. Эти физиологические состояния нервной системы активируют животное и побуждают его к целенаправленной деятельности. Животные «не отважились бы занять свою экологическую нишу и не выжили бы там при менее эффективной мотивационной оснащенности» (Милнер, 1973, с. 369).

Роль мотиваций и определяемых ими динамических характеристик поведения в качестве основ адаптации животных к крайним климатическим условиям изучена недостаточно. Известно, что приспособленные к Северу животные отличаются интенсивностью и сроками размножения, размерами тела и органов, скоростью роста молодняка, скоростью развития терморегуляционной и половой систем. У них также изменены способы теплопродукции, интенсивность метаболизма и терморегуляции, характер сезонных перестроек эндокринной системы (Копеин, 1958; Слоним, 1961; Шварц, 1963; Хаскин, 1975). Однако мало известно о том, какие мотивационные сдвиги и механизмы поведения заменили собой или сделали ненужными напряжение и перестройку других вегетативных функций, а обмен веществ, размножение и терморегуляцию — совершеннее.

Северные животные склонны к миграциям, сезонным перекочевкам и, судя по размерам сердца, способны резко повышать двигательную активность (Шварц, 1963; Kalela, 1961; Frank, 1962). Благодаря миграциям обеспечивается питание и терморегуляция животных, регулируется степень аутбридинга и генетической разнородности популяции (Шварц, 1969; Майр, 1974), а остающаяся часть популяции (например, беременные самки

у норвежских леммингов) получает возможность избежать перенаселения и голода (Curry-Lindahl, 1962). Поэтому важно изучить поведенческие механизмы, вызывающие миграции, а у вредных или доминантных видов исследовать взаимодействие между конкурирующими мотивациями и формами поведения — миграциями, кормовых, территориальным поведением и другими его формами. Поскольку у северных животных эти формы поведения сближены во времени года, изучать их взаимодействие удобнее.

Повышенная двигательная активность млекопитающих определяет характер их роста и развития, придает им черты эврибионтности, делая возможным приспособление к различным условиям существования (Аршавский, 1975). Некоторые особенности поведения грызунов, обитающих в крайних климатических условиях, указывают и на другую возможную причину их приспособленности к таким условиям. Активность грызунов в горах и северной тайге увеличена, разнообразна и изменчива, а пищевая специализация у горных грызунов нередко ослаблена (Дунаева, 1948; Большаков, 1972; Эркинаро, 1974; Ивантер, 1975). Можно думать, что в основе этих особенностей поведения кроется увеличенная интенсивность и разнообразие мотиваций, большая изменяемость последних во времени. Проверить это предположение можно, сравнив процессы мотивации у широкой серии видов диких грызунов, причем сначала в выровненных условиях.

Большинство мотивационных возбуждений животного сопровождается ориентировочно-исследовательской реакцией. Эта форма поведения очень важна в жизни грызунов — при выходе из норы, на кормовом участке, во время встреч с новыми раздражителями, при расселении и выборе биотопов. Она играет интегрирующую роль в приспособительных реакциях (Судаков, 1971), предшествует обучению и даже считается основой всего поведения (см. Шовен, 1972, с. 261). «В широком смысле ориентировочное, поисковое поведение является начальной фазой любого инстинктивного действия, ...служит поиску и обнаружению ключевых раздражителей и направляет на них деятельность животного» (Фабри, 1976, с. 142). У северных и горных грызунов ориентировочно-исследовательское поведение и ход ведущих его мотиваций могут оказаться особенно своеобразными потому, что для этих животных важно умение выбирать и использовать микроклиматические и микрорельефные условия. Различия двух видов рыжих и серых полевок по скорости смены мотивов при ориентировочно-исследовательской реакции показаны Фентрессом (Fentress, 1968).

При изучении ориентировочно-исследовательского поведения грызунов мы используем широко распространенный тест «открытого поля» (Холл, 1960; Бродхэрст, 1975), усложнив его детальным анализом структуры активности зверьков в течение опыта

(Вигоров, 1976, 1979; Вигоров и др., 1977). Сравнение структуры поведения серий видов грызунов путем применения этого метода необходимо для поведенческой систематики и поведенческой экологии. Систематика грызунов разработана хуже, чем любого другого отряда млекопитающих (Громов, Поляков, 1977). Устойчивость животных к стрессирующим условиям, выявляемая при помощи теста «открытого поля», до некоторой степени соответствует их устойчивости к естественным стрессорам — плотности популяции, природным невзгодам, встречам с «новизной» при расселении — и может иметь немалое эволюционное значение (Бородин и др., 1976). При изучении адаптаций грызунов к условиям обитания важны широкие сравнения серий северных грызунов и родственных им форм умеренной полосы, горных и равнинных форм, а также более подробное изучение тех видов (серые полевки), которые наносят большой вред человеку. Такие сравнения возможны лишь при использовании достаточно быстрых информативных методов.

Прежде мы описали особенности поведения пяти видов полевок (семи форм) и трех видов мышовок, испытанных по единой методике (Вигоров, 1976; Вигоров и др., 1977; Вигоров, Цветкова, 1978). Изучив разрешающую способность метода и зависимость поведенческих показателей от условий проведения опытов (Вигоров, 1979), мы получили возможность включить в сравнительный анализ серию новых форм грызунов: норвежских и копытных леммингов, несколько видов серых и рыжих полевок и мышовок и благодаря этому оценить видовые, родовые и экологические различия в поведении этих грызунов.

Материал и методика

Испытывали преимущественно трехмесячных полевок, разводимых в виварии Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Содержали их в клетках площадью 616 *см*^{2} каждая по одной-четыре особи, в леммингов поодиночке в снабженных беличьими колесами клетках площадью 800 *см*^{2} или парами в таких же, но сдвоенных клетках. Мышовок содержали в таких же клетках, как и леммингов, или в вольерах.

Изучено поведение 180 копытных леммингов *Dicrostonyx torquatus chionopaes* (четвертое поколение; основатели доставлены в 1973 г. из района бухты Тикси) и 10 норвежских леммингов (первое поколение; основатели доставлены летом 1977 г. из Лапландского государственного заповедника). Для сравнения были взяты восемь самцов обыкновенных полевок (лабораторная колония, второе — третье поколение) и 20 красно-серых полевок, отловленных нами в августе — сентябре 1978 г. на горе Кукшик Башкирской АССР. Поведение четырех снежных полевок *Microtus nivalis*, отловленных в Баксанском ущелье (Приэльбрусье), было вскоре после отлова изучено на биостанции Кабардино-

Балкарского университета в сентябре 1977 г. Поведение 27 памирских полевок изучали дополнительно в августе — сентябре 1975 г. и в феврале 1977 г. Лесные и степные мышовки были отловлены в Оренбургской области, а тянь-шанские — в окрестностях оз. Иссык-Куль (Терской Алатау, высота 2250 *м* над ур. м.) и предоставлены для опытов А. А. Цветковой. Мышовок испытали в конце августа 1977 г. через два месяца после отлова, а также в июне 1978 г. Норвежских леммингов испытывали в феврале, обыкновенных полевок — в июне, а красно-серых — в октябре 1978 г., копытных леммингов — с августа 1975 г. до мая 1976 г. В основном сравнивали взрослых, преимущественно трехмесячных, грызунов.

Условия и способ проведения теста «открытого поля» описаны нами раньше (Вигоров и др., 1977; Вигоров, 1979). Снежных полевок испытывали ночью при существенно меньшей освещенности площадки «открытого поля» электрической лампой. По магнитофонным записям опытов (шесть минут) определяли «мгновенные» скорости движения грызунов и выражали их числом 20-сантиметровых квадратов, пересеченных за пять секунд. Совмещая во времени записи для разных особей, получали усредненные характеристики активности грызунов в течение опыта. Эти графики выравнивали методом трехчленной скользящей средней. В одинаковое время года они были достаточно хорошо воспроизводимы для любых случайно отобранных десяти взрослых грызунов одного вида и пола.

Кроме этих распределений горизонтальной активности, на протяжении опыта отмечали и другие действия зверьков — вставания на задние лапки, прыжки, крутые повороты, экскреторные и умывательные реакции и др. Достоверность видовых различий полевок по длине пути, пройденного за отрезок или за все время опыта, или по числу совершенных за это же время вставаний и прыжков (вертикальная активность) оценивали в одинаковые сезоны года при помощи t-критерия. При взвешивании зверька перед опытом и отлавливании его из клетки или с площадки «открытого поля» после опыта по пятибалльной шкале отмечали выраженность защитного поведения: писк, укус или оборонительную позу, приближение к руке или убегание.

Суточную активность узкочерепных и больших узкочерепных полевок (восьмое — двенадцатое поколение; основатели отловлены в 1971 г. в Курганской обл. и на п-ве Ямале) регистрировали в августе 1974 г. при помощи контактных устройств на осях беличьих колес-моционников и электромеханических счетчиков. Ее выражали числом оборотов колеса в час.

Результаты опытов

Горизонтальная активность. Помещенные на ярко освещенную площадку грызуны разного вида, подвида и пола проходи-

ли за одинаковое время разное расстояние. Длина пройденного пути определялась как скоростью движения, так и разным соотношением фаз процесса, в частности, разным временем от начала опыта до начала движения зверька. Поэтому сравнивали длину пути, пройденного зверьками в первые две и за все шесть минут опыта (см. таблицу).

Наибольшие различия в горизонтальной активности наблюдались между памирскими полевками и остальными формами: памирские полевки были активнее. Величина и достоверность этих различий зависела от сезона опытов. Например, осенью активность памирских полевок была втрое больше, чем копытных леммингов, а весной различия были несущественными.

Среди серых полевок, изученных в процессе данного исследования и раньше (Вигоров, 1976; Вигоров и др., 1977), памирские полевки тоже выделялись наибольшей горизонтальной активностью. Например, по длине пути за 2 *мин* весной самцы памирских полевок были в 1,43 раза активнее обыкновенных полевок ($p=0{,}05$) и в 1,66 раза — больших узкочерепных полевок ($p=0{,}001$). По длине пути за 6 *мин* самцы памирских полевок (осень) в 3,1 раза превосходили снежных и в 1,8—2,4 раза (весной и осенью соответственно) — обыкновенных полевок ($p=0{,}001$).

Горизонтальная активность (за 2 *мин*) узкочерепных полевок обоих подвидов значительно превосходила активность красно-серых полевок. В сентябре, октябре и в среднем с сентября по декабрь длина пути, пройденного самцами *M. g. gregalis*, была в 3,4—5,1 раза больше длины пути, пройденного самцами красно-серых ($p=0{,}02$ и 0,01—0,05). При сравнении самок активность различалась в 6,4—7,1 раза ($p=0{,}001$). Столь же достоверны, но менее сильны были различия между красно-серыми полевками и большими узкочерепными: в 3,9 раза у самцов и в 4,5—4,8 раза у самок.

Горизонтальная активность копытных леммингов при сравнении самцов была больше, чем активность больших узкочерепных полевок, а при сравнении самок — меньше, чем у номинального подвида узкочерепных полевок. В свою очередь копытные лемминги были значительно более активны, чем норвежские. При сравнении в феврале — апреле горизонтальная активность за 2 *мин* различалась у самцов этих видов в 6,5—10,2 раза, у самок — в 2,8—3,2 раза. Норвежские лемминги были в 5 раз менее активны, чем красные полевки (самцы), в 2,8 (самки) и 5,6 раза (самцы) менее активны, чем *M. g. gregalis* ($p=0{,}01$).

Видовые различия мышовок выявились преимущественно в шестиминутных опытах. По длине пути, пройденного за 2 и 6 *мин*, и по вертикальной активности за 6 *мин* самцы лесных мышовок в 6; 5,2 и 5,8 раза отличались ($p=0{,}05$) от более активных степных мышовок и соответственно в 6,4; 8 и 11,1 раза —

Горизонтальная и вертикальная активность грызунов в тесте «открытого поля»

Вид	Сезон	Пол	Число пересеченных квадратов				Число вставаний и прыжков			
			за 2 *мин*		за 6 *мин*		за 2 *мин*		за 6 *мин*	
			M	σ	*M*	σ	*M*	σ	*M*	σ
			Полевки							
Памирская	Весна	♂	108,8	39,2	400,7	102,6	7,3	4,6	30,1	15,8
		♀	89,6	50,0	350,1	118,6	8,4	9,0	21,7	16,4
	Осень	♂	117,1	56,7	521,7	174,5	7,5	5,0	26,6	13,0
		♀	79,2	56,4	399,0	161,8	3,6	3,9	16,5	10,2
Снежная	Осень	♂+♀	106,7	27,9	169,2	94,3	17,2	13,1	45,5	29,8
Обыкновенная	Лето	♂	75,9	39,8	221,1	107,1	8,1	7,8	34,4	19,9
Арчевая	Весна	♂	23,5	14,5	131,9	104,0	2,9	2,5	7,9	5,9
		♀	52,5	62,3	205,6	212,8	1,0	0,8	5,0	5,0
Узкочерепная	Осень — зима	♂	52,8	39,7	—		3,5	4,4	—	
		♀	59,6	32,4	—		3,6	4,1	—	
	Сентябрь	♂	62,2	40,6	—		—		—	
		♀	60,8	31,7	—		—		—	
	Октябрь	♂	39,2	20,0	—		—		—	
		♀	51,0	58,5	—		—		—	
Большая узкочерепная	Осень — зима	♂	45,6	22,8	—		5,5	3,8	—	
		♀	44,6	23,8	—		3,9	2,5	—	
	Сентябрь	♂	46,2	23,3	—		—		—	
		♀	41,8	24,6	—		—		—	
Рыжая	Весна	♂	17,1	14,6	145,8	85,3	1,2	2,2	9,5	8,7
		♀	47,0	50,8	260,0	216,8	1,9	1,5	9,1	5,6
Красная	Весна	♂	47,3	46,7	158,7	143,3	1,9	2,4	10,0	9,97
		♀	42,4	33,5	178,7	109,2	2,9	1,5	13,7	8,4

Красно-серая	Осень	♂	11,6	17,2	55,9	61,4	1,1	2,1	8,6	11,6
		♀	9,2	14,9	67,7	62,0	0,5	1,6	8,0	8,9
Норвежский лемминг	Лето	♂	9,5	13,7	59,2	73,5	0,2	0,5	5,1	5,9
		♀	21,3	20,9	62,3	59,4	0,8	1,2	14,3	16,7
Копытный лемминг	Осень	♂	52,0	33,3	255,9	92,9	4,0	3,9	22,7	16,8
		♀	40,8	21,9	248,4	104,8	4,5	5,76	19,8	19,7
	Зима — весна	♂	89,2	44,4	—	—	7,5	9,2	—	—
		♀	65,9	35,9	289,2	127,1	7,4	9,3	44,4	42,9
Мышовки										
Лесная	Лето	♂	5,4	5,9	18,6	22,8	0,9	1,0	2,1	2,2
		♀	9,0	15,6	44,0	60,0	3,0	5,2	9,3	14,5
Степная	Лето	♂	32,3	56,0	97,3	140,2	1,0	1,7	12,0	18,2
		♀	22,0	32,0	79,7	43,3	0,75	1,0	12,2	9,5
Тянь-шанская	Лето	♂	34,3	56,0	148,3	91,1	2,0	3,5	23,0	18,2
		♀	69,3	50,5	205,3	131,7	6,8	7,7	29,2	22,8

от еще более активных тянь-шанских мышовок ($p=0{,}05$—$0{,}001$). Близкие к достоверным различия между степными и тянь-шанскими мышовками выявились лишь по длине пути за 6 *мин*: самки второго вида были в 2,6 раза активнее.

