



УДК 591.524

Адаптивные стратегии размножения полёвок открытых пространств в горах юга Сибири и Северного Казахстана

Ю. Н. Литвинов, О. В. Чертилина, С. А. Абрамов, Н. В. Лопатина

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск
E-mail: litvinov@eco.nsc.ru

Аннотация. Проведён сравнительный анализ экологии размножения двух видов полёвок с разным типом распространения, совместно обитающих на юге Сибири и севере Казахстана: узкочерепной полёвки – широко распространённого вида, обитающего в открытых биотопах, и плоскочерепной полёвки, населяющей исключительно скальные выходы. Приведены материалы по их демографической структуре и плодовитости. Обсуждаются различия экологической стратегии (параметры роста, развития и размножения) сравниваемых видов.

Ключевые слова: популяции, грызуны, полёвки, экологические стратегии, размножение, плодовитость, потомство.

Введение

На открытых пространствах горных и равнинных ландшафтов юга Сибири и Северного Казахстана специфика территориального распределения грызунов выражена в сильной биотопической приуроченности как степотопных (специализированных горных или степных) видов, так и широко распространённых интразональных форм [11]. Обитающие в аридных или открытых высокогорных ландшафтах популяции полёвок образуют сообщества, в которых присутствуют и аборигенные элементы фауны и широко распространённые виды, адаптационные возможности которых позволяют им населять интразональные, иногда нехарактерные для этих видов местообитания. В связи с этим изучение экологических стратегий (характеристик роста, размножения и плодовитости) разных по типу распространения и биотопической приуроченности видов полёвок в условиях горно-степных ландшафтов важно как для понимания механизмов формирования многолетней структуры сообщества, так и

оценки способности видов к выживанию в изменяющихся или нетипичных для них условиях среды.

Материалы и методы

Был проведён анализ параметров размножения симпатично обитающих плоскочерепной полёвки *Alticola strelzowi* (Kastschenko, 1899) – специализированного горного вида, имеющего ограниченный ареал, и узкочерепной полёвки (*Microtus gregalis* Pall., 1779) – широко распространённого вида. Зверьков обоих видов отлавливали и учитывали согласно общепринятым зоологическим методикам с использованием давилок Горо, живоловок Шермана и стандартных ловчих канавок [9]. Отловы проводились в тёплое время года (с июня по сентябрь) в горных районах юга Сибири (Юго-Восточный Алтай, Юго-Западная Тува) и Северном Казахстане (Казахский мелкосопочник). Количество отловленных и проанализированных полёвок из разных географических районов приведено в таблице 1.

Таблица 1

Объём исследованного материала по экологии узкочерепной и плоскочерепной полёвок из горных районов юга Сибири

Район исследований	Количество особей	
	<i>M. gregalis</i>	<i>A. strelzowi</i>
Юго-Восточный Алтай	69	360
Юго-Западная Тува	111	240
Северный Казахстан	268	69
Всего	448	669

Ранее указывалось, что взрослые (в особенности перезимовавшие) самцы узкочерепной полёвки характеризуются большими по сравнению с самками размерами тела [4]. Анализ собственных данных показал, что, хотя взрослые самцы имеют в среднем несколько большую длину тела по сравнению с самками, различия оказались незначимы ($t = 1,8$; $df = 150$; $P = 0,06$). Различий по длине тела между взрослыми самцами и самками у плоскочерепной полёвки не обнаружено ($t = 1,02$; $df = 378$; $P = 0,3$). Поэтому при анализе возрастной структуры обоих видов самцы и самки анализировались нами совместно.

Для анализа возрастной структуры отловленные животные были условно разделены че-

рез равные интервалы на четыре размерно-возрастных группы (табл. 2, рис. 1). Первая группа образована исключительно неполовозрелыми особями, в состав второй группы вошли сеголетки (как половозрелые, так и неполовозрелые), не участвовавшие в размножении. Третья и четвёртая группы состоят из взрослых (сеголеток и зимовавших соответственно) половозрелых особей. Участие самок в размножении определяли по наличию эмбрионов или плацентарных пятен от предыдущей беременности. Большая часть самок из третьей и четвёртой групп имели эмбрионы и (или) плацентарные пятна.

