

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ НА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ПЕРИФЕРИИ ВИДОВОГО АРЕАЛА

© 2020 г. И. В. Задубровская^{a, b}, П. А. Задубровский^a, Е. А. Новиков^{a, c, *}

^aИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Россия 630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

^bНовосибирский государственный педагогический университет, Россия 630126 Новосибирск, ул. Вилюйская, 28

^cНовосибирский государственный аграрный университет, Россия 630039 Новосибирск, ул. Добролюбова, 160

*e-mail: eug_nov@ngs.ru

Поступила в редакцию 19.12.2018 г.

После доработки 20.04.2019 г.

Принята к публикации 20.05.2019 г.

Обитание популяции на периферии видového ареала приводит к увеличению естественной смертности животных, что в свою очередь сказывается на характере популяционной динамики и репродуктивном потенциале особей. Однако закономерности изменчивости репродуктивных характеристик в экологических градиентах до сих пор не ясны. Анализ возраста вступления в размножение, сроков беременности и темпов постнатального развития у содержащихся в лаборатории репродуктивных пар обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) показал, что в популяции, обитающей на северо-восточной периферии ареала вида (Новосибирская область), эти сроки отличны от популяции из оптимума ареала.

Ключевые слова: подземные грызуны, обыкновенная слепушонка, онтогенез, репродуктивные характеристики

DOI: 10.31857/S036705972001014X

Современная эколого-эволюционная теория предполагает наличие компромиссных отношений в распределении ресурсов между размножением и соматическими функциями организма, выражающихся, в частности, в коррелятивной зависимости между продолжительностью различных этапов онтогенеза животных. Для разных таксонов позвоночных животных известно существование положительной корреляции между возрастом достижения половой зрелости и продолжительностью репродуктивно-активного периода на видовом уровне [1]. Для грызунов показано наличие коррелятивных связей между скоростью полового созревания, интенсивностью размножения и продолжительностью жизни, а также иммунореактивностью особей [2].

Помимо таксономической принадлежности, течение онтогенеза во многом определяется и особенностями среды обитания видов. В соответствии с положениями теории одноразовой сомы считается, что эволюционная тенденция к увеличению продолжительности жизни обусловлена риском гибели от случайных, не зависящих от возраста причин. Компромиссные отношения между соматическими и репродуктивными затратами выражаются в более высокой плодовитости короткоживущих видов [3]. Поэтому животные,

обитающие в хорошо защищенной среде, например древесные и летающие виды, имеют в целом более высокую продолжительность жизни и меньшую плодовитость, чем родственные наземные виды, более подверженные риску хищничества [4]. Виды, обитающие в подземной среде, живут значительно дольше филогенетически близких наземных животных [5, 6]. Так, социальные подземные грызуны семейства землекоповых (Bathyergidae) обладают уникальной для животных такого размера продолжительностью жизни – свыше 30 лет у голого землекопа и более 20 лет у других социальных видов этого семейства [5]. Репродуктивное “разделение труда”, когда в размножении участвует лишь одна пара (или небольшая полиандрическая группа), и относительно быстрое (в возрасте нескольких месяцев) половое созревание позволяют социальным подземным грызунам сочетать аномально высокую продолжительность жизни с аномальной плодовитостью [7], несмотря на свойственную представителям Hystricognatha длительную беременность и лактацию.

Значительно меньше известно об особенностях размножения других социальных подземных грызунов. Исследования, выполненные на восточной (*Ellobius tancrei*), обыкновенной и закам-

казской (*E. lutestens*) слепушонках [8–13], показывают, что по сравнению с наземными видами подсемейства Arvicolinae слепушонки отличаются более поздним половым созреванием, относительно низкой плодовитостью, продолжительными беременностью и лактацией. Продолжительность жизни слепушонок как в неволе, так и в лаборатории может достигать 6 лет [14–16].

Литературные данные о размножении обыкновенной слепушонки получены преимущественно при изучении природных популяций [11, 17]. При этом для популяций из центра ареала (Южное Зауралье) и его периферии (юг Западной Сибири) выявлены значительные межпопуляционные различия по ряду популяционно-демографических показателей, в частности по продолжительности жизни особей и доле размножающихся самок [18]. Можно предполагать, что наблюдаемая в природе изменчивость демографических показателей затрагивает и такие аспекты репродуктивной биологии, как величина выводка, масса детенышей при рождении, возраст вступления в размножение, продолжительность периода репродуктивно-активной жизни и степень выраженности репродуктивной асимметрии. В связи с тем, что большая часть жизни слепушонок проходит под землей, эти процессы остаются скрытыми от глаз исследователя, и отследить их течение, а также провести необходимые измерения можно лишь в условиях непрерывного лабораторного мониторинга. В настоящей работе приводятся результаты многолетних наблюдений за размножением обыкновенной слепушонки в условиях лаборатории. Данные получены на животных, отловленных в популяции, обитающей в северной лесостепи правобережья Оби – на крайней северо-восточной периферии видового ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Животных отлавливали в Искитимском районе Новосибирской области в долине р. Черная (54° с.ш., 83° в.д.) в октябре 2010 и 2012 гг. Для отловов использовали специализированные живоловушки конструкции Б.А. Голова [19], модифицированные Н.Г. Евдокимовым [14]. После обнаружения ходов со свежими выбросами земли в них устанавливали ловушки, которые проверяли каждые 5 мин. Всего было отловлено 153 зверька.

Слепушонок содержали в лаборатории ИСиЭЖ СО РАН в круглых клетках диаметром 60 см и высотой стенки 30 см, в качестве подстилки использовали древесные опилки, в качестве гнездового материала – вату. Зверькам регулярно предоставляли влажный корм (надземные и подземные части моркови, свеклы и одуванчиков) ad libitum и фабричные гранулированные корма, предназначенные для питания разводимых в лаборато-

рии мелких животных (Chara © Assortiment AGRO LTD).

Из отловленных животных формировали группы, состоящие из 4–6 особей с равным соотношением полов. Регистрировали время от формирования группы до рождения первого выводка, количество новорожденных детенышей, их массу, длительность межродовых интервалов каждой самки как косвенный показатель продолжительности беременности, а также количество размножающихся самок в группах. Характер статистического распределения количества выводков, приносимых самками в течение жизни, позволил получить репрезентативные выборки для оценки средних значений только для 6 первых выводков. В случае, если размножение самок в группах прекращалось раньше гибели всех самцов, время, прошедшее от рождения последнего выводка до гибели самки, рассматривали как продолжительность менопаузы.

Родившихся в лаборатории зверьков после достижения ими возраста половой зрелости, т.е. в двухмесячном возрасте, отсаживали от родителей, а затем использовали в экспериментах по оценке запаховой привлекательности особей противоположного пола в зависимости от степени родства с реципиентом. При этом у самок, влагалищная щель которых открывается именно в возрасте двух месяцев, брали мазки для определения цитологической картины. У большинства видов грызунов, а также хищных зверей их содержимое хорошо отражает циклические изменения в организме самки [20].

Для оценки ольфакторных предпочтений применяли экспериментальную установку (ольфактометр), состоящую из трех отделений (13 × 13 × 13 см каждое), последовательно соединяющихся ходами 4 × 4 см. Образцы подстилки помещали в крайние отделения ольфактометра, а тестируемую особь – в среднее. В течение 10-минутного теста регистрировали время пребывания особи в каждом из отсеков, содержащих запаховые стимулы доноров запаха [21]. Время, проведенное в отсеке с запахом, выражали в виде натурального логарифма для приведения данных к нормальному распределению.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При размножении слепушонки в условиях лаборатории сохраняется его сезонный характер: большинство родов приходилось на летние месяцы, преимущественно июль и август. В год, когда животных привезли из естественных условий в лабораторные, отмечен небольшой пик рождаемости в зимние месяцы (рис. 1).

Из 24 репродуктивных групп в 12 (50%) размножалась лишь одна самка, в 9 (37.5%) группах – две, в 3 (12.5%) – три (рис. 2). В вагинальных маз-

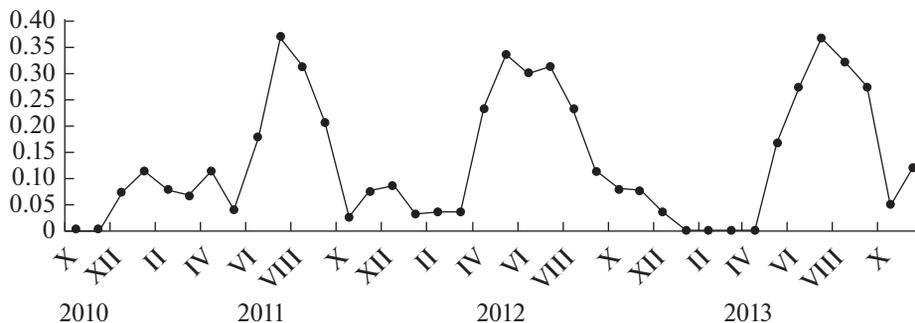


Рис. 1. Отношение количества пометов к общему числу самок в зависимости от времени рождения детенышей.

ках самок разного возраста, вне зависимости от репродуктивного опыта, как правило, наблюдали картину, характерную для фазы метаэструса. При этом размножаться самки начинали не ранее 4.5-месячного возраста.

Длительность межродовых интервалов варьировала в широких пределах (рис. 3): наименьшее число дней между родами составляло 28 дней, а наиболее частое – 30. Среднее количество выводков, приносимых самкой за все время жизни, равнялось 4.0 ± 0.4 ($n = 40$). Максимальное количество выводков, принесенных одной самкой, достигало 12, общее количество рожденных ею детенышей – 39, максимальная продолжительность периода репродуктивной активности – 27 мес. Средний вес новорожденного детеныша – 4.2 ± 0.1 г ($n = 14$).

Однофакторный дисперсионный анализ показал, что порядковый номер выводка, приносимого самкой, не оказывал статистически значимого влияния на его размер ($F_{5, 152} = 0.07$; $P > 0.05$). Медианная продолжительность пост-репродуктивного периода составляла 146 ± 26 дней, максимальная – 544 дня (рис. 4).

Предъявление животным альтернативных ольфакторных стимулов показало, что особи обоих полов значимо больше времени проводили в отсеках с запахом неродственной особи противоположного пола по сравнению с запахом братьев и сестер (t -test, $P < 0.05$ для самок и $P < 0.01$ для самцов) (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

У особей обыкновенной слепушонки, отловленных в природе и разводимых в лаборатории, сохраняется сезонный характер размножения, однако его сроки смещены по сравнению с естественными условиями: пик рождаемости из года в год приходится на летние месяцы, в то время как в природе размножение начинается в марте и практически прекращается к июню [22]. Первые пометы у зверьков, отловленных в природе в ок-

тябре 2010 г., появились в декабре–январе, т.е. через 2–3 мес. после отлова. В природе первые выводки у слепушонки появляются не раньше конца февраля [14, 23]. Можно предполагать, что десинхронизация репродуктивных циклов при перемещении слепушонок в лабораторию связана как с повышением доступности корма, так и изменениями температурного режима.

В 50% репродуктивных групп, исходно состоявших из 2–3 самок, изначально размножалась только одна из них, а другие вступали в размножение после ее гибели. Как было отмечено ранее [16], невозможность вступления в размножение одной из самок не обязательно сопровождалось прямой конкуренцией между самками. Более того, часть самок не вступала в размножение и после гибели потенциальной конкурентки. Таким образом, при содержании в лаборатории у обыкновенной слепушонки сохраняется репродуктивная асимметрия. Однако, как и в природной популя-

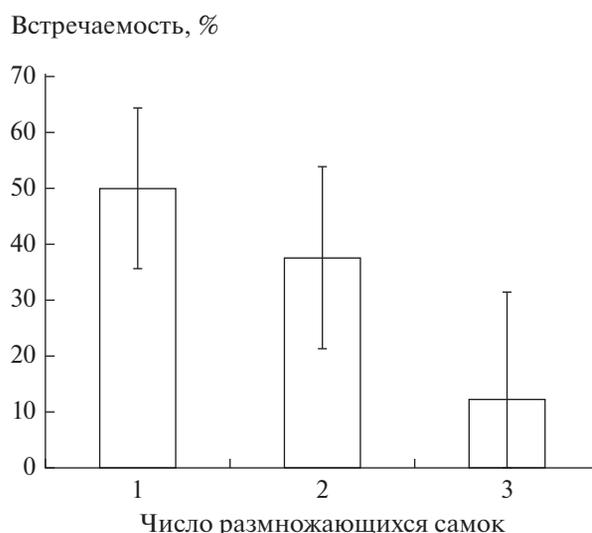


Рис. 2. Доля репродуктивных групп, в которых размножались 1, 2 и 3 самки соответственно (% ± стандартная ошибка).

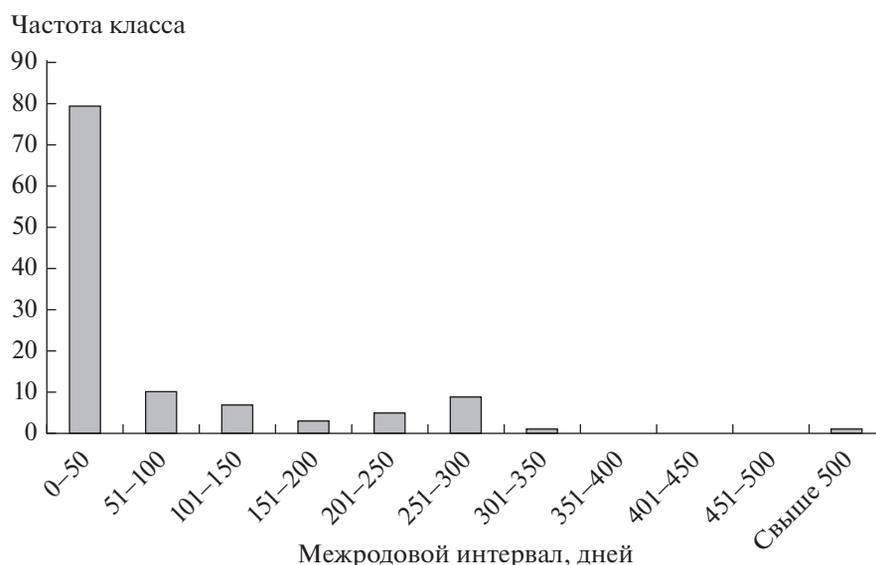


Рис. 3. Гистограмма распределения продолжительности межродовых интервалов.

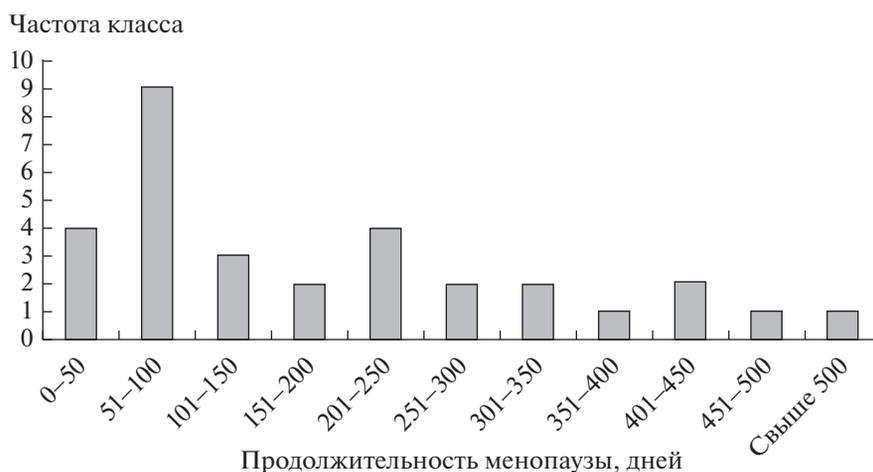


Рис. 4. Гистограмма распределения продолжительности менопаузы у самок.

ции, из которой были отловлены особи [18], она не имеет такого жесткого характера, как в популяциях из центральной части ареала вида, где в каждой семье размножается только одна самка, а остальные вступают в размножение лишь после расселения или гибели “матки” [17, 22, 24].

Репродуктивная асимметрия характерна для большинства видов социальных подземных грызунов [25]. Неразмножающиеся зверьки участвуют в фуражировке, охраняют колонии и заботятся о детях родственных особей [26–28]. Репродуктивная асимметрия может достигаться различными способами. Жесткая внутрисемейная иерархия голых землекопов (*Heterocephalus glaber*) препятствует размножению субординатных особей, но не исключает возможности инбридинга. У пескороев (роды *Criptomys* и *Fukomys*) репродук-

тивная асимметрия достигается за счет “самоограничения” — избегания скрещивания с близкородственными особями [25]. Слепушонки, содержащиеся в неволе, также предпочитают скрещиваться с неродственными особями [10]. Нами показано, что в ольфакторных тестах слепушонки обоего пола значительно больше времени проводили в отсеках с запахом неродственных особей. Однако если возможности выбора неродственного партнера нет, то зверьки способны к инбредному скрещиванию, что мы несколько раз наблюдали в группах, состоящих из членов одной семьи (неопубликованные данные).

Таким образом, имеющиеся в нашем распоряжении данные позволяют предполагать, что механизм формирования репродуктивной асимметрии у слепушонки не соответствует моделям,

предложенным для африканских землекоповых. Низкая агрессивность животных ставит под сомнение возможность контроля со стороны размножающейся самки, а отсутствие “инцест-табу” исключает возможность контроля по принципу самоограничения.

Клеточный состав вагинальных мазков не отличался у размножающихся и неразмножающихся самок и практически не менялся в течение онтогенеза. Отсутствие изменений цитологической картины вагинального мазка — достаточно редкое явление среди грызунов, однако его наблюдали и у самок родственного вида — восточной (*E. tancrei*) слепушонки [12]. Вероятно, у представителей этого рода состав влагалищных мазков не может быть показателем стадии эстрального цикла.

Возраст вступления в размножение обыкновенной слепушонки в целом относительно большой для представителей подсемейства Arvicolinae. Так, например, молодые самки из весенних пометов узкочерепной полевки способны приступить к репродукции уже в мае–июне [29, 30]. В то же время для обыкновенной слепушонки отмеченный нами возраст полового созревания и начала размножения можно считать достаточно ранним. В природных популяциях центральной части видовой ареала обыкновенные слепушонки начинают размножаться не ранее второго — третьего года жизни [17, 22, 24], однако в популяции северо-восточной периферии видовой ареала, из которой были отловлены рассматриваемые животные, отмечались случаи размножения особей-сеголеток. Возможно, более ранние сроки созревания самок из исследованной нами популяции, обитающей на периферии видовой ареала, — один из компенсаторных механизмов наряду со снижением продолжительности жизни и изменением состава семей, обеспечивающих поддержание стабильной численности популяции [18].

Е.П. Летицкая (1984) отмечает противоречивость данных о продолжительности беременности слепушонок, приводимых разными авторами, — от 20 дней до месяца. При содержании животных в неволе минимальный межродовой интервал, который можно рассматривать в качестве показателя продолжительности беременности, у восточной слепушонки (*E. tancrei*) был равен 32 дням [12], у горной слепушонки (*E. lutescens*) — 28 [13]. У обыкновенной слепушонки, судя по нашим данным, беременность длится около 30 дней. Эти же сроки указывает и Н.Г. Евдокимов [31]. Таким образом, продолжительность беременности у слепушонок оказывается значительно больше, чем у наземных полеvoчых, что является, очевидно, одной из адаптаций к подземному образу жизни. Незначительно варьируя у разных видов рода, она оказывается достаточно стабильной на внутривидовом уровне.

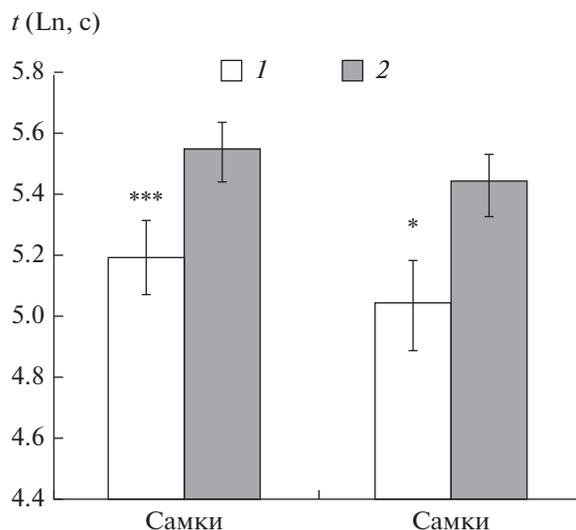


Рис. 5. Время, проведенное самцами и самками обыкновенной слепушонки на подстилке с запахом родственных (1) и неродственных (2) особей противоположного пола (натуральный логарифм). * $P < 0.01$; *** $P < 0.005$.

Наши наблюдения показывают, что у обыкновенной слепушонки, в отличие от наземных грызунов [32], количество детенышей в помете значимо не меняется с возрастом. Можно предполагать, что при наличии репродуктивной асимметрии и малой величине помета размножение не требует от слепушонок таких значительных затрат, как у наземных видов. Возможно, этим же объясняется и более продолжительная, чем у наземных видов, менопауза.

Сравнение данных, полученных при изучении лабораторных популяций слепушонок и наземных видов полеvoчых, показывает, что подземные виды имеют растянутые по времени сроки размножения, беременности, лактации и препубертатной стадии онтогенеза. Поскольку данная тенденция проявляется и у представителей семейства землекоповых, относящихся к другой филогенетической линии грызунов (Hystriocomorpha), можно предполагать, что она связана с подземным образом жизни, спецификой которого является низкая смертность животных от не связанных с возрастом причин [4, 5]. Репродуктивная асимметрия, низкая плодовитость и замедленные темпы развития у социальных подземных грызунов снижают текущие затраты ресурсов на размножение, но благодаря высокой продолжительности жизни позволяют достигать им более высокого, чем у наземных видов, общего репродуктивного выхода.

Вместе с тем сроки полового созревания, возраст вступления в размножение, сроки его начала и окончания у обыкновенной слепушонки достаточно лабильны и могут меняться в зависимости от положения популяции в ареале. Лабильность физиологических показателей является, очевид-

но, одним из факторов, позволяющих виду занимать обширный ареал и приспосабливаться к различным климатическим условиям – от северной лесостепи до полупустынь.

Работа выполнена при финансовой поддержке Федеральной программы фундаментальных научных исследований на 2013–2020 гг. (VI.51.1.6) и РФФИ (гранты № 13-04-01045, 19-04-00929).

Авторы выражают признательность за помощь в проведении данного исследования Т.В. Титовой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. De Magalhaes J.P., Costa J., Church, G.M. An analysis of the relationship between metabolism, developmental schedules, and longevity using phylogenetic independent contrasts // J. Gerontol. A Biol. Sci. Med. Sci. 2007. V. 62. P. 149–160.
2. Роговин К.А., Мошкин М.П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 4. С. 244–267.
3. Kirkwood T.B.L. Evolution of ageing // Nature. 1977. V. 270. P. 301–304.
4. Gorbunova V., Bozzella M.J., Seluanov A. Rodents for comparative aging studies: from mice to beavers // Age (Dordr). 2008. V. 30. P. 111–119.
5. Dammann P., Burda H. Senescence patterns in African mole-rats (Bathyergidae, Rodentia) // Subterranean rodents: news from underground. Begall S., Burda H., Schleich C.E. Eds. Berlin: Springer, 2007. P. 49–60.
6. Novikov E.A., Burda H. Ecological and evolutionary preconditions of extended longevity in subterranean rodents // Biol. Bull. Rev. 2013. V. 3. P. 325–333.
7. Buffenstein R. The naked mole-rat: a new long-living model for human aging research // J. Gerontol. A Biol. Sci. Med. Sci. 2005. V. 60. P. 1369–1377.
8. Летицкая Е.П. Материалы по размножению и постнатальному развитию обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 7. С. 1084–1089.
9. Якименко Л.В., Ляпунова Е.А. Цитогенетическое подтверждение принадлежности обыкновенных слепушонок из Туркмении к виду *Ellobius talpinus* S. Str. // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 6. С. 946–949.
10. Чепраков М.И., Евдокимов Н.Г., Глотов Н.В. Наследование окраски меха у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) // Генетика. 2005. Т. 41. № 11. С. 1552–1558.
11. Шевлюк Н.Н., Елина Е.Е. Биология размножения обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus*. Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2008. 128 с.
12. Smorkatcheva A. Make haste slowly: the reproductive features of the Zaisan mole-vole, *Ellobius tancrei* // 14th Rodens et Spatium International Conference on Rodent Biology. Lisbon, 2014. P. 18.
13. Kaya A., Coskun Y. Reproduction, postnatal development and social behavior of *Ellobius lutescens* Thomas, 1897 (Mammalia: Rodentia) in captivity // Turk. J. Zool. 2015. V. 39. P. 425–431.
14. Евдокимов Н.Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 2001. 144 с.
15. Anisimov V.N., Egorov M.V., Krasilshchikova M.S. et al. Effects of the mitochondria-targeted antioxidant SkQ1 on lifespan of rodents // Aging (Albany NY). 2011. V. 3. P. 1110–1119.
16. Novikov E., Kondratyuk E., Petrovski D. et al. Reproduction, aging and mortality rate in social subterranean mole voles (*Ellobius talpinus* Pall.) // Biogerontology. 2015. V. 16(6). P. 723–32.
17. Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Структура популяций обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) в Зауралье // Экология. 1993. № 5. С. 53–60.
18. Новиков Е.А., Петровский Д.В., Мошкин М.П. Особенности популяционной структуры обыкновенной слепушонки на северо-восточной периферии видового ареала // Сибирский экологич. журн. 2007. Т. 14. № 4. С. 669–676.
19. Голов Б.А. Ловушка-живоловка на слепушонку // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1954. Т. 59. Вып. 5. С. 95–96.
20. Туникова Н.В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медиздат, 1964. С. 154–191.
21. Евсиков В.И., Потанов М.А., Потанова О.Ф. Эффекты отбора по запаховым предпочтениям в инбредной линии мышей // Докл. РАН. 2001. Т. 380. № 6. С. 844–846.
22. Елина Е.Е. Эколого-морфологическая характеристика размножения обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* в степной зоне Южного Урала: Дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2006. 174 с.
23. Novikov E., Petrovski D. Seasonal phenomena in the biology of mole voles // Rodents et Spatium: 11-th International conference on rodent biology. Myshkin, 2008. Abstracts. P. 122.
24. Евдокимов Н.Г. Динамика популяционной структуры обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) // Экология. 1997. № 2. С. 108–114.
25. Jarvis J.U.M., Bennett N.C. Eusociality has evolved independently in two genera of bathyergid mole-rats – but occurs in other subterranean mammal // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1993. V. 33. Is. 4. P. 253–260.
26. Lacey E.A., Sherman P.W. Social organization of naked mole-rat colonies: evidence for a division of labor // N.Y.: Princeton University Press, 1991. P. 384–425.
27. Hayes L.D., Solomon N.G. Costs and benefits of communal rearing for female prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // Behav. Ecol. Sociobiol. 2004. V. 56. P. 585–593.
28. Silk J.B. The adaptive value of sociality in mammalian groups. Philosophical Transactions of the Royal Society // Philosophical Transactions of the Royal Society. 2007. V. 362. P. 539–559.
29. Флинт В.Е., Чугунов Ю.Д., Смирин В.М. Млекопитающие СССР. М.: Мысль, 1965. 438 с.
30. Громов И.М., Поляков И.Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки. Т. III. Вып. 8. Л.: Наука, 1977. 504 с.
31. Евдокимов Н.Г. Обыкновенная слепушонка – зимоспящий грызун? // Экология. 2002. № 1. С. 36–41.
32. Novikov E., Zadubrovskaya I., Zadubrovskiy P., Titova T. Reproduction, ageing, and longevity in two species of laboratory rodents with different life histories // Biogerontology. 2017. V. 18(5). P. 803–809.