Вертикальная активность. Различия форм полевок по вертикальной активности не всегда соответствовали их различиям по горизонтальной (см. таблицу). Если осенью самцы памирских полевок пересекали за 6 *мин* втрое больше квадратов, чем снежные полевки, то вертикальная активность самок памирских полевок была в 2,8 (за 6 *мин*; $p=0{,}05$) и 4,8 раза (за 2 *мин*; $p<0{,}01$) меньше, чем снежных.

Характер различий норвежских леммингов с серыми и рыжими полевками по вертикальной активности напоминал различия по горизонтальной. Так, за первые 2 *мин* опыта самцы норвежских леммингов вставали на задние лапки и прыгали в 14 раз реже, чем узкочерепные полевки, а самки леммингов — в 3 раза реже, чем красные полевки ($p\approx 0{,}05$).

Видовые различия полевок по вертикальной активности зависели от их пола и сезона года. Если в мае активность памирских полевок превосходи-

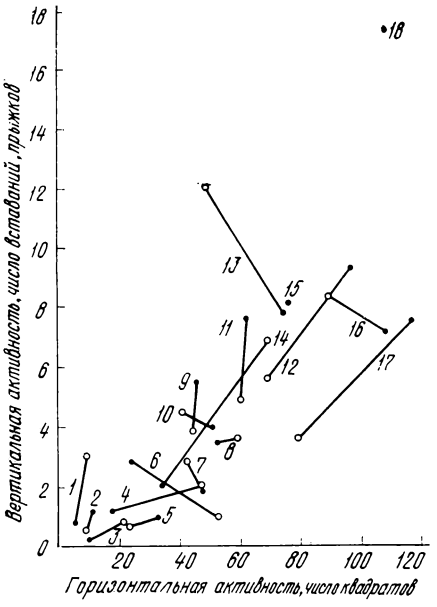


Рис. 1. Соотношение средней вертикальной и горизонтальной активности мышевидных грызунов в стрессирующих условиях в первые 2 *мин* опыта.

Темные кружки — самцы, *светлые* — самки.
1 — лесная мышовка; *2* — красно-серая полевка; *3* — норвежский лемминг; *4* — рыжая полевка; *5* — степная мышовка; *6* — арчевая полевка; *7* — красная полевка; *8* — узкочерепная полевка; *9* — большая узкочерепная полевка; *10—13* — копытный лемминг: *10* — осень, *11* — все сезоны, *12* — февраль — март, *13* — май; *14* — тянь-шанская мышовка; *15* — обыкновенная полевка; *16—17* — памирская полевка: *16* — лето, *17* — осень; *18* — снежная полевка.

ла активность красных, рыжих и арчевых (Вигоров и др., 1977), но была незначительно и на 35—48% меньше активности копытных леммингов, то в августе — сентябре похожее различие с последним видом сохранилось у самок, а самцы памирских полевок стали в 3,4 раза активнее копытных леммингов ($p<0{,}01$).

Приблизительно в семь раз различались по вертикальной активности самки узкочерепных и относительно малоподвижных красно-серых полевок. Очень сильно различалась вертикальная активность у двух видов леммингов. При сравнении в феврале — апреле за первые 2 *мин* опыта она была значительно слабее у норвежских леммингов: в 6—7 раз при сравнении самок и в 30—37 раз — самцов ($p=0{,}05$). Как отмечено, сильно различались по вертикальной активности лесные мышовки и более активные мышовки двух других видов. По вертикальной активности у лесных мышовок выявились и значимые половые различия: их самки в шестиминутных опытах оказались в 4,5 раза активнее самцов ($p=0{,}05$).

Соотношение двух форм активности. На изученных прежде видах грызунов нами (Вигоров и др., 1977) описана зависимость между средними значениями горизонтальной и вертикальной активности в стрессирующих условиях, позволяющая оценить половые и видовые различия грызунов. В настоящей статье мы получили возможность сопоставить оба компонента активности у 14 форм мелких грызунов, относящихся к пяти разным родам.

По результатам измерений активности в первые 2 *мин* опыта серые полевки были в целом активнее рыжих (рис. 1). В зависимости от видовой принадлежности и защищенности место-

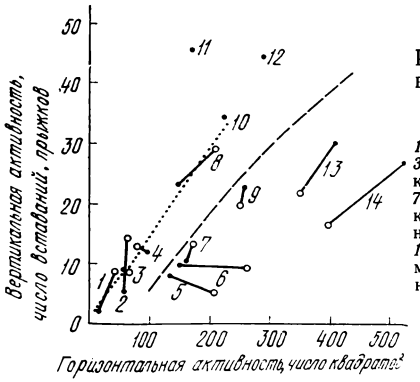


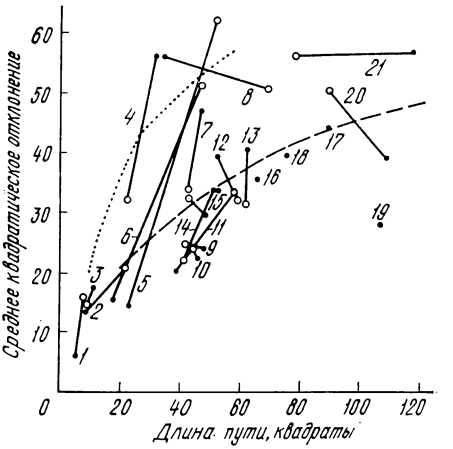
Рис. 2. Соотношение горизонтальной и вертикальной активности разных видов грызунов за 6 *мин* опыта.

Значения *кружков* те же, что и на рис. 1. *1* — лесная мышовка, *2* — норвежский лемминг, *3* — красно-серая полевка, *4* — степная мышовка, *5* — арчевая полевка, *6* — рыжая полевка, *7* — красная полевка, *8* — тянь-шанская мышовка, *9* — копытный лемминг (осень), *10* — обыкновенная полевка, *11* — снежная полевка, *12* — копытный лемминг (весна), *13—14* — памирская полевка: *13* — весна, *14* — осень. Среднее для полевок — *штриховая* кривая, для мышовок — *пунктирная*.

Рис. 3. Зависимость индивидуальной изменчивости активности от средней активности грызунов в первые 2 *мин* опыта.

Значения *кружков* те же, что и на рис. 1. *1* — лесная мышовка; *2* — норвежский лемминг; *3* — красно-серая полевка; *4* — степная мышовка; *5* — арчевая полевка; *6* — рыжая полевка; *7* — красная полевка; *8* — тянь-шанская мышовка; *9—10* — большая узкочерепная полевка: *9* — сентябрь, *10* — осень — зима; *11—13* — узкочерепная полевка: *11* — октябрь, *12* — осень — зима, *13* — сентябрь; *14—17* — копытный лемминг: *14* — все сезоны, *15* — осень, *16* — весна, *17* — зима; *18* — обыкновенная полевка; *19* — снежная полевка (самцы и самки); *20—21* — памирская полевка: *20* — весна, *21* — осень.

Значение *штриховой* и *пунктирной* кривых то же, что и на рис. 2.



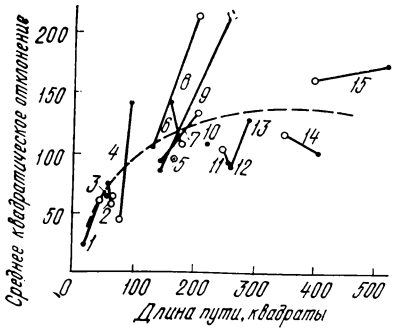


Рис. 4. Зависимость индивидуальной изменчивости активности от средней активности грызунов за 6 *мин* опыта.

Значения *кружков* те же, что и на рис. 1. *1* — лесная мышовка; *2* — норвежский лемминг; *3* — красно-серая полевка; *4* — степная мышовка; *5* — снежная полевка; *6* — красная полевка; *7* — тянь-шанская мышовка; *8* — арчевая полевка; *9* — рыжая полевка; *10* — обыкновенная полевка; *11—13* — копытный лемминг: *11* — все сезоны, *12* — осень, *13* — весна; *14—15* — памирская полевка: *14* — весна, *15* — осень.

Значение *штриховой* кривой то же, что и на рис. 2.

обитаний наблюдался определенный градиент форм. Самыми малоподвижными в стрессирующих условиях «открытого поля» были норвежские лемминги, красно-серые полевки, лесные и степные мышовки и самцы рыжих полевок. По соотношению между двумя компонентами активности красные полевки и самки рыжих были ближе всего к узкочерепным и арчевым полевкам и тянь-шанским мышовкам. Активность грызунов другой крайней группы (памирская, обыкновенная и снежная полевки) была в 1,5—2 раза больше, чем центральной группы видов. В целом зона средних значений вертикальной и горизонтальной активности полевок рода *Microtus* мало перекрывалась с зоной значений активности рыжих полевок *Clethrionomys*. Копытные лемминги занимали в зоне *Microtus* центральное положение, а норвежские — находились возле перекрытия зон активности мышовок и полевок *Clethrionomys*.

Сходные группы видов выделялись по соотношению обеих форм активности за все 6 *мин* опыта, включающих, кроме ориентировочной реакции, фазу собственно исследовательского поведения (рис. 2). На рис. 2, отражающем эту зависимость, можно выделить четыре группы грызунов: 1) красно-серые полевки, норвежские лемминги, лесные и степные мышовки, 2) рыжие, красные и арчевые полевки, 3) тянь-шанские мышовки и копытные лемминги, 4) снежные, обыкновенные и памирские полевки. Достаточно заметны различия в средней активности полевок *Microtus* и *Clethrionomys*, еще более четко выделяется зона активности мышовок. Зависимость средней вертикальной активности мышовок от средней горизонтальной выражается линией с большим углом наклона, чем соответствующая зависимость у полевок. Как и в первую фазу опыта, активность норвежских леммингов тоже приурочена к месту перекрытия зон активности мышовок и рыжих полевок.

Изменчивость активности. Сходные соотношения видов наблюдаются и по зависимости между горизонтальной активностью и ее индивидуальной изменчивостью. В предыдущей работе (Вигоров и др., 1977) мы описали градиент форм полевок по отрицательной криволинейной зависимости между величиной горизонтальной активности полевок и ее коэффициентом вариации. Изученные в настоящей работе виды грызунов тоже хорошо соответствовали графическому выражению этой зависимости. Однако наблюдаемую картину следует признать артефактной вследствие обратных отношений между средними величинами и их коэффициентами вариации (Смирнов, 1971).

Изучив соответствие между средней горизонтальной активностью и средним квадратическим отклонением (σ), мы обнаружили закономерный градиент форм (рис. 3,4), отчасти напоминающий градиент форм грызунов по соотношению между двумя компонентами активности. Индивидуальная изменчивость длины пути положительно зависела от средней интенсив-

ности этого компонента поведения. По данным шестиминутных опытов, наибольшая индивидуальная изменчивость была у арчевых, рыжих, памирских (осень) и красных полевок. Наименее разнородными оказались красно-серые полевки, норвежские лемминги и лесные мышовки. Родовые различия по изменчивости были наиболее заметны между грызунами родов *Microtus* и *Sicista*. Норвежские лемминги попали в зону перекрывания активности мышовок и рыжих полевок, копытные — заняли среднее положение в зоне активности *Microtus*.

Измерения изменчивости длины пути, пройденного за первые 2 *мин* опыта, позволили более полно проследить градиент форм грызунов. Наименьшая изменчивость наблюдалась у лесных мышовок, красно-серых полевок, норвежских леммингов, больших узкочерепных, самцов рыжих и арчевых полевок. Наиболее разнородными по активности были тянь-шанские и самцы степных мышовок, памирские, самки арчевых и самцы красных полевок. Активность копытных леммингов оказалась в центральном положении среди значений активности и ее изменчивости полевок рода *Microtus*, норвежские лемминги относились к зоне перекрытия характеристик мышовок и рода рыжих полевок.

Родовые различия по изменчивости поведения, с одной стороны, были всего заметнее между полевками *Microtus* и, с другой стороны, *Lemmus*, *Clethrionomys* и мышовками. Зависимость изменчивости длины пути за 2 *мин* от его средней величины у мышовок отличается от зависимости у полевок: мышовки оказались более разнородными по активности (см. рис. 3). Поскольку в шестиминутном опыте такое различие полевок и мышовок было менее заметным, его проявление можно объяснить большими индивидуальными различиями продолжительности испуга, наблюдаемого у мышовок в первую фазу опыта.

С индивидуальной изменчивостью интересно сравнить частный случай изменчивости — половые различия грызунов. Среди всех 14 изученных форм грызунов рыжих и арчевых полевок, а также степных мышовок отличали и наибольшие половые различия (см. рис. 3). У больших узкочерепных, красно-серых полевок и норвежских леммингов различия между самцами и самками были наименьшими.

Структура активности. По мере перехода от первоначального испуга и ориентировочной реакции к собственно исследовательскому поведению средняя скорость движения грызунов изменяется. Наблюдались значительные различия в графиках активности, фазности и стационарности поведения грызунов разных видов (рис. 5).

Почти столь же круто, как памирские полевки (Вигоров и др., 1977), увеличивали среднюю «мгновенную» активность в первые минуты опыта самцы обыкновенных полевок. Копытные лемминги, самки рыжих полевок, узкочерепные полевки и самцы больших узкочерепных образовали вторую группу. Активность

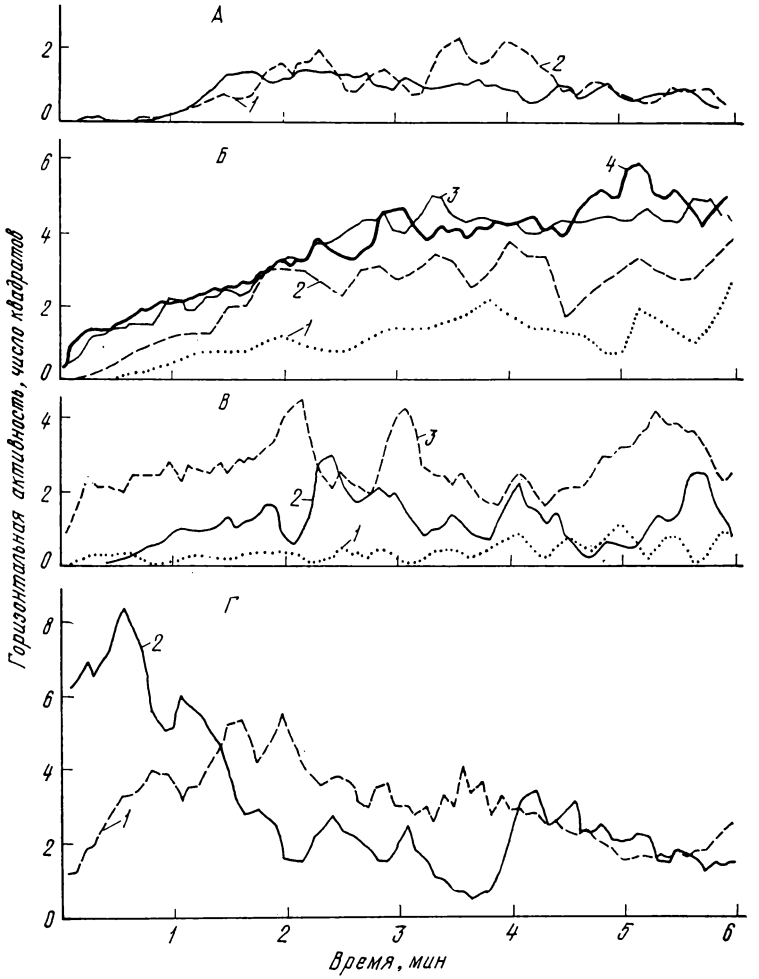


Рис. 5. Распределение горизонтальной активности грызунов (квадратов за 5 *сек*) во время опыта.

