

*На правах рукописи*

ЗАДУБРОВСКАЯ ИННА ВАЛЕРЬЕВНА

**МЕЖВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СИСТЕМ СЕМЕЙНЫХ  
ОТНОШЕНИЙ У МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ СЕМ. CRICETIDAE  
ОТКРЫТЫХ ЛАНДШАФТОВ ЮГА СИБИРИ**

03.02.04 – зоология

Автореферат диссертации на соискание  
ученой степени кандидата биологических наук

Новосибирск – 2011

Работа выполнена в лаборатории структуры и динамики популяций животных Учреждения Российской академии наук Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук

Научный руководитель: кандидат биологических наук  
Потапов Михаил Анатольевич

Научный консультант: доктор биологических наук, чл.-кор. РАН  
Евсиков Вадим Иванович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
Громов Владимир Степанович  
(ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва)

доктор биологических наук  
Юдкин Владимир Алексеевич  
(ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск)

Ведущая организация: Учреждение Российской академии наук  
Институт экологии растений и животных  
Уральского отделения Российской  
академии наук, г. Екатеринбург

Защита диссертации состоится 16 декабря 2011 г. в 10 часов на заседании Диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

Отзыв на автореферат просим направлять по адресу: 630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11, ИСиЭЖ СО РАН, Диссертационный совет.  
Факс: +7 (383) 217-0973, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИСиЭЖ СО РАН.

Автореферат разослан 15 ноября 2011 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Л.В. Петрожицкая

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Все больше исследований последних лет посвящено структуре популяций как сложно организованных биологических систем надорганизменного уровня (Шилов, 1967; Громов, 2008; Потапов, Евсиков, 2011). Устойчивость популяций в изменчивых условиях среды поддерживается с помощью механизмов «популяционного гомеостаза» (Шилов, 1967, 1973), важнейшими из которых являются закономерное распределение особей в пространстве и система отношений между ними, что и определяет формирование «пространственно-этологической структуры популяции» (Шилов, 1977, 1991). В связи с этим важным представляется изучение внутривидовых группировок как элементарных биосистем надорганизменного уровня. Под элементарными популяционными группировками подразумеваются группы особей, объединенных тесными социальными связями (в первую очередь родственными), занимающие в той или иной степени обобществленный участок обитания и относительно обособленные от других подобных группировок, т.е. семьи (Громов, 2008). Именно на уровне «семейной триады» (самка, самец и их потомство) осуществляется оптимизация жизненно-важных показателей, от которых зависит существование популяции в динамичной среде (Евсиков и др., 2008; Евсиков, Потапов, 2011). Удобным объектом для изучения семейных групп являются грызуны, демонстрирующие широкий диапазон брачных отношений и вариантов использования пространства: от условно «одиночных», контакты между взрослыми особями которых ограничиваются периодом спаривания, до «социальных» видов с семейно-групповым образом жизни (Наумов, 1971, 1975; Wilson, 1975, 1993; Lott, 1991; Громов, 2008; Blumstein, 2010). В настоящей работе в качестве объектов исследования выступили четыре вида мелких грызунов семейства Хомяковых (Cricetidae Fischer, 1817): узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*), степная пеструшка (*Lagurus lagurus*), хомячок Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*), джунгарский хомячок (*Phodopus sungorus*). Выбор объектов объясняется тем, что эти виды, населяя на юге Сибири сходные, – степные и лесостепные, – биотопы (Флинт, 1965; Млекопитающие Казахстана, 1977; Мещерский, 1992), имеют разную пространственно-этологическую структуру популяций и разные системы спаривания (Громов, 2008). Так, степная пеструшка формирует моногамные семьи (Евсиков и др., 2006б; Кокенова, 2007). Джунгарский хомячок ведет преимущественно одиночный образ жизни (Павлинов, 1999). Хомячок Кэмпбелла в природе обитает одиночно, однако после спаривания самец может периодически посещать самку и детенышей (Суров, Феоктистова, 2008), в лабораторных условиях у этого вида зарегистрированы черты моногамии (Jones, Wynne-Edwards, 2000). Таким образом, структура поселений этих грызунов в природе более или менее хорошо изучена, и особый исследовательский интерес в нашем случае представляет существование в естественных условиях колониального вида – узкочерепной полевки. Несмотря на активное исследование в последние десятилетия пространственно-этологических структур, эволюции

социальности, особенностей структуры поселений и формирования брачных пар (Чабовский, 2006; Громов, 2010б; Gromov, 2011a, c), об этом широко распространенном на территории России социальном виде известно очень немного (Громов, 2008). Исследования ландшафтно-биотопического распределения и пространственно-временной структуры (Пальчех и др., 2003; Малькова и др., 2004) показало, что основу поселений узкочерепной полевки составляют сложные семейные группы – колонии, с несколькими размножающимися самцами и самками, однако данные о демографическом составе колоний и взаимоотношениях внутри группы слабо представлены в литературе, а имеющиеся сведения противоречивы (Соколова, 2004; Громов, 2008).

Особенности репродуктивных стратегий перечисленных видов позволяют провести сравнительный анализ репродуктивных циклов и эффектов брачного подбора для животных с разными системами спаривания и пространственно-этологическими структурами популяций.

Кроме того, мелкие грызуны удобны для содержания в неволе, и у многих из них на протяжении нескольких поколений лабораторного разведения не отмечается негативных для размножения последствий инбридинга (Мейер, 1967; Ченцова, 1969). Немаловажно, что для этих видов не свойственна зимняя спячка – зимой зверьки активны, что позволяет проводить с ними круглогодичную работу (Воронцов, 1982).

**Цель работы.** Установить видоспецифические системы семейных отношений и выявить диапазон их изменчивости у наземных мышевидных грызунов, населяющих экологически сходные открытые ландшафты юга Сибири.

**Задачи,** поставленные для достижения указанной цели:

1. Выяснить или уточнить системы спаривания у модельных видов: узкочерепной полевки, степной пеструшки, хомячка Кэмпбелла и джунгарского хомячка.
2. Определить степень проявления родительской заботы и ее устойчивость в нескольких поколениях разведения в условиях вивария для модельных видов грызунов.
3. Выяснить и сопоставить роль взаимного выбора брачных партнеров в реализации репродуктивного потенциала и поддержании видоспецифической пространственно-этологической структуры популяций для видов с разными системами спаривания.
4. Проследить динамику демографической структуры колоний узкочерепной полевки в сезон размножения на примере популяции из Северной Кулунды.

**Научная новизна работы.** В ходе исследований дополнены и расширены сведения о демографическом составе колоний узкочерепной полевки. Впервые проведен сравнительный анализ взаимоотношений в репродуктивных группах и определено влияние подбора пар-производителей на реализацию репродуктивного потенциала у грызунов с разными системами спаривания и разной пространственно-этологической структурой популяций. Впервые

показано угасание родительского поведения при разведении в условиях неволи (на примере узкочерепной полевки).

**Научное и практическое значение работы.** В данной работе дополнены и расширены сведения о репродуктивной биологии четырех видов грызунов. Показано, что применение подбора пар производителей для оптимизации воспроизводительных характеристик возможно проводить лишь с учетом пространственно-этологической структуры и характера семейных отношений вида.

Полученные данные используются в курсе лекций «Учение о популяции» в Новосибирском государственном университете. Применение материалов исследования возможно в учебных курсах по зоологии, экологии и этологии для студентов биологических специальностей других ВУЗов.

**Апробация работы.** Устные доклады сделаны на следующих конференциях: 14 Международная Пущинская школа-конференция молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пущино, 2010 г.); Первая Всероссийская молодежная научная конференция с элементами школы-семинара для молодых ученых «Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии» (Томск, 2010 г.); IX Съезд териологического общества при РАН (Международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий») (Москва, 2011 г.); VII Всероссийская научно-практическая конференция «Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах» (Новосибирск, 2011 г.).

