

## I. Введение

Размерный половой диморфизм – одна из самых распространённых форм полового диморфизма — широко представлен в природе, и понимание его причин является одной из важных вопросов эволюционной биологии. Филогенетическое развитие различий в размерах полов происходит под воздействием полового отбора, отбора самок по плодовитости (Andersson 1994) и разделения этологических ниш самцов и самок (Hedrick & Temeles, 1989; Shine, 1989). Отбором по плодовитости, как правило, объясняют факт, что в большинстве таксонов животных, размножающихся половым путём, самки крупнее самцов. Однако, класс *mammalia* демонстрирует противоположную тенденцию: в 45% видов млекопитающих самцы крупнее самок на 10% и более (Lindenfors et al., 2007), и хотя видов с обратным соотношением немало (Ralls, 1976), они скорее исключение из правила. Размерный половой диморфизм в ходе онтогенеза животного может развиваться разными путями и являться эффектом различий между полами в скорости роста, как постнатального, так и пренатального, то есть, разницы в размерах полов при рождении, а так же продолжительности периода роста (McNamara 1995, Cheverud et al. 1992). В целом эволюция полового диморфизма у вида определяется балансом между реализацией стабильной генетически заложенной программы развития для обоих полов с одной стороны и различных эволюционных давлений на самцов и самок на разных этапах жизни с другой (Badyaev, 2002), следовательно, для понимания причин образования и поддержания у вида размерного полового диморфизма необходимо рассматривать его развитие в течение жизни, а не только конечный результат.

Прекрасной группой для изучения размерного полового диморфизма и его эволюции являются полёвки (*Arvicolinae*) благодаря разнообразию его проявлений, а также экологических ниш и систем спаривания, появившемуся в результате быстрой эволюционной радиации (Jaarola et al. 2004). Однако особый интерес представляет уникальный род *Ellobius* (слепушонки), — самые приспособленные к подземному образу жизни представители подсемейства. Эволюционно молодая группа, эти роющие грызуны, распространённые в аридных и семиаридных областях Евразии, являются уникальными модельными объектами, поскольку разительно отличаются социальным устройством как от представителей семейства, ведущих наземный образ жизни, так и от других подземных мышевидных грызунов.

Для *Ellobius* характерна большая продолжительность жизни (до 6 лет в природе и в неволе),

медленное размножение и постнатальное развитие, это грызуны с медленной «жизненной историей» (*E. tancrei* - Smorkatcheva, Kumaitova, Kuprina, 2015; *E. talpinus* – Елина, Щевлюк, 2011; *E. lutescens* - Kaya and Coşkun, 2015 ), - что считается следствием характерного для подземных грызунов пониженного уровня метаболизма (Ar, 1987). *E. tancrei* социальны и склонны к филопатрии, образуют семейные группы, состоящие из одной размножающейся самки, одного или нескольких размножающихся самцов и их потомства. Механизм поддержания самками монополии на размножение в семейной группе ещё не известен, но не исключено влияние на их размеры конкуренции между самками за доминирующее положение.

Слепушонки также выделяются необычным нехромосомным определением пола без участия гена Sry - черта, которую они делят среди млекопитающих лишь с рюкийской мышью *Tokudaia osimensis* (Soullier 1998). Оба пола *E. lutescens* имеют кариотип XO, а сестринские виды *E. tancrei* и *E. talpinus* - XX (Just et al 1995, 2007), однако не как детали механизма определения пола, так и влияние такой особенности на фенотипические проявления полового диморфизма остаются загадкой.

в литературе есть данные, указывающие, что в природе самки крупнее самцов у *E. Talpinus* и *E. tancrei* (Евдокимов, 2001; Давыдов, 1988) Более крупных самок можно объяснить ослаблением конкуренции между самцами как одного из ключевых факторов, обуславливающих их преобладание в размерах над самками (Ostfeld, 1990), за счёт доминирования самок в семьях и возможности полиандрии, и корреляцией плодовитости самок с их размером, показанной в исследованиях на грызунах (прим. Dobson and Michener 1995).

