

Влияние гидрологических условий на внутривидовую конкуренцию, структуру поселений и воспроизводство у водяной полевки *Arvicola terrestris*

В. Ю. МУЗЫКА, Г. Г. НАЗАРОВА, М. А. ПОТАПОВ, О. Ф. ПОТАПОВА, В. И. ЕВСИКОВ

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: muzyk@ngs.ru

АННОТАЦИЯ

По результатам многолетнего мониторинга популяции водяной полевки, проводимого в Северной Барабе (Убинский р-н Новосибирской обл.), изучена связь между расходом воды р. Омь в районе проведения исследований, численностью популяции, ее сезонным изменением с мая по август, средним числом живых эмбрионов у перезимовавших самок и долей вступивших в размножение самок-сеголеток в разные годы.

Ключевые слова: *Arvicola terrestris*, Барабинская низменность, динамика численности популяции, обводненность, репродуктивный потенциал, внутривидовая конкуренция, популяционный гомеостаз.

В дискуссии о причинах, факторах и механизмах возникновения циклической популяционной динамики [1, 2] в современной экологии до сих пор не выработано единого мнения относительно роли внешних воздействий на реализацию биологического потенциала популяций, находящихся на различных фазах популяционного цикла [3]. Эффект внешних факторов опосредуется через индивидуальные физиологические и поведенческие реакции особей и обнаруживается на уровне локальных репродуктивных группировок, существующих в различающихся экологических условиях. Индивидуальная и “семейная” разнокачественность способствует поддержанию гомеостаза популяции.

Обширность ареала, выраженная динамика численности популяций, особенности образа жизни и большой объем накопленных сведений делают водяную полевку удобным объектом для решения теоретических вопросов в области популяционной экологии [4–6]. Как известно, популяции водяной полевки структурированы и состоят в сезон размножения из некоторого множества локальных поселений [7]. Гомеостаз популяции на фоне выраженных циклических колебаний численности и меняющихся факторов среды обеспечивается устойчивым на протяжении репродуктивного цикла существованием слагающих ее локальных поселений [8–10], занимающих участки территории, характеризующиеся разнокачественностью биотических и абиотических условий среды [11].

Воспроизводство в популяции и максимальная адаптация водяных полевок к значительным колебаниям емкости угодий обеспечиваются взаимодействием по принципу

Музыка Владимир Юрьевич
Назарова Галина Григорьевна
Потапов Михаил Анатольевич
Потапова Ольга Федоровна
Евсиков Вадим Иванович

обратной связи этологических и генетико-физиологических механизмов реализации адаптивного потенциала животных. При этом одним из “водителей ритма” популяционной динамики выступают изменения обводненности мест обитания [12, 13]. Однако до настоящего времени влияние изменчивости микроландшафтных и локальных гидрологических условий на популяционную структуру изучено недостаточно.

Цель настоящей работы – определить, как складывающиеся гидрологические условия влияют на внутривидовую конкуренцию, воспроизводство и изменение численности популяции водяной полевки, дифференциацию репродуктивных группировок по плотности и демографической структуре, т. е. структурно-функциональную устойчивость изучаемой популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе частично использованы данные начатого в 1980 г. комплексного исследования популяции водяной полевки *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758), обитающей в окрестностях дер. Лисьи Норки Убинского р-на Новосибирской обл. (55°50′ с. ш., 80°00′ в. д.). Многолетние гидрометеорологические данные получены от ГУ “Новосибирский ЦГМС-РСМЦ”. Поскольку расход воды малых рек Барабы может служить показателем уровня обводненности территории проведения исследований [14], в работе использованы показатели суммарного летнего стока и ежемесячного (май–июль) расхода воды р. Омь в районе гидропоста с. Крещенское Убинского р-на Новосибирской области. Индекс площади обводненных биотопов определяли по объему летнего стока, возведенного в степень 2/3.

Численность популяции определяли в майских и августовских отловах каждого года на эталонном участке с экспликацией на исследуемую территорию [15, 16]. Исходя из этих данных определяли прирост численности за сезон воспроизводства. Доля самцов в популяции в мае служила показателем уровня конкуренции между ними за репродуктивный ресурс. Доля самок в мае с учетом общепопуляционной численности позволила опреде-

лить плотность самок на 1 км² обследованной территории. Плотность самок, отнесенную к индексу площади обводненных биотопов, использовали для оценки напряженности конкуренции между ними за ресурсы жизнеобеспечения.

