

**Популяционная экология водяной полевки  
(*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири.  
Сообщение I. Репродуктивная способность самок,  
полиморфных по окраске шерстного покрова,  
на разных фазах динамики численности популяции**

В. И. ЕВСИКОВ, Г. Г. НАЗАРОВА, В. Г. РОГОВ

*Институт систематики и экологии животных СО РАН  
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11*

**АННОТАЦИЯ**

У водяных полевок потенциальная плодовитость, эмбриональная смертность, число живых эмбрионов и скорость полового созревания зависят от фазы динамики численности: наиболее высокие репродуктивные показатели характерны для подъема численности, а наиболее низкие – для спада. Установлено, что эмбриональная смертность и скорость полового созревания находятся под влиянием генов, контролирующей окраску шерстного покрова. При сравнении репродуктивных возможностей зимовавших самок разной окраски выяснено, что более низкая репродуктивная способность темно-бурых полевок на спаде – подъеме численности связана с более высокой, чем у бурых, частотой "срывов беременности". На пике численности бурые и темно-бурые зимовавшие самки имеют равные репродуктивные возможности. У сеголеток большая репродуктивная способность темно-бурых самок на фазах пика и спада численности связана с их более быстрым ростом и половым созреванием по сравнению с бурыми. В другие фазы популяционного цикла отличий не установлено. Отличия в репродуктивной способности, зависящие от генотипа, вносят вклад в изменение генетической структуры на разных фазах популяционного цикла и обеспечивают поддержание полиморфизма по окраске шерстного покрова.

**ВВЕДЕНИЕ**

Известно, что популяции многих видов мелких млекопитающих, особенно полевок и леммингов, испытывают периодические колебания численности. Проблема регуляции численности давно привлекает внимание экологов [1]. Показано, что колебания численности сопровождаются динамикой генетической структуры популяции, изменениями репродуктивных возможностей и жизнеспособности животных [2–4, 5]. В большинстве популяционно-генетических исследований в качестве генных маркеров использовались изоферменты. Результаты этих работ показали, что плотностнозависимые отличия в жизнеспособности, репродукции и миграционной активности животных разных генотипов

могут служить базой для адаптивных преобразований популяционной структуры во время циклов численности [6, 7]. Плотностнозависимые закономерные изменения жизненно важных свойств животных, таких как рост и жизнеспособность, могут быть связаны с факторами материнского организма [8–10]. Таким образом, исследование жизненно важных свойств животных на разных фазах цикла численности дает возможность проанализировать роль экологических, генетических и онтогенетических факторов в обеспечении адаптивного популяционного ответа при изменении условий существования.

Плодовитость является важнейшим компонентом приспособленности млекопитающих [11]. Поэтому мы акцентировали внимание на

эколого-генетических механизмах, определяющих репродуктивный успех. Динамика численности рассматривалась как фактор, имеющий существенное значение в дифференциации животных по их репродуктивному вкладу.

Хотя популяционные исследования на водяных полевках имеют долгую историю, изучение изменчивости параметров репродуктивной функции в популяционном цикле ранее не проводилось. Были известны особенности хода размножения и потенциальные репродуктивные возможности полевок на фазе пика численности [12]. В других исследованиях, затрагивающих проблему воспроизводства, нет сведений о численности популяции [13, 14]. Скучны сведения о полиморфизме по окраске шерстного покрова в естественных популяциях [15].

Полиморфизм по окраске имеет широкое распространение у грызунов [16]. Гены, контролирующие окраску, могут оказывать плейотропное влияние на поведенческие, физиологические и репродуктивные свойства животных [3, 17–19]. Показано, что сезонные и многолетние изменения частот встречаемости особей разной окраски могут быть обусловлены их неодинаковой относительной приспособленностью [3, 20–21]. Поэтому поддерживающийся у водяных полевок полиморфизм по окраске шерстного покрова дает возможность проводить мониторинг эколого-генетических процессов в популяции. Известно, что бурые водяные полевки гомозиготны по доминантному гену, черные – по его рецессивному аллелю, а промежуточную темно-бурую окраску имеют гетерозиготы [22, 23].

Цель данной работы – сравнение параметров репродуктивной функции у водяных полевок в зависимости от их фенотипа по окраске, возраста самок и фазы популяционного цикла.

## МЕТОДЫ

**Место исследований и методы отлова** Исследования выполнены в 1980–1995 гг. в подтаежной зоне Западной Сибири, в районе д. Лисьи Норки Новосибирской области (55°50'N, 80°00'E). Климат здесь континенталь-

ный. Средняя температура января –20,5 °С, а средняя температура июля +17,3 °С; средняя продолжительность снежного покрова – 186 дней, а среднегодовое количество осадков 535 мм. Район проведения исследования (30 × 10 км) находится в Барабинской низменности, где заболоченные участки занимают основную часть территории в годы с большим количеством осадков. Весной и летом полевки заселяют болота и берега ручьев, рек, придорожных канав. Зимовка проходит на лугах. Перекочевка на луга совершается со второй половины июня [12].

Весенняя (в мае) и летняя (в августе) численность оценивалась методом полного вылова животных на болотах (от 5 до 15 в различные годы), расположенных на стандартном участке площадью 0,85 км<sup>2</sup>, "кулундинскими" живоловками [24]. Следы жизнедеятельности водяных полевок легко обнаруживаются (это тропки, кормовые столики, уборные), что позволяет контролировать их присутствие на облавливаемом участке [25, 26]. По прекращении выявления следов жизнедеятельности (обычно через 3–4 дня) отлов животных на контрольных участках заканчивался. Этот метод позволял провести полный и неизбирательный вылов животных.