**Публикации.** По результатам исследований опубликовано 8 работ, в том числе одна статья в журнале из перечня ВАК РФ.

**Благодарности.** Автор искренне признателен научному руководителю к.б.н. М.А. Потапову за участие и всестороннюю поддержку на всех этапах работы. Автор признателен научному консультанту чл.-кор. РАН, д.б.н. В.И. Евсикову за неоценимую помощь и внимание, О.Ф. Потаповой за самоотверженную и высококвалифицированную помощь при работе с животными и за предоставление материала, полученного до 2008 г., а также за участие в сборе материала с 2008 по 2011 гг. Автор благодарит д.б.н. Г.Г. Назарову, д.б.н. Е.А. Новикова, к.б.н. А.А. Позднякова за внимание и поддержку, П.А. Задубровского за помощь в сборе полевого материала и анализе результатов. Отдельную благодарность автор выражает к.б.н. Т.А. Дупал, к.б.н. С.А. Абрамову, к.б.н. В.А. Шило, С.Н. Климовой, Н.В. Лопатиной. Автор признателен всем сотрудникам лаборатории структуры и динамики популяций животных и лаборатории экологии сообществ позвоночных животных. А также всем, кто содействовал выполнению данной работы.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 09-04-01712 и № 11-04-01690), программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (проект № 26.6), гранта мэрии города Новосибирска (договор № 11-10 от 22.11.2010).

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, пяти глав (обзор литературы, материал и методы, результаты исследований, изложенные в трех главах), заключения, выводов и списка литературы.

Материал изложен на 111 страницах. Работа содержит 26 рисунков и 2 таблицы. Список цитируемой литературы включает 280 источников, из них 139 на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

#### 1.1. Некоторые аспекты экологии исследуемых видов

В разделе приведены повидовые очерки, в которых дана характеристика экологических особенностей исследуемых видов – узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*), степной пеструшки (*Lagurus lagurus*), хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) и джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*).

#### 1.2. Различные подходы к классификации социальной организации популяций

В разделе рассмотрены подходы к изучению структуры популяций. Особое внимание уделено пространственно-этологической организации грызунов (Громов, 2008).

#### 1.3. Особенности подбора брачных партнеров у млекопитающих

В разделе проанализирована литература, посвященная факторам и эффектам выбора брачного партнера у млекопитающих, разнообразию систем брачных отношений и подходов к их определению.

### Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Экспериментальная часть исследований осуществлена в виварии лаборатории структуры и динамики популяций животных ИСиЭЖ СО РАН. Лабораторные популяции узкочерепной полевки, степной пеструшки и джунгарского хомячка происходят от животных, отловленных в Карасукском районе Новосибирской области. Основатели популяции хомячка Кэмпбелла отловлены в Республике Тыва и предоставлены для опытов сотрудниками Сибирского зоологического музея ИСиЭЖ СО РАН.

#### 2.1. Условия содержания и кормления животных

Животных содержали в пластиковых клетках (20×30×10 см) при комнатной температуре, световом режиме 14С:10Т и свободном доступе к воде в автопоилках и комpositному корму (Петрухин, 1992).

#### 2.3. Размножение и регистрация репродуктивных характеристик

Для разведения формировали репродуктивные пары, используя животных в возрасте от 2 до 6 месяцев. Формирование пар осуществляли с учетом взаимных ольфакторных предпочтений и неpreferтений, при этом использовали методику ольфакторного тестирования. Для определения прироста массы тела самки за период беременности (показатель метаболического резерва, создаваемого для нужд последующей лактации) самок взвешивали при формировании брачной пары и после родов (в день обнаружения выводка). Латентное время покрытия определяли по времени от

формирования пары до первых родов за вычетом известного времени беременности. По количеству новорожденных детенышей оценивали плодовитость пар. По окончании сезона размножения подсчитывали долю размножившихся пар.

## **2.4. Поведенческие тесты**

### **2.4.1. Ольфакторный тест**

Тесты проводили в период нахождения самок в состоянии эструса, определяемого по цитологической картине вагинального мазка. Тестируемым животным предъявляли небольшое количество подстилки из клеток двух потенциальных партнеров. Для опыта использовали установку («ольфактометр»), состоящую из трех отсеков (13×13×13 см), последовательно соединяющихся проходами 4×4 см. Образцы подстилки помещали в крайние отделения ольфактометра, в среднее помещали тестируемого зверька. В течение 10-минутного теста регистрировали время пребывания животного в каждом из отсеков. Стимулы, которые самка или самец исследовали в течение относительно большего времени (предпочитаемые), противопоставляли в повторных тестах стимулам новых оппонентов. Чтобы сформировать пары взаимно предпочитающих партнеров (ВП), выбирали случаи повторно демонстрируемого предпочтения и совпадения предпочтений, отдаваемых данной самкой данному самцу и наоборот (Евсиков и др., 2001). В случае повторного «отвержения» (меньшего времени исследования подстилки) и совпадения «непредпочтений», пару считали сформированной на основе взаимного неpreferенция (НП). Помимо этого, ольфакторный тест применяли для выявления отношения к прежнему брачному партнеру, к родственным и неродственным особям.

### **2.4.2. Диадные тесты**

Исходя из предположения, что самка при выборе брачного партнера оценивает его агрессивность, с самцами предварительно проводили серии 10-минутных диадных тестов на нейтральной арене (Birke, 1981; Брагин, 2003), в ходе которых регистрировали частоты отдельных элементов поведения и определяли индекс агрессивности каждого самца (доля актов агрессии среди всех контактов с оппонентом). Впоследствии определяли индекс привлекательности самца (доля ольфакторных тестов, в которых самки большее время провели в отсеке установки с подстилкой данного самца).

Сразу после формирования репродуктивных пар проводили наблюдение за прекопуляторным взаимодействием партнеров на протяжении 15 минут. Оценивали агрессивность и миролюбие самцов и самок по отношению друг к другу.

### **2.4.3. Тест на родительскую заботу**

На следующий день после рождения выводка родителей тестировали на проявление заботы о потомстве. Для этого обоих родителей удаляли из клетки, а детенышей перемещали из гнезда в противоположный угол клетки. Затем помещали в гнездо одного из родителей и регистрировали время с начала теста

до того, как животное перенесет первого из детенышей в гнездо (Евсиков и др., 2001). Если родитель затрачивал на это менее 10 мин., его считали заботливым.

### **2.5. Регистрация морфологических характеристик**

Во время проведения экспериментов всех животных взвешивали, после окончания экспериментов регистрировали стандартные морфометрические показатели.

### **2.6. Характеристика мест и способов отлова животных**

Полевая часть работы проведена на природной популяции узкочерепной полевки в Северной Кулунде (Карасукский район Новосибирской области). Изучение демографического состава колоний осуществляли методом отлова (с помощью живоловок), мечения и повторных отловов (White et al., 1982, Карасева, Тошигин, 1993; Карасева, Телицина, 1996). В течение летнего сезона определяли половозрастной состав и соотношение мигрантов и оседлых зверьков. К оседлым относили животных, ловившихся на колонии неоднократно. В 2009–2010 гг. было помечено 217 зверьков, наиболее полно изучен состав 11 колоний.

### **2.7. Статистический анализ**

Для статистической обработки материала использованы общепринятые биометрические методы (Лакин, 1990).

## **Глава 3. ОСОБЕННОСТИ ПРЕКОПУЛЯТОРНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ САМОК И САМЦОВ У ИССЛЕДУЕМЫХ ВИДОВ**

В главе приведены результаты исследований отношений потенциальных брачных партнеров и детско-родительских отношений. Исследовали поведение самца и самки при формировании пары. Также с учетом существующих подходов к изучению систем спаривания исследовали: предпочтение сексуально опытными особями прежнего брачного партнера (Williams et al., 1992; Carter, Getz, 1993; Carter et al., 1995; Patris, Baudoin, 1998), особенности родительской заботы о новорожденных (Kleiman, Malcolm, 1981), половой диморфизм по размерам тела (Геодакян, 1986; Фоули, 1990; Cushing, Kramer, 2005). Для выявления возможности спаривания внутри родственных групп исследовали предпочтения потенциальных партнеров в зависимости от степени родства (Clutton-Brock, 1989). Также исследовали степень привлекательности самцов в зависимости от степени их агрессивности (Евсиков и др., 2006а; Потапов и др., 2010).