При изучении влияния локальных гидрологических условий на структуру поселений использованы данные за 1994, 1997, 1999, 2008 и 2009 гг. Болота – типичные места обитания водяной полевки – подвержены сезонным и межгодовым колебаниям гидрологического режима и в годы низкой обводненности бывают не заселены водяными полевками. Берега же постоянных водоемов (озер, ручьев, рек, проток и искусственных каналов) заселены репродуктивными группировками в разгар сезона размножения во все годы исследований [4]. Поэтому для получения сопоставимых данных за весь период исследований применяли отловы полевок в локальных поселениях вдоль береговой линии существующих на протяжении десятков лет искусственных мелиоративных каналов с помощью регулярно (через 10 м) расставленных “кулундинских” живоловок [17] в период интенсивного размножения (середина мая – начало июля).

Локальную плотность размножающихся животных в поселениях определяли как число репродуктивно активных животных на 100 м береговой линии [8, 18, 19]. По отклонению в большую или меньшую сторону от среднегодовых значений локальной плотности размножающихся особей каждое поселение относили к “плотным” или “разреженным”. Проанализированы данные по 318 особям из 26 локальных поселений. Параллельно по усредненным данным о глубине воды, измеренной в 0,5 м от уреза воды напротив установленных ловушек, для каждого поселения оценивали уровень его обводненности.

Отловленных полевок содержали в виварии при свободном доступе к воде и корму, естественном фотопериоде, температуре +15 ... +20 °С в индивидуальных клетках (0,4 × 0,4 × 0,4 м), снабженных сеном в качестве гнездового материала. Зверьков на следующий день после поимки тестировали в “открытом поле” и “риск-тесте” [18, 20, 21],

оценивая их эмоциональную реактивность. Индикатором высокой эмоциональной реактивности в 180-секундном тесте “открытого поля” служило наступление актов дефекации и уринации, а в “риск-тесте” – невыход на освещенную арену из затемненной стартовой камеры в течение 600 с испытания.

При вскрытии животных определяли их репродуктивное состояние, массу тела и внутренних органов. Полевков относили к зимовавшим и сеголеткам на основании экстерьерных характеристик и состояния репродуктивных органов. По следам размножения в яичниках и матке оценивали репродуктивные характеристики самок. Эмбриональные потери определяли как разность числа желтых тел в яичниках и живых эмбрионов в матке, отнесенную к числу желтых тел. По числу ран на внутренней стороне шкурок у самцов и самок оценивали интенсивность внутривидовых агрессивных взаимодействий [18, 22].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе влияния общей обводненности территории на численность исследуемой популяции выявлено, что прирост численности с мая по август коррелирует с величиной расхода воды *r*. Омь в районе проведения работ в мае ($r_{16} = +0,60, p < 0,01$), июне ($r_{16} = +0,67, p < 0,01$) и июле ($r_{16} = +0,47, p = 0,05$), что свидетельствует о зависимости темпов воспроизводства от климатических условий.

Плотность размножающихся особей в пределах локальных мест обитания во все годы исследований коррелирует с уровнем обводненности этих поселений, оцененной по средним значениям глубины водоемов ($r_{24} = +0,83, p < 0,05$), что согласуется с данными Завьялова и соавт. [10]. Однако в цитируемой работе приведены данные, полученные при изучении одного поселения в разные годы. Наши же данные отражают изменчивость между отдельными поселениями по обеспеченности их локальных группировок гидрологическим ресурсом. Подобно более крупным грызунам (ондатра, бобр), обитающим также в обводненных стациях и использующим воду как временное укрытие

от потенциальных врагов и хищников, водяная полевка в сезон размножения также нуждается в достаточной глубине воды в непосредственной близости от своего гнезда. Поэтому рельеф дна и уровень воды вдоль конкретного участка берега водоема определяют пригодность и привлекательность его для водяной полевки.