Во время сезонных перекочевок полевок из мест зимовки в места размножения (апрель) и обратно (август) оценивали относительную численность популяции по попадаемости животных в ловчие канавки.

Кроме того, в течение всего периода работы животных отлавливали на обширной территории – в болотах, по берегам ручьев и придорожных канав, на лугу для оценки генетической структуры популяции и параметров воспроизводства.

**Оценка репродуктивных характеристик.** Оценка репродуктивных характеристик проводилась в первые два дня сразу после отлова. У беременных самок определяли: (а) число овулировавших яйцеклеток (по числу желтых тел); (б) число эмбрионов (по числу мест имплантаций); (в) число живых эмбрионов. При расчете среднего числа желтых тел, мест имплантаций, числа живых эмбрионов и уровня эмбриональных потерь самок с резорбцией всех эмбрионов исключали из выборки.

Доимплантационные потери рассчитывали как

$$(ЖТ - МИ) / ЖТ, \quad (1)$$

постимплантационные потери как

$$(МИ - ЖЭ) / МИ, \quad (2)$$

общие эмбриональные потери как

$$(ЖТ - ЖЭ) / ЖТ, \quad (3)$$

где ЖТ – число желтых тел, МИ – число мест имплантаций, а ЖЭ – число живых эмбрионов.

Репродуктивные характеристики у сеголеток определяли в июне–июле, когда они хорошо отличаются от зимовавших самок (масса тела < 120 г). Репродуктивно активными считали сеголеток, имевших эмбрионы или плацентарные пятна в матке.

#### Определение окраски шерстного покрова.

Окраску животных, в соответствии с эталонной коллекцией шкур, определяли как бурую, темно-бурую и черную.

**Условия содержания животных в виварии.** В условиях вивария изучали рост животных, полученных при разведении отловленных из популяции водяных полевок и их потомков. Лабораторная колония была основана в 1985 г. и ежегодно пополнялась животными из исследуемой популяции.

Животных содержали индивидуально, в клетках 25 × 45 × 25 см. Летом полевок содержали при естественном фотопериоде, а зимой, с

ноября по январь, – при искусственно удлиняемом световом режиме, плавно переходящем в постоянный 16-часовой режим освещения, который продолжался с февраля по май [27]. Доступ животных к воде и корму (морковь, проростки пшеницы, каша) был не ограничен. В качестве гнездового материала использовали сено.

В период размножения, с марта по август, клетки самцов и самок с коэффициентами рождаемости, не превышающими 0,125, соединяли трубкой-переходом. У самок ежедневно брали вагинальные мазки и по наличию сперматозоидов регистрировали покрытие. Самца отсаживали от беременных самок в отдельную клетку через 10–14 дней после покрытия. Непокрытых самок ссаживали с другим самцом. При рождении определяли пол детенышей (по величине ано-генитального расстояния), посредством отрезания пальцев индивидуально метили их и взвешивали еженедельно. В возрасте 21 дня полевок рассаживали в индивидуальные клетки.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Динамика численности.** Численность популяции претерпевала резкие колебания (рис. 1). В 1980, 1987 и 1995 гг. она достигала максимумов. В ходе циклов максимальная численность изменялась по отношению к минимальной примерно в 10 000 раз. Колебания численности были сопряжены с закономерными изменениями

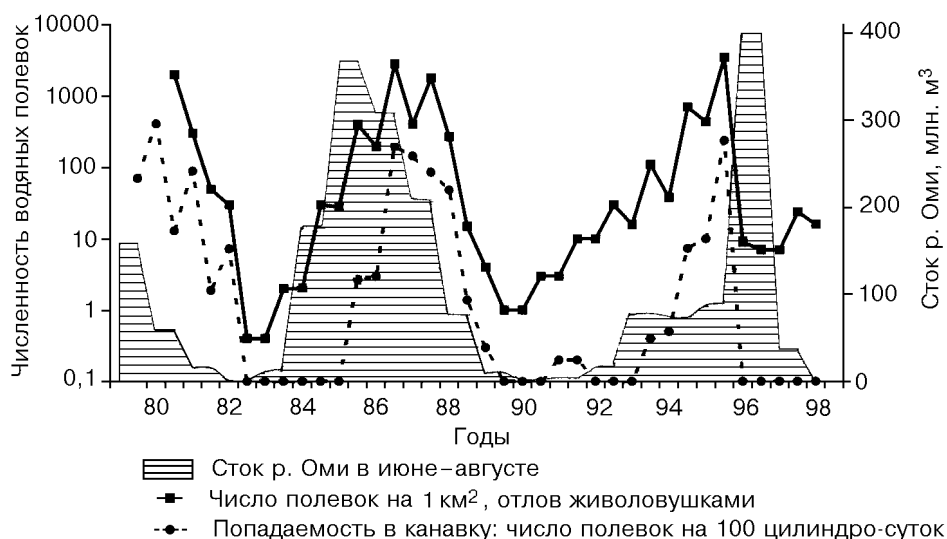


Рис. 1. Динамика численности популяции. Данные о стоке р. Оми предоставлены местной метеорологической станцией.

