

**Большакова Наталия Павловна**

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И  
ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ  
ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК (*P. CLETHRIONOMYS*) ПРИ  
СОВМЕСТНОМ ОБИТАНИИ**

03.02.04 – зоология

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Томск – 2010

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных и экологии и в научно-исследовательской лаборатории биоиндикации и экологического мониторинга Государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Томский государственный университет»

**Научный руководитель:** доктор биологических наук, профессор  
Москвитина Нина Сергеевна

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук, профессор  
Романов Владимир Иванович

доктор биологических наук, доцент  
Куранов Борис Дмитриевич

**Ведущая организация:** Институт систематики и экологии животных СО  
РАН

Защита состоится «23» декабря 2010 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 при ГОУ ВПО «Томский государственный университет» по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36.  
Факс: (3822) 529853.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Томского государственного университета

Автореферат разослан «    » ноября 2010 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук

Середина В.П.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### **Актуальность проблемы.**

Вопрос о том, как выстраивают свои отношения сосуществующие на одной территории виды мелких грызунов, впервые поднимался еще в 60–70-е годы прошлого столетия (Getz, 1969; Grant, 1970; Terman, 1974; Moroni, 1975; Howe, 1978; Randall, 1978; Кошкина, 1966, 1971) и не теряет своей актуальности в настоящее время (Fasola, Canova, 2000; Grum, Vujalska, 2000; Eccard, Klemme, Horne, Ylonen, 2002; Рыхликова, 1988; Осипова, Сербенюк, 1998; Бердюгин, 2005; Осипова, 2005; Жигальский, 2007; Катаев, 2007; Малькова, Якименко, 2007; Осипова, Соктин, 2007).

Рассматривая различные варианты внутривидовых и межвидовых отношений, исследователи чаще всего сталкиваются с необходимостью применения одновременно экологического, эволюционного и этологического подходов. Экспериментальное исследование поведенческих особенностей отдельных видов, и особенно межвидовых отношений животных, дает возможность получить конкретные представления о функционировании сообществ в природе. В процессе взаимодействия особей разных видов наиболее важные качества, характерные для комплексов поведенческих адаптаций животных, проявляются особенно отчетливо. Удобным объектом для исследования эколого-этологических аспектов межвидовых отношений являются лесные полевки – красная, рыжая и красно-серая, которые сосуществуют на достаточно большой территории (Павлинов, 2006). При всем разнообразии и многочисленности посвященных этим трем видам исследований, их поведенческая специфика требует более тщательного изучения.

**Цель работы:** оценка этолого-физиологических и экологических стратегий трех видов лесных полевок р. *Clethrionomys* (Cricetidae, Rodentia) при сосуществовании.

### **Задачи исследования:**

1. Изучить динамику численности популяций трех видов лесных полевок в различных условиях среды и выявить особенности демографической структуры и репродуктивных показателей изученных популяций.
2. Оценить особенности ориентировочной реакции лесных полевок в эксперименте.
3. Изучить внутри- и межвидовые взаимодействия трех видов лесных полевок в тесте «парное ссаживание».
4. Провести изучение функциональной моторной асимметрии в модельных популяциях лесных полевок.
5. Исследовать видовые и популяционные характеристики гуморального иммунитета лесных полевок.
6. Выявить взаимосвязи этолого-физиологических и экологических характеристик трех видов в условиях сосуществования.

**Научная новизна.** Получены новые данные об экологических характеристиках видов в условиях антропогенной нагрузки. Впервые для трех совместно обитающих видов лесных полевок описаны поведенческие особенности методами «открытое поле» и «парное ссаживание», отражающие два

типа адаптивных стратегий – активный (красная и красно-серая полевки) и пассивный (рыжая полевка). Разработанным при участии автора методом «опорная лапка» выявлено наличие функциональной моторной асимметрии у исследованных видов как одной из составляющих гетерогенности популяций. Прослежены динамические характеристики популяций лесных полевок при совместном обитании на западно-сибирской части их ареалов. Установлено влияние вида-поведенческого доминанта (красно-серой полевки) на популяционные и этологические показатели поведенчески подчиненных видов (красной и рыжей полевки).

**Теоретическая и практическая значимость.**

Результаты диссертации вносят важный вклад в изучение экологических стратегий широко распространенных и многочисленных видов грызунов, которые являются важной составляющей лесных биоценозов. Полученные данные о специфике уровня численности и динамике популяций могут иметь важное значение при исследовании антропогенных очагов природных инфекций. При участии автора разработан метод исследования функциональной моторной асимметрии, лишенный ряда недостатков классической методики и позволяющий решать вопросы о роли функциональной моторной асимметрии и ее закономерностях у животных из природных популяций.

**Личный вклад автора.** В полевых условиях автором собраны материалы по экологии и проведены экспериментальные работы по изучению поведения лесных полевок с 2002 по 2009 гг. Самостоятельно обработаны все собранные материалы, проведены их описание и интерпретация.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Специфика изученных популяций состоит в поддержании численности на низком и малоизменчивом уровне в соответствии с емкостью среды.

2. Поведенческие особенности являются одним из параметров, обеспечивающих расхождение красной, рыжей и красно-серой полевок в экологическом пространстве при совместном сосуществовании, при этом поведенчески доминирующий вид способен влиять на экологические и этологические характеристики подчиненных видов.

3. Функциональная моторная асимметрия лесных полевок не обнаруживает видовой специфики и является одной из характеристик разнокачественности популяций каждого вида.

**Апробация работы.** Материалы работы были представлены на международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных», посвященной памяти академика И.А. Шилова (Томск, 2006), международном совещании «Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества)» (Москва, 2007), V Европейском териологическом конгрессе (Сиена, Италия, 2007), IV Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2007) и 2-й научной конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2009).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 10 работ, в том числе 2 в реферируемых журналах.

**Объем и структура диссертации.** Работа изложена на 168 страницах

машинописного текста, проиллюстрирована 18 таблицами, 62 рисунками. Список литературы включает 298 источников.

**Благодарности.** Автор глубоко признателен научному руководителю д.б.н., профессору Н.С. Москвитиной за ценные советы и направляющие замечания в ходе написания работы. Отдельная благодарность д.б.н. Л.П. Агуловой за консультации и совместную работу над отдельными разделами диссертации и Л.Б. Кравченко за предоставленные материалы по гуморальному иммунитету. Неоценимую помощь оказали сотрудники, аспиранты и студенты кафедры зоологии позвоночных и экологии в сборе полевого материала.

## 1. МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЙ И МАТЕРИАЛЫ

Основой для данной диссертации послужили материалы, собранные автором в составе зоологического отряда кафедры зоологии позвоночных и экологии ТГУ на 2 участках в окрестностях г. Томска в 2000–2009 году в летний период.