### **3.1. Прекопуляторное взаимодействие у исследуемых видов**

Исходя из предположения, что поведение особей при подсадке в репродуктивную пару отображает характер контактов при непосредственной встрече потенциальных половых партнеров, изучали поведение самцов и самок при формировании репродуктивной пары в течение первых 15 минут.

В ходе наблюдений выявлено, что доля миролюбивых контактов среди всех социальных взаимодействий с партнером достоверно выше у самцов узкочерепной полевки и хомячка Кэмпбелла, чем у самок. Доля агрессивных



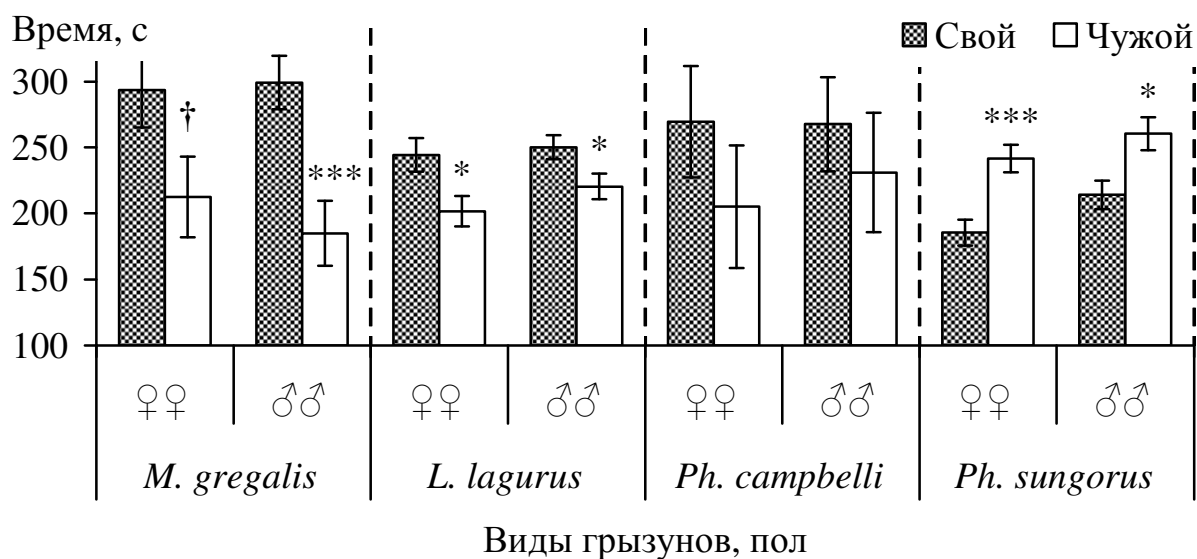
контактов среди всех социальных взаимодействий у самок узкочерепной полевки и самцов степной пеструшки достоверно превысила таковую противоположного пола.

### 3.2. Поведенческие и морфологические характеристики, определяющие систему спаривания

#### 3.2.1. Отношение к прежнему половому партнеру

Один из признаков, служащих индикатором устойчивости отношений между самцом и самкой – предпочтение прежнего партнера (либо его ольфакторных стимулов). Для установления отношения к прежнему партнеру проводили серию ольфакторных тестов, в основе которых лежит регистрация времени, проведенного животным в отсеках установки с подстилкой от двух представителей противоположного пола, один из которых – прежний брачный партнер.

Показано, что самцы узкочерепной полевки предпочитают запах партнеров, с которыми они ранее находились в паре и произвели потомство. У самок узкочерепной полевки предпочтение прежнего партнера прослеживается на уровне тенденции (рис. 1). При этом доля тестов, в которых самки этого вида проводили больше времени в отсеке с запахом прежнего партнера, достоверно превысила таковую с запахом нового партнера ( $p < 0,05$ ).



**Рис. 1.** Время исследования самками и самцами разных видов грызунов запаховых стимулов от прежнего («Свой») и незнакомого («Чужой») полового партнера. Отличия между группами: \* –  $p < 0,05$ ; \*\*\* –  $p < 0,001$ ; † –  $p = 0,06$ .

Особи степной пеструшки обоих полов предпочитают прежнего полового партнера в ольфакторных тестах. Среди особей обоих полов хомячка Кэмпбелла не выявлено достоверных отличий во времени, проведенном в каждом из отсеков. Следует отметить, однако, что, так же, как у узкочерепной полевки, доля тестов, в которых самки этого вида проводили больше времени в отсеке с запахом прежнего партнера, достоверно превысила таковую с запахом нового партнера ( $p < 0,05$ ). Особи обоего пола джунгарского хомячка,

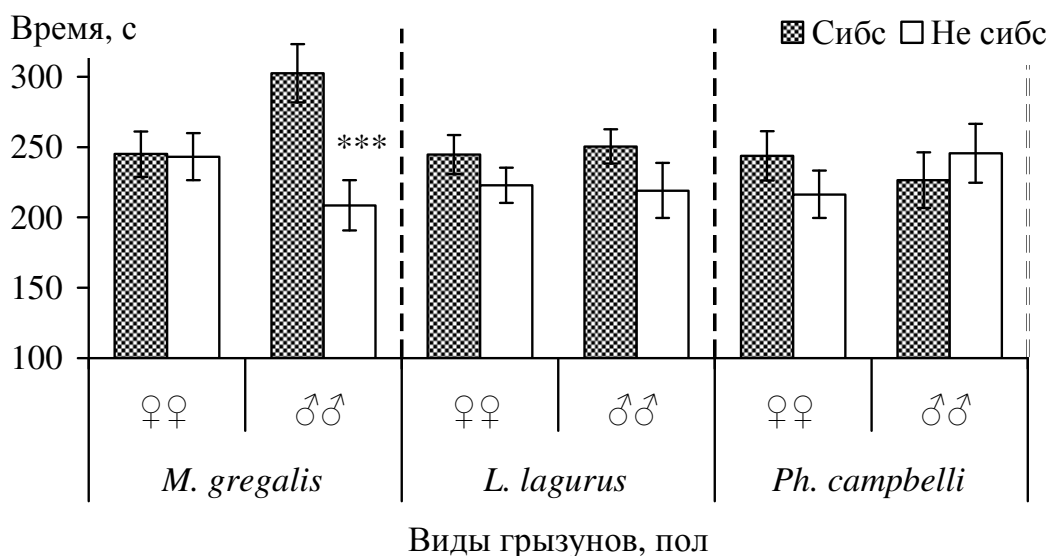
напротив, предпочитают проводить больше времени в отсеке с запахом нового полового партнера (рис. 1).

Стремление особей узкочерепной полевки и степной пеструшки находиться в отсеке установки с запахом прежних партнеров может свидетельствовать об относительном постоянстве брачных пар у этих видов. Напротив, то, что особи джунгарского хомячка избегают отсеков с запахом прежнего партнера, говорит о стремлении к смене половых партнеров в течение брачного сезона (Евсиков и др., 2001а). У хомячка Кэмпбелла не выявлено предпочтений прежнего или нового партнера.

### 3.2.2. Предпочтение потенциального брачного партнера в зависимости от степени родства

Для выявления возможности спаривания внутри родственные группы и наличия инцест-табу изучали отношение исследуемых видов к родственным и неродственным особям.

При исследовании запаховых стимулов сибсов и неродственных особей самцы узкочерепной полевки больше время исследовали подстилку родных сестер, тогда как время исследования стимулов самками не зависело от степени родства с ними доноров запаха (рис. 2). Результаты серии тестов, проведенных со степной пеструшкой и хомячком Кэмпбелла, показали, что особи обоих полов этих видов не дифференцируют потенциальных партнеров по степени родства к ним (рис. 2).



**Рис. 2.** Время исследования самками и самцами разных видов грызунов запаховых стимулов от родственного («Сибс») и не родственного («Не сибс») партнера. Отличия между группами: \*\*\* –  $p < 0,001$ .