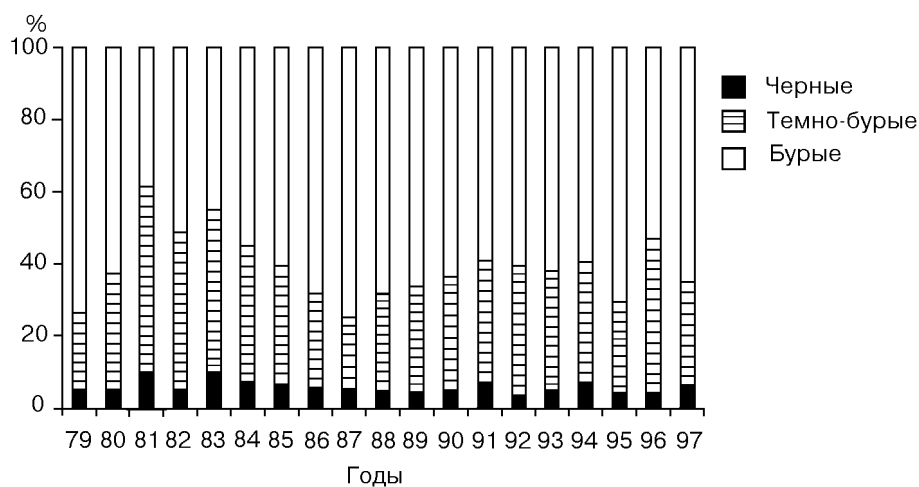


Рис. 2. Межгодовые изменения относительного соотношения особей разной окраски. Данные за 1979 г. любезно предоставлены зоологами Ю. П. Дорофеевым и В. В. Шибановым.

ми летнего стока р. Оми, отражающего уровень обводненности территории.

**Динамика генетической структуры.** Колебания численности сопровождались достоверными межгодовыми изменениями ( $\chi^2 = 746,2$ ,  $df = 34$ ,  $p < 0,001$ ) частоты встречаемости бурых, темно-бурых и черных особей (рис. 2). Доля гетерозиготных темно-бурых полевок увеличивалась на спаде численности, была относительно высокой на депрессии и снижалась в фазы подъема численности. Число полевок разных генотипов в отдельные годы достоверно не отличалось от вычисленного по формуле Харди-Вайнберга, только в 1981 г. наблюдалось значительное превышение числа гетерозигот над ожидаемым ( $\chi^2 = 17,3$ ;  $p < 0,001$ ).

**Размножение зимовавших самок.** Период размножения начинался в конце апреля. Продолжительность репродуктивного периода была наибольшей в фазы депрессии и подъема численности (до конца августа), на пике численности размножение прекращалось раньше (1980 г. – в середине августа, а в 1987 и 1995 г. – в середине июля). На спаде численности сезон размножения заканчивался в середине июля.

Параметры плодовитости самок, – число желтых тел, мест имплантаций, число живых эмбрионов, – достоверно изменялись по годам ( $p < 0,001$ ) и были наибольшими в годы подъема, а наименьшими – в годы спада (рис. 3). Для оценки зависимости репродуктив-

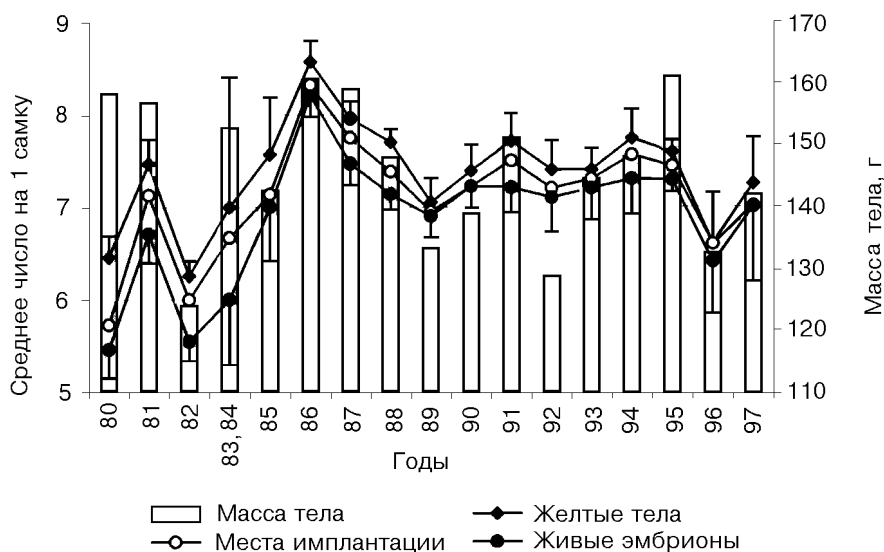


Рис. 3. Межгодовые изменения репродуктивных характеристик у зимовавших самок. Массу тела определяли без массы матки с эмбрионами.

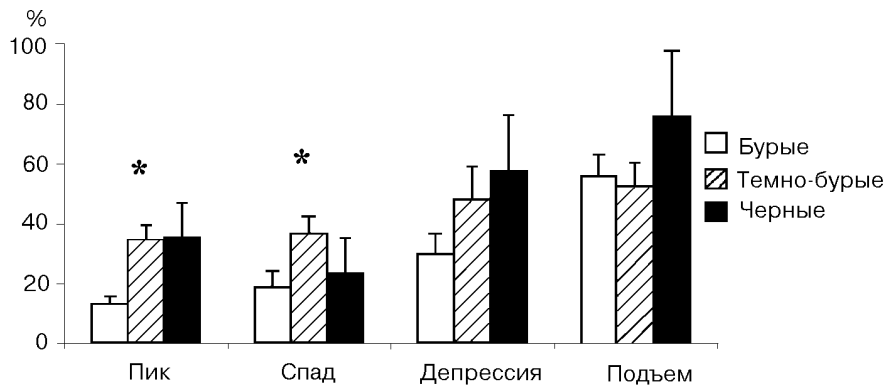


Рис. 4. Участие в размножении самок разной окраски в зависимости от фазы динамики численности.

ных характеристик самок от фазы популяционного цикла и фенотипа самок по окраске данные по фазам были объединены: пик (1980, 1987, 1995), спад (1981–1982, 1988–1989, 1996), депрессия (1983–1984; 1990–1991, 1997) и подъем (1985–1986, 1992–1994).