Согласно гипотезе Р. Остфельда [23], структуру пространственного распределения репродуктивных группировок формируют размножающиеся самки. Для обеспечения достаточными ресурсами (кормом, убежищами, пространством) им, как правило, необходимо владение определенными участками в пределах доступной территории [24, 25], поэтому среди репродуктивных самок водяной полевки возникает конкуренция за привлекательные, относительно более глубокие участки водоема вдоль береговой линии. Влияние погодных-климатических условий на репродуктивный потенциал популяции, таким образом, осуществляется через территориальную конкуренцию самок.

Как показали результаты наших исследований, чем большее число самок водяной полевки приходится на единицу площади обводненных биотопов, пригодных для размножения данного вида, тем большее число полученных в конкурентной борьбе ранений они получают ($r_{17} = +0,59, p = 0,007$; рис. 1).

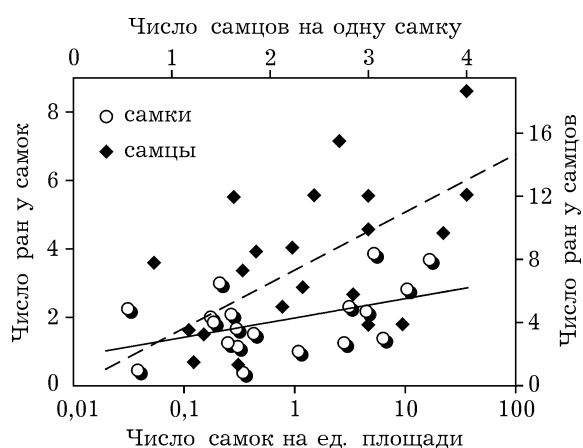


Рис. 1. Зависимость числа ран на шкурках самцов водяной полевки от числа самцов, приходящихся на одну самку среди зимовавших животных, и числа ран на шкурках зимовавших самок от числа самок, приходящихся на единицу площади обводненных биотопов

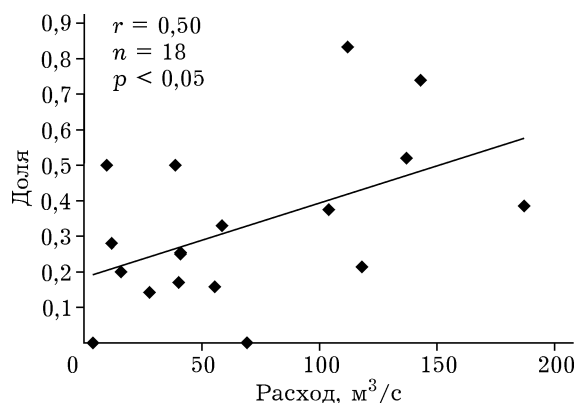


Рис. 2. Влияние расхода р. Оми в мае на долю созревших сеголетних самок

При этом усиление территориальной конкуренции приводит к снижению репродуктивного выхода: число ран у самок коррелирует с уровнем эмбриональных потерь ($r_{17} = +0,73, p < 0,001$).

Прирост численности популяции зависит от показателей плодовитости перезимовавших самок и участия в размножении сеголетних [26]. У водяных полевок, как и у других сезонно размножающихся грызунов, половой зрелости в сезон своего рождения достигают только самки, родившиеся не позднее июня [27]. Согласно полученным данным, интенсивность размножения особей следующей генерации зависит от климатических условий: чем выше уровень обводненности территории в мае, тем выше доля участвующих в размножении молодых самок (рис. 2).

В свою очередь самцы, в соответствии с гипотезой Р. Остфельда [23], конкурируют за доступ к “репродуктивному ресурсу”: число ран у них на шкурках зависит от уровня конкуренции за него, т. е. от числа самцов, приходящихся на одну самку среди репродуктивно-активных животных ($r_{19} = +0,53, p = 0,013$; см. рис. 1). В результате конкуренции самцы устанавливают жесткую структуру иерархических отношений, обеспечивающих поддержание стабильной локальной плотности в репродуктивных поселениях [8, 28]. При этом более крупные самцы-доминанты территориально располагаются в этих поселениях ближе к самкам, что обеспечивает им преимущественный доступ к последним [24, 28].

