

На правах рукописи



ЗАДУБРОВСКИЙ ПАВЕЛ АЛЕКСАНДРОВИЧ

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОЦИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ МЫШЕВИДНЫХ
ГРЫЗУНОВ С РАЗНОЙ ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКОЙ
СТРУКТУРОЙ ПОПУЛЯЦИЙ**

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2013

Работа выполнена в лаборатории структуры и динамики популяций животных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук

Научный руководитель: кандидат биологических наук
Потапов Михаил Анатольевич
(Институт систематики и экологии животных СО
РАН, г. Новосибирск, ведущий научный сотрудник)

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Малькова Марина Георгиевна
(ФБУН «Омский научно-исследовательский
институт природно-очаговых инфекций»
Роспотребнадзора, г. Омск, главный научный
сотрудник)

кандидат биологических наук
Ковалева Вера Юрьевна
(Институт систематики и экологии животных СО
РАН, г. Новосибирск, старший научный сотрудник)

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

Защита состоится 16 мая 2013 г. в 12 часов на заседании диссертационного
совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН
по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.
Факс: (383)2170-09-73, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИСиЭЖ СО РАН.

Автореферат разослан апреля 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Л.В. Петрожицкая

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Значительное число исследований в области популяционной экологии посвящено изучению адаптационных механизмов, обеспечивающих целостность (интеграцию составных частей) и устойчивость популяции в изменчивых условиях внешней среды, т.е. механизмов, способствующих поддержанию динамического равновесия между популяцией и средой обитания. Эти механизмы, по аналогии с морфофизиологическими процессами, протекающими в живых организмах, академик И.А. Шилов (1967, 1977, 1991б, 2001, 2002) назвал механизмами популяционного гомеостаза. Относительно стабильное существование любой популяции во времени и пространстве обеспечивается ее структурированностью и, в первую очередь, – закономерным территориальным распределением особей (пространственной структурой) и упорядоченной системой взаимоотношений между ними (этологической структурой). Формируемая при этом устойчивая и одновременно пластичная «пространственно-этологическая структура популяций» (ПЭС) служит функциональной основой механизмов поддержания популяционного гомеостаза (Шилов, 1977, 2002; Громов, 2000).

Каждый вид животных обладает комплексом адаптаций, необходимых для существования в соответствующих природных условиях. Этот комплекс, наряду с морфологическими и физиологическими особенностями, включает специфические поведенческие реакции, которые определяют "срочный" характер ответов популяции на изменения численности или условий обитания, повышая жизнеспособность организмов.

Последние десятилетия отмечены значительным ростом числа этологических работ, однако разнообразие и, соответственно, несопоставимость применяемых методических подходов зачастую не позволяет проводить сравнительный анализ как внутривидовых, так и межвидовых поведенческих особенностей. Исследования же, в которых сравнивается поведение нескольких видов по единым методикам, встречаются достаточно редко, и чаще всего в них использованы виды, обитающие симпатрично, либо близкородственные виды (Гольцман и др., 1981, 1994; Осипова, 1993, 2001, 2003; Володин и др., 1998; Кравченко, Москвитина, 2008).

В нашей работе применены единообразные исследовательские методы, с помощью которых оценивали поведение 10-ти видов грызунов юга Сибири с разной биотопической приуроченностью. Здесь и далее латинские названия видов приведены в соответствии с современной сводкой (Млекопитающие России ..., 2012). Изучены типичные обитатели следующих основных местообитаний: 1) открытых степных биотопов – степная пеструшка (*Lagurus lagurus*), узкочерепная полевка (*Lasiopodomys gregalis*), джунгарский хомячок (*Phodopus sungorus*) и хомячок Кэмпбелла (*P. campbelli*); 2) открытых и полуоткрытых околоводных биотопов – водяная полевка (*Arvicola amphibius*) и полевка-экономка (*Alexandromys oeconomus*); 3) закрытых лесных биотопов – красная полевка (*Myodes rutilus*), рыжая полевка (*M. glareolus*), красносерая полевка (*Craseomys rufocanus*) и восточноазиатская мышь (*Apodemus peninsulae*).

Отметим, что сравнение различных форм поведения у разных видов позволяет выявить не только различия, но и черты сходства. В совокупности это дает исследователю возможность приблизиться к решению вопросов, поставленных Н. Тинбергенем (1993), о причинности поведения, его функциональной роли, о диапазоне его изменчивости и о путях его эволюционного развития и становления (Хайнд, 1970; Дьюсбери, 1981).

Цель работы. Установить сопряженность социального поведения в экспериментальных условиях с экологической специализацией, таксономическим положением и типами ПЭС популяций фоновых видов мышевидных грызунов юга Сибири.

Задачи, поставленные для достижения указанной цели:

1. Исследовать структуру поведенческого репертуара разных видов грызунов при взаимодействиях в диадных тестах и выявить формы поведения.
2. Сопоставить особенности социального поведения животных с их репродуктивно-возрастным статусом.
3. Оценить межгодовую и межпопуляционную изменчивость поведения (на примере модельных видов).
4. Исследовать изменения поведения при разведении в виварии (на примере модельных видов).
5. Выявить взаимосвязь поведения грызунов в экспериментальных условиях с особенностями их экологии и типом ПЭС популяций.

Научная новизна работы. Впервые изучено социальное поведение узкочерепной полевки и восточноазиатской мыши. Для четырех видов мышевидных грызунов показаны направления изменчивости социального поведения при разных уровнях численности природной популяции, для трех – при разведении в виварии. Впервые проведено сравнительное изучение социального поведения представителей трех подсемейств грызунов – Murinae (сем. Muridae), Cricetinae и Arvicolinae (сем. Cricetidae). По соотношению агрессивного и миролюбивого поведения в репертуаре исследованных видов реконструирована гипотетическая схема становления социальности мышевидных грызунов.

Практическое значение работы. Результаты подробного описания поведения как диких, так и виварных животных имеют большое практическое значение для оценки перспективы введения в культуру новых видов и для планирования зоотехнической работы с лабораторными коллекциями различных видов млекопитающих. Перспективы этих исследований связаны с тем, что полученные модели могут успешно применяться при решении базисных проблем природной экологии млекопитающих и их контролируемого разведения. Основные положения использованы в курсе «Учение о популяции» для студентов ФЕН НГУ и могут быть использованы в курсах лекций по зоологии и экологии позвоночных для студентов биологических специальностей других вузов.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на Всероссийской конференции с участием зарубежных ученых «Сибирская зоологическая конференция» (Новосибирск, 2004); III Международной научно-

практической конференции «Актуальные проблемы экологии» (Караганда, 2004); конференции «Осенние зоологические сессии» (Новосибирск, 2005); 59-й Республиканской научной конференции молодых ученых и студентов «Актуальные проблемы современной биологии и биотехнологии» (Алматы, 2005); конференции молодых ученых «Экология: от Арктики до Антарктики» (Екатеринбург, 2007); 2-й научной конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2009); 14-й Международной Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2010); Первой Всероссийской молодежной научной конференции с элементами школы-семинара для молодых ученых «Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии» (Томск, 2010); IX Съезде териологического общества при РАН (международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий») (Москва, 2011); VII Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах» (Новосибирск, 2011); Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы современной териологии» (Новосибирск, 2012).

Публикации. По результатам исследований опубликовано 12 работ, в том числе 3 статьи в журналах из перечня ВАК РФ.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю к.б.н. М.А. Потапову за наставничество, ценные консультации и помощь на всех этапах работы. Отдельно автор отмечает, что работа выполнена в рамках программы «Живая природа» РАН при неустанной дружеской консультационной поддержке и внимании чл.-кор. РАН, д.б.н. В.И. Евсикова. Огромную благодарность автор выражает м.н.с. О.Ф. Потаповой за помощь при выполнении методической части лабораторной работы. Также автор признателен к.б.н. Т.А. Дупал за обучение методам полевых исследований грызунов, к.б.н. С.А. Абрамову за активное участие в осуществлении данной работы, к.б.н. В.А. Шило, В.В. Шутову, В.Ю. Музыка, к.б.н. В.В. Панову – за содействие при подготовке и проведении исследований на опорных полевых базах. За помощь при сборе материала и участие в обсуждении результатов автор благодарит д.б.н. Ю.Н. Литвинова, д.б.н. Е.А. Новикова, д.б.н. Г.Г. Назарову, к.б.н. А.А. Позднякова, к.б.н. Д.Е. Тараненко, к.б.н. Е.Л. Завьялова, и всех, кто содействовал выполнению данной работы. Особую благодарность автор выражает своим родным и близким за поддержку и понимание.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 11-04-01690), программы Президиума РАН «Живая природа» (проект № 23.6), гранта мэрии города Новосибирска (договор № 11-10 от 22.11.2010).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, семи глав (обзора литературы, характеристики материала и методов исследования, результатов исследований и их обсуждения, изложенных в пяти главах), заключения, выводов, списка литературы и приложения. Материал изложен на 163 страницах. Работа содержит 17 рисунков и 22 таблицы (8 из них в приложении). Список цитируемой литературы включает 225 источников, из них 67 на английском языке.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Во введении сформулированы актуальность темы, цель и задачи исследования, научная новизна, теоретическая и практическая значимость полученных результатов.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Классификация форм поведения. 1.2. Пространственно-этологическая структура популяций и системы спаривания грызунов

В данных разделах рассмотрены различные подходы к классификации форм поведения и изучению структуры популяций и факторов, влияющих на нее. Рассмотрена изменчивость систем спаривания у грызунов. Особое внимание уделено ПЭС популяций грызунов. По классификации, предложенной В.С. Громовым (2008), у грызунов можно выделить следующие основные типы ПЭС: I тип объединяет виды с системой обособленных индивидуальных участков обитания; II тип – виды с системой агрегаций индивидуальных участков обитания; III тип – виды со слабо консолидированными семейными группами; IV тип – виды со структурированными семейными группами.

1.3. Очерк биологии исследуемых видов

В разделе приведены видовые очерки, в которых дана характеристика экологических особенностей 10-ти исследуемых видов грызунов в связи с ПЭС их популяций и системами спаривания. Также проведен анализ степени изученности поведения представленных видов в этологической литературе.

1.3.1. Виды с I типом ПЭС: полевка-экономка (*Alexandromys oeconomus*) – околотовный вид; джунгарский хомячок (*Phodopus sungorus*) и хомячок Кэмпбелла (*P. campbelli*) – степные виды с системой обособленных участков обитания. Преимущественная система спаривания – промискуитет. Однако в некоторых случаях полевка-экономка и хомячок Кэмпбелла демонстрируют «квази-моногамию», образуя слабо консолидированные семейные группы (Viitala, 1994, Феоктистова, 2008).

1.3.2. Виды с переходным от I к II типу ПЭС: водяная полевка (*Arvicola amphibius*) – околотовный вид с системой обособленных участков обитания зимой, но в сезон размножения образующий агрегации участков обитания (Евсиков и др., 2001); восточноазиатская мышь (*Apodemus peninsulae*) – слабо изученный лесной вид, предположительно с системой либо обособленных, либо агрегированных участков обитания. Промискуитет или полигиния.

1.3.3. Виды со II типом ПЭС: красная (*Myodes rutilus*), рыжая (*M. glareolus*) и красносерая (*Craseomys rufocanus*) полевки – лесные виды с системой агрегаций участков обитания. Вероятная система спаривания – полигиния.

1.3.4. Виды с III типом ПЭС: степная пеструшка (*Lagurus lagurus*) – обитатель степей с семейно-групповой ПЭС, семейные группы, очевидно, слабо консолидированы. Преимущественная система спаривания – моногамия (Кокенцова, 2007).

1.3.5. Виды с переходным от III к IV типу ПЭС: узкочерепная полевка (*Lasiopodomys gregalis*) – обитатель степей с семейно-групповой ПЭС. Современные данные (Задубровская, 2011) говорят о том, что вид сочетает признаки видов со слабо консолидированными и структурированными семейными группами. Разные системы спаривания с преобладанием моногамии и эндогамии.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Общие сведения о материале

В основу данной работы положены собственные материалы автора, сбор которых проводили по двум основным направлениям: регистрация этологических особенностей в диадных тестах, проводимых с животными из природных популяций, а также животными, рожденными и выросшими в виварии ИСиЭЖ СО РАН. Социальное поведение регистрировали у 10-ти видов мышевидных грызунов, при этом детальный анализ изменчивости социального поведения провели для четырех наиболее изученных видов: восточноазиатской мыши, красной полевки, степной пеструшки и узкочерепной полевки. Всего проведено 1465 парных ссаживаний с участием 2376 животных.

2.2. Места и методы отлова животных

В полевой работе использовали стандартные методики отлова и учета относительной численности: ловушко-линии и площадки с живоловками, ловчие канавки с цилиндрами, раскопка колоний (Кучерук, 1952; Новиков, 1949, 1953; Кучерук, Коренберг, 1964; Карасева, Телицына, 1996).

Места проведения исследований: 1) Карасукский стационар ИСиЭЖ СО РАН, западнее г. Карасука Новосибирской обл.; 2) опорная база, расположенная на территории с. Лисьи Норки Убинского р-на Новосибирской обл.; 3) Телецкий стационар ИСиЭЖ СО РАН, расположенный восточнее п. Артыбаш Турочакского р-на Республики Алтай; 4) опорная база, расположенная в лесопарковой зоне в окрестностях Новосибирского Академгородка.

У отловленных животных регистрировали вес, пол, возраст и репродуктивное состояние. Возраст определяли по морфологическим признакам: характеру мехового покрова, степени стертости зубов, пропорциям и развитию черепа (Тупикова, 1964), состоянию половой системы (Ченцова, 1949; Тупикова, 1964). В работе использованы сеголетние зверьки. Выделяли две репродуктивно-возрастные группы: молодые (неполовозрелые) и взрослые (половозрелые).

2.3. Условия содержания в виварии

Животных содержали в стандартных клетках (20×30×10 см) при комнатной температуре и свободном доступе к воде и корму. В полевых вивариях животных содержали при естественном световом режиме, в лабораторном – при постоянном (14 ч света : 10 ч темноты).

Отловленных животных перед тестом передерживали в индивидуальной клетке около 4-х часов. Виварных животных, содержащихся в группах, также заблаговременно, не менее чем за 12 ч до тестов, рассаживали поодиночке. Каждую особь использовали для теста не более 3-х раз за экспериментальный цикл. В день животное тестировали однократно.

2.4. Тест «Парное ссаживание»

Социальное поведение грызунов изучали в 10-минутных однополых диадных тестах (Birke, 1981; Брагин, 2003). Регистрировали различные поведенческие акты (табл. 1) и затем подсчитывали их число за время теста. Для проведения тестов применяли круглую «нейтральную арену» (Birke, 1981), изготовленную из пластика, диаметром 50 см с высотой стенки 30 см.

Таблица 1.

Факторный анализ поведения четырех видов грызунов в диадных тестах

№	Поведенческие элементы	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3		
1	Преследование партнера	0,86			Социальные взаимодействия	Агрессивные
2	Атака	0,79				
3	Клубок	0,67	0,41			
4	Укус	0,53				
5	Стук зубами	0,48				
6	Стук хвостом	0,01				
7	Писк		0,73			Оборонительные
8	Убегание от партнера		0,69			
9	Оборонительная стойка		0,56			
10	Выпад		0,46			
11	Откидывание на спину		0,36			
12	Прыжок		0,30			
13	Боксирование		0,19			
14	Назо-генитальное обнюхивание			0,56	Мирлюбивые	
15	Аллогруминг			0,49		
16	Налезание на партнера			0,48		
17	Назо-медиальное обнюхивание			0,42		
18	Садка			0,39		
19	Назо-назальное обнюхивание			0,39		
20	Затаивание хвост к голове			0,37		
21	Затаивание голова к голове			0,34		
22	Обнюхивание в вертикальной стойке			0,18		
23	Таскание за бок партнера			0,10		
24	Подлезание под партнера			0,07		
25	Таскание партнера за заднюю часть тела			0,06		
26	Вертикальная стойка				Индивидуальное поведение	
27	Груминг					
28	Замирание					
29	Почесывание					
30	Роющая активность					
31	Поедание фекалий					
32	Потягивание					
33	Отряхивание					

После окончания каждого теста пол и стенку arenas обметали, протирали влажной тряпкой, а затем тряпкой, смоченной 70% этиловым спиртом, после чего вытирали насухо.

2.5. Статистический анализ

Использованы общепринятые биометрические методы одномерной и многомерной статистики. Для получения интегральных характеристик поведения выборки обрабатывали методом факторного анализа (Ройс, 1975) с враще-

нии осей «варимакс». Анализировали первые три главные компоненты, биологическая интерпретация которых обычно не вызывает затруднений (Животовский, 1991). Для выявления различий между группами применяли также дискриминантный анализ. Межгрупповую изменчивость анализировали с применением дисперсионного анализа ANOVA и теста LSD из его арсенала. Для установления уровня значимости половых и возрастных различий в проявлении поведенческих элементов использовали непараметрический критерий Манна-Уитни, а для сравнения частот различных форм поведения применяли критерий χ^2 . Критическим уровнем значимости принято значение $p < 0.05$. Данные в тексте представлены в виде среднего арифметического и его ошибки ($M \pm SEM$).

Глава 3. СТРУКТУРА ПОВЕДЕНЧЕСКОГО РЕПЕРТУАРА МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ В ДИАДНЫХ ТЕСТАХ

В разделах 3.1. – 3.4. этой главы проведен сравнительный анализ частот поведенческих актов в репертуаре половозрастных групп четырех видов: восточноазиатской мыши, степной пеструшки, красной и узкочерепной полевок.

3.5. Соотношение разных форм поведения четырех видов в диадных тестах

Для отнесения поведенческих элементов к одной из функционально-мотивационных форм поведения (Дьюсбери, 1981; Громов, 2008) применяли факторный анализ их частот с выделением трех главных факторов, интерпретированных как «агрессивное», «оборонительное» и «миролюбивое» поведение (табл. 1). На основе этого деления была посчитана сумма поведенческих актов для каждой формы поведения у каждого вида. В ряде случаев это позволяет сопоставлять полученные результаты с данными литературы.

Рассчитывали соотношение индивидуальных и социальных форм поведения у молодых и взрослых самцов и самок (рис. 1). У самок отношение числа социальных взаимодействий к числу актов индивидуального поведения близко к 1:1. У самцов степной пеструшки и восточноазиатской мыши число актов социального поведения больше, чем у самок. У последнего вида это соотношение с возрастом еще больше сдвигается в пользу социального поведения, при этом, вид в целом характеризуется большей поведенческой активностью.

В соотношении различных форм социального поведения у узкочерепных полевок обоего пола преобладают элементы миролюбивого поведения и практически отсутствуют агрессивные взаимодействия (рис. 2). Максимальное их количество зафиксировано у взрослых самцов и составляет 6,78 % от общего числа контактов. Половых и возрастных различий в поведении у этого вида не выявлено. Низкий уровень агрессивности способствует филопатрии и отражает колониальный образ жизни этого вида. Колониальные поселения посещают особи из других поселений, которые могут задерживаться в ней (Задубровская, 2011; Потапов и др., 2012), что говорит о высокой степени толерантности особей этого вида к конспецификам.

Общим для трех остальных видов является увеличение с возрастом доли агрессивных и снижение доли миролюбивых контактов у самцов, что приводит к выраженным половым различиям в поведении взрослых особей.

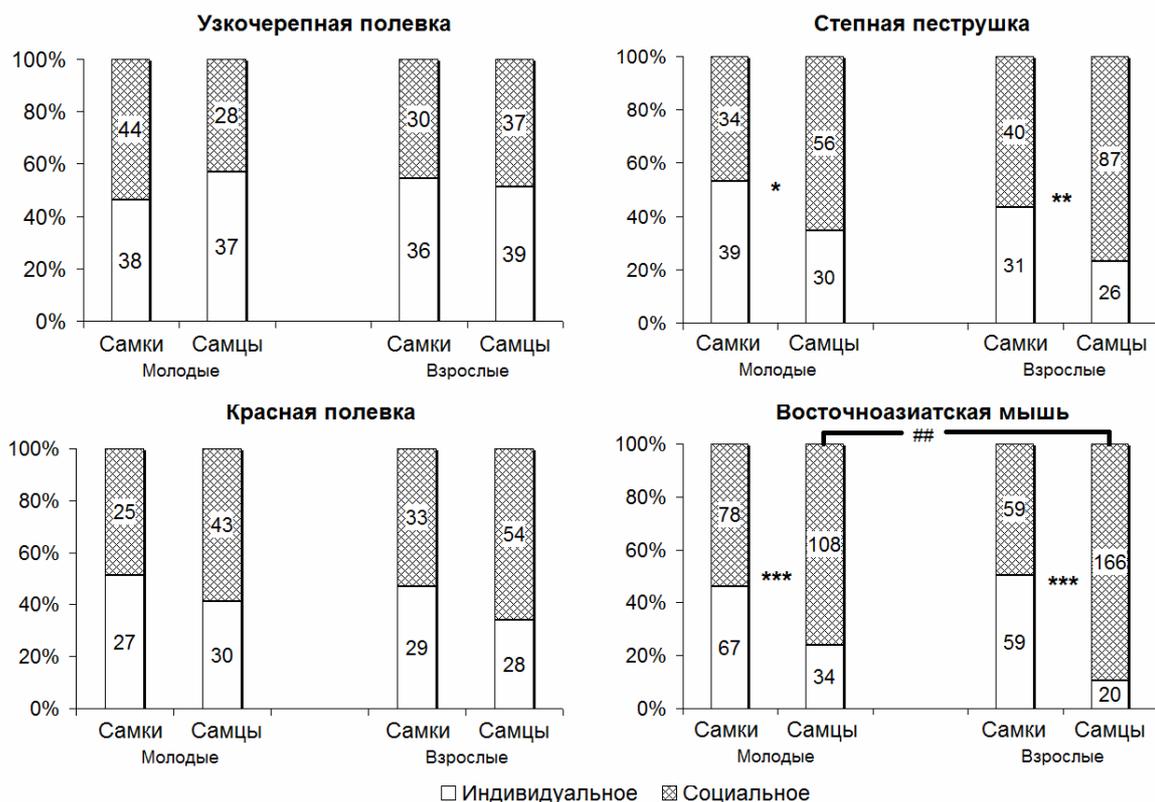


Рисунок 1. Соотношение частот социальных взаимодействий и индивидуальных поведенческих актов (цифры в столбцах) в 10-минутных диадных тестах у четырех видов грызунов. Оценка различий (по χ^2): возрастные – ## – $p < 0,01$; межполовые – * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$, *** – $p < 0,001$.

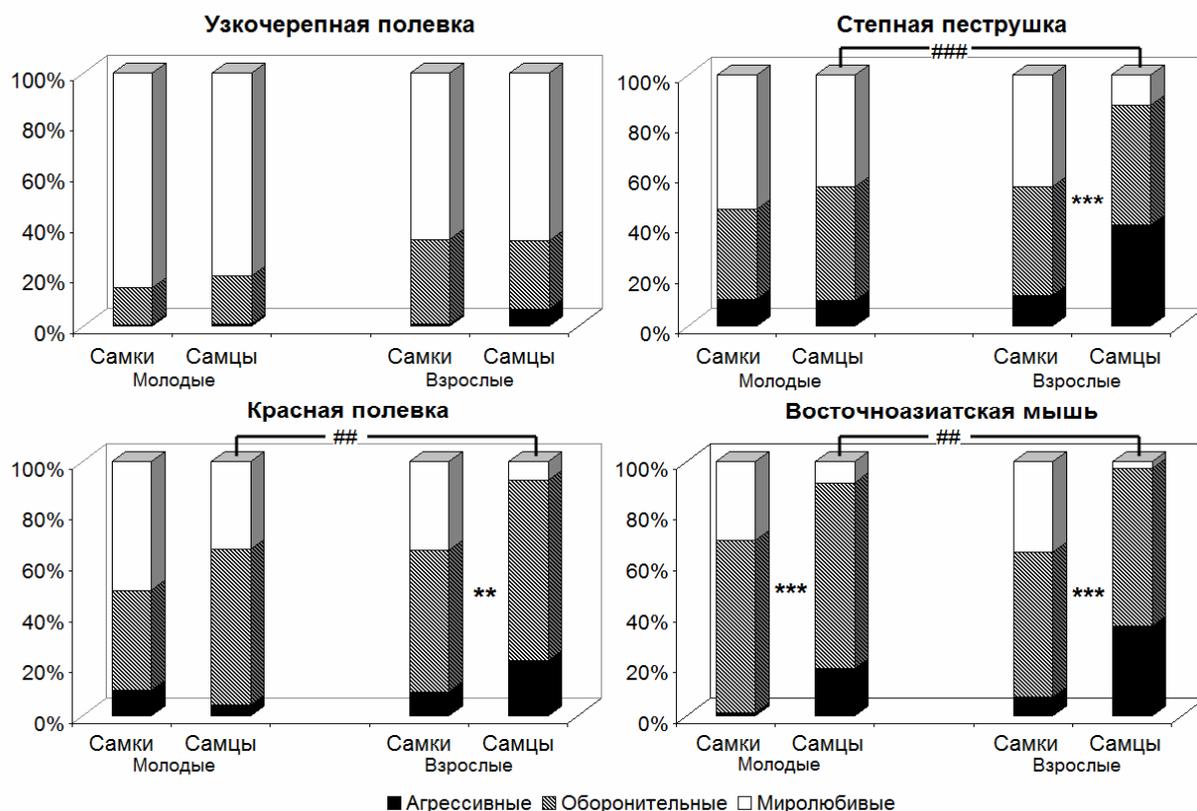


Рисунок 2. Соотношение разных форм социального поведения у молодых и взрослых самцов и самок из природной популяции. Оценка различий (по χ^2): возрастные – ## – $p < 0,01$, ### – $p < 0,001$; межполовые – ** – $p < 0,01$, *** – $p < 0,001$.

Так, у самцов степной пеструшки с возрастом увеличивается доля агрессивных и снижается доля миролюбивых контактов ($\chi^2 = 27,7$; $p < 0,001$). Половые различия в структуре поведения устанавливаются у взрослых животных ($\chi^2 = 26,8$; $p < 0,001$). Возможно, что выявленная высокая агрессивность самцов этого вида в природе направлена на защиту общей с самкой территории.

У красной полевки в целом преобладает оборонительное поведение (за исключением молодых самок, у которых высока также доля миролюбивого поведения). Агрессивное поведение у молодых животных и взрослых самок выражено слабо. Общая структура поведения красных полевок обнаруживает возрастные различия у самцов ($\chi^2 = 15,5$; $p < 0,01$), а также половые у взрослых животных ($\chi^2 = 13,1$; $p < 0,01$). Подобное соотношение форм взаимодействий у данного вида ранее отмечали Осипова и Сербенюк (1992).

У восточноазиатской мыши половые различия хорошо выражены как у молодых ($\chi^2 = 39,9$; $p < 0,001$), так и у взрослых животных ($\chi^2 = 102,8$; $p < 0,001$). У всех групп преобладает оборонительное поведение, при этом агрессивные контакты наблюдаются значительно чаще у самцов, чем у самок, а доля миролюбивых контактов у самцов с возрастом снижается. Таким образом, структура поведения самцов восточноазиатской мыши с возрастом существенно меняется ($\chi^2 = 21,9$; $p < 0,01$). Агрессивность взрослых самцов восточноазиатской мыши оказалась значительно выше, чем у других изученных представителей рода *Apodemus* (Громов, 2008). Вероятно, подобная картина характерна для одиночных видов с обособленными участками обитания, либо для видов с «деспотическим доминированием» (Осадчук и др., 2007).

Глава 4. ФОРМЫ И КОМПЛЕКСЫ ПОВЕДЕНИЯ

Очевидно, что отдельные поведенческие элементы не могут в полной мере характеризовать социальное поведение животного. Стабильную и надежную характеристику поведения могут представлять взаимосвязанные комплексы элементов. Учитывая, что частоты поведенческих актов в разных сочетаниях скоррелированы между собой и взаимосвязаны с определенной формой поведения, для их анализа представляется целесообразным использовать многомерные статистические методы, такие как факторный анализ (Ройс, 1975; Брагин, 2003). Этот метод позволяет перейти от рассмотрения отдельных поведенческих элементов к анализу скоррелированных комплексов или форм поведения.

В разделах 4.1. – 4.4. этой главы приведены результаты выделения с помощью факторного анализа, биологической интерпретации и сравнительного анализа особенностей проявления разных форм поведения (миролюбивого, агрессивного, оборонительного и демонстрационного) для каждой половозрастной группы четырех модельных видов грызунов.

4.5. Основные формы социального поведения модельных видов грызунов

У всех четырех модельных видов из природных популяций первые три фактора в большинстве случаев легко интерпретируются. У всех видов выделено миролюбивое, агрессивное, оборонительное и демонстрационное поведение (табл. 2). Исключение составляют лишь самки восточноазиатской мыши, у ко-

торых третий фактор не поддается очевидной интерпретации. В ряде случаев один из факторов является смешанным (комплексным), сочетающим элементы, характерные для разных форм поведения (интерпретированы как «агонистическое поведение» и «общая социальная активность»). По взаимному расположению факторов у самцов разных видов получается более мозаичная картина, чем у самок. У большинства самок миролюбивое поведение является первым и наиболее значимым фактором, затем следуют оборонительное и демонстрационное поведение. Роль агрессивного поведения во взаимодействиях самок существенно ниже, чем у самцов.

Таблица 2.

Формы поведения у разных половозрастных групп модельных видов грызунов

	Вид	Пол	Самцы			Самки		
			Возраст	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 1	Фактор 2
Дикие	Узкочерепная полевка	Молодые	■	▨			▨	▨
		Взрослые	■	▨		▨	▨	■
	Степная пеструшка	Молодые		▨	■	▨	▨	
		Взрослые		■	▨		▨	▨
	Красная полевка	Молодые	▨	▨			▨	▨
		Взрослые	▨	■			▨	▨
	Восточноазиатская мышь	Молодые		▨		▨	▨	▨
		Взрослые		▨	■	▨	▨	▨
Виварные	Узкочерепная полевка	Молодые	▨		▨	▨		▨
		Взрослые	▨	■		▨	▨	▨
	Степная пеструшка	Молодые	▨	■			▨	▨
		Взрослые	▨	■		▨	▨	▨
	Красная полевка	Молодые	▨	▨			▨	▨
		Взрослые	▨	■	▨		▨	▨

■ Агрессивное ▨ Демонстрационное ▨ Агонистическое ▨ Не интерпретировано

□ Миролюбивое ▨ Оборонительное ▨ Социальное

Для трех видов грызунов подобным же образом представлены данные по поведению особей, рожденных и выросших в условиях вивария (табл. 2). У «виварных» самцов узкочерепной полевки и степной пеструшки, в отличие от «диких», первый главный фактор представляет собой оборонительное поведение. Первый фактор у «виварных» самок этих же видов, в отличие от «диких», может представлять агрессивное и смешанные формы поведения. Таким образом, при разведении животных в виварии у них происходят изменения в поведении.

Соотношение частот поведенческих элементов, слагающих основные формы поведения, рассмотрено в разделе 6.3. на примере грызунов, разводимых в виварии.

Глава 5. ПОЛОВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ

В главе приведены результаты по половозрастной изменчивости социального поведения четырех модельных видов. Для выявления особенностей по-

ведения, связанных с полом и возрастом животных, мы использовали факторный и дискриминантный анализ. Для этого в повидовые выборки были включены животные обоих полов и возрастных групп. В разделах 5.1. – 5.4. дается детальное повидовое описание особенностей социального поведения.

5.5. Сопоставление половозрастных особенностей основных форм поведения модельных видов

На основе объединенных выборок самцов и самок различного возраста четырех видов грызунов методом факторного анализа было выделено три общих для всех формы поведения – миролюбивое, агрессивное и оборонительное (табл. 3).

Таблица 3.

Половозрастные различия в выраженности основных форм поведения у четырех видов грызунов

Вид	Пол	Факторы		
		Миролюбивое	Агрессивное	Оборонительное
Восточноазиатская мышь	Самцы	Мол ↑ Взр	Мол ↗ Взр ↓	Мол ↓ Взр ↓
	Самки	Мол ↘ Взр	Мол ↓ Взр	Мол ↓ Взр
Красная полевка	Самцы	Мол ↘ Взр ↑	Мол ↗ Взр ↓	Мол ↗ Взр ↓
	Самки	Мол ↓ Взр	Мол ↓ Взр	Мол ↓ Взр
Степная пеструшка	Самцы	Мол ↘ Взр ↑	Мол ↗ Взр ↓	Мол ↓ Взр ↓
	Самки	Мол ↓ Взр	Мол ↓ Взр	Мол ↓ Взр
Узкочерепная полевка	Самцы	Мол ↗ Взр	Мол ↓ Взр	Мол ↓ Взр
	Самки	Мол ↑ Взр	Мол ↓ Взр	Мол ↓ Взр

Обозначения: Мол – молодые, Взр – взрослые. Оценка достоверности различий по ANOVA, LSD. Достоверные возрастные изменения обозначены направлением стрелки: вверх – увеличение, вниз – уменьшение. Достоверные половые отличия обозначены математическими знаками «больше» и «меньше».

Проявление миролюбивых контактов у самцов красной полевки и степной пеструшки с возрастом существенно снижается и, если между молодыми самцами и самками различия не установлены, то у взрослых животных эта форма поведения более выражена у самок, чем у самцов. У мыши и узкочерепной полевки миролюбивое поведение в большей степени проявляется у молодых самок, чем у самцов; с возрастом его выраженность у самок мыши снижается, а у самцов узкочерепной полевки увеличивается. При этом у взрослых самцов и самок этих видов половые различия не существенны.

Проявление агрессивного поведения у самок всех видов с возрастом существенно не изменяется. В молодом возрасте у всех видов различия между полами по выраженности агрессивного поведения не выявлены. У взрослых же самцов восточноазиатской мыши, красной полевки и степной пеструшки проявление агрессивного поведения выше, чем у взрослых самок. Для самцов этих

трех видов характерно увеличение с возрастом доли данной формы поведения в общем репертуаре: агрессивное поведение чаще наблюдается в репертуаре взрослых животных, нежели молодых. Некоторое исключение представляют самцы узкочерепной полевки, у которых рост показателя агрессивного поведения выявлен только на уровне тенденции (LSD test: $p = 0,08$; n.s.). Мы полагаем, что «слабый» рост агрессивности самцов узкочерепной полевки является отражением их толерантности друг к другу, что в природе способствует переносу генов между колониями, «актуальному» из-за предполагаемой эндогамии у данного вида (Задубровская, 2011; Потапов и др., 2012).

Изменение уровня оборонительного поведения с возрастом у восточноазиатской мыши, узкочерепной полевки и степной пеструшки не зарегистрировано, однако, если молодые самцы мыши и степной пеструшки не отличаются по этому признаку от молодых самок, то у взрослых самцов оборонительное поведение регистрировалось в репертуаре чаще, чем у взрослых самок. Половые различия у узкочерепных полевок не выявлены. У самцов красных полевок при половом созревании частота оборонительного поведения возрастает. Значимых возрастных изменений у самок по данному признаку не отмечено.

Глава 6. ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА ПОВЕДЕНИЕ ГРЫЗУНОВ

В работах ряда авторов приводятся сведения о временной и географической изменчивости социального поведения отдельных видов грызунов (Ердаков, Чубыкина, 1983; Wolff, 1985; Новиков, 1991).

В данной главе на основе собственных данных сравнивали особенности поведения нескольких видов грызунов в разные годы, различающиеся по численности популяции, а также обитающих в оптимуме и пессимуме ареала. Помимо этого исследована модификация социального поведения при разведении грызунов в виварии.

6.1. Межгодовая изменчивость поведения грызунов

6.1.1. Межгодовая изменчивость поведения восточноазиатской мыши

Анализировали данные по поведению восточноазиатской мыши из природной популяции (Телецкий стационар) полученные в 2007–2008 гг. Относительная численность этого вида в Прителецкой тайге в эти годы составила 9,25 и 5 особей на 100 ловушко-суток соответственно. У восточноазиатской мыши различия между годами зарегистрированы только по миролюбивому поведению. Несмотря на относительно небольшую разницу в численности (меньше, чем в 2 раза), демографическая структура популяции в эти годы существенно различалась. У полигинных видов, к которым предположительно относится мышь, на одного половозрелого самца должно приходиться несколько самок, что соответствует демографической структуре 2007 года. В 2008 году соотношение самцов и самок близко к 1:1, вследствие чего, вероятно, усиливаются конкурентные отношения между самцами, что отражается не столько в росте показателя агрессивного поведения (он у этого вида и без того высок), а в снижении показателя миролюбивого поведения.

6.1.2. Межгодовая изменчивость поведения узкочерепной полевки

В данный анализ вошли данные собранные в 2006, 2007 и 2009 гг. Полученные данные по поведению узкочерепной полевки хорошо отображают процессы, происходящие в популяции этого вида в годы исследований. По данным Т.А. Дупал (2010) на 2006 г. приходился пик численности узкочерепной полевки, в 2007 г. отмечается спад, а в 2009 г. – рост. У самцов, отловленных в год пика численности, отмечен наименьший уровень миролюбивого поведения. У молодых самцов в этот год отмечен высокий уровень агрессивного поведения в сравнении с самцами этой возрастной группы, отловленными в другие годы. У взрослых самцов на пике численности отмечено более выраженное демонстрационное поведение по сравнению с молодыми самцами. У молодых самок на пике численности демонстрационное поведение наблюдается реже, чем на подъеме. На подъеме численности молодые самки чаще проявляют миролюбивое поведение друг к другу, чем взрослые.

6.1.3. Межгодовая изменчивость поведения красной полевки

Данные собраны в Прителецкой тайге в 2007 г. (пик), 2008 г. (спад) и 2009 г. (рост численности популяции). Миролюбивое поведение взрослых самцов не зависело от численности популяции. У молодых самцов и самок эта форма поведения была более выражена в год спада численности. Наименьшим проявлением агрессивного поведения, отличались особи, отловленные в год наибольшей численности (на пике и росте). Т.е., в отличие от самцов узкочерепной полевки, в год с наибольшей численностью самцы красной полевки отличались меньшим проявлением агрессии. Вероятно, прямая зависимость между «агрессивностью» и плотностью популяции проявляется не всегда, что может быть связано, например, с наличием достаточного количества корма, защитными условиями местности или различиями в демографической структуре популяции.

6.2. Межпопуляционная изменчивость поведения самцов красной полевки

Для сравнительного анализа использовали данные, полученные при изучении поведения взрослых самцов из двух локальных популяций красной полевки, обитающих на юге Западной Сибири – в низкогорной тайге долины Телецкого озера (оптимальные условия для этого вида) и в лесопарковой зоне Новосибирского научного центра (субоптимальные условия) (Новиков и др., 2012). В качестве контрольной группы использовали взрослых самцов из виварной популяции. Проведенный анализ показал, что виварные особи отличаются от диких меньшей агрессивностью и большим миролюбием по отношению к особям своего вида. Кроме того оказалось, что уровень межгодовых различий в поведении особей телецкой популяции красной полевки сопоставим с различиями между выборками из разных географических точек.

6.3. Влияние разведения в виварии на поведение грызунов

Проанализировано влияние содержания и разведения в виварии на социальное поведение трех модельных видов: узкочерепной полевки, степной пеструшки и красной полевки. Отнесение поведенческих элементов к функцио-

нально-мотивационным формам поведения и последующий анализ выполнен по той же схеме, как разделе 3.5.

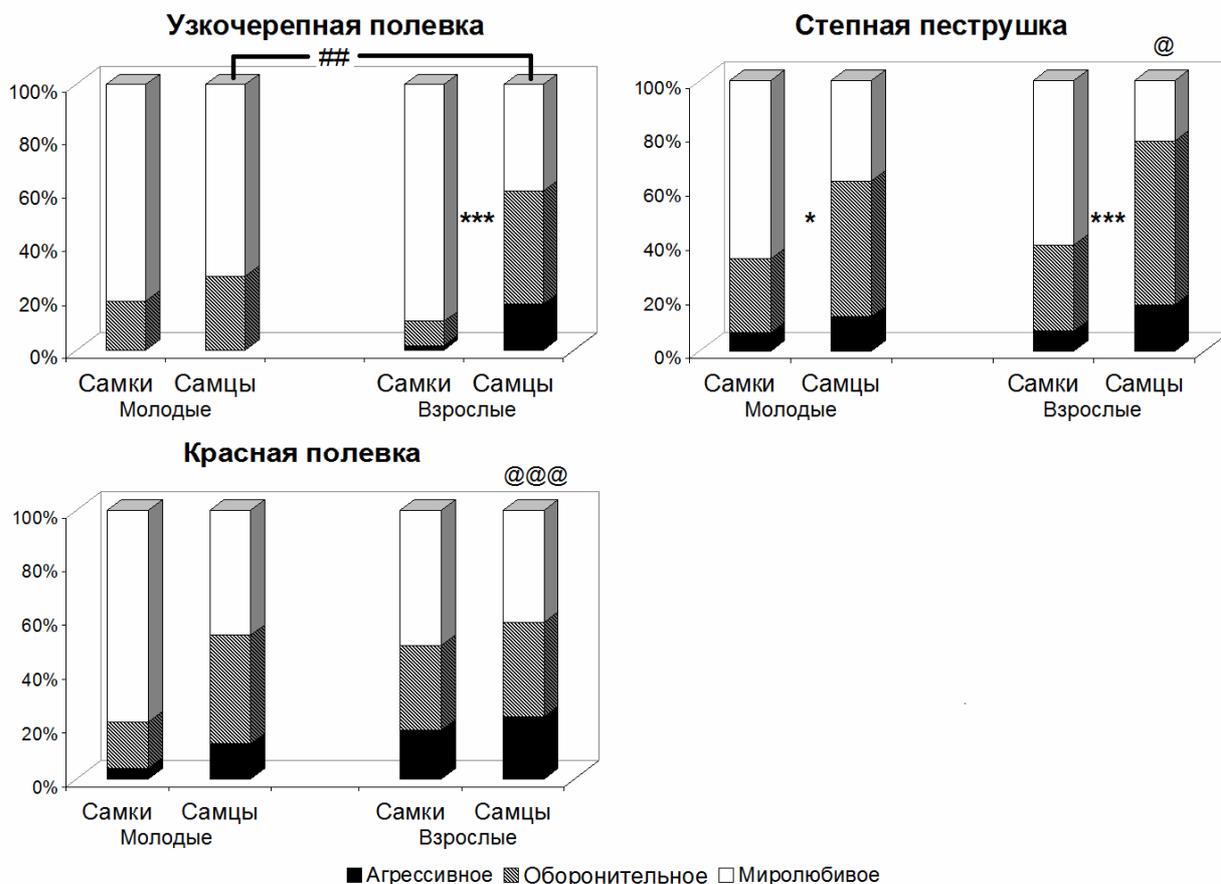


Рисунок 3. Соотношение разных форм социального поведения у молодых и взрослых самцов и самок, рожденных в виварии. Оценка различий (по χ^2): возрастные – ## – $p < 0,01$; межполовые – * – $p < 0,05$, *** – $p < 0,001$; отличия от животных, отловленных в природе (ср. с рис. 2) – @ – $p < 0,05$, @@@ – $p < 0,001$.

Обобщая данные по трем видам, можно отметить, что по сравнению с отловленными в природе животными «виварные» отличаются меньшей агрессивностью (взрослые самцы степной пеструшки) или большей частотой мирорлюбивых контактов (взрослые самцы красной полевки). При этом у обоих видов стираются возрастных отличия в поведении, что может свидетельствовать о характерной при domestикации инфантилизации и «поведенческой неотении» (Беляев, 1962; Трут, 2008; Захаров и др., 2012; Трапезов, 2012). Однако у узкочерепной полевки подобного влияния содержания в виварии на социальное поведение не отмечено: достоверных отличий по поведению виварных животных от диких не отмечено, наблюдается возрастное увеличение агрессивности самцов.

Глава 7. СООТНОШЕНИЕ АГРЕССИВНОГО И МИРОЛЮБИВОГО ПОВЕДЕНИЯ У ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ

Цель этой главы – отобразить соотношение центробежных тенденций пространственной сегрегации, реализующихся через агрессивное поведение и центростремительных тенденций агрегации, реализующихся через мирорлюбивое поведение (Шилов, 1977). Соотношение процессов сегрегации и

агрегации формирует видоспецифическую ПЭС популяций (Шилов, 1977; Громов, 2008).

Обработка в данном случае проведена с применением факторного анализа на совокупной выборке 10-ти исследованных видов грызунов.

Распределение видов на плоскости двух главных факторов позволяет выделить четыре основных кластера (рис. 4): 1) виды, демонстрирующие высокую агрессивность и средний уровень миролюбия (восточноазиатская мышь, хомячки Кэмпбелла и джунгарский); 2) низкоагрессивные виды с низким миролюбием (водяная, красносера, красная и рыжая полевки); 3) виды со средней агрессивностью и средним миролюбием (представлены степной пеструшкой); 4) виды с низкой агрессивностью и выраженным миролюбивым поведением (узкочерепная полевка и полевка-экономка).

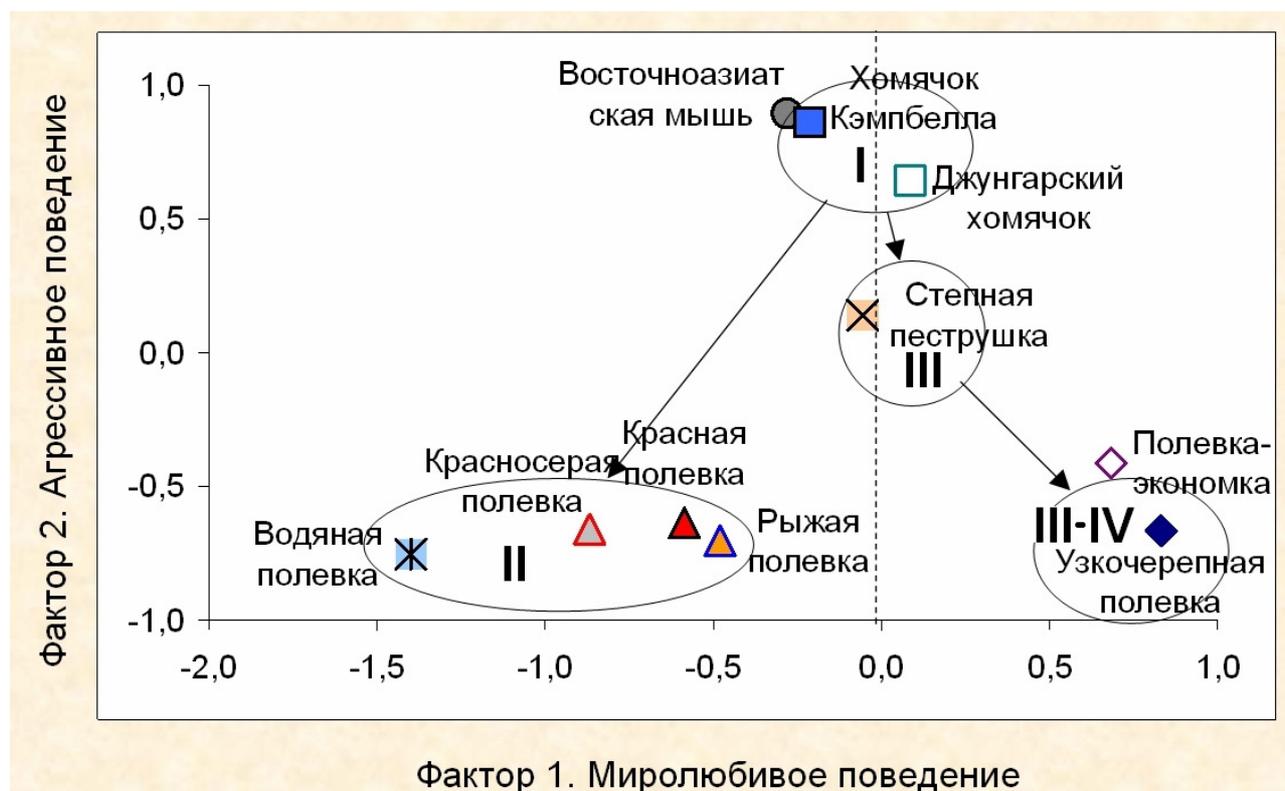


Рисунок 4. Положение видов в пространстве двух факторов: Фактор 1. Миролюбивое поведение и Фактор 2. Агрессивное поведение. Римские цифры I–IV – типы ПЭС (по Громову, 2008).

Восточноазиатская мышь и мохноногие хомячки, формирующие первый кластер – преимущественно семеноядные виды. В рационе хомячков преобладают плоды и семена растений, а также животные корма (личинки насекомых, дождевые черви) (Юдин и др., 1979; Бромлей, Охотина, 1984; Мещерский 1992; Павлинов, 1999; Малькова и др., 2003; Суров, Феоктистова, 2008). Особи этих видов территориальны (Viitala, Hoffmeyer, 1985). Мохноногих хомячков В.С. Громов (2008) относит к I типу ПЭС – видам с обособленными участками обитания; данных по организации группировок восточноазиатской мыши нет. Изученные виды рода *Apodemus* отнесены ко II типу ПЭС – с агрегациями участков обитания (Громов, 2008), однако анализ собственных данных, с учетом высокой

агрессивности самцов восточноазиатской мыши, позволяет предполагать пространственную сегрегацию и, соответственно, отнесение вида к I типу ПЭС.

Второй кластер представлен зеленоядной водяной полевкой и лесными полевками, для которых характерно смешанное питание как семенами и ягодами, так и зелеными частями растений, а также грибами и животной пищей (Флинт, и др., 1965; Громов, Ербаева, 1995; Zemanek, 1972). Для самцов в репродуктивный период характерно групповое использование жизненного пространства, образование так называемых агрегаций (парцеллы, думы, ассоциации) (Наумов, 1971; Bujalska, Saitoh, 2000; Громов, 2008). В.С. Громов (2008) относит лесных полевок ко II типу ПЭС. По образу жизни в репродуктивный период водяная полевка также может быть отнесена ко II типу.

Представитель третьего кластера, степная пеструшка – зеленояд. Для вида характерна моногамия (Евсиков и др., 2006). Однако отнесение ее к IV типу ПЭС – видам со структурированными семейными группами (Громов, 2008) сомнительно, т.к. прибылые зверьки последовательных генераций практически не встречаются вместе. Наряду со средним значением миролюбия у них относительно высок уровень агрессивности и поэтому степная пеструшка, по нашему мнению, должна быть отнесена к III типу ПЭС – видам со слабо консолидированными семейными группами.

Четвертый кластер – зеленоядные виды, рацион которых представлен наземными и подземными частями растений (Тавровский и др., 1971; Павлинов, 2006; Tast, 1972). Для узкочерепной полевки характерны крупные колонии, состоящие из нескольких половозрелых самцов и самок (Малькова, Пальчех, 2003; Пальчех, 2003; Задубровская, 2011). Самки этого вида наименее агрессивны по отношению к особям своего пола, они способны уживаться не только на общем групповом участке, но даже в одном гнезде (Малькова, 2003; Задубровская, 2011), что позволяет отнести этот вид к III типу ПЭС (Громов, 2008), или к переходному между III и IV типом (Задубровская, 2011).

Принято считать, что степень социальности усиливается от исходно одиночных видов к видам с семейно-групповым образом жизни (Costa, Fitzgerald, 1996; Громов, 2003, 2008). Проанализировав расположение видов в пространстве двух факторов – агрессивности и миролюбия, мы полагаем, что развитие социальных систем у изученных нами грызунов может идти от условно-одиночных видов (восточноазиатская мышь, мохноногие хомячки) с промискуитетной системой спаривания в двух направлениях, оба из которых сопровождаются снижением агрессивности. Первое направление характеризуется снижением миролюбия, ростом конкуренции и установлением иерархии доминирования в агрегациях самцов, приводящим к снижению агрессии за счет ритуализации агонистического поведения, и формированию полигинной системы спаривания с преимуществом высокоранговых самцов (водяная и лесные полевки). Второе направление характеризуется снижением агрессивности за счет роста толерантности к конспецификам, увеличением миролюбия и усилением парных связей – к моногамным видам с устойчивыми связями половых партнеров (степная пеструшка), а затем к видам со сложными эндогамными консолидированными семьями (узкочерепная полевка).

Практически такой же сценарий реконструирован В.С. Громовым (2007, 2008) на основе анализа особенностей социальной жизни ряда видов песчанок и полевок. Наши данные хорошо согласуются также с результатами кластерного анализа, который показал эволюционное значение подобной дихотомии в становлении форм социальности. Оно заключается в достижении большей дарвиновской приспособленности за счет либо повышения вклада в потомков и повышения их качества, либо увеличения их числа в результате покрытия большего числа самок (Задубровская, 2011; Потапов, Евсиков, 2012). Чабовский (2006) также отмечает дихотомический ход эволюции социальности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование поведения мышевидных грызунов при внутривидовых контактах показало, что миролюбивые взаимодействия встречаются достаточно редко, а большинство взаимодействий носит агонистический характер. Исследованные виды грызунов различаются по таким показателям, как уровень агрессивности, оборонительное, миролюбивое и демонстрационное поведение. При этом наибольшей агрессивностью и средними показателями миролюбивого поведения характеризуются условно одиночные виды со смешанным питанием, строгой иерархией доминирования и промискуитетным спариванием – восточноазиатская мышь, хомячки рода *Phodopus*. Полигинные виды, зеленояды или со смешанным питанием и иерархией доминирования у самцов, характеризуются избеганием как агрессивных, так и миролюбивых контактов с конспецификами – таковы водяная полевка и лесные полевки. Наиболее толерантные к конспецификам, с преобладанием миролюбивого поведения в социальных взаимодействиях особей, зеленояды, склонные к семейно-групповому образу жизни, – это узкочерепная полевка (консолидированные семьи) и полевка-экономка («квазимоногамия»).

С возрастом поведение исследованных видов претерпевает определенные изменения. Молодые зверьки отличаются от взрослых большей контактностью, сниженной агрессивностью и обедненным поведенческим репертуаром. По мере развития особей агрессивные взаимодействия в выводке нарастают, что в дальнейшем ведет к его распаду и расселению молодых зверьков. Взрослые животные, в отличие от молодых, менее контактны, проявляют большую агрессивность (прямую и ритуализованную) неизбирательного характера.

Поведенческие механизмы играют важную роль в поддержании гомеостаза популяции мелких грызунов. Их уровень агрессивности меняется на разных фазах популяционного цикла. При этом, вероятно, направление изменчивости видоспецифично. Так, у самцов узкочерепной полевки в годы высокой численности популяции агрессивность растет, в годы же депрессии численности, напротив, частота агрессивных взаимодействий снижается, и чаще наблюдаются элементы нейтрально-дружелюбного поведения. В отличие от самцов узкочерепной полевки, в год с наибольшей численностью самцы красной полевки отличались меньшим проявлением агрессии.

Поведение разводимых в виварных условиях узкочерепных полевок практически не отличается от поведения диких. В то же время, у всех половозрастных групп степной пеструшки и красной полевки в виварии повышается доля миролюбивых контактов, что наиболее выражено у взрослых самцов красной полевки. У виварных самцов степной пеструшки снижается агрессивность. Кроме того, у разводимых в виварии особей этих двух видов, в отличие от диких, не выражены возрастные изменения социального поведения, что может свидетельствовать о своеобразной «поведенческой неотении».

В целом трансформация поведения, связанная с разведением животных в виварии, более заметна у самцов. Можно предположить, что у самок структура поведения более консервативна и менее зависима от внешних условий существования. Возможно, эволюционные механизмы в большей степени стабилизируют поведенческие характеристики самок, что связано с выполнением ими функции продолжения рода и необходимостью сохранения базовых параметров (гомеостаза) популяции вида.

Использованные в работе единые подходы к изучению социального поведения грызунов позволили не только проанализировать видовые особенности поведения изучаемых видов и влияние на него факторов различной природы, но и, по расположению набора видов в пространстве двух основных форм поведения – агрессивности и миролюбия, установить вероятные направления развития социальных систем у грызунов. Таким образом, использованные в работе методы тестирования животных при изучении их поведения и последующей статистической обработки полученных данных адекватно отражают этологическую компоненту ПЭС и могут быть использованы в подобных исследованиях.

ВЫВОДЫ

1. Обоснована правомочность применения лишнего субъективности стандартного методического подхода, включающего тестирование животных и многомерную статистическую обработку данных, для выделения из совокупности элементов поведения его основных форм. У исследованных видов грызунов выделяется три основных формы поведения: миролюбивое, агрессивное и оборонительное. В отдельных половозрастных группах выделяется также демонстрационное поведение и смешанные его формы – агонистическое поведение и общая социальная активность.

2. Интенсивность агрессивных взаимодействий самцов степной пеструшки, красной полевки и восточноазиатской мыши с возрастом увеличивается. Выраженность миролюбивого поведения с возрастом уменьшается у самцов красных полевок, степных пеструшек и самок восточноазиатской мыши, а у самцов узкочерепной полевки она увеличивается.

3. Популяционная численность влияет на поведение животных. Однако реакция животных на изменения численности видоспецифична. Так, в годы высокой численности у узкочерепной полевки агрессивность взрослых самцов увеличивается, а у красной полевки уменьшается. Масштаб межгодовой изменчивости поведения красной полевки сопоставим с таковым межпопуляционной.

4. У взрослых самцов степной пеструшки и красной полевки в условиях вивария повышается доля миролюбивых контактов и снижается доля агрессивных; кроме того, у этих видов не выражены возрастные изменения социального поведения, что свидетельствует о «поведенческой неотении». Поведение разводимых в виварных условиях узкочерепных полевок практически не отличается от поведения диких.

5. Анализ соотношения миролюбивого и агрессивного поведения позволяет уточнить тип пространственно-этологической структуры популяций грызунов. Высокая агрессивность восточноазиатской мыши сопоставима с таковой мохноногих хомячков и предполагает ее отнесение к видам с обособленными участками обитания. Поведение водяной полевки с низкими значениями агрессивности и миролюбия сходно с таковым лесных полевок и свидетельствует о ее принадлежности к видам с системой агрегаций участков обитания. Степную пеструшку со средними значениями агрессивности и миролюбия следует отнести к видам со слабо консолидированными семейными группами. Ярко выраженное миролюбие и низкая агрессивность узкочерепной полевки подтверждает ее промежуточное положение между видами со слабо консолидированными и со структурированными семейными группами.

6. Показаны два возможных направления развития форм социальных отношений у грызунов от исходной одиночной формы. Первое из них связано с укреплением парных связей и развитием семейно-группового образа жизни; второе – с территориальностью самок и установлением структуры иерархических отношений у самцов.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Издания из перечня ВАК

1. Евсиков В.И., Кокенова Г.Т., Задубровский П.А., Потапова О.Ф., Потапов М.А. Моногамия как один из путей реализации адаптивного потенциала млекопитающих (на примере степной пеструшки, *Lagurus lagurus* Pallas) // Доклады академии наук. 2006. Т. 411. № 5. С. 708–710.
2. Потапов М.А., Потапова О.Ф., Задубровская И.В., Задубровский П.А., Кокенова Г.Т., Назарова Г.Г., Евсиков В.И. Половая привлекательность самцов и их агрессивность у грызунов с разными системами спаривания // Сиб. экол. журн. 2010. № 5. С. 813–818.
3. Потапов М.А., Задубровская И.В., Задубровский П.А., Потапова О.Ф., Евсиков В.И. Системы брачных отношений у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) и узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) из Северной Кулунды // Экология. 2012. № 1. С. 43.

Прочие публикации

4. Кокенова Г.Т., Задубровский П.А., Потапова О.Ф., Потапов М.А. Поведение в диадных тестах степной пеструшки (*Lagurus lagurus*), содержащейся в контролируемых условиях // Сибирская Зоологическая конференция: Тез. докл. всеросс. конф., посв. 60-летию ИСЭЖ СО РАН (Новосибирск, 15–22 сентября 2004 г.) Новосибирск: ООО «Талер-Пресс», 2004. С. 269–270.

5. Задубровская И.В., Потапов М.А., Назарова Г.Г., Потапова О.Ф., Задубровский П.А., Евсиков В.И. Зависимость привлекательности самцов от их агрессивности у грызунов с разными системами спаривания // «Биология – наука XXI века»: 14 Международная Пушинская школа-конференция молодых ученых. Т. 2. Пушино, 2010. С. 33–34.
6. Задубровский П.А., Потапов М.А., Потапова О.Ф., Евсиков В.И. Особенности поведения степных пеструшек в диадных тестах с оппонентами разного пола // «Биология – наука XXI века»: 14 Международная Пушинская школа-конференция молодых ученых. Т. 2. Пушино, 2010. С. 34.
7. Zadubrovskiy P., Potapov M., Evsikov V. Inter-male behavior of three Western Siberian rodent species in dyadic tests // 12th “Rodens et Spatium”, the Internat. Conf. on Rodent Biology (19–23 July 2010, Zonguldak, Türkiye): Abst. Zonguldak, 2010. P. 75.
8. Zadubrovskaya I.V., Potapov M.A., Potapova O.F., Zadubrovskiy P.A., Nazarova G.G., Evsikov V.I. The influence of male aggressiveness on sexual attractiveness and breeding success in monogamous and polygynous rodents // 12th “Rodens et Spatium”. The Intern. Conf. on Rodent Biology (19–23 July 2010, Zonguldak, Turkiye): Abst. Zonguldak, 2010. P. 77.
9. Задубровский П.А., Задубровская И.В., Потапова О.Ф., Потапов М.А. Сравнительный анализ суточной активности узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) в природе и в лабораторных условиях // Териофауна России и сопредельных территорий. Мат-лы междунар. совещ. IX Съезд Териологического общества при РАН (1–4 февраля 2011 г., Москва). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. С. 173.
10. Задубровский П.А., Задубровская И.В. Парные взаимодействия на нейтральной арене восточноазиатской лесной мыши (*Apodemus peninsulae*) // Биологическая наука и образование в педагогических вузах. Мат-лы VII Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах» (31 марта-2 апреля 2011 года). Вып. 7. Новосибирск: Изд. НГПУ, 2011. С. 40–41.
11. Задубровская И.В., Задубровский П.А., Потапов М.А. Структура колониальных поселений узкочерепной полевки в Северной Кулунде // Актуальные проблемы современной териологии. Новосибирск, 2012. С.102.
12. Задубровский П.А., Задубровская И.В., Потапов М.А. Зависимость социального поведения узкочерепной полевки от численности популяции // Актуальные проблемы современной териологии. Новосибирск, 2012. С.152.