

Социальное и акустическое поведение шикотанских полевок (*Myodes sikotanensis*) в экспериментальных условиях

М. В. РУТОВСКАЯ

Институт проблем экологии и эволюции РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: desmata@yandex.ru

Статья поступила 21.03.2018

После доработки 21.04.2018

Принята к печати 26.04.2018

АНОТАЦИЯ

Изучены внутривидовые взаимоотношения между особями в экспериментальных условиях двух популяций шикотанской полевки *Myodes sikotanensis* с островов Сахалин и Шикотан. В группах, состоящих из четырех самцов и двух самок, наблюдали за взаимоотношениями полевок и их акустической активностью. В обеих популяциях в группах наблюдалось как агрессивное, так и дружелюбное поведение. Однако более активные шикотанские полевки демонстрировали в целом более дружелюбное поведение, характерное для серых полевок с семейно-групповой социальной структурой. Полевки из сахалинской популяции имели преимущественно агрессивные взаимодействия и между ними обычно устанавливались иерархические отношения доминирования – подчинения, характерные для лесных полевок. Звуковая сигнализация была представлена в основном писком, издаваемым полевками при защите убежища, в меньшей мере – при других взаимодействиях особью, испытывающей дискомфорт. Акустические сигналы не играют существенной роли в формировании взаимоотношений в группах шикотанских полевок.

Ключевые слова: социальное поведение, акустическое поведение, грызуны, лесные полевки, шикотанская полевка.

Шикотанская полевка *Myodes sikotanensis* Tokuda, 1935, эндемик Курильских островов, вид, занесенный в Красную книгу Сахалинской обл. [Григорьев, 2007]. Это крупный вид: длина тела до 150 мм, длина хвоста – до 65 мм [Громов, Ербаева, 1995], систематическое положение которого до сих пор не устоялось. Поскольку шикотанская полевка обитает симпатично с красносерой полевкой (*Myodes rufocanus*) и молодые особи этих двух видов морфологически схожи, то в течение

некоторого времени видовая самостоятельность шикотанской полевки оставалась спорным вопросом [Реймерс, 1972]. По крациональским признакам она однозначно относится к роду *Myodes*. С другой стороны, отсутствие корней коренных зубов совпадает с диагностическим признаком рода *Microtus* [Тимофеева, Быков, 1975]. Сейчас ее видовая самостоятельность относительно красносерой полевки не подвергается сомнению [Костенко, Алленова, 1978; Барышников и др.,

1981]. Видовой статус популяций полевок с разных островов некоторые авторы рассматривают по-разному. Полевок с севера Японских островов относят к виду *M. rex* [Mammal species..., 2005]. Вид *M. sikotanensis* обитает на юге о-ва Сахалин, а также на островах Зеленый и Шикотан, но многочислен он только на последнем [Тимофеева, Быков, 1975; Костенко, Бурковский, 2002]. Не так давно шикотанскую полевку обнаружили и на северной части о-ва Сахалин на п-ове Шмидта [Бурковский, Нечаев, 2003], но перестали отмечать на о-ве Зеленый [Григорьев, 2008]. Электрофоретический анализ ферментативных систем и неэнзимных белков дает основания для выделения *M. rex*, *M. sikotanensis* и *M. rufocanus* в надвидовой комплекс – подрод *Craseomys* [Фрисман и др., 2002; Павлинов, 2006], или в самостоятельный род *Craseomys* [Павлинов, Лисовский, 2012], причем расхождение их филетических линий произошло, вероятно, в раннем плейстоцене [Wakana et al., 1996].

На основании анализа морфологических и генетических материалов и молекулярного метода предположено, что *M. rex* с севера Японских островов и *M. sikotanensis* являются единым самостоятельным видом [Kaneko et al., 1998; Iwasa et al., 2001; Abramson et al., 2009]. Однако популяции шикотанской полевки с островов Сахалин и Шикотан имеют значительные различия: так, полевки с о-ва Шикотан практически по всем показателям размеров тела и черепа несколько крупнее полевок с о-ва Сахалин [Бурковский, 2005]. Е. М. Григорьев [2008] считает, что принадлежность к этому виду сахалинских популяций шикотанской полевки требует уточнения. Х. Абе [Stady..., 1984; Abe, 2000], напротив, не сомневается в идентичности шикотанских полевок с островов Сахалин и Шикотан, но также считает, что *M. sikotanensis* должна быть отнесена к *M. rex*. Однако И. Я. Павлинов и А. А. Лисовский [2012] на основании исследования М. Мотокавы [Motokawa, 2008] включают ее в качестве формы в *M. rufocanus*.

На о-ве Сахалин шикотанская полевка – малочисленный вид со спорадическим распространением. Она обитает в открытых стациях по окраинам торфянистых болот, в долинах рек, занимая злаковые и разнотравные луга, бамбучники, травяно-кустарнико-

вые каменно-березовые леса и вейниковые сообщества, не избегает сельскохозяйственных угодий [Костенко, Бурковский, 2002]. В осенний период расселяющиеся особи встречаются в посадках сосны на месте темнохвойных лесов [Бурковский, Нечаев, 2003]. Известные реликтовые популяции этого вида на о-ве Хоккайдо приурочены к горным районам, где эта полевка обитает на относительно большой высоте [Abe, 1973; Iwasa et al., 2001]. В зимний период шикотанская полевка населяет открытые влажные биотопы, где образует поселения, напоминающие колонии: множество поверхностных ходов в дерновине, наличие кормовых столиков с разгрызенными на части остатками растений, устройство подснежных гнезд, создание кормовых запасов. Зимнее гнездо, как правило, занимает одна семья шикотанской полевки (3–4 зверька) [Бурковский, 2005].

На о-ве Шикотан *M. sikotanensis* ловится преимущественно в пойменных местообитаниях, в лиственничниках и бамбучниках по склонам сопок и в кустарниковых зарослях, а также и на заболоченном долинном лугу.

Взрослые перезимовавшие самки приступают к размножению в апреле, а заканчивается оно к началу октября. Суточная активность полифазная. Е. М. Григорьев [2008] полагает, что шикотанская полевка в местах обитания заняла экологическую нишу рода серых полевок. Поэтому некоторые стороны экологии этого вида более характерны для представителей рода *Microtus*, чем для рода *Myodes*, наиболее характерные из них – наличие колониальных поселений, характер роющей деятельности, особенности питания и запасания пищи [Григорьев, 2008].