### 1.1. Методики зоологических исследований

Отлов осуществлялся по стандартным зоологическим методикам (Карасева, Телицына, 1996).

### 1.2. Методики этологических исследований

*«Открытое поле».* Для наблюдения за поведением животных применяли модифицированный (Агулова и др., 2008) метод «открытое поле», разработанный К. Холлом (1934).

*«Попарное ссаживание».* Для исследования внутривидовых и межвидовых отношений в эксперименте использовался модифицированный (Кравченко, Москвитина, 2008) тест «попарного ссаживания», описанный Фуллером и Ханом (1975).

*Метод «опорной лапки».* Для оценки функциональной моторной асимметрии использовался разработанный при участии автора (Агулова и др., 2008) тест «опорная лапка», который свободен от ряда недостатков методики, предложенной Петерсоном (1934). Во время теста в Т-образном лабиринте фиксировалось число стоек с опорой на стенку, при которых зверек опирался только на правую или левую переднюю лапку. Знак асимметрии рассчитывали у каждого животного по следующей формуле:  $As = \{(\Sigma_p - \Sigma_l) / (\Sigma_p + \Sigma_l)\}$ , где  $\Sigma_p$ ,  $\Sigma_l$  – сумма опоры на правую и левую лапки соответственно. При отрицательном значении этого коэффициента животных считали «левшами», положительном – «правшами», нулевым – «амбидекстрами». Тестирование проводили с каждым зверьком однократно в течение 10 минут при красном свете.

### 1.3. Метод локального гемолиза в жидкой среде

Оценка гуморального иммунитета мелких млекопитающих проведена методом локального гемолиза в жидкой среде (Cunningham, 1965). В качестве показателя использовали количество антител-образующих клеток, отнесенное к весу селезенки.

#### 1.4. Методы статистической оценки

Материалы обработаны при помощи пакетов программ Microsoft Office Excel 2003 и Statistica 6.0 (StatSoft, Inc., 2001). Сравнение средних тенденций в выборках проводили при помощи критерия Манна-Уитни, неслучайность частоты встречаемости признака проверяли с помощью критерия Фишера. Связь показателей оценивалась корреляционным методом Спирмена. Сходство поведенческих особенностей видов рассматривалось в кластерном анализе (Лакин, 1990; Гублер, Генкин, 1973).

#### 1.5. Объем и характеристика материала

Всего отработано 8600 ловушко-суток, отловлено 969 особей. Материалы, полученные в лаборатории, представлены в таблице 1.

Таблица 1 – Объем и характеристика собранных материалов

Метод исследований	Вид, пол животного						Итого
	<i>Cl.rutilus</i>		<i>Cl.glareolus</i>		<i>Cl.rufocanus</i>		
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	
"Открытое поле", кол-во животных	49	71	53	57	24	24	278
"Попарное ссаживание", кол-во пар (553 внутривидовых теста, 755 межвидовых)	199	216	221	161	120	119	1036
"Опорная лапка", кол-во животных	49	71	53	57	24	24	278
Оценка гуморального иммунитета, кол-во животных	34	49	40	21	19	22	185

## 2. ХАРАКТЕРИСТИКА УЧАСТКОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Один из участков («Южная») расположен на южной окраине города Томска на территории старого кладбища и представляет собой березово-осиновый лесной массив, его опушку и экотон между массивом и железной дорогой. Видовой состав мелких млекопитающих на данном участке представлен 5–11 видами в разные годы, лесные полевки – только 2 видами. Доминируют здесь обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*), полевая мышь (*Apodemus agrarius*), рыжая (*Clethrionomys glareolus*) и красная полевки (*Cl. rutilus*).

Второй участок («Коларово») находится на расстоянии 14 км на юго-запад от города. Он включает в себя смешанный лес с градиентной сменой основных лесобразующих пород – в одной части больше представлены хвойные, и травянистая растительность здесь обеднена. В другой части возрастает доля лиственных пород, и осветление сопряжено с общим увеличени-

ем проективного покрытия травостоя и усложнением видового состава и яркости растительности. Видовой состав мелких млекопитающих представлен 7–14 видами, лесные полевки всеми 3 видами. Доминируют здесь обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*), красно-серая (*Cl. rufocanus*) и красная полевки (*Cl. rutilus*).

### 3. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ ТРЕХ ВИДОВ ПОЛЕВОК ПРИ СОВМЕСТНОМ ОБИТАНИИ (ЧИСЛЕННОСТЬ, ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА, РАЗМНОЖЕНИЕ)

Ареалы красной, рыжей и красно-серой полевки (*Clethrionomys rutilus*, *Cl. glareolus* и *Cl. rufocanus*) перекрываются на достаточно большой территории. При систематической близости и перекрывании ареалов этих видов условием их сосуществования могут быть определенные отличия в экологической специализации. Расхождение ниш достигается по трофическим и биотопическим составляющим (Кошкина, 1955, 1966; Ивантер, 1975; Мичурина, 1978; Короленко, 1979; Кравченко, 1999; Жигальский, 2007).

В целом, существуют две позиции в оценке межвидовых отношений лесных полевок при совместном обитании, а также возможных зависимостей экологических показателей одного вида от аналогичных показателей другого. Некоторые авторы отмечают отсутствие соперничества между этими видами (Рыхликова, 1988; Малькова, Якименко, 2007; Жигальский, 2007). С другой стороны, есть работы, указывающие на возможность влияния плотности населения одного вида р. *Clethrionomys* и суммарного обилия группы мелких млекопитающих на популяционные характеристики другого вида этого же рода (Никитина, 1980; Москвитина и др., 2000; Тарасов, 2007; Кравченко, Москвитина, 2008).

#### 3.1. Красная полевка

Красная полевка (*Cl. rutilus*) доминирует в сообществе мелких млекопитающих на участке «Коларово» (средняя доля этого вида в уловах здесь – 27,7 %) (рисунок 1).

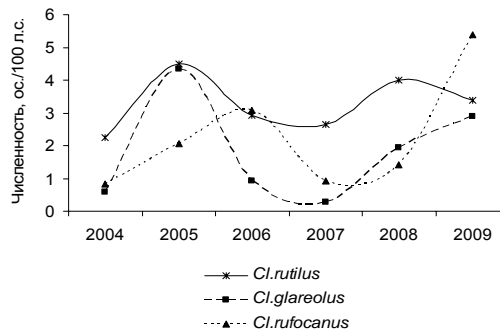
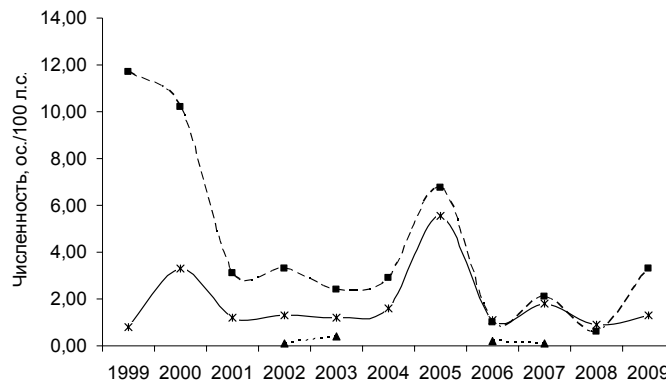


Рисунок 1 – Динамика численности популяций красной, рыжей и красно-серой полевок на участке «Коларово»

Численность ее популяции здесь низкая и стабильная: 2,3–4,5 особей на 100 ловушко-суток. На участке «Южная» доля этого вида в уловах в среднем

– 11,0 %, а относительная численность также невысока, но имеет больший размах колебаний – от 0,8 до 5,6 особей на 100 ловушко-суток (рисунок 2). Следует подчеркнуть, что показатели численности изученных нами популяций ниже таковых для Западной Сибири, где находится оптимум ареала красной полевки (Окулова, 1986; Москвитина, 1999), что может свидетельствовать о малой емкости среды.



Обозначения те же, что и на рисунке 1

Рисунок 2 – Динамика численности популяций красной и рыжей полевок на участке «Южная»

Доля размножающихся самок-сеголеток в изучаемых популяциях красной полевки достаточно высока, и несколько выше в «колларовской» популяции – от 66,7 % до 100 % в разные годы, тогда как на участке «Южная» – от 25 % до 100 %. Участие самцов-сеголеток в размножении наибольшее ( $\phi=2,1$ ,  $p<0,05$ ) в популяции на участке «Колларово» – от 52,2 % до 91,7 %, на «Южной» – от 23,1 % до 100 %.

Доля половозрелых самок сеголеток как в популяции с участка «Южная», так и в «колларовской» популяции не связана ни с численностью видов, ни с суммарным обилием. На участке «Южная» отмечена отрицательная корреляция доли половозрелых самцов-сеголеток с динамикой суммарного обилия мелких млекопитающих ( $Sr=-0,90$ ,  $p=0,006$ ). Это может быть обусловлено воздействием общего сигнального поля, которое, как известно, несет информацию о численности, половом и возрастном составе популяции, ее участии в размножении и прочем, причем реципиентами этой информации являются как особи своего вида, так и других (Наумов, 1977). Тем не менее, если такой показатель, как доля половозрелых самок-сеголеток, имеющий очень большое значение для регуляции численности (Жигарев, 2006; Окулова, 1986), остается незадействованным, то следовательно, плотность населения мелких млекопитающих на этом участке не достигла пределов, после которых включаются механизмы авторегуляции.

Размер выводка самок красной полевки из популяции на участке «Южная» колеблется в пределах от 4 до 13 эмбрионов, из «колларовской» популяции – 5–8, средняя плодовитость составляет  $7,6\pm 0,4$  и  $6,1\pm 0,07$ , соответствен-



но (достоверность различий –  $Z=3,68$ ,  $p<0,01$ ). Большой размер выводка может быть связан с повышенной вероятностью смертности. В обеих популяциях эмбриональная смертность невысока и наблюдается лишь в отдельные годы, однако для «южной» популяции ранее отмечены пороки развития у эмбрионов (Москвитина, 1999), из-за чего может происходить гибель животных уже в постэмбриональный период. Повышенная смертность в постэмбриональный период также может быть обусловлена и внешними условиями, такими, как недостаток убежищ в период размножения, раннее таяние снегов в результате большей их загрязненности (Наумов, 1948; Ильченко, 2000). Из-за повышенного загрязнения увеличивается постэмбриональная смертность молодняка, а также возрастает количество эмбриональных нарушений (Савельев и др., 1996), в результате чего в популяции мог возникнуть механизм компенсации – повышенная плодовитость. Смертность, по всей вероятности, в данном случае выступает как механизм поддержания численности популяции на низком уровне.

Для популяции с участка «Южная» отмечена тенденция к отрицательной зависимости плодовитости самок от динамики численности, однако, не столь отчетлива, как это описывается в литературе для популяций красной полевки из других частей ареала (Кошкина, 1974; Окулова, 1986; Москвитина, 1999). Кроме этого, имеется достоверная положительная связь среднего количества вынашиваемых выводков и численности популяции ( $Sr=0,82$ ,  $p=0,03$ ), т.е., в этой популяции повышение численности достигается увеличением количества вынашиваемых самками пометов. В «Коларово» ни одной из этих зависимостей не отмечено.

В целом, в обеих изученных популяциях красной полевки выработаны несколько различные механизмы регуляции численности. «Южная» популяция компенсирует возможную повышенную смертность ростом плодовитости, а повышение численности здесь достигается увеличением числа вынашиваемых выводков. В «Коларово» процессы размножения не интенсифицированы и не сопряжены с изменениями численности, что, возможно, свидетельствует о более низком уровне смертности среди прибылых.

### **3.2. Рыжая полевка**

В отличие от популяций красной полевки численность рыжей более изменчива. Наибольших значений она достигает на участке «Южная» (см. рисунок 2), здесь ее доля в уловах составляет в среднем 19,2 %, а численность изменяется в пределах от 0,6 до 11,7 особей на 100 ловушко-суток. В «Коларово» средняя доля в уловах равна 14,2 %, а численность колеблется от 0,3 до 4,4 особи на 100 ловушко-суток (см. рисунок 1).

Доля половозрелых сеголеток в популяциях рыжей полевки, как самцов, так и самок, стабильно высока на участке «Южная» (54,5–100 %), в то время как для «коларовской» популяции характерна большая лабильность этого показателя – от 30 % до 100 %. Доля размножающихся самок-сеголеток выше в популяции с участка «Южная» ( $\varphi=2,2$ ,  $p<0,05$ ), а доля размножающихся самцов-сеголеток сопоставима для обеих популяций.

У рыжей полевки в популяции на участке «Южная» такой показатель, как

доля половозрелых самок-сеголеток не взаимосвязан ни с динамикой численности вида, ни с динамикой суммарного обилия мелких млекопитающих. Доля половозрелых самцов больше реагирует на изменения суммарного обилия, но не численности своего вида, хотя для популяций в другой части ареала рыжей полевки отмечена значительность репродуктивных показателей самцов для регуляции численности (Мамина, Жигальский, 2005, 2006, 2008).

Размер выводка у самок рыжей полевки из разных популяций колеблется в пределах: от 4 до 10 («Южная») и от 5 до 8 («Коларово»). Средняя плодовитость –  $6,3 \pm 0,3$  («Южная»),  $7,3 \pm 0,4$  («Коларово») – несколько выше значений, характерных для этого вида из других частей ареала (Vigo, 1978; Ивантер, 1975; Кудряшова, 1978; Куприянова, 1980; Корнеев, 1988).