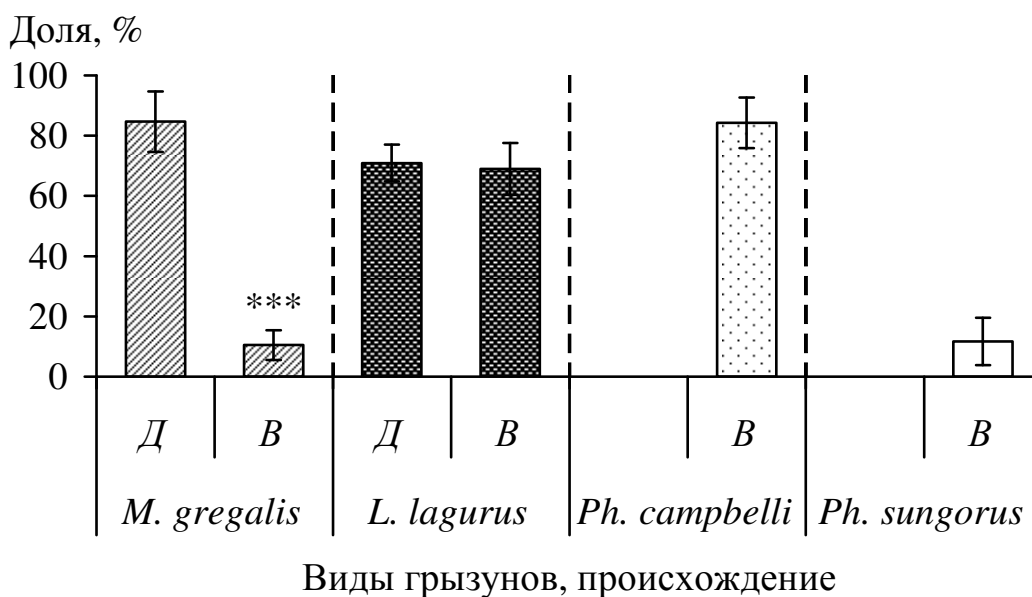
Таким образом, степная пеструшка и хомячок Кэмпбелла не избегают родственных связей при формировании брачной пары, но и не стремятся к скрещиванию с сибсами. У узкочерепной полевки выявлено отсутствие запрета на близкородственные скрещивания; более того, молодые самцы этого вида даже предпочитают исследовать запах собственных сестер, находящихся в рецептивной стадии. Это согласуется с данными литературы о большой

вероятности инбридинга в колониях этого вида (Башенина, 1960; Ченцова, 1969). Вероятно, сочетанное взаимодействие репродуктивных характеристик узкочерепной полевки выступает в качестве центростремительной силы, способствующей укреплению и укрупнению семейных групп на путях формирования колониального образа жизни вида. Спаривание внутри родственных групп также говорит о возможности эндогамии у этого вида.

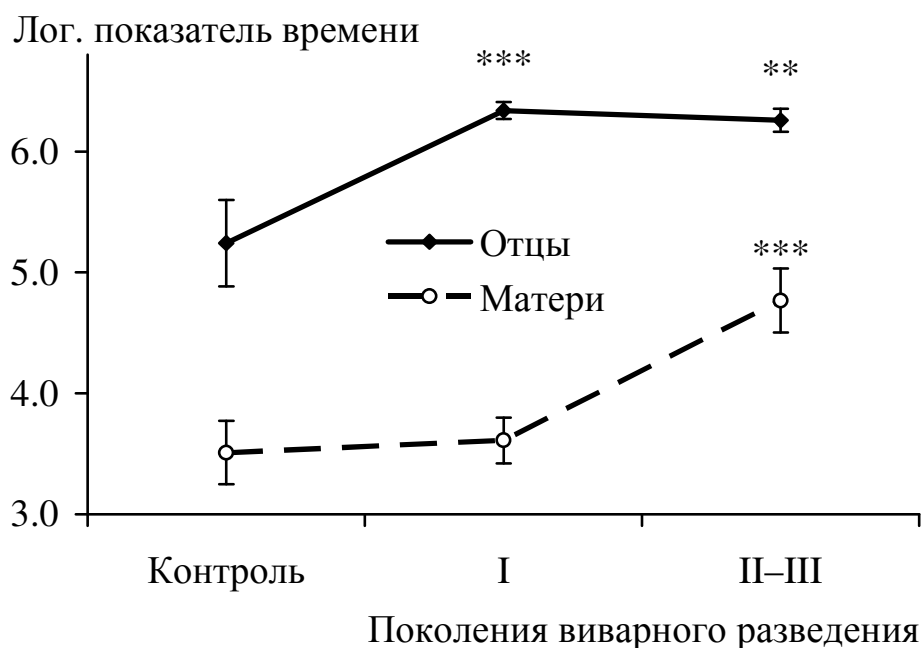
### 3.3. Родительское поведение

Среди особей узкочерепной полевки, отловленных в природе, самцы демонстрировали заботу о потомстве в 84,6 % случаев ( $n = 13$ ). Среди самцов, родившихся в неволе, в первом–третьем поколениях виварного разведения суммарно эта цифра составила лишь 10,5 % ( $n = 38$ ) (рис. 3). Отличия высоко достоверны ( $\chi^2_1 = 22,17$  с поправкой Йетса,  $p < 0,0001$ ). При этом установлено, что среднее время доставки первого детеныша в гнездо самцами узкочерепной полевки достоверно увеличивается уже в первом поколении виварного разведения (рис. 4).

В течение 10 мин. затаскивали в гнездо детенышей 39 из 55 исследованных самцов степной пеструшки (70,9 %) и 16 из 19 самцов хомячка Кэмпбелла (84,2 %). При этом у степной пеструшки, в отличие от узкочерепной полевки, доля заботливых самцов не снижалась в нескольких поколениях виварного разведения (рис. 3).



**Рис. 3.** Доля заботливых отцов у разных видов грызунов среди особей, родившихся в природе (Д, «дикие») и в нескольких поколениях виварного разведения (В, «виварные»). Отличия между группами: \*\*\* –  $p < 0,001$ .



**Рис. 4.** Средние значения логарифмического показателя времени доставки первого детеныша в гнездо ( $\ln(1+t)$ , где  $t$  – время, с) самками и самцами узкочерепной полевки из природы ("Контроль") и из первого и второго–третьего поколений виварного разведения. Отличия от контроля: \*\* –  $p < 0,01$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ .

Отметим, что некоторое снижение родительской заботы наблюдалось и у самок узкочерепной полевки. Все 100 % ( $n = 12$ ) самок, привезенных из дикой природы, проявляли заботу о новорожденных. Среди самок, рожденных в виварии, в первом–третьем поколениях доля заботливых самок изменилась незначительно и составила 90,9 % ( $n = 44$ ). Однако при этом время доставки первого детеныша в гнездо самками увеличилось во втором–третьем поколениях (рис. 4).

Участие самца в заботе о новорожденных детенышах свидетельствует в пользу стратегии размножения, основанной на постоянстве брачных отношений. Угасание родительской заботы в случае узкочерепной полевки, вероятно, связано с условиями развития, которые в виварии отличны от природных, где животные вырастают в колонии.

### ***3.3.1. Зависимость заботы о новорожденных от предшествующего родительского опыта***

Как у самок, так и у самцов узкочерепной полевки и самцов хомячка Кэмпбелла наблюдается тенденция сокращения времени доставки первого детеныша в гнездо в тестах, проведенных со вторым выводком в сравнении с результатами по первому выводку. У самок хомячка Кэмпбелла эти различия достоверны. У степной пеструшки, как было показано ранее (Кокенова, 2007), достоверное сокращение времени доставки первого детеныша в гнездо наблюдалось в парах, сформированных на основе взаимного предпочтения.