Хотя свидетельства о размерном половом диморфизме *E. tancrei* есть, никто прежде не рассматривал развитие молодняка этих животных в динамике в лабораторных условиях с построением индивидуальных графиков роста. Целью этого исследования является определение наличия, характера и пути развития размерного полового диморфизма *E. tancrei* в лабораторных условиях. Это знание должно способствовать пониманию различия воздействий на самцов и самок их необычной социальной организации и образа жизни.

## **II. Материалы и методы.**

Слепушонки — потомки животных, отловленных в Юго-Западном Таджикистане - содержались в виварии лаборатории экологии позвоночных Санкт-Петербургского Государственного Университета при температуре 19-22 градуса Цельсия и 16-часовом световом дне, в стеклянных террариумах 25x50x30 см, наполовину наполненных древесными

опилками. Животные получали ивовые ветви, картон и туалетную бумагу в качестве гнездового материала и корм в виде моркови, свёклы, яблок, тыквы, овса и отрубей, а так же мясное пюре в небольших количествах раз в неделю. Все особи с рождения содержались в семейных группах, состоящих из размножающейся пары самец-самка и их потомства одного или нескольких помётов. В каждом помёте, рождённом в течение исследования фиксировались количество и пол детёнышей. Измерения массы тела проводились с точностью до 0,1 г с интервалами 2-3 дня в течение первого месяца жизни, в течение 4-5 месяцев проводились замеры массы раз в неделю. Замеры длины тела проводились с точностью до 1 мм раз в 2-3 дня в течение первых 35 дней жизни. Увеличение в размерах и возрастающая активность детёнышей в более старшем возрасте затрудняли получение точных данных о длине тела живого животного.

За период с февраля 2013 г по июнь 2015 г слепушонками в лаборатории был принесён 31 помёт в 1-3 детёныша (среднее – 2,1), 66 особей, из которых 41 дожила до возраста 5-ти месяцев в родной семейной группе: 23 самки и 18 самцов.

Для каждой особи были построены графики прироста длины и массы тела за период наблюдения.

Графики прироста массы были проанализированы посредством приближения кривых роста (Ricklefs, 1967) к уравнениям трёх моделей: Вон Берталанффи [1] (von Bertalanffy, 1957), логистической [2] (Verhulst, 1838) и Гомперца [3] (Gompertz, 1825).

$$1) W(t) = W_{max} * (1 - e^{(-k*(t-T))})$$

$$2) W(t) = W_{max} / (1 + e^{(-k*(t-T))})$$

$$3) W(t) = W_{max} * e^{(-e^{(-k*(t-T))})}$$

Каждое уравнение описывает зависимость массы тела  $W$  от момента времени  $t$  и характеризуется тремя коэффициентами:

$W_{max}$  – асимптота графика кривой роста по абсциссе, ожидаемая максимальная масса.

$k$  – точка перегиба графика, момент максимальной скорости роста.

$T$  – гипотетический момент времени, в котором масса равна нулю.

Для каждой отдельной особи были вычислены коэффициенты  $W_{max}$ ,  $k$  и  $T$  по всем трём уравнениям.

Поскольку рост длины тела был отслежен за небольшой промежуток времени, применение тех же уравнений моделей роста было неоправданно. Зависимость длины от времени на графиках приняла вид, близкий к линейному, поэтому для описания прироста длины в первый месяц жизни было использовано линейное уравнение  $W(t) = A + k*t$ , где  $A$  – длина при рождении и  $k$  – скорость роста.

Полученные характеристики были сгруппированы по признаку пола в две выборки, которые были сравнены по U-критерию Манна-Уитни при помощи функции сравнения двух независимых выборок приложения STATISTICA 10.0. Статистическая значимость для всех тестов  $\alpha=0,05$ .

