

УДК 591.526:599.32

## ДИНАМИЧЕСКОЕ СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЦИКЛОМОРФНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (RODENTIA, CRICETIDAE, MURIDAE)

© 2011 г. Г. В. Оленев, Е. Б. Григоркина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144, Россия

e-mail: grigorkina@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 19.02.2009 г.

По результатам непрерывного (более 30 лет) мониторинга ведущих популяционных параметров мышеобразных представлена феноменология и проанализировано соотношение полов в природных популяциях фоновых видов цикломорфных млекопитающих (родов *Clethrionomys*, *Microtus*, *Sylviaemus*) (Ильменский заповедник, Челябинская обл., Южный Урал). Рассмотрены основные факторы, потенциально влияющие на половую структуру у грызунов: изолированность поселений, относительная численность, плотность населения, видовые особенности, принадлежность животных к разным типам онтогенетического развития, экстремальные воздействия, неодновременность гибели зверьков разного пола, возрастной кросс. Показано, что при анализе полового состава грызунов необходим учет типа онтогенеза особей; наиболее объективную оценку соотношения полов дает использование индивидуального мечения и неоднократных отловов. Альтернативным подходом может служить анализ осенне-зимних выборок, когда в популяции завершены процессы воспроизводства и репродуктивно активные особи элиминировали. Сделан вывод об экологической обусловленности динамики половой структуры у мышеобразных и отсутствии избирательной элиминации индивидуумов по полу при перезимовках. Отмечено, что соотношение полов цикломорфных млекопитающих – изменчивый показатель, который представляет собой колебания около средней, определяемые как закономерными, так и случайными причинами. Даны методические рекомендации для оценки половой структуры цикломорфных млекопитающих.

Соотношение полов – один из важных демографических параметров поддержания генетической разнородности популяций (Шварц, 1969). Хромосомный механизм формирования пола у млекопитающих обеспечивает равное соотношение самцов и самок при рождении, а динамика половой структуры, имея непосредственное отношение к размножению и численности популяции, оказывает влияние на микроэволюционный процесс (Большаков, Кубанцев, 1984). Различают первичное соотношение полов – в зиготах после оплодотворения; вторичное – соотношение полов при рождении, третичное – соотношение полов зрелых, способных размножаться особей популяции (Геодакян, Геодакян, 1985). Среди факторов, влияющих на соотношение полов, отмечены температура, рацион, возраст родителей, поведенческие особенности и другие. Показано, что интегрированное влияние внешних и внутренних факторов сказывается на физическом статусе и репродуктивной способности особей (Евсиков и др., 1998), причем метаболические ресурсы матери в период беременности влияют на вторичное соотношение полов потомков (Назарова, Евсиков, 2004 и др.). Имеются данные об ускорении полового созревания самок домашних

мышей, находящихся in utero рядом с самцами (Vandenberg, 1989) и, наоборот, – репродуктивной супрессии при внутриутробной локализации самок рядом с особями своего пола (Zielinski, Vandenberg, 1991).

Цель настоящей работы – изучить половую структуру в природных популяциях грызунов разных видов с учетом альтернативных типов роста и развития, рассмотреть возможные факторы, влияющие на соотношение полов, проанализировать вторичное соотношение полов у зверьков из лабораторной колонии. Работа имеет методическую направленность: приведенные в ней примеры отражают феноменологию соотношения полов в природных популяциях грызунов и необходимы для иллюстрации масштаба возможных противоречий и заблуждений.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран авторами в Ильменском государственном заповеднике (Южный Урал, Челябинская обл.) в двух типах биотопов на двух стационарных площадках и на участках мечения (полуостров с облавливаемой площадью 1.5 га и остров площадью 2.2 га). На обследуемой терри-

тории среди мелких грызунов доминирует рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber) (74.8%). Второе место занимает малая лесная мышь (*Sylvae-mus uralensis* Pallas) (14.0%), третье — пашенная (темная) полевка (*Microtus agrestis* Linnaeus) (4.2%).

С 1975 г. (в течение более чем 30 лет) осуществляли непрерывный мониторинг основных популяционных параметров, в том числе тонкой возрастной структуры. Под тонкой возрастной структурой (элемент демографической структуры) мы понимаем структуру на уровне внутривидовых единиц надорганизменного уровня, позволяющую проводить детальный анализ внутривидовых событий (Оленев, 2004). Аналогов столь длительных непрерывных наблюдений в литературе не обнаружено. Используются традиционные методы полевых исследований: метод безвозвратного изъятия, метод морфофизиологических индикаторов, метод индивидуального мечения грызунов с многократными последующими отловами (CMR-метод — во время регулярных ежемесячных отловов всех зверьков взвешивали, регистрировали точку поимки, функциональное состояние, отмечали начало созревания, вступление в размножение и др.). При этом была прослежена судьба каждого отдельного животного на протяжении его жизни.

Анализ соотношения полов проведен с использованием функционально-онтогенетического подхода (Оленев, 2002, 2004, 2009), основанного на представлении о поливариантности развития мелких грызунов. Суть подхода состоит в том, что при выделении внутривидовых структурных единиц в качестве основного критерия принимается функциональный статус животных (функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, участия в репродукции), а также синхронность его изменений во времени. Предложено выделять следующие функциональные группировки (подробно Оленев, 2002, 2004). Созревшие сеголетки (I тип онтогенеза) — особи, продолжающие интенсивный рост и развитие (в основном представители первых когорт), функция — наращивание численности популяции за счет размножения в год своего рождения. Несозревающие (в год рождения) сеголетки (II тип онтогенеза, 1-я фаза) — в основном особи из последних когорт (но всегда имеются представители первых когорт), функция — с наименьшими потерями сохраниться до весны следующего года и начать цикл обновления популяции. Зимовавшие животные (II тип онтогенеза, 2-я фаза) — до начала весеннего созревания неполовозрелы (представители всех когорт прошлого года рождения). Все зимовавшие особи, соответственно выполняемой ими функции, при любых условиях внешней среды весной созревают и участвуют в размножении. Сеголетки, в отличие от последних, могут пойти по одному из двух пу-

тей онтогенеза — созревание в год рождения или созревание на следующий год. Именно поэтому сеголеток следует анализировать с учетом типов онтогенеза, и на представленных в работе иллюстрациях сеголетки и зимовавшие приведены раздельно.

Отметим, что функционально-онтогенетический подход дал возможность интерпретации широкого круга явлений, относящихся к различным сторонам взаимодействия животных со средой в условиях действия широкого спектра средовых и антропогенных факторов. Выявлена функциональная детерминированность большинства биологических характеристик: демографической и пространственной структуры, онтогенетических, морфологических, морфофизиологических, интерьерных нетрадиционных показателей (Оленев, 2004), а также устойчивости к острому (Григоркина, 1998) и хроническому радиационному воздействию (Григоркина и др., 2008). Наиболее яркое проявление обоих типов онтогенеза характерно для популяций грызунов умеренной зоны северного полушария с арктической периферией, отличающихся резко континентальным климатом.

Всего CMR-методом проанализировано около 3000 особей. Методом безвозвратного изъятия с обработкой методом морфофизиологических индикаторов исследовано около 9000 экземпляров грызунов. В рисунках представлены наиболее информативные материалы: по 1300 особям *C. glareolus*, 440 — *S. uralensis*, 400 — *M. agrestis*, помеченных индивидуально (CMR-метод); по 900 — *C. glareolus*, отловленных методом безвозвратного изъятия. Вторичное соотношение полов проанализировано у 150 детенышей из 33 пометов в лабораторной колонии рыжей полевки (22 пары), основатели которых были отловлены в Ильменском заповеднике.