Таким образом, в популяциях рыжей полевки, в отличие от красной, меньшее число популяционных показателей сопряжено с изменениями численности, своей или всего сообщества.

### **3.3. Красно-серая полевка**

Красно-серая полевка на одном из выбранных участков – «Южной» – практически не представлена (в среднем 1,1 % в уловах), в «Коларово» она составляет в уловах в среднем 15,6 %, а пределы ее численности – 0,8–5,4 особи на 100 ловушко-суток (см. рисунки 1, 2).

Доля половозрелых самцов-сеголеток отрицательно коррелирует с динамикой собственной численности ( $S_r = -0,95$ ,  $p = 0,05$ ), тогда как доля половозрелых самок-сеголеток показывает тенденцию к положительной корреляции с динамикой суммарного обилия.

Средний размер выводка –  $6,6 \pm 0,5$  эмбриона на самку. Отмечена тенденция к отрицательной зависимости плодовитости самок *Cl. rufocanus* от динамики суммарного обилия. По всей видимости, именно такой показатель, как суммарное обилие мелких млекопитающих, достигает на данном участке той критической величины, после которой запускаются регуляторные механизмы, включающие репродуктивные показатели самок.

### **3.4. Сравнение популяционных характеристик лесных полевок при совместном обитании**

Межвидовой анализ популяционных характеристик синбиотопических популяций лесных полевок показал наличие некоторого сходства между ними. Так, на обоих участках отмечена синхронность и синфазность колебаний численности красной и рыжей полевки ( $S_r = 0,72$ ,  $p = 0,02$  для «Южной», на участке «Коларово» – тенденция). Подобное явление отмечалось в разных частях ареала этих видов: в пойме Оби (Кравченко, 1999) на севере европейской части России (Bobretsov, Kurpiyanova, 2002) и на Урале (Лукьянова, 2004; Жигальский, 2007), причем, в работе Л.Е. Лукьяновой было показано, что пики и депрессии численности у красной и рыжей полевок совпадают на малопригодных для их обитания территориях.

У обоих видов на «Южной» расплывчата внутривидовая связь процессов размножения и уровня численности, но выражена их связь с суммарным обилием мелких млекопитающих: и у *Cl. rutilus*, и у *Cl. glareolus* доля половозрелых самцов-сеголеток возрастает при снижении суммарного

обилия мелких млекопитающих, причем у красной полевки эта связь достоверна. Плодовитость самок красной и рыжей полевки здесь изменяется почти синхронно, при этом у красной есть некоторая тенденция к отрицательной связи с численностью вида.

На участке «Коларово» у обоих видов показатели процессов размножения в популяциях не коррелируют с динамикой численности или суммарным обилием, однако имеется тенденция к отрицательной связи с численностью третьего вида – красно-серой полевки. Участие в размножении и самцов, и самок-сеголеток *Cl. rutilus* и *Cl. glareolus* здесь тем ниже, чем выше численность *Cl. rufocanus*. Слабое участие сеголеток красной полевки в размножении в годы с высоким обилием красно-серой, даже при невысокой весенней плотности последней, описано ранее Н.М. Окуловой (1986). Кроме этого, в популяции рыжей полевки в «Коларово» соотношение полов смещается в сторону самок при увеличении численности красно-серой полевки.

Популяционные показатели красно-серой полевки более тесно связаны с собственной численностью вида и суммарным обилием мелких млекопитающих, но не с численностью красной или рыжей полевки.

Таким образом, изученные популяции лесных полевки характеризуются низкой численностью. Несмотря на это, почти во всех изученных популяциях отмечены элементы плотностно-зависимой регуляции. Как было показано (Одум, 1975), регуляция плотности популяции может осуществляться даже при низкой численности в случае, если ресурсы энергии и пространства местообитания используются полностью.

В целом, достаточно четкие различия для популяций трех видов лесных полевки, обитающих в двух сообществах, в одно из которых входит два вида (красная и рыжая полевки, участок «Южная»), а в другое – все три изученных вида (участок «Коларово»), позволяют говорить о связи экологических показателей популяций одного вида с таковыми другого вида или сообщества мелких млекопитающих в целом.

Тенденция к зависимости популяционных характеристик красной и рыжей полевки на участке «Коларово» от таковых красно-серой, но отсутствие при этом обратной зависимости говорит о том, что это не связано с экологическим доминированием, так как в уловах здесь преобладает красная полевка. Проведенные некоторыми авторами исследования (Рыхликова, 1988; Осипова, 2001; Кравченко, Москвитина, 2008) позволяют предположить, что подобное явление может быть связано с поведенческим доминированием красно-серой полевки над двумя другими видами.

#### 4. ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК В ТЕСТЕ «ОТКРЫТОЕ ПОЛЕ»

Поведение является одним из важнейших способов активного приспособления животных к многообразию условий окружающей среды. Оно обеспечивает выживание и успешное воспроизведение как отдельной особи, так и вида в целом (Зорина и др., 2002). Стереотипные комплексы поведения, сходно проявляющиеся у разных особей одного вида в сходной ситуации, по-

звolyют осуществить адаптацию быстро и с минимальными затратами энергии. Реакцией животного на измененную, незнакомую обстановку является ориентировочная реакция (ориентировочный рефлекс), при которой увеличивается чувствительность животного к раздражителям, особенно к вызвавшей реакцию, и возрастает готовность к действию (Хайнд, 1975).

Для изучения поведенческой реакции животных на новизну ситуации используется метод «открытое поле». Он позволяет относительно быстро оценить целостную физиологическую реакцию на новую обстановку, выявить динамику функциональных изменений ЦНС при различных состояниях, получить многостороннюю информацию о поведении животных (Kapusta, Marchlewska-Koj, 2001; Кулагин, Федоров, 1969; Маркель, 1981; Темурьянц, Шехоткин, 1999; Купцов и др., 2006). Надо сказать, что поведение диких животных изучается реже, чем лабораторных. Между тем, выявление особенностей их поведения могло бы внести вклад в понимание механизмов реализации экологических ниш в конкретных условиях существования.

Известно, что на пиках численности лесные полевки не всегда расходятся в пространстве (Москвитина, 1999): на пиках численности пространственные ниши этих видов не всегда удается дифференцировать (Кравченко, 1999). Следовательно, должны существовать дополнительные механизмы разделения при совместном существовании этих трех видов. Логично предположить, что таковыми могут быть особенности поведения лесных полевок (Катаев, 2007). Учитывая это, изучение этологических характеристик видов может стать дополнительной характеристикой их экологических ниш.

