

К.А. Айрумян, С.Б. Папанян,
Л.А. Матевосян, С.А. Айвазян

ЭКОЛОГО-ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ
РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОЛЕВОК

Многолетнее изучение биологических, экологических и этологических особенностей полевок в модельных популяциях позволяет считать их организованными сообществами, способными четко реагировать на конкретные условия обитания и обеспечивать авторегуляцию плотности и внутренней структуры.

Из изучаемых видов полевок у общественной (*Microtus socialis* Pall.), обыкновенной (*Microtus arvalis* Pall.) и плоскогорной (*Microtus guentheri* Danf et Alst) можно обнаружить все критерии, присущие организованному сообществу. Всем видам свойственна сложная система коммуникации, в стабильных условиях популяция стремится к поддержанию постоянства состава и активно препятствует иммиграции из соседних популяций или подсадке особей своего вида. Для низкоранговых особей характерно пребывание в многоярусных плотных кучах, а доминирующие не только тяготеют к тесной близости, но и выполняют специфичную полезную работу, направленную на обеспечение оптимального состояния популяции. В то же время их общественное поведение отличается высокой пластичностью и может менять саму основу организации. Даже такие определяющие факторы как доминирование и территориальность могут иметь место как в очень жесткой форме, так и практически отсутствовать или, по крайней мере, не иметь внешних четких проявлений.

По особенностям поведения отличаются от них снежные полевки (*Microtus nivalis* Mart.) — их социальная организация значительно проще, семейные связи слабее, не отмечено взаимопомощи и здесь правильнее говорить о доминирующей группе особей, чем о

конкретном доминанте. Именно поэтому сравнение этих видов полевок представляет интерес с точки зрения выявления как общих, так и видоспецифичных особенностей поведения, определяющих половозрастную структуру и динамику численности популяций.

Обыкновенная полевка, наиболее массовый вид, в диапазоне высот от 600 до 3200 м н.у.м. населяет все стации. Ареал общественной полевки уже, и она является типичным представителем полнно-злаковых степей, полупустынь и смежных предгорий в пределах от 600 до 1400 м н.у.м. Плоскогорная полевка характеризуется узкоочаговым распространением, поселяясь в степях и лугостепях, и занимает высоты от 1400 до 1700 м н.у.м. Снежная имеет мозаичный ареал, встречается в нагромождениях камней, на высотах от 700 до 3815 м н.у.м.

Считается, что снежной полевке присуща относительно стабильная невысокая численность, а характерной особенностью обыкновенной полевки являются систематические всплески численности, прямо пропорциональные кормовым и погодным условиям. Изучение вопроса показывает, что прямая зависимость интенсивности размножения и общей численности от условий среды имеет место в популяциях с низкой плотностью и характерна, главным образом, для весеннего периода. После зимовки в популяциях остается незначительное число особей, которые, оказавшись в условиях благоприятных, получают возможность интенсивного размножения и успешного выращивания потомства. Однако нарастание численности прекращается задолго до ухудшения кормовых и прочих условий. Еще в начале лета, при бурной вегетации кормовых растений, благоприятной температуре и влажности, во многих популяциях прекращается рост численности и даже отмечается ее снижение. В то же время, осенью, при скудных кормах и непогоде, весьма часто имеет место новый подъем численности. Подобная картина характерна для популяций, функционирующих в условиях, когда наше вмешательство не нарушает самих поселений полевок и структур их популяций. В таких стациях динамика численности обыкновенных полевок практически аналогична таковой снежных и плоскогорных полевок и резко отличается от особенностей динамики своего же вида, обитающего в агроценозах. В последнем случае всплески численности действительно могут носить систематический характер, однако и они плохо увязываются с кормовым или температурным факторами.

В своих исследованиях мы задались целью изучить особенности динамики численности экологически различных видов полевок в модельных популяциях, получающих разнообразный корм и воду в избытке и содержащихся в благоприятных температурных условиях.

По затрагиваемым вопросам накопилось очень много данных, в

большинстве своем разноречивых, а нередко и взаимоисключающих. Во многом это связано с качественно различными условиями проведения экспериментов и их длительности. Как будет показано дальше, при всех прочих равных условиях и только из-за различной длительности эксперимента могут быть получены диаметрально противоположные данные. В связи с этим мы считаем необходимым несколько подробнее осветить методическую сторону вопроса.

Для содержания лабораторных популяций в виварии были подготовлены специальные боксы размерами 18,3 м²; 11,6 м²; 9,4 м² (6 шт.); 5,7 м² (8 шт.).

За 1972-1982 гг., для изучения влияния различных факторов орудь, было создано множество модельных популяций изучаемых видов. Однако для настоящего сообщения использованы лишь данные по контрольным популяциям, содержавшимся в относительно стабильных условиях, при избытке и разнообразии корма, воды, условий гнездования, благоприятных температур и при минимальном вмешательстве экспериментатора. Суммарное количество дней, в течение которых велись эти наблюдения, в том числе и круглосуточные, составило для обыкновенных полевых - 1933, общественных - 1237, плоскогорных - 2950 и снежных - 500 дней.

Зверьки маркировались отрезанием пальцев, согласно общепринятой методике, а также метились урзолом по принципу двоичной системы. При формировании популяций варьировались следующие параметры: время года, общее число изначальных особей и их половозрастной состав, происхождение (из рожденных в лаборатории или отловленных в поле) и район отлова. В качестве гнездовых домиков употреблялись прямоугольные деревянные конструкции 30х30х15 см с лазом, без пола и со съемной крышей, а в дальнейшем - из прозрачного оргстекла, тех же размеров и строения (рис. 1-2). Изменялось количество поилок, кормушек и домиков на единицу площади, а также их взаимное расположение. Бетонные полы боксов посыпались древесными опилками, в которых полевки прокладывали тропки, что значительно облегчало наблюдения. Для оперативной записи действий зверьков, особенно активных в период формирования групп, применялся магнитофон. Проводилась также кино- и фотосъемка отдельных особей и популяций в различных стадиях. Во всех вариантах и на всех видах полевых было показано, что популяция в процессе формирования проходит 4 фазы: фазу адаптации, при которой происходит освоение среды, за редкими исключениями отсутствует размножение, имеет место отход животных; фазу пика, которой присуще интенсивное размножение и минимальный отход животных; фазу депрессии, при которой отсутствует размножение и имеет место массовый отход; фазу регуляции, при которой поддер-



Рис. 1. Тип бокса снежных полевоек.

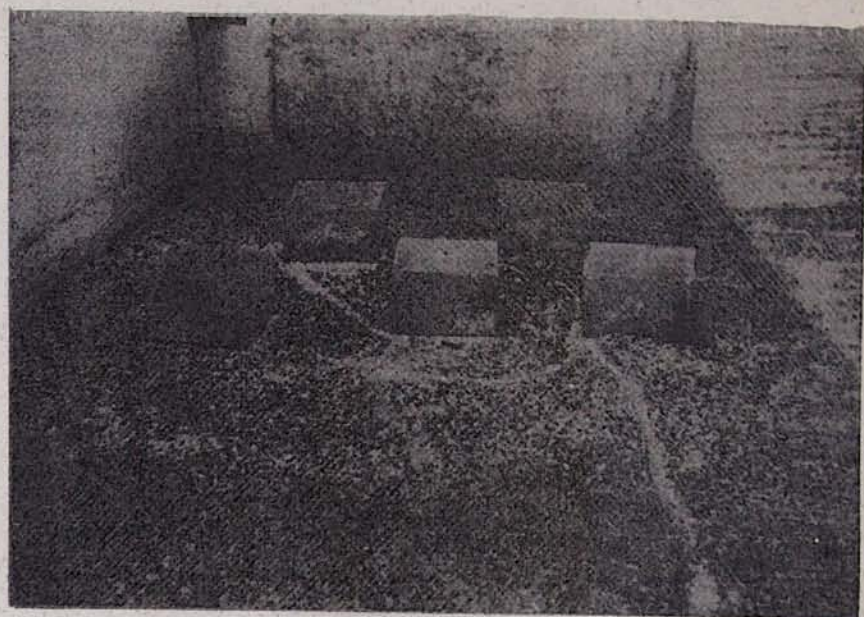


Рис. 2. Бокс с домиками из оргстекла.

живается оптимальная плотность и которую следует считать основной формой существования популяции. Первые три фазы ограничены во времени, последняя может быть бесконечной. Не укладываются в обычные рамки лишь случаи, в которых группы комплектовались из молодых особей сразу после гнездового периода. В этих вариантах растянутая фаза адаптации как бы сразу переходила в фазу регуляции, и в дальнейшем такие популяции, миновавшие жесткий отбор, оказывались менее жизнеспособными. Во всех случаях более четкая картина, с ярко выраженной динамикой поведения, наблюдалась при формировании групп из полевых особей сразу после отлова. Вся гамма особенностей социального поведения, сложная динамика внутри-популяционных отношений, высокая адаптационная пластичность и жизнеспособность популяции проявляется особенно полно и наглядно при формировании групп из большого числа особей.

Поскольку плоскогорная, обыкновенная и общественная полевки проявили весьма сходные особенности поведения, а дольше всех под наблюдением находилась плоскогорная полевка, одна из ее популяций, образованная из большого числа полевых особей, была избрана в качестве эталонной. Описывая условия формирования и дальнейшего функционирования этой популяции, мы, при наличии заслуживающих внимания отличий, будем приводить данные по другим видам. Такой подход позволит избежать как излишних повторов, так и чрезмерного обобщения эталогических особенностей изученных видов.

Для формирования этой популяции были использованы 23 самки и 14 самцов различных возрастных групп, отловленных из плодового сада и примыкающего к нему горного склона. После маркировки все 37 полевок были выпущены в бокс площадью около 10 м^2 (рис. 3). Полевки разбрелись по всей территории, и среди них сразу же выделился крупный самец (доминантом может стать и некрупный, но активный самец), приступивший к массовому террору, которого избежала лишь одна беременная самка. Значительная часть особей уступила ему всю территорию без боя и лишь пыталась найти место поукромнее. С этого дня и все последующее время основным местом их обитания стала крыша одного из домиков. Здесь они скапливались кучей, налезая друг на друга в три ряда, верхние беспрерывно сползали, пытались залезть вглубь кучи, и вся эта масса практически все время находилась в движении. Значительно меньшую группу составили полевки, пытающиеся отвоевать себе часть территории или хотя бы отдельные домики, но все их попытки заканчивались неудачей: доминант настигал их и выседал отовсюду (рис. 4). Эти полевки часто присоединялись к куче самых низкоранговых. Спустя сутки отношения в основном были определены: почти всю территорию

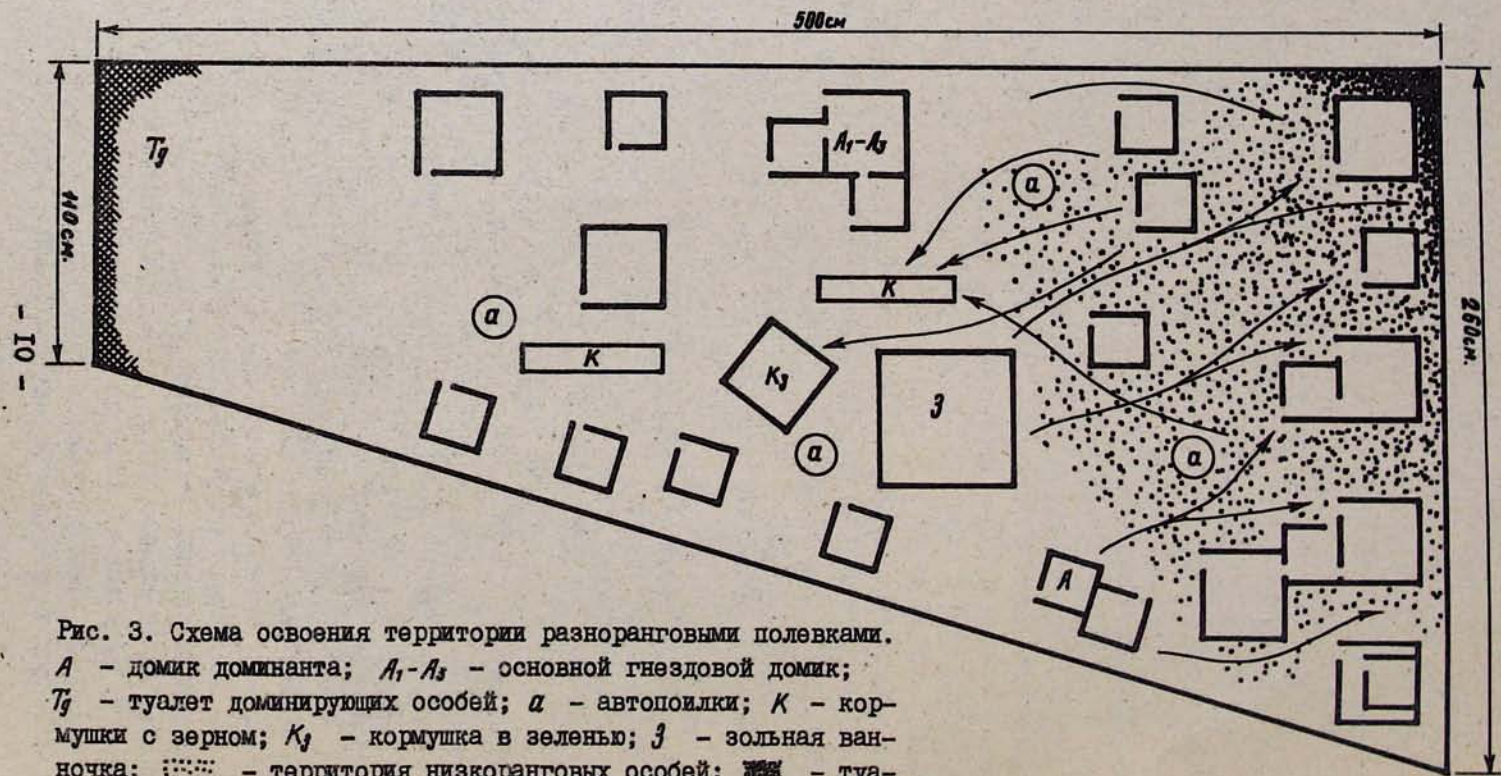


Рис. 3. Схема освоения территории разноранговыми полевками.
 A - домик доминанта; A_1-A_3 - основной гнездовой домик;
 T_g - туалет доминирующих особей; a - автопоилки; K - кормушки с зерном; K_z - кормушка в зеленью; $З$ - зольная ванночка; $\dots$ - территория низкоранговых особей; $\blacksquare$ - туалет низкоранговых особей.

занял доминирующий самец "А", на ней свободно себя чувствовала лишь одна беременная самка "А₁" и довольно часто и относительно далеко забегал лишь один самец размерами несколько меньше доминанта, всячески избегающий последнего. Все прочие полевки покидали место своего укрытия для коротких перебежек к ближней кормушке и, схватив одно-два зерна, даже при отсутствии преследования, в панике бросались в дальние углы или вновь взбирались на крышу. Доминант постоянно совершал обходы всех домиков, а разогнав полевок, устраивал засаду у кормушки. Первые дни эта кормушка стала основным местом его пребывания. Устав от преследования, он забирался в нее, размеренно и долго ел, а затем засыпал в верхнем углу. Опасливо подходящие полевки, едва дотянувшись до кормушки и увидев доминанта, в панике разбегались. При таком голодном режиме, постоянном стрессе и травмах представлялось, что полевки не протянут и несколько дней, однако массовый падеж начался лишь спустя месяц. Как выяснилось потом, способствовала этому различная суточная активность зверьков, стоящих на различных ступенях социальной иерархии.

На четвертые сутки доминант уже обхаживал двух самок, которые таскали траву в различные домики и строили гнезда. Лишь позже усилия всех трех сконцентрировались на одном домике, и в нем вскоре появилось гнездо. Этот домик оставался основным местом пребывания и размножения на протяжении всего периода существования группы. После отстройки гнезда доминант облюбовал себе отдельный домик, откуда навещался к самкам. Однако и последние часто заходили к нему и подолгу оставались там. Заслуживает внимания поведение самки "А₂". Первые три дня после отсадки ее можно было видеть как среди полевок, занявших низшую ступень, так и среди той немногочисленной группы, которая пыталась занять отдельные домики. Она, так же как и все, панически боялась доминанта и спасалась бегством. Однако, стоило ей войти в число избранных, тут же превратилась в весьма злостного и упорного преследователя. Большое упорство для входа в доминирующую группу проявила третья самка "А₃", которая изо дня в день все более и более проникала на их территорию. На 8-й день после отсадки зверьков она зашла слишком далеко и не успела вовремя скрыться при появлении доминанта. В последующие два дня она все чаще появлялась на территории и за это время умеренная агрессивность самца перешла в безразличие, а на II день они уже терлись носами и боками и стали затаскивать траву в один из новых домиков, но вскоре вся группа (3 самки и I самец) сконцентрировала все свои усилия на первоначально избранном домике, в котором уже были детеныши от самки "А₁". Так завершилось образование доминирующей группы, состоя-



Рис. 4. Выселение доминантом низкоранговых особей.



Рис. 5. Маркировка.

щей из 4-х особей, занявшей две трети всей территории, и, кроме того, совершавшей набеги на остальную территорию, на которой обитало 33 полевки. Из числа последних лишь несколько особей время от времени заходило ниже верхней кормушки. Эти особи составляли вторую промежуточную ступень между доминантами и низкоранговыми. Но и в самих группах ранги особей были неодинаковы. Так, в первой группе бесспорным доминантом был самец, ступенькой ниже стояли три его самки; во второй группе, хотя и не занимал доминирующего положения, но тем не менее отделился от остальных один самец "Б", затем шли один самец "В" и три самки "В₁", "В₂", "В₃", и лишь третью группу составляли 28 одинаково низких по рангу полевок "Г". Таким образом, всю иерархическую лестницу можно изобразить так: $\sigma^A \rightarrow \sigma^A_1 - A_3 \rightarrow \sigma^B \rightarrow \sigma^B_1 - B_3 \rightarrow Г$ (1100 и 1700). Помимо основной группы (А-А₃) долго совместно просуществовала пара В-В₁, но все ее попытки построить гнездо и закрепиться в одном из домиков пресекались доминантом. Интересно отметить, что при наличии большого количества половозрелых самок в группе I самец "Б" также обхаживал самку "В₁" и, рискуя быть атакованным, часто вращался вокруг самок А₁-А₃.

Степень агрессивности прямо пропорциональна занимаемому рангу: так, если самец "А" активно контролирует всю территорию, выгоняя полевок из всех домиков, в которых они пытаются обосноваться, то самец "В" атакует низкоранговых лишь в том случае, когда они пытаются проникнуть в занимаемый им домик.

В конечном итоге, из 23 самок в воспроизводящую группу вошли всего 3 самки, а потомство оставили лишь две из них. Остальные составляли как бы резерв популяции, способный подключиться в случае гибели особей основной группы. Заслуживает внимания то обстоятельство, что у всех видов полевок, независимо от начального количества особей, воспроизводство начинала группа, состоящая из I самца и 2-3 самок. Однако в зависимости от общего начального количества ссаживаемых зверьков менялся стереотип поведения. Самый сложный вариант формирования лабораторной популяции был описан выше. В самом простом, при совместном ссаживании 2-х самцов и 4-х самок или I самца с 2-3 самками, уничтожался второй самец и 1-2 самки. Многие из таких групп по своей конечной продуктивности и структуре популяции не отличались от вышеописанной. Однако из-за отсутствия резерва некоторые прерывали свое существование в случае гибели единственного самца.

Качественные различия начальной стадии формирования групп, помимо наличия или отсутствия резерва, заключалось в том, что в группах с большим числом зверьков размножение доминантов начиналось на фоне высокой агрессии, вызванной присутствием низкоран-

говых особей, и вскоре прерывалось, поскольку сразу же сильно возрастала плотность. В изначально однослойных группах размножение начиналось после изъятия "лишних" особей и длилось долго, практически до достижения той же максимальной плотности, какая была зарегистрирована в эталонной популяции. В результате, при одной и той же плотности, в первом случае мы имели генетически разнокачественную, а следовательно и более жизнеспособную популяцию, во втором — вся популяция состояла из потомков одного самца и двух самок. Отличались такие популяции общей активностью и четкостью проявления характерных особенностей поведения.

В эталонной группе, как уже было отмечено, особи группы "Т" в течение всего дня практически голодали, что, однако, не привело к скорому и массовому падежу. В дальнейшем, во время периодически повторяемых круглосуточных наблюдений было установлено, что доминирующая группа активна днем, а в вечерне-ночные часы лишь изредка выходит из домиков. Вынужденные отсиживать в течение дня низкоранговые максимально активны ночью. Именно в это время они получают возможность наестся, а днем подкрепляются во время небольших перебожков.

Обыкновенные полевки, независимо от ранга, наибольшую активность проявляют в светлую часть суток.

Ульрих и Кристиан (1980) также отмечают, что у обыкновенных полевок ночная активность составляет лишь 20% суточной активности. В связи с этим, проблема питания у них решается следующим образом: доминирующие особи едят реже, но подолгу, низкоранговые — часто, практически все время. Выбегая из-за укрытий, они хватают корм и съедают его где-либо в укромном месте. Иногда им удается не только наестся, но и запасти немного корма, однако эти кучки вскоре исчезают — низкоранговые съедают их во время наибольшей активности доминантов, препятствующих подходу к кормушкам.

Становлению иерархических отношений сопутствует разметка территории: между домиками, кормушками, поилками и туалетом, среди опилок прокладываются тропки. Наиболее важные из них поддерживаются в чистоте и активно метятся на всем протяжении. Весьма специфична форма метения тропки: доминант, опираясь лишь на передние лапки, волочит как бы парализованную заднюю часть туловища (брюшко и задние конечности) по цементной дорожке (рис. 5). С этого момента химический сигнал становится основным. Так, если расчищенную, но еще не маркированную тропку перегородить спичечным коробком, зверьки его вовремя заметят и обойдут; если же перегородка выставлена на меченой тропке, бегущий зверек сбивает ее головой. Доминирующий самец метит не только тропки и все жиз-

Ненно важные объекты местообитания, но также и избранных самок и детенышей, покидающих гнездо. Это совершается вышеприведенным способом. Можно наблюдать и обратную картину, когда самка подлезает под неподвижно стоящего самца, отрывая при этом его задние ноги от пола. Свежемаркированная самка производит на изгоев такой же эффект, как и сам доминирующий самец, обращая их в паническое бегство. Детеныши же, маркированные тем же самцом, не вызывают никакой паники, однако беспрепятственно могут расхаживать по всей территории.

Имеет место и груминг: время от времени самки поочередно или совместно передними лапками и зубами перебирают шерсть доминанта.

Наличие в группе посторонних особей побуждает доминанта чаще и тщательнее производить маркировку отдельных предметов, тропок, своих самок и детенышей, затрачивая на это и поддержание своего статуса значительно больше энергии и времени, чем доминанты упрощенных групп, которые в принципе производят все те же действия, но значительно реже, как-то вяло, скорее подчиняясь инстинкту, чем реальной необходимости. Видимо, различной затратой энергии можно объяснить тот факт, что доминирующие самцы структурно-сложных групп погибают раньше.

Иерархическая прослойка в популяции поддерживается и "запахом группы". Туалеты (рис. 6-7) полевки устраивают в углу боксов, причем испражнения и моча скапливаются не только на полу, но и образуют определенный слой на стенках. Часто можно видеть, как полевки из доминирующей группы, в том числе и молодежь, прижавшись к углу, вращательным движением задней части туловища как бы втирают в себя содержимое туалета. Эта процедура чаще продолжается в тех случаях, когда нет четко выраженного доминирующего самца. Туалеты низкоранговых особей располагаются в противоположном углу бокса, и не было отмечено, чтобы посещающие их зверьки пытались бы наносить на себя этот запах. Суть такого дифференцированного поведения разноранговых особей очевидна, хотя и не ясно, какой механизм его предопределяет. Заслуживает внимания и то обстоятельство, что на территории, занимаемой доминантами, вне туалетов фекалии почти отсутствуют, а в части, занимаемой низкоранговыми, они разбросаны по всей территории. Если в этом есть смысл, то, возможно, заключается он в рассредоточении запаха, затрудняющем поиски местопребывания полевки (рис. 8).

В отличие от плоскогорных, детеныши обыкновенных полевки, маркированные доминантом, производят на низкоранговых почти такой же эффект, как и маркированная самка. Другая отличительная



Рис. 6. Туалет доминантов.



Рис. 7. Туалет доминантов. Груминг.

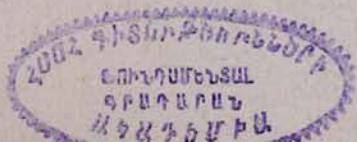
особенность поведения заключается в том, что у обыкновенных полевок груминг совершается и среди низкоранговых особей.

У снежных полевок нет четко различимых и специально проложенных тропок, которые они старались бы поддерживать в чистоте или, тем более, маркировать на всем протяжении. Не очень часто приходилось наблюдать маркировку отдельных домиков, крупных камней и прочих выступающих предметов. Туалет доминирующей группы был устроен в домике, непосредственно соприкасающемся с гнездовым, а туалет низкоранговых располагался в двух дальних углах бокса.

Отсутствие тропок и сплошной маркировки территории предопределили естественные условия обитания снежных полевок. В навалах камней, среди которых зверьки передвигаются, перепрыгивая с одного на другой, маркировка основного направления движения, если она вообще производится, может быть сравнена с пунктиром, однако наиболее вероятно, что маркируются лишь отдельные камни.

В целом, по крайней мере для трех видов полевок, основную коммуникативную роль играют химические сигналы. Звуковая информация, по-видимому, имеет подчиненное значение — в основном это писк, издаваемый детенышами и не всегда преследуемой особью. Однако приходилось наблюдать, как члены доминирующей группы — самец, самки и их потомки вдруг, практически одновременно, выходили из разных домиков и собирались на одной из кормушек. Можно допустить, что полевки пользуются звуковой сигнализацией, диапазон которой вне нашего восприятия. На существенное значение звуковых сигналов у полевок указывает Johst (1973) и Темброк (1977).

Довольно сложную форму поведения демонстрируют доминирующие самки. Как было отмечено, в эталонной группе их было 3. Дважды размножалась одна, один раз — вторая, а третья, все время оставаясь в доминирующей группе, так и не дала приплода. В других лабораторных популяциях отмечалась аналогичная картина. В начале можно было предположить, что доминирующие, но не размножающиеся самки выполняют лишь роль резервных на случай гибели основной. В дальнейшем оказалось, что их функция не только в этом. Они принимают самое активное участие в охране территории, при постройке гнезда и защите новорожденных. Приведем один из многих примеров, свидетельствующих о сложных, согласованных и целенаправленных действиях доминирующих самок. Во время проверки домиков нами была спутнута кормящая самка "А₁". Она выбежала из него и занялась обследованием прилегающих домиков. Облюбовав один из них, стала затаскивать туда траву и строить гнездо. Закончив эту работу, забралась в кормушку, наелась и только после этого вошла в гнездовой домик и приступила к перетаскиванию детенышей, то есть имело место не паническое бегство с детенышами, продиктованное





**Рис. 8. Фекалии на территории низкоранговых по-
левок.**

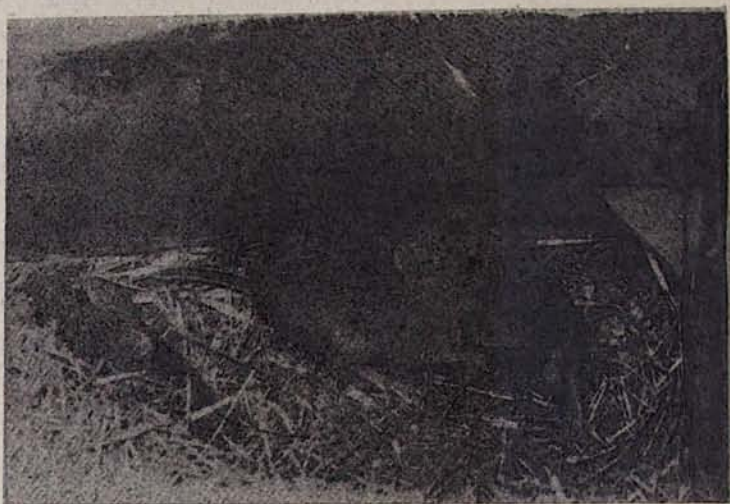


Рис. 9. Перетаскивание детенышей из гнезда.

инстинктом сохранения потомства, а целенаправленное поведение с отсроченной реакцией (решение переселиться — выбор нового жилья — постройка гнезда — отдых — кормажка — само переселение). На писк перетаскиваемых детенышей опасливо стали собираться низкоранговые особи, которые не преминули бы полакомиться детенышем, если бы он был обретен самкой или оставлен без присмотра в новом, еще не маркированном домике. Однако на писк и общую возню среагировали самки "А₂" и "А₃", находящиеся в другом конце бокса, вмиг разогнали всех низкоранговых и устроили постоянное патрулирование на всем пути следования самки "А₁" от основного гнездового домика до вновь избранного. Перетаскивая всех детенышей, "А₁" пошла кормиться, а самки "А₂" и "А₃" стали поочередно затаскивать траву и за короткое время достроили гнездо, не забывая при этом обеспечивать охрану домика. Расползающихся пятидневных детенышей одна из самок затаскивала обратно. Переселение было закончено довольно быстро, основная паника прошла; лишь вокруг нового жилья, соблюдая безопасную дистанцию, крутилось 5-8 полёвок, привлекаемых писком детенышей. Все это время доминирующий самец провел в своем домике. Выйдя, вначале неспеша, направился к бывшему гнездовому домику, выбежал из него и сразу направился в сторону нового. По дороге напал на низкоранговых, гонял их долго и зло и, лишь когда почти все струдились на крыше одного из домиков, направился к новому жилью. Он обследовал домик, в котором находились детеныши и все три самки, натаскал траву, почти забив её входное отверстие, и ушел к себе. Первоначальное жилье представляло собой сообщающиеся друг с другом лазами три домика, было расположено в центре бокса и в непосредственной близости от кормушек. Новый "однокомнатный" домик был расположен в непосредственной близости от местобитаний низкоранговых особей, что постоянно создавало напряженную обстановку. Начиная со второго дня самки, а затем и самец, приступили к обследованию других домиков, начали затаскивать траву, бросали недостроенные гнезда в одном, проделывали то же самое в других домиках, и, наконец, на шестой день после переселения вновь вернулись в старое жилище, в котором усилиями всех взрослых членов вскоре был наведен полный порядок.

Тяготение к старому гнездовому домику после вынужденного ухода из него было отмечено для всех изученных видов. Однако само бегство и переселение происходит по-разному не только в зависимости от вида, но, по-видимому, и от индивидуальных особенностей самок. Так, например, часто приходилось наблюдать, как кормящие обыкновенные полёвки, будучи испугнуты, не выбегали из домика, а, выхватив детеныша из гнездовой ямки, пытались спрятать

его там же, в углу домика или под подстилкой (рис. 9). В других случаях детеныши переносились в соседний домик без всякой предварительной подготовки.

Сложную форму поведения при перетаскивании детенышей проявили общественные полевки. Вспугнутая самка для переселения избрала дальний домик и бегала к нему с детенышем по старой длинной тропке. Находящийся там же самец моментально проложил новую короткую тропку, которой сразу же воспользовалась самка и перетаскала остальных детенышей.

В домиках общественных полевок скапливаются особи разных возрастов и пола, образуя плотную кучу. Из-под нее часто выползают малыши гнездового возраста, которые вскоре, вероятно переохладившись, начинают пищать. На этот писк реагируют взрослые особи, чаще самец, который, вытянувшись, осторожно подхватывает малыша и помещает его в центр кучи.

Общим для обыкновенных, плоскогорных и общественных полевок является участие в перетаскивании и охране детенышей, кроме лактирующих самок, других половозрелых самок, самцов и молодых, едва вышедших из гнездового возраста.

Снежные полевки не образуют совместных гнезд: в случае одновременных родов самки занимают различные домики. В отличие от трех других видов они не собираются группами в одном домике или в общей куче. Если не считать самку с приплодом, чаще всего снежные полевки живут парами — самка с самцом или две самки, двух самцов в домике мы не отмечали. Беременные самки снежных полевок проявляют высокую агрессивность не только по отношению к самцу, но и к самкам. Будущая мать сама выбирает себе домик, сама и строит гнездо. За 2-3 дня перед родами агрессивность самки снижается, она находится рядом с самцом, а сразу после родов спаривается с ним. После спаривания самка выгоняет самца из гнезда и в дальнейшем ни его, ни самок не выпускает в него. Основное время роженица проводит в гнезде с детенышами, кормится редко, чаще — в вечерние часы, и сильно теряет в весе. Первая реакция обеспокоенной кормящей самки — не бегство, а нападение.

Существенное различие поведения беременной и лактирующей снежной полевки от других видов полевок можно объяснить особенностями местообитаний. В нагромождениях огромных камней гнездо довольно надежно защищено от всевозможных факторов беспокойства, и вряд ли возникает необходимость в срочной смене гнезда или перетаскивании детенышей. Напротив, строительство совместных гнезд и скопление большого числа особей усилило бы групповой запах и привлекло бы хищников.

Подростки и преждевременно выползающие детенышей самки тут же

затаскивают обратно. В возрасте 20-25 дней молодые уже отходят далеко от гнезда, сами же и возвращаются, однако время от времени, без видимых на то причин, их вылавливает мать или одна из "нянек" и затаскивает в домик. В то же время отмечено, что молодой этого возраста уже сам ухаживает за детенышами, родившимися в том же гнезде (это не обязательно братья и сестры), и, в частности, затаскивают или перетаскивают новорожденных. Особенно четко эта особенность поведения отмечена у общественных и обыкновенных полёвок.

Отличить полёвок, занимающих полирные ступени иерархии, довольно просто. У низкоранговых шерсть взъерошена и как бы не в меру саленная, движения нервно-быстрые и неопределенные, тело отчасти поджарое. Так же резко различается и территория, занимаемая ими: нет тропок, нет законченных гнезд, полностью отсутствуют кормовые запасы.

Интересно отметить, что несмотря на то, что наши контрольные группы в течение многих лет получали разнообразный и обильный корм, как основатели популяций, так и их дальние потомки сохраняли инстинкт запасания корма. Отдельные домики забивались до крыш зерном, хлебными корками, мучными шариками и т.д. Время от времени эти запасы выгребались наружу, перемешивались и вновь заносились. Для изучения цветового зрения нами выкладывались специально приготовленные мучные шарики. Часть из них, оставленная в помещении с полёвками, но недоступная им, спустя несколько дней заплесневеда; те же, что были выложены в кормушку и затем запасены полёвками, подсохли и пролежали много месяцев. Возможно, хорошая сохранность запасов не ограничивается только их механической переработкой и проветриванием, поскольку шарики в обоих случаях имели свободный доступ воздуха, а определенные выделения полёвок имеют бактерицидные свойства.

Спустя месяц эволюционная ситуация в модельной популяции стала меняться. Доминант стал реже посещать своих самок, чем сразу воспользовался самец "Б", стоявший ступенькой ниже доминанта. Он по несколько часов проводил в домике с самками и детенышами, не причиняя вреда последним, заходил в самые отдаленные уголки бокса. Оказавшись в поле зрения доминанта, подвергался лишь короткой атаке. В целом доминант стал меньше гоняться по всему боксу, больше времени отлеживался в домике, но зато, поймав кого-либо, задавал беспощадную трепку. Ловил он полёвок главным образом в домиках и устраивая засады на самых оживленных маршрутах. Неоднократно было подмечено, что, атакуя наиболее активных самцов, более быстроногих, чем он, доминант шел не в угон, а наперерез, настигая их у домика, в котором они чаще всего обитали. Здесь мо-

тут быть допущены два варианта: либо имела место экстраполяция траектории движения преследуемых, либо доминант отличал этих самцов из общей массы и знал их местобитание. Если в начале становления отношений многочисленные атаки доминанта заканчивались не более чем укусами, то теперь, в результате отдельных нападений, оставались загрызанные полевки, причем в этом стали принимать участие и некоторые из его сыновей. Одной из первых жертв стал самец "Б" — основной претендент в доминанты. Массовая резня была устроена спустя 6 месяцев: в одном домике было загрызано 4 полевки, в другом — 8, в третьем — 1. В результате за этот период из полевых особей было уничтожено 18 самок и 12 самцов, а из рожденных в лаборатории — 8 самцов и 1 самка, всего 39 зверьков. Осталось 15 полевок, эта численность оказалась минимальной, и с ее установлением закончились первые 3 фазы — адаптации, пика и депрессии. Агрессия практически затухла, зверьки почти равномерно расселились по боксу, территория которого теперь выглядела единой, с общей сетью тропок, с равномерно используемыми кормушками и поилками, активность зверьков наближалась преимущественно днем. После более чем 4-х-месячного спада зверьки приступили к размножению. Следует подчеркнуть, что как в этом, так и во всех других случаях ни длительность, ни глубина депрессии не были связаны ни с сезоном года, ни с количеством или качеством корма. В то же время, независимо от максимальной численности, достигнутой к концу пика, к концу депрессии во всех группах оставалось относительно одинаковое количество зверьков или, по крайней мере, самок, и последующую, основную фазу популяции начинали фактически с одинаковых исходных, что говорит о существовании весьма сходных закономерностей формирования популяций у разных видов полевок.

Существует множество теорий, пытающихся объяснить причины спада численности или постепенного вымирания отдельных популяций.

Ю.Т.Артёмьев (1980) считает, что наиболее плодовитая часть популяций грызунов в среднем оставляет потомков на 20% больше малоплодовитой и, поскольку наименее жизнеспособны потомки наиболее плодовитых особей, со временем (спустя 5 поколений) популяция утрачивает прежнюю жизнеспособность и устойчивость к влиянию неблагоприятных факторов среды, что и приводит к вымиранию значительной части особей.

В модальной популяции мы провели оценку конечной продуктивности самок в зависимости от их плодовитости. В одну группу вошли самки, давшие менее 10 детенышей (малоплодовитые), в другую — более 20 (плодовитые). Дальнейший анализ показал, что в среднем малоплодовитая самка доводит до половозрелости всего 1,7% детены-

шей, из коих лишь 0,6% составляют самки, принимающие участие в дальнейшем воспроизводстве.

Плодовитые оказываются и более результативными: в среднем на самку приходится 6,3% детенышей, доведенных до половозрелости и 2,5% продуцирующих самок. Этого и следовало ожидать, поскольку возможность интенсивного размножения получают самки, составляющие элиту популяции, прошедшие жесткий отбор и наиболее приспособленные к конкретным условиям существования, а потому как они, так и их потомки должны обладать повышенной жизнеспособностью.

Депрессию популяции часто объясняют и отрицательным воздействием инбридинга. В этой связи стоит обратить внимание на весьма важную особенность. Несмотря на то, что доминирующий самец третирует всех остальных самцов и охраняет избранных самок, никогда нельзя с уверенностью назвать отца любого приплода, поскольку самки часто, и особенно в ночное время, когда доминант пасивен, допускают к себе, и даже в домик с детенышами, других самцов. Поэтому, даже если к началу основной фазы остаются лишь избранные самки с приплодом и доминирующий самец, не следует предполагать генетического однообразия группы и, отсюда, последующие спады численности или затухание популяции приписывать инбридингу. Кроме этологической стороны вопроса, достаточным основанием сказанному служит тот факт, что в фазе пика нарастание численности идет за счет не родственных друг другу животных, а их потомство, за редким исключением, еще не успевает включиться в воспроизводство, следовательно, здесь не может быть и речи о близкородственном скрещивании и его пагубном влиянии на популяцию. Тем не менее, после бурного всплеска, при сохранении всех оптимальных условий среды, идет резкий спад численности животных. В фазе регуляции, длящейся неопределенно долго, в воспроизводстве включаются потомки различных поколений, что не исключает и близкородственных скрещиваний, однако, за все время ее существования не отмечается спада, по резкости и длительности аналогичного фазе депрессии. Более того, в период стабильной численности и даже ее спада можно стимулировать размножение и значительно повысить численность животных снижением концентрации запахов, образующихся от накапливаемых продуктов жизнедеятельности. Простая расчистка туалетов и территории от старой подстилки, по-видимому, создает впечатление низкой плотности, что в считанные часы изменяет поведение животных: возобновляются исследовательская и половая активность, самки приступают к ремонту и строительству гнезд и т.д. Следующее вслед за этим появление потомства должно убедить в несостоятельности генетического объяснения (Галактионов и др., 1979) пульсаций численности и полного затухания популяций мышевидных грызунов.

К генетическому объяснению депрессии популяции обычно прибегают в тех случаях, когда она имеет место при наличии благоприятных условий среды (температуры, количества и качества корма и т.д.), а подобных фактов накапливается все больше и больше. Т.С. Гладкина (1976), например, пришла к выводу, что доля внешней среды в динамике численности обыкновенной полевки колеблется в пределах 10-25%.

Наши эксперименты показали большую пластичность полевок, способных поддерживать оптимальную численность популяции при значительных вариациях качества корма (разнообразие, питательность, влажность и т.д.) и его количества (от норм полностью поедаемых до полного обилия, допускающего образование больших запасов). Как ни представляется парадоксальным на первый взгляд, затухание и полное вымирание отдельных модельных популяций имело место именно при максимально благоприятных условиях. Происходило это вследствие того, что благоприятные условия среды способствовали сохранению всего поголовья и достижению полевыми максимального возраста (в зависимости от вида — от 718 до 1340 дней). Отсутствие отхода, а, следовательно, сохранение установившейся оптимальной плотности, препятствовало успешному воспроизводству. В одних случаях это выражалось в том, что прекращалось размножение, в других — новорожденные сразу же пожирались, в третьих — наблюдался массовый отход в постгнездовой период. Иными словами, если и имело место размножение, молодые гибли на всех стадиях развития, так и не приняв участия в воспроизводстве. Когда же начинался естественный падеж старых зверьков и в результате этого снижалась плотность, стимулирующая обычно воспроизводство, оставшиеся зверьки из-за возраста уже оказывались не способными размножаться (максимальный возраст размножающихся самок у изучаемых видов колеблется в пределах 483-954 дней), что и приводило к вымиранию популяции. Уместно напомнить принцип оценки хозяйственной роли хищных позвоночных животных: если они питаются полезными животными, деятельность хищника признается вредоносной и, наоборот, если основу его питания составляют вредные в хозяйстве человека виды, как, например, мышевидные грызуны, хищник считается полезным. Мы, естественно, не отрицаем, что в конкретном случае хищники, в массе уничтожая грызунов, оберегают какую-то часть урожая, но в то же время совершенно очевидно, что они, как, впрочем, и другие факторы орады, снижающие численность грызунов, способствует оздоровлению популяции и поддержанию оптимального половозрастного состава. Жертвой хищников и различных мероприятий по истреблению в первую очередь становится непродуктивная часть популяции, основу которой составляют избыточные самцы, отлича-

пиеся повышенной наземной активностью. Основная, продуцирующая часть популяции значительно меньше подвержена случайностям и способна за короткий отрезок времени восстановить численность популяции.

Согласно работам, проведенным в республике (Маркарян, 1980), после применения мышиного тифа (бактеродецида) численность грызунов восстанавливается через 2-3 месяца, а при применении химических препаратов - через 25-30 дней.

Потенциальные возможности полевков предопределены тем, что уже 18-ти дневные самки способны спариваться, принося приплод каждые 19 дней, и каждый из них может состоять из более чем 10 детенышей. Весьма значителен и продуктивный период жизни полевков. В наших условиях самки снежных полевков продуцировали до 483-дневного возраста, обыкновенных - до 792, общественных - до 878 и плоскогорных - до 954-дневного возраста. Успешному воспроизводству способствует также строительство совместных гнезд, коллективное выращивание и охрана молодняка. В действительности, как в естественных условиях, так и в модельных популяциях реализуется крайне незначительная часть этих возможностей, и благодаря наличию внутри-популяционных механизмов саморегуляции в каждом конкретном случае обеспечивается поддержание оптимальной численности и половозрастного состава (табл. 1-2).

Хотя в основной фазе существования популяции - фазе регуляции, как правило, нет четко выраженного доминанта, по поведению самок трудно отдать предпочтение той или другой, тем не менее преимущество отдельных особей вполне очевидно, и определяется оно главным образом степенью участия в воспроизводстве. Так, обычно, самки, да и то не все, начавшие фазу регуляции, размножаются до старения или отхода по иным причинам, и все это время их потомки допускаются к воспроизводству в очень ограниченном количестве. Средний возраст самок, приступающих к размножению в фазе пика, равен 107 дням у обыкновенных, 97 - у общественных, 87 - у плоскогорных и 308 - у снежных. В фазе регуляции - соответственно 225, 261, 275, 392 дням. Как правило, каждая самка к моменту выхода из цикла репродукции оставляет после себя из числа самок не более чем 1 продуцирующую особь. В популяциях с изначально высоким, избыточным числом самок этот показатель значительно меньше.

Характеризуя фазу пика, мы описали действия всех членов группы (дема), направленные на обеспечение максимального воспроизводства избранных особей и сохранности потомства. Нечто подобное можно наблюдать и после депрессии, в начальный период фазы регуляции, до установления оптимальной плотности. При ее превышении резко меняется стереотип поведения особей, возрастает напряжен-

Т а б л и ц а I

Характеристика модельных популяций полёвок
(первые цифры характеризуют фазу пика, вто-
рые - фазу регуляции)

Виды полёвок		Обычно- венные	Общест- венные	Плоско- горные	Снежные
Основные показатели					
Минимальный возраст продуцирующих самок		45- 240	105- 107	65- 76	296- 392
Максимальный возраст продуцирующих самок		231- 792	570- 878	110- 954	379- 483
Отношение половозрелых са- мок к общей численности (в %)		17,6- 19,6	21,9- 23	31- 24	20,4- 12,5
Отношение продуцирующих самок к общей численности (в %)		5,7- 6,8	4,7- 7,5		
Отношение продуцирующих самок к половозрелым самкам (в %)		17,3- 35,0	13,3- 30,7	21,4- 49,9	19,4- 25
К-во детенышей на половозре- лую самку	родилось	6,0- 4,5	3,9- 1,8	2,6- 4,8	3,5- 4,2
	достигло полово- зрелости	3,0- 1,5	1,1- 1,0	1,8- 1,0	2,2- 1,0
	из них са- мок, при- нявших участие в воспроиз- водстве	0,08- 0,15	0,1- 0,04	0,1- 0,2	0,1- 0
К-во детенышей на продуциру- ющую самку	родилось	22,0- 12,5	15,6- 11,2	18,0- 9,2	12,5- 17
	достигло полово- зрелости	10,0- 4,0	8,2- 4,4	12,0- 2,5	8,2- 4,0
	из них са- мок, при- нявших участие в воспроиз- водстве	0,27- 0,42	0,7- 0,1	1,2- 0,3	0,5- 0

ярость отношений, переходящая в прямую агрессию при достижении максимальной плотности. Члены популяции, ранее способствующие успешному выращиванию потомства, уничтожают всех новорожденных, если последние еще не были съедены самой матерью. Массовая гибель молодняка может иметь место и из-за нарушения лактации. Снижение численности ниже оптимальной восстанавливает отношения в популяции, что обеспечивает части новорожденных достижения половой зрелости. Для этой стадии не характерны высокие всплески и резкие спады численности, в основном имеют место практически равнозначные отклонения в обе стороны от оптимального уровня. Напомним, что подобная ситуация возникает неизменно при изобилии разнообразного корма, воды, условий гнездования, благоприятной температуры и т.д.

Из вышеизложенного вырисовывается следующая картина: при формировании новой популяции, в результате жесткой борьбы и естественного отбора выделяется группа особей, которая, заняв избыточную территорию, интенсивно размножается. Хотя в этой фазе воспроизводство обеспечивает меньшее количество самок, темпы его, в соизмеримые отрезки времени, до 4-х раз выше, чем в фазе регуляции. Отход новорожденных в фазу пика, в зависимости от вида и условий среды, колеблется в пределах от 3 до 42%, в фазу регуляции — от 42 до 72%. В этой фазе минимальному отходу животных сопутствует замедленный темп размножения, частые же, появляющиеся друг за другом приплоды чередуются со столь же частыми их отходами, нередко уносящими весь выводок. С учетом того, что значительная часть ползунков, рожденных в фазе пика, достигает половозрелости уже в последующей фазе, или же, если сравнивать фазу пика с аналогичными по длительности отрезками фазы регуляции, в фазе пика достигает половой зрелости от 52 до 82% рожденных, а в фазе регуляции — 25-45%.

Таким образом, избранные особи оставляют максимальное количество потомков, общая численность коих, как показывают дальнейшие наблюдения, превышает оптимум, чем создаются благоприятные условия для последующего отбора особей, наиболее приспособленных к конкретным условиям существования. Иными словами, основную фазу существования популяции — фазу регуляции, формируют особи, прошедшие жесткий отбор в фазе адаптации и депрессии. В последующем в этой фазе при сохранении относительно стабильных условий существования устанавливается оптимальная численность, поддерживаемая небольшим числом особей.

Известно, что для малоосваиваемых стабильных сред обитания массовые размножения и всплески численности грызунов не характерны, в то время как они весьма часто повторяются в агроценозах и,

согласно литературным данным, их численность за короткий отрезок времени может увеличиться более чем в 1000 раз (Поляков, 1977). В этих ценозах, как нам представляется, из-за постоянного воздействия человека, популяции мышевидных грызунов не достигают основной фазы своего существования и постоянно пребывают в первых трех фазах — адаптации, пика и депрессии.

Выше мы охарактеризовали высокие потенциальные возможности воспроизводства полевых, которые несравненно выше реальных потребностей для сохранения стабильного состояния популяции. Для наглядной демонстрации изложенного в одной из популяций плоскогорных полевых, нормально функционирующей в течение многих лет, мы избрали 6 самок, проживших дольше всех и продуцирующих до возраста 406–894 дня. Суммарно, в 28 выводках, они дали 118 детенышей, из коих 25 самок и 29 самцов достигли половозрелости, но лишь 8 самок приняло участие в воспроизводстве. От последних было получено 74 детеныша, половозрелости достигло 35, в том числе 16 самок, из коих в дальнейшем размножилось 5. Эти цифры еще раз подтверждают мысль о том, что в сбалансированных популяциях каждая продуцирующая самка оставляет после себя в среднем 1 продуцирующую самку. Характер динамики численности и относительная результативность воспроизводства не претерпевают значительных изменений даже в том случае, когда при сохранении ненормированного кормления и прочих благоприятных условий мы в два-три раза расширили площадь обитания. Наблюдаемый некоторый подъем численности в первое время после увеличения территории мог быть сопоставим с подъемом численности, имевшим место после двукратного уменьшения территории. Отсюда, считаем возможным еще раз подчеркнуть, что всплески численности в подавляющем большинстве случаев вызваны не максимально благоприятными условиями существования, а нарушением обычного ритма жизни, структуры местобитаний и коммуникаций, исключающих или ослабляющих действие механизмов саморегуляции.

Л и т е р а т у р а

- Артамонов Ю.Т. 1980. Динамика численности как закономерный результат внутрипопуляционных неадаптивных процессов. Мат. У Всес. совещ. по грызунам. Изд. "Наука", М.
- Галактионов Ю.К., Ефимов В.М., Ермаков Л.Н. 1974. Возможный механизм эколого-генетической регуляции динамики численности мышевидных грызунов. Тр. Ин-та экол. раст. и ж., с. 126, Свердловск.

Гладина Т.С. 1976. Логическая модель динамики численности обыкновенной полевки в Калининградской области. Тр. ВизР, вып. 50.

Маркарян Р.Е. 1980. Современное состояние микробиологического метода борьбы с грызунами в АрмССР. Тр. Ин-та защ.раст. Ереван.

Поляков И.Я. 1977. Экологическое и практическое значение фауны СССР. Фауна СССР, Млекопитающие, т. III, вып. 8. Изд. "Наука".

Темброк Г. 1977. Коммуникация у млекопитающих. Успехи совр. териологии, М., изд. "Наука".

Johst V. 1973. Struktur und Funktion akustischer Signale der Schermans Arvicola terrestris (L.). - Forma et functio, 6.

Ulrich L., Christian J. Activity patterns of the common vole *Microtus arvalis* - automatic recording of behaviour in an enclosure. "Oecologia", 47, I, 1980.

Կ.Ա. Այրումյան, Ս.Բ. Պապանյան,
Լ.Ա. Մաթևոսյան, Ս.Ա. Այվազյան

ՊՆՇՏԱՄԿՆԵՐԻ ԲԱՆԱԿԻ ԿԱՆՈՆԱՎՈՐՄԱՆ
ԷԿՈԼՈԳԻԱԿԱՆ և ԷՏՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ՄԵԽԱՆԻԶՄՆԵՐԸ
Ա Մ Փ Ո Փ ՈՒ Մ

Առկորական (*Microtus arvalis* Pall.), հասարակական (*Microtus socialis* Pall.), ձյան (*M. nivalis* Mart.) և սարահարթային (*M. guentheri* Danf et Alst)՝ դաշտամկների կենսաբանական, էկոլոգիական և էտոլոգիական հատկությունների բազմամյա ուսումնասիրության հիման վրա վեր են լուծվում այն գործոնները, որոնք ազդեցություն ունեն պոպուլյացիաների քանակության դինամիկայի և սեռատարիքային կառուցվածքի վրա:

Ցույց է տրված, որ պոպուլյացիան իր կազմավորման պրոցեսում, միջավայրի համեմատաբար կայուն պայմաններում, անցնում է չորս փուլ. աղապտացիայի փուլ՝ ընտելացում միջավայրին, չկա բազմացում և տեղի է ունենում կենդանիների կորուստ. զգաթնակետային փուլ, որին հատուկ է ինտենսիվ բազմացում և կենդանիների նվազագույն կորուստ. դեպրեսիայի փուլ, որին հատուկ է բազմացման բացակայությունը և կենդանիների զանգվածային կորուստը, և, վերջապես, կանոնավորման փուլ, որի ընթացքում պահանջվում է օպտիմալ խտությունը և որը պետք է համարել պոպուլյացիայի գոյության հիմնական ձև: Առաջին երեք փուլերը սահմանափակված են ժամանակով, մինչդեռ վերջինը կարող է լինել անվերջ:

Դաշտամկների վարքի առանձնահատկությունները կտրուկ փոխվում են,

դապված պոպուլյացիայի այս կամ այն փուլում գտնվելու և բնակչության խտության հետ: Ցածր քանակության դեպքում նրանք ցուցաբերում են սոցիալական վարքի բարդ ձևեր՝ սերնդի պահպանման և ամեցման նպատակով: Իսկ մեծ քանակության դեպքում՝ զազանիկների գործողություններն ուղղված են բազմացման սահմանափակման և քանակի կրճատմանը:

Կանոնավորման փուլին հատուկ չեն քանակության կտրուկ ամ և կտրուկ անկում: Եթե պոպուլյացիայի խտությունը մնում է անփոփոխ՝ ոչ առատ և որակյալ կերը, ոչ բնադրման լայն հնարավորությունները, ոչ բարենպաստ ջերմաստիճանը, և ոչ էլ գոյության այլ պայմանները դրդապատճառ չեն հանդիսանում բնակչության համար: Այստեղից պետք է եզրակացնել, որ մեծ մասամբ քանակության բնակչություններն առաջանում են ոչ թե գոյության մաքսիմալ բարենպաստ պայմանների շնորհիվ, այլ սովորական կյանքի ռիթմի, ապրելավայրի և հաղորդակցության կառուցվածքի խախտումների, որոնք բացառում կամ թուլացնում են ինքնակառավարման մեխանիզմների ներգործությունը:

K.A.Ayrumian, S.B.Papamian,
L.A.Matevosian, S.A.Aivasian

ECOLOGICAL AND ETHOLOGICAL MECHANISMS OF REGULATION OF THE NUMBER OF FIELD-VOLES

S u m m a r y

On the basis of many years study of biological, oecological and ethological peculiarities of ordinary, social, tableland and snow field-voles the factors, which influence the dynamics of number and age-and-sex structure of populations are analyzed.

It is shown that in more or less stable conditions of the environment the population in the process of formation passes four phases: the phase of adaptation in which the assimilation of environment takes place, and there is absence of reproduction and loss of the animals; the phase of peak, to which intensive reproduction and minimal loss of the animals is peculiar; the phase of depression, which is characterized by the absence of reproduction and mass loss; and finally, the phase of regulation, when the optimal density is preserved and which is considered to be the main form of the existence of the population. The first three phases are limited in time, whereas the last one may be endless.

The behaviour of field-voles change abruptly depending on the density of population. In case of small quantities they show complicated forms of social behaviour, which are directed to the preservation and rearing of the posterity, and in case of great quantities - their actions are directed to the limiting

of reproduction and reduction of quantity. For the phase of regulation abrupt changes in quantity are not typical, fluctuations around the optimal level take place. The flashes are stimulated neither by the quantity and quality of the food, nor by the wide opportunities of nesting, nor by the favourable temperature and other conditions of existence, in case the density of population remains unchanged.

We may conclude that the splashes in quantity, in most cases, are called forth not by the maximum favourable conditions of existence but by the breach of usual rhythm of life, the structure of the site of habitation and communications, which exclude or weaken the action of mechanisms of self-regulating.