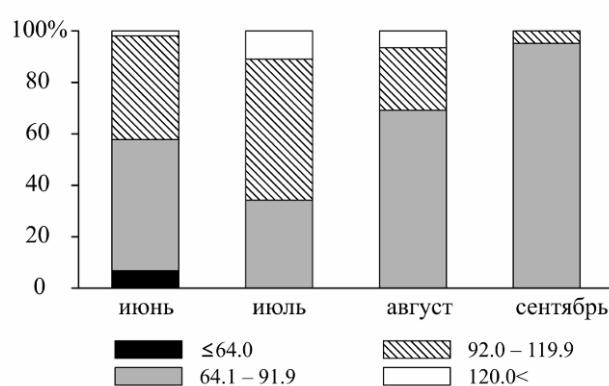
Таблица 2

Характеристики размножения узкочерепной и плоскочерепной полёвок разных размерно-возрастных групп

РГ	<i>M. gregalis</i>			<i>A. strelzowi</i>		
	Границы РК	Э ± 95% ДИ	ДР, %	Границы РК	Э ± 95% ДИ	ДР, %
1	≤ 64,0	0	0	≤ 79,5	0	0
2	64,1–91,9	7,5±0,6	12,9	80,0–100,0	5,5	1,7
3	92,0–119,9	7,5±0,4	79,5	100,1–120,0	7,8±0,8	36,3
4	120,0<	9,6±1,4	88,9	120,1<	7,8±1,4	100

Примечание: РГ – размерно-возрастная группа; Э – среднее число эмбрионов; 95 % ДИ – доверительный интервал; ДР – доля самок, участвовавших в размножении.

А



Б

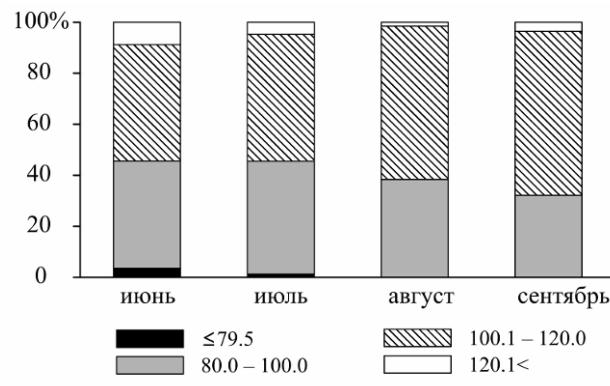


Рис. 1. Соотношение численности размерно-возрастных групп (показаны штриховкой) полёвок *M. gregalis* (А) и *A. strelzowi* (Б) в разные месяцы. Границы размерных классов указаны в мм

Результаты и обсуждение

В природных популяциях грызунов такие характеристики воспроизводства, как темпы роста особей, время достижения половой зрелости, плодовитость, периодичность размножения, участие разных возрастных групп в воспроизводстве достаточно хорошо изучены на разных видах [2; 3; 5; 8; 10; 12; 13]. Высокая плодовитость большинства видов грызунов в природе реализуется на фоне сезонных изме-

нений среды обитания, которые определяют параметры воспроизведения и, в конечном итоге, численность и динамику популяции. Популяционная динамика обусловлена в основном специфичностью сезонных генераций [13]. В течение года ясно прослеживается сезонная изменчивость половозрастной структуры, в которой можно выделить четыре основных физиологических группы грызунов: половозрелые взрослые животные, размножающиеся сеголетки, половозрелые неразмножающиеся сеголет-

ки и неполовозрелые сеголетки [10]. Сроки существования, численный состав и соотношение численности этих физиологических групп по сути дела и определяют динамику данной популяции, а также её роль в сообществе грызунов.

В зависимости от характера среды обитания (приуроченности к горным, высокогорным или равнинным ландшафтам) природные популяции грызунов могут характеризоваться различными экологическими стратегиями (существенно разными параметрами роста, развития и размножения). Показано, что специфика размножения горных видов полёвок связана с ограниченностью площади пригодных местообитаний при их высоких защитных свойствах [6]. Подобная зависимость характерна и для некоторых тундровых видов грызунов, например, копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus*), также населяющего специфические местообитания – сухую тундру [5]. Принято считать, что суровость условий обитания в высокогорьях или высоких широтах определяет относительно низкую смертность, увеличенную продолжительность жизни, позднее половое созревание, пониженную интенсивность размножения, меньшее число генераций у видов с более низким репродуктивным потенциалом [6]. Это хорошо показано на примере северных популяций большеухой полёвки (*Alticola macrotis*) в природе и в эксперименте [12]. Различия экологических стратегий у степотопов и широко распространённых видов объясняются теорией *r*- и *K*-стратегий, характеризующих животных с разными обобщёнными мерами выживаемости и плодовитости, определяющими относительный вклад организма в будущие поколения [14].

Согласно нашим данным, в популяциях узкочерепной полёвки взрослые размножающиеся особи преобладают в начале и середине лета (см. рис. 1, а; июнь, июль). Пик летнего размножения, связанный с вступлением в размножение сеголетков, обусловил увеличение в популяции доли молодых особей второй возрастной группы в августе–сентябре (см. рис. 1, а). За лето самки узкочерепной полёвки приносят до 4–5 выводков [7]. В сентябре размножение практически прекращается. Зимовавшие животные и взрослые сеголетки к сентябрю фактически исчезают, и популяция, состоящая на 96 % из неразмножающихся сеголетков, уходит в зиму.

У плоскочерепной полёвки взрослые особи также составляют значительную часть популяции в начале лета. Их доля, постоянно возрастающая, достигает максимума к сентябрю (рис. 1, б). Самки приносят не более двух приплодов за сезон. В отличие от узкочерепной, молодые особи плоскочерепной полёвки в год рождения участия в размножении не принимают [7], что подтверждается также собственными многолетними наблюдениями.

Среди грызунов, отловленных в конце марта 2012 г. долине р. Аргут (Горный Алтай), две самки узкочерепной полёвки из третьей возрастной группы были беременны (5 и 4 эмбриона в возрасте нескольких дней), что свидетельствует о раннем начале размножения у этого вида в горах. Две самки плоскочерепной полёвки из этой же возрастной группы имели ювенильную матку, что может говорить о более позднем начале размножения у этого вида полёвок.

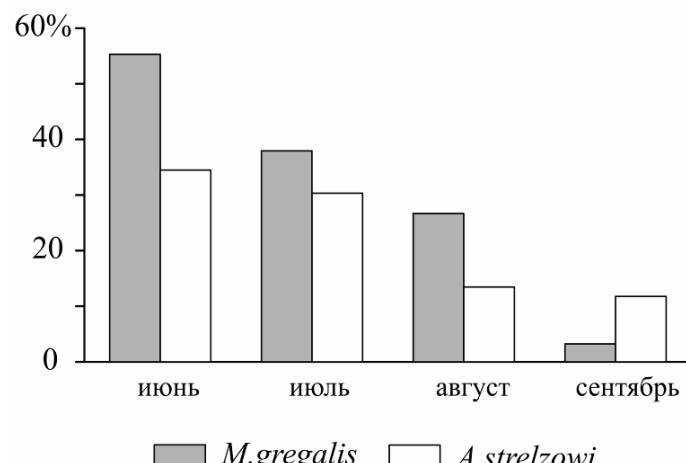


Рис. 2. Доля самок полёвок, принимавших участие в размножении в разные месяцы тёплого сезона

Анализ индивидуальной плодовитости показал, что у самок узкочерепной полёвки плодовитость зависит от веса тела ($R^2 = 0,07$; $F(1,87) = 6,7$; $P = 0,01$), т. е. более взрослые самки с большим весом характеризуются в среднем и большей плодовитостью. У плоскочерепной полёвки зависимости между плодовитостью и размерами самок не установлено, что, по-видимому, связано с длительным периодом их созревания и поздним вступлением в размножение.