А — красно-серая полевка: *1* — самцы, *2* — самки; *Б* — норвежский (*1* — самцы, *2* — самки) и копытный (*3* — самцы, *4* — самки) лемминги; *В* — мышовки: *1* — лесная, *2* — степная, *3* — тянь-шанская; *Г* — полевки: *1* — обыкновенная (самцы), *2* — снежная.

этих грызунов увеличивалась в первые минуты опыта медленнее. Еще более медленно наращивали скорость движения полевки третьей группы. В нее вошли самцы рыжих, узкочерепных, самки норвежских леммингов и больших узкочерепных полевок, красные полевки.

По наличию фаз поведенческого процесса и стационарности активности тоже оказалось возможным выделить несколько групп грызунов: 1) памирские полевки (стационарность с конца первой минуты), 2) самки норвежских леммингов и самцы красно-серых полевок (относительная стационарность после второй минуты), 3) копытные лемминги и самцы рыжих полевок (относительная стационарность с конца третьей минуты), 4) снежные и обыкновенные полевки (снижение активности с первой — второй минуты), 5) группа прочих форм за исключением узкочерепных полевок обоих подвидов.

Эндемики Субарктики — копытные лемминги и самцы эндемичной памирской формы *M. juldaschi* —отличались от других грызунов плавностью изменений «мгновенной» скорости движения как на восходящем, так и на стационарном участках. Норвежские лемминги по сравнению с копытными имели меньшую крутизну увеличения скорости движения и большие половые различия (см. рис. 5, *Б*). Половые различия в поведении полевок, определяемые по изменениям активности при действии стрессора, были наименьшими у копытных леммингов, красных, памирских и красно-серых полевок, а максимальными — у рыжих полевок.

Видовые различия у мышовок были особенно заметны в течение первых двух и шестой минут опыта. Характеристики активности тянь-шанских мышовок напоминали соответствующие графики красных полевок, а у степных мышовок в течение четырех минут опыта были схожи с характеристиками активности самцов *Cl. glareolus*.

В группе серых полевок наибольшие дистанции наблюдались между снежными полевками и остальными формами, в группе полевок *Clethrionomys* — между рыжими и красно-серыми.

Различия грызунов по распределениям вертикальной активности во времени опыта (изучены у мышовок и четырех видов полевок) оказались меньшими, чем по распределениям горизонтальной активности. Число вставаний узкочерепных полевок равномерно увеличивалось на протяжении двух минут опыта. У памирских полевок наблюдалась волна активности в середине первой минуты и последующее медленное волнообразное увеличение активности, более крутое у самцов. У копытных леммингов волна вертикальной активности наблюдалась в конце первой минуты. Затем частота вставаний увеличивалась в течение всего опыта, круче у самцов.

В отличие от этих видов средняя вертикальная активность снежных полевок равномерно снижалась на протяжении всего опыта и лишь в начале пятой минуты немного увеличивалась. Вертикальная активность лесных мышовок распределилась во времени опыта почти равномерно, а у степной и особенно тянь-шанской мышовок волнообразно увеличивалась.

Судя по дисперсиям, индивидуальная изменчивость верти-

кальной активности у копытных леммингов и памирских полевок была больше, чем у красных и рыжих полевок.

Защитное поведение и двигательная активность. Сравнение защитного поведения грызунов показало, что полевки открытых биотопов (памирские полевки и копытные лемминги) пищали при их отлове и убегали от руки чаще, чем красные и рыжие. Памирские полевки пищали, убегали и оборонялись чаще, чем копытные лемминги. Самцы этих леммингов убегали чаще, а оборонялись реже, чем самки. Самцы памирских полевок пищали чаще, а убегали недостоверно чаще, чем самки. Спокойными были красно-серые полевки.

Условия жизни на Севере (снег, освещение, температура) могли изменить ритмику и структуру суточной двигательной активности больших узкочерепных полевок. Известно, например, что среднемесячные показатели подвижности неодинаковы у разных видов мышей и зависят от условий существования. Сильные различия в суточной активности могли бы сказаться на результатах теста «открытого поля», поскольку видовые сравнения этим методом проводились приблизительно в одно время суток — вечером.

Мы сравнили амплитуду суточных перепадов двигательной активности узкочерепных полевок северного и номинального подвида в беличьих колесах-моционниках. В августе 1974 г. для шести самцов полутора-, двухмесячного возраста в течение семи суток непрерывных наблюдений выполнили 77 измерений активности. Колеса с установленными датчиками имели разную легкость хода. Поэтому число оборотов колеса, совершенных за ночь или за день, пересчитали так, чтобы совпали максимальные числа оборотов (1895 *об/ч*). Сравнивали средние величины изменения числа оборотов от дня к ночи, а также от ночи к последующему дню. Подвидовых различий полевок по амплитуде этих перепадов активности (в среднем 18—21 *об/ч*) не обнаружено.

Обсуждение результатов

В процессе изучения интенсивности и структуры активности грызунов в стрессирующих условиях «открытого поля» выявлена серия видовых, родовых, подвидовых и половых различий грызунов. Параметры активности, ее изменчивость и выраженность защитных реакций особенно отличали памирских полевок, копытных леммингов, обыкновенных, снежных и узкочерепных полевок от лесных форм. С другой стороны, жизнь под снегом в течение большей части года и другие, нежели у горных форм, механизмы приспособления к условиям обитания (Шварц, 1963; Большаков, 1972) не явились причиной принципиальных различий активности и характера смены мотиваций копытных леммингов, памирской полевки, а также обыкновенной полевки.

Характеристики активности гораздо сильнее различались у двух эндемичных горных форм — *M. j. juldaschi* и снежной полевки.

Можно предположить, что некоторые из существовавших раньше различий поведения исчезли в результате разведения полевок в виварии. Их выраженность могла зависеть от инбредности колоний, от генетических особенностей животных-основателей колонии, поскольку полевок отлавливали в разное время года из популяций разной численности. С другой стороны, выявленные особенности исследовательского и защитного поведения грызунов могут свидетельствовать о значительных различиях в условиях существования изученных нами видов.

Большие различия видов полевок по поведению в «открытом поле» целесообразно связать с различиями в защищенности их местообитаний. В отличие от рыжих лесных полевок, обыкновенная и узкочерепная полевки и копытный лемминг — виды открытых пространств. По сравнению с рыжими полевками они более активны в стрессирующих условиях, у них больше выражена защитность поведения. Такие особенности поведения полевок открытых и защищенных биотопов можно считать примерами экологических стереотипов реагирования (Рекубратский, 1967).

Землерои-норники *Microtus* оказались более активными в «открытом поле», чем менее специализированные, плохо роющие грызуны *Clethrionomys*. Однако значительно более роющий копытный лемминг существенно не отличался по активности от менее роющих полевок *Microtus*. Возможно, в связи с роющим образом жизни проявилось небольшое соответствие между подвижностью грызунов на ярко освещенной площадке и длиной вибрисс. По данным Н. В. Башениной (1977), градиент полевок по возрастанию индекса вибрисс следующий: большие узкочерепные, узкочерепные, обыкновенные, рыжие, красно-серые и красные полевки. Активность видов грызунов в пределах каждого рода не соответствует этому градиенту, но межродовые различия были противоположны ему.

Не удалось заметить соответствия между морфологической изменчивостью и изменчивостью поведения грызунов в стрессирующих условиях. Длина тела серых полевок более изменчива, чем у рыжих лесных, а половой диморфизм по размерам более выражен. В группу же грызунов с наиболее вариабельной активностью в «открытом поле» попадают как серые (памирская и арчевая), так и рыжие (рыжая и красная) полевки. Среди грызунов, отличающихся наибольшими половыми различиями в поведении, тоже оказались представители этих двух родов (рыжие и арчевые), а среди полевок с наименьшими различиями самцов и самок — большая узкочерепная и красно-серая.

На серии из 12 видов мышевидных грызунов восьми разных родов был обнаружен ряд видовых различий двигательной активности зверьков в ситуации «открытого поля» (Wilson и др.,

1976). Полевые виды отличались меньшей горизонтальной и вертикальной активностью. На семи видах грызунов была замечена отрицательная корреляция между средней видовой активностью и способностью запасать пищу. Авторы этой работы полагают, что некоторые экологические факторы (например, пресс хищников), которые облегчают эволюцию запасательного поведения, ответственны и за эволюцию тенденций, ограничивающих локомоторно-исследовательскую активность.

Инстинкт запасания в разной степени свойствен большинству видов полевок (Громов, Поляков, 1977). Среди испытанных нами видов хорошо запасают корма в природе копытные лемминги, узкочерепные и снежные полевки, плохо запасают обыкновенные полевки и рыжие лесные полевки (Башенина, 1977). Однако в эксперименте четыре первых вида грызунов проявили значительно бóльшую активность, чем группа лесных полевок. Следовательно, соответствия между стремлением запасать пищу и двигательной активностью при действии стрессора не было. Такое противоречие с данными Уилсона и других (Wilson и др., 1976) может объясняться меньшей пестротой испытанных нами видов полевок и другими условиями проведения опыта. Они значительно отличались от наших тем, что площадка «открытого поля» была не круглой и слабо освещалась красной лампой. Благодаря этому зверьки могли отсиживаться в углах или, наоборот, проявлять бóльшую исследовательскую активность, чем в стрессирующих условиях на ярко освещенной площадке.

Нам не удалось проследить прямого соответствия между активностью грызунов в «открытом поле» и степенью их семеноядности, с которой в природе связана бóльшая величина перемещений, чем у зеленоядных. Естественно было ожидать, что в экспериментальной ситуации семеноядные виды обнаружат бóльшую исследовательскую и двигательную активность. Обыкновенная и большая узкочерепная полевки зеленоядны, а *Clethrionomys* — семеноядны. В соответствии с этим индивидуальные участки у обыкновенной полевки меньше, чем у *Cl. glareolus*. За исключением случаев вынужденных или сезонных переселений, следы серых полевок редко уходят от норы дальше 8—10 *м*. Рыжие лесные полевки, наоборот, очень подвижны, нередко уходят на кормежку за несколько сотен метров от норы (Формозов, 1952). В противоположность этому, длина пути, проходимого обыкновенными или узкочерепными полевками на площадке «открытого поля», значительно больше, чем у рыжих лесных полевок. Такой же зеленоядный вид, как норвежский лемминг, в стрессирующих условиях был, наоборот, малоподвижен. Такое же противоположное ожидаемому соответствие длины пути в эксперименте и степени зеленоядности было заметно и в пределах рода *Clethrionomys*. Наиболее зеленоядны в пределах рода красно-серые полевки (Башенина, 1977). Они отличались в эксперименте от рыжей и красной (наиболее семе-

ноядной) меньшей активностью и наибольшей ее однородностью.

Полученные нами данные больше соответствуют сведениям о суточной активности грызунов. Серые и рыжие полевки полифазны, но полевки *Microtus* кормятся в полтора раза чаще рыжих, их активность равномернее распределена во времени суток. Параллельно с этим ориентировочно-исследовательская активность полевок *Microtus* существенно больше, чем лесных рыжих.

У мышовок такого соответствия между активностью в стрессирующих условиях и суточной активностью не наблюдается. Основное отличие в образе жизни зверьков этих видов состоит в том, что лесные мышовки активны круглые сутки и не избегают открытых участков, встречаясь на лугах. Степные и тяньшанские мышовки — сумеречные и ночные животные, нуждающиеся в травяных или кустарниковых укрытиях (Фокин, 1978). В противоположность этому лесные мышовки оказались самыми малоподвижными на ярко освещенной площадке.

Чтобы определить экологическое значение выявленных особенностей поведения, требуется дальнейший анализ. Возможно, что подобные же различия полевок или других грызунов проявляются по их эвритопности, территориальности, подвижности, способности к миграциям или перемене стаций и предпочитаемых кормов. Вероятна корреляция характеристик поведения зверьков в «открытом поле» с типом и разнообразием биотопа, дальностью и характером перебежек по индивидуальному участку или от норы к норе, спарадичностью кормления. Можно ожидать соответствия между фазностью и пульсациями активности в «открытом поле» с ритмом внимания, уровнем бдительности, скоростью обработки обонятельной информации, скоростью смены «гипотез» и целей, процессами кратковременной памяти.

Считается, что оптимальная величина исследовательской активности в незнакомой среде обладает селективным преимуществом (Бродхэрст, 1975; Вилкок, 1975), а поведение грызунов в «открытом поле» коррелирует даже с их конкурентоспособностью на границах ареала (Ведерников и др., 1974). Мы полагаем, что не меньшее значение для выживания грызунов может иметь скорость смены конкурирующих форм поведения (например, страха и исследовательской активности) и «скорость работы мозга» грызуна, о которой можно косвенно судить по крутизне и ритму перехода к собственно исследовательскому поведению и по автокорреляционным функциям скоростей движения при исследовательской деятельности (Вигоров и др., 1977). «Когда обстановка оказывается новой..., мозг в этих случаях как бы «проигрывает» массу готовностей к новой ситуации. В это время активируется... масса связей между различными участками и элементами мозга. Не исключено, что этот же ме-

ханизм, хотя бы частично, лег в основу сохранения возможностей мозга, возможностей вида» (Бехтерева, 1974, с. 17).

Возможно, что ряд противоречий между параметрами активности в условиях «новизны» или действия стрессора и экологией грызунов вызван тем, что использованный метод достаточно видоспецифичен. У одних видов эмоциональные реакции проявляются в первоначальном подавлении, у других — в увеличении уровня двигательной активности. Возможно, что такое неодинаковое выражение стрессорной реакции могло стать причиной резких отличий в характеристиках активности снежных и памирских полевок. Проанализировать разные соотношения мотивов страха и любопытства на широкой серии форм особенно интересно в таксономических целях, так как эти мотивы детерминируются, по-видимому, разными элементами генетической системы (Бородин и др., 1976; Бродхэрст, 1975).

По некоторым показателям поведение разных подвидов памирской полевки (*M. j. juldaschi* и *M. j. carruthersi*) отличалось в большей мере, чем поведение разных видов полевок. Природа этих различий неясна из-за малой изученности обеих горных форм. Можно думать, что различия полевок этих подвидов по полигенно наследуемым, имеющим приспособительное значение свойствам поведения подкрепляют точку зрения о том, что эти подвиды дивергируют в сторону видового обособления (Покровский и др., 1973; Вигоров и др., 1977). Однако из отдельных наблюдений в виварии над арчевыми полевками из другой популяции (Туркестанский хребет) была заметна гораздо бóльшая их активность в клетках и агрессивность, чем у полевок изученной нами колонии из северо-западного Тянь-Шаня. Поэтому результаты испытаний полевок в «открытом поле» могут указывать и на какие-то серьезные различия в условиях существования изученных популяций.

