

УДК 575.164:575.174.4:599.323.43

ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПОДДЕРЖАНИЯ ОКРАСОЧНОГО ПОЛИМОРФИЗМА В ПОПУЛЯЦИИ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES RUTILUS*) ИЗ ОКРЕСТНОСТЕЙ НОВОСИБИРСКА

© 2014 г. О.Ф. Потапова, М.А. Потапов, В.В. Панов, В.И. Евсиков

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия, e-mail: map@ngs.ru

Поступила в редакцию 23 июля 2014 г. Принята к публикации 25 августа 2014 г.

Популяция красной полевки (*Myodes rutilus*) из окрестностей новосибирского Академгородка полиморфна – часть особей имеет необычную черную окраску огузка. В экспериментальных условиях установлено, что взрослые самцы аберрантной формы превосходят стандартно окрашенных по адаптивно значимым показателям – массе тела и исследовательской активности, а также занимают более высокое положение в социальной иерархии и, обладая «оптимальным» соотношением между выраженностью миролюбивого и агрессивного поведения, более привлекательны для рецептивных самок. Все это в условиях высокой численности и напряженности социальных отношений дает селективное преимущество аберрантным самцам уже в начале сезона размножения, в результате чего они оставляют большее число потомков – носителей признака в популяции. Рожденные в ранних выводках аберрантные сеголетки рано созревают и вступают в размножение, но при этом элиминируются к осени. В разреженной популяции все указанные преимущества теряют свое значение и доля аберрантных особей не меняется в сезоне размножения. Тем самым этологические механизмы, определяющие конкурентоспособность самцов и брачные предпочтения самок, участвуют в поддержании динамичного полиморфизма по окраске шерстного покрова в популяции красной полевки.

Ключевые слова: красная полевка, исследовательская активность, социальный ранг, агрессивность, половая привлекательность, окрасочный полиморфизм, плейотропия генов окраски.

ВВЕДЕНИЕ

Во многих популяциях мелких грызунов отмечен полиморфизм по окраске шерстного покрова (Гершензон, 1946; Lidicker, 1963; Martell, 1977; Шварц, 1980; Кошкина и др., 1982; Большаков и др., 1989; Григорьев, 1989; Axenovich *et al.*, 2004; Iwasa, 2004). Поддержанию окрасочного полиморфизма у млекопитающих способствуют плейотропия и взаимные эффекты генетических систем, ответственных, с одной стороны, за окраску покровов, а с другой – за многие адаптивно значимые характеристики животных (Беляев, Евсиков, 1967; Большаков и др., 1989; Manne *et al.*, 1995; Евсиков и др., 1997, 2001; Потапов и др., 1998; Vazhan *et al.*, 1999; Вагин, 2001; Брагин и

др., 2002; Трапезов, 2008; Трапезов, Трапезова, 2009; Gulevich *et al.*, 2010; Каштанов и др., 2014). Множественная плейотропия генов окраски у млекопитающих во многом связана с общим эмбриональным происхождением из нервного гребня (нейрального креста) как меланоцитов, так и значительного пула клеток нервной и гормональной систем (Сосунов, 1999).

Исследуемая популяция красной полевки обитает в окрестностях полуторамиллионного г. Новосибирска, где подвергается значительной антропогенной нагрузке, что, впрочем, не препятствует ей, как и другим популяциям живущих здесь мелких млекопитающих, успешно поддерживать свое существование, приобретая при этом особые черты.

Ранее мы сообщали, что в ходе многолетнего мониторинга популяций мелких млекопитающих, проводимого с начала 1990-х гг. в окрестностях новосибирского Академгородка, появление в отловах особей красной полевки с необычной черной окраской огузка (области над крестцом) впервые было отмечено в 1996 г. (Потапов и др., 2011). Прежде подобной абerrации в данной местности не регистрировали (Юдин, 1969; Телегин, 1971–1973).

Признак «черное пятно на крестце» был отмечен ранее в краевых тундровых чукотских популяциях вида (Кривошеев и др., 1981а, б). Предположение авторов о том, что «идентичный» признак описан в тундровой популяции в Канаде (Martell, 1977), не оправданно. «Темный огузок» там был обусловлен тем, что концы многих остевых волос нижней части спины и огузка имели окраску «сепия» (темно-коричневая) на фоне общего осветления остальной части дорсальной области (Martell, 1977). В чукотской же тундровой популяции, как и в нашем случае, абerrантные особи характеризовались более интенсивной основной окраской мантии, а остевые волосы огузка были полностью черные – эумеланиновые (Кривошеев и др., 1981б; Потапов и др., 2011).

Первые красные полевки с нетипичной окраской отмечены в популяции из окрестностей Новосибирска в год, следующий за фазой низкой численности, когда возрастает вероятность инбридинга и, соответственно, выхода рецессивного признака в гомозиготное состояние. Отметим, что комплексный сегрегационный анализ, проведенный на основе лабораторного разведения зверьков, выявил моногенный аутосомный рецессивный контроль наследования признака «черный огузок» (Потапов и др., 2011).

