

УДК 599.323.4+591.3+591.431.4

ЗИМНЕЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ЦИКЛОМОРФНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ОТ ФЕНОМЕНА К ЯВЛЕНИЮ

Е. Б. Григоркина*, Г. В. Оленев, член-корреспондент РАН Н. Г. Смирнов

Поступило 01.09.2018 г.

В 2010 г. (год засухи) на Южном Урале впервые зарегистрирован феномен истинно зимнего размножения (ИЗР) малой лесной мыши (*S. uralensis*), подтверждённый морфофизиологическими параметрами и возрастными маркерами. Родившийся зимой молодой успешно реализовал репродуктивный потенциал в благоприятных климатических условиях. Истинно зимнее размножение животных и возрастной кросс в год засухи способствовали максимальному приросту численности и увеличению генетической гетерогенности популяции. В последующие годы ИЗР *S. uralensis* в лесостепной зоне Урала становится обычным явлением, что расценено как климатический паттерн. Экстремальная засуха привела к перестройке сообщества грызунов, индуцировала ИЗР *S. uralensis*, что способствовало увеличению численности вида.

Ключевые слова: истинно зимнее размножение, *Sylvaemus uralensis*, экстремальная засуха, Южный Урал.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-56524855638-641>

Основными параметрами, от которых зависит численность любой популяции как итог её взаимодействия со средой, являются показатели размножения и смертности. Как правило, стартовая (весенняя) численность определяет динамику населения цикломорфных млекопитающих (ЦМ, грызуны) конкретного года. Биологический смысл феномена истинно зимнего размножения (ИЗР) заключается в реализации потенциальной возможности выживания и последующего созревания дополнительно родившегося молодняка, который совместно с зимовавшими особями начинает новый популяционный цикл при большей исходной численности. Истинно зимнее размножение грызунов является одним из наиболее интересных и малоизученных экологических феноменов. Описаны случаи подснежного размножения степной пеструшки, серых и лесных полёвок, полевой и домовых мышей, населяющих разные регионы [1]. Нередко к ИЗР относят позднее осеннее пролонгированное и раннее весеннее размножение, воспринимающееся как зимнее. Подобный тип размножения обычен для регионов с мягкими зимами (Украина). Часто зимнее размножение обусловлено антропогенными факторами (наличием доступных кормов: озимые культуры, скирды сена и др.), что относится к искусственно спровоцированному зимнему размно-

жению [2]. Отдельный интерес представляют случаи круглогодичного размножения в странах Центральной Европы [3].

Истинно зимнее размножение — это несвоевременное созревание и размножение грызунов в зимних условиях с выраженным снежным покровом и отрицательными температурами, происходящее в естественных биотопах при отсутствии доступных кормов антропогенного происхождения. Пример подобного феномена — размножение леммингов в Субарктике [4, 5]. Для Урала с континентальным климатом, выраженными зимами, наличием снежного покрова, прекращением вегетации феномен ИЗР особенно интересен из-за своей редкости, вызывающих его причин, встречаемости у разных видов и возможных последствий. Реализация ИЗР происходит, когда животные ориентируются не на собственно продолжительность светлого времени суток, а на относительное увеличение светового дня (в северном полушарии после 22 декабря). Необходимым условием считается наличие достаточной кормовой базы, которая провоцирует созревание и обеспечивает энергетические потребности в период репродукции. Не менее важны высота снежного покрова и, в меньшей степени, внешние температурные условия.

Частота случаев ИЗР у разных видов обычно соответствует их доле в биотическом сообществе. Наиболее показательны в этом отношении фоновые виды: для территории Урала — рыжая полёвка (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) и малая лесная мышь

Институт экологии растений и животных
Уральского отделения Российской Академии наук,
Екатеринбург

*E-mail: grigorikina@ipae.uran.ru

(*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811). Действие кормовых и погоднo-климатических условий перезимовки также преломляется через специфику вида. За 46-летний период исследований в лесной зоне Южного Урала (Ильменский заповедник, Челябинская обл.) нами лишь единожды был отмечен феномен ИЗР *M. glareolus* (1986 г.) [6]. В февральской выборке были обнаружены взрослые размножающиеся животные и родившийся молодняк. Спровоцировавшим созревание полёвок фактором явился необычно богатый урожай семян черёмухи. Нами были найдены своеобразные кормовые столики с погрызенными черёмуховыми орешками. Скармливание орешков полёвкам в виварии показало сходный характер повреждений с таковым из кормовых столиков. Другие виды грызунов не размножались. Было отмечено, что на Урале выживаемость родившегося зимой молоднякa крайне низка и до половозрелости он практически не доживает [2].

В последнее время ситуация изменилась. Впервые были обнаружены случаи ИЗР *S. uralensis* в лесостепной зоне Южного Урала. Это происходило на фоне увеличения его доли в таксоцeнах грызунов разных ландшафтно-географических зон Урала [7, 8]. В зимних отловах в Висимском заповеднике (зона темнохвойной тайги Среднего Урала) в 2004, 2006, 2008, 2012, 2015 гг. отмечены единичные случаи ИЗР лесных полёвок (рыжей и красно-серой), в 2018 г. — *S. uralensis* (устное сообщение Ю.А. Давыдовой). Возможно, данный феномен имеет место и в других локалитетах Урала, но на него пока не было обращено должного внимания.

Цель настоящей работы состояла в диагностике и интерпретации деталей феномена ИЗР грызунов на Урале. Тестируемая нами гипотеза заключалась в предположении, что одной из причин ИЗР могут являться экстремальные природные явления. Для *S. uralensis* — это засуха 2010 г.

В качестве примера для иллюстрации изучаемого феномена у ЦМ мы выбрали район Восточно-Ураль-

ского радиационного заповедника, где в 2010 г. впервые зафиксировано ИЗР *S. uralensis*. Заповедник находится в Зауральской лесостепи, характеризуется чередованием лугово-степных пространств, берёзовых, берёзово-осиновых колков, реже сосновых лесов [9]. Использовали материалы 16-летних наблюдений популяций ЦМ, объём материала — более 500 особей. Грызуны были отловлены давилками методом безвозвратного изъятия. Первые отловы выполнили в апреле, когда снег сохраняется на 30–40% территории. Диагностика зимовавшие-сеголетки проведена по комплексу показателей: вес тела, окраска меха, состояние генеративной системы, индекс тимуса (индикатор возраста) и абразивный износ жевательной поверхности зубов (индикатор календарного возраста) [10].

Доминирующим видом в биотическом сообществе за годы наблюдений был *S. uralensis*. Доля мышей этого вида в уловах до 2009 г. составила 40–60% (рис. 1). В год засухи (2010 г.) [11, 12] видовой состав ЦМ сократился до одного вида — *S. uralensis* (рис. 1) [8] и оставался монодоминантным в течение нескольких лет (рис. 2).

Размножение грызунов весной 2010 г. началось на месяц раньше среднего многолетнего. В конце апреля присутствовала значительная доля уже родивших зимовавших самок (наличие плацентарных пятен — следы первой беременности), другие находились на последних сроках беременности. Впервые в выборке из 14 особей мы обнаружили самку-сеголетку, находившуюся на ранней стадии беременности. Возрастная диагностика по комплексу признаков показала, что она родилась в середине февраля. В майских уловах регистрировали уже повторно беременных сеголеток. В отличие от случая ИЗР рыжих полёвок в Ильменском заповеднике молодняк, родившийся зимой 2010 г., успешно выжил и активно участвовал в репродукции. Численность грызунов, рассчитанная по результатам ежемесячных отловов (6 туров), формировалась за счёт

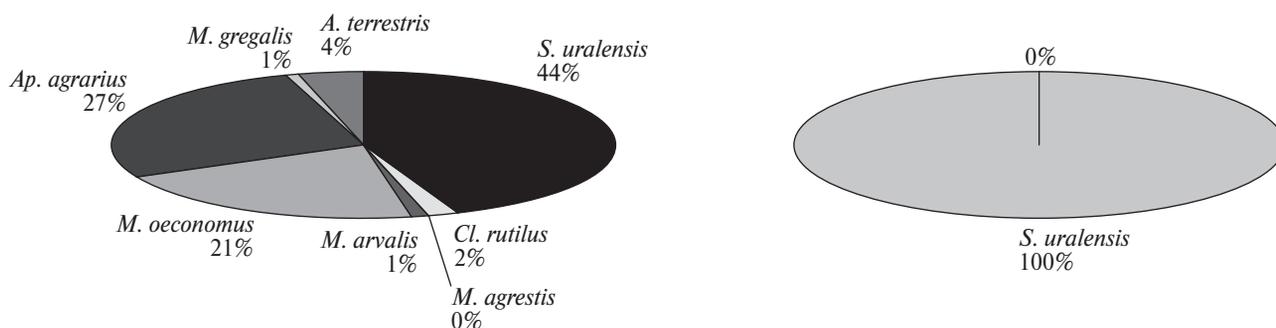


Рис. 1. Состав сообщества цикломорфных млекопитающих Восточно-Уральского радиационного заповедника до и после засухи 2010 г.

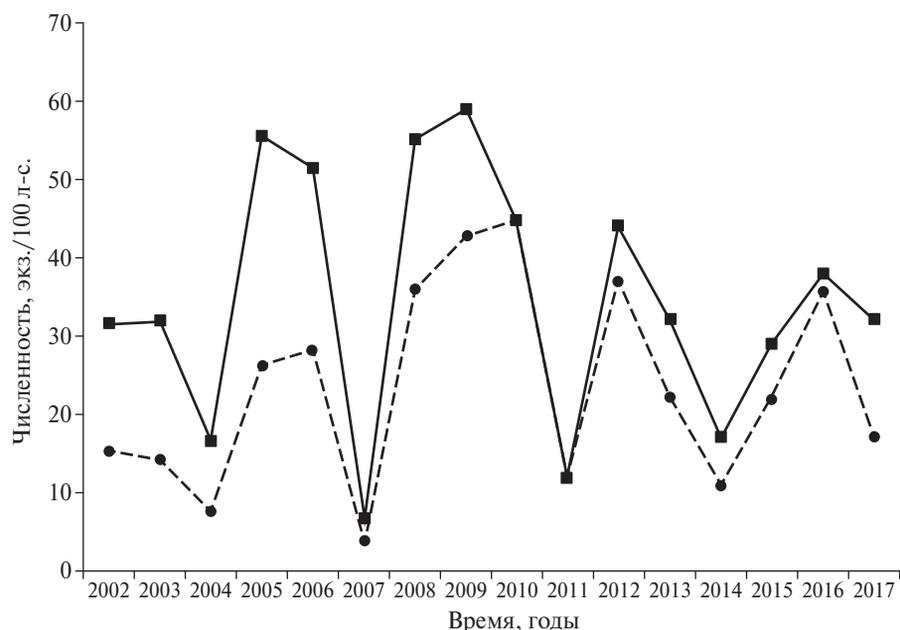


Рис. 2. Среднегодовая численность цикломорфных млекопитающих в зоне ВУРС (2002–2017 гг.). Сплошная линия — грызуны, пунктирная — *S. uralensis*.

S. uralensis и составила 45 особей/100 л-с., рекордный сезонный пик зарегистрировали в сентябре — 65 особей/100 л-с.

Анализ демографической и половой структур *S. uralensis* по данным летних выборок, когда в популяции присутствуют все группировки животных, выявил наличие возрастного кросса [8], суть которого состоит в формировании пар из особей разных поколений и функциональных группировок. Зимовавшие самцы спаривались с зимовавшими самками и рождёнными в феврале самками-сеголетками, поскольку, как известно, взрослые самцы в силу поведенческого доминирования всегда имеют преимущество перед молодыми. Летом доля зимовавших самок была низкой вследствие их ранней гибели, но регистрировалась высокая доля созревших самок-сеголеток. Самцы-сеголетки весенних когорт не размножались, о чём свидетельствовали морфологические признаки. Численное доминирование зимовавших самцов и одновременная гибель зимовавших самцов и самок блокировали половое созревание самцов-сеголеток, что привело к возрастному кроссу, следствием которого явилось увеличение генетической гетерогенности популяции [8, 13].

Результаты ретроспективного анализа многолетних материалов показали, что весенние отловы состояли из зимовавших мышей до 2010 г., первые сеголетки ловились только в мае. Другие виды грызунов (рис. 1), как правило, отмечались с середины лета. В последующий период, вплоть до 2017 г.,

на разных фазах динамики численности (рис. 2) в апрельских уловах ежегодно присутствовали рождённые зимой (февраль) сеголетки, часть которых была на ранних сроках беременности. Общая доля таких зверьков за период 2010–2017 гг. составила 21%. Интерьерные показатели сеголеток соответствовали таковым зимовавших. У всех сеголеток имелся тимус, у самок были утолщены матки или была беременность. У зимовавших особей тимус отсутствовал. У зимовавших самок наряду с эмбрионами на разных стадиях развития (вторая беременность) в матке присутствовали плацентарные пятна — следы первой беременности. Вероятный срок беременности соответствовал 13–14-му дню, когда эмбрион и плацента становятся хорошо различимыми сквозь стенку матки [14]. Даты рождения сеголеток, рассчитанные с учётом степени стёртости зубов [10], пришлись на середину февраля, зачатие произошло в конце января (беременность у грызунов — 21 день). Половое созревание самцов определяется продолжительностью процесса сперматогенеза, который у грызунов длится $31,0 \pm 0,7$ дня [15]. Следовательно, созревание мышей началось в январе. Дальнейшая судьба родившегося зимой молодняка обычно определяется погодными-климатическими условиями, которые, как показали наши исследования, часто оказываются критическими для *S. uralensis* (возврат холодов в апреле–мае, резкие перепады температур и ночные заморозки в июне) и приводят к гибели зверьков первых когорт.