### III. Результаты

Длина тела детёнышей слепушонки при замерах в первые сутки жизни составила  $40,07 \pm 1,59$  мм для самцов и  $40,27 \pm 1,49$  мм для самок ( $p=0,898$ ), а масса тела  $4,09 \pm 0,58$  г для самцов и  $4,28 \pm 0,36$  г для самок ( $p=0,134$ ), различия в размерах новорожденных между полами оказались незначительны (рис. 1 и 2). Максимальная масса тела, набранная за 5 месяцев, для самок составила  $48,78 \pm 6,96$  г, самцов -  $44,875 \pm 3,92$  г (рис.3). Самки продемонстрировали больший разброс, 2 из них набрали заметно больший вес, чем остальные, превысив 60 грамм, однако, различия не оказались достаточно статистически значимыми ( $p=0,066$ ).

Сравнение кривых роста массы тела не показало значимых различий между самцами и самками ни по одному из коэффициентов всех трёх использованных уравнений. (см табл 1). Коэффициенты  $W_{max}$  во многих случаях оказались меньше наблюдаемой максимальной массы, но очень близки к значениям массы тела, при которых описано половое созревание - 30-36 г (Шубин, 1961; Зубко, Остряков, 1961). Усреднённые приблизительные линейные графики прироста длины тела оказались очень схожи (рис. 5).

### IV. Обсуждение

Выраженность размерного полового диморфизма у полёвковых грызунов тесно коррелирует со средой обитания и распределением в ней пищевых ресурсов: Для видов, живущих в открытой местности, где ресурсы распределены равномерно, характерно увеличение площади территорий, занимаемых самцами, по отношению к самкам, и тесно коррелирующее усиление различий в размерах, в то время как в средах с более редкими ресурсами чаще встречается более равномерное распределение животных в пространстве, и половой мономорфизм (García-Navas et al., 2015). Хотя *E. tancrei* – нетипичный представитель группы, среда обитания и образ жизни этого вида можно считать ярким примером, и даже крайностью, второй группы, то есть, от них можно ожидать полового мономорфизма или даже более крупных самок, чем самцов. Что подтверждают наши данные: новорожденные самцы и самки по размеру практически не отличаются, и динамика прироста массы и длины тела у молодняка примерно одинакова. В предыдущих исследованиях в этом виварии было

также отмечено, что самки и самцы не отличаются по массе тела и в момент отлучения от молока (Smorkatcheva & Kumaitova, 2013). Отсутствие различий между полами в размерах детёнышей и скорости их роста означает, что если размерный половой диморфизм у вида и проявляется, то обусловлен различной длительностью периода роста.

Не смотря на то, что U-критерий Манна-Уитни говорит о незначимости различий между самцами и самками в максимальной набранной массе, нельзя отрицать, что несколько самок набирали вес гораздо интенсивнее самцов. Это в сочетании с некоторыми различиями в участии самцов и самок в разных видах деятельности в семье (Smorkatcheva & Kumaitova, 2013) может поддерживать гипотезу о том, что самцы *E. tancrei* – более филопатричный пол, а молодым самкам более целесообразно накапливать энергию для миграции в виде жировых запасов. С другой стороны, излишний вес самок может быть отклонением, связанным с диетой, или другими сторонними факторами.

Евдокимов (2001) описывает у сестринского вида *E. talpinus* продолжение роста животных после достижения зрелости вплоть до двухлетнего возраста, и можно предположить, что к *E. tancrei* это тоже относится, что означает, что преобладание в размерах самок над самцами, вероятно, в полной мере проявляется в более старших возрастах. Для тестирования этой гипотезы потребуется исследование, охватывающее больше возрастных групп.

Другим объяснением несовпадения лабораторного исследования с литературными данными может быть пластичность проявления размерного полового диморфизма. В природе степень различия размеров самцов и самок может варьироваться между популяциями в зависимости от условий среды и в частности доступности ресурсов (Wikelski & Trillmich, 1997; Lehman et al., 2005; Amarello et al., 2010) Условия лаборатории могут изменить характер размерного полового диморфизма у животных, выросших в неволе, по сравнению и дикими (Bondrup-Nielsen and Ims, 1990). Обильное питание и сравнительно рыхлый субстрат снижают энергозатраты на рытьё и поиск пищи, что может позволять животным тратить больше энергии на построение тела.