При исследовании локальных поселений получены сходные данные. Показано, что на частоту агрессивных контактов, т. е. на число ран на шкурках зимовавших самцов, влияет локальная плотность размножающихся полевок ($r_{27} = +0,63, p < 0,05$), предопределяющая уровень конкуренции самцов за репродуктивных самок. Показано при этом, что, чем выше локальная плотность размножающихся животных, тем выше репродуктивные кондиции зимовавших самцов. Масса визикул (семенных пузырьков) положительно связана с плотностью поселений ($r_{27} = +0,41, p < 0,05$). Если сопоставить это с тем, что склонные к доминированию самцы располагаются в локальных поселениях ближе к размножающимся самкам, а высокоранговые самцы обладают лучшими репродуктивными качествами [8, 29], то можно с достаточным основанием считать массу семенных пузырьков “предиктором” большей конкурентоспособности и адаптивной ценности самцов.

Ранее было показано, что при выраженных значительных колебаниях общей численности популяции средняя плотность размножающихся особей в пределах репродуктивных групп остается относительно стабильной [8]. В то же время между поселениями по данному показателю наблюдается внутригодовая изменчивость. При анализе таких параметров индивидуального поведения, как эмоциональная реактивность в “открытом поле” и “риск-тесте”, выявлены достоверные различия между поселениями с различной плотностью размножающихся особей. Так, в разреженных поселениях доля особей с высокой эмоциональной реактивностью больше, чем в поселениях с высокой плотностью (рис. 3). Известно, что эмоциональная реактивность является конституциональной характеристикой типа нервной системы [18] и положительно связана со стресс-реактивностью и обычно отрицательно (в зависимости от фазы численности) — со способностью самцов к занятию доминирующего положения в социальной иерархии [18]. Полученные результаты свидетельствуют о том, что особи с низкой эмоциональной реактивностью получают преимущества в конкуренции за предпочитаемые ме-

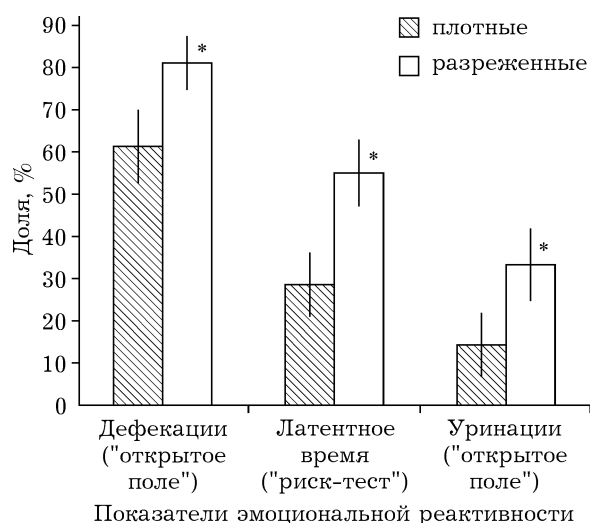


Рис. 3. Доля зимовавших полевок с высокой эмоциональной реактивностью в поселениях с разной локальной плотностью. * – $p < 0,01$, достоверные отличия между поселениями с разной плотностью

стообитания, в большей мере обеспеченные водой.

Сравнение возрастной структуры поселений с различной плотностью размножающихся особей впервые показало, что в поселениях с относительно низкой плотностью доля сеголетних зверьков, приходящихся на одну зимовавшую самку, превышает таковую в поселениях с высокой плотностью (соответственно 4,05 и 0,87). Полученный результат может отражать один из следующих процессов: 1) из поселений с высокой плотностью сеголетки вытесняются размножающимися особями, как ранее было предположено Н. Г. Соломоновым [30]; 2) перед родами из плотных поселений на более свободные участки обитания отселяются беременные самки [25, 31]; 3) сеголетние зверьки чаще погибают в плотных поселениях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Циклы численности водяной полевки связаны с колебаниями гидрологического режима, опосредующими обеспеченность животных пригодными станциями. При разных уровнях численности и обводненности наблюдается гетерогенность местообитаний по их пригодности и привлекательности для водяных

полевок, что, естественно, влияет на напряженность их внутривидовой конкуренции. Можно констатировать, что в Северной Барабе обводненность станций размножения влияет на локальную плотность размножающихся особей и прирост численности популяции водяной полевки.