Статистическая обработка проведена с использованием ПСП EXCEL 6.0. Для оценки различий в соотношении полов в разные туры отлова использован критерий  $\chi^2$ , сравнение парных выборок проведено с помощью *t*-критерия для анализа альтернативно варьирующих признаков (Бейли, 1964). Для каждой анализируемой группы приведены значения критериев  $\chi^2$  или *t*, табличное значение соответствующего показателя (табл. значение), статистический вывод осуществлен на 5%-ном уровне значимости.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Соотношение полов в годы разной численности

Известно, что темпы подъема и спада численности определяются рождаемостью, плодовитостью и долговечностью особей данного вида (Северцов, 1941). Ильменский заповедник для малой лесной мыши представляет неоптимальную часть

ареала, численность мышей всегда была низкой и крайне редко достигала высоких значений.

В год низкой численности (1979 г., даже на сезонном пике едва достигала 15 экз./га), соотношение полов у зимовавших лесных мышей изменялось (рис. 1а), однако статистически достоверных различий между числом самцов и самок не обнаружено ( $\chi^2 = 4.62$ , табл. значение = 11.07,  $p > 0.05$ ).

В год высокой численности (1980 г.) (более 20 экз./га) плотность мышей превышала плотность рыжих полевков. В группировке зимовавших с апреля по июль преобладали самцы; в августе и сентябре, напротив, попадались одни самки (рис. 1б), различия недостоверны ( $\chi^2 = 5.27$ , табл. значение = 11.07,  $p > 0.05$ ). Среди сеголеток доля самцов составляла 53% ( $\chi^2 = 6.65$ , табл. значение = 11.07,  $p > 0.05$ ). В целом этот год характеризовался незначительным (в 1.2 раза) преобладанием самцов.

У зимовавших рыжих полевков в год низкой численности (1998 г.) (7 экз./га) различий по соотношению полов не отмечено (рис. 1в) ( $\chi^2 = 5.65$ , табл. значение = 11.07,  $p > 0.05$ ). Однако в год высокой численности (1977 г.) (на участке мечения — 52 экз./га) у зимовавших (рис. 1г) в течение всего сезона доля самцов была существенно (в 1.7 раза) выше, чем самок ( $\chi^2 = 5.44$ , табл. значение = 3.8,  $p \leq 0.05$ ). Значимое преобладание самцов наблюдали также у сеголеток ( $\chi^2 = 23.24$ , табл. значение = 3.8,  $p \leq 0.05$ ).

Проводя межвидовые сравнения, следует учитывать образ жизни животных, их численность и тип онтогенеза. Экологические особенности вида, как правило, определяют размеры участков обитания особей. Так, размер участка серых полевков (*M. oeconomus*, *M. agrestis*) может составлять 2–3 га (Карасева, Ильенко, 1957), лесных полевков (*C. glareolus*, *C. rutilus*, *C. rufocanus*) — 5–8 га (Окулова и др., 1971), мышей (*A. agrarius*, *S. uralensis*) — не менее 15 га (Никитина, 1961). Показано, что размеры участков рыжих полевков разных типов онтогенеза напрямую связаны с функциональным статусом — у репродуктивно активных особей они всегда значимо больше, чем у несозревающих в год рождения сеголеток (Маклаков и др., 2004). В Ильменской популяции лесной мыши нами были зарегистрированы разные варианты в соотношении полов, причем, зачастую, эти различия носили случайный характер. Еще более интересно, что даже в один и тот же тур отлова, в разных биотопах (“сухие” и “влажные”), наблюдали различия в количестве самцов и самок. Эти данные согласуются с указанием на крайне неустойчивый половой состав мышей, свойственный всем возрастным группам этого вида (Кубанцев, 1972).

Наши многолетние наблюдения позволяют сделать вывод о достаточном числе самцов в популяции. Отмечено, что в отдельные годы прак-

тически все самки рыжих полевков на участке мечения (полуостров) оплодотворялись единичными зимовавшими самцами. Мыши перемещаются в пространстве еще больше. В течение одного тура отлова один и тот же меченый зимовавший самец отлавливался нами в нескольких крайне удаленных друг от друга точках поймок. По мнению ряда авторов (Brown, 1956; Ambrose, 1969; Громов, 2008), оценкой размера участка обитания может служить максимальное расстояние (range length, RL) между точками поймок или регистраций особи.

#### Соотношение полов и межгодовая динамика численности

Межгодовая динамика соотношения полов и численность лесных мышей были проанализированы нами за пятилетний период (1979–1983 гг.) в годы разной численности (метод индивидуального мечения). Сводные данные по зимовавшим особям и сеголеткам (рис. 2а) демонстрируют разные варианты соотношения полов, однако в целом наблюдается незначительное преобладание самцов. К примеру, попарное сравнение соотношения полов у мышей в 1980 и 1983 гг. (высокая и низкая численность) свидетельствует об отсутствии значимых различий ( $t = 0.78$ , табл. значение = 1.96,  $p > 0.05$ ). Детальный анализ по типам онтогенеза показывает равное (1 : 1) число самцов и самок в группировке зимовавших (рис. 2б) и некоторое преобладание самцов у сеголеток (рис. 2в) ( $t = 1.0$ , табл. значение = 1.96,  $p > 0.05$ ).

Сходный анализ половой структуры проведен у рыжих полевков (1993–1999 гг.), отловленных методом безвозвратного изъятия (рис. 2г). Закономерности между обилием животных и соотношением полов также не наблюдается. В годы спада (1993 г., 1994 г.) и низкой численности (1996 г.), а также в период ее подъема (1998, 1999 гг.) доли самцов и самок практически равны. В год пика (1995 г.) и подъема (1997 г.) численности регистрировали увеличение доли самцов (64 и 67%, соответственно). Сравнение 1995–1996 гг. показывает отсутствие значимых различий по половой структуре между фазами популяционного цикла ( $t = 1.13$ , табл. значение = 1.96,  $p > 0.05$ ).

У обоих видов не выявлено какой-либо закономерности в изменении соотношения полов в зависимости от численности популяции. Однако доля самцов выше, чем доля самок.

#### Соотношение полов на участках с разной степенью изоляции (полуостров, остров), экстремальные климатические условия

Особый интерес для анализа представляют экстремальные по климатическим условиям годы, когда наиболее ярко проявляются адаптивные изменения на разных уровнях организации