Поведение шикотанской полевки практически не изучено. При содержании этих полевок в неволе отмечено, что нахождение вместе нескольких самцов сопровождается высоким уровнем агрессивности, что приводит к гибели части из них. Опыт разведения шикотанских полевок показал, что размножаются они только при наличии значительной площади в больших клетках и в вольерах при естественной динамике температуры и освещения. В виварии в кюветах ни одного выводка получить не удалось [Сербенюк, Галанина, 1986]. Красносерые полевки с о-ва Сахалин более агрессивны друг к другу

при содержании их группами, в результате чего много зверьков погибло от укусов и травм. В отличие от красносерых, шикотанские полевки с о-ва Сахалин проявили себя менее агрессивными, однако гибель зверьков также оказалась высока, хотя и в меньшей степени, чем у красносерых полевок. Иерархическая структура у шикотанских полевок практически не формировалась [Сербенюк, 1990].

Акустическая сигнализация шикотанских полевок с островов Сахалин и Шикотан включала писк, характерный и для других видов лесных полевок и имевший длительность $103,1 \pm 15,2$ мс ($n = 18$; $K = 10$), гармоническую, широкополосную или смешанную структуру. Доминантная частота имеет пики на частотах 2,0–3,15 и 6,3 кГц. Писк самок и самцов практически идентичен, так же как и писк полевок популяций с островов Сахалин и Шикотан. По комплексу признаков звуки шикотанской полевки резко отличаются от таковых красносерой полевки в первую очередь по глубине модуляции частоты и ее форме [Соколов и др., 1991].

Поскольку поведение шикотанских полевок изучено недостаточно, в том числе у популяций, обитающих на разных островах, цель настоящей работы – сравнительное изучение внутривидовых взаимоотношений и акустического поведения шикотанской полевки из двух популяций с островов Сахалин и Шикотан в экспериментальных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение социальных взаимоотношений и акустического поведения шикотанских полевок проводили на НЭБ “Черноголовка” ИПЭЭ РАН на базе ЦКП “Живая коллекция диких видов млекопитающих”. Всего сформировано 14 групп (1497 ч наблюдений) из особей шикотанской полевки с о-ва Сахалин и шесть групп (548 ч наблюдений) из особей шикотанской полевки с о-ва Шикотан. Группы, состоявшие из двух самок и четырех самцов, формировали из зверьков, отловленных в природе и одного поколения родившихся в неволе по стандартизированной методике [Соколов и др., 1987] из незнакомых друг другу половозрелых зверьков. Полевок индивидуально помечали выстриганием шерсти.

Каждая особь участвовала в эксперименте один раз. За поведением зверьков визуально наблюдали в вольерах площадью 36 м^2 в период наибольшей активности особей в темное время суток. В вольеры, расположенные под открытым небом и накрытые сеткой от хищных птиц, помещали семь убежищ, погилку, кормушку и ветки деревьев для усложнения пространства. Расположение элементов в вольере обеспечивало возможность визуального наблюдения и распознавания методов. В процессе наблюдений регистрировали двигательную активность вне убежищ зверьков с точностью до минуты методом сплошного протоколирования [Попов, Ильченко, 2008], фиксировали все взаимодействия и отмечали контакты, при которых полевки издавали звуковые сигналы. Эксперимент продолжался не менее месяца в летнее время с мая по сентябрь. Со второй половины лета добавляли освещение, чтобы удлинить световой период. В течение эксперимента проводили 10–11 наблюдений средней продолжительностью $8,7 \pm 2,1$ ч ($n = 208$) и 10 наблюдений в разных группах в течение суток, чтобы определить время наибольшей активности особей. В конце месяца в каждую группу 2–4 раза подсаживали “чужаков” (самку или самца) и регистрировали реакцию на них особей-резидентов.

Всего в эксперименте участвовали 51 особь шикотанских полевок с о-ва Шикотан и 113 полевок с о-ва Сахалин, из которых за 36 полевками с о-ва Шикотан (12 самок и 24 самца) и 84 полевками с о-ва Сахалин (28 самок и 56 самцов) наблюдали в течение всего эксперимента, а поведение 44 особей: 29 полевок с о-ва Сахалин (13 самцов и 16 самок) и 15 полевок с о-ва Шикотан (9 самцов и 6 самок) регистрировали только в течение одного наблюдения в качестве “чужаков”.

За основу типологизации взаимодействий взято описание поведения зверьков рода *Myodes*, сделанное В. Джостом [Johst, 1967].

Выделяли следующие типы взаимодействий:

а) жесткие агрессивные контакты – преследования, нападения (выпады), клубки, укусы и боксирования;

б) мягкие агрессивные контакты – выпады лапами при подходе другой особи, вставания, отталкивания;

в) опознавательные – назо-назальные, назо-аналльные и обнюхивания других частей тела. Это взаимодействие считалось самостоятельным взаимодействием, если после обнюхиваний зверьки расходились, не демонстрируя ни агрессивного, ни дружелюбного поведения. Однако часто взаимное обнюхивание предшествовало другому поведению, в этом случае контакт относили к тому типу поведения, которое следовало за обнюхиванием;

г) дружелюбное поведение – сидение рядом, груминг, следование, подлезание;

д) избегание контакта;

е) половое поведение – садки, следование в половом контексте, спаривание;

ж) оборона убежища – взаимодействие, при котором один зверек пытается войти в убежище, а другой его не пускает. Этот тип контактов часто сопровождается писком, причем взаимодействующие зверьки имеют разную мотивацию: агрессивную, исследовательскую и половую.

Экспериментальных зверьков делили на группы с агрессивным и дружелюбным поведением. В первом случае выделяли доминанта по соотношению инициированной им и направленной на него агрессии [Гольцман, 1983]. Подчиненные особи крайне редко проявляли агрессивное поведение. В некоторых группах выявляли “субдоминанта” – особь, которую активно атаковал доминант, но которая, в свою очередь, инициировала агрессивные контакты с остальными самцами в группе. В группах с дружелюбным поведением статус всех зверьков определяли как нейтральный, но в качестве потенциального доминанта (активной особи) выделяли зверьков, атаковавших “чужаков”. Все контакты делили на три типа партнерства: взаимодействия между самками, между самцами и между особями разного пола.