Обводненность влияет на конкурентные отношения между самками, стремящимися занять наиболее обеспеченные гидрологическим ресурсом биотопы. При повышении локальной плотности размножающихся полевок между зимовавшими самцами возрастает конкуренция за репродуктивных самок, что приводит к увеличению числа агрессивных контактов. В поселениях с большей локальной плотностью преимущество получают самцы с лучшими репродуктивными кондициями, показателем которых может служить масса семенных пузырьков.

Локальные поселения с различающейся плотностью размножающихся полевок отличаются по возрастной структуре. Из поселений с большей плотностью беременные зимовавшие самки могут переселяться в менее плотные участки, чтобы обеспечить потомство необходимыми ресурсами. Что касается сеголетних зверьков, то они либо перемещаются из плотных поселений на свободные участки станций размножения, либо гибнут, либо выселяются в зимовочные станции и переходят к осеннему образу жизни.

Наличие локальных поселений с относительно низкой плотностью размножающихся особей может обеспечивать нормальное существование избыточному количеству особей, не принимающих непосредственного участия в воспроизводстве. При возникновении благоприятных условий самки-сеголетки могут вступать в размножение на новом месте и заменять выбывших из него зимовавших самок.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что погодно-климатические условия влияют на индивидуальные качества (репродуктивные характеристики, агрессивность) особей, а также дифференцируют репродуктивные группировки особей по плотности и демографической структуре. Емкость угодий водяной полевки находится в прямой зависимости от уровня обводненно-

сти территории. В свою очередь, различия поселений по локальной плотности в определенной мере гарантируют существование «резерва» репродуктивных особей, что обеспечивает поддержание популяционного гомеостаза.

Авторы благодарят сотрудников, принимавших в разные годы участие в исследованиях. Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 08-04-00732 и 09-04-01712), программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (проект № 23.6).