Как показали наши исследования, наибольшая двигательная, исследовательская и эмоциональная активность в нашей работе свойственна красной и красно-серой полевкам. Рыжая полевка характеризуется самой низкой активностью по всем трем поведенческим блокам. Согласно результатам кластерного анализа, наиболее близки друг к другу по поведенческим характеристикам красная и красно-серая полевки (рисунок 3).

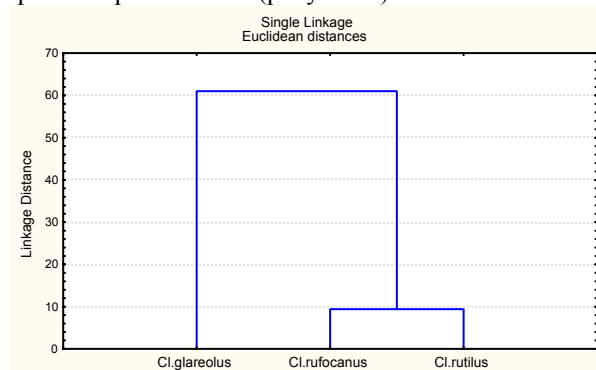


Рисунок 3 – Дендрограмма степени сходства поведения трех видов лесных полевок в тесте «открытое поле»

Отдельные формы активности отличают красно-серую и красную полевок. Последняя более склонна к вертикальной активности (совершает боль-

шее количество прыжков, чаще делает стойки с опорой и без опоры на стенку).

По некоторым данным (Вигоров и др., 1977), рыжая полевка в тесте «открытое поле» проявляет значительно меньшую двигательную и исследовательскую активность и более высокую эмоциональную, чем красная. По результатам наших исследований, суммарная оценка эмоциональности у рыжей полевки не выше, чем у красной и красно-серой.

Вместе с тем, при сравнении доли эмоциональной активности по отношению к общей поведенческой активности для каждого вида оказалось, что эмоциональный блок у рыжей полевки составляет несколько большую долю (8,25 % от общей активности) по сравнению с двумя другими видами (5,31 и 4,58 % у красной и красно-серой соответственно).

Таким образом, три вида лесных полевок показывают различные стратегии поведения в ситуации «открытого поля». Стратегии красной и красно-серой полевок сходны: оба вида активно исследуют территорию установки в попытке найти выход. Поведение красной полевки отличается тем, что ее активность в вертикальном направлении более выражена, чем у красно-серой. Преимущество подобной стратегии может состоять, во-первых, в возможном нахождении, благодаря активному поиску, выхода из проблемной ситуации, во-вторых, сама повышенная активность может выступать как способ снижения стрессированности животного (Жуков, 2004).

Поведенческая стратегия рыжей полевки иная: она предпочитает затаиваться, пытаясь переждать изменения условий окружающей среды, что уже отмечалось и ранее (Вигоров и др., 1977; Плескачева и др., 2007). Оптимальной такой стратегией является в неконтролируемых ситуациях, которые животное, подверженное воздействию, никак не может изменить (Индивидуальный мозг, 1993; Жуков, 2004). Учитывая тот факт, что в последние десятилетия отмечается расширение ареала рыжей полевки (Москвитина и др., 2000), можно полагать, что подобная стратегия поведения помогает ей осваивать пессимальные биотопы, а также биотопы с различной степенью антропогенной нагрузки.

## 5. ПОВЕДЕНИЕ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК ПРИ ВНУТРИВИДОВЫХ И МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯХ

Этологическая структура популяции упорядочивается во время прямых агонистических и опосредованных ольфакторных контактов, образуя иерархию доминирования (Шилов, 1997; Громов, 2008). Ситуацию агонистического контакта пары особей позволяет моделировать тест «попарное ссаживание». Прямые конкурентные взаимоотношения близких видов строятся также на агонистическом взаимодействии, способствующем конкурентному разделению мест обитания и ресурсов (Tast, 1968; Grant, 1972; Henttonen et al., 1977; Vittala, 1977, 1994 и др.). На основе конкуренции формируется социальная иерархия видов в составе сообщества, а длительное сосуществование биологически сходных видов способствует их специализации (Шилов, 1997).

### **5.1. Внутривидовые отношения лесных полевок в тесте «парное ссаживание»**

Красная полевка в ситуации внутривидового территориального конфликта действует активно, но большую часть своей поведенческой активности предпочитает направлять на исследование территории (таблица 2). В природе, вероятно, это является для нее наиболее значимым, поскольку кормовая база семеноядного вида более дисперсна.

Повышенная двигательная активность этого вида проявляется и в агонистических взаимодействиях, а именно в большей склонности к бегству от партнера или преследованию его. Рыжая полевка одинаково не интересуется ни территорией, ни партнером по ссаживанию, но испытывает при этом, по видимому, наибольший, в сравнении с двумя другими видами, стресс, показателем чего является несколько большая доля смещенной активности в наборе ее поведенческих характеристик. Красно-серая полевка, напротив, столь же активно исследует территорию, сколько контактирует с партнером, причем большую часть таких взаимодействий составляют агрессивные акты.

### **5.2. Межвидовые отношения лесных полевок в тесте «парное ссаживание»**

В межвидовых ссаживаниях трех видов лесных полевок и красная, и рыжая полевки одинаково реагируют на красно-серую, понижая в таких парах двигательную и исследовательскую активность и повышая агрессивность (таблица 2). Обе эти реакции носят защитный характер. При этом, красная полевка реагирует на красно-серую более активно, чем рыжая, с чем связана большая частота контактов (и нейтральных, и агонистических) в парах «красно-серая – красная» в сравнении с парами «красно-серая – рыжая».

### **5.3. Внутри- и межвидовое поведение**

Полученные данные позволяют говорить о наличии асимметрии в отношениях трех видов лесных полевок, или межвидового поведенческого доминирования, выражающегося в том, что более агрессивная и контактная особь навязывает партнеру свою модель поведения, принуждая его к активной обороне. Подобное уже описывалось в исследованиях на землеройках (Лучникова, 2004). Ранее отмечалось поведенческое доминирование красно-серой полевки над красной (Рыхликова, 1988; Осипова, 2001, 2007), хотя Т.В. Кошкина (1967) описывала и обратную ситуацию. В наших исследованиях красно-серая полевка доминирует над двумя другими видами, а красная доминирует над рыжей полевкой, причем, более четко это выражено у самцов.

Это хорошо иллюстрируется и соотношением разных типов активности в тесте «парное ссаживание», изменяющемся в зависимости от видовой принадлежности партнера по ссаживанию.

Так, у красной полевки наименьшая доля двигательной и исследовательской активности отмечена в парах с красно-серой, наибольшая – в парах с рыжей ( $\varphi=4,54$ ,  $p<0,01$ ). Доля агонистических и нейтральных контактов, наоборот, наибольшая в парах с рыжей, наименьшая – в парах с красно-серой ( $\varphi=8,91$ ,  $p<0,01$ ).