Бóльшая активность горных аборигенов — памирских и снежных полевок, а также тянь-шанских мышовок в стрессирующей обстановке, более резкая смена форм поведения зверьков этих видов указывают на вероятное приспособительное значение интенсивности и динамики мотиваций у этих горных видов или эволюционно предшествовавших им форм. Проверить эту гипотезу можно дальнейшим широким сравнением серии форм грызунов методом «открытого поля» и другими простыми и информативными методами.

В опытах на линейных мышах установлено, что возраст полового созревания зверьков положительно коррелирует с показателями исследовательской активности. Мыши, характеризующиеся ускоренным созреванием, более чувствительны к стрессирующему воздействию незнакомой обстановки. Это предположительно связывают с различиями в скорости становления взрослого типа функционирования гормональных систем (Бородин и др., 1976).

Если по общей скорости развития высокогорные и родственные им равнинные виды полевок могут не отличаться друг от друга (Большаков, 1972), то половое созревание у горных видов замедленно по сравнению с равнинными формами. В соответствии с этим большинство изученных нами горных форм, а именно снежные и памирские полевки и тянь-шанские мышовки, в стрессирующих условиях оказались подвижнее, чем равнинные родственные им формы. Достаточно высокая активность обитающих на равнинах обыкновенной и узкочерепной полевок может быть связана с тем, что скорость созревания этих грызунов широко варьирует. Раньше мы обнаружили хорошо выраженный возрастной скачок активности больших узкочерепных полевок, вероятно, связанный с нарушениями гомеореза вследствие того, что скорость роста этих грызунов выше, чем у номинального подвида (Вигоров и др., 1977). В литературе (Цветкова, 1978) встречаются сведения о том, что по некоторым показателям тянь-шанские мышовки, более активные в наших опытах, развиваются медленнее лесных. Естественно ожидать, что эти же корреляции скорости созревания и активности при действии стрессора будут обнаружены и при сравнении весенних и зимующих генераций грызунов.

Не исключено, что данные, получаемые в относительно простом и быстром поведенческом эксперименте, станут отправной точкой для направленных поисков экологических причин обнаруживаемых видовых различий. Это особенно важно при исследовании тех редких видов, биология и образ жизни которых мало изучены. Широкое сопоставление экологических и физиолого-поведенческих особенностей серий видов может послужить пониманию причин или выявлению коррелятов экологической пластичности грызунов. Это особенно важно при изучении видов, наиболее вредных для хозяйственной деятельности или здоровья человека.

ЛИТЕРАТУРА

Аршавский И. А. Основы возрастной периодизации.— В кн.: Возрастная физиология. Л.: Наука, 1975, с. 5—67.

Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977, 356 с.

Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л.: Медицина, 1974, 152 с.

Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972, 200 с.

Бородин П. М., Шюлер Л., Беляев Д. К. Проблемы генетики стресса. Сообщение 1. Генетический анализ поведения мышей в стрессирующей ситуации.— Генетика, 1976, т. 12, № 12, с. 62—71.

Бродхэрст П. Л. Биометрический подход к анализу наследования поведения.— В сб.: Актуальные проблемы генетики поведения. Л.: Наука, 1975, с. 39—58.

Ведерников Ю. Н., Большаков В. Н., Сазыкин В. А., Поз-

могова В. П. Опыт изучения поведенческих реакций мелких грызунов в природных популяциях.— Экология, 1974, № 5, с. 83—85.

Вигоров Ю. Л. Временная структура ориентировочно-исследовательского поведения нескольких форм полевок.— В сб.: Групповое поведение животных. М.: Наука, 1976, с. 42—44.

Вигоров Ю. Л., Большаков В. Н., Покровский А. В. Экспериментальное изучение исследовательского и эмоционального поведения четырех видов полевок.— В сб.: Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977, с. 247—267.

Вигоров Ю. Л., Цветкова А. А. Особенности активности трех видов мышовок и снежной полевки в стрессирующих условиях.— В сб.: Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978, с. 55—56.

Вигоров Ю. Л. О способе анализа и сравнения ориентировочно-исследовательского поведения полевок.— В сб.: Применение количественных методов в экологии. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1979, с. 54—74.

Вилков Д. Психогенетика и эволюция поведения.— В сб.: Актуальные проблемы генетики поведения. Л.: Наука, 1975, с. 59—70.

Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae). В серии: Фауна СССР, Млекопитающие, т. III, вып. 8. Л.: Наука, 1977, 504 с.

Дунаева Т. Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевок полуострова Ямала.— В сб.: Экология наземных позвоночных полуострова Ямала. Труды Ин-та географии АН СССР, 1948, вып. 46, с. 78—143.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975, 246 с.

Копеин К. И. Материалы по биологии обского лемминга и большой узкочерепной полевки.— В сб.: Бюлл. Урал. отд. МОИП. Свердловск, 1958, вып. 1, с. 109—133.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974, 260 с.

Милнер П. Физиологическая психология. М.: Мир, 1973, 647 с.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975, 740 с.

Покровский А. В., Гилева Э. А., Ищенко В. Г., Михалев М. В. Экспериментальное исследование памирской и арчевой полевок и их гибридов.— В сб.: Экспериментальное исследование проблемы вида. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 86. Свердловск, 1973, с. 19—40.

Рекубратский В. А. Экологические стереотипы пищедобывательного и защитного поведения рыб.— В сб.: Поведение и рецепция рыб. М.: Наука, 1967, с. 121—124.

Слоним А. Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1961, 432 с.

Смирнов В. С. Изменчивость биологических явлений и коэффициент вариации.— Ж. общ. биол., 1971, т. 32, № 2, с. 152—162.

Судаков К. В. Биологические мотивации. М.: Медицина, 1971, 304 с.

Фабри К. Э. Основы зоопсихологии. М.: Изд-во МГУ, 1976, 288 с.

Фокин И. М. Тушканчики. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978, 184 с.

Формозов А. Н. Спутник следопыта. М.: Изд-во МОИП, 1952, вып. 35, 360 с.

Хаскин В. В. Энергетика теплообразования и адаптация к холоду. Новосибирск: Наука, 1975, 200 с.

Холл К. С. Генетика поведения.— В кн.: Экспериментальная психология, т. I. М.: Изд-во иностр. лит., 1960, с. 405—436.

Цветкова А. А. Некоторые данные о развитии мышовок.— В сб.: Фауна, экология и изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 25—26.

Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике, т. 1. Млекопитающие. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, вып. 33, 1963, 132 с.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические меха-

низмы эволюционного процесса. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, вып. 65, 1969, 200 с.

Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968, 224 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы прогрессивной (ароморфной) эволюции — снижение энтропии.— В сб.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л.: Наука, 1972, с. 5—24.

Шовен Р. Поведение животных. М.: Мир, 1972, 487 с.

Эркинаро Е. Особенности подвижности грызунов Северной Финляндии.— В сб.: Первый международный конгресс по млекопитающим. т. II. М.: 1974 (ВИНИТИ), с. 351—352.

Curry-Lindahl K. The irruption of the Norway lemming in Sweden during 1960.— J. Mammal., 1962, vol. 43, N 2, p. 171—184.

Frank F. Zur Biologie des Berglemmings, *Lemmus lemmus*.— Z. Morphol. Ökol. Tiere, 1962, Bd 51, N 1, p. 87—164.

Fentress J. C. Interrupted ongoing behaviour in two species of vole *(Microtus agrestis* and *Clethrionomys britannicus)*.— Anim. Behav., 1968, vol. 16, p. 135—167.

Kalela O. Seasonal change of habitat in the Norwegian lemming, *Lemmus lemmus* (L.).— Suomalais. tiedeakat. toimituks, 1961, Sar. AIV, N 55, 72 p.

Wilson R. C., Vacek T., Lanier D. L., Dewsbury D. A. Open-Field Behavior in Muroid Rodents.— Behav. Biol., 1976, vol. 17, N 4, p. 495—506.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ 1980

Ф. В. КРЯЖИМСКИЙ, Ю. М. МАЛАФЕЕВ, Л. Н. ДОБРИНСКИЙ

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ ПОЛЕВКАМИ-ЭКОНОМКАМИ В ГОД ИХ ВЫСОКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ НА ЮЖНОМ ЯМАЛЕ

Пространственная структура популяций — важный фактор поддержания популяционного гомеостаза и протекания микроэволюционных процессов (Шварц, 1969). Та или иная пространственная организация населения животных обеспечивает возможность наиболее рациональной в данных условиях утилизации ресурсов среды и наиболее эффективной работы внутрипопуляционных механизмов регуляции численности.

Поэтому исследования особенностей использования территории различными видами животных представляет с точки зрения популяционной экологии значительный интерес, тем более, что территориальная и социальная организация популяций может изменяться в зависимости от экологической ситуации (Наумов, 1955; Шилов, 1977; Stickel, 1960).

В настоящей статье описываются результаты изучения некоторых особенностей пространственной организации населения полевок-экономок, проводившегося в год пика их численности в условиях Субарктики.

Материал и методика

Исследования проводились в конце лета 1977 г. в пойменных лугах среднего течения р. Хадытаяхи. Для определения величин индивидуальных участков, численности и возрастного состава населения полевок-экономок применялся метод мечения и повторного отлова. Участок луга площадью около 0,6 *га* был охвачен сетью ловушек, расположенных на расстоянии 8 *м* одна от другой. При расстановке ловушек было сочтено оправданным некоторое отступление от традиционного способа, предусматривающего разделение площадки мечения на «центральную» и «буферную» зоны, чтобы избежать проявления «краевого эффекта» (Calhoun, Casby, 1958; Chelkowska, Ryszkowski, 1967; Pelikan, 1968; и др.). Мы полагали, что в силу биотопической

обособленности участка мечения (он был окружен кустарниками, не заселенными полевками-экономками) причины, вызывающие этот эффект, не будут иметь существенного значения.

В течение двух суток (28—30 июля) на площадке мечения проводился интенсивный отлов полевок-экономок. Пойманных зверьков взвешивали, регистрировали их пол и репродуктивное состояние. Затем животных метили путем обрезания пальцев (Наумов, 1951) и выпускали в другой части участка на расстоянии 150—200 *м* от места поимки. При этом полевок старались выпускать в местообитания, сходные по составу растительности с теми, на которых они были отловлены. Проверка ловушек производилась каждые 3—4 *ч*. Через 10 суток был проведен второй облов. При повторных поимках меченых особей выпускали в местах отлова.

Таким образом, в течение короткого отрезка времени население экспериментального участка было «перемешано», а его пространственная организация существенно нарушена. Всего было помечено и выпущено на новые участки 53 зверька.

Расчет плотности населения экономок проводили двумя методами: регрессионным (Hayne, 1949) и статистическим методом определения численности животных с разной вероятностью поимки (Janion и др., 1968).

Для определения размеров индивидуальных участков полевок использовались четыре метода. Расчет величины индивидуального участка с их помощью основан на определении взаимного расположения точек отлова меченых зверьков. Метод минимальной границы (minimum range method) и пограничный метод (boundary strip method) принимают конфигурацию индивидуальных участков в виде многоугольников, а метод, предложенный Танакой (Tanaka, 1972) и метод Мазуркевич (Mazurkiewicz, 1969; 1971),— в виде эллипсов.

Большинство отечественных исследователей пользуются пограничным методом определения размеров индивидуальных участков (Никитина, 1965), в соответствии с которым границы участка отстоят от крайних точек отлова животных на расстояние, равное половине дистанции между ловушками (в нашем случае — на 4 *м*). По методу минимальной границы площадь индивидуального участка ограничивается линиями, соединяющими крайние точки отловов по кратчайшему расстоянию. Метод Танаки основан на определении площади эллипса, большой осью которого является максимальное расстояние между точками отлова, а малой — расстояние, равное наименьшей дистанции между перпендикулярами, проведенными к большой оси от ловушек, расположенных в пределах участка, определенного методом минимальной границы. Метод Мазуркевич является статистическим и базируется на предположении о том, что посещаемость мечеными грызунами разных точек экспериментальной площади подчинена двумерному нормальному распределению.

Более подробное описание различных методов определения размеров индивидуальных участков мелких млекопитающих дано в литературе (Варшавский, 1937; Никитина, 1965; Lay, 1940; Schwartz, 1941; Stickel, 1954; Wierzbowska, 1975). Размеры участков определялись только для тех животных, которые отлавливались не менее пяти раз.

Результаты исследований

Расчеты численности полевок-экономок на опытном участке, проведенные двумя способами, дали близкие результаты: количество животных, рассчитанное регрессионным методом, равнялось 57 особям (т. е. было помечено 93% населения участка, а его плотность составляла 95 *экз/га*), а численность, рассчитанная вторым из применявшихся методов, была равна 56 особям (помечено 95%, плотность — 93,3 *экз/га*).

Отловы меченых зверьков показали, что в окрестностях точек выпуска животных на «чужих» участках в дальнейшем не было поймано ни одной полевки. В то же время вблизи мест, где животные были пойманы первый раз, повторно попалось в ловушки 38 зверьков (72% всех меченых экономок). При этом в первые двое суток после выпуска на свои участки вернулось 28 полевок (53% меченых особей). Такое быстрое восстановление первоначального распределения грызунов по территории опытного участка было характерно для всех весовозрастных групп, независимо от пола (табл. 1). В то же время доля старших особей, вернувшихся на свои участки, была несколько больше (для самцов статистически достоверно: $t=2{,}97$; $p<0{,}05$), чем доля младших зверьков.

Доля зверьков, пойманных после выпуска на «чужой» территории вблизи места первой поимки, среди экономок средней весовозрастной группы (25—40 *г*) оказалась наиболее низкой, однако она статистически достоверно не отличалась от соответствующих долей других групп. Это объясняется, по-видимому, тем, что было помечено очень немного животных, относящихся к данной группе.

Ни один из примененных нами методов оценки площади индивидуальных участков не дал достоверных различий по ее величине между самцами и самками, однако средние значения размеров участков самок были несколько меньшими, чем самцов (табл. 2). Анализ величин участков, полученных с помощью разных методов их расчета, показал, что их значения, рассчитанные пограничным методом, достоверно отличаются от значений, определенных методом минимальной границы ($t=4{,}28$; $p<0{,}01$) и методом Танаки ($t=2{,}17$; $p<0{,}05$). Кроме того, были выявлены достоверные различия площадей участков, полученных по методу Мазуркевич и методу минимальной границы ($t=2{,}10$; $p<0{,}05$).

Таблица 1

Результаты опыта по восстановлению искусственно нарушенного пространственного распределения полевок-экономок

Весовозрастная группа	Колич. меченых особей	Колич. особей, отловленных на своих участках		
		в первые двое суток	через десять суток	всего
Более 40 *г*:				
самцы	5	5	0	5 (100,0±0,0)*
самки	10	7	2	9 (90±9,5)
все зверьки	15	12	2	14 (93,3±6,5)
25—40 *г*:				
самцы	3	1	0	1 (33,3±27,1)
самки	3	1	1	2 (66,7±27,1)
все зверьки	6	2	1	3 (50,0±20,4)
Менее 25 *г*:				
самцы	18	7	5	12 (66,7±11,1)
самки	14	7	2	9 (64,3±12,8)
все зверьки	32	14	7	21 (65,6±8,4)
Всего зверьков . .	53	28	10	38 (71,7±6,2)

* В скобках — колич. особей, %.