Полученные результаты обрабатывали с помощью программы Statistica 13 (StatSoft, USA). При описании считали среднее значение \pm ошибку средней. Сравнения характеристик поведения у разных видов проводили с использованием гнездовой ANOVA, при множественном сравнении использовали постхок тест Tukey. Характеристики, выраженные в процентах, сравнивали по тесту хиквадрат.

Для каждой отдельной особи длительность ее нахождения вне убежища нормировали на один час за каждое отдельное наблюдение, затем считали среднюю двигательную активность особи за все дни эксперимента. Для оценки кормовой активности, высчитывали процент времени, который каждая особь тратила на кормление от суммарной длительности нахождения зверька вне убежища. Из среднего значения двигательной активности и процента времени, потраченного особью на кормление, формировали выборки для сравнения популяционных, половых и статусных особенностей двигательной и кормовой активностей полевок.

Отдельно рассматривалось поведение полевок в первые сутки формирования группы, когда особи знакомились друг с другом; в сутки, когда подсаживали “чужаков”, и в сформированных группах с 3 по 30-е сутки после начала эксперимента. При сравнении социальной активности разных популяций в первые сутки с помощью гнездовой ANOVA сравнивали общее число контактов в группе за одно наблюдение сразу после помещения полевок в экспериментальный вольер с учетом половой принадлежности партнеров: самки – самки, самцы – самцы и самки – самцы, причем фактор “партнер” вкладывался в фактор “популяция”. Анализ наиболее часто демонстрируемых типов взаимодействий между особями с учетом половой принадлежности партнеров проводили с помощью гнездовой ANOVA для каждой популяции отдельно, причем фактор “тип контакта” вкладывали в фактор “партнер”.

При сравнении социальной активности разных видов с 3 по 30-е сутки и в эксперименте с подсаживанием “чужаков” для каждой группы рассчитывали среднее от общего числа контактов каждой особи за одно наблюдение с учетом половой принадлежности партнеров. Затем из полученных средних для каждой группы проводили анализ с помощью гнездовой ANOVA, причем фактор “партнер” вкладывался в фактор “популяция”. Для сравнения социальной активности особей в первые сутки, в эксперименте с “чужаками” и во время остальных наблюдений мы эти же выборки сравнивали по гнездовой ANOVA, в которой фактор “тип наблюдений” вкладывали в факт-

тор “партнеры” для каждой популяции отдельно.

Для оценки акустического поведения полевок использовали понятие “акустическая активность” [Рутовская, 1990], которую рассчитывали как процент числа взаимодействий, сопровождающихся звуковыми сигналами, к общему числу всех взаимодействий между особями. Акустическую активность рассчитывали для каждой особи, а затем проводили сравнение между популяциями с учетом пола с помощью гнездовой ANOVA, в которой фактор “пол” вкладывали в фактор “популяция”. Для сравнения акустической активности особей разных рангов использовали гнездовую ANOVA для каждой популяции отдельно, причем фактор “социальный ранг” вкладывали в фактор “пол”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наблюдения в течение суток у 10 разных групп шикотанских полевок с о-ва Сахалин показали, что полевки активны в любое время суток, однако несколько выше их активность в сумеречное и ночное время – от 21.00 до 5.00 утра (рис. 1). Поэтому основную часть наблюдений проводили в темное время суток.

Средняя двигательная активность (пересчитанная на один час наблюдений) резидентных особей полевок сахалинской популяции оказалась меньше, по сравнению с полевка-

ми шикотанской популяции: $2,7 \pm 0,3$ мин; $n = 84$ и $8,0 \pm 1,0$ мин; $n = 36$ соответственно ($F_{1, 116} = 40,25$; $p = 0,001$). При этом двигательная активность самцов и самок внутри каждой популяции не различалась ($F_{2, 116} = 0,55$; $p = 0,577$).

Двигательная активность зверьков, имеющих разный статус, почти не имела отличий. Только у особей сахалинской популяции подчиненные самцы были достоверно активнее нейтральных самцов ($p = 0,028$), а самцы-чужаки активнее нейтральных самцов и самок, последние проявляли наименьшую двигательную активность ($F_{7, 104} = 4,77$; $p = 0,001$) (табл. 1). Кормовая активность у резидентных особей обеих популяций составляла в среднем $25,9 \pm 1,3\%$ ($n = 119$) от общей двигательной активности полевок и не различалась между особями разного пола и социального статуса. Только особи-чужаки в шикотанской популяции затрачивали на кормление меньше времени, чем другие зверьки (см. табл. 1).

Все экспериментальные группы разделились на два типа: группы с дружелюбным поведением между особями (две группы из полевок шикотанской популяции и пять групп – сахалинской популяции) и группы с агрессивным поведением между некоторыми особями (четыре группы из полевок шикотанской популяции и девять групп – сахалинской популяции).

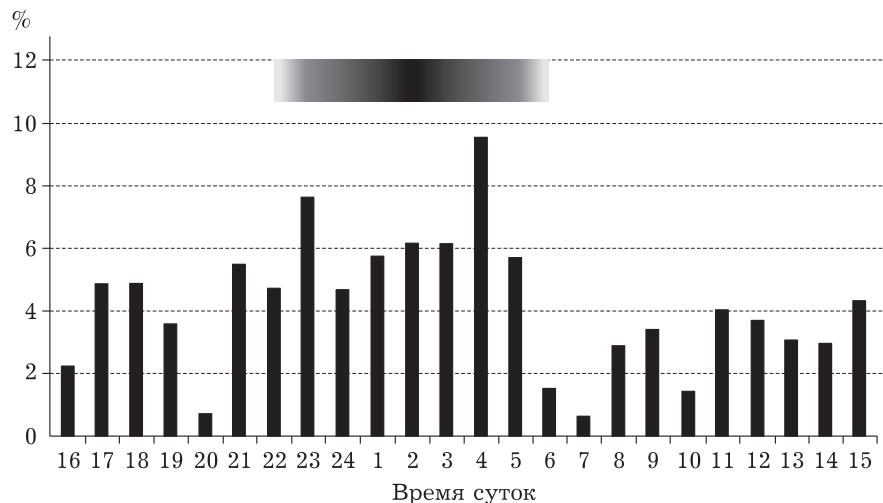


Рис. 1. Средняя продолжительность активности в течение суток шикотанских полевок с о-ва Сахалин для 10 экспериментальных групп (в процентах для каждого часа от общей продолжительности активности всех полевок в группе в течение суток). Прямоугольник отмечает темное время суток

Т а б л и ц а 3

Среднее число контактов за один период наблюдений (8 ч) при разных условиях в группах с агрессивным поведением, сформированных из особей шикотанской полевки сахалинской ($n = 9$) и шикотанской популяций ($n = 4$)

Вид	Тип партнеров	1-е сутки	3-30-е сутки	С “чужаком”*	Гнездовая ANOVA
Полевки с о-ва Сахалин	Самка – самка	0,3 ± 0,3 ^a	0,4 ± 0,3 ^a	2,4 ± 0,8 ^a	По типу партнеров
	Самец – самец	19,7 ± 3,8 ^b	13,0 ± 3,2 ^{b,c}	19,8 ± 4,4 ^b	$F_{2, 65} = 25,7; p = 0,001;$
	Самец – самка	9,2 ± 2,1 ^{a,b}	7,8 ± 2,4 ^{a,b}	11,9 ± 2,6 ^{a,b}	по типу наблюдений $F_{6, 35} = 0,96; p = 0,460$
Полевки с о-ва Шикотан	Самка – самка	3,0 ± 1,5 ^{a,g}	1,2 ± 0,6 ^{a,b}	6,0 ± 4,0 ^{a,b,g}	По типу партнеров
	Самец – самец	17,0 ± 9,2 ^{b,g}	22,0 ± 1,6 ^{b,g}	33,2 ± 4,4 ^b	$F_{2, 23} = 18,1; p = 0,001;$
	Самец – самка	13,5 ± 4,8 ^{a,b,g}	23,8 ± 3,9 ^{b,g}	35,5 ± 3,1 ^b	по типу наблюдений $F_{6, 23} = 2,90; p = 0,029$
Гнездовая ANOVA: сравнение	По популяции	$F_{1, 33} = 0,20;$ $p = 0,660$	$F_{1, 33} = 12,5;$ $p = 0,001$	$F_{1, 25} = 15,5;$ $p = 0,001$	
	По типу парт- неров	$F_{4, 33} = 6,54;$ $p = 0,001$	$F_{4, 33} = 9,98;$ $p = 0,001$	$F_{4, 25} = 8,55;$ $p = 0,001$	

П р и м е ч а н и е. Разные буквенные индексы обозначают достоверно различающиеся значения при множественном сравнении по пост-хок тесту Tukey; жирным шрифтом выделены достоверные значения.

*В одной группе полевок из Сахалинской популяции наблюдения закончили раньше, так как большая часть зверьков в группе погибла и подсаживания чужаков не проводили.

ке или к другому самцу, иногда избегания контакта.

После первых суток число контактов между особями несколько увеличивалось, особенно между самцами и самцами с самками у полевок шикотанской популяции, хотя и не достигало достоверного уровня (см. табл. 2). У обеих популяций в этот период превалируют опознавательные и дружелюбные контакты.

При подсаживании “чужаков” социальная активность резидентных полевок достоверно не изменялась (см. табл. 2), но кроме опознавательных и дружелюбных контактов еще прибавлялись контакты типа “обороны убежища”.

В группах с агрессивным поведением в первые сутки число взаимодействий между полевками в обеих популяциях оказалось примерно равным – 29,3 ± 5,8 контактов, $n = 9$ групп сахалинской популяции и 33,5 ± 15,1 контактов, $n = 4$ групп шикотанской популяции ($F_{1, 11} = 0,10; p = 0,755$). Причем наибольшее число контактов зарегистрировано между самцами, а также в шикотанской популяции между самцами и самками (табл. 3). Полевки в первый день демонстрировали агрессивные контакты между самцами и оборону убежища, а шикотанские полевки, кро-

ме того, избегание взаимодействий и опознавательные и дружелюбные контакты между самцами и самками.

В последующие дни число контактов не менялось, однако полевки из шикотанской популяции социально были более активны (см. табл. 3), чем полевки из сахалинской популяции, в том числе регистрировали дружелюбные и опознавательные контакты между самцами и самками. Между полевками из сахалинской популяции сохранялись преимущественно агрессивные взаимодействия.

Активность резидентных полевок при подсаживании “чужаков” не менялась (см. табл. 3). Контакты носили преимущественно агрессивный характер.

Смертность особей в обеих популяциях за все время проведения эксперимента оказалась высокой, около 1/4 полевок погибало. Так, в группах полевок из сахалинской популяции с дружелюбным и агрессивным поведением погибло 33,3 и 25,9 % особей соответственно ($\chi^2 = 2,47; p = 0,116$), а в группах полевок из шикотанской популяции – 8,3 и 29,2 % особей ($\chi^2 = 21,1; p = 0,001$). То есть в группах с дружелюбным поведением полевок с о-ва Шикотан смертность зверьков оказалась достоверно ниже, чем во всех других группах.

Таблица 4

Акустическая активность (%) особей шикотанских полевок из сахалинской и шикотанской популяций с разным статусом

Вид	Полевки с о-ва Сахалин		Полевки с о-ва Шикотан	
	Статус особей	Самки	Самцы	Самки
Нейтральные	29,7 ± 5,1, n = 24	23,1 ± 7,4, n = 18	15,9 ± 4,1 ^a , n = 12	1,8 ± 0,6 ^a , n = 8
Доминанты	26,5, n = 1	2,2 ± 1,2, n = 9		0,2 ± 0,1 ^a , n = 2
Субдоминанты		5,9 ± 4,8, n = 2		0,6 ^{a,b} , n = 1
Подчиненные	13,2, n = 1	8,6 ± 2,2, n = 25		3,0 ± 1,2 ^a , n = 3
“Чужаки”	26,9 ± 8,5, n = 14	10,4 ± 3,0, n = 13	34,2 ± 6,2 ^b , n = 5	17,8 ± 4,9 ^{a,b} , n = 8
Сравнение по полу		F _{1, 98} = 2,43; p = 0,121		F _{1, 43} = 27,1; p = 0,001
Сравнение по статусу особи		F _{7, 98} = 1,08; p = 0,379		F _{5, 43} = 4,92; p = 0,001

Причание. Сравнение проводили с использованием гнездовой ANOVA, разные буквенные индексы обозначают достоверно различающиеся значения при множественном сравнении по пост-хок тесту Tukey; n – число особей.

Акустическое поведение полевок в группах представлено писком, встречающимся во многих взаимодействиях и имеющим широкую изменчивость по интенсивности. Средняя акустическая активность полевок из обеих популяции не отличалась (18,0 ± 2,2 %; n = 107 сахалинская и 11,4 ± 2,0 % шикотанская популяции, n = 50, n – общее число особей, меньше, чем заявлено в методике, поскольку не все особи вступали в контакт с другими зверьками, а следовательно, и акустиче-

скую активность этих особей посчитать оказалось невозможно) (F_{1, 153} = 3,06; p = 0,082), при этом самки у обеих популяций пищат чаще, чем самцы (F_{2, 153} = 11,7; p = 0,001). Так, акустическая активность самок сахалинской популяции составляла 28,3 ± 4,2 % (n = 40), шикотанской популяции – 21,4 ± 3,9 % (n = 17) по сравнению с самцами (11,9 ± 2,3 %; n = 67 и 6,3 ± 1,8 %; n = 33 сахалинской и шикотанской популяции соответственно, хотя различия между акустической активностью

Таблица 5

Акустическая активность (%) особей шикотанских полевок из сахалинской и шикотанской популяций при разных типах взаимодействий

Тип взаимодействия	Поведение особи	Полевки с о-ва Сахалин	Полевки с о-ва Шикотан
Агрессия	Особь, инициирующая контакт	0 ^a , n = 40	0,5 ± 0,5 ^a , n = 23
	Атакованная особь	6,2 ± 2,6 ^a , n = 67	16,3 ± 6,1 ^a , n = 32
Оборона убежища	Особь, пытающаяся войти в убежище	0 ^a , n = 69	0 ^a , n = 23
	Особь, непускающая партнера в убежище	50,6 ± 3,8 ^b , n = 97	29,3 ± 5,8 ^b , n = 33
Избегание контакта	Убегающая особь	1,6 ± 0,9 ^a , n = 60	4,3 ± 1,8 ^a , n = 39
Опознавание	Оба партнера	9,4 ± 2,4 ^a , n = 68	11,7 ± 2,7 ^{a,b} , n = 42
Дружелюбные взаимодействия	Побеспокоенный партнер	6,6 ± 1,9 ^a , n = 73	5,7 ± 1,7 ^a , n = 41
Мягкая агрессия	Обычно отталкивание лапами	14,2 ± 4,7 ^a , n = 42	13,6 ± 3,0 ^{a,b} , n = 43
Половые взаимодействия	Преимущественно самки, за которыми следует самец	3,4 ± 2,3 ^a , n = 19	14,9 ± 6,7 ^{a,b} , n = 18
	Гнездовая ANOVA	сравнение по виду F _{1, 811} = 0,073; p = 0,788	сравнение по типу взаимодействий F _{16, 811} = 25,9; p = 0,001

Причание. Разные буквенные индексы обозначают достоверно различающиеся значения при множественном сравнении по пост-хок тесту Tukey; n – число особей, демонстрирующих данное поведение.

самцов и самок шикотанской популяции не достигало достоверного уровня $p = 0,054$.

У шикотанских полевок с о-ва Сахалин достоверных различий в акустической активности особей разных социальных статусов нет, хотя зверьки, участвующие в агрессивных взаимодействиях, имеют тенденцию издавать меньше писков. У полевок с о-ва Шикотан достоверно самки, в частности самки-чужаки, более активны акустически (табл. 4).

Акустическая активность особей одинакова у разных видов при разных типах взаимодействий, однако наиболее часто писк зверьки издают при обороне убежища (табл. 5).

Пение (щебет) самцов отмечено только в одной группе полевок с о-ва Сахалин: самец доминант издавал его при взаимодействии с самкой в двух дружелюбных и двух опознавательных контактах. Также зафиксирован единственный случай, когда самец доминант из группы полевок с о-ва Шикотан издавал щебет в дружелюбном взаимодействии с самкой.

ОБСУЖДЕНИЕ

Шикотанские полевки в эксперименте показали полифазную активность, которую для них отмечали при отлавах в природе [Григорьев, 2008], хотя в ночное время они вели себя чуть более активно. Активность полевок из шикотанской популяции достоверно выше по сравнению с сахалинской популяцией, при этом наименее активными оказались нейтральные по своему социальному статусу особи. Кормовая активность полевок относительна высока – около 1/4 времени находления на поверхности полевки обоего пола кормились, и это не зависело от статуса особи у обеих популяций.

В группах с дружелюбным поведением социальная активность (число контактов) особей невелика, но у полевок шикотанской популяции она выше, чем у полевок сахалинской. Самки между собой практически не взаимодействуют. Основная часть контактов – дружелюбные и опознавательные между самцами и между полами.

В группах с агрессивным поведением также социальная активность полевок из шикотанской популяции выше. В группах обеих

популяций регистрировали преимущественно агрессивные взаимодействия между самцами, практически полное отсутствие взаимодействий между самками. Самцы и самки из шикотанской популяции более активно взаимодействовали между собой, чем полевки из сахалинской популяции.

Сравнение социального поведения двух популяций шикотанских полевок показало существенные различия между ними, и в первую очередь в соотношении дружелюбных и агрессивных взаимодействий. Для обеих популяций процент групп, демонстрирующих только дружелюбное поведение, составил около 1/3 (33,3 %; $n = 6$ в группах из полевок с о-ва Шикотан и 35,7 %; $n = 14$ в группах из полевок с о-ва Сахалин). Поэтому возможно объединить данные по всем группам (см. рис. 2). Можно отметить, что для полевок с о-ва Шикотан более характерны дружелюбные взаимодействия как между самцами, так и между самками. В то время как для полевок с о-ва Сахалин агрессивные взаимодействия и между самцами, и между самками преобладают. В. С. Громов [2008] предложил делить пространственно-социальную структуру у грызунов на четыре типа: виды с системой обособленных участков (1-й тип), виды с системой агрегаций индивидуальных участков обитания (2-й тип), виды со слабо консолидированными семейными группами (3-й тип) и виды со структуризованными семейными группами (4-й тип). Все лесные полевки по классификации В. С. Громова попадают во второй тип, который характеризуется наличием достаточно сильно обособленных участков самок, на которые накладываются более обширные сильно перекрывающиеся участки самцов. В результате конкуренции самцов отношения между особями часто носят агрессивный характер, что приводит к образованию иерархической системы отношений доминирования – подчинения [Громов, 2008]. Классическим примером таких отношений являются структуры рыжих полевок. Преобладающими типами взаимодействий являются агрессивные, что показано как в эксперименте (83,3 %) [Соколов и др., 1988], так и в природе (90 %) [Чистова 1998, 2002]. Преобладание дружелюбных контактов над агрессивными характерны для соци-

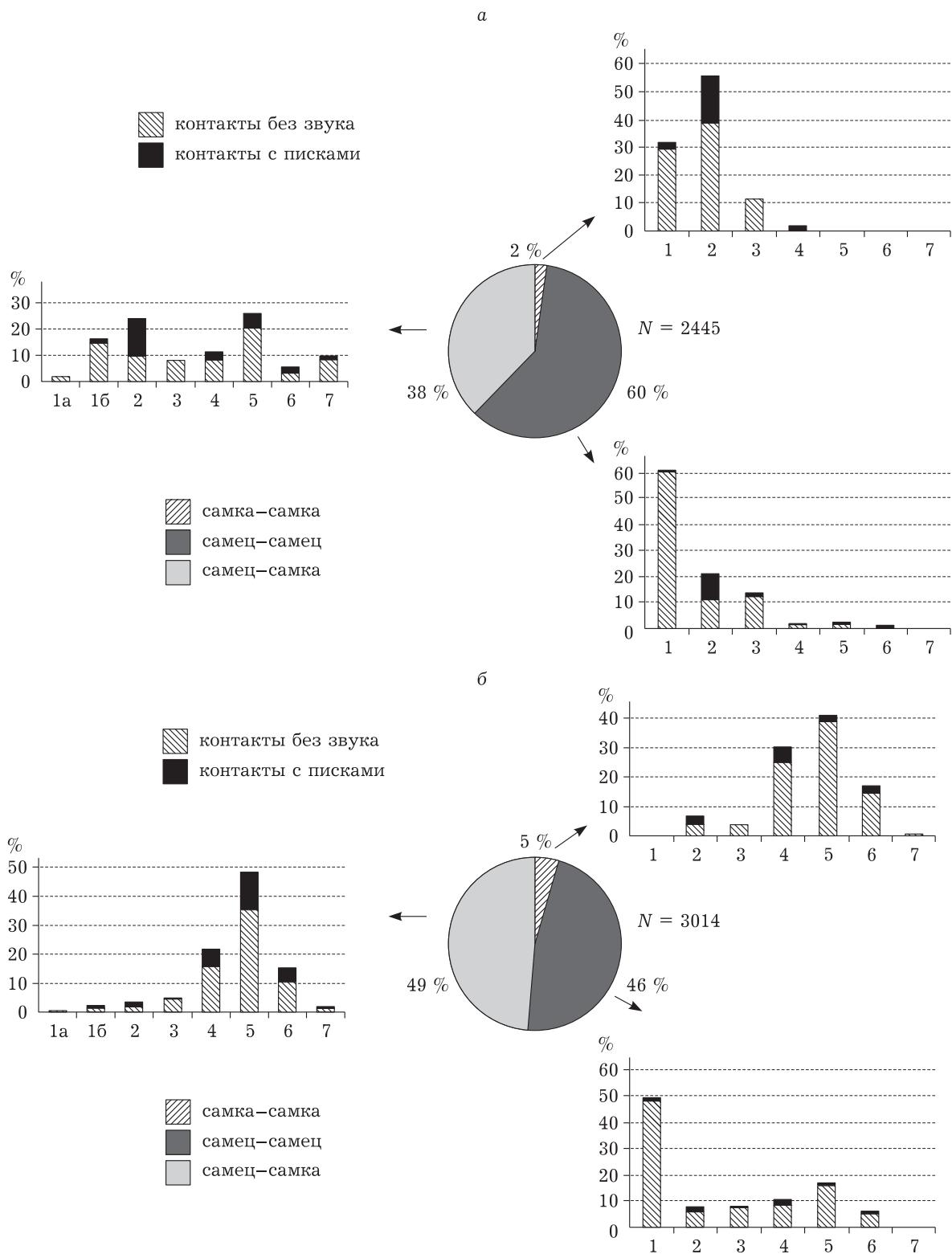


Рис. 2. Соотношение числа взаимодействий между однополыми и разнополыми парами в группах (диаграмма), сформированных из особей шикотанской полевки с островов Сахалин (а) и Шикотан (б), и распределение разных типов контактов и акустической активности в них (гистограммы). Цифрами обозначены типы взаимодействий: 1 – агрессивные (1а – агрессия на самца, 16 – агрессия на самку в разнополых парах); 2 – оборона убежища; 3 – избегание контакта; 4 – опознавание; 5 – дружелюбные взаимодействия; 6 – мягкая агрессия; 7 – половые контакты. N – общее число взаимодействий

альных структур полевок, имеющих семейно-групповую структуру, например, для обыкновенных полевок *Microtus arvalis*. В экспериментальных группах доля миролюбивых контактов составляла 86,5 % [Громов, 2004]. Еще более четко выражены отношения у общественных полевок *Microtus socialis*, которым свойственны преимущественно дружелюбные взаимодействия внутри семейной группы и агрессивные контакты между зверьками из соседней группировки [Громов, 2003]. Относительно высокий процент агрессивных взаимодействий между шикотанскими полевками позволил М. А. Сербенюку [1990] предположить, что их социальная структура сходна с таковой рыжих полевок и представляет собой иерархическую систему. Однако подробный анализ экспериментальных групп показывает, что иерархическая система, правда менее выраженная, чем у рыжих полевок, вероятно, может складываться у шикотанских полевок с о-ва Сахалин в то время, как полевки с о-ва Шикотан демонстрируют больше миролюбивых взаимодействий, которые более характерны для семейно-групповой социальной структуры.

Тем не менее отмечается высокая смертность полевок в обеих популяциях в экспериментальных группах. В экспериментах с рыжими полевками (*Myodes glareolus*), выполненных по той же методике [Соколов и др., 1987], смертность зверьков составляла 9,4 % [Галанина, 1990]. То есть примерно столько, сколько в группах с дружелюбным поведением полевок с о-ва Шикотан. Высокая смертность в остальных группах может указывать на повышенный стресс, который может обуславливаться повышенной плотностью зверьков в вольерах. Связь увеличения плотности населения и повышения секреции гормонов стресса показана и в природе на примере водяной полевки (*Arvicola terrestris*) [Moshkin et al., 2003]. В проведенных экспериментах повышенная смертность может свидетельствовать о том, что жизнь полевок в группе не является оптимальной структурой для этого вида.

Акустическая активность шикотанских полевок у обеих популяций невысока и примерно одинакова. Как и у других видов лесных полевок, самки обычно более акустиче-

ски активны, чем самцы [Рутовская, 1990], при этом наиболее часто пищит зверек, защищающий вход в убежище. Сигнал ухаживания самца за самкой для лесных полевок не характерен, но обычен для многих видов полевок родов *Microtus* и *Lasiodontomys*, например, для дальневосточной полевки (*M. fortis*) [Зоренко, Рутовская, 2006], узкочерепной полевки (*L. gregalis*) [Рутовская, Никольский, 2014], полевки Брандта (*L. brandti*) [Рутовская, 2012] или китайской полевки (*L. mandarinus*) [Рутовская, 2011] и др. В эксперименте регистрировалось пение в роду лесных полевок, которое напоминало щебет, только у красносерых полевок [Соколов и др., 1991]. Шикотанские полевки также издают такой сигнал, но крайне редко: только по одному самцу из обеих популяций демонстрировали это поведение при дружелюбных взаимодействиях с самкой. Таким образом, пение шикотанских полевок, видимо, не играет значительной роли в синхронизации полового поведения самца и самки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяции шикотанской полевки с островов Сахалин и Шикотан демонстрируют большие различия социального поведения в экспериментальных группах. Складывающаяся социальная структура сахалинской популяции полевок имела больше сходства с таковой, характерной для лесных полевок, т. е. обычно формировались отношения доминирования – подчинения между самцами в результате агрессивных взаимоотношений. Для шикотанской популяции более характерны оказались нейтральные и дружелюбные отношения между зверьками, что более показательно для серых полевок. Акустическое поведение у обеих популяций представлено одинаково, в основном писком, наиболее часто издаваемым особями, защищающими свое убежище.

Автор благодарит канд. биол. наук М. А. Сербенюка (1952–1994), канд. биол. наук Т. М. Галанину (1953–1993), чьи необработанные материалы легли в основу настоящей работы. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 16-04-00149).

ЛИТЕРАТУРА

- Барышников Г. Ф., Гарутт В. Е., Громов И. М. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен – современность). Л.: Наука, 1981. 456 с.
- Бурковский О. А. Грызуны острова Сахалин (экология, история становления родентофауны, структура сообществ): дис. ... канд. биол. наук: Владивосток, 2005. 198 с.
- Бурковский О. А., Нечаев В. А. Находка шикотанской полевки *Clethrionomys sikotanensis* в северной части о. Сахалин // Териофауна России и сопредельных территорий: мат-лы VII съезда териол. об-ва. М., 2003. С. 63.
- Галанина Т. М. Социальные отношения рыжих полевок в экспериментальных группах: дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 283 с.
- Гольцман М. Е. Социальный контроль поведения млекопитающих: ревизия концепции доминирования // Итоги науки и техники, серия зоология позвоночных. М.: ВИНИТИ, 1983. Т. 12. Проблемы этологии наземных позвоночных. С. 71–150.
- Григорьев Е. М. Мелкие млекопитающие южных Курильских островов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2008. 22 с.
- Григорьев Е. М. Шикотанская полевка – *Clethrionomys sikotanensis*, Tokuda, 1935 // Красная книга Сахалинской области: Животные. Южно-Сахалинск. 2007. URL: <http://boomerangclub.ru/up/images/informaciya/priroda-sakhalina-i-kuril/multemediinie-diski/red%20book/an/page1.htm> (дата обращения 15.03.2018).
- Громов В. С. Социальная структура семейных групп общественной полевки (*Microtus socialis*) в условиях лабораторного и вольерного содержания // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 1. С. 1–10.
- Громов В. С. Социальная структура семейных групп обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) в условиях лабораторного содержания // Там же. 2004. Т. 83, № 4. С. 493–503.
- Громов В. С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 581 с.
- Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН, 1995. 522 с.
- Зоренко Т. А., Рутовская М. В. Социальное поведение и звуковые сигналы дальневосточных полевок *Microtus fortis* (Rodentia, Arvicolinae) // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 8. С. 983–997.
- Костенко В. А., Алленова Т. В. Особенности морфологии и биологии рыжих полевок (*Clethrionomys*) острова Шикотан // Экология и зоогеография некоторых позвоночных суши Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 119–125.
- Костенко В. А., Бурковский О. А. Особенности территориального размещения сахалинской и шикотанской полевок на Сахалине // Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий: мат-лы Междунар. науч. конф. Нижний Новгород: НГПУ, 2002. С. 91–92.
- Павлинов И. Я. Систематика современных млекопитающих // Тр. Зоол. музея МГУ. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 2006. Т. 47. 206 с.
- Павлинов И. Я., Лисовский А. А. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 604 с.
- Попов С. В., Ильченко О. Г. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в зоопарках // Руководство по научным исследованиям в зоопарках. М.: Моск. зоопарк, 2008. С. 3–66.
- Реймерс Н. Ф. О систематическом положении полевок (*Microtus* Schrank, *Clethrionomys* Tilesius) Сахалина и Курильских островов // Териология. 1972. Т. 1. С. 51–59.
- Рутовская М. В. Звуковая сигнализация лесных полевок (р. *Clethrionomys*): дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ, 1990. 170 с.
- Рутовская М. В. Звуковая коммуникация китайской полевки (*Lasiodipodomys mandarinus*, Rodentia) // Зоол. журн. 2011. Т. 90, № 2. С. 232–239.
- Рутовская М. В. Звуковые сигналы полевки Брандта (*Lasiodipodomys brandti*) // Сенсорные системы. 2012. Т. 26, № 1. С. 31–38.
- Рутовская М. В., Никольский А. А. Звуковая сигнализация узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall) // Там же. 2014. Т. 28, № 2. С. 76–83.
- Сербенюк М. А. Сравнительный анализ социального поведения лесных полевок о. Шикотан (*Clethrionomys rufocanus*, *C. sikotanensis*) // V съезд Всесоюз. Териол. об-ва. 1990. Т. 3. С. 61–62.
- Сербенюк М. А., Галанина Т. М. Содержание и разведение шикотанских полевок (*Clethrionomys sikotanensis*) // Первое Всесоюз. совещ. по проблемам зоокультуры: тез. докл. М., 1986. Ч. II. С. 247–249.
- Соколов В. Е., Галанина Т. М., Сербенюк М. А. Вариабельность социальных отношений половозрелых самцов рыжих полевок в экспериментальных условиях // ДАН СССР. 1987. Т. 294, № 3. С. 757–760.
- Соколов В. Е., Галанина Т. М., Сербенюк М. А. Взаимоотношения половозрелых самцов рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в экспериментальных условиях // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1988. № 5. С. 645–650.
- Соколов В. Е., Рутовская М. В., Сербенюк М. А. Сравнительный анализ криков красно-серой и шикотанской полевок // ДАН СССР. 1991. Т. 319, № 3. С. 758–762.
- Тимофеева А. А., Быков Ю. М. К вопросу о распространении полевок и их влиянии на лесные насаждения в Сахалинской области. Природные ресурсы Сахалина, их охрана и использование. Южно-Сахалинск: Геогр. об-во СССР, 1975. С. 137–140.
- Фрисман Л. В., Карташцева И. В., Павленко М. В., Костенко В. А., Сузуки Х., Иваса М., Наката К., Чернявский Ф. Б. Геногеографическая изменчивость и генетическая дифференциация лесных полевок рода *Clethrionomys* (Rodentia, Cricetidae) Приохотья // Генетика. 2002. Т. 39, № 10. С. 1363–1372.
- Чистова Т. Ю. Пространственная организация рыжей полевки лесостепной дубравы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ, 1998. 190 с.
- Чистова Т. Ю. Особенности внутривидовых отношений рыжей полевки: результаты наблюдений в природе // ДАН. 2002. Т. 382, № 5. С. 714–717.
- Abe H. Growth and development in two forms of *Clethrionomys*. 3. Cranial characters, with special reference