Таблица 2 – Поведенческая активность лесных полевок в парах с особями своего и другого видов

Виды, партнеры		Поведенческие характеристики, пол	Двигательная активность	Исследовательская активность	Нейтральные контакты	Агонистические контакты	Смещенная активность	
<i>Cl. rutilus</i>	<i>Cl. rutilus</i> , M±m	самцы (N=40)	10,10±1,39	10,19±1,82	2,30±0,30	17,88±5,21	2,19±0,27	
		самки (N=49)	13,85±2,47	12,37±1,83	2,23±0,40	3,64±0,85	1,64±0,21	
	<i>Cl. glareolus</i> , M±m	самцы (N=38)	9,88±1,63	8,6±1,10	1,40±0,59	1,72±0,55	1,41±0,26	
		самки (N=55)	11,19±1,48	9,7±1,20	1,30±0,27	1,60±0,44	1,39±0,16	
	<i>Cl. rufocanus</i> , M±m	самцы (N=29)	5,61±1,03	5,64±1,05	2,09±0,58	23,64±8,34	1,14±0,17	
		самки (N=38)	9,83±1,63	10,54±1,51	2,88±0,68	15,64±5,66	1,55±0,29	
<i>Cl. glareolus</i>	<i>Cl. glareolus</i> , M±m	самцы (N=41)	3,38±0,89	3,62±0,64	0,65±0,29	4,96±1,57	0,95±0,20	
		самки (N=21)	1,72±0,52	4,98±1,84	0,08±0,06	0,29±0,20	0,89±0,37	
	<i>Cl. rutilus</i> , M±m	самцы (N=41)	3,38±0,89	3,62±0,64	0,65±0,29	3,01±0,93	0,95±0,20	
		самки (N=23)	4,19±1,05	6,3±1,47	0,98±0,40	3,42±1,24	1,6±0,35	
	<i>Cl. rufocanus</i> , M±m	самцы (N=21)	1,38±0,62	3,48±1,10	0,95±0,37	31,90±11,50	0,36±0,13	
		самки (N=14)	2,05±1,18	4,28±0,94	1,85±0,51	10,16±3,64	0,16±0,10	
	<i>Cl. rufocanus</i>	<i>Cl. rufocanus</i> , M±m	самцы (N=25)	7,05±1,85	7,93±1,16	2,34±0,61	30,59±7,13	1,71±0,39
			самки (N=30)	9,82±1,58	13,42±2,39	4,51±0,83	42,33±23,73	1,48±0,20
<i>Cl. rutilus</i> , M±m		самцы (N=23)	12,87±3,49	12,54±2,23	2,82±0,59	7,37±1,86	1,82±0,33	
		самки (N=31)	9,19±1,92	12,54±1,77	2,66±0,43	9,29±2,96	1,16±0,26	
<i>Cl. glareolus</i> , M±m		самцы (N=19)	13,62±3,38	14,11±2,96	2,36±0,81	2,56±0,94	2,40±0,49	
		самки (N=28)	8,34±2,16	11,83±2,08	1,76±0,46	7,70±2,72	1,17±0,26	

У рыжей полевки доля двигательной и исследовательской активности существенно ниже ( $\phi=4,78$ ,  $p=0,01$ ), а доля агонистических контактов выше ( $\phi=7,39$ ,  $p=0,01$ ) в парах с красно-серой.

У красно-серой полевки – поведенчески доминирующего вида – в парах красной и рыжей доля двигательной и исследовательской активности, напротив, возрастает, а доля агонистических взаимодействий – падает.

Таким образом, исследование межвидовых отношений выявило наличие поведенческого доминирования: красная полевка доминирует над рыжей, а красно-серая над ними обеими. Доминирование выражено в понижении поведенческой активности вида в паре с видом-доминантом, особенно на территории партнера. Агрессивность особи-интродера, принадлежащей к поведенчески доминирующему виду, определяется не только ее характеристиками, но и тем, насколько сильный отпор она встречает со стороны хозяина территории.

## 6. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА И ПОВЕДЕНИЕ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК

Поведение определяется свойствами нервной системы, среди которых одним из важных и универсальных для позвоночных является функциональная асимметрия мозга (Бианки, 1985, 1989; Carlson, Glick, 1989 и др.). Индикатором асимметрии мозга может служить функциональная моторная асимметрия передних конечностей, широко изученная в настоящее время, в особенности у человека (Peterson, 1934; Collins, 1969; Бианки, Филиппова, 1977; Deuel, Dunlop, 1980; Ильин, 1961; Biddle, Eales, 1996). Незученным остается вопрос о наличии функциональной моторной асимметрии у животных из природных популяций, ее видоспецифичности и возможном значении в среде обитания.

### 6.1. Профили функциональной моторной асимметрии трех видов лесных полевок

Изучение видовых профилей моторной асимметрии (соотношения право-, леволатеральных особей и амбидекстров) показало достоверное преобладание «правшей» у красной и рыжей полевок ( $n=120$ ,  $\phi=3,04$ ,  $p<0,01$  и  $n=110$ ,  $\phi=4,3$ ,  $p<0,01$ ) и преобладание «левшей» – у красно-серой ( $n=41$ ,  $\phi=2,00$ ,  $p<0,05$ ). Доля амбидекстров у всех трех видов минимальна и не превышает 10 %.

В то же время, оказалось, что характерное для видов в целом соотношение фенотипов меняется в разных популяциях. Так, у красной полевки для популяции с участка «Южная» характерна несколько большая доля леволатеральных особей, тогда как в Коларово «правшей» достоверно больше, чем «левшей» ( $\phi=3,71$ ,  $p<0,01$ ). У рыжей полевки в обеих исследованных популяциях преобладали «правши» ( $\phi=2,52$ ,  $p<0,01$  и  $\phi=3,15$ ,  $p<0,01$ ). Внутри популяции красно-серой полевки достоверно больше «левшей» ( $\phi=2,38$ ,  $p<0,01$ ).

Для человека было показано, что экстремальные условия существования оказывают значительное влияние на представленность в популяции (населении) лиц с правым или левым профилем (Nikolaeva et al., 1995; Rotenberg, Ar-



shavsky, 1997; Хаснулин и др., 1983; Леутин и др., 1996; Ыжикова, 2000; Тыналиева, 2003). Условия существования изученных нами популяций лесных полевков нельзя назвать экстремальными, тем не менее, их профили моторной асимметрии могут отражать специфику существования популяции. Возникает вопрос, являются ли обнаруженные нами особенности изученных популяций устойчивыми, или они меняются. Для ответа на этот вопрос мы проследили изменчивость профилей асимметрии в популяциях лесных полевков в течение нескольких лет.