Размеры участков самцов, рассчитанные любым методом, были скоррелированы с весом зверьков (табл. 3). Для самок достоверную корреляцию дал только метод минимальной границы.

Таблица 2

Средние размеры индивидуальных участков полевок-экономок, рассчитанные различными методами, $м^2$

Пол	Пограничный метод		Метод минимальной границы		Метод Танаки		Метод Мазуркевич	
	n	*M*±*m*	*n*	*M*±*m*	*n*	*M*±*m*	*n*	*M*±*m*
Самцы	11	330±38	9	139±53	11	251±46	11	302±66
Самки	13	259±35	9	111±80	13	164±40	13	171±49
Всего . . .	24	291±26	18	125±29	24	204±31	24	231±42

Таблица 3

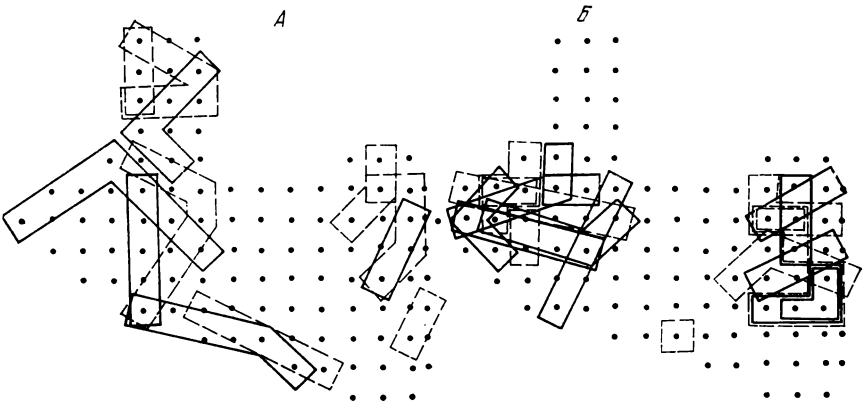
Корреляция размеров индивидуальных участков полевок-экономок с весом их тела (при различных способах расчета площадей участков)

Пол	Пограничный метод		Метод минимальной границы		Метод Танаки		Метод Мазуркевич	
	r	*p*	*r*	*p*		*p*	*r*	*p*
Самцы	0,615	<0,05	0,516	<0,05	0,615	<0,05	0,533	<0,05
Самки .	0,020	>0,90	0,747	<0,01	0,244	>0,50	0,167	>0,40
Оба пола	0,289	>0,10	0,577	<0,02	0,393	>0,20	0,325	>0,20

Расположение индивидуальных участков экономок на площадке мечения схематически изображено на рисунке, позволяющем видеть, что в наибольшей степени перекрывались участки животных разного пола, а также прибылых зверьков. Степень перекрытия участков животных старшей весовозрастной группы (в подавляющем большинстве — перезимовавших, прошлого года рождения) одного пола была наименьшей.

Обсуждение результатов

Устойчивость пространственного распределения и высокая степень привязанности мышевидных грызунов к «своей» территории отмечалась многими авторами (Никитина, 1970; 1971; Spitz, 1970; Watts. 1970). Однако пространственная организа-



Расположение индивидуальных участков полевок-экономок старшей (весом более 40 *г*) — *А*, средней и младшей весовозрастных групп (весом до 40 *г*) — *Б*. *Сплошные линии* — границы участков самцов, *штриховые* — самок. *Точками* отмечены места отлова зверьков.

ция популяций этих животных может быть весьма разнообразной. Так, Гетцем (Getz, 1961) было, например, показано, что у пенсильванской полевки территориальность самок выражена значительно сильнее, чем самцов. Для других видов рода *Microtus* характерна обратная картина (Tast, 1968; Myllimäki, 1970).

При снижении плотности увеличивается подвижность грызунов (Наумов, 1955; Stickel, 1960). У пенсильванской полевки в годы депрессии численности вообще не выявлялась какая-либо территориальность; создавалось впечатление «совместного» владения» территорией (Getz, 1972). С другой стороны, известно, что при возрастании плотности населения грызунов площадь их индивидуальных участков уменьшается (Варшавский, 1957; Никитина, 1958; Голикова, 1962; Солдатова, 1962; Никитина, Меркова, 1963; Кошкина, 1966; Пантелеев, 1968, Окулова и др., 1971; Кошкина и др., 1972; Stickel, 1960; Zejda, Pelikan, 1969; Zejda, 1972). Такие изменения пространственной структуры популяций могут, вероятно, объясняться необходимостью сохранения определенной степени информационных контактов между составляющими их особями (Шилов, 1977).

Поэтому следует ожидать, что в годы высокой численности территориальность мышевидных грызунов должна быть выражена наиболее явно, а размеры их индивидуальных участков должны быть наименьшими.

В годы пиков численности плотность субарктических популяций полевок-экономок составляет, по литературным сведениям, 73—160 *экз/га* (Švarc и др., 1969; Whitney, 1976). Полученные нами значения плотности этих грызунов (около 90—95 *экз/га*) вполне укладываются в указанные пределы. Результаты проведенного нами эксперимента по «перемешиванию» населения экономок свидетельствуют о высокой степени устойчивости распределения полевок по территории и привязанности их к индивидуальным участкам.

Следует отметить, что способность грызунов к «хомингу» в значительной мере зависит от их знакомства с территорией, окружающей индивидуальный участок (Murie, 1963; Bovet, 1968, 1972). Для грызунов характерны также регулярные выходы за пределы участков на значительные расстояния (сотни метров) с последующим возвращением (Ротшильд, 1956; Смирин, 1970; Шилов и др., 1977; Никитина и др., 1977). Поэтому территория опытного участка была знакома полевкам, что и дало возможность населению экономок так быстро восстановить нарушенную пространственную организацию. Однако, несмотря на то, что животных выпускали, казалось бы в «подходящие» для них местообитания, которые во многих случаях были «свободными» (поскольку обитавшие там зверьки тоже были отловлены и выпущены в другом месте), ни одна из меченых полевок не осталась на новом участке.

Определенные нами размеры индивидуальных участков по-

левок-экономок были меньше, чем приводимые в литературе (см. табл. 2). В Ярославской области, например, взрослые самцы занимали участки площадью 545—2600 *м*², а самки — 340—1100 *м*² (Карасева, Ильенко, 1957). В окрестностях оз. Неро (Ярославская область) размеры индивидуальных участков экономок составляли для взрослых самцов в среднем 1302 *м*², для самок — 925 *м*² и для молодняка — 394 *м*² (Кулик, Фатеева, 1969). По данным Таста (Tast, 1968), в Финляндии участки самцов в период гона имели площадь 5000 *м*², самок же — 325—530 *м*². Результаты наблюдений, проведенных за экономками, мечеными ^{60}Co, показали, что размеры их суточных участков колебались от 1050 до 12200 *м*² (Литвин и др., 1974).

Возможно, что размеры участков, определенные нами, были столь невелики из-за того, что ловушки проверялись часто, а продолжительность серии непрерывных обловов была мала (Никитина, 1965). Однако для расчета размеров участков нами использовались результаты поимок в основном тех грызунов, которые попадались в течение двух серий обловов с интервалом между ними 10 суток. Кроме того, по данным В. Ю. Литвина с соавторами (1974), величина суточного пробега экономок может составлять 421—2120 *м*, а в наших расчетах принимались во внимание в основном данные поимок животных за разные сутки. Наконец, ряд исследователей считают, что возможность недооценки истинных размеров индивидуальных участков из-за ограничения передвижений животных ловушками сильно преувеличена (Blair, 1951; Tanaka, 1963).

Поскольку нами не было обнаружено существенных различий как в величине индивидуальных участков самцов и самок, так и в способности животных разного пола к возвращению на свою территорию, то, по всей вероятности, в данном случае территориальность была одинаково выражена и для самцов, и для самок (см. рисунок).

Зависимость размеров индивидуальных участков от веса тела животных, т. е. от их энергетических потребностей, была установлена Мак-Набом (MacNab, 1963). По нашим данным, такая зависимость наблюдалась только для самцов (см. табл. 3). Объяснением слабой выраженности такой связи для самок может служить тот факт, что их подвижность сильно зависит от репродуктивного состояния.

Следует добавить, что, несмотря на неадекватность абсолютных размеров индивидуальных участков, определенных разными методами, общие тенденции при сравнении площадей участков разных групп выявляются независимо от того, какой из методов был использован (см. табл. 2 и 3). По-видимому, индивидуальные участки грызунов — не некоторая вполне определенная площадь, а скорее — система переходов и посещаемых площадок (Никитина, 1974; Никитина и др., 1977). Такое представление не противоречит классическому определению Барта

(Burt, 1943), понимавшему под индивидуальным участком территорию, постоянно навещаемую животным в связи с добычей корма и осуществлением функций размножения. Определение истинной площади такой территории трудно осуществить, а во многих случаях это лишено смысла. Поэтому, видимо, на практике лучше пользоваться какой-то приближенной оценкой размеров индивидуального участка. Такой оценкой может служить величина, определяемая по точкам поимки меченой особи, вне зависимости от метода ее расчета. Разумеется, сопоставление таких величин возможно только тогда, когда они определены одним способом.

Таким образом, наши исследования показали, что в год высокой численности полевок-экономок на Южном Ямале для них характерна высокая степень оседлости, а размеры индивидуальных участков сравнительно малы и зависят от веса (возраста) зверьков, что наиболее отчетливо проявляется у самцов.

ЛИТЕРАТУРА

Варшавский С. Н. Закономерности сезонных передвижений мышевидных грызунов.— Зоол. ж., 1937, т. 16, вып. 2, с. 362—392.

Варшавский С. Н. Некоторые вопросы внутрипопуляционных отношений у сусликов и их экологическое значение.— В сб.: Вопросы экологии, вып. 2. Киев: Изд-во Киевск. ун-та, 1957, с. 12—25.

Голикова В. А. Внутривидовые отношения в популяции мышевидных грызунов в различных частях их ареала.— В сб.: Проблемы внутривидовых отношений грызунов. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1962, с. 170—172.

Карасева Е. В., Ильенко А. И. Некоторые особенности биологии полевки-экономки, изученные методом мечения зверьков.— В сб.: Фауна и экология грызунов, т. 5. М.: Изд-во МГУ, 1957, с. 171—184.

Кошкина Т. В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1966, т. 20, вып. 1, с. 5—19.

Кошкина Т. В., Окулова Н. М., Аристова В. А. Территориальные отношения у грызунов и их роль в регуляции плотности населения.— Труды МОИП, отд. биол., 1972, т. 48, с. 15—29.

Кулик И. Л., Фатеева М. В. Характер использования индивидуальных участков полевками-экономками (*Microtus oeconomus*), установленный методом учета распределения окрашенной мочи.— Зоол. ж., 1969, т. 48, вып. 3, с. 436—441.

Литвин В. Ю., Карулин Б. Е., Никитина Н. А. и др. Активность, подвижность и суточный участок полевки-экономки *Microtus oeconomus* (наблюдения за зверьками, мечеными Co^{60}).— Зоол. ж., 1974, т. 53, вып. 8, с. 1233—1240.

Наумов Н. П. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов.— В сб.: Фауна и экология грызунов, т. 4. М.: Изд-во МГУ, 1951, с. 3—21.

Наумов Н. П. Видовое население, его структура и отношения со средой (у животных).— Вестн. Моск. ун-та, 1955, № 9, с. 1—43.

Никитина Н. А. Особенности использования территории полевыми мышами (*Apodemus agrarius* Pall.).— Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 9, с. 1397—1408.

Никитина Н. А. О методике изучения индивидуальных участков у грызунов с помощью живоловок.— Зоол. ж., 1965, т. 44, вып. 4, с. 598—605.

Никитина Н. А. О постоянстве использования территории грызунами.— В сб.: Фауна и экология грызунов, т. 45 (60). М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 110—133.

Никитина Н. А. Итоги изучения перемещений грызунов фауны СССР.— Зоол. ж., 1971, т. 50, вып. 3, с. 408—421.

Никитина Н. А. К понятию «индивидуальный участок» у мелких млекопитающих.— В кн.: Первый международный конгресс по млекопитающим, т. 2. М.: Наука, 1974, с. 71—72.

Никитина Н. А., Меркова М. А. Использование территории мышами и полевками по данным мечения.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1963, т. 68, вып. 5, с. 15—31.

Никитина Н. А., Карулин Б. Ю., Литвин В. Ю. и др. О размерах суточной территории и вероятном характере строения индивидуальных участков у некоторых видов грызунов.— Зоол. ж., 1977, т. 56, вып. 12, с. 1860—1869.

Окулова Н. М., Аристова В. А., Кошкина Т. В. Влияние плотности популяции на размер индивидуальных участков у мелких грызунов в тайге Западной Сибири.— Зоол. ж., 1971, т. 50, вып. 6, с. 908—915.

Пантелеев П. А. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. М.: Наука, 1968, 253 с.

Ротшильд Е. В. Зимние передвижения мелких лесных грызунов.— Зоол. ж., 1956, т. 35, вып. 5, с. 631—645.

Смирин Ю. М. К биологии мелких лесных грызунов в зимний период.— В сб.: Фауна и экология грызунов, т. 9. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 134—150.

Солдатова А. Н. Влияние плотности поселений на характер использования территории малыми сусликами.— Зоол. ж., 1962, т. 41, вып. 6, с. 913—921.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, вып. 65, 1969, 200 с.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977, 262 с.

Шилов И. А., Калецкая М. Л., Ивашкина И. Н., Солдатова А. Н. Динамика численности полевок-экономок (*Microtus oeconomus* Pall.) в Дарвинском заповеднике.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1977, т. 82, вып. 5, с. 10—20.

Bovet J. Trials of deer mice *(Peromyscus maniculatus)* travelling on the snow while homing.— I. Mammal., 1968, vol. 49, N 4, p. 527—534.

Bovet J. Displacement distance and guality of orientation in a homing experiment with deer mice *(Peromyscus maniculatus)*.— Can. J. Zool., 1972, vol. 50, N 6, p. 1830—1838.

Blair W. F. Population structure, social behaviour, and environmental relations of a natural population of beach mouse *(Peromyscus polionotus leucocephalis)*.— Univ. Michigan Lab. Vert. Biol. Contrib., 1951, vol. 48, 47 p.

Burt W. M. Territoriality and home range concepts as applied to mammals.— J. Mammal., 1943, vol. 24, N 3, p. 346—352.

Calhoun J. B., Casby J. U. Calculation of home range and density of small mammals.— US Public Health Monogr., 1958, vol. 55, 24 p.

Chelkowska H., Ryszkowski L. Causes of higher abundance estimate of small rodents at the edges of sampling area in forest ecosystems.— Ekol. Pol., Ser. A, 1967, vol. 15, N 37, p. 737—746.

Getz L. L. Home range, territoriality and movements of meadow voles.— J. Mammal., 1961, vol. 42, N 1, p. 24—36.

Getz L. L. Social structure and agressive behaviour in a population of *Microtus pennsylvanicus*.— J. Mammal., 1972, vol. 53, N 2, p. 310—317.

Hayne D. W. Two methods of estimating populations from trapping records.— J. Mammal., 1949, vol. 31, N 1, p. 26—39.