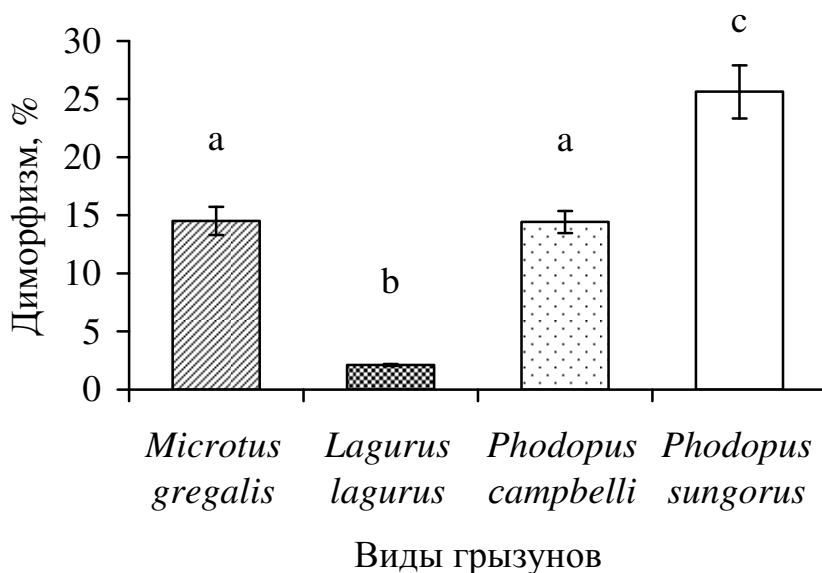
### 3.3.2. Зависимость родительской заботы от размера выводка

У особей обоих полов степной пеструшки и у самок узкочерепной полевки и хомячка Кэмпбелла отмечено сокращение времени доставки первого детеныша в гнездо с увеличением количества детенышей в выводке. Для джунгарского хомячка, у самцов которого забота о новорожденных не выражена, самки проявляют наибольшую заботу по отношению к выводкам средних размеров, что согласуется с представлениями о гомеостазе плодовитости (Евсиков, 1987).

### 3.4. Половой диморфизм по массе тела

В качестве индикатора системы спаривания вида определяли также выраженность полового диморфизма по массе тела (Геодакян, 1986; Фоули, 1990; Cushing, Kramer, 2005). В исследовании использовали только размножавшихся животных.

Наибольший половой диморфизм выявлен у джунгарского хомячка. Масса самцов узкочерепной полевки и хомячка Кэмпбелла превышает таковую самок незначительно. Для степной пеструшки показано почти полное отсутствие полового диморфизма (рис. 5).



**Рис. 5.** Половой диморфизм (превышение массы тела самцов над таковым самок) у разных видов грызунов. Разными буквами отмечены достоверно различающиеся значения ( $0,0001 < p < 0,05$ ).

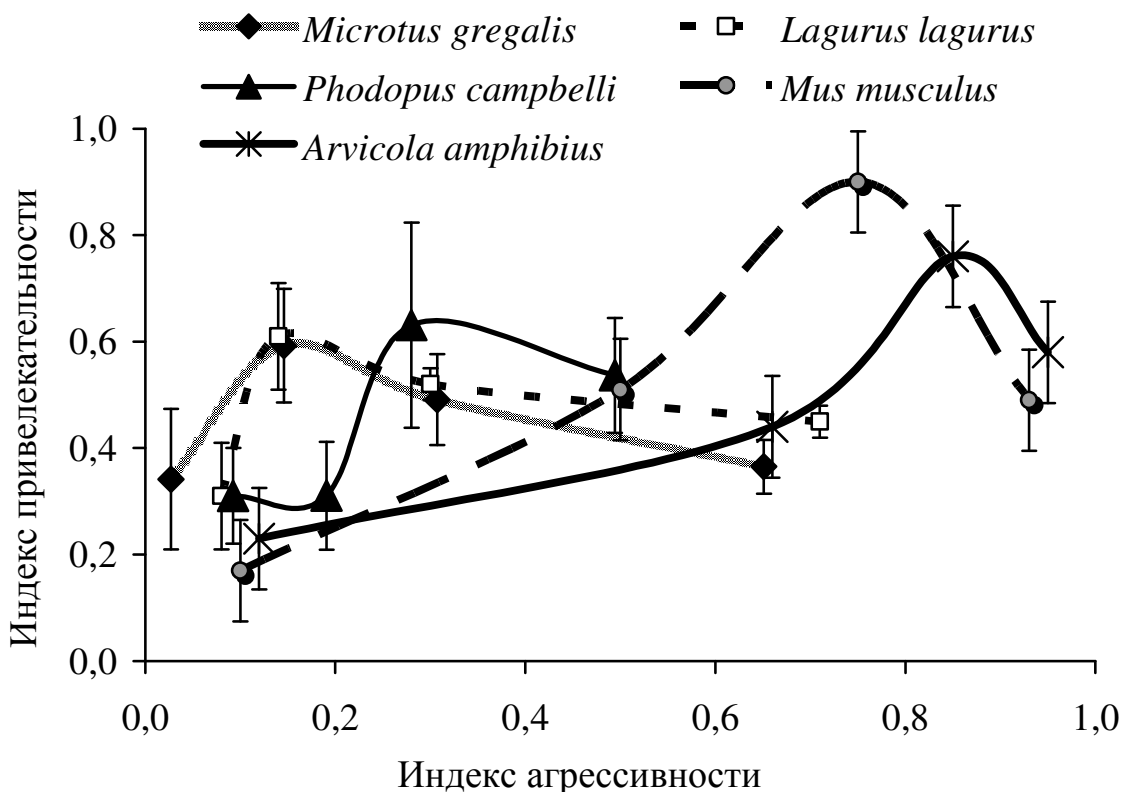
Известно, что диморфизм по размерам тела резче выражен у полигамных видов, чем у моногамных (Геодакян, 1986; Фоули, 1990; Cushing, Kramer, 2005). Это утверждение согласуется с предположениями об облигатной моногамии у степной пеструшки, склонности к моногамии у хомячка Кэмпбелла и узкочерепной полевки и полигамии у джунгарского хомячка.

### 3.5. Взаимосвязь агрессивности и привлекательности самцов

Под действием внутривидового отбора самцы вступают в конкурентные взаимоотношения за обладание самками, исход которых у млекопитающих обычно решается в ходе агрессивных взаимодействий (Дарвин, 2001; Потапов,

Евсиков, 2009). Исходя из предположения, что у видов с разными системами спаривания относительное значение агрессивности самцов в половом отборе может быть различным, изучали ее связь с сексуальной привлекательностью последних, с учетом данных о системах спаривания модельных видов.

Результаты ольфакторных тестов, в которых использовали самок, находящихся в состоянии эструса, показали, что у всех исследованных видов привлекательность самца связана с его агрессивностью, однако эта зависимость нелинейна и имеет куполообразную форму. При этом «пики» привлекательности у грызунов с разными системами спаривания расположены в разных зонах шкалы агрессивности (рис. 6).



**Рис. 6.** Взаимосвязь привлекательности и агрессивности самцов (по: Потапов и др., 2010, с доп.).

Наиболее предпочитаемыми для моногамного (степная пеструшка) и колониального (узкочерепная полевка) видов оказались малоагрессивные самцы. Факультативно моногамный вид (хомячок Кэмпбелла) занимает промежуточное положение – самки выбирают среднеагрессивных самцов. В свою очередь, самки полигинных видов (домовая мышь, водяная полевка), как показано ранее (Евсиков и др., 2006а), предпочитают агрессивных самцов.

#### **Глава 4. ЗНАЧЕНИЕ ПОДБОРА ПАР ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ДЛЯ ОПТИМИЗАЦИИ ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНЫХ КАЧЕСТВ ИССЛЕДУЕМЫХ ВИДОВ**

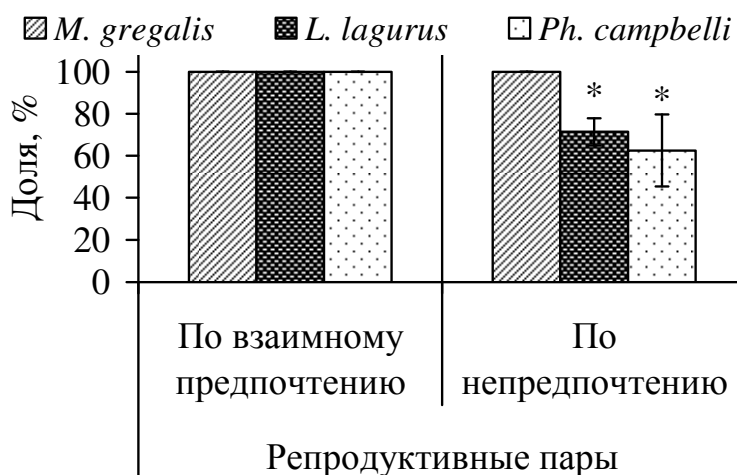
Целью исследования было сравнение репродуктивных характеристик в парах узкочерепной полевки, составленных на основе предварительно

установленного взаимного предпочтения партнеров (ВП), в сравнении с парами, составленными из непредпочитающих друг друга особей (НП). Полученные данные сравнивали с показателями пар других видов грызунов.