В первые годы после появления в популяции нового признака абerrантными были единичные экземпляры. После следующего глубокого спада численности (1998 г.) на фоне быстрого роста численности в 1999 г. доля подобных зверьков значительно возросла и затем, в период высокой численности (вплоть до 2003 г.), составляла уже 11–16 % от общего числа исследованных особей. Очевидно, что столь быстрое накопление в популяции доли носителей абerrантного признака было опосредовано адаптивными преимуществами, приобретенными

ими благодаря плейотропным эффектам гена, определяющего окраску огузка.

Динамика доли абerrантной формы синхронизировалась с изменениями относительной численности: так, за период 1998–2010 гг. корреляция Спирмена между этими показателями составила $r_s = +0,69$, $n = 13$, $p < 0,01$. Это свидетельствует о том, что преимущества абerrантной формы проявляются при высокой популяционной плотности, а в годы низкой плотности они теряются.

В данной работе мы наблюдали за проявлением признака «черный огузок» у красной полевки; для выяснения механизмов генетического популяционного гомеостаза по признаку окраски шерсти проверяли предположение о наличии у абerrантных самцов селективных преимуществ в размножении и сопоставляли доли окрасочных форм в разных возрастных группах в годы высокой и низкой численности популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Животные, их отлов и условия содержания

Отлов животных в окрестностях новосибирского Академгородка производили в стандартные ловчие канавки и с помощью модифицированного метода «ловушко-линий» (Панов, 2001). Последний метод использовали для оценки относительной численности красной полевки исследуемой популяции как более адекватный поставленной задаче (Панов, 2010). Регистрировали окраску шерстного покрова, пол, возраст и репродуктивное состояние отловленных животных, относя их к следующим трем группам: зимовавшие особи, размножающиеся и неполовозрелые сеголетки.

Годы исследований, вошедшие в анализ, были разделены на две категории: годы с высокой относительной численностью (1999–2003, 2005, 2007 и 2010 гг.), составлявшей в среднем $6,02 \pm 0,62$ ($M \pm SEM$), $n = 8$, и годы с низкой численностью популяции (2004, 2006, 2008 и 2009 гг.) – $2,63 \pm 0,11$, $n = 4$ особей на 100 ловушко-суток ($t = 3,77$, $p = 0,004$). Исследовано 2725 особей в годы высокой численности и 1014 – в годы низкой. При этом рассмотрены доли абerrантной формы в разных возрастных группах животных.

В виварии животных содержали в стандартных условиях (постоянный фотопериод 14 С : 10 Т, температура воздуха 21 ± 2 °С) в сетчатых клетках ($27 \times 37 \times 19$ см) с пластиковыми поддонами с предоставлением подстилочного (древесные стружки) и гнездового (вата и сухая трава) материала, воды в автопоилках и комбинированного корма (Петрухин И.В., Петрухин Н.И., 1992), с природным прикормом в виде ягод, грибов, еловых шишек и др. (Юдин и др., 1979).

Репродуктивные пары содержали в подобных же условиях, наблюдая за особенностями окраски рожденных ими потомков и ее изменением с возрастом.

Масса тела самцов, поведенческие тесты и интерпретация результатов

Изучали поведение половозрелых (≥ 3 мес.) самцов разных окрасочных форм. Перед проведением поведенческих тестов животных взвешивали.

Трехминутный тест «открытое поле» проводили на круглой пластиковой нейтральной арене ($\varnothing 50$ см с высотой стенки 30 см), освещенной лампой накаливания (60 W). Регистрировали следующие показатели: время выхода из стартового центрального сектора, число пересеченных секторов в центральной и периферической зонах арены (двигательная активность), число ориентировочных «столбиков» (вертикальная активность), число замираний и актов чистки (груминга), дефекации и урикации. С помощью многомерного факторного анализа (Животовский, 1991) частот элементов поведения выделено три фактора, первый из которых интерпретирован нами как «исследовательская активность». Основную нагрузку на него дали показатели ориентировочной вертикальной (0,73) и двигательной активности в центральной (0,73) и периферической (0,75) зонах установки, а также груминг (0,36).

Десятиминутные диадные (парные) тесты проводили на подобной же круглой нейтральной арене с регистрацией для каждого из самцов частот 29 элементов поведения с последующим выделением двух главных факторов. Фактор 1 был интерпретирован как «миролюбивое поведение», в который внесли положительный вклад обнюхивания различных зон тела оппонента

(0,38–0,77), телесные контакты с ним (0,30–0,74), социальный груминг (0,67). Фактор 2 был интерпретирован как «агрессивное поведение», основной вклад в который внесли элементы агрессии: приближения к оппоненту и его преследования (0,33–0,52), атаки, бокс и драки (0,40–0,45), а также угрожающие стойки (0,81).