Janion M., Ryszkowski L., Wierzbowska T. Estimate of numberof rodents with variable probability of capture.— Acta theriol., 1968, vol. 13, p. 285—294.

Lay D. Ecology of the Opossum in Central Texas.— J. Mammal., 1940, vol. 21, N 3, p. 405—411.

MacNab B. K. Bioenergetics and the determination of home range size.— Amer. Natur., 1963, vol. 97, p. 133—140.

Mazurkiewicz M. Elliptical modification of the home range pattern.— Bull. Acad. Pol., CJ, 1969, vol. 2, N 17, p. 427—431.

Mazurkiewicz M. Shape, size and distribution of home ranges of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780).— Acta theriol., 1971, vol. 16, p. 23—60.

Murie M. Homing and orientation of deermice.— J. Mammal., 1963, vol. 44, N 3, p. 368—373.

Myllimäki A. Population ecology and its application to the control of the field vole, *Microtus agrestis*.— EPPO Publ., Ser. A, 1970, vol. 58, p. 27—48.

Pelikan J. The edge effect of the trapping area in estimates of numbers of small mammals.— Zool. Listy, 1968, vol. 17, p. 97—108.

Schwartz C. Home ranges of cottontail in Central Missouri.— J. Mammal., 1941, vol. 22, N 3, p. 388—392.

Spitz F. Zone de diplacement et domaine individual chez *Microtus arvalis* et d'autres misromammiferes.— In: Territ. et domaine vital, Masson et Cal. Paris, 1970, p. 91—95.

Stickel L. F. A comparison of certain methods of measuring home ranges of small mammals.— J. Mammal., 1954, vol. 35, N 1, p. 1—15.

Stickel L. F. *Peromyscus* ranges at high and low population densities.— J. Mammal., 1960, vol. 41, N 4, p. 507—515.

Švarc S. S., Bol'shakov V. N., Olenev V. G., Pjastolova O. A. Dynamics of populations of rodents from northern and mountainous geografical zones.— In: "Energy flow through small mammals' populations". Warszawa, PWN, 1969, p. 205—220.

Tanaka R. Truthfullness of the delimited-area concept of the home range in small mammals.— Kochi Women's Univ. Bull. (Nat. Sci. Ser.), 1963, vol. 11, p. 6—11.

Tanaka R. Investigations into the edge effect by use of capture-recapture data in a vole population.— Res. Populat., 1972, N 13, p. 127—151.

Tast J. Influence of the root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L.), in Northern Finland.— Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A, 4, Biol., 1968, vol. 136, p. 1—23.

Watts C. H. S. Long distance movements of Bank Voles and Wood Mice.— J. Zool., 1970, vol. 161, N 2, p. 247—256.

Whitney P. Population ecology of two sympatric species of Subarctic microtine rodents.— Ecol. Monogr., 1976, vol. 46, N 1, p. 85—104.

Wierzbowska T. Review of methods for estimating the parameters of the home range of small forest rodents from aspect of sample size.— Acta theriol., 1975, vol. 20, p. 3—22.

Zejda J. Movements and individual home ranges in a population of the water vole (*Arvicola terrestris* L.) on a pond.— Zool. Listy, 1972, vol. 21, N 2, p. 162—168.

Zejda J., Pelikan J. Movements and home ranges of some roents in lowland forest.— Zool. Listy, 1969, vol. 18, N 2, p. 203—212.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ · 1980

В. А. ЯСКИН

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ РЫЖИХ ПОЛЕВОК В «ОТКРЫТОМ ПОЛЕ»

Тест «открытого поля» (Hall, 1934) широко используется при изучении влияния генетических факторов и факторов среды на поведение мелких млекопитающих. Как правило, для таких исследований используются лабораторные животные. В последнее время этот метод стал применяться также для изучения поведенческих особенностей различных видов грызунов из природных популяций (Ведерников и др., 1974; Вигоров и др., 1976; Wilson и др., 1976). Мы выбрали тест «открытого поля» в качестве экспресс-метода для анализа поведения полевок одного вида, взятых из одной популяции, но в разные сезоны года. Идея проведения такого исследования была подсказана результатами ранее проведенной работы по экологической морфологии головного мозга полевок, в которой было выявлено существование закономерной сезонной изменчивости головного мозга, затрагивающей в первую очередь передние отделы мозга (Яскин, 1977а, 1978). В связи с этим цель настоящей работы состояла в том, чтобы проследить, в какой степени изменения морфологии переднего мозга полевок коррелируют с изменением поведения.

Материал и методика

«Открытым полем» служил плоский белый фанерный круг, расчерченный на квадраты со стороной 20 *см*. Диаметр круга — 120 *см*, высота жестяной стенки 30 *см*. Лампа мощностью 300 *Вт* была подвешена на высоте 150 *см* над центром круга.

Объектом исследования служили рыжие полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.), добытые в разные сезоны в Талицком районе Свердловской области. Зверьки отлавливались в одинаковых биотопах, в пойме р. Пышмы, на участке 10 *км*^{2}.

Перед опытом, в зависимости от времени поимки, полевки выдерживались поодиночке от 4 до 18 *ч*. Их испытание в «открытом поле» проводилось приблизительно в одно и то же время суток, с 12 до 16 *ч*.

Мерой двигательной активности животных служило коли-

Количество квадратов, пересеченных полевками за двухминутный тест

Время отлова	Возрастная группа	n	$M \pm m$	Пределы
1977 г.				
Апрель	Перезимовавшие («осенние», 1976 г.)	19	61,6±8,8	12—122
Июнь	То же	15	82,7±11,2	12—167
То же	Молодые «весенние»	24	87,1±9,7	20—157
Июль	Перезимовавшие	4	98,0	59—144
То же	Молодые «весенние»	44	80,2±10,3	8—199
Октябрь	То же	2	69,0	
То же	Молодые «осенние»	31	71,1±7,2	5—135
1978 г.				
Март	Перезимовавшие («осенние», 1977 г.)	19	50,1±6,8	4—99
Июнь—июль	То же	20	82,8±10,6	8—140
То же	Молодые «весенние»	34	78,0±8,8	7—183

чество квадратов, пересеченных за две минуты. Опыты проводились в неотапливаемом помещении, температура воздуха в котором была близка к средней температуре сезона.

По времени рождения полевки были разделены на две группы: 1) весенние полевки — зверьки, родившиеся весной и в первой половине лета, 2) осенние полевки — зверьки, родившиеся во второй половине лета и в сентябре. Различия морфофизиологических и экологических особенностей этих сезонных генераций полевок существенны (Шварц и др., 1964).

Результаты исследований и их обсуждение

Среднее для выборок число пересеченных квадратов за двухминутный тест приведено в таблице. Закономерных половых различий по этому показателю, возможно из-за недостаточной величины выборок, не было обнаружено; изменения активности самцов и самок по сезонам были однонаправленными, поэтому материал приводится безотносительно к полу.

Как видно из таблицы, двигательная активность в «открытом поле» у полевок весенних генераций в летние месяцы несколько выше, чем у одновозрастных полевок из осенних генераций. Двигательная активность «осенних» полевок понижается зимой. Так, в марте 1978 г. этот показатель был достоверно ниже ($P<0{,}05$), чем в октябре 1977 г. В апреле, в период весеннего скачка роста и начала размножения, двигательная активность была несколько выше. Максимальных значений величина двигательной активности полевок в «открытом поле» у перезимовавших зверьков осеннего времени рождения и у молодых полевок весенних генераций достигает в июне — июле.

Полученные данные характеризуют закономерные сезонные изменения двигательной активности рыжих полевок в «открытом поле». Насколько соответствует активность в «открытом поле» уровню двигательной активности в естественной среде, в данный период, в связи с отсутствием экспериментальных данных, определенно сказать нельзя. Уилсон с соавторами (Wilson и др., 1976) связывает различия поведения в «открытом поле» 12 видов мышевидных грызунов с их экологическими особенностями. В частности, относительно более низкая двигательная активность видов-зеленоядов — обитателей открытых биотопов, по сравнению с семеноядными лесными формами, связана, по мнению авторов, с различиями в их двигательной активности, обусловленными в свою очередь различиями в величине индивидуальных участков, необходимых для обеспечения достаточным количеством пищи.

Интересны в этой связи также данные Стеббинса и Меррита о зимнем снижении двигательной активности и интенсивности газообмена у незимнеспящих мелких грызунов (Stebbins, 1978; Merritt J. F., Merritt J. M., 1978).

Таким образом, прослеживается определенная корреляция между результатами полевых исследований и экспериментальными данными, приобретающими в связи с этим экологическую интерпретацию.

Утверждать наличие прямой связи локомоции зверьков в «открытом поле» с уровнем их двигательной активности в природе пока нет возможности, но на основании полученных данных мы можем говорить о сезонных изменениях определенного параметра высшей нервной деятельности полевок.

Полученные данные приобретают особый интерес при сопоставлении с результатами исследований по экологической морфологии мозга рыжих полевок из этой же популяции и полевок-экономок. Было показано (Яскин, 1977а, б, 1978), что головной мозг полевок осенней генерации, составляющей основную часть зимующей популяции, претерпевает в зимний период регрессию массы. Оказалось, что различные отделы мозга изменяются неодинаково. Наибольшую регрессию массы претерпевает филогенетически молодой отдел мозга — новая кора. В зимний период снижается также вес сухого мозга и происходят определенные цитоморфологические изменения в новой коре (Яскин, 1977а, 1978).

Таким образом, мы можем говорить о существовании параллельных сезонных изменений морфологических и функциональных особенностей центральной нервной системы полевок.

ЛИТЕРАТУРА

Ведерников Ю. П., Большаков В. Н., Сазыкин В. А., Позмогова В. П. Опыт изучения поведенческих реакций мелких грызунов в природных популяциях.— Экология, 1974, № 5, с. 83—85.

Вигоров Ю. Л., Большаков В. Н., Покровский А. В. Исследовательское и защитное поведение пяти видов полевок открытых и лесных биотопов.— В сб.: Групповое поведение животных (Доклады участников II Всесоюзной конференции по поведению животных). М.: Наука, 1976, с. 44—47.

Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А. и др. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов.— Ж. общ. биол., 1964, т. 25, № 6, с. 417—433.

Яскин В. А. О сезонных изменениях относительного и абсолютного веса отделов головного мозга полевки-экономки.— В сб.: Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1977а, с. 48—49.

Яскин В. А. Явление зимней депрессии массы мозга полевок.— В сб.: Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте. V Всесоюзная конференция по экологической физиологии, биохимии и морфологии, тезисы докладов. Фрунзе, 1977б, с. 171—172.

Яскин В. А. Изменение светового режима — один из факторов зимней депрессии массы мозга полевок.— В сб.: Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978, с. 47—48.

Hall C. S. Emotional behavior in the rat: I Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality.— J. Compar. Psychol., 1934, vol. 18, p. 385—403.

Merritt J. F., Merritt J. M. Population ecology and energy relationships of *Clethrionomys gapperi* in a Colorado subalpine forest.— J. Mammal, 1978, vol. 59, N 3, p. 576—598.

Stebbins L. L. Some aspects of owerwintering in *Peromyscus maniculatus*.— Can. J. Zool., 1978, vol. 56, N 3, p. 386—390.

Wilson R. C., Vacek T., Lanier D. L., Dewsbury D. A. Open-Field Behavior in Muroid Rodents.— Behav. Biol., 1976, vol. 17, N 4, p. 495—506.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ • 1980

Ю. М. МАЛАФЕЕВ

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ЗАЙЦА-БЕЛЯКА ПРИ ОТНОСИТЕЛЬНОМ УЧЕТЕ ЕГО ЧИСЛЕННОСТИ НА ЮЖНОМ ЯМАЛЕ

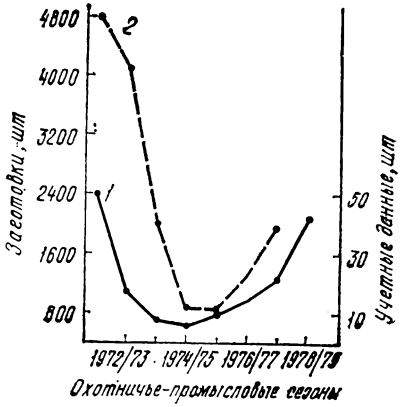
Исследование проводилось в пойме р. Хадытаяхи, расположенной в подзоне южной тундры и в северной подзоне лесотундры. Имеющийся здесь лес шириной от 2 до 5 *км* с преобладанием ели, лиственницы и березы представляет собой изолированный лесной массив. В этом районе для зайца-беляка характерно сосредоточение на хорошо обдуваемых береговых песчаных косах в период массового появления кровососущих насекомых. Часть зайцев в песчаных наносах роет наклонные норы небольших размеров[1]: 40—45 *см* в длину и 25—30 *см* в ширину, поэтому голова, прикрытая лапами, остается снаружи. Зайцы в таком положении подпускают близко. С увеличением численности кровососущих насекомых, количество нор возрастает, но в годы, не благоприятные для гнуса, норы могут вообще отсутствовать. Такое поведение зайцев-беляков и было положено в основу предлагаемого метода учета их численности.

Относительный учет зайца-беляка проводился в течение полевых сезонов 1971—1978 гг.[2] на тридцатикилометровом участке береговой линии реки от ее устья до стационара «Хадыта». Два наблюдателя на катере (на предельной скорости) слева и справа фиксировали всех встреченных зверьков. Как правило, учет проводился в трех и более повторностях; за окончательную относительную численность принималось только наибольшее количество встреченных животных. Лучшим временем проведения учета было утро или вечер, когда количество нападающих комаров максимально.

Полученные данные относительного учета зайца-беляка за семь лет (с 1971 по 1977 гг.) были сопоставлены с заготовками его шкурок в Ямало-Ненецком автономном округе (см. рису-

[1] Павлинин В. Н. Заяц-беляк (*Lepus timidus* L. 1758).— В сб.: Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 80. Свердловск, 1971, с. 75—106.

[2] Данные за 1973 и 1976 гг. заимствованы у сотрудников лаборатории энергетики биогеоценотических процессов Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР.



Данные относительного учета зайца-беляка в низовьях р. Хадытаяхи (*1*) и заготовок его в Ямало-Ненецком автономном округе (*2*).

нок). Приведенные на рисунке данные Уральского отделения ВНИИ охоты и звероводства свидетельствуют о том, что эти два показателя хорошо коррелируют между собой ($r=0{,}79$; $p<0{,}05$). Такая тесная связь данных относительного учета зайца-беляка с количеством его заготовок позволяет давать краткосрочные прогнозы добычи этих животных. Ориентировочный прогноз заготовок на промысловый сезон 1978—1979 гг., например, составлял 4—5 тыс. шкурок зайца (заготовки в этот сезон были запрещены). Эту цифру дает уравнение регрессии, предсказывающее уровень заготовок по данным летних наблюдений ($\hat{y}=820{,}2+81{,}32\,x$; $m_e=\pm 421{,}9$; $m_a=\pm 2{,}82$). Следует отметить, что настоящее уравнение не учитывает факторы среды, которые могут оказывать влияние на изменение численности зайца-беляка с лета до зимы, а поэтому приведенная цифра является приблизительной.