## **V. Заключение**

У восточной слепушонки в неволе новорожденные самки и самцы не отличаются по размерам, в динамике прироста массы тела в первые 5 месяцев жизни и длины тела в первый месяц не наблюдается полового диморфизма. Данные о более крупных размерах самок могут объясняться продолжением роста и набором веса в возрасте старше 5 месяцев, или же влиянием условий содержания на рост животных, а следовательно, и на проявление размерного полового диморфизма. Более доскональные исследования, принимающие во

внимание больше факторов среды, должны в дальнейшем пролить свет на этот вопрос.

## VI. Использованная литература

1. Давыдов Г.С. 1988. Фауна Таджикской ССР. Млекопитающие (грызуны). Т. 20, ч. 3. Душанбе: Дониш: 315 с.
2. Елина Е.Е., Шевлюк Н.Н. 2011. Сравнительная характеристика особенностей биологии репродукции обыкновенной слепушонки. Вестник ОГУ. 2011. №17 (136). С.347-351
3. Зубко Я.П. С.И. Остряков 1961. О размножении слепушонки (*Ellobius talpinus*) на юге Украины Зоол. журн. Т.40, вып. 10. С. 1577-1579.
4. Шубин И.Г. Об экологии слепушонки в Центральном Казахстане 1961. Зоол. журн. Т. 40, вып. 10. С. 1543-1551.10. Evdokimov N. Postnatal growth and development of the northern mole vole in natural populations in the northwestern part of its range Russian Journal of Ecology September 2013, Volume 44, Issue 5, pp 387–396
5. 11. Paul A. Saunders, Thomas Franco, Camille Sottas, Tangui Maurice, Guila Ganem, Frédéric Veyrunes Masculinised Behaviour of XY Females in a Mammal with Naturally Occuring Sex Reversal Chromosome Research January 2012, Volume 20, Issue 1, pp 191–199
6. 7. Gompertz, B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of live contingencies. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 115:513-585 January 2014, Volume 32, Issue 1, pp 53–61
7. Amarello, M., Nowak, E.M., Taylor, E.N., Schuett, G.W., Repp, R.A., Rosen, P.C. et al. 2010. Potential environmental influences on variation in body size and sexual size dimorphism among Arizona populations of the western diamond-backed rattlesnake (*Crotalus atrox*). J. Arid Environ. 74: 1443–1449.
8. Andersson, M.B. 1994. Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton.
9. Ar A., 1987. Physiological adaptation to underground life in mammal // Comparative Physiology of Environmental Adaptations. V. 2. 8th ESCP Conf. Strasbourg. P. 208– 221.
10. Badyaev A. 2002. Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism Trends in Ecology & Evolution , Volume 17 , Issue 8 , 369 — 378
11. Bennett NC, Jarvis JUM, Wallace DB. 1990 The relative age structure and body masses of