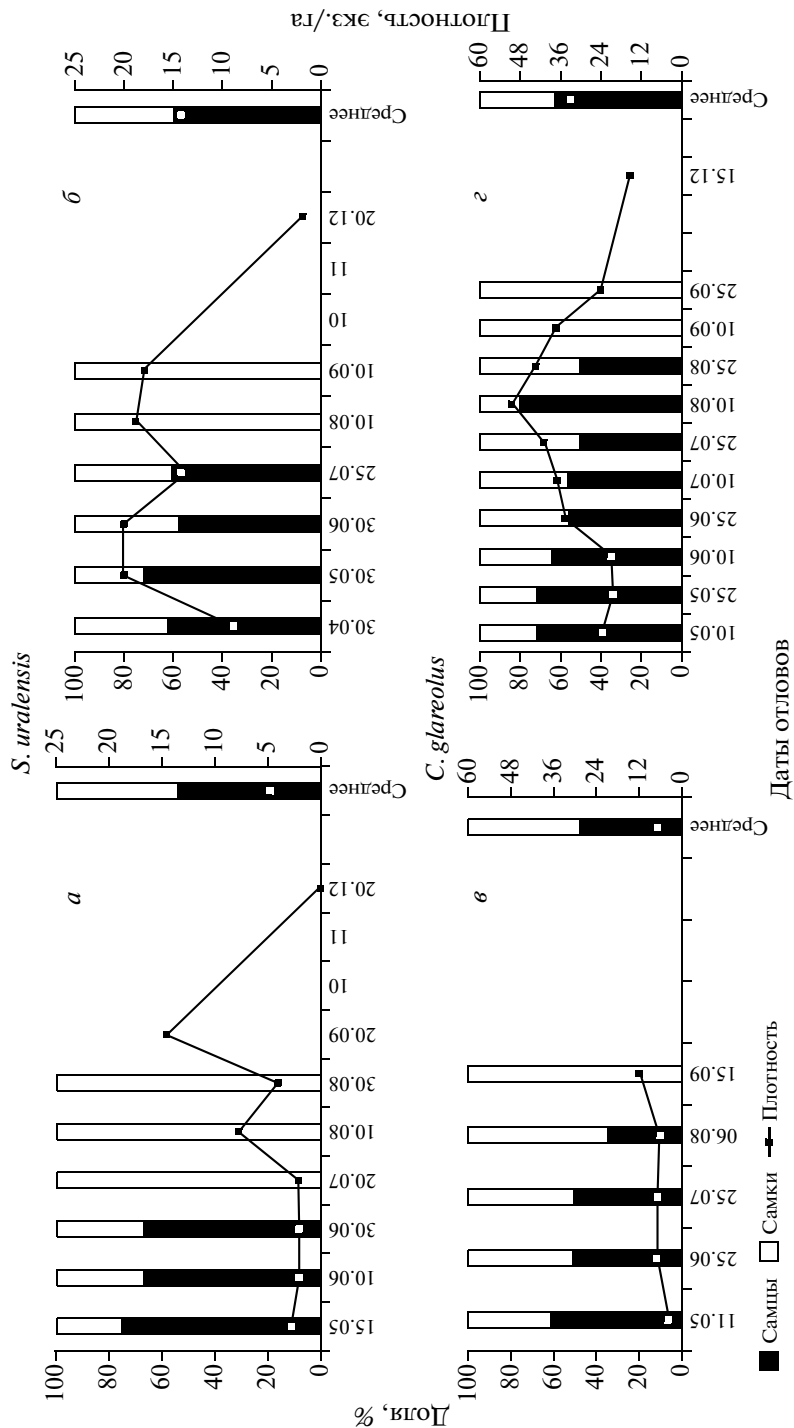


Рис. 1. Сезонная динамика соотношения полов в группировке зимовавших (полуостров): а, в — низкая численность; б, г — высокая численность.

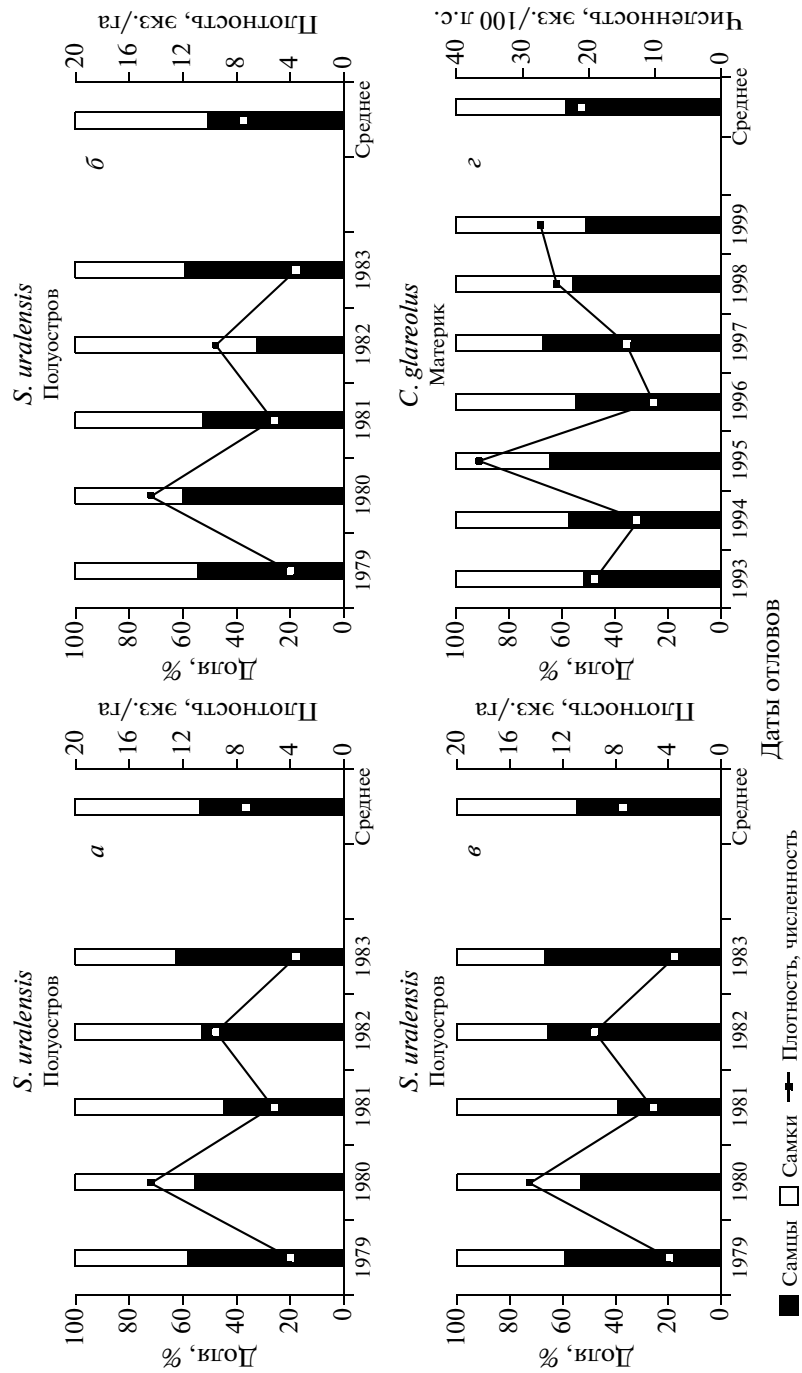


Рис. 2. Межгодовая динамика соотношения полов: а, в — зимовавшие и сеголетки суммарно; б — зимовавшие; г — сеголетки.

**Таблица 1.** Последовательность отхода (гибели) зимовавших особей в разных местообитаниях

Вид	Место отлова	Даты последних отловов (поимок)	
		самцы	самки
<i>S. uralensis</i>	Полуостров	30.06.1979	<b>30.08.1979</b>
	»	25.07.1980	<b>10.09.1980</b>
	»	10.08.1981	<b>15.09.1981</b>
	»	10.06.1982	<b>15.09.1982</b>
<i>M. agrestis</i>	Полуостров	15.06.1983	<b>25.08.1983</b>
	»	<b>03.08.1975</b>	03.07.1975
	Остров	01.07.1975	<b>16.09.1975</b>
<i>C. glareolus</i>	Полуостров	03.08.1975	03.08.1975
	»	22.07.1976	<b>18.10.1976</b>
	»	25.08.1977	<b>25.09.1977</b>
	»	01.08.1998	<b>01.09.1998</b>
<i>C. glareolus</i>	Материк	<b>01.09.1999</b>	01.08.1999
		<b>15.07.1994</b>	15.06.1994
		<b>15.07.1995</b>	15.06.1995
		15.07.1996	<b>15.10.1996</b>
		<b>15.10.1997</b>	15.07.1997

Примечание. В каждой паре жирным шрифтом выделены наиболее поздние даты поимок.