Доимплантационные и постимплантационные потери в среднем составляли 3,6 % (от 1,9 до 11,3 %) и 3,2 % (от 0 до 9,5 %) соответственно. Величина доимплантационных потерь не зависела от фазы популяционного цикла ( $\chi^2 = 3,42$ ,  $df = 3$ ). Величина постимплантационных потерь слабо, но достоверно изменялась по фазам цикла ( $\chi^2 = 9,33$ ,  $df = 3$ ,  $p < 0,05$ ) и была более высокой на спаде численности (4,4 %) по сравнению с пиком (3,1 %) или фазами депрессии и подъема (2,1 и 1,9 % соответственно). Общие эмбриональные потери росли от пика к спаду численности и снижались на фазах депрессии и подъема (7,1, 8,1, 4,8 и 4,6 % соответственно;  $\chi^2 = 10,6$ ,  $df = 3$ ,  $p < 0,01$ ).

Зависимость параметров плодовитости самок от окраски шерстного покрова на разных фазах цикла оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. Поскольку потенциальная плодовитость самок (число желтых тел) коррелировала с массой тела ( $r = 0,32$ ;  $n = 439$ ;  $p < 0,001$ ), массу тела включали в анализ как ковариату. Чтобы исключить влияние сезона, как ковариату использовали также месяц отлова самок. Черные самки из-за их малочисленности были исключены из анализа. Установлено, что потенциальная плодовитость, число мест имплантаций и число живых эмбрионов не зависели от окраски самок.

Величины доимплантационных и постимплантационных потерь у бурых и темно-бурых самок не отличались.

Отличительной особенностью размножения водяных полевок является высокая частота срывов беременности на постимплантационной стадии. Доля самок с резорбцией всех эмбрионов варьировала от 8,6 % на пике численности до 33,5 на спаде, 14 на депрессии и 10,6 % на подъеме ( $\chi^2 = 45,5$ ;  $df = 3$ ,  $p < 0,001$ ). В среднем вероятность срыва беременности была выше у темно-бурых, чем у бурых самок (28,4 %,  $n = 201$  и 15,8 %,  $n = 322$  соответственно;  $\chi^2 = 11,8$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0,001$ ). Достоверные отличия по этому показателю между бурыми и темно-бурыми самками наблюдались на спаде численности (44,0 %,  $n = 91$  и 26,8 %,  $n = 142$  соответственно;  $\chi^2 = 7,4$ ;  $p < 0,01$ ) и депрессии-подъема (19,6 %,  $n = 56$  и 6,8 %,  $n = 73$  соответственно;  $\chi^2 = 4,78$ ,  $p < 0,05$ ).

При разведении водяных полевок в условиях вивария беременность темно-бурых самок ( $n = 41$ ) протекала менее успешно, чем у бурых ( $n = 59$ ) и черных ( $n = 7$ ). Только в 45,8 % случаев покрытий темно-бурых самок ( $n = 72$ ) беременность заканчивалась родами, по сравнению с 67,5 % успешных покрытий бурых ( $n = 126$ ,  $\chi^2 = 8,9$ ;  $df = 1$ ,  $p < 0,001$ ) и 66,7 % ( $n = 18$ ) черных самок.

Т а б л и ц а 1

Масса тела (г) и масса матки (мг) у неразмножавшихся самок-сеголеток разной окраски

Показатель	Бурые	Темно-бурые	Черные
<i>n</i>	82	33	8
Масса тела	87,0 ± 1,2 <sub>a</sub>	87,2 ± 2,8 <sub>a</sub>	84,2 ± 4,0 <sub>a</sub>
Масса матки	58,1 ± 4,6 <sub>a</sub>	78,1 ± 9,1 <sub>b</sub>	62,6 ± 12,4 <sub>ab</sub>

П р и м е ч а н и е. Приведены средние со своими ошибками. Статистически неразличающиеся значения ( $p > 0,05$ , критерий Шеффе) в строках таблицы обозначены одинаковыми буквами.

**Размножение самок сеголеток** Самки-сеголетки вступают в размножение во второй половине июня. Чтобы исключить сезонные отличия, проводили сравнение доли вступивших в размножение самок от числа отловленных в июне–июле.

Доля репродуктивно-активных сеголеток достоверно изменялась по фазам популяционного цикла ( $\chi^2 = 58,6$ ;  $df = 3$ ;  $p < 0,001$ ). Она была наиболее высокой на подъеме численности (54,5 %,  $n = 88$ ), на пике и спаде существенно снижалась (21,4 %,  $n = 290$  и 27,3 %,  $n = 163$  соответственно;  $p < 0,001$ ), а на депрессии увеличивалась до 36,4 % ( $n = 85$ ).

При сравнении самок-сеголеток разных окрасок были установлены отличия в их репродуктивной активности (рис. 4). На пике и спаде численности чаще вступали в размножение темно-бурые самки по сравнению с бурыми (пик  $\chi^2 = 17,1$ ,  $p < 0,001$ ; спад  $\chi^2 = 4,39$ ,  $p < 0,05$ ). На депрессии и подъеме численности отличий между самками разных генотипов не было установлено. Черные самки достоверно не отличались от других самок.

На пике и спаде численности, когда репродуктивная активность темно-бурых самок-сеголеток была наиболее высока, они вступали в размножение при более низкой массе тела, чем бурые самки, что может говорить о более быстром их половом созревании (рис. 5). Среди темно-бурых самок с массой тела от 81 до 100 г репродуктивно-активных было 44,9 % ( $n = 78$ ), а среди бурых – только 13,3 % ( $n = 120$ ,  $\chi^2 = 24,6$ ;  $p < 0,001$ ). На депрессии и подъеме численности достоверные отличия не наблюдались.