Для выяснения пола и репродукционных возможностей зайца-беляка в условиях Субарктики был произведен его пробный отстрел. Оказалось, что рекомендуемый метод относительного учета является избирательным на самок. Так, средний удельный вес их в выборках за шесть лет составлял 70% и колебался от 63 % в 1978 г. до 82 % в 1970 г. Только в 1974 и 1977 гг. в выборках преобладали самцы (соответственно 69 и 63%). Вскрытие самок показало, что все они были беременными. Среднее количество эмбрионов на одну самку за семь лет составляло 5,8 и колебалось от 4,7 (1974 г.) до 6,1 (1978 г.). По данным относительного учета и заготовок в 1974 г., наблюдалась депрессия численности зайца-беляка (см. рисунок). В этом же году среднее количество эмбрионов на одну самку было минимальным, а соотношение полов среди добытых животных было смещено в сторону самцов. Обычное преобладание самок при учетных работах связано с тем, что беременные животные менее подвижны. Поэтому они в большей степени подвергаются нападению комаров, мошки и ищут спасения от них на хорошо обдуваемых песчаных косах.

Изучение шкурок свежедобытых зверьков показало, что в области живота, тыльной стороны задних и передних лап и

холки иногда наблюдаются сплошные кровоподтеки от укусов кровососущих насекомых. По данным Н. В. Николаевой, в районе наших исследований средняя плотность только комаров в 1972 г. составляла[3] 677±76, в 1973 г.— 248±23, в 1974 г.— 348±52 *экз/м*^{2}. При этом не учитывались другие кровососущие двукрылые.

Таким образом, предлагаемый метод относительного учета зайца-беляка с моторной лодки является избирательным на самок и при правильном выборе сроков проведения учетных работ дает хорошие результаты, позволяющие делать краткосрочные прогнозы на текущий охотничий сезон. Необходимо подчеркнуть, что этот метод учета может быть использован только в ненаселенной местности, в условиях лесотундры.

---

[3] Николаева Н. В. Численность кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в лесных и тундровых биоценозах Южного Ямала.— Зоол. ж., 1978, т. 57, вып. 7, с. 1017—1023.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ 1980

Г. Ф. БОРИСКИН

РЕЗУЛЬТАТЫ ЗИМНИХ ТРОПЛЕНИЙ СУТОЧНОГО ХОДА ЛОСЯ В СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Все тропления проводились в феврале 1976 г. во всех основных стадиях обитания лосей по единой методике. Длина суточного хода определялась троплением одного и того же зверя в течение двух дней. Если в первый день в определенном типе угодий, занимающем довольно большую территорию, тропление свеженайденного следа лося проводили в «пяту», т. е. в обратном направлении по ходу зверя до утренней лежки, то во второй — уже по ходу лося от места начала тропления предыдущего дня до утренней лежки. Длина пути лося за сутки высчитывалась суммированием пройденного наблюдателем расстояния за два дня от утренней лежки лося в первый день и до лежки зверя утром во второй день тропления. Таким образом, был учтен ход лося за сутки. Места лежек и ход зверя определяли по свежести следов.

Такая методика, применяемая автором впервые, позволяет снижать вероятность вспугивания и тропления уже стронутого зверя.

При троплении, кроме типов угодий и основных стаций обитания, учитывали состояние кормовой базы, количество жировок (кормовых участков), число лежек. Погодные условия в период тропления были относительно одинаковыми, а снежный покров равномерным (температура воздуха от —10 до —20°С, высота снежного покрова 60—80 *см*). Места жировок на небольших участках в расчет длины суточного хода не принимались и фиксировались как кормовые участки. В подсчет не входили также утренние лежки лося, откуда он начинал передвижение после длительного отдыха.

Наблюдения в период тропления показали, что лоси в зимний период предпочитают угодья с хорошими кормовыми и защитными условиями. Животные в это время чаще всего обитают на зарастающих мелколесьем горах, вырубках и болотах, в смешанных и хвойных лесах, богатых подлеском, в молодых лесопосадках. В результате наблюдений нами выделено шесть видов

Характер суточной активности лося в различных стациях

Основные стации обитания	Колич. троплений	Средняя величина		
		длины суточного хода, *м*	числа лежек на одного лося	числа кормовых участков
Сосняки с подлеском и участками вырубок	18	5566	3	5
Смешанные леса . . .	34	5488	3	6
Заросшие вырубки . .	17	2310	4	5
Горно-таежные хвойные леса	5	1746	5	4
Кустарниковые болота .	10	1577	5	4
Сосновые лесопосадки .	6	1067	5	3
Среднее по стациям:	90*	3966	4,0	4,5

* Общее количество троплений по всем стациям.

основных стаций лося, где проводилось тропление (см. таблицу). Наблюдения показали, что длина суточного хода лосей зависит от типа стаций.

Наименьшая длина суточного хода лосей выявлена в сосновых лесопосадках (1067 *м*), которые характеризуются лучшими кормовыми и защитными условиями. Здесь зверь практически не передвигается в поисках пищи, а больше находится и перемещается по кормовому участку, где в большинстве случаев и отдыхает.

Хорошие кормовые и защитные условия характерны и для кустарниковых болот. В таких угодьях увеличение длины суточного хода до 1577 *м* обусловлено перемещением лося с кормовых участков до мест отдыха. Небольшую длину его суточного хода в горно-таежных хвойных лесах (1746 *м*) можно объяснить трудностью передвижения зверя по пересеченной местности в условиях глубоких снегов. Обычно лоси в таких угодьях занимают зимой постоянный участок с хорошими кормовыми условиями. Мало передвигается лось и на заросших вырубках, занимающих большие площади, где достаточно легкодоступных кормов. Густые заросли лиственных пород, преимущественно молодняки осины и березы, служат и надежным убежищем. Средняя длина суточного хода лося в таких стациях составляет 2310 *м*. Передвижения лося на вырубках на расстояние более 300 *м* не наблюдалось.

Более активны лоси, живущие зимой в смешанных лесах и в сосняках с участками вырубок. Длина суточного хода лосей в таких стациях превышает 5 тыс. *м*. Такие угодья наиболее под-

вержены хозяйственной деятельности человека (рубка леса, вывозка сена, охота и т. д.). Фактор беспокойства играет немалую роль в перемещениях лосей и их активности в течение суток. Передвижению лосей способствуют многочисленные дороги, просеки. Оказалось, что чем больше длина суточного хода лося, тем меньше число лежек и больше количество кормовых участков.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ 1980

Л. Д. ШЛЯПНИКОВ

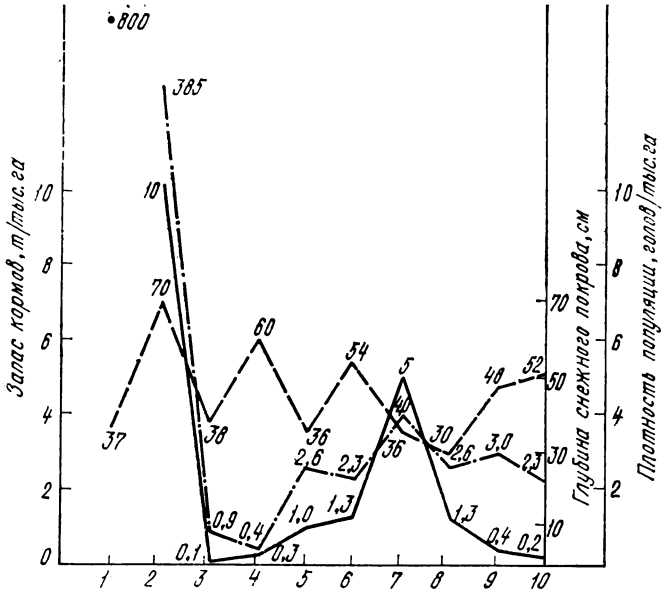
ПРИЧИНЫ ИЗМЕНЕНИЙ ЗИМНИХ МИГРАЦИЙ ЛОСЯ В ГОРНОЗАВОДСКОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕГО УРАЛА

На территории нашей страны ареал лося охватывает обширную площадь, что обеспечивает разнообразие угодий, в которых обитает это животное. Но для каждого времени года у этого зверя имеются свои места обитания. Их выбор определяется наличием кормов, особенно зимних, защитными условиями, толщиной снежного покрова и рядом других факторов. Смена сезонов заставляет лосей совершать длительные или кратковременные миграции и кочевки. На территории нашей страны такие миграции известны почти на всем ареале этого вида (Гептнер и др., 1961; Жирнов, 1967).

На Урале миграции лося давно привлекали внимание исследователей (Волегов, 1860; Сабанеев, 1871, 1874). Отмечалось, что летом звери передвигаются на северо-запад, в районы Перми, а зимой — на юго-восток, в менее снежные районы Верхотурья и Свердловска. Особенный размах миграции достигали на широте Нижнего Тагила, что позволяло местным жителям охотиться на лосей, загоняя их на лыжах по глубокому снегу и насту. Были случаи, когда двое охотников за одну неделю добывали более двадцати животных (Сабанеев, 1871).

Изменение площади лесов и состава древостоев, связанное с развитием горнозаводской промышленности, оказало влияние на миграции лося в этом регионе. Их объем постепенно сокращался, а местами на зарастающих вырубках в гарях животные стали держаться круглый год (Словцов, 1892). Особенно характерным это оказалось для горнозаводских районов Среднего Урала, в том числе и его притагильской части. Известные ранее для этих мест массовые миграции лося почти совершенно прекратились или животные стали перемещаться в пределах десяти-пятнадцати километров (Грюнер, 1950).

В целях выяснения закономерностей территориального размещения и характера перемещения лосей в регионе нами были выделены зимние стации этого зверя, характерные для горнозаводского Урала. К ним отнесены: 1) сосновые и смешанные молодняки; 2) средневозрастные хвойные и лиственные насажде-



Глубина снежного покрова, запас кормов и плотность популяции лося на зимних стациях в горнозаводских районах Среднего Урала.

Сплошная линия — плотность популяции; *штриховая* — глубина снежного покрова; *штрихпунктирная* — запас кормов.
1—10 — стации обитания: *1* — молодняк сосновый; *2* — молодняк смешанный; *3* — средневозрастные хвойные насаждения; *4* — средневозрастные лиственные насаждения; *5* — сосняк мшистый; *6* — сосняк заболоченный; *7* — темнохвойные мшистые; *8* — темнохвойные заболоченные; *9* — лиственные разнотравные; *10* — лиственные заболоченные.

ния; 3) спелые сосняки, мшистые и заболоченные; 4) спелые темнохвойные, мшистые и заболоченные; 5) спелые лиственные, разнотравные и заболоченные. В этих стациях был проведен зимний учет лося с одновременным определением запаса зимних древесно-веточных кормов. Параллельно замерялась глубина снежного покрова.

Учет животных был организован в феврале — марте 1978 г. и осуществлялся при помощи оклада и на маршрутах с одновременным проведением авиаучета (Бородин, 1940; Сапетин, Приклонский, 1967). В то же время методом произвольного выбора в каждой стации было заложено по 40 пробных площадок размером 10×10 *м* (Шляпников, 1978), на которых определялся (в граммах) годичный прирост побегов деревьев и кустарников, входящих в состав зимних древесно-веточных кормов лося в этом регионе. Пробы брались на высоте 1,0—2,5 *м*, т. е. в зоне вероятного скусывания побегов этим животным (Юргенсон, 1968). Показатели, полученные на отдельных площадках, сумми-

ровались, и выводились средние результаты запаса кормов на стации площадью 1 тыс. *га*.

Полученные данные о плотности популяции лося в каждой стации, запасе кормов и глубине снежного покрова (см. рисунок) показывают, что наибольшая плотность этого зверя отмечена в молодняках и темнохвойных насаждениях.

Обилие лося в молодняках можно объяснить высокой кормовой емкостью этих стаций, а в темнохвойных древостоях — не только достаточно высоким запасом кормов (главным образом за счет рябины), но и своеобразием микроклимата, который создается под пологом этих лесов и играет роль «шубы», предохраняющей животных от холодных зимних ветров и переохлаждения. Наименьшее число животных учтено в средневозрастных насаждениях, что связано с незначительным запасом кормов в этих стациях (см. рисунок).

Одновременно было отмечено, что высокая численность лося в молодняках совпадает с наибольшей глубиной снежного покрова. Последнее связано с тем, что глубина снежного покрова в исследуемом регионе не достигает критической для этого зверя величины — 90—100 см (Формозов, 1946; Жирнов, 1967; Калецкий, 1978) и не оказывает лимитирующего влияния на миграции лося.

Главную роль в зимнем стациальном распределении этих животных играют, таким образом, запасы кормов по стациям и наличие защитных условий. Этим объясняется формирование своеобразных лосиных «стойбищ», возникающих в местах, где зарастающие вырубки чередуются с недорубами темнохвойных насаждений. Сюда в течение осени и предзимья переходят звери из других стаций. Небольшие миграции лося одновременно обусловлены и тем, что общая численность этого животного в регионе еще незначительна, плотность распределения по зимним стациям еще не достигла предельной экологической (Киселев, Шляпников, 1978), что не приводит к перегрузке и истощению зимних пастбищ.

Но в последние годы размещение лосей по зимним стациям стало нарушаться в связи с появлением волка. Нами анализировалось данное обстоятельство на примере притагильской части Урала. До 1972 г. здесь волки не наблюдались, и лоси ежегодно подходили на зимние пастбища в районы Большого Урала, гор Еловой и Широкой, верховий рек Ашки, Бутона, Луковки и др. С 1973 г. отмечается появление волков в этих районах, особенно в районах лосиных «стойбищ». Ежегодно стали регистрироваться случаи нападения волков на лосей. Только в 1977 г. выявлено более 20 случаев таких нападений. В связи с этим лоси вынуждены откочевывать с богатых нажировочных мест ближе к человеческому жилью и занимать малокормные стации: средневозрастные насаждения и спелые березняки. В местах их вынужденных стоянок зимние пастбища оказываются полностью

вытравленными, и животные испытывают недостаток кормов, что в дальнейшем может привести к их истощению и снижению темпов роста популяции.

Изучение путей миграции и стациального распределения лосей имеет большое практическое значение. Результаты изучения учитывались при проведении последнего охотоустройства хозяйств, расположенных в горнозаводской части Среднего Урала. В границы хозяйств включались все стации лося, пути миграции, что исключало искусственный разрыв микропопуляций и создавало все условия для нормальной жизнедеятельности животных (Шварц, Павлинин, 1967).

ЛИТЕРАТУРА

Бородин Л. П. Учет, размещение и кормовая база лося в Окском заповеднике.— Труды Окского государственного заповедника. М., 1940, вып. 1, с. 129—149.

Волегов В. Звериный и рыбный промысел на Ростесском Урале.— Ж. охоты, 1860, т. 5, вып. 1, с. 11—18.

Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа, 1961, 776 с.

Грюнер А. Зимние миграции лося и снеговой покров в Висимском заповеднике.— Природа, 1950, № 11, с. 61.

Жирнов Л. В. Миграции лосей в европейской части СССР.— В сб.: Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1967, вып. 3, с. 80—104.

Калецкий А. А. Лось.— В сб.: Крупные хищники и копытные звери. М.: Лесная промышленность, 1978, с. 87—128.

Киселев А. А., Шляпников Л. Д. Запасы зимних кормов для лося, косули и зайца-беляка в горных районах Среднего Урала.— В сб.: Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала, ч. 3. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 27—28.

Сабанеев Л. Звериный промысел в России. СПб, 1871, с. 38—99.