### **6.2. Изменение функциональной моторной асимметрии лесных полевков в связи с популяционными циклами**

Изучение динамики соотношения «правшей» и «неправшей» («левой» и «амбидекстров») показало, что оно колеблется с той же 2–3-х-летней периодичностью, что и численность. В популяциях красной и рыжей полевков на участке «Южная» при повышении численности возрастает доля праволатеральных особей, а при снижении – доля леволатеральных и амбидекстров. На участке «Коларово» взаимосвязи соотношения «правшей»/«неправшей» популяций трех видов с численностью более сложные. У всех трех видов здесь наблюдается смещение динамики соотношения относительно динамики численности на один год. В итоге, сначала в популяциях наблюдается пик доли «правшей», а на следующий год – пик численности. Наряду с этим, у каждого из 3-х видов полевков на этом участке отмечена достоверная корреляция соотношения «правши»/«неправши» с численностью видов-соседей или сообщества в целом. Так, соотношение «правши»/«неправши» у красной и рыжей полевков отрицательно коррелирует ( $Sr=-0,81$ ,  $p=0,05$  для красной полевки, для рыжей – тенденция) с численностью красно-серой. В свою очередь, соотношение «правшей»/«неправшей» в популяции красно-серой полевки изменяется по годам синфазно с численностью популяций красной и рыжей полевков, хотя и на уровне тенденции.

Наличие колебаний исследуемого соотношения, сопряженных при этом с колебаниями численности и суммарного обилия, говорит о вероятном преимуществе, получаемом «правшами» на пиках численности популяций.

## **7. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭТОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК В СВЯЗИ С ДИНАМИКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ**

Механизмы популяционного гомеостаза складываются как совокупный результат поведенческих и физиологических реакций отдельных особей, направленность которых определяет гомеостатические свойства и возможности динамического преобразования популяций (Евсиков, Мошкин, 1994). Вследствие этого представляется важным выявление возможных взаимосвязей этологических, экологических и иммунологических показателей в природных популяциях млекопитающих, в то время как большинство исследований взаимосвязей иммунной системы и поведенческих характеристик проводится на лабораторных животных.

### **7.1. Изменчивость поведенческих характеристик лесных полевков в связи с динамикой численности популяций**

Изменчивость поведения, полученная в тесте «открытое поле», сопостав-

лена нами с динамикой численности популяций и сообщества мелких млекопитающих. Обнаруженные связи по своей направленности изменчивы от цикла к циклу, вероятно, вследствие конкурентного влияния двух возможных факторов – собственной численности вида и суммарного обилия мелких млекопитающих. Так, с 2002 по 2007 гг. поведенческая активность красной полевки с участка «Южная» отрицательно коррелировала с динамикой численности популяции ( $S_r = -0,40$ ,  $r = 0,01$ ), однако, начиная с 2008 года эта связь меняет знак на положительный. В то же время, с суммарным обилием мелких млекопитающих динамика поведенческой активности красной полевки из этой популяции с 2002 по 2004 гг. связана положительно, а с 2004 по 2009 гг. – отрицательно ( $S_r = -0,41$ ,  $r = 0,02$ ).

Поведение рыжей полевки из популяции на участке «Южная» с 2002 по 2006 гг. изменяется синфазно с суммарным обилием мелких млекопитающих ( $S_r = 0,37$ ,  $r = 0,02$ ), в период с 2006 по 2007 гг. эта корреляция пропадает, а с 2007 года возникает снова.

В «Коларово» отмечено снижение поведенческой активности (в особенности двигательной) красной и рыжей полевки на пике численности красно-серой, что может являться своеобразной защитной реакцией, попыткой избежать прямого столкновения с более сильным конкурентом, каким и для красной, и для рыжей является красно-серая полевка (Европейская рыжая..., 1981; Кравченко, 1999; Осипова, 2001, 2005; Москвитина и др., 2007). У красно-серой полевки здесь более активные особи чаще встречаются во время депрессии численности, хотя эта связь на уровне тенденции.

#### **7.2. Иммунологические показатели трех видов лесных полевок и их связь с экологическими характеристиками видов**

Исследования гуморального иммунного ответа лесных полевок в ответ на введение в качестве антигена бараньих эритроцитов показали, что наиболее высокий уровень иммунитета в целом характерен для красной полевки ( $p < 0,01$ ). У красно-серой полевки иммунореактивность ниже, чем у красной, но немного выше, чем у рыжей (рисунок 5). Как и многие другие характеристики, уровень гуморального иммунитета колеблется по годам с периодичностью около 3 лет. На участке «Южная» на пике суммарного обилия в популяциях красной и рыжей полевок преобладают особи с более высоким уровнем гуморального иммунитета. При этом, в группе самцов-сеголеток повышение иммунитета оказывается возможным только на фоне их меньшего участия в размножении ( $S_r = -0,97$ ,  $r = 0,005$  – для красной полевки,  $S_r = -0,75$ ,  $r = 0,08$  – тенденция для рыжей), что может быть свидетельством реципрокных отношений иммунореактивности и уровня андрогенов (Alexander, Stimson, 1988; Olsen, Kovacs, 1996; Козлов, Цирлова, 1978).

В «Коларово» в популяциях красной и рыжей полевок повышение среднего уровня иммунореактивности не приурочено к пикам или депрессиям как собственной численности видов, так и численности красно-серой полевки или суммарного обилия.

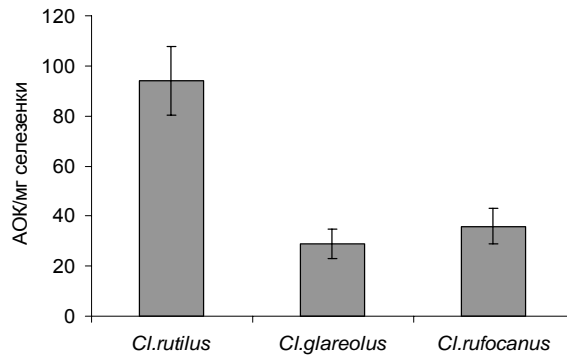


Рисунок 5 – Средний уровень гуморального иммунитета трех видов лесных полевков (р. *Clethrionomys*)

Средняя иммунореактивность красно-серой полевки из «колларовской» популяции уменьшается с увеличением численности популяции этого вида, при этом, доля половозрелых самцов-сеголеток с численностью коррелирует отрицательно ( $S_r = -0,95$ ,  $p = 0,05$ ). Поведенческая активность *Cl. rufocanus* в тесте «открытое поле» здесь изменяется по годам в противофазе с численностью. По всей вероятности, высокая численность оказывает в данном случае подавляющее действие не только на процессы размножения в популяции, но и на поведенческую активность животных и уровень их гуморального иммунитета.