Свидетельством более быстрого полового созреваия темно-бурых самок являются обнаруженные отличия в массе матки у неразмножавшихся сеголеток. Оказалось, что у отловленных на пике численности в 1987 г. темно-бурых самок масса матки была выше, чем у бурых ( $p < 0,05$ , табл. 1), при этом по средней массе тела полевки не отличались.

Плодовитость сеголеток разных генотипов была оценена только в фазы депрессии-подъема численности, в другие фазы цикла выборки беременных самок были недостаточны для сравнения. Темно-бурые самки достоверно не отличались от бурых ни по числу овулировавших яйцеклеток ( $5,6 \pm 0,2$ ;  $n = 16$  и  $5,7 \pm 0,2$ ;

$n = 24$  соответственно), ни по числу живых эмбрионов ( $5,1 \pm 0,3$  и  $5,3 \pm 0,2$  соответственно). Не было достоверных отличий и в частоте срывов беременности (темно-бурые – 30,4 %,  $n = 23$ , бурые – 22,6 %,  $n = 31$ ).

**Рост полевок с разной окраской шерстного покрова.** Масса тела является важным компонентом приспособленности, поскольку с этим признаком скоррелированы репродуктивные характеристики животных, например скорость полового созреваия, плодовитость и конкурентоспособность. Сравнение скорости роста полевок разных окрасок в условиях вивария показало, что скорость роста темно-бурых полевок выше, чем бурых (табл. 2).

Сравнительный анализ роста полевок разных генотипов в естественных условиях трудноосуществим из-за отсутствия надежного метода определения возраста животных и низкой

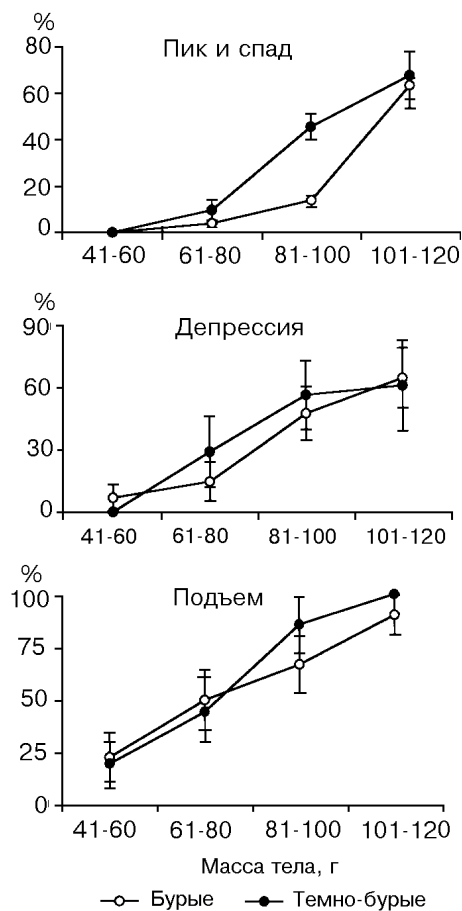


Рис. 5. Доля репродуктивно-активных самок-сеголеток разной окраски в зависимости от массы тела животных

## Рост водяных полевок разной окраски

Пол	Окраска	Возраст, нед.			
		0	3	6	9
Самцы	Бурые	6,2 ± 0,1 <sub>a</sub> (36)	36,8 ± 1,0 <sub>a</sub> (55)	68,8 ± 1,6 <sub>a</sub> (43)	83,1 ± 1,6 <sub>a</sub> (40)
	Темно-бурые	6,2 ± 0,1 <sub>a</sub> (32)	41,2 ± 1,2 <sub>b</sub> (37)	73,7 ± 2,0 <sub>b</sub> (30)	91,2 ± 2,6 <sub>b</sub> (30)
	Черные	6,5 ± 0,2 <sub>a</sub> (9)	41,4 ± 2,0 <sub>b</sub> (16)	77,5 ± 1,8 <sub>b</sub> (16)	87,8 ± 2,1 <sub>ab</sub> (16)
Самки	Бурые	6,0 ± 0,2 <sub>a</sub> (21)	33,7 ± 1,2 <sub>a</sub> (40)	63,3 ± 1,8 <sub>a</sub> (37)	77,5 ± 1,7 <sub>a</sub> (32)
	Темно-бурые	6,1 ± 0,1 <sub>a</sub> (52)	40,2 ± 1,1 <sub>b</sub> (60)	70,1 ± 1,1 <sub>b</sub> (54)	81,7 ± 1,3 <sub>a</sub> (51)
	Черные	6,0 ± 0,1 <sub>a</sub> (6)	40,7 ± 1,9 <sub>b</sub> (17)	69,8 ± 2,0 <sub>b</sub> (17)	80,3 ± 2,5 <sub>a</sub> (17)

Примечание. Приведены средние со своими ошибками. В скобках указано число животных. Статистически неразличающиеся значения ( $p > 0,05$ , критерий Шеффе) в строках таблицы обозначены одинаковыми буквами.

эффективности повторных отловов. Поэтому провели сравнение массы тела полевок, завершивших рост, т. е. перезимовавших (рис. 6).

Темно-бурые самцы были достоверно тяжелее бурых в 1982, 1989 гг. (спад) и 1987 г. (пик), а темно-бурые самки в 1981, 1988, 1989 гг. (спад), в 1987 г. (пик) и в 1990 г. (депрессия). В другие годы достоверных отличий не наблюдалось. Черные полевки были исключены из-за малого объема выборки.