Сабанеев Л. Позвоночные Среднего Урала. М., 1874, 204 с.

Сапетин Я. В., Приклонский С. Г. Пересчетный коэффициент маршрутного учета лосей.— В сб.: Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1967, вып. 3, с. 122—126.

Словцов И. Я. Позвоночные Тюменского округа. М., 1892, 41 с.

Формозов А. Н. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1946, 151 с.

Шварц С. С., Павлинин В. Н. Биологические основы охотничьего хозяйства Урала.— В сб.: Охрана природы на Урале, 1967, вып. 6. Свердловск: Урал. фил. АН СССР. Комиссия по охране природы, с. 129—142.

Шляпников Л. Д. Расчет оптимальной экологической плотности лося в Притагильском Урале и рациональная эксплуатация запасов.— В сб.: Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала, ч. 3. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 26—27.

Юргенсон П. Б. Охотничьи звери и птицы. М.: Лесная промышленность, 1968, 308 с.

СОДЕРЖАНИЕ

Л. С. Некрасова. Влияние света на поведение личинок двух видов кровососущих комаров, выращенных в условиях разной плотности 3

Л. С. Некрасова, Ю. Л. Вигоров. Экологические и видовые различия в реакциях бегства и дыхании личинок и куколок кровососущих комаров 8

Н. В. Николаева. Факторы, определяющие активность нападения кровососущих комаров на севере Западной Сибири 15

В. Г. Ищенко. Экологическая структура популяции и эффективность брачных хоров у малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul.) 27

В. С. Круглов. Термопреферендум и его роль в экологии головастиков остромордой лягушки 31

Н. Е. Зубцовский. Внутривидовые отношения и пространственная структура населения зяблика (*Fringilla coelebs* L.) и лесного конька (*Anthus trivialis* L.) в Ильменском заповеднике 36

В. К. Рябицев, М. Г. Головатин, В. В. Якименко. Территориальность воробьиных в условиях весеннего половодья и экспериментального изъятия самцов . . 49

Ю. Л. Вигоров. О видовых и экологических различиях ориентировочно-исследовательского поведения серии форм мелких грызунов 61

Ф. В. Кряжимский, Ю. М. Малафеев, Л. Н. Добринский. Некоторые особенности использования территории полевками-экономками в год их высокой численности на Южном Ямале 82

В. А. Яскин. Сезонные изменения двигательной активности рыжих полевок в «открытом поле» 92

Ю. М. Малафеев. Использование поведенческих особенностей зайца-беляка при относительном учете его численности на Южном Ямале 96

Г. Ф. Борискин. Результаты зимних троплений суточного хода лося в Свердловской области 99

Л. Д. Шляпников. Причины изменений зимних миграций лося в горнозаводской части Среднего Урала . . . 102

УДК 591.5+595.771

Влияние света на поведение личинок двух видов кровососущих комаров, выращенных в условиях разной плотности. Некрасова Л. С.— В кн.: Экологические аспекты поведения животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Изучалось влияние света на поведение личинок IV стадии развития кровососущих комаров *Aedes caspius dorsalis* и *Culex pipiens*, выращенных в условиях разной плотности. Показано, что при освещенности 500 *лк* (свет снизу) личинки комаров обоих видов предпочитали находиться на темной половине чашки Петри. Это можно объяснить реакцией фотокинеза. Личинки *A. c. dorsalis* избегали свет больше, чем *C. pipiens*. Особенно сильно данная реакция выражена у личинок *A. c. dorsalis*, выращенных в поселениях большой плотности (0,5 *экз/мл*). Предполагается, что избегание яркого света личинками кровососущих комаров — одно из приспособлений к условиям перенаселенности.

Табл. 2. Илл. 2. Библиогр. 8 назв.

УДК 591.5+595.771

Экологические и видовые различия в реакциях бегства и дыхании личинок и куколок кровососущих комаров. Некрасова Л. С., Вигоров Ю. Л.— В кн.: Экологические аспекты поведения животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Исследовался нырок опасности преимагинальных стадий кровососущих комаров как один из простых физиолого-поведенческих показателей, позволяющих оценить своеобразие и разнородность популяций разной плотности. Установлено, что нырок опасности личинок *Aedes caspius dorsalis*, выращенных в условиях малой плотности (0,05 *экз/мл*) более продолжителен, чем у личинок из поселений большой плотности (0,5 *экз/мл*). Обнаружены видовые различия комаров *A. c. dorsalis* и *Culex pipiens* по длительности и индивидуальной изменчивости нырка опасности куколок. Длительность первого нырка опасности куколок не коррелировала с весом тела. Предполагается, что она в большей мере связана с нейрофизиологическими механизмами и в меньшей — с интенсивностью обмена.

Табл. 1. Илл. 5. Библиогр. 8 назв.

УДК 591.5+595.771

Факторы, определяющие активность нападения кровососущих комаров на севере Западной Сибири. Николаева Н. В.— В кн.: Экологические аспекты поведения животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Обсуждаются результаты исследований, проведенных в 1972—1975 гг. на Южном Ямале и в долине р. Пура. Изучались сезонные изменения видового состава и численности нападающих самок в пойменном лесу. Показано, что количество нападающих комаров определяется не только исходной численностью популяции, но в значительной степени зависит от погодных условий сезона. Ведущим фактором является температурный режим, влияющий на сроки вылета из куколок и на синхронность гонотрофической активности. Отмеченные различия в агрессивности отдельных видов объясняются наличием автогенных форм и миграциями.

Табл. 2. Илл. 3. Библиогр. 30 назв.

УДК 591.5+598.1

Экологическая структура популяции и эффективность брачных хоров у малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul.) Ищенко В. Г.— В кн.: Экологические аспекты поведения животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Установлено, что в разных популяциях малоазиатской лягушки доля особей, зимующих в воде, различна. Формирование брачных пар в зимовальных водоемах приводит к тому, что в разных популяциях, как и в пространственных группировках в пределах одной популяции, количество самцов, имеющих шанс на спаривание весной, различно, и эффективность брачных хоров зависит от экологических условий, складывающихся в популяции.

Библиогр. 7 назв.

УДК 591.523+612.53

Термопреферендум и его роль в экологии головастиков остромордой лягушки. Круглов В. С.— В кн.: Экологические аспекты поведения животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Определены предпочитаемые температуры (термопреферендум) личинками остромордой лягушки 26—29-й стадий развития. Обсуждается роль термопреферендума в территориальном распределении головастиков. Предложен метод определения оптимальной температуры.

Табл. 1. Библиогр. 10 назв.

УДК 591.5+598.2

Внутривидовые отношения и пространственная структура населения зяблика *(Fringilla coelebs L.)* и лесного конька *(Anthus trivialis L.)* в Ильменском заповеднике. Зубцовский Н. Е.— В кн.: Экологические аспекты поведения животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

В гнездовые сезоны 1973—1976 гг. в лесных биотопах Ильменского заповедника изучалась пространственная структура населения зяблика и лесного конька, их внутривидовые отношения.

Гнездовое население этих видов пространственно неоднородно и расчленено на отдельные группы из нескольких особей. Начало групповых поселений закладывают самцы-основатели, прилетающие первыми. Они привлекают других самцов, которые занимают гнездовые участки в непосредственном соседстве с первыми. В пределах групповых поселений проявляется тенденция к упорядоченному, равномерному распределению гнездящихся пар. Размеры токовых территорий зяблика равнялись 0,55—0,82 *га*, лесного конька — 0,37 — 0,60 *га* и имели обратную зависимость от плотности гнездования. Защищаемый участок лесного конька развернут в горизонтальной плоскости. Зяблик проявляет агрессивность к самцу своего вида, оказавшемуся в пределах занятой территории как на поверхности почвы, так и в верхних ярусах леса. В сформировавшемся групповом поселении складываются специфические взаимоотношения: узнавание соседа, совместная защита территорий, общность кормовых территорий. Наряду с этим сохраняется длительная устойчивая агрессивность к чужим самцам, появляющимся в пределах занятых

территорий, в результате чего часть из них вынуждена занимать для гнездования другие местообитания.

Табл. 4. Илл. 3. Библиогр. 25 назв.

УДК 591.5+598.2

Территориальность воробьиных в условиях весеннего половодья и экспериментального изъятия самцов. Рябицев В. К., Головатин М. Г., Якименко В. В.— В кн.: Экологические аспекты поведения животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

В 1978 г. в пойменном лесу р. Хадытаяхи на Южном Ямале картировались демонстрируемые территории меченых самцов варакушек (*Luscinia svecica*), пеночек (*Phylloscopus trochilus, Ph. borealis, Ph. collybitus*), камышовок-барсучков (*Acrocephalus schoenobaenus*), овсянок-крошек (*Emberiza pusilla*) и юрков (*Fringilla montifringilla*). Из-за высокого половодья пеночки-веснички, овсянки-крошки и варакушки строили гнезда за пределами территорий самцов. Расположение территорий у весничек практически не изменилось, у овсянок-крошек изменилось незначительно. Территории варакушек были очень непостоянны, период токования — короток.

Проводилось экспериментальное изъятие территориальных самцов варакушек, пеночек-весничек, камышовок-барсучков, овсянок-крошек и юрков. Вселение новых самцов на освобожденные территории отмечено только у одного вида — юрка, у которого в данном районе был избыток готовых к размножению особей (и самцов, и самок). Отмечена демонстрация и защита территории самками юрка. Индивидуальные участки изученных видов были значительно больше территорий самцов.

Илл. 5. Библиогр. 18 назв.

УДК 591.524

О видовых и экологических различиях ориентировочно-исследовательского поведения серии форм мелких грызунов. Вигоров Ю. Л.— В кн.: Экологические аспекты поведения животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Тестом «открытого поля» сравнивали поведение в стрессирующих условиях 14 форм мелких грызунов пяти родов. По величине и соотношению горизонтальной и вертикальной активности, распределению локомоции во время опыта (6 *мин*) и ее индивидуальной изменчивости выявили градиенты форм и несколько групп грызунов, установили величины видовых и половых различий. Наименее подвижными оказались норвежские лемминги, красно-серые полевки, лесные и степные мышовки, наиболее активными — памирские, обыкновенные и снежные полевки. Наблюдались различия между группами видов рыжих и серых полевок. Наибольшей индивидуальной изменчивостью локомоции отличались тянь-шанские и степные мышовки, памирские, арчевые и красные полевки. Родовые различия по изменчивости поведения были заметны между серыми полевками, с одной стороны, норвежскими леммингами, рыжими полевками и мышовками, с другой.

Обсуждается соответствие полученных экспериментальных данных с известными сведениями об образе жизни испытанных грызунов (роющем и запасательном поведении, семеноядности, величине индивидуальных участков), а также с

морфологической изменчивостью и скоростью полового созревания.

Табл. 1. Илл. 5. Библиогр. 41 назв.

УДК 591.5+599.323.4

Некоторые особенности использования территории полевками-экономками в год их высокой численности на Южном Ямале. Кряжимский Ф. В., Малафеев Ю. М., Добринский Л. Н.— В кн.: Экологические аспекты поведения животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

В 1977 г. при высокой численности полевок-экономок (93—95 *экз/га*) определялись размеры индивидуальных участков и исследовалась устойчивость пространственного распределения этих животных. На экспериментальном участке пойменного луга (0,6 *га*) в течение двух суток было отловлено и выпущено на «чужих» территориях 53 меченых особи (95% населения участка). При повторных отловах оказалось, что на свои территории вернулось 38 зверьков (72%), из них 28 — в первые двое суток после «перемешивания» населения. Такая привязанность к своим участкам была характерна для всех грызунов, независимо от возрастных и половых различий. Размеры индивидуальных участков были невелики (в среднем 291 $м^2$) и зависели от веса животных (в особенности самцов); достоверных половых различий не обнаружено. Площади участков, определенные разными методами, различались, однако общие тенденции при сопоставлении разных групп сохранялись. Участки в наибольшей степени перекрывались у животных разного пола, а также у прибылых зверьков.

Табл. 3. Илл. 1. Библиогр. 55 назв.

УДК 591.5+591.481

Сезонные изменения двигательной активности рыжих полевок в «открытом поле». Яскин В. А.— В кн.: Экологические аспекты поведения животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Обнаружены закономерные сезонные изменения двигательной активности в «открытом поле» у рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus* Shreb.) из природных популяций. Обсуждается связь между сезонными изменениями поведения и морфологией переднего мозга полевок.

Табл. 1. Библиогр. 10 назв.

УДК 591.5+599.325

Использование поведенческих особенностей зайца-беляка при относительном учете его численности на Южном Ямале. Малафеев Ю. М.— В кн.: Экологические аспекты поведения животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

В условиях лесотундры Ямала при массовом появлении кровососущих насековых зайцы-беляки сосредоточиваются на хорошо обдуваемых песчаных косах. Эта поведенческая особенность использовалась для разработки метода относительного учета численности зайца-беляка с моторной лодки. Данные такого учета, собранные в течение 1971—1977 гг., хорошо коррелируют с данными о заготовках шкурок беляка в Ямало-Ненецком автономном округе, что позволяет рекомендовать разработанный метод для составления краткосрочных прогнозов заготовок этого вида.

Илл. 1. Библиогр. 2 назв.

УДК 591.5+599.735.3

Результаты зимних троплений суточного хода лося в Свердловской области. Борискин Г. Ф.— В кн.: Экологические аспекты поведения животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Приводятся результаты 90 троплений лося, проведенных в феврале 1976 г. в Свердловской области. Полученные данные позволили охарактеризовать суточную активность лося в зависимости от экологических условий. Оказалось, что средняя величина суточного хода составляла 3966 *м*, количество кормовых участков — 4,5, лежек — 4. Наименьшая длина суточного хода и наибольшее количество лежек наблюдались в стациях с хорошими кормовыми и защитными условиями (сосновые лесопосадки и кустарниковые болота). Для угодий, подверженных интенсивной хозяйственной деятельности человека, характерны наибольшие величины суточного хода и наименьшее количество лежек (сосняки с подлеском и участками вырубок, а также смешанные леса).

Табл. 1.

УДК 591.5+599.735.3

Причины изменений зимних миграций лося в горнозаводской части Среднего Урала. Шляпников Л. Д.— В кн.: Экологические аспекты поведения животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Вследствие усиленной эксплуатации лесов образуются новые типы угодий, обладающих высокими кормовыми и защитными свойствами для лося. В результате миграции этого вида либо резко сократились, либо прекратились полностью. Приводятся данные учета запаса кормов и распределения лосей по стациям.

Илл. 1. Библиогр. **15 назв.**

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Рекомендовано к изданию
Ученым советом Института
экологии растений и животных
и РИСО УНЦ АН СССР

Редактор **Н. И. Гладких**
Технический редактор
Н. Р. Рабинович
Обложка художника
М. Н. Гарипова
Корректоры **Е. М. Бородулина,**
В. С. Симакова

РИСО УНЦ № 988—16(80) Сдано в набор 8.10.79. Подписано к печати 18.06.80. НС 19329. Усл.-печ л. 7. Уч.-изд. л. 7,3. Формат $60\times90^{1}/_{16}$. Бумага типографская № 1. Тираж 700. Заказ 616. Цена 75 коп.

РИСО УНЦ АН СССР, Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91.

Типография изд-ва «Уральский рабочий», г. Свердловск, пр. Ленина, 49.