Для сравнительного анализа регистрировали следующие репродуктивные характеристики пар: доля размножившихся пар, латентное время покрытия (определяемое по времени от подсадки в пары до родов), прирост собственной массы тела самок за период беременности (без массы плодов), плодовитость (размер выводка при рождении) и выраженность родительской заботы.

#### 4.1. Доля размножившихся пар

В случае узкочерепной полевки размножились все 13 ВП и 14 НП пар (рис. 7). Из 22 ВП пар степной пеструшки все успешно размножились, в то время как из 50 НП пар размножились только 40 или 80 % ( $\chi^2_1=5,11$ ). Все девять ВП пар хомячков Кэмпбелла размножились, из восьми НП размножились только пять или 62,5 % ( $\chi^2_1=4,10$ ).



**Рис. 7.** Доля размножившихся пар в группах грызунов, сформированных на основе взаимного предпочтения партнеров и отсутствия предпочтения. Отличия между группами: \* –  $p < 0,05$ .

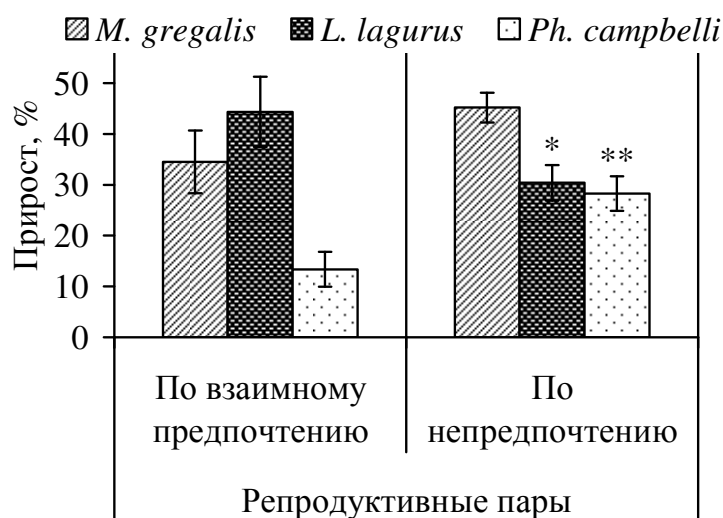
#### 4.2. Латентное время покрытия

Известно, что беременность самок узкочерепной полевки длится 19–20 дней. В первый день ссаживания с самцом были покрыты 84,6 % (11/13) самок в группе ВП и 71,4 % (10/14) самок в группе НП.

Беременность самок хомячков Кэмпбелла длится 18 дней. В первый день была покрыта одна самка в группе ВП и ни одной в группе НП.

#### 4.3. Прирост массы тела самок за период беременности

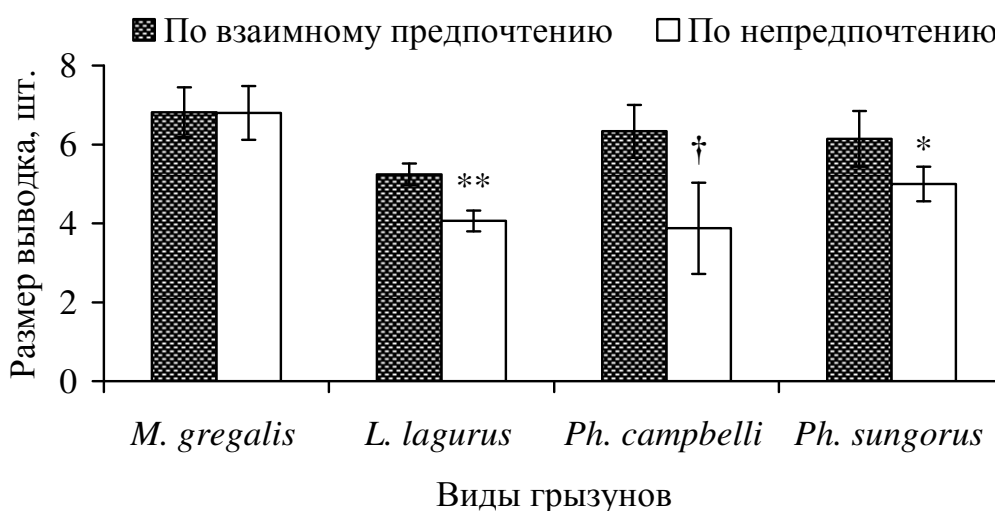
Прирост массы тела за период беременности в группах ВП и НП у самок узкочерепной полевки достоверно не отличался ( $34,5 \pm 6,2$  % ( $n=13$ ) и  $45,2 \pm 2,9$  % ( $n=14$ ) соответственно) (рис. 8). У самок степной пеструшки в ВП парах прирост массы тела за период беременности оказался выше, чем в НП парах ( $44,4 \pm 6,9$  % ( $n=14$ ) и  $30,4 \pm 3,5$  % ( $n=31$ ) соответственно). В группе же ВП пар хомячка Кэмпбелла прирост массы тела самок был достоверно ниже, чем в группе НП ( $13,4 \pm 3,5$  % ( $n=9$ ) и  $28,3 \pm 3,4$  % ( $n=5$ ) соответственно).



**Рис. 8.** Прирост массы тела самок за период беременности в репродуктивных парах грызунов, сформированных на основе взаимного предпочтения партнеров и отсутствия предпочтения. Отличия между группами: \* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ .

#### 4.4. Плодовитость

Плодовитость ВП и НП пар узкочерепной полевки не отличалась (рис. 9). У степной пеструшки и джунгарского хомячка число новорожденных детенышей у ВП пар было достоверно выше, чем у НП пар. Плодовитость ВП пар хомячков Кэмпбелла также была выше, чем НП пар, однако лишь на уровне тенденции, что возможно объясняется меньшей выборкой пар хомячков Кэмпбелла. Это согласуется с ранее полученными данными о более высокой плодовитости самок водяной полевки, спаривавшихся с предпочитаемыми самцами (Evsikov et al., 1995).



**Рис. 9.** Число детенышей в выводке при рождении в репродуктивных парах грызунов, сформированных на основе взаимного предпочтения партнеров и отсутствия предпочтения. Отличия между группами: \* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ ; † –  $p < 0,08$ .



Можно сделать предположение, что для узкочерепной полевки, пары которой формируются в условиях колонии, предварительный брачный подбор не имеет решающего значения.