Кроме того, на основе регистрации проявления животными типичных поведенческих демонстраций (боковая угрожающая стойка, битье хвостом и т. п.) и агрессии (преследования, атаки, укусы), а также элементов подчиненного поведения (замирания, избегания контакта с партнером, вокализация) каждую особь относили к одному из следующих рангов: доминанты, субдоминанты 1-го порядка, субдоминанты 2-го порядка, подчиненные. Выделение четырех рангов у самцов красной полевки использовано ранее в работе О.В. Осиповой и М.А. Сербенюка (1992) и обосновано тем, что для самцов данного вида характерно формирование сложной системы иерархических отношений, как показано в работах Т.В. Кошкиной с соавт. (1972) и В.С. Громова (2008).

В серии 10-минутных тестов с предъявлением нескольким рецептивным (в состоянии эструса) самкам двух запаховых стимулов самцов (3-дневной подстилки) в установке ($33 \times 13 \times 10$ см) с тремя отсеками (центральный – стартовый) определяли относительную половую привлекательность самцов, т. е. долю тестов, где самец был «предпочитаемым», – по отношению к большему времени исследования самками его запахового стимула (Евсиков и др., 2006).

Исследованы индивидуальное поведение в «открытом поле» и масса тела 32 самцов стандартной и 45 аберрантной окраски, а также социальное поведение в парных тестах и половая привлекательность 23 самцов стандартной и 35 особей аберрантной окрасочных форм.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость экспрессии признака «черный огузок»

Наблюдение за экспрессией признака «черный огузок» при разведении животных в контролируемых условиях показало, что он проявляется в виде потемнения всей поверх-

ности спины уже у двухдневных детенышей. С возрастом темноокрашенная зона уменьшается и к недельному возрасту уже выглядит как типичный «черный огузок» (рис. 1, а).

Площадь «черного огузка» у взрослых особей изменчива и достигает 1/3–1/2 (и более) поверхности спины (рис. 1, б), что больше, чем в чукотской популяции, где она составляла 1/6–1/4 дорсальной части (Кривошеев и др., 1981а, б). Характерен визуально более интенсивный тон окраски остальной части «мантии» (чепрака) у абберрантных особей. У некоторых «стандартных» зверьков, предположительно гетерозиготных, отмечена промежуточная «серая» окраска огузка (рис. 1, б).

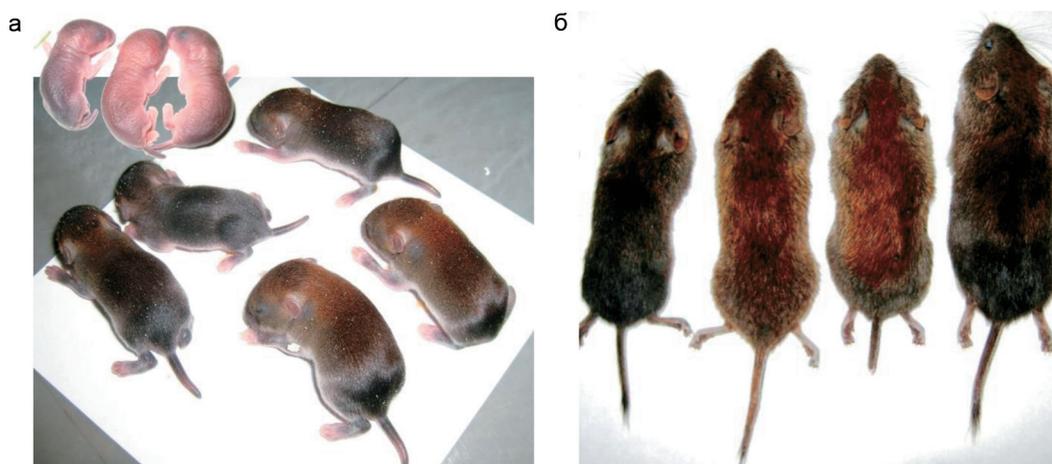


Рис. 1. Изменчивость окраски красной полевки.

а – проявление «черного огузка» у детенышей разного возраста: верхний ряд – 2 дня (в середине – стандартная особь), средний ряд – 5 дней, нижний – 8 дней; б – окраска взрослых полевок, слева направо: абберрантная («черный огузок» > 1/2 спины), стандартная, стандартная с «серым огузком», абберрантная («черный огузок» около 1/3 спины).