Таким образом, иммунореактивность является динамической характеристикой и связана с изменениями показателей плотности населения своего вида или всего сообщества мелких млекопитающих.

В целом, и поведенческие параметры, и иммунологические характеристики лесных полевков обеспечивают приспособительные реакции популяций на изменение условий существования. Этологические характеристики особей в каждой популяции подстраиваются под конкретную структуру сообщества экологически близких видов. Иными словами, если в сообществе присутствует в достаточном количестве вид-поведенческий доминант, такой, как красно-серая полевка, который систематически и экологически близок красной и рыжей полевкам, то показатели популяций этих двух видов оказываются под влиянием плотности поведенчески доминирующего вида. В случае, когда вид-поведенческий доминант в сообществе отсутствует, основным фактором, влияющим на поведенческую активность красной и рыжей полевков, становятся суммарное обилие сообщества мелких млекопитающих или собственная численность видов.

Связи гуморального иммунитета с показателями численности населения более расплывчаты, и отмечены не во всех популяциях. Сам по себе этот параметр является очень лабильным, и подверженным влиянию очень большого количества факторов, поэтому проследить влияние каких-либо конкретных факторов, например, плотности популяции своего вида или вида-соседа

достаточно сложно. Связи иммунореактивности и этологических параметров лесных полевок достаточно опосредованы, но и те, и другие подвержены, по всей видимости, влиянию численности популяций исследуемых видов или суммарного обилия сообщества мелких млекопитающих в целом.

#### ВЫВОДЫ

1. Изученные популяции лесных полевок (р. *Clethrionomys*) характеризуются низкой и устойчивой численностью и наличием плотностно-зависимой регуляции. Красно-серая полевка, даже не являясь экологическим доминантом, может влиять на популяционные характеристики красной и рыжей полевок.

2. Красная и красно-серая полевки в тесте «открытое поле» активно исследуют территорию установки в попытке найти выход, в то время как рыжая полевка затаивается, пытаясь переждать изменения условий окружающей среды.

3. При внутривидовых контактах красная полевка действует активно, но большую часть своей поведенческой активности предпочитает направлять на исследование территории. Рыжая полевка предпочитает стратегию затаивания, одинаково не интересуясь ни территорией, ни партнером по ссаживанию. Красно-серая полевка в данных условиях столь же активно исследует территорию, сколько контактирует с партнером, причем большую часть таких взаимодействий составляют агрессивные акты.

4. В межвидовых отношениях красная полевка доминирует над рыжей, а красно-серая над ними обоими. Доминирование выражено в понижении поведенческой активности вида в паре с видом-доминантом, особенно на территории партнера.

5. Функциональная моторная асимметрия характерна для каждого изученного вида и может рассматриваться как одна из характеристик разнокачественности популяций.

6. Наиболее высокий уровень гуморального иммунитета характерен для красной полевки, наименьший – для рыжей. Иммунореактивность – динамическая характеристика, связанная как с показателями плотности населения своего вида или всего сообщества мелких млекопитающих, так и с поведенческой активностью особей в популяциях.

7. Красно-серая полевка в трехвидовом сообществе лесных полевок («Коларово») влияет на поведенческую активность и уровень гуморального иммунитета красной и рыжей полевок; в случае ее отсутствия («Южная») динамика поведенческих и иммунных характеристик красной и рыжей связана либо с численностью их популяций, либо с суммарным обилием.

#### СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

##### **Статьи в ведущих рецензируемых журналах, определенных ВАК**

1. Агулова Л.П., Сучкова Н.Г., Клыкова А.И., Андреевских А.В., Кравченко Л.Б., **Большакова Н.П.**, Москвитина Н.С. Поведенческие особенности полевой мыши (*Apodemus agrarius*) из двух городских популяций //Зоологический журнал, 2008. Т. 87, № 2. С. 1–8.

2. Агулова Л.П., Андреевских А.В., **Большакова Н.П.**, Кравченко Л.Б., Сучкова Н.Г., Москвитина Н.С. Динамика профилей моторной асимметрии в популяциях полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) // Экология, 2010. №5. С. 1–8.

**Другие российские издания, материалы конференций**

1. Агулова Л.П., Москвитина Н.С., Кравченко Л.Б., Сучкова Н.Г., Тришкина Е.А., **Большакова Н.П.** Видовые особенности поведения полевок рода *Clethrionomys* в экспериментальных условиях // Популяционная экология животных. Томск: Изд-во ТГУ, 2006. С. 95–97.
2. Кравченко Л.Б., Москвитина Н.С., **Большакова Н.П.** Этолого-физиологические стратегии трех видов рыжих лесных полевок // Популяционная экология животных. Томск: Изд-во ТГУ, 2006. С. 143–146.
3. Москвитина Н.С., Агулова Л.П., Сучкова Н.Г., Кравченко Л.Б., Клыкова А.И., Андреевских А.В., **Большакова Н.П.** Поведенческая активность полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) из двух природных популяций и ее связь с динамикой численности / Популяционная экология животных. Томск: Изд-во ТГУ, 2006. С. 156–158.
4. Агулова Л.П., Москвитина Н.С., Кравченко Л.Б., Сучкова Н.Г., **Большакова Н.П.** Функциональная моторная асимметрия у двух видов полевок рода *Clethrionomys* // Териофауна России и сопредельных территорий. Мат-лы междунар. совещания. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. С. 11.
5. **Большакова Н.П.** Экспериментальное изучение поведения лесных полевок (р. *Clethrionomys*) в межполовых попарных ссаживаниях // Териофауна России и сопредельных территорий. Мат-лы междунар. совещания. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. С. 55.
6. Кравченко Л.Б., Москвитина Н.С., **Большакова Н.П.** Межвидовые отношения лесных полевок (р. *Clethrionomys*) в условиях эксперимента // Териофауна России и сопредельных территорий. Мат-лы междунар. совещ. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. С. 221.
7. **Большакова Н.П.**, Агулова Л.П., Кравченко Л.Б., Москвитина Н.С. Межвидовые различия поведенческой активности трех видов лесных полевок на своей и чужой территории в тесте «попарного ссаживания» // Поведение и поведенческая экология млекопитающих: Материалы 2-й научной конференции 9-12 ноября 2009 г., г. Черноголовка. М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. С. 102.
8. Агулова Л.П., Андреевских А.В., **Большакова Н.П.**, Кравченко Л.Б., Сучкова Н.Г., Москвитина Н.С. Динамика профилей моторной асимметрии в популяциях полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) // Поведение и поведенческая экология млекопитающих: Материалы 2-й научной конференции 9-12 ноября 2009 г., г. Черноголовка. М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. С. 117.