**Изменение доли черных сеголеток в ходе сезона размножения как отражение дифференциальной репродуктивной способности самок разных генотипов.** Анализировали изменение в популяции доли черных сеголеток (рецессивных гомозигот) в ходе сезона размно-

жения с июня по август, предполагая, что отличия в репродуктивной способности самок разных генотипов должны влиять и на генетическую структуру популяции (рис. 7). На пике и спаде численности доля черных полевок с июня по август имела тенденцию к росту. Достоверные отличия ( $t = 2,1$ ;  $p < 0,05$ ) отмечены при объединении всех пиков численности: в июне доля черных сеголеток составляла 3,2 % ( $n = 126$ ), а в августе – 7,2 % ( $n = 627$ ). Напротив, на фазах подъема численности отмечалась тенденция к снижению доли черных сеголеток. При объединении данных по фазам подъема численности установлено, что доля рецессивных гомозигот снижалась от 11,6 % ( $n = 86$ ) в июне до 3,6 % ( $n = 248$ ) в августе ( $t = 2,2$ ;  $p < 0,05$ ). Во всех

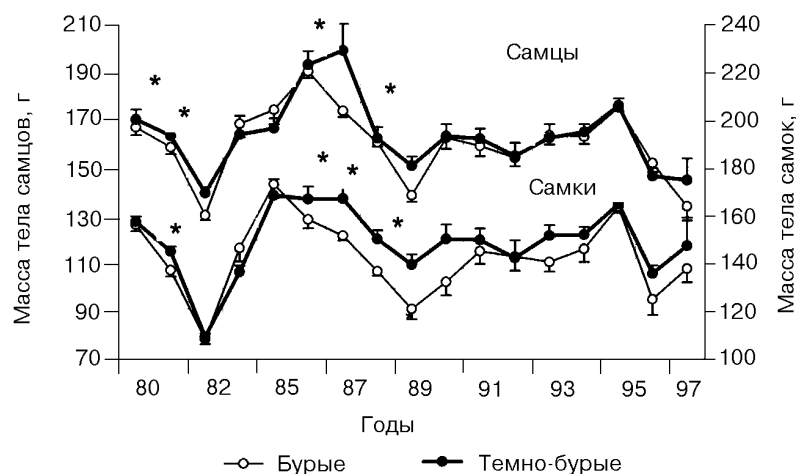


Рис. 6. Масса тела зимовавших полевок разной окраски. \*  $p < 0,05$ ; LSD-критерий.

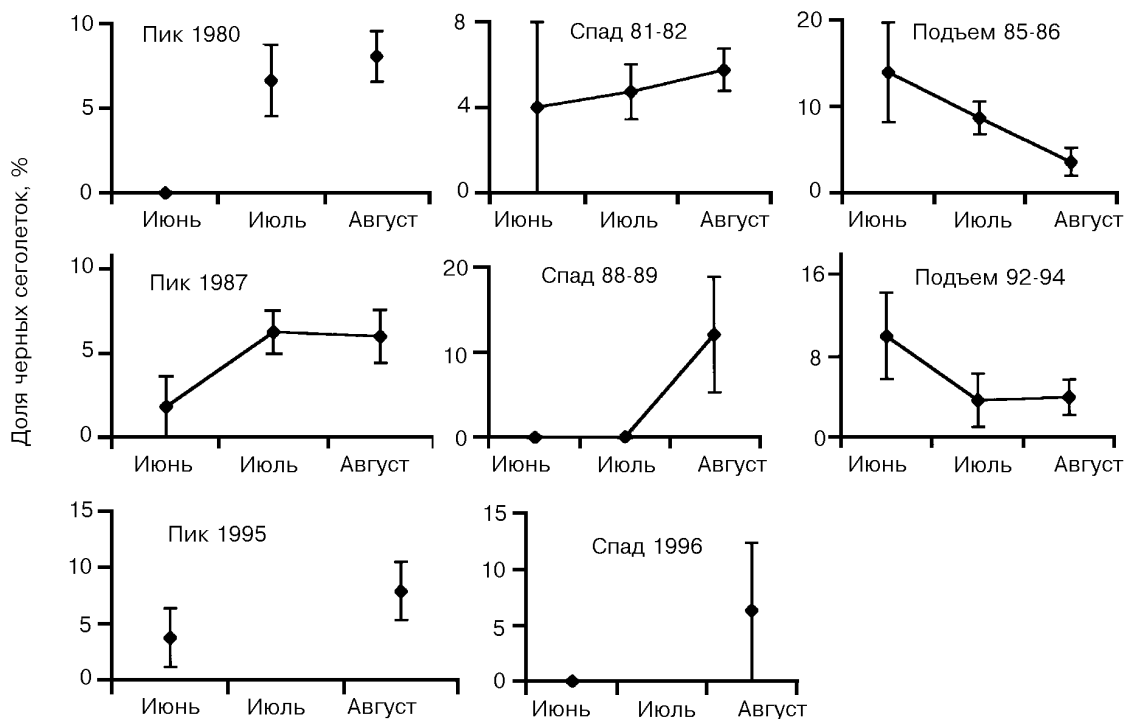


Рис. 7. Изменение доли черных сеголеток в сезоне размножения на разных фазах динамики численности.

остальных случаях достоверных сезонных изменений генетической структуры не наблюдалось.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение фактической плодовитости водяных полевок в цикле численности обусловлено изменениями потенциальной плодовитости самок и величины эмбриональной смертности. Число желтых тел у беременных самок положительно коррелировало с их массой тела, и оба параметра имели сходную динамику в популяционном цикле. Потенциальная плодовитость в среднем изменялась в 1,4 раза: увеличивалась на подъеме численности и снижалась на спаде. Сходные изменения плодовитости, сопровождающие колебания численности, наблюдали и у других грызунов [28, 29], хотя подобных изменений не отмечали в циклирующих популяциях *Microtus ochrogaster* и *Microtus pennsylvanicus* [30], так же, как и зависимых от фазы цикла различий в уровне эмбриональной смертности.

Продуктивность зимовавших самок и ее изменение в цикле численности в большей степени зависели от величины постимплантационных эмбриональных потерь, чем от потенциаль-

ной плодовитости самок. Постимплантационные и общие эмбриональные потери росли на спаде численности. Кроме того, увеличивалась и доля самок с резорбцией всех эмбрионов. Вероятность "срыва беременности" была наиболее высока на спаде численности. Повышенная эмбриональная смертность на спаде была сопряжена с изменениями эндокринного статуса самок и с активацией энергомобилизирующих механизмов [31].

Репродуктивный вклад сеголеток значительно варьировал по фазам цикла, что определялось отличиями в скорости полового созревания самок и вариациями в сроках окончания сезона размножения. Доля участвовавших в размножении сеголеток была наиболее высокой на подъеме численности и наиболее низкой – на спаде. Гибкость отдельных звеньев репродуктивной функции самок, – потенциальной плодовитости, эмбриональной смертности и скорости полового созревания самок, – обеспечивает адекватное движение численности животных в изменяющихся условиях существования.

Репродуктивные характеристики самок находятся под плейотропным влиянием генов окраски шерстного покрова. Хотя в отдельные фазы популяционного цикла число овулиро-



вавших яйцеклеток и число живых эмбрионов у бурых и темно-бурых зимовавших самок достоверно не отличались, частота "срывов беременности" обычно была выше у темно-бурых самок, что являлось причиной их более низкой, по сравнению с бурыми самками, плодовитости во все фазы, кроме пика.

При сравнении репродуктивного вклада сеголеток установлено, что темно-бурые самки в фазы пика и спада численности обладали репродуктивным преимуществом. В эти периоды они созревали быстрее, чем бурые самки. На депрессии и подъеме численности, когда половое созревание самок происходило более быстрыми, чем в другие фазы цикла, темпами, отличий между самками разных окрасок не наблюдалось. Вероятно, неодинаковая скорость полового созревания бурых и темно-бурых самок обусловлена зависимыми от генотипа по окраске отличиями в физиологических реакциях на внутривидовые факторы, вызывающие задержку полового созревания на пике и спаде численности.

Суммируя данные, характеризующие репродуктивную способность полиморфных по окраске шерстного покрова самок, можно заключить, что на пике численности более высокой потенциальной продуктивностью обладают темно-бурые самки за счет большей эффективности размножения сеголеток этой окраски при равных репродуктивных возможностях зимовавших бурых и темно-бурых самок. На спаде более эффективное размножение темно-бурых сеголеток нивелировалось низкой продуктивностью зимовавших самок этой окраски, обусловленной более высокими эмбриональными потерями, "срывами беременности", по сравнению с бурыми самками. На подъеме численности складывалась противоположная картина: репродуктивным преимуществом обладали бурые самки, поскольку зимовавшие темно-бурые демонстрировали более высокую частоту "срывов беременности", а эффективность размножения сеголеток разной окраски была одинаковой.

Отражением дифференциальной репродуктивной способности самок разных генотипов может служить динамика генетической структуры сеголеток в ходе сезона размножения, а именно – изменение доли черных сеголеток. Выяснилось, что на фазах пика численности

доля черных сеголеток (гомозигот по рецессивному гену) увеличивалась с июня по август, а на подъеме численности снижалась. Эти данные хорошо согласуются с выводом о различной репродуктивной способности бурых (гомозиготных по доминантному гену) и темно-бурых (гетерозиготных) самок в отдельные фазы популяционного цикла. На пике численности, когда потенциальная популяционная продуктивность темно-бурых самок была выше, чем бурых, доля черных сеголеток, адекватно отражающая частоту рецессивного гена, увеличивалась к окончанию размножения. На подъеме численности, наоборот, темно-бурые самки были менее продуктивны, чем бурые, а доля рецессивных гомозигот снижалась.

Возможно, что определенный вклад в наблюдаемые изменения генетической структуры вносили отличия в приспособленности, связанные с массой тела, поскольку известно, что от массы животных зависят их выживаемость, конкурентоспособность и другие жизненно важные свойства [32–35]. В некоторые годы пика и спада численности темно-бурые зимовавшие полевки превосходили по массе тела бурых, тогда как на подъеме численности разница не обнаруживалась. Зависимые от фазы популяционного цикла генетически контролируемые отличия в массе тела зимовавших животных могут отражать лучшую скорость роста гетерозиготных темно-бурых полевок (по сравнению с гомозиготными бурыми) в критические для популяции периоды. Более высокая масса могла давать преимущество в установлении социального ранга темно-бурым самцам. Действительно, в годы пика и спада численности распределение социальных рангов у темно-бурых самцов, продемонстрированных ими в экспериментальных ссаживаниях по 6 животных, было сдвинуто в сторону доминантов и субординантов, тогда как распределение рангов бурых самцов было сдвинуто в сторону подчиненных [36, 37]. Зависимые от фазы популяционного цикла отличия в скорости роста и полового созревания являются, по-видимому, важной предпосылкой становления неодинаковой приспособленности полевок разных генотипов. Свидетельством тому служат полученные нами данные о возрастании в годы спада численности относительной доли темно-бурых полевок.

Таким образом, исследование полиморфизма по окраске в популяции водяных полевок позволило выяснить роль изменчивости животных по отдельным жизненно важным признакам в сохранении популяционной целостности в условиях резких колебаний численности. Эколого-генетическая пластичность отдельных звеньев репродуктивной функции обеспечивает адекватный популяционный ответ на изменение условий существования.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, гранты: № 97-04-49-383, 96-15-97717.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. C. J. Krebs, J. H. Myers, *Adv. Ecol. Res.*, 1974, **8**, 267–399.
2. J. H. Myers, C. J. Krebs, *Ecol. Monogr.*, 1971, **41**, 53–78.
3. A. E. Gill, *Evolution*, 1977, **31**, 512–525.
4. M. S. Gaines, L. R. McClenaghan, R. K. Rose, *Ibid.*, 1978, **32**, 723–739.
5. S. Mihok, W. A. Fuller, R. P. Canham, E. C. McPhee, *Ibid.*, 1983, **37**, 332–340.
6. C. J. Krebs, M. S. Gaines, B. L. Keller et al., *Science*, 1973, **179**, 21–40.
7. P. H. Kohn, R. H. Tamarin, *Evolution*, 1978, **32**, 15–28.
8. R. Boonstra, P. T. Voag, *Ibid.*, 1987, **41**, 929–947.
9. R. Boonstra, *Evol. Ecol.*, 1994, **8**, 196–219.
10. Г. Г. Назарова, Реализация репродуктивного потенциала водяных полевок на разных фазах динамики численности, Автореф. дис... канд. биол. наук, Новосибирск, 1990.
11. В. И. Евсиков, *Генетика*, 1987, **23**, 6, 988–1002.
12. П. А. Пантелеев, Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы, М., Наука, 1968, 256.
13. D. M. Stoddart, *J. Anim. Ecol.*, 1971, **40**, 487–494.
14. J. Ventura, J. Gosalbez, *Zool. Anz.*, 1990, **225**, 45–54.
15. D. M. Stoddart, *J. Zool. Lond.*, 1969, **158**, 222–224.
16. C. C. Little, *Quart. Rev. Biol.*, 1958, **33**, 103–137.
17. W. Z. Lidicker, Jr., *Evolution*, 1963, **17**, 340–346.
18. S. Innes, D. M. Lavigne, *Can. J. Zool.*, 1979, **57**, 585–592.
19. J. W. Turner, C. Garfonell, *Lab. Anim. Sci.*, 1984, **34**, 488–490.
20. С. М. Гершензон, *Журн. общ. биол.*, 1946, **7**: 2, 97–130.
21. Т. Н. Clutton-Brock, *Proceeding: Biological Science*, 1996, **263**, 31–38.
22. Н. И. Наследова, Н. И. Печуркина, А. О. Рувинский и др., *Генетика*, 1980, **16**: 2, 347–349.
23. В. И. Евсиков, Г. Г. Назарова, М. А. Потапов, Там же, 1997, **33**: 8, 1133–1143.
24. Л. А. Барбаш, С. С. Фолитарек, Ю. А. Леонов, Новые живоловки на водяную крысу. Экология водяной крысы и борьба с ней в Западной Сибири, Ред. С. С. Фолитарек, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1971, 359–366.
25. С. С. Фолитарек, А. А. Максимов, Г. В. Квитницкая и др. Водяная крыса и способы ее истребления, Новосибирск, 1951, 120.
26. G. L. Woodroffe, J. H. Lawton, W. L. Davidson, *J. Zool.*, 1990, **220**, 439–445.
27. В. И. Евсиков, С. В. Скорова, Г. Г. Назарова, М. П. Мошкин, *Экология*, 1989, **6**, 58–63.
28. K. Nakata, *Res. Popul. Ecol.*, 1984, **26**, 221–234.
29. A. J. Pinter, *Can. J. Zool.*, 1986, **64**, 1487–1490.
30. B. L. Keller, C. I. Krebs, *Ecol. Monogr.*, 1970, **40**, 263–294.
31. В. И. Евсиков, М. П. Мошкин, Л. А. Герлинская, Г. Г. Назарова, Экология популяций, М., Наука, 1991, 213–228.
32. R. Boonstra, C. J. Krebs, *Ecology*, 1979, **60**, 567–573.
33. J. R. Sauer, N. A. Slade, *J. Mammal.*, 1985, **66**, 316–328.
34. T. H. Clutton-Brock, M. Major, S. D. Albon, F. E. Guinness, *J. Anim. Ecol.*, 1987, **56**, 53–67.
35. L. Wauters, A. Dhondt, *Ibid.*, 1989, **58**, 637–651.
36. В. И. Евсиков, М. П. Мошкин, *Сиб. экол. журн.*, 1994, **1**: 4, 331–346.
37. В. И. Евсиков, М. А. Потапов, В. Ю. Музыка, Там же, 1999, см. данный выпуск.

### Population Ecology of the Water Vole (*Arvicola terrestris L.*) in the West Siberia. I. Population Numbers, Coat Color Polymorphism, and Reproductive Effort of Females

V. I. EVSIKOV, G. G. NAZAROVA, V. G. ROGOV

Ovulation rate, embryo mortality, mean number of live embryos and sexual maturation rate depended significantly on the phase of water vole population dynamics. Female's reproductive capacity was the highest at the increase phase and the lowest at the decline phase. Embryo mortality and sexual maturation rate were affected pleiotropically by the coat color genes. The lower reproductive capacity of dark-brown overwintered voles at all phases of population cycle, except for the peak, was due to a higher incidence of resorption of entire litters compared to brown overwintered females. At the peak, reproductive characteristics of brown and dark-brown overwintered females did not differ. Young-of-the-year dark-brown females matured earlier than brown females at the peak and decline phases and, therefore, were more reproductively successful. Analysis of voles growth in captivity revealed that dark-brown voles grew faster than brown ones. In natural population, coat color differences in body weight of overwintered individuals were phase-dependent. Dark-brown voles usually weighed more than brown voles in the peak and decline years. It is suggested that differences in female fertility, growth and sexual maturation rate between coat color genotypes contribute to transformation of genetic structure and act as mechanisms maintaining coat polymorphism in cyclic water vole population.