О более интенсивном размножении в популяции узкочерепной полёвки в летние месяцы свидетельствует большая доля самок, имеющих эмбрионы или тёмные пятна (рис. 2). Число размножающихся самок (как зимовавших, так и сеголетков) уменьшается в популяции к концу лета и в сентябре становится минимальным. В популяции же плоскочерепной полёвки летнее размножение проходит более равномерно и продолжается в августе-сентябре.

Увеличение численности популяции плоскочерепной полёвки, как и у других видов скальных полёвок [12], зависит от уровня весенней плотности и выживаемости молодняка. В эксперименте по содержанию плоскочерепной полёвки в виварии выяснено, что эти зверьки живут в неволе до трёх лет, что несвойственно другим видам полёвок. Плоскочерепной полёвке присущи черты животных – *K*-стратегов, т. е. большая продолжительность жизни, хорошая выживаемость сеголетков в зимней период, слабая связь основных параметров воспроизводства с изменением численности.

Заключение

Сравнение стратегий размножения разных по характеру распространения и биотопической приуроченности видов полёвок, симпличично обитающих в горно-степных районах юга Сибири и Северного Казахстана, показало, что в популяции узкочерепной полёвки доля размножающихся особей преобладает в начале и середине лета. Для этого вида характерны признаки экологической *г*-стратегии: высокая плодовитость, раннее начало размножения и его прекращение к осени.

В популяциях плоскочерепной полёвки летнее размножение проходит менее интенсивно и продолжается вплоть до августа-сентября. При сходных показателях индивидуальной плодовитости плоскочерепные полёвки отличаются более длительным периодом роста и созревания, сравнительно долгой продолжительностью жизни, хорошей выживаемостью и,

как результат, более высокой жизнеспособностью потомков (экологическая *K*-стратегия).

Экологическая стратегия плоскочерепной полёвки, возможно, была характерна для её предков, обитавших ранее на равнинах Алтая [1]. По мнению В. Г. Маликова и М. Н. Мейер [6], эти черты биологии могли стать одной из основных причин сокращения ареала специализированных горных видов в изменяющихся условиях среды и сохранения их в рефугиумах.

Литература

1. Агаджанян А. К. Проблемы взаимоотношений первобытного человека и природной среды на примере Северо-Западного Алтая / А. К. Агаджанян, А. П. Деревянко, М. В. Шуньков // Эволюция биосферы и биоразнообразия. – М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. – С. 439–459.
2. Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов / Н. В. Башенина. – М. : Наука, 1977. – 355 с.
3. Большаков В. Н. О природной и потенциальной плодовитости тяньшанской полевки (*Clethrionomys frater* Thomas, 1908) / В. Н. Большаков, А. В. Покровский // Экология млекопитающих и птиц. – М. : Наука, 1967. – С. 111–116.
4. Дупал Т. А. Внутрипопуляционная морфологическая изменчивость узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*, Rodentia, Arvicolinae) / Т. А. Дупал, С. А. Абрамов // Зоол. журн. – 2010. – Т. 89, № 7. – С. 850–861.
5. Литвинов Ю. Н. К биологии копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus* Pallas, 1779) на Таймыре / Ю. Н. Литвинов // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. – 2010. – Т. 115, № 3. – С. 13–21.
6. Маликов В. Г. Особенности размножения и постнатального онтогенеза горных и равнинных видов полевок (Rodentia, Arvicolinae) в связи с характером их распространения / В. Г. Маликов, М. Н. Мейер // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 225. Fauna, систематика и эволюция млекопитающих. Рукокрылые, грызуны. – Л. : ЗИН АН СССР, 1990. – С. 21–33.
7. Млекопитающие Казахстана / ред. А. А. Слудский. – Алма-Ата : Наука, 1978. – Т. 1, ч. 3. – 492 с.
8. Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов / Н. П. Наумов. – М. ; Л. : Изд. АН СССР, 1948. – 204 с.
9. Наумов Н. П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок / Н. П. Наумов // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. – М. : Медгиз, 1955. – Вып. 9. – С. 179–202.
10. Панов В. В. Годовой цикл популяций мелких млекопитающих (на примере красной полевки) / В. В. Панов // Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ. Тр. Ин-та систематики и экологии животных СО РАН. – Новосибирск ; М. : Т-во науч. изд. КМК, 2010. – Вып. 46. – С. 125–132.