(Плотов, 1983). Экстремальной для типичных видов мышевидных грызунов лесной зоны явилась засуха 1975 г. (за 80 лет наблюдений метеостанции зарегистрирована впервые в Уральском регионе). Летом в популяции рыжей полевки происходили процессы, характерные для осенне-зимне-весеннего периода, связанные с максимальным снижением энергозатрат за счет остановки роста и полового созревания молодняка. Для сеголеток отмечен только II тип онтогенеза (все они не созрели), а особи I типа полностью отсутствовали (Оленев, 1981). Поэтому произошли нарушения популяционных процессов, включая репродукцию, которые привели к формированию нетипичной возрастной структуры (выпало целое поколение). В популяции сохранялся молодняк, а не наращивалась численность. Статистически достоверных различий в соотношении полов у зимовавших (рис. 3а) и сеголеток (рис. 3б) не обнаружено ( $\chi^2 = 0.88$ , табл. значение = 11.07,  $p > 0.05$  и  $\chi^2 = 8.52$ , табл. значение = 14.07,  $p > 0.05$ , соответственно). Средние значения числа самцов и самок также практически не различались ( $t = 0.36$ ; табл. значение = 1.96;  $p > 0.05$ ). Отсюда следует:

(1) примерно равное соотношение полов у рыжей полевки даже в экстремальный по условиям год на частично изолированном участке (полуостров); (2) отсутствие избирательной элиминации особей по полу.

В этот же контрастный по условиям год в популяции пашенной полевки, в отличие от рыжей полевки, присутствовали особи I типа онтогенеза, хотя доля их была существенно меньше, чем обычно. Соотношение полов у зимовавших и сеголеток на полуострове с мая по октябрь варьировало, причем оказалось, что число самцов в обоих случаях было значимо больше, чем самок ( $\chi^2 = 8.64$ , табл. значение = 3.84,  $p \leq 0.05$  и  $\chi^2 = 4.65$ , табл. значение = 3.84,  $p \leq 0.05$ , соответственно). Примечательно, что последняя поимка зимовавших самок пришлась на начало июля, самцов – на начало августа (табл. 1). Среди отловленных зверьков практически все оказались сеголетками (преобладали самцы – 60%), зимовавшие особи не отмечены.

Особую ценность имеют материалы, полученные на грызунах, обитающих на изолированном участке, где из-за водной преграды животным трудно покинуть территорию. Анализ половой структуры у пашенных полевок, обитающих на острове, показал, что доля самцов и самок, как старших возрастных групп (рис. 3в), так и сеголеток (рис. 3г) в разные туры отлова варьировала ( $\chi^2 = 2.01$ , табл. значение = 12.59,  $p > 0.05$  и  $\chi^2 = 3.22$ , табл. значение = 14.07,  $p > 0.05$ , соответственно). Среди зимовавших самки составляли 57% ( $\chi^2 = 1.52$ , табл. значение = 3.84,  $p > 0.05$ ), в то время как у сеголеток отмечено значимое преобладание самцов (62%) ( $\chi^2 = 19.59$ , табл. значение = 3.84,  $p \leq 0.05$ ). Заметим, что на острове, напротив, самцы элиминировали из популяции на два месяца раньше самок (табл. 1). В итоге, между зимовавшими и сеголетками пашенной полевки на острове зарегистрированы существенные различия в соотношении полов ( $t = 2.96$ , табл. значение = 1.96,  $p \leq 0.05$ ). Таким образом, у полевок рода *Microtus*, обитающих на участках с разной степенью изоляции, в экстремальный год отмечено значимое преобладание самцов. Полученные результаты свидетельствуют о разной реакции серых и лесных полевок на засуху. Отмечено, что неблагоприятное действие оказывают не столько сами абиотические условия, сколько связанные с ними и опосредующие их действие биотические факторы – ухудшение условий добывания пищи и уменьшение ее количества (Оленев, 2002; Северцов, 2004). Упрощенная возрастная структура популяции рыжей полевки была оптимальной в сложившихся условиях для сохранения молодняка. Напротив, в популяции пашенной полевки наблюдали размножение сеголеток, но почти все прибылые животные погибли в осенне-зимне-весенний период. К весне 1976 г. относительная

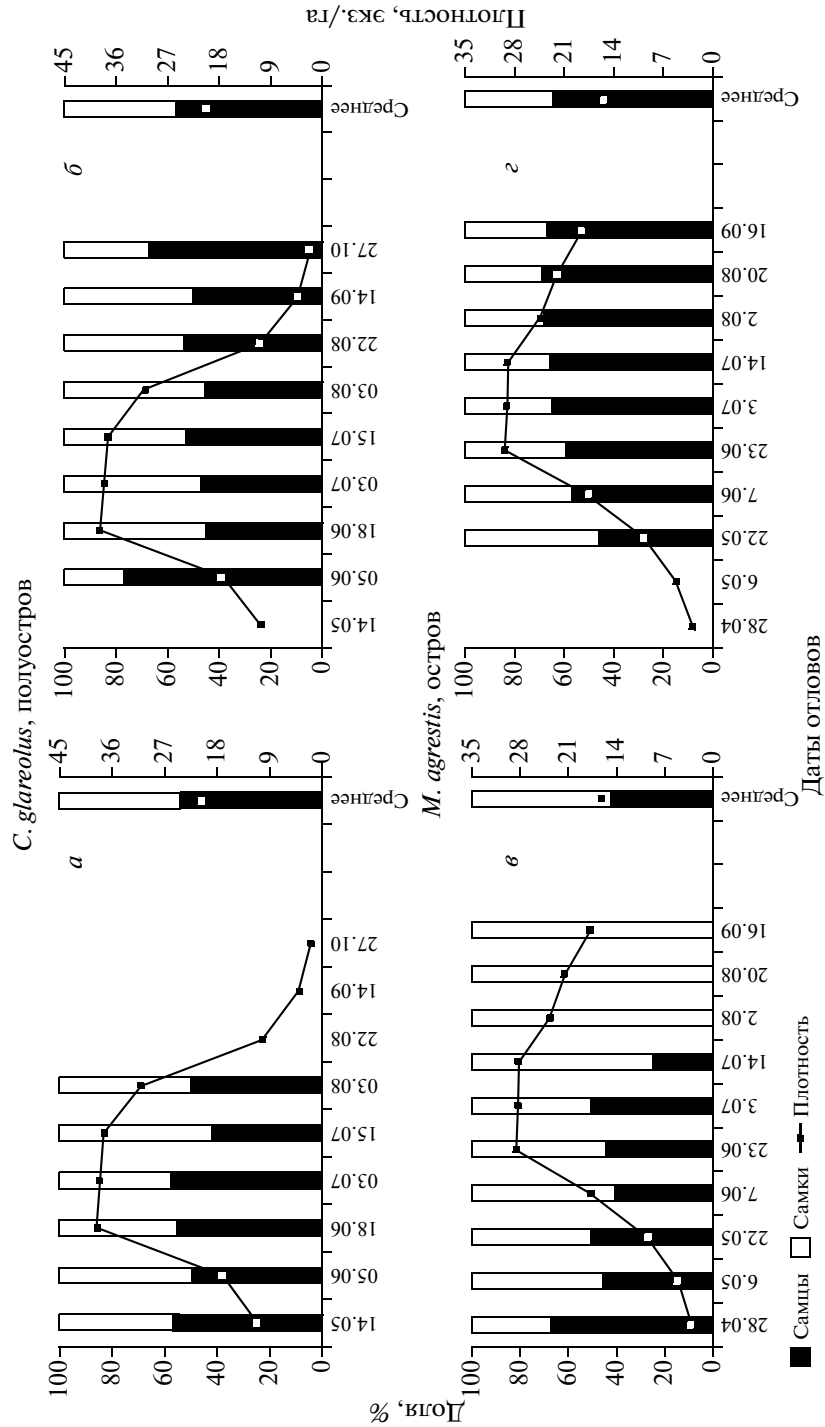


Рис 3. Сезонная динамика соотношения полов в экстремальный год (засуха): а, в — зимовавшие; б, г — сеголетки.