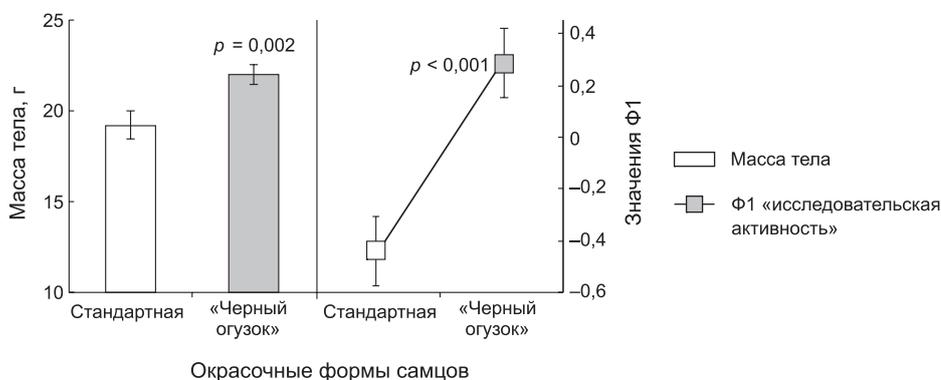


Рис. 2. Масса тела самцов разной окраски красной полевки и их исследовательская активность в тесте «открытое поле».

На этом и последующих рисунках планки погрешностей представляют ошибки средних.

го вида показана в работе Л.Б. Кравченко и Н.С. Москвитиной (2008).

Поведение самцов в диадных тестах и их привлекательность для самок

Установлено, что самцы разного ранга отличаются особенностями их социального поведения. Подчиненные и субдоминанты 2-го порядка характеризуются низкими показателями как «агрессивности», так и «миролюбия». Привлекательность таких самцов для самок также низка. Самыми привлекательными для самок оказались субдоминанты 1-го порядка со средней «агрессивностью» и самой большой выраженностью «миролюбия». Доминанты же – наиболее агрессивные особи, которые имеют низкие показатели как «миролюбия», так и привлекательности для самок (рис. 3). Таким образом, очевидно, что привлекательность самца для самок связана в большей мере с его «миролюбием», чем с его «агрессивностью».

Ранее на ряде видов грызунов нами показан такой же, как у красной полевки, нелинейный характер зависимости половой привлекательности самца от его агрессивности (Евсиков и др., 2006; Потапов и др., 2010; Потапов, Евсиков, 2011). Можно предположить, что и у других видов привлекательность самцов связана в большей мере с их миролюбием, чем с агрессивностью. Возможно, что именно миролюбивое поведение самца способствует успешности его репродуктивного взаимодействия с самками. Так, в работе Г.Г. Назаровой с соавт. (2007) на примере водяной полевки показано, что число миролюбивых знакомительных контактов со стороны самца при парном ссаживании с самкой является предиктором успешного размножения данной пары.

Важно отметить, что в распределении социальных рангов у стандартных самцов преобладают субдоминанты 2-го порядка, а у абберрантных – наиболее привлекательные для самок субдоминанты 1-го порядка (рис. 4). Отличия между окрасочными формами в распределении

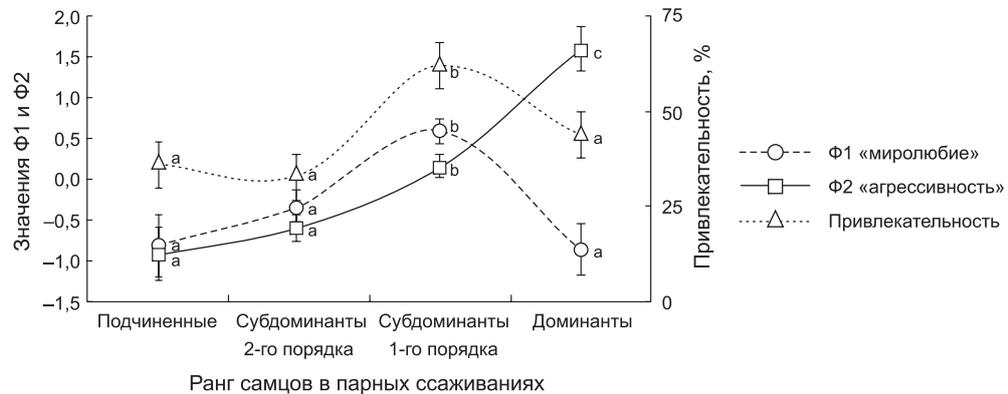


Рис. 3. Выраженность «миролюбия» и «агрессивности» и половая привлекательность самцов красной полевки разного социального ранга.

a, b, c на каждой кривой – достоверно различающиеся значения.

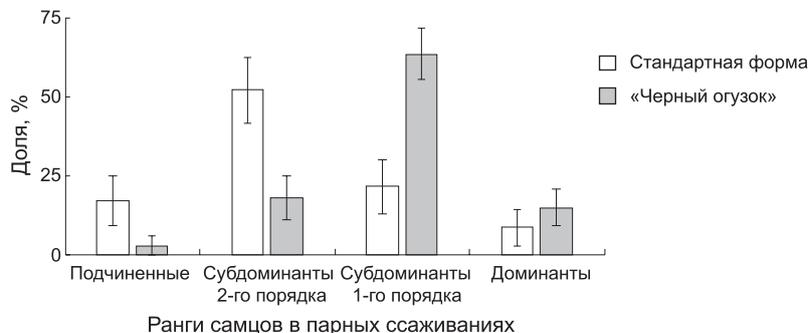


Рис. 4. Доли самцов разного социального ранга у окрасочных форм красной полевки.