- to phylogenetic relationship // II Journ. Faculty of Agriculture Hokkaido-University. Sapporo, 1973. Vol. 57. P. 256–274.
- Abe H. Illustrated Skulls of Japanese Mammals. Hokkaido, 2000. 279 p.
- Abramson N. I., Abramov A. V., Baranova G. I. New species of red-backed vole (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) in fauna of Russia: Molecular and morphological evidences // Proc. Zool. Institute RAS. 2009. Vol. 313, N. 1. P. 3–9.
- Iwasa M., Serizawa K., Sato M. Taxonomic problems of the dark red-backed vole, *Clethrionomys rex* // Risshiri-kenkyu, 2001. Vol. 20. P. 43–53.
- Johst V. Vergleichende untersuchung des agonistischen verhaltens einiger Arten von *Clethrionomys* // Z. Tierpsychol. 1967. Vol. 24, N 5. P. 558–579.
- Kaneko Y., Nakata K., Saitoh T., Stenseth N. C., Bjornstad O. N. The biology of the vole *Clethrionomys rufocanus*: A review // Res. Popul. Ecol. 1998. Vol. 40, N 1. P. 21–37.
- Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference (3rd ed.) / ed. D. E. Wilson, D. M. Reeder. Johns Hopkins University Press, 2005. Vol. 2. 142 p.
- Moshkin M. P., Gerlinskaya L. A., Zajalov E. L., Kolosova I. E., Rogovin K. A., Randall J. A. Stress and nutrition in the wild // Recent advances in animal nutrition in Australia, 2003. Vol. 14. P. 11–22.
- Motokawa M. Taxonomic status of *Neoaschizomys sikotanensis* Tokuda, 1935 (Rodentia, Muridae) after re-examination of type specimens // Mammal Study. 2008. Vol. 33, N 2. P. 71–75.
- Study on Wild Murid Rodents in Hokkaido / ed. O. Kashio. Hokkaido Univ. Press, 1984. 400 p.
- Wakana S., Salaisumi M., Tsuchiya K., Asakawa M., Han S. H., Nakata K., Suzuki H. Phylogenetic implications of variation in rDNA and mtDNA in red-backed voles collected in Hokkaido, Japan and Korea // Mammal Study. 1996. Vol. 21. P. 12–25.

Social Structure and Vocal Behaviour of Shikotan Voles (*Myodes sikotanensis*) in Experiment

M. V. RUTOVSKAYA

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution
119071, Moscow, Leninskiy ave., 33
E-mail: desmana@yandex.ru

The intraspecific relationships between individuals in experimental conditions of two populations of Shikotan vole *Myodes sikotanensis* from Sakhalin and Shikotan islands were described. We studied the interactions and acoustic activity of voles in groups consisting of 4 males and 2 females. We observed in groups of both populations aggressive and friendly behavior. However, voles from the Shikotan Island were more active and showed more friendly behavior, which is characteristic of the grey voles. Voles from the Sakhalin Island population had mainly aggressive interactions and among them hierarchical relations of domination-subordination were formed which is characteristic of the bank voles. The alarm sound was represented mainly by the squeaks emitted by the voles in the home protection, or in other interactions by the individual experienced discomfort. Acoustic signals do not play an essential role in the formation of relationships in the groups of Shikotan voles.

Key words: social behavior, acoustic behavior, rodents, bank voles, Shikotan voles.