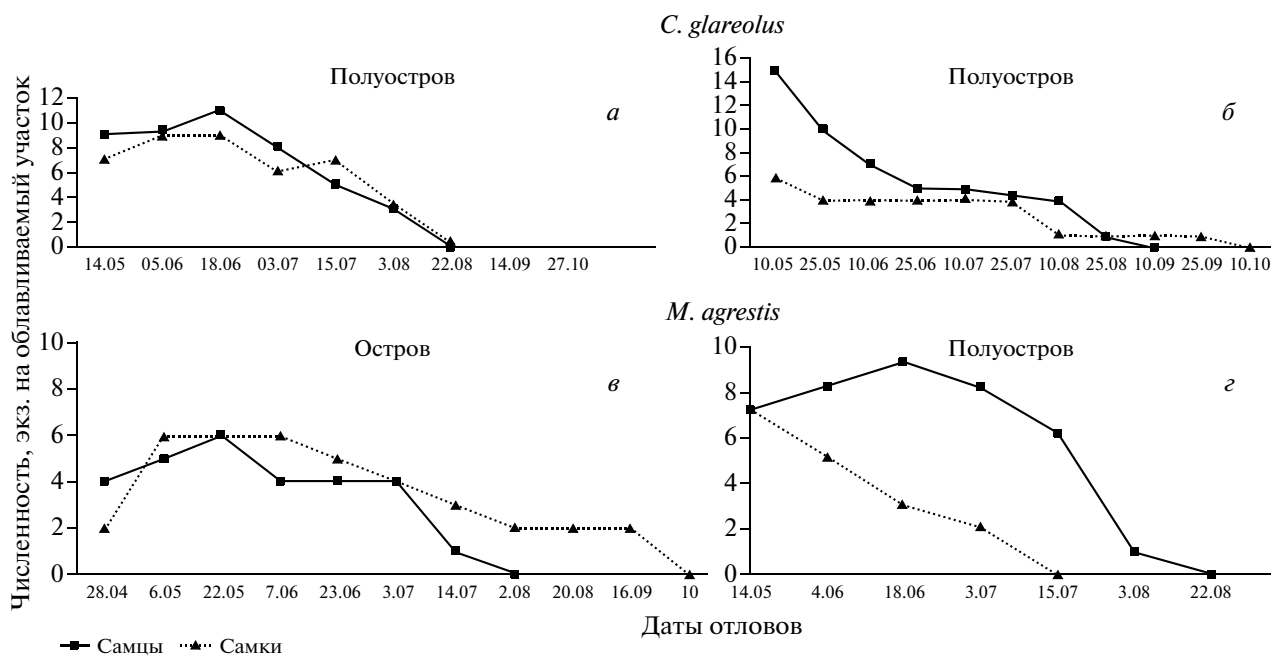


Рис.4. Сезонная динамика численности и время гибели зимовавших самцов и самок на участке мечения: а, в, г — экстремальный год (засуха); б — год высокой численности.

численность пашенных полевок снизилась на порядок — с 14 до 1 экз./100 лов.-сут., и в настоящее время она составляет 0.1–2 экз./100 лов.-сут. Вероятно, экстремальные изменения среды обитания (засуха 1975 г.) явились причиной перехода популяции этого вида на другой уровень колебаний численности (Оленев, Колчева, 2007).

#### Соотношение полов и последовательность гибели самцов и самок

В экстремальные по условиям годы по датам последних поимок (табл. 1) на участке мечения детально прослежена элиминация из популяции зимовавших особей разного пола, поскольку различия в сроках гибели могут иметь существенное значение при оценке соотношения полов у грызунов. Так, в засушливый 1975 г. (прекращение роста и блокировка полового созревания сеголеток) в популяции рыжих полевок отмечены сходные сроки гибели животных обоего пола (начало августа) (рис. 4а). Следующий год по погодным условиям (в том числе по количеству осадков) был близок к норме. Группировка зимовавших имела упрощенную возрастную структуру (Оленев, 1982), поскольку в предшествующий год из-за отсутствия размножения зверьков, рожденных в условиях засухи, выпало целое поколение. Вместе с тем, прирост численности 1976 г. происходил за счет необычно длительного периода размножения зимовавших самок в течение 5.5 месяцев против обычных 3.5 (табл. 1). Имел место эффект по-

следствия (Поляков, 1954; Оленев, 1979). За это время самки принесли по пять-шесть помётов (вместо обычных трех-четырех), прожив 16 месяцев (вместо обычных 12–13). Зимовавшие самки спаривались с зимовавшими самцами лишь до середины лета, а после гибели последних — с самцами-сеголетками первых когорт (самки-сеголетки размножались слабо), т.е. был отмечен возрастной кросс (Оленев, 1982). В итоге, в сравнении с самцами своей возрастной группы, у зимовавших самок зарегистрировано увеличение продолжительности жизни и удлинение репродуктивного периода. Это явление (физиологическое своеобразие, связанное с условиями роста и развития в предшествующем сезоне) можно расценивать как адаптивную реакцию животных, направленную на максимальную реализацию возможностей роста численности популяции при сохранении молодняка. Отметим, что обнаружить описанные явления представилось возможным только при анализе популяционных событий на основе функционально-онтогенетического подхода.

Напомним, что суть возрастного кросса заключается в формировании пар за счет особей разного возраста, разных поколений и функциональных группировок. По мнению Шварца (1969), главной причиной этого феномена является разная скорость полового созревания самцов и самок. Мы считаем, что к возрастному кроссу также может привести поведенческое доминирование взрослых самцов и неодновременная гибель зимовавших самцов и самок. Известно, что



самки грызунов созревают несколько раньше самцов. Как правило, молодые самки оплодотворяются зимовавшими самцами, которые из-за большей агрессивности покрывают самок даже при наличии половозрелых самцов-сеголеток. По нашему мнению, высокая численность созревших зимовавших самцов может задерживать половое созревание сеголеток мужского пола.

1977 — год высокой численности рыжих полевок — характеризовался благоприятными кормовыми условиями. Зимовавшие животные были достаточно разнородны по происхождению. Последние зимовавшие самцы рыжих полевок попадались в конце августа, в то время как последних перезимовавших самок отловили на месяц позже (рис. 4б). Отмечена самая короткая продолжительность жизни отдельных когорт группировки зимовавших особей. Численность восполнялась в основном за счет активного размножения сеголеток, и к осени популяция была представлена потомками семи когорт (Оленев, 1982). Напомним, что за весь сезон доля зимовавших самцов была значительно выше, чем самок (рис. 1з).

Неодновременность отхода из популяции зимовавших зверьков разного пола наблюдали и в популяции меченых пашенных полевок (1975 г.). На острове (рис. 4в), самцы перестали попадаться в ловушки на 2 месяца раньше самок, на полуострове (рис. 4г), наоборот, на 2 месяца позже. Таким образом, у рыжих и пашенных полевок, обитающих на участках с разной степенью изоляции, показана неодновременность гибели зимовавших особей. Подчеркнем, что в течение всего сезона на обоих участках мечения зимовавшие самцы в отловах численно преобладали над самками (рис. 3в, 3г). Комплексное рассмотрение этих и других многолетних материалов позволяет констатировать, что наблюдаемое в природных популяциях мелких млекопитающих отклонение в соотношении полов может быть далеким от реальной ситуации.