Таким образом, тестируемая нами гипотеза подтверждается оригинальными материалами, полученными в лесостепной зоне Южного Урала. В засушливый 2010 г. мы впервые зарегистрировали феномен ИЗР в популяции *S. uralensis*. В последующие годы ИЗР мышей становится обычным явлением, что является ярким климатическим паттерном. В условиях экстремизации среды (засуха) у *S. uralensis* как экологически пластичного вида, исторически преадаптированного к аридизации климата [7], реализовались такие популяционные механизмы, как возрастной кросс и ИЗР, направленные на увеличение численности и гетерогенности популяции за счёт трансгенерационной передачи генетической информации [13]. Экстремальная засуха привела к быстрой перестройке сообщества грызунов (сокращению видового состава), индуцировала подснежное размножение *S. uralensis*, что способствовало увеличению численности вида в лесостепной зоне Урала. На примере разных ландшафтно-географических зон и разных видов за достаточно короткий период времени зарегистрированы изменения в стратегии функционирования популяций — то, что ещё недавно считалось редким феноменом, становится достаточно обычным явлением.

Источники финансирования. Работа выполнена в рамках Государственного задания ИЭРиЖ УрО РАН, а также частично поддержана Комплексной программой УрО РАН (проекты № 18–4–4–9, 18–4–4–28).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Никифоров Л.П. // Зоол. журн. 1956. Т. 35. В. 3. С. 464–466.
2. Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. // Экология. 2014. № 6. С. 428–438.
3. Zejda J. // Zool. Listy. 1971. V. 20. № 3. P. 229–245.
4. Krebs C.J. // Oikos. 1988. V. 52. P. 143–149.
5. Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. Циклы леммингов и полевков на Севере. Магадан: Наука, 2004. 150 с.
6. Оленев Г.В. // Экология. 2009. № 2. С. 103–115.
7. Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В. // Экология. 2015. № 4. С. 265–271.
8. Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. // Экология. 2016. № 5. С. 375–381.
9. Горчаковский П.Л. Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. С. 211–262.
10. Колчева Н.Е. // Вестн. ОГУ. 2009. Спец. вып. Ч. I. С. 77–80.
11. Шмакин А.Б., Чернавская М.М., Попова В.В. // Изв. РАН. Сер. географ. 2013. № 6. С. 59–75.
12. Barriopedro D., Fischer E.M., Luterbacher J., et al. // Science. 2011. V. 332. № 6026. P. 220–224.
13. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. // ДАН. 2012. Т. 443. № 1. С. 136–138.
14. Ozdzenski W., Mystkowska E. // Acta Ther. 1976. V. 21. № 12. P. 279–286.
15. Grocock C.A., Clarke J.R. // J. Reprod. Fert. 1976. V. 47. P. 133–135.

WINTER REPRODUCTION OF CYCLOMORPHIC MAMMALS: FROM A CASE TO THE PHENOMENON

E. B. Grigorkina, G. V. Olenev, Corresponding Member of the RAS N. G. Smirnov

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,
Ekaterinburg, Russian Federation*

Received September 1, 2018

In 2010 (a year of drought), the true winter breeding (TWB) of the pygmy wood mouse (*S. uralensis*) was first recorded in the Southern Urals and confirmed by the morphological parameters and age markers. The young born in winter fulfilled successfully their reproductive potential under favorable climatic conditions. The true winter breeding and the age cross of animals during the year of drought promoted the maximum population growth and enhanced population genetic heterogeneity. In subsequent years, TWB of *S. uralensis* became common, which is regarded as a climatic pattern. Extreme drought rearranged the rodent community and caused TWB of *S. uralensis*, which resulted in a higher abundance of the species.

Keywords: true winter breeding, *Sylvaemus uralensis*, extreme drought, Southern Urals.