## **Глава 5. ПОЛОВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ КОЛОНИЙ УЗКОЧЕРЕПНОЙ ПОЛЕВКИ**

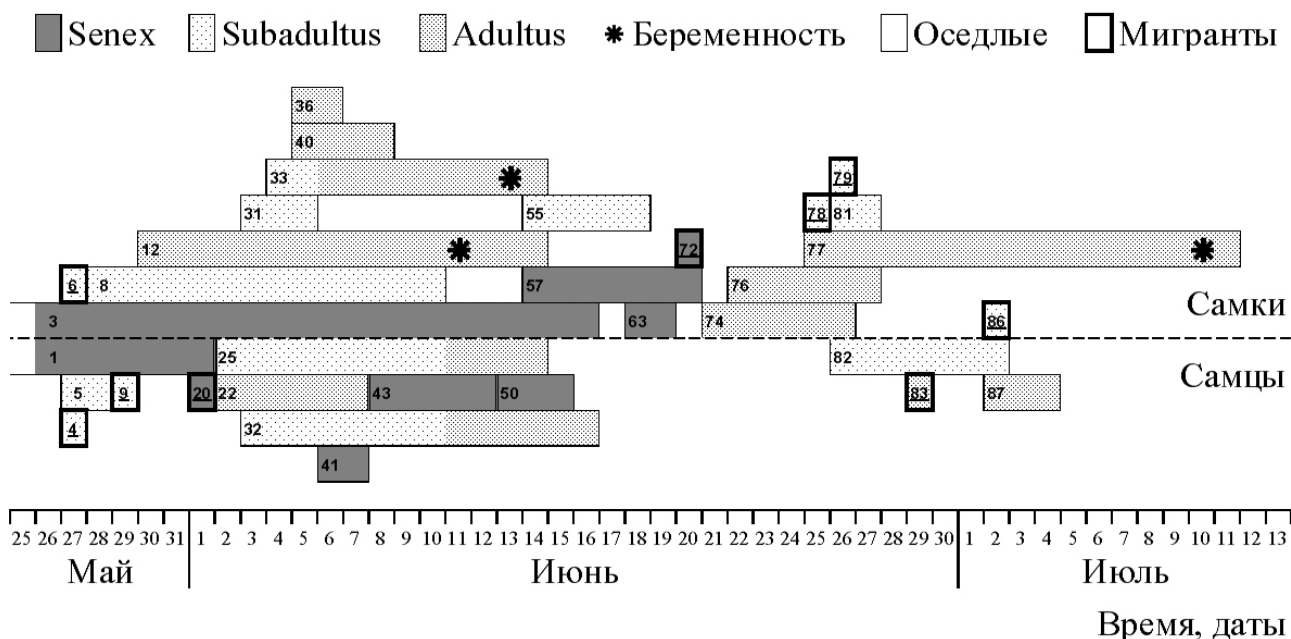
Исследования поведения животных в условиях лаборатории весьма удобны и полезны, однако при этом оно может существенно трансформироваться по сравнению с поведением в природе (Gromov, 2011d). Поэтому при изучении популяционной структуры вида важным является сопоставление данных, полученных в лаборатории и в естественных условиях.

В ходе анализа выявлено несколько типов поселений узкочерепной полевки. **Тип 1.** Крупные (истинные) колонии – сложные семьи, населенные оседлыми разнополыми зверьками разных возрастных групп и репродуктивного состояния. Одновременно на территории таких колоний регистрировали до 13 зверьков, всего же за летний период в них отмечено пребывание до 36 особей. Численно преобладают самки. Входных отверстий в норной системе колоний этого типа более 10. **Тип 2.** Малые колонии, представляющие собой «нуклеарные» и неполные семьи. Оседлых зверьков до 4, как правило, это размножающаяся пара или взрослая самка и молодые последней генерации. Входных отверстий норной системы менее 10. **Тип 3.** Поселения, на территории которых обитают только половозрелые самцы (как перезимовавшие, так и сеголетние), по каким-либо причинам не участвующие в размножении. Наличие подобных однополых поселений позволяет предположить, что часть самцов в популяции в функциональном плане являются собой некий популяционный «резерв», представленный особями, вытесненными за пределы репродуктивных групп конкурентами, но при определенных обстоятельствах способных включиться в размножение.

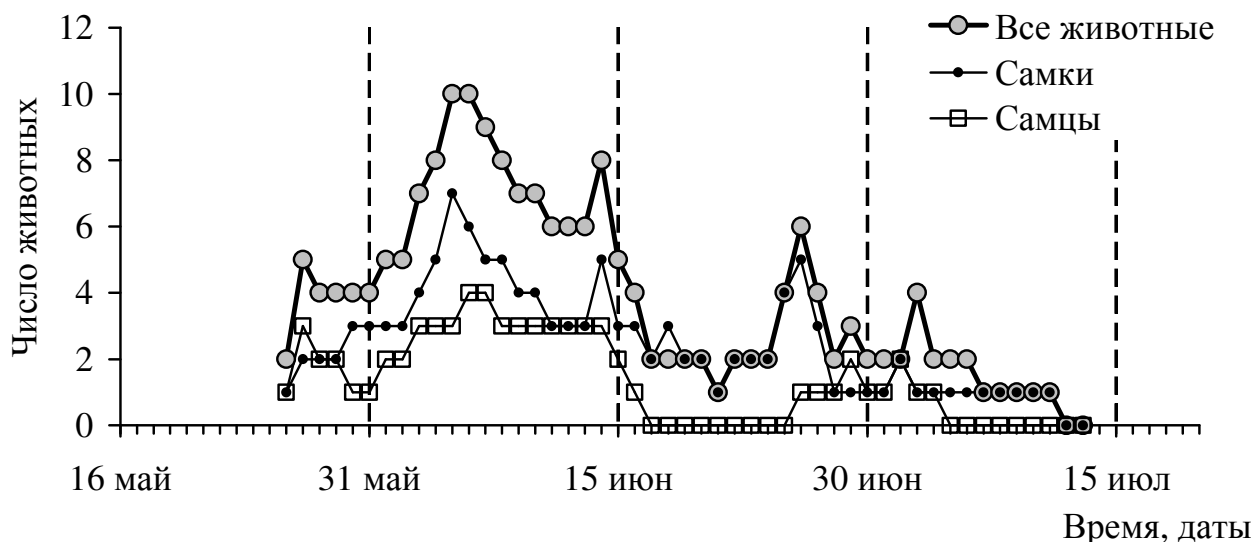
На примере крупной эталонной колонии № 3 (тип 1) рассмотрено изменение состава ее населения. Показано, что в начале сезона размножения в поселении присутствует только репродуктивная пара перезимовавших особей, по всей видимости, – основателей колонии. Затем население быстро пополняется прибылыми зверьками – потомством основателей, среди которых часть прибылых самок созревают и вступают в размножение непосредственно в колонии (рис. 10). Это находится в согласии с нашими экспериментальными данными, свидетельствующими об отсутствии запрета на инбридинг и о возможности эндогамного размножения у данного вида.

У социальных животных численность групп поддерживается на видоспецифическом оптимальном уровне за счет интенсивности размножения (Silk, 2007). Колониальная узкочерепная полевка приобрела механизмы ускорения роста численности семьи, в том числе, благодаря эндогамии, но не выработала механизмов снижения воспроизводства. При этом регуляция численности у этого вида, по всей видимости, происходит за счет расселения. Динамика численного состава колонии № 3 показывает существование нескольких этапов в жизни поселения (быстрый рост и постепенная деградация

численности) и ограниченность его существования во времени (рис. 11). По мере увеличения числа прибылых полевок достигается критическая численность, по всей видимости, происходит истощение кормовых ресурсов на территории, прилежащей к поселению, что вынуждает зверьков к расселению на новые места. Колония распадается.



**Рис. 10.** Изменение состава населения колонии № 3 в сезоне размножения. Цифрами указаны индивидуальные номера зверей.

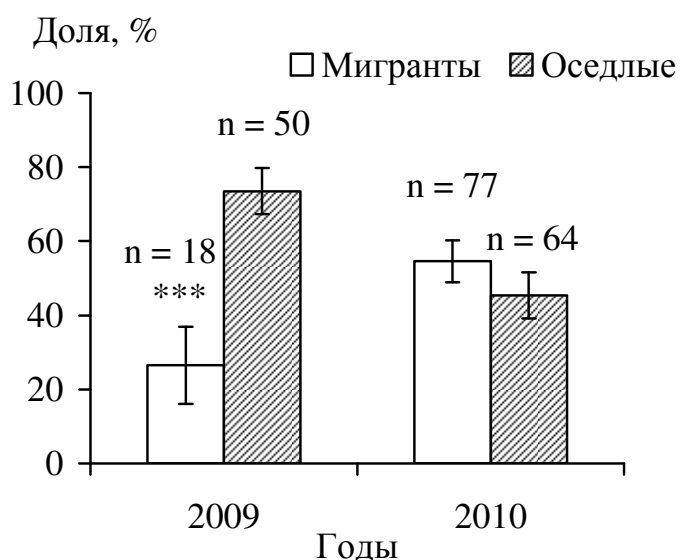


**Рис. 11.** Динамика числа зверьков в отловах на примере колонии № 3.

В колонии периодически появляются мигранты. При этом в большинстве случаев мигранты-сеголетки регистрируются лишь однократно. Задерживаться в колонии на несколько дней удастся только перезимовавшим, наиболее конкурентоспособным, особям.

При рассмотрении динамики состава колонии обращает на себя внимание, что после выбытия из колонии самца-основателя происходит постоянная смена перезимовавших самцов. Можно полагать, что взрослые самцы из состава репродуктивного «резерва» (поселения типа 3) «контролируют» ситуацию в близлежащих колониях и при благоприятной для себя ситуации пытаются занять освободившееся место самца-резидента, что провоцирует конкуренцию между ними за доступ к самкам колонии. Об остроте этой конкуренции говорит тот факт, что одновременное присутствие в колонии более одного зимовавшего (наиболее конкурентоспособного) самца является, скорее, исключением.

Анализ состава мигрирующей и оседлой части поселений показал, что доля оседлых зверьков, как среди самцов, так и среди самок, в 2009 г. превышала таковую мигрантов. В 2010 г. количество полевок в этих группах достоверно не отличалось (рис. 12). Большую долю мигрантов в 2010 г. по сравнению с 2009 г. мы связываем с ростом численности популяции.



**Рис. 12.** Соотношение долей мигрантов и оседлых зверьков в отловах 2009–2010 гг. (\*\*\*) –  $p < 0,001$ ).

Анализ демографического состава колониальных поселений в течение двух сезонов позволил выделить общие черты в составе населения узкочерепной полевки: в начале сезона размножения основу популяции составляют перезимовавшие животные и неполовозрелые сеголетки первых весенних генераций. К концу сезона перезимовавших особей в популяции не остается, а доминирующее положение занимают половозрелые сеголетки.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, исследованы особенности взаимоотношений в «семейных триадах» модельных видов грызунов, показано многообразие их форм у видов, населяющих сходные биотопы.

Есть основания полагать, что для узкочерепной полевки возможны эндогамные союзы, формирующиеся внутри родственных групп. Парные связи у этого вида относительно прочны. Для степной пеструшки подтверждена моногамная система спаривания. Джунгарские хомячки проявляют поведение, характерное для одиночных полигамных видов. Хомячки Кэмпбелла занимают промежуточное положение – самцы проявляют заботу о новорожденных, но не стремятся к спариванию с прежними партнерами. Кроме того, значимость предварительного брачного подбора для реализации адаптивного потенциала создаваемых брачных союзов различается для животных в зависимости от системы спаривания, свойственной виду.

На примере большинства исследованных видов показана способность самок к повышению собственной приспособленности посредством «оптимального» фенотипического подбора полового партнера, при скрещивании с которым оптимизируются репродуктивные показатели.

Для узкочерепной же полевки, ведущей колониальный образ жизни, число размножившихся пар, прирост массы тела за период беременности и показатели плодовитости в парах, сформированных на основе предпочтения и неpreferенция, достоверно не отличались. Вероятно, это связано с тем, что благодаря характерной для вида эндогамии возможность выбора самками брачных партнеров в условиях природной колонии в значительной степени ограничена, и механизмы регулирования репродуктивной функции связанные с эффектами полового отбора не задействованы.

В природе узкочерепная полевка образует поселения трех типов: колонии, в которых подрастающие молодые особи включаются в размножение, что способствует росту численности семейных групп; нуклеарные и неполные семьи; поселения «избыточных» взрослых самцов.

Таким образом, очевидно, что характер репродуктивных процессов у исследованных видов существенно различается, что не препятствует их успешному существованию в сходных природных условиях.

## **ВЫВОДЫ**

1. Узкочерепная полевка проявляет черты эндогамной системы спаривания. Для степной пеструшки подтверждена моногамная система спаривания, для хомячка Кэмпбелла – переходная от полигамии к моногамии, для джунгарского хомячка – полигамия.
2. Грызуны разных видов демонстрируют разную степень лабильности родительского поведения в зависимости от условий развития. Для степной пеструшки характерна высокая стабильность родительского поведения в нескольких поколениях разведения в неволе. У узкочерепной полевки происходит снижение проявления этого поведения.
3. Брачный подбор выполняет функцию стабилизации агрессивности самцов на уровне, зависящем от видоспецифической системы спаривания.

4. Взаимный выбор брачных партнеров друг другом приводит к оптимизации репродуктивных параметров, включая долю пар особей, вступивших в размножение, и плодовитость (размер выводка при рождении).
5. Поселения узкочерепной полевки представлены тремя типами: истинные колонии, с численным преобладанием самок, в состав которых входит несколько размножающихся особей и их потомство; простые семьи, в состав которых входит взрослая самка (в некоторых случаях также самец) и потомки из последней генерации; поселения взрослых самцов, представляющие собой популяционный «резерв».
6. Узкочерепная полевка – вид, демонстрирующий переходный тип пространственно-этологической структуры популяций от слабо-консолидированных к структурированным семейным группам, которые в сезон размножения растут и, достигнув критической плотности, распадаются вследствие расселения.

### Список работ, опубликованных по теме диссертации

#### Издание из перечня ВАК

1. Потапов М.А., Потапова О.Ф., Задубровская И.В., Задубровский П.А., Кокенова Г.Т., Назарова Г.Г., Евсиков В.И. Половая привлекательность самцов и их агрессивность у грызунов с разными системами спаривания // Сиб. экол. журн. 2010. № 5. С. 813–818.

#### Прочие публикации

2. Задубровская И.В., Потапова О.Ф., Задубровский П.А., Потапов М.А. Влияние взаимных брачных предпочтений на репродуктивные характеристики у трех видов грызунов // Тр. Томского гос. ун-та. Томск: Изд-во Том. Ун-та, 2010. Т. 275. С. 130–133.
3. Задубровская И.В., Потапов М.А., Назарова Г.Г., Потапова О.Ф., Задубровский П.А., Евсиков В.И. Зависимость привлекательности самцов от их агрессивности у грызунов с разными системами спаривания // «Биология – наука XXI века»: 14 Международная Пушинская школа-конференция молодых ученых. Т. 2. Пушино, 2010. С. 33–34.
4. Zadubrovskaya I.V., Potapov M.A., Potapova O.F., Zadubrovskiy P.A., Nazarova G.G., Evsikov V.I. The influence of male aggressiveness on sexual attractiveness and breeding success in monogamous and polygynous rodents // 12<sup>th</sup> Rodens et Spatium. The Intern. Conf. on Rodent Biology (19–23 July 2010, Zonguldak, Turkiye). Zonguldak, 2010. P. 77.
5. Задубровская И.В., Потапова О.Ф., Задубровский П.А., Потапов М.А. Влияние взаимных брачных предпочтений на репродуктивные характеристики у трех видов грызунов // I Всерос. молодежная науч. конф. «Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии» (Томск, 6–9 октября 2010 г.): Тез. докл. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2010. С. 41–42.
6. Задубровская И.В., Потапов М.А., Потапова О.Ф., Задубровский П.А., Евсиков В.И. Особенности брачных отношений узкочерепной полевки

(*Microtus gregalis*) // Териофауна России и сопредельных территорий. Мат-лы междунар. совещ. IX Съезд Териологического общества при РАН (1–4 февраля 2011 г., Москва). М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2011. С. 172.

7. Задубровский П.А., Задубровская И.В., Потапова О.Ф., Потапов М.А. Сравнительный анализ суточной активности узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) в природе и в лабораторных условиях // Териофауна России и сопредельных территорий. Мат-лы междунар. совещ. IX Съезд Териологического общества при РАН (1–4 февраля 2011 г., Москва). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. С. 173.
8. Задубровская И.В., Задубровский П.А. Системы брачных отношений у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) и узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) из Северной Кулунды // Биологическая наука и образование в педагогических вузах. Мат-лы VII Всерос. науч.-практ. конф. «Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах» (31 марта – 2 апреля 2011 г.). Вып. 7. Новосибирск: Изд. НГПУ, 2011. С. 21–22.