ЛИТЕРАТУРА

1. Роговин К. А., Мошкин М. П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68, № 4. С. 244–267.
2. Krebs C. J. Two complementary paradigms for analyzing population dynamics // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 2002. Vol. 357. P. 1211–1219.
3. Жигальский О. А. Регуляция численности в популяциях мелких млекопитающих // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: материалы 3-й Междунар. науч.-практ. конф. М., 2009. С. 362–364.
4. Пантелеев П. А. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. М.: Наука, 1968. 254 с.
5. Максимов А. А. Динамика численности // Водяная полевка. Образ вида. М.: Наука, 2001. С. 346–385.
6. Пантелеев П. А. Особенности образа жизни // Там же. С. 193–247.
7. Николаев А. С., Глотов И. Н., Ермаков Л. Н., Сергеев В. Е. Состояние популяции водяной крысы в Северной Барабе в 1966–1974 гг. // Вспышка размножения водяной крысы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. С. 64–74.
8. Евсиков В. И., Потапов М. А., Музыка В. Ю. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение II. Пространственно-этологическая структура популяции // Сиб. экол. журн. 1999. Т. 6, № 1. С. 69–77.
9. Евсиков В. И., Герлинская Л. А., Мошкин М. П., Музыка В. Ю., Назарова Г. Г., Овчинникова Л. Е., Потапов М. А., Рогов В. Г. Генетико-физиологические основы популяционного гомеостаза // Водяная полевка: Образ вида. М.: Наука, 2001. С. 386–411.
10. Завьялов Е. Л., Герлинская Л. А., Овчинникова Л. Е., Евсиков В. И. Стресс и территориальная организация локального поселения водяной полевки (*Arvicola terrestris*) // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 2. С. 242–251.
11. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
12. Максимов А. А. Размножение и изменения численности водяной крысы в различных ландшафтах Западной Сибири // Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1959. С. 71–121.
13. Евсиков В. И., Мошкин М. П. Динамика и гомеостаз природных популяций // Сиб. экол. журн. 1994. № 4. С. 331–346.
14. Максимов А. А., Понько В. А., Сытин А. Г. Смена фаз увлажненности Барабы (характеристика и прогноз). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 63 с.
15. Рогов В. Г. Динамика численности и демографические параметры популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в подтаежной зоне Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИСЭЖ СО РАН, 1999. 20 с.
16. Рогов В. Г., Потапов М. А., Евсиков В. И. Половая структура популяции водяной полевки *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae) в Западной Сибири // Зоол. журн. 1999. Т. 78, № 8. С. 979–986.
17. Барбаш Л. А., Фолитарек С. С., Леонов Ю. А. Новые живоловки на водяную крысу // Экология водяной крысы и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1971. С. 359–366.
18. Плюснин Ю. М. Этологическая структура популяции водяной полевки на разных фазах динамики численности: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: БИ СО АН СССР, 1985. 17 с.
19. Плюснин Ю. М., Евсиков В. И. Сезонные различия в социальной организации демов у водяной полевки // Экология. 1985. № 3. С. 47–55.
20. Бродхерст П. Л. Биометрический подход к анализу наследования поведения // Актуальные проблемы генетики поведения. М.: Наука, 1975. С. 39–58.
21. Плюснин Ю. М., Рогов В. Г. Исследовательская активность и иерархический ранг особей во флуктуирующей популяции водяной полевки // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1986. Вып. 1. С. 67–70.
22. Rose R. K. Levels of wounding in meadow vole *Microtus pennsylvanicus* // J. Mammal. 1979. Vol. 60. P. 37–45.
23. Кисинг Ф., Остфельд Р. Связи популяционной динамики и расселения мелких млекопитающих с изменениями сообществ в мозаичной среде: современное состояние и перспективы // Сиб. экол. журн. 1999. № 1. С. 15–22.
24. Евсиков В. И., Назарова Г. Г., Потапов М. А. Генетико-экологический мониторинг циклирующей популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) на юге Западной Сибири // Генетика. 1997. Т. 33, № 8. С. 1133–1143.
25. Stoddart D. M. Individual range, dispersion and dispersal in population of water vole (*Arvicola terrestris* L.) // J. Anim. Ecol. 1970. Vol. 39, N 2. P. 403–425.
26. Евсиков В. И., Назарова Г. Г., Рогов В. Г. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение I. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстного покрова, на разных фазах динамики численности популяции // Сиб. экол. журн. 1999. Т. 6, № 1. С. 59–68.
27. Назарова Г. Г., Евсиков В. И. Наступление половозрелости у водяных полевок зависит от физического состояния матери во время беременности // Докл. АН. 2007. Т. 412, № 4. С. 568–570.
28. Potapov M., Muzyka V. Ethological structure in the population cycle of the water vole, *Arvicola terrestris* L. // Pol. Ecol. Stud. 1994. Vol. 20, N 3–4. P. 427–430.

29. Evsikov V. I., Nazarova G. G., Potapov M. A. Female odor choice, male social rank, and sex ratio in the water vole // *Advances in the Biosciences: Chemical Signals in Vertebrates VII*. Oxford: Pergamon, 1994. Vol. 93. P. 303–307.
30. Соломонов Н. Г. Экология водяной полевки в Якутии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. 135 с.
31. Jeppsson B. Mating by pregnant water voles (*Arvicola terrestris*): A strategy to counter infanticide by males? // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1986. Vol. 19. P. 293–296.

Effect of Hydrological Conditions on the Intraspecific Competition, Structure of Settlements and Reproduction of the Water Vole *Arvicola terrestris*

V. Yu. MUZYKA, G. G. NAZAROVA, M. A. POTAPOV, O. F. POTAPOVA, V. I. EVSIKOV

*Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: muzyk@ngs.ru*

On the basis of the results of long-term monitoring of water vole populations in northern Baraba (Ubinskoye district of the Novosibirsk Region), a connection between water flow intensity in the Om river in the region under investigation, magnitude of population, its seasonal variations from May to August, average number of living embryos in over-wintered females and the fraction of young females of the current year entering reproduction for different years is investigated.

Key words: *Arvicola terrestris*, the Baraba lowland, dynamics of population magnitude, watering, reproductive potential, intraspecific competition, population homeostasis.