11. Сообщества грызунов горно-степных ландшафтов юга Сибири (фауно-экологический анализ) / Ю. Н. Литвинов [и др.] // Зоол. журн. – 2013. – Т. 92, № 1. – С. 99–105.
12. Цветкова А. А. Экспериментальная и природная плодовитость большеухой полевки / А. А. Цветкова // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общес-тва) : материалы Междунар. совещания. – М., 2003. – С. 375–376.
13. Шварц С. С. Эволюционная экология животных / С. С. Шварц // Тр. Ин-та экол. раст. и живот. – УФАН СССР, 1969. – Вып. 65. – 198 с.
14. McArthur R. H. The theory of island biogeography / R. H. McArthur, E. O. Wilson. – Princeton : Princeton University Press, 1967. – 224 p.

Adaptive reproduction strategies of voles inhabiting the open areas of the mountains in southern Siberia and northern Kazakhstan

Yu. N. Litvinov, O. W. Chertilina, S. A. Abramov, N. V. Lopatina

Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk

Abstract. In this paper a comparative analysis of the two vole species with different type of distribution live in sympatry in southern Siberia and northern Kazakhstan: the narrow-headed vole – a widespread species inhabiting an open ecotopes, and Strelzow's mountain vole inhabiting rocky outcrops, is presented. The material on their demographic structure and fertility is discussed. The differences in the ecological strategy (growth, development and reproduction) of the species were presented.

Key words: population, rodents, vole, ecological strategy, reproduction, fertility, offspring

Литвинов Юрий Нарциссович
Институт систематики
и экологии животных СО РАН
630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
доктор биологических наук,
заведующий лабораторией
тел (383)217-09-86
факс (383)217-09-73
E-mail: litvinov@eco.nsc.ru

Чертилина Ольга Владимировна
Институт систематики
и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
младший научный сотрудник
тел.: (383)217-04-08
факс: (383)217-09-73
E-mail: winmy@mail.ru

Арамов Сергей Александрович
Институт систематики и экологии
животных СО РАН
630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
тел.: (383)217-04-08
факс: (383)217-09-73
E-mail: terio@eco.nsc.ru

Лопатина Наталья Васильевна
Институт систематики
и экологии животных СО РАН
630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
младший научный сотрудник
тел.: (383)217-01-56
факс: (383)217-09-73
E-mail: lop@eco.nsc.ru

Litvinov Yuri Narzissovich
Institute of Systematics and Ecology
of Animals SB RAS
11 Frunze St., Novosibirsk, 630091
D. Sc. of Biology, Head of laboratory

phone: (383)217-09-86
fax: (383)217-09-73
E-mail: litvinov@eco.nsc.ru

Chertilina Olga Vladimirovna
Institute of Systematics and Ecology
of Animals SB RAS
11 Frunze St., Novosibirsk, 630091
junior research scientist
phone: (383)217-04-08
fax: (383)217-09-73
E-mail: winmy@mail.ru

Aramov Sergey Aleksandrovich
Institute of Systematics and Ecology
of Animals SB RAS
11 Frunze St., Novosibirsk, 630091
Ph. D. in Biology, senior research scientist

phone: (383)217-04-08
fax: (383)217-09-73
E-mail: terio@eco.nsc.ru

Lopatina Natalya Vasiliyevna
Institute of Systematics and Ecology
of Animals SB RAS
11 Frunze St., Novosibirsk, 630091
junior research scientist
phone: (383)217-01-56
fax: (383)217-09-73
E-mail: lop@eco.nsc.ru