рангов достоверны ($\chi^2_3 = 13,6, p = 0,004$). Таким образом, по всей видимости, именно aberrантные самцы обладают «оптимальным» сочетанием агрессивности и миролюбия и получают предпочтение рецептивных самок.

В природе при высокой численности в сезон размножения в агрегациях самцов красной полевки возникает напряженная конкуренция и формируется сложная иерархическая структура (Кошкина и др., 1972; Громов, 2008). Поэтому именно в такие годы выявленные нами преимущества aberrантных самцов могут обеспечивать им более высокий вклад в размножение и, соответственно, быстрый рост доли носителей нового признака в популяции следующего поколения. В.Г. Кривошеев с соавт. (1981а, б) также отмечали, что частота «темной морфы» возрастала именно в годы роста и пика численности и особенно к концу лета – после размножения. Можно полагать, что продолжительный период высокой численности (1999–2003 гг.) в популяции красной полевки в окрестностях Новосибирска позволил новому признаку «черный огузок» закрепиться. Однако в годы низкой численности (в разреженной популяции) иерархическая структура у самцов сглажена (Кошкина и др., 1972; Громов, 2008) и в результате aberrантные особи теряют свои указанные выше преимущества.

Доли окрасочных форм в возрастных группах при разной численности

В зоне обитания изучаемой популяции экологически оправдано существование у мышевидных грызунов двух альтернативных

«стратегий онтогенетического развития» (Оленев, 2002), суть которых можно кратко свести к следующему. Первая стратегия, характерная для ранних весенних генераций, – быстрое половое созревание и размножение в год рождения, но затем – предзимняя элиминация. Вторая стратегия, характерная для поздних летних генераций, – задержка созревания, но благополучная зимовка, а затем созревание и вступление в размножение на следующий год (Панов, 2010).

В изучаемой популяции красной полевки в годы высокой популяционной плотности доля aberrантных особей среди размножающихся сеголетков достоверно выше, чем среди зимовавших особей (рис. 5).

Поскольку зимовавшие особи представляют родительское поколение по отношению к ранним генерациям сеголетков, то, по всей видимости, этот прирост доли aberrантной формы свидетельствует о более раннем и интенсивном размножении зимовавших зверьков, несущих признак «черный огузок».

В группе неполовозрелых сеголетков, представляющих преимущественно поздние, зимующие, генерации, доля темноокрашенных зверьков снижается. Мы полагаем, что это связано с элиминацией закончивших размножение aberrантно окрашенных зимовавших и сеголетков, с одной стороны, и с поздним пополнением популяции потомками стандартно окрашенных зверьков – с другой.

В годы же низкой популяционной плотности доля «частичных меланистов» в сезоне практически не меняется (рис. 5), что свидетельствует об отсутствии различий в успешности

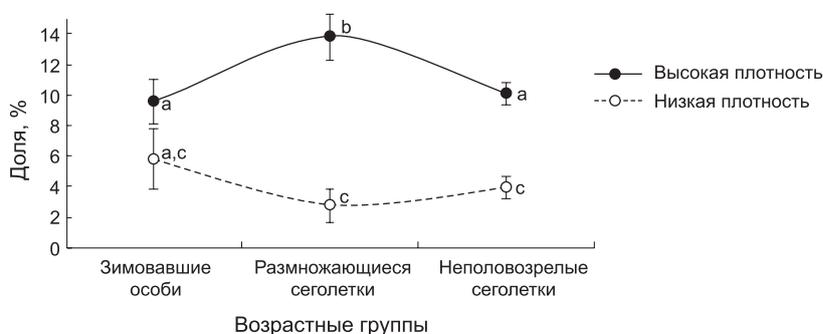


Рис. 5. Доля aberrантных особей красной полевки в разных возрастных группах в годы с разной популяционной плотностью.

a, b, c – достоверно различающиеся значения.

размножения между разными окрасочными формами.

Однако для установления степени взаимозависимости участия в размножении разных возрастных групп двух окрасочных форм с дальнейшей судьбой их потомков в естественной среде обитания требуются более детальные полевые и лабораторные исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В популяции красной полевки, обитающей в окрестностях новосибирского Академгородка, самцы аберрантной окрасочной формы «черный огузок» превосходят стандартных особей по таким адаптивно значимым показателям, как масса тела и исследовательская активность, а также занимают более высокое положение в социальной иерархии, обладая оптимальным соотношением между миролюбием и агрессивностью, и главное, пользуются «расположением» рецептивных самок. Все это дает аберрантным особям селективное преимущество, в результате чего они оставляют большее число потомков, что приводит к росту доли носителей признака в популяции в условиях высокой численности и напряженности социальных отношений. В разреженной же популяции эти преимущества теряют свое значение.

Феномен смены вектора отбора в отношении признаков окраски при разной популяционной плотности перекликается с полученными ранее данными на полиморфной циклической популяции водяной полевки. Показано, что гены, контролирующие основной тон окраски шерсти, оказывают плейотропное влияние на социальное поведение и показатели стресс-реактивности животных. Отмечено увеличение доли низкорективных черных особей в годы высокой численности, когда усиливается интенсивность агрессивных взаимодействий в популяции (Евсиков и др., 1997, 2001). Соответственно, на пике численности темноокрашенные самцы занимают более высокие социальные ранги, чем «стандартные» бурые особи. В годы же депрессии численности эти поведенческие различия между окрасочными формами нивелируются.

Важно, что изучаемая популяция красной полевки обитает в нетипичной для таежного вида

лесостепной зоне окрестностей Новосибирска, т. е. в субоптимальных условиях (Новиков и др., 2012), что роднит ее с краевыми тундровыми чукотскими популяциями. Существование в субоптимальных условиях требует выработки «защитных» популяционных механизмов, к которым можно отнести приобретение полиморфизма, способствующего увеличению генетического разнообразия и сохраняющего устойчивость популяции к неблагоприятным и нестабильным условиям.

Следует отметить, что многолетнее пребывание изучаемой популяции в условиях существенной рекреационной нагрузки обременено также ее существованием в антропоургическом очаге клещевого энцефалита, где вид является основным прокормителем преимагинальных фаз иксодовых клещей и резервуарным хозяином вируса. Немаловажно указать на установленное нами дифференцированное участие разных окрасочных форм в циркуляции вируса клещевого энцефалита в зависимости от фазы популяционной численности (Потапова и др., 2013). В проведенных ранее на этой же популяции исследованиях «миролюбивые» самцы обладали большей иммунореактивностью по сравнению с доминантами и подчиненными (Мак и др., 2002). При этом, как показано в нашей работе, доля «миролюбивых» самцов выше среди аберрантных особей.

«Возникшая» в год депрессии аберрантная форма «черный огузок» получила преимущества в условиях последовавшего затем роста и пика численности. В это время популяционный полиморфизм по окраске шерстного покрова переживал «переходную» стадию (Солбриг О., Солбриг Д., 1982), в течение которой более адаптивный в данных условиях новый аллель стал «теснить» исходный.

Само возникновение окрасочного полиморфизма обогатило генетическую изменчивость популяции и возможность ее реагирования на факторы среды, следствием чего стал беспрецедентно долгий период сохранения высокой численности красной полевки в зоне исследований (1999–2003 гг.).

В дальнейшем полиморфизм перешел в состояние «устойчивого» (сбалансированного) и поддерживался «отбором в изменчивой среде» (Солбриг О., Солбриг Д., 1982), когда разные

формы обладают разной приспособленностью в зависимости от меняющихся вне- и внутривидовых факторов. Произошло «гомеостатическое преобразование генетической структуры популяции» (Шварц, 1980). В нашем исследовании показан значимый вклад в поддержание окрасочного полиморфизма этологических механизмов, определяющих конкурентоспособность самцов и брачные предпочтения самок в условиях разной популяционной плотности.

В итоге в изучаемой популяции красной полевки сложилась динамичная полиморфная система, служащая основой поддержания генетического популяционного гомеостаза.

Благодарим Г.Г. Назарову за ценные замечания и предложения, позволившие обогатить результаты и их обсуждение.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляев Д.К., Евсиков В.И. Генетика плодовитости животных. Сообщение I. Влияние мутаций окраски меха на плодовитость норок (*Lutreola vison* Brisson) // Генетика. 1967. Т. 3. № 2. С. 21–33.
- Большаков В.Н., Евдокимов Н.Г., Мошкин М.П., Позмогова В.П. Окрасочный полиморфизм и его связь со стресс-реактивностью у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pallas) // Докл. АН СССР. 1989. Т. 308. № 2. С. 500–502.
- Брагин А.В., Рогов В.Г., Потапов М.А., Евсиков В.И. Самцы водяной полевки с белой пятнистостью меняют свой социальный ранг в присутствии самок // Докл. РАН. 2002. Т. 387. № 1. С. 125–127.
- Вагин Ю.В. Роль гена *aleutian* в онтогенезе *Mustela vison*. 3. Анализ плодовитости норок генотипов *ppAA* и *ppAa* // Биополимеры и клетка. 2001. Т. 17. № 3. С. 249–252.
- Гершензон С.М. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков *Cricetus cricetus* // Журн. общ. биологии. 1946. Т. 7. Вып. 2. С. 97–130.
- Григорьев Е.М. Мелкие млекопитающие Малой Курильской гряды. Темная форма красно-серой полевки с острова Зеленый // Докл. МОИП. Сер. Зоология и ботаника. М.: Изд-во Наука, 1989. С. 7–11.
- Громов В.С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 581 с.
- Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П. и др. Генетико-физиологические основы популяционного гомеостаза (Гл. 16) // Водяная полевка: Образ вида (Сер. Виды фауны России и сопредельных стран). М.: Наука, 2001. С. 386–411.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потапов М.А. Генетико-экологический мониторинг циклирующей популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) на юге Западной Сибири // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1133–1143.
- Евсиков В.И., Потапов М.А., Назарова Г.Г., Потапова О.Ф. Стабилизирующая функция полового отбора в отношении агрессивности самцов у грызунов // Докл. РАН. 2006. Т. 411. № 6. С. 845–846.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Каштанов С.Н., Лазебный О.Е., Нюхалов А.П. и др. Интенсивность пигментации мехового покрова соболей (*Martes zibellina* L.) и репродуктивная способность // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2014. Т. 18. № 2. С. 245–257.
- Кошкина Т.В., Зацепин Т.С., Шефтель Б.И. Цветовые формы красной полевки на Среднем Енисее (как пример внутривидовой дифференциации) // Докл. МОИП. Сер. Зоология и ботаника. М.: Изд-во Наука, 1982. С. 16–18.
- Кошкина Т.В., Окулова Н.М., Аристова В.А. Территориальные отношения у грызунов и их роль в регуляции плотности населения // Тр. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1972. Т. 48. С. 215–237.
- Кравченко Л.Б., Москвитина Н.С. Поведенческие и физиологические особенности трех видов лесных полевок (*Clethrionomys*, Rodentia, Cricetidae) в связи с пространственной структурой их популяций // Зоол. журнал. 2008. Т. 87. № 12. С. 1509–1517.
- Кривошеев В.Г., Уманцева Н.Д., Кривошеева В.П., Цветкова А.А. Полиморфизм по окраске в популяциях красной полевки *Clethrionomys rutilus* (Rodentia, Cricetidae) на Чукотке // Зоол. журнал. 1981а. Т. 60. Вып. 6. С. 907–918.
- Кривошеев В.Г., Уманцева Н.Д., Кривошеева В.П., Цветкова А.А. Эпигенетический полиморфизм популяции и динамика численности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) на Чукотке // Размножение и численность грызунов на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981б. С. 5–26.
- Мак В.В., Панов В.В., Добротворский А.К., Мошкин М.П. Сопряженная изменчивость иммунореактивности и агрессивности у самцов красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) и полевой мыши (*Apodemus agrarius*) // Зоол. журнал. 2002. Т. 81. № 10. С. 1260–1264.
- Назарова Г.Г., Потапов М.А., Евсиков В.И. Вероятность наступления эструса и спаривания у водяной полевки *Arvicola terrestris* L. зависят от физического состояния самок, полового опыта и поведения брачных партнеров // Зоол. журнал. 2007. Т. 86. № 12. С. 1507–1512.
- Новиков Е.А., Панов В.В., Мошкин М.П. Плотностно-зависимые механизмы регуляции численности популяций красной полевки (*Myodes rutilus*) в оптимальных и субоптимальных местообитаниях юга Западной Сибири // Журн. общ. биологии. 2012. Т. 73. № 1. С. 49–58.
- Оленев Г.В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.
- Осипова О.В., Сербенюк М.А. Социальные отношения красных полевок (*Clethrionomys rutilus*) в экспериментальных условиях // Поведение и коммуникация млекопитающих. М.: Наука, 1992. С. 114–137.
- Панов В.В. Годовой цикл популяций мелких млекопита-

- ющих (на примере красной полевки) // Сообщества и популяции животных: морфологический и экологический анализ. Тр. Ин-та систематики и экологии животных СО РАН. Вып. 46. Новосибирск–Москва: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. С. 125–132.
- Панов В.В. Зимний период в жизни мелких млекопитающих юга Западной Сибири // Сиб. экол. журнал. 2001. Т. 6. С. 777–784.
- Петрухин И.В., Петрухин Н.И. Кормление домашних и декоративных животных: Справочная книга. М.: Нива России, 1992. 336 с.
- Потапов М.А., Бородин П.М., Аксенович Т.И. и др. Аберрантная окраска «черный огузок» у красной полевки (*Myodes rutilus*) из окрестностей новосибирского Академгородка // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2011. Т. 15. № 4. С. 709–719.
- Потапов М.А., Евсиков В.И. Эволюционная экология плодовитости животных: Факторы эпигамного полового отбора у грызунов // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2011. Т. 15. № 1. С. 22–34.
- Потапов М.А., Потапова О.Ф., Задубровская И.В. и др. Половая привлекательность самцов и их агрессивность у грызунов с разными системами спаривания // Сиб. экол. журнал. 2010. № 5. С. 813–818.
- Потапов М.А., Рогов В.Г., Евсиков В.И. Влияние популяционного стресса на встречаемость водяных полевок (*Arvicola terrestris* L.) с белыми отметинами // Докл. АН. 1998. Т. 358. № 5. С. 713–715.
- Потапова О.Ф., Бахвалова В.Н., Чичерина Г.С. и др. Участие аберрантной окрасочной формы красной полевки (*Myodes rutilus*) в поддержании циркуляции вируса клещевого энцефалита в антропоургическом очаге // Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии: Матер. науч. конф. Томск: Изд. дом ТГУ, 2013. С. 94.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.
- Сосунов А.А. Нервный гребень и его нейральные производные // Сорос. образоват. журнал. 1999. № 5. С. 14–21.
- Телегин В.И. Фауна лесопарка и влияние на ее формирование антропогенного фактора // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1971. № 5. Вып. 1. С. 58–66.
- Телегин В.И. Териофауна лесопарка Новосибирского научного центра // Вопросы лесопаркового хозяйства и озеленения Новосибирского научного центра. Новосибирск: ЦСБС, 1972. С. 24–41.
- Телегин В.И. Мелкие млекопитающие Приобских сосновых боров окрестностей Новосибирска // Тр. Биол. ин-та. Вып. 16. Фауна Сибири. Ч. 2. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. С. 310–319.
- Трапезов О.В. Регуляторные эффекты генов поведения и управление окрасочным формообразованием у американских норок (*Mustela vison* Schreber, 1777) // Информ. вестн. ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 63–83.
- Трапезов О.В., Трапезова Л.И. Воспроизводящая коллекция окрасочных генотипов американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) на экспериментальной звероферме Института цитологии и генетики СО РАН // Информ. вестн. ВОГиС. 2009. Т. 13. № 3. С. 554–570.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 280 с.
- Юдин Б.С. Комплексы насекомоядных млекопитающих в ландшафтах Новосибирской области // Биологическое районирование Новосибирской области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1969. С. 131–143.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука, 1979. 296 с.
- Axenovich T.I., D'Andrea P.S., Fernandes F. *et al.* Inheritance of white head spotting in natural populations of South American water rat (*Nectomys squamipes* Rodentia: Sigmodontinae) // J. Hered. 2004. V. 95. No. 1. P. 76–80.
- Bazhan N.M., Yakovleva T.V., Makarova E.N. Agouti locus may influence reproduction under food deprivation in the water vole (*Arvicola terrestris*) // J. Exp. Zool. 1999. V. 283. No. 6. P. 573–579.
- Gulevich R.G., Plyusnina I.Z., Prasolova L.A. *et al.* White spotting in Norway rats selected for tame behavior // J. Zool. 2010. V. 280. Iss. 3. P. 264–270.
- Iwasa M.A. A note on aberrant pelage colors in a wild population of the gray red-backed vole *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* in Hokkaido // Mammal Study. 2004. V. 29. P. 93–95.
- Lidicker W.Z., Jr. The genetics of a naturally occurring coat-color mutation in the California vole // Evolution. 1963. V. 17. P. 340–346.
- Manne J., Argeson A.C., Siracusa L.D. Mechanisms for the pleiotropic effects of the agouti gene // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1995. V. 92. P. 4721–4724.
- Martell A.M. Incidence of the dark color phase in tundra and taiga populations of Northern red-backed voles *Clethrionomys rutilus* // Canad. Field-Natur. 1977. V. 91. No. 2. P. 173–175.

**ETHOLOGICAL MECHANISMS OF THE MAINTENANCE
OF COAT COLOR POLYMORPHISM IN THE POPULATION
OF THE NORTHERN RED-BACKED VOLE (*MYODES RUTILUS*)
ROUND NOVOSIBIRSK**

O.F. Potapova, M.A. Potapov, V.V. Panov, V.I. Evsikov

Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia,
e-mail: map@ngs.ru

Summary

The population of the Northern red-backed vole (*Myodes rutilus*) from the vicinity of Novosibirsk is polymorphic for coat coloration. Some of its individuals possess an unusual black color of rump. Experimental studies have shown that mature males with the aberrant coloration outperform standard males in such adaptive characteristics as body mass and exploratory activity, rank higher in social hierarchy, have an optimal balance between amicability and aggressiveness, and are more attractive for receptive females. All these features give the aberrant males an advantage at high population density and intensity of social competition as early as the beginning of the mating season. As a result, they produce more offspring, and the proportion of the aberrant individuals increases. However, the early-born aberrant progeny also early matures and starts its reproduction, thus, it is eliminated in the autumn. In a sparser population, the aforementioned advantages are less significant, and the proportion of the aberrant form remains unchanged by the end of the reproductive season. Thus, the ethological mechanisms determining male competitive capacity and female mating preferences contribute in the maintenance of the dynamic coat-color polymorphism in the Northern red-backed vole population.

Key words: red-backed vole (*Myodes rutilus*), exploratory activity, social rank, aggressiveness, sexual attractiveness, coat-color polymorphism, pleiotropy of coloration genes.