#### Соотношение полов при перезимовках

Как отмечено ранее (Оленев, 2002, 2004), закончившие размножение грызуны (зимовавшие и созревшие сеголетки), выполнив свою функцию, элиминируют с признаками глубокой старости, и популяция в осенне-зимний период представлена незрелыми сеголетками. Интересно было сопоставить соотношение полов у рыжих полевок при перезимовках, которое проанализировано нами в группировке незрелых сеголеток с момента их ухода в зиму до весеннего созревания на следующий год, когда (по определению) они становятся группировкой зимовавших. Это позволило нам за ряд лет (1994–1999 гг.) оценить смертность животных разного пола в осенне-зимний период. Полученные результаты показывают, что

картина на “входе” и “выходе” из зимы может быть неодинаковой (рис. 5а). В одних случаях число уходящих зимовать животных было больше, чем впоследствии ловилось весной (1996–1997 гг.), в других — наблюдали практически равное количество зверьков в осенних и весенних отловах (1995–1996, 1997–1998, 1998–1999 гг.), в третьих — весной отлавливали больше грызунов, чем осенью (1994–1995 гг.). Такие варианты являются следствием воздействия различных факторов на эффективность отловов (погодные условия, локальные миграции и т.п.). Однако соотношение полов осенью и следующей весной было сохранено ( $\chi^2 = 21.55$ , табл. значение = 25.0,  $p > 0.05$ ) (рис. 5а). Исключение составляет пара 1993–1994 гг., когда в зимовку ушло значимо больше самок, а в мае следующего года преобладали самцы ( $t = 2.6$ , табл. значение = 2.04,  $p \leq 0.05$ ). Заметим, что осенью популяция представлена зверьками с низкими показателями метаболизма, которые до начала весеннего созревания не воспринимают друг друга как половые партнеры. Этот период характеризуется отсутствием половых различий по подавляющему большинству параметров, в том числе подвижности и попадаемости в ловушки. Весной же зимовавшие самки территориальны; самцы, как наиболее подвижная часть популяции, имеют перекрывающиеся участки обитания и могут формировать агрегации, так называемые кланы (Vitala, 1977; Vujalska, Saitoh, 2000) с иерархической социальной структурой (Kock, Rohn, 1971; Шилов, 1972; Осипова, 1993 и др.). Весной самцы активно перемещаются по территории, стараясь найти и оплодотворить самку, поэтому обычно в весенних отловах доля самцов выше, чем самок. Обобщая изложенное, можно говорить о мнимом (в ряде случаев) изменении в соотношении полов, об отсутствии избирательной элиминации индивидуумов по полу в зимний период и сохранении соотношения полов при перезимовках. Безусловно, это связано с основной функцией животных II типа онтогенеза — сохранить популяцию в неблагоприятный (зимний) период и начать весенний цикл ее обновления.

#### Соотношение полов в лабораторной колонии

В лабораторной колонии рыжих полевок проанализировано соотношение полов у потомков из 33 пометов, полученных с июня по ноябрь, величина которых варьировала от 2 до 7 детенышей (в среднем 4.5) и уменьшалась к осени. На рис. 5б проиллюстрированы самые разнообразные варианты по количеству самцов и самок в многоплодных и малоплодных пометах — от равного соотношения до преобладания особей какого-либо пола или даже однополых пометов. Суммарно соотношение полов у 150 потомков отличалось несуще-

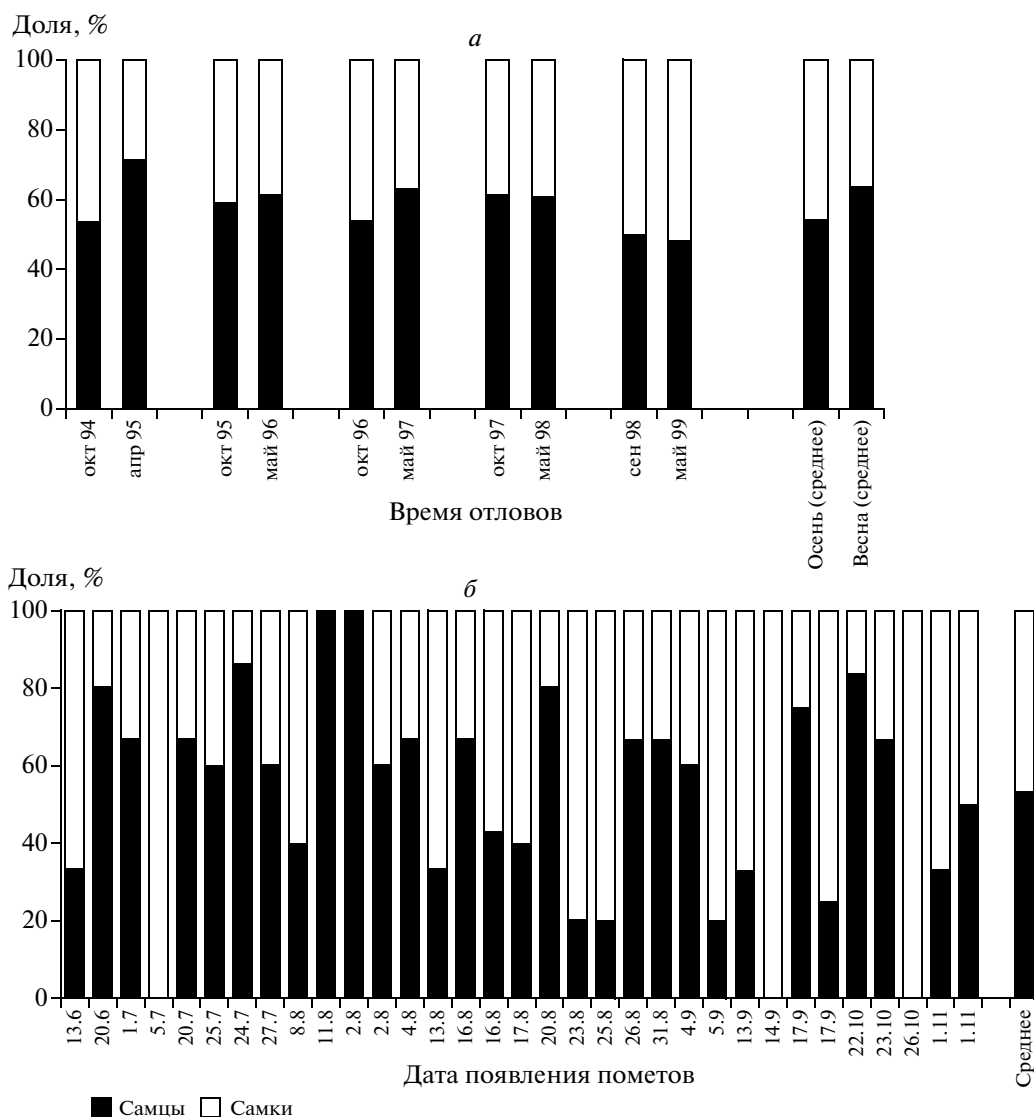


Рис. 5. Соотношения полов у рыжей полевки: а – при перезимовках, б – в лабораторной колонии.

ственно (53 % самцов, 47 % самок) ( $\chi^2 = 0.67$ , табл. значение = 3.84,  $p > 0.05$ ). Равное вторичное соотношение полов показано в лабораторной колонии красно-серой полевки (669 новорожденных), хотя в потомстве некоторых самок, как и в нашем случае, отмечен достоверный избыток сыновей или дочерей (Шляпникова, Гилева, 1990). Авторами установлено отсутствие связи между весом самок и соотношением полов в их потомстве, отсутствие дифференциальной смертности самцов и самок in utero и в раннем онтогенезе. На объединенном по полу материале в полных и неполных пометах сделано заключение, что вторичное соотношение полов не зависит от принадлежности помета к тому или иному виварному поколению или сезону, как это имеет место у некоторых млекопитающих (Clutton-Brook, Iason, 1986). Известны аналогичные исследования на 3126 новорож-

денных из 1079 помётов, показывающие равное соотношение самцов и самок у трех видов иглистых мышей, доставленных из Египта, Турции и Израиля (*Muridae, Acornys*) (Novakova et al., 2006). Сходные результаты получены на серых крысах: среди 2 тыс. эмбрионов самцы составляли 52.8%, причем при высокой плотности популяции их доля возрастала до 54.3% (Козлов, 1980). Равное вторичное соотношение полов установлено у наземных беличьих (*Spermophilus*), однако среди взрослых особей оно уже смешалось в сторону самок (Hoffmann et al., 2003; Gur, Barlas, 2006). Преобладание репродуктивно активных самок зарегистрировано в поселении обыкновенных слепушонок (*Ellobius talpinus* Pallas 1770), что расценено авторами (Новиков и др., 2007) как адаптация, позволяющая компенсировать более высокую смертность зверьков, обитающих на периферии

**Таблица 2.** Соотношение полов у *C. glareolus* (меченые животные) разных типов онтогенеза в период 1988–1997 гг.

Онтогенез	Самцы	Самки
I тип (созревшие сеголетки)	76 (46.9)	86 (53.1)
II тип 1-я фаза (несозревающие сеголетки)	261 (55.6)	208 (44.4)
2-я фаза (зимовавшие)	163 (58.4)	116 (41.6)
Всего	500 (54.9)	410 (45.1)

Примечание. Приведено количество экземпляров: в скобках – доля (%) от общего количества особей, развивающихся по данному типу.

видового ареала. Таким образом, собственные и литературные данные свидетельствуют о сбалансированном соотношении полов при рождении у многих раздельнополых млекопитающих.

#### Соотношение полов у рыжих полевков разных типов онтогенеза

Выше нами были рассмотрены факторы, которые потенциально могут влиять на соотношение полов в популяции. Подчеркнем, что реальной оценке формирования половой структуры популяции помогает функционально-онтогенетический подход. Это подтверждается расчетами расхода энергии у мелких грызунов, дифференцированных по размерам тела. Показано, что сосуществование в популяции животных двух альтернативных типов роста и развития приводит к повышению эффективности потока энергии и трактуется как групповая адаптивная реакция, позволяющая снижать уровень общих энергетических затрат (Кряжимский, Большаков, 2008). Из табл. 2 видно, что в группировке созревших сеголеток число самок несколько выше, чем самцов, в остальных группировках – соотношение обратное. Механизм такого несоответствия представляется нам следующим образом. Как правило, самки-сеголетки оплодотворяются зимовавшими самцами, которые являются более крупными и агрессивными, чем самцы-сеголетки. Иерархия доминирования у самцов в период репродукции обусловлена, чаще всего, конкуренцией за самок; доминанты получают преимущественный доступ к рецептивным самкам и спариваются с ними чаще низкоранговых самцов (Громов, 2008). При этом статус доминанта не гарантирует самцу абсолютного преимущества перед конкурентами, но обеспечивает ему большую степень свободы в ухаживаниях за самками и, соответственно, больший репродуктивный успех. Отметим также, что наличие половозрелых зимовавших самцов задерживает созревание части прибылых сеголеток своего пола, что приводит к уменьшению доли самцов I типа онтогенеза (созревшие). Соответственно увеличивается доля самцов-сеголеток II типа онтогенеза (несозревающие), что видно из таблицы 2.

Преобладание самцов ( $t = 0.74$ , табл. значение = 1.96,  $p > 0.05$ ) сохраняется и после перезимовки, что свидетельствует об отсутствии дифференцированной смертности особей по полу. Естественно, в каждый конкретный год, как мы показали выше, соотношение может быть иным в соответствии с меняющимися условиями среды.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мышевидные грызуны – “животные эфемеры” (с коротким жизненным циклом) – одновременно являются цикломорфными животными, т.е. имеют сезонный ритм воспроизводства (за год происходит практически полное обновление популяции). Для них характерна высокая экологическая динамичность, основанная на крайне сложной внутривидовой временной и пространственной структурированности, обеспечивающей популяции возможность адаптивного маневра при изменении условий среды.

О реальном соотношении полов наиболее корректно можно судить лишь при использовании индивидуального мечения и неоднократных отловов. Этот метод позволяет проводить детальный анализ внутривидовых событий. Своеобразной альтернативой индивидуальному мечению, к сожалению, не охватывающей всю сезонную жизнедеятельность, может служить анализ осенне-зимних выборок, когда в популяции уже завершены процессы воспроизводства, и репродуктивно активные особи практически элиминировали. Популяции мелких грызунов представлены несозревающими сеголетками с низкими показателями обмена, стресс-реактивности и процессов старения, наиболее толерантными к воздействию большинства неблагоприятных факторов естественной и антропогенной природы. Особенно важно, что до начала весеннего созревания эти зверьки не воспринимают друг друга как половые партнеры, не различаются по подавляющему большинству параметров, в том числе подвижности и попадаемости в ловушки.

Весной соотношение животных по полу сохраняется, поскольку зимой не наблюдается избирательной элиминации особей ни на фоновых, ни

на антропогенно нарушенных территориях, о чем, в частности, свидетельствуют наши собственные результаты по половой структуре у грызунов (*S. uralensis*, *A. agrarius*), обитающих в зоне локального радиоактивного загрязнения (Оленев, Григоркина, 2009). Весной происходит быстрый рост и созревание; животные становятся высоко стресс-реактивными; максимальна интенсивность процессов метаболизма и старения. В весенних и летних отловах, как правило, преобладают самцы. Одна из причин — миграционная активность самцов в течение всего репродуктивного периода значительно выше, чем у самок. Поэтому летние, особенно весенние выборки, добытые некоторыми исследователями в разгар репродуктивного периода грызунов, могут не давать информации о реальном соотношении полов, и корректная интерпретация данных весьма проблематична. Это неопровержимо показали приведенные примеры многолетнего индивидуального прижизненного мечения и последовательных отловов: в одном могут преобладать самцы, а в другом — нет. При этом мы не исключаем возможности действительного изменения соотношения полов.

Следует обратить внимание на чисто методические моменты, важные не только при оценке половой структуры населения мелких млекопитающих в природных популяциях. Использование метода безвозвратного изъятия требует: (1) достаточного по продолжительности периода сбора материала (длительный мониторинг); (2) корректности подбора стационарных площадок, соответствующих основным типам биотопов с учетом мозаичности среды; (3) перемещения линии ловушек в пределах однородного биотопа в течение сезона; (4) стандартизации методов учета животных; (5) достаточной величины выборки, обеспечивающей представительность всех имеющих (на данный временной срез) в популяции возрастных группировок; (6) учета принадлежности особей к тому или иному типу онтогенеза; (7) синхронного использования различных методов отлова животных; (8) критического анализа собственных и литературных данных; (9) творческого подхода исследователя.

Соотношение полов цикломорфных млекопитающих — изменчивый показатель, который представляет собой колебания около некоей средней, определяемые как закономерными, так и случайными причинами. Можно констатировать недостоверную, в большинстве случаев, тенденцию к преобладанию самцов.

Несмотря на то что имеются ограничения на предсказуемость популяционных событий (что неизбежно в постоянно меняющихся условиях среды), изложенные в работе представления могут быть полезны как в теоретическом, так и в практическом плане при анализе половой структуры цикломорфных млекопитающих.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа частично поддержана РФФИ (07-04-96091, 10-04-01657).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бейли Н., 1964. Статистические методы в биологии. М.: Мир. 240 с.
- Большаков В.Н., Кубанцев Б.С., 1984. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука. 223 с.
- Геодакян В.А., Геодакян С.В., 1985. Существует ли отрицательная обратная связь в определении пола? // Журн. общей биологии. Т. XLVI. № 2. С. 201–216.
- Глотов Н.В., 1983. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. № 1. С. 3–10.
- Григоркина Е.Б., 1998. Экологический анализ радиорезистентности грызунов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: Институт экологии растений и животных УрО РАН. 17 с.
- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Модоров М.В., 2008. Анализ населения грызунов в районах техногенного неблагополучия (на примере *Apodemus (S.) uralensis* из зоны ВУРСа) // Экология. № 4. С. 299–306.
- Громов В.С., 2008. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 581 с.
- Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П., Осетрова Т.Д., Потапов М.А., 1998. Генетико-физиологические взаимоотношения мать—плод и их влияние на адаптивные признаки потомков // Онтогенез. Т. 29. № 6. С. 405–417.
- Карасева Е.В., Ильенко А.И., 1957. Некоторые особенности биологии полевки-экономки, изучаемые методом мечения зверьков // Материалы по грызунам. Фауна и экология грызунов. М.: МГУ. Вып. 5. С. 171–185.
- Козлов А.Н., 1980. Биология серой крысы в районах освоения целинных земель северного Казахстана. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 20 с.
- Кряжмский Ф.В., Большаков В.Н., 2008. Функционально-экологическая роль биологического разнообразия в популяциях и сообществах // Экология. № 6. С. 403–410.
- Кубанцев Б.С., 1972. О половом составе популяций у млекопитающих // Журн. общей биологии. Т. 33. № 2. С. 196–204.
- Маклаков К.В., Оленев Г.В., Кряжмский Ф.В., 2004. Типы онтогенеза и территориальное распределение мелких грызунов // Экология. № 5. С. 366–374.
- Назарова Г.Г., Евсиков В.И., 2004. Влияние метаболических ресурсов у водяной полевки (*Arvicolia terrestris*) в период беременности на вторичное соотношение полов // Зоол. журн. Т. 83. № 12. С. 1488–1494.

- Никитина Н.А., 1961. Результаты мечения мелких млекопитающих в Коми АССР // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. Биологии. Т. 66. Вып. 2. С. 15–25.
- Новиков Е.А., Петровский Д.В., Мошкин М.П., 2007. Особенности популяционной структуры обыкновенной слепушонки на северо-восточной периферии видового ареала // Сибирский экол. журн. № 4. С. 669–676.
- Окулова Н.М., Аристова В.А., Кошкина Т.В., 1971. Влияние плотности популяции на размер индивидуальных участков у мелких грызунов в тайге Западной Сибири // Зоол. журн. Т. 50. № 6. С. 908–915.
- Оленев Г.В., 1979. Динамика генерационной структуры популяции рыжей полевки в период спада и восстановления численности // Популяционные механизмы динамики численности животных. Труды Института экологии растений и животных УНЦ. Свердловск: УНЦ АН СССР. Вып. 126. С. 23–32. — 1981. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды (на прим. рыжей полевки) // Журн. общей биологии. № 4. С. 506–511. — 1982. Особенности возрастной структуры, ее изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов: (на прим. рыжей полевки) // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 9–23. — 2002. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. № 5. С. 341–350. — 2004. Функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург: Институт экологии растений и животных УрО РАН. 47 с. — 2009. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // Экология. № 2. С. 103–115.
- Оленев Г.В., Григоркина Е.Б., 2009. Соотношение полов: к анализу зоологического материала в радиоэкологических исследованиях // Проблемы радиоэкологии и пограничных дисциплин. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. Вып. 12. С. 328–367.
- Оленев Г.В., Колчева Н.Е., 2007. Хронографическая изменчивость состава и численности мышеобразных Ильменского заповедника // Вестник Оренбургского гос. ун-та. № 75. Ч. 2. С. 252–257.
- Осипова О.В., 1993. Межвидовые поведенческие взаимоотношения рыжих и красных полевок. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 23 с.
- Поляков И.Я., 1954. К теории прогноза численности мелких грызунов // Журн. общей биологии. Т. 15. № 2. С. 91–108.
- Северцов А.С., 2004. Теория эволюции: учебник для вузов. М.: Гуманитар. Изд. Центр ВЛАДОС. 380 с.
- Северцов С.А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М. 329 с.
- Шварц С.С., 1969. Эволюционная экология животных / Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: Уральский филиал академии наук СССР. 199 с.
- Шилов И.А., 1972. Опыт физиологической оценки некоторых форм внутривидовых отношений у мелких грызунов // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биологии. Т. 77. № 3. С. 21–30.
- Шляпникова М.С., Гилева Э.А., 1990. Изменчивость соотношения полов в лабораторной колонии красно-серой полевки и гипотеза Трайверса-Уилларда // Экология. № 5. С. 73–79.
- Ambrose H.W., 1969. A comparison of *Microtus pennsylvanicus* home ranges as determined by isotope and live trap methods // Amer. Midland Nat. V. 81. P. 535–555.
- Brown L.E., 1956. Movements of some British small mammals // J. Anim. Ecol. V. 25. P. 54–71.
- Bujalska G., Saitoh T., 2000. Territoriality and its consequences // Polish J. Ecol. 48. Suppl. P. 37–49.
- Clutton-Brock T.H., Iason G.R., 1986. Sex ratio variation in mammals // Quart. Rev. Biol. V. 61. № 3. P. 339–374.
- Gur H., Barlas N., 2006. Sex ratio of a population of Anatolian ground squirrels *Spermophilus xanthopyrmnus* in Central Anatolia, Turkey // Acta Theriologica. V. 51. № 1. P. 61–67.
- Hoffmann I.E., Millesi E., Huber S. et al., 2003. Population dynamics of European ground squirrels (*Spermophilus citellus*) in a suburban area // J. of Mammalogy. V. 84. P. 615–626.
- Kock L.L., Rohn J., 1971. Observation on the use exercise-wheel in the relation to the social rank and hormonal conditions in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and Norway lemming (*Lemmus lemmus*) // Z. Tierpsychol. Bd. 29. S. 180–187.
- Novakova M., Vasakova B., Charvatova V., Galestakova K., Kutalova H. et al., 2006. Secondary sex ratio do not support maternal manipulation: extensive data from laboratory colonies of spiny mice (Muridae: *Acomys*) // Proc. 10<sup>th</sup> Rodens & Spatium. The Int. conf. on rodent biology. Parma. Hystrix It. J. Mammalogy. P. 97.
- Vandenberg J.G., 1989. Coordination of social signals and ovarium function during sexual development // J. of Animal Science. V. 67. P. 1841–1847.
- Vitala J., 1977. Social organization in cyclic subarctic population of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund) and *Microtus agrestis* (L.) // Ann. Zool. Fennici. V. 14. P. 53–93.
- Zielinski W.J., Vandenberg J.G., 1991. Effect of intrauterine position and social density on age of first reproduction in wild-type female house mice (*Mus musculus*) // J. of Comparative Psychology. V. 105. № 2. P. 134–139.

**DYNAMICS OF SEX RATIO IN POPULATIONS  
OF CYCLOMORPHIC MAMMALS  
(RODENTIA, CRICETIDAE, MURIDAE)**

**G. V. Olenev, E. B. Grigorkina**

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,  
Yekaterinburg 620144, Russia  
e-mail: grigorkina@ipae.uran.ru*

As a result of the long-term monitoring (over 30 years) of the main parameters in natural populations of cyclomorphic mammals of the *Clethrionomys*, *Microtus*, and *Silvaemus* genera at the Ilmen Reserve (Chelyabinsk province, the Southern Urals), the phenomenology and analysis of the sex ratio are presented. The main factors potentially influencing the sex structure of the rodents, i.e. isolation of their settlements, population density, species peculiarities, animal belongings to alternative types of ontogenetic development, extreme affects, sex-dependant asynchronous mortality, as well as age cross, are considered. In the analysis of the sex structure in rodents, the belonging of individuals to a certain type of ontogeny is of great importance. The objective estimation of the sex ratio is given due to using the CMR – method (capture – marking – recapture). Analysis of autumn-winter samples, when the reproduction has been completed and reproductively active individuals are eliminated, can be considered as an alternative approach. The conclusion is made that the dynamics of the sex structure in mouse-like rodents was ecologically specified; in hibernation, the selective sex-dependant elimination in individuals is absent. The sex ratio in cyclomorphic mammals is a variable parameter, which represents oscillations about the average, determined by both natural and casual reasons. Methodological recommendations for the estimation of the sex structure of cyclomorphic mammals are given.