- complete wild-captured colonies of 2 social mole-rats, the common mole-rat, *Cryptomys hottentotus hottentotus* and the Damaraland mole-rat, *Cryptomys damarensis*. *J. Zool.* 220, 469–485.
12. Bondrup-Nielsen, S. and Ims, R.A. 1990. Reversed sexual size dimorphism in microtines: are females larger than males or are males smaller than females? *Evol. Ecol.* 4: 261-272.
  13. Cheverud, J.M. et al. 1992. Primate population studies at Polonnaruwa III. Somatometric growth in a natural population of toque macaques *Macaca sinica*. *J. Hum. Evol.* 23, 51–77
  14. Clutton-Brock TH, Hodge SJ, Spong G, Russell AF, Jordan NR, Bennett NC, Sharpe LL, Manser MB. 2006 Intrasexual competition and sexual selection in cooperative mammals. *Nature* 444, 1065–1068. (doi:10.1038/nature05386)
  15. García-Navas V., Bonnet T., Bonal R., Postma E, 2015, 'The role of fecundity and sexual selection in the evolution of size and sexual size dimorphism in New World and Old World voles (Rodentia: Arvicolinae)', *Oikos*, vol. 125, no. 9, pp. 1250-1260
  16. García-Navas, V., Bonnet, T., Bonal, R. and Postma, E. 2016, The role of fecundity and sexual selection in the evolution of size and sexual size dimorphism in New World and Old World voles (Rodentia: Arvicolinae). *Oikos*, 125: 1250–1260.
  17. Hedrick, A. & Temeles, E. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends Ecol. Evol.* 4, 136–138.
  18. Jaarola, M. et al. 2004. Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phyl. Evol.* 33: 647-663.
  19. Kaya, A., Coşkun Y. 2015. Reproduction, postnatal development, and social behavior of *Ellobius lutescens* Thomas, 1897 (Mammalia: Rodentia) in captivity. *Turk. J. Zool.* 39: 425-431.
  20. Koenig WD, Shen SF, Krakauer AH, Haydock J. 2009 Reproductive skew in avian societies. In *Reproductive skew in vertebrate societies: proximate and ultimate causes* (eds R Hager, CB Jones), pp. 227–264. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
  21. LARTER, Nicholas C.; NAGY, John A.; BARTAREAU, Tad M.. Growth in Skull Length and Width of the Arctic Wolf: Comparison of Models and Ontogeny of Sexual Size Dimorphism. *ARCTIC*, [S.l.], v. 65, n. 2, p. 207–213, june 2012. ISSN 1923-1245.
  22. Lehman, S.M., Mayor, M. & Wright, P.C. 2005. Ecogeographic size variations in sifakas: a test of the resource seasonality and resource quality hypotheses. *Am. J. Phys. Anthropol.* 126: 318–328.
  23. McNamara, K.J. 1995. Sexual dimorphism: the role of heterochrony in evolutionary change and heterochrony. In *Heterochrony: The Evolution of Ontogeny* (McNamara, K.J., ed.), pp.

24. Ostfeld, R.S. 1990. The ecology of territoriality in small mammals. *Trends Ecol. Evol.* 5: 411-415.
25. Ralls, K. 1976. Mammals in which females are larger than males. *Q. Rev. Biol.* 51: 245-276.
26. Rickard CA, Bennett NC. 1997 Recrudescence of sexual activity in a reproductively quiescent colony of the Damaraland mole-rat (*Cryptomys damarensis*), by the introduction of an unfamiliar and genetically unrelated male: a case of incest avoidance in ‘queenless’ colonies. *J. Zool.* 241, 185–202.
27. Ricklefs, R.E. 1967 A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology*, 48, 978–983.
28. Rubenstein DR, Lovette IJ. 2009 Reproductive skew and selection on female ornamentation in social species. *Nature* 462, 786. (doi:10.1038/nature08614)
29. Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Q. Rev. Biol.* 64, 419–461.
30. Smorkatcheva A., Kumaitova A., Kuprina K. 2015. Make haste slowly: reproduction in the Zaisan mole-vole, *Ellobius tancrei* *Canadian Journal of Zoology* - 94(3):pp. 155-162;
31. Smorkatcheva, A.& Kumaitova A. 2013 Delayed dispersal in the Zaisan mole vole (*Ellobius tancrei*): helping or extended parental investment? *Journal of Ethology*
32. Stefan Bagheri-Fam; Rajini Sreenivasan; Pascal Bernard; Kevin C. Knowler; Ryohei Sekido; Robin Lovell-Badge; Walter Just; Vincent R. Harley 2012 Sox9 gene regulation and the loss of the XY/XX sex-determining mechanism in the mole vole *Ellobius lutescens* *Chromosome Research* January, Volume 20, Issue 1, pp 191–199
33. Stephan Soullier, Catherine Hanni, Francois Catzeflis, Philippe Berta, Vincent Laudet Male sex determination in the spiny rat *Tokudaia osimensis* (Rodentia: Muridae) is not Sry dependent *Mammalian Genome* 9(7):590-2 · August 1998
34. Verhulst, P.F. 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondance mathématique et physique* 10:113-121
35. Von Bertalanffy, L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *The Quarterly Review of Biology* 32:217-231
36. Wikelski, M. & Trillmich, F. 1997. Body size and sexual size dimorphism in marine iguanas fluctuate as a result of opposing natural and sexual selection: an island comparison. *Evolution* 51: 922–936.