

УДК 599

ОПЕРЕЖАЮЩЕЕ РАЗМНОЖЕНИЕ КАК ОДИН ИЗ МЕХАНИЗМОВ РЕГУЛЯЦИИ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ЦИКЛОВ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2021 г. В. А. Вехник*

Институт экологии Волжского бассейна РАН, филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, Тольятти, Россия

*e-mail: ivavika@rambler.ru

Поступила в редакцию 02.04.2021 г.

После доработки 30.05.2021 г.

Принята к публикации 30.05.2021 г.

Одним из наиболее дискуссионных вопросов в репродуктивной биологии остается механизм опережающего размножения. Для выяснения общих закономерностей регуляции размножения млекопитающих и положения опережающего размножения в системе механизмов репродуктивной регуляции проанализированы сведения по репродуктивной биологии более 140 видов млекопитающих. Выделены четыре уровня регуляции размножения, идентифицируемых при анализе полевых и лабораторных исследований. Опережающее размножение представляет собой группу регуляционных механизмов разной природы, действующих на популяционном уровне в сообществах с периодически доступными ресурсами, приводящих к синхронизации пиков обилия пищевых ресурсов и начала самостоятельной жизни потомства.

Ключевые слова: млекопитающие, резорбция, опережающее размножение, репродуктивная регуляция

DOI: 10.31857/S0042132421060090

ВВЕДЕНИЕ

В современной экологии зависимость интенсивности размножения от обилия доступных ресурсов не вызывает сомнений (Odum, 1959). Подъем численности животных происходит обычно через определенный временной интервал в ответ на повышение флуктуирующего уровня обилия пищевых ресурсов (Ostfeld, Keesing, 2000). Однако в некоторых случаях этот период может быть элиминирован за счет ряда экологических механизмов (Wauters et al., 2008). Подобный малоизученный принцип популяционной регуляции, дискутируемый в мировом научном сообществе, известен под названием опережающее размножение (anticipatory reproduction). Впервые опережающее размножение как отдельный регуляторный механизм было описано в журнале "Science" (Boutin et al., 2006). Механизм заключается в том, что животные рожают оптимальное число потомков до фактического созревания урожая основных кормов, обеспечивая высокую выживаемость потомства в период максимального обилия пищи. Это явление было открыто в разных географических регионах у ряда видов млекопитающих: обыкновенной белки *Sciurus vulgaris* (Boutin et al., 2006), американской белки *Tamiasciurus hudsonicus* (Boutin et al., 2006), белоногого хомячка *Peromyscus leucopus* (Marcello et al., 2008),

восточного бурундука *Tamias striatus* (Bergeron et al., 2011). В то же время ряд авторов оспаривают существование опережающего размножения как особого механизма (King, 2013). Так, существует убедительное доказательство (White, 2013), что размножение невозможно без достаточного количества пищи. При этом подчеркивается, что все исследования опережающего размножения основаны на косвенных наблюдениях или математических моделях и не содержат экспериментальных исследований – при целенаправленном исследовании у обыкновенной белки в западной Финляндии опережающее размножение не было обнаружено (Selonen et al., 2015). Возражение (Boutin et al., 2013) заключается в том, что самки принимают "решение" о размножении в зависимости от остаточной репродуктивной ценности, полагаясь на триггеры из окружающей среды.

Таким образом, реальность существования явления опережающего размножения служит предметом дискуссий. Однако накопленный ряд наблюдений по нескольким видам не позволяет игнорировать существование подобного феномена. Целью данной работы стало разрешение вопроса о сущности и механизмах опережающего размножения.

Регуляция размножения млекопитающих в целом является несопоставимо менее изученной

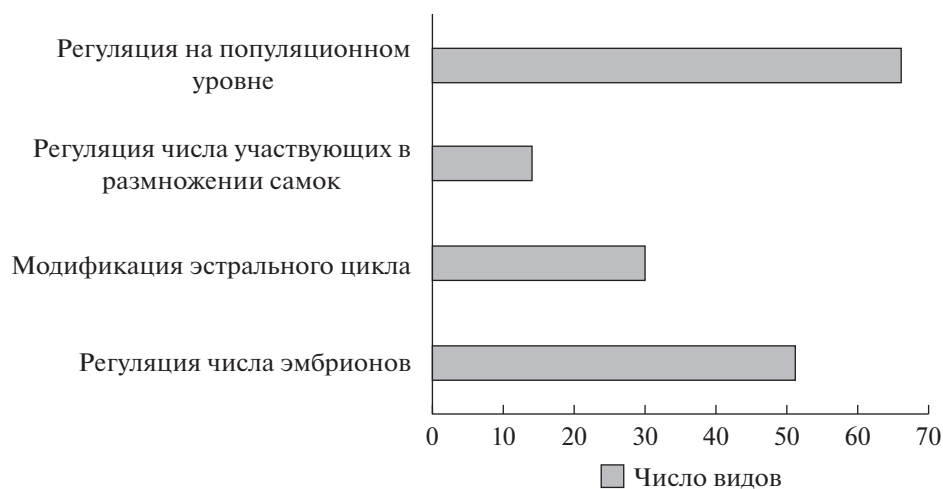


Рис. 1. Число рассмотренных в обзоре видов млекопитающих ($n = 142$) с изученными механизмами репродуктивной регуляции на разных уровнях.

проблемой, чем регуляция численности. При рассмотрении разных аспектов репродуктивной регуляции складывается противоречивая картина. Для систематизации данных по репродуктивной биологии видов, выявления общих закономерностей регуляции размножения и определения положения опережающего размножения среди других механизмов были рассмотрены примеры факторов, влияющих на интенсивность репродукции млекопитающих. Проанализированы сведения по репродуктивной биологии более 140 видов млекопитающих. Выделено четыре уровня регуляции размножения. В обзоре приведены отдельные примеры видов, у которых прослежены результаты воздействий на каждом уровне (рис. 1). Это позволяет соотнести характерные черты опережающего размножения с изученными ранее закономерностями регуляции размножения млекопитающих. Аспекты гормональных механизмов репродуктивной регуляции не рассматриваются, так как они могут действовать на разных уровнях, и, возможно, представленная система будет выглядеть совсем иначе.

УРОВНИ РЕГУЛЯЦИИ РАЗМНОЖЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

1. Регуляция числа эмбрионов влияет на число потомков в конкретном выводке самки, участвующей в размножении. Определяющими здесь служат воздействия локальных детерминант окружающей среды в период вынашивания детенышей. На самок, условно принадлежащих к одной популяции, на этом уровне могут воздействовать абсолютно разные факторы. Число потомков каждой особи в этом случае — лишь следствие совокупности воздействий локальных факторов на

конкретную самку в период вынашивания детенышей.

Наиболее распространенным механизмом регуляции числа детенышей является резорбция — рассасывание части эмбрионов в неблагоприятных условиях. Она отмечалась у подавляющего числа изученных видов млекопитающих, включая представителей отрядов Chiroptera (Bouchard et al., 2001), Rodentia (Ивантер, 1975; Лобков, 1999; Bruce, 1966; Owusu et al., 2010), Carnivora (Туманов, 2003), Artiodactyla (Слудский, 1956) и др. У верблюдовых Camelidae эмбриональная смертность часто связана с невозможностью правого рога матки к поддержанию беременности, а также с механизмами, препятствующими многоплодной беременности (Vaughan, Tibary, 2006).

Нарушения в развитии эмбрионов могут быть связаны с нарушениями в питании (Ashworth et al., 1999). Повышение содержания белка в рационе в период созревания ооцитов или во время оплодотворения снижает итоговое количество эмбрионов либо нарушает развитие некоторых из них. В то же время рост оставшихся эмбрионов ускоряется. Это было прослежено в лабораторных условиях на примере мышей *Mus musculus* (Lane, Gardner, 1994), коров *Bos taurus* (Elrod, Butler, 1993), овец *Ovis aries* (Parr et al., 1987). Непосредственное влияние на развитие оказывают яды, содержащиеся в растениях (McEvoy et al., 2001).

Рацион питания оказывает влияние на соотношение полов потомства. Хотя грызуны, как и большинство млекопитающих, склонны рожать одинаковое число самок и самок, в условиях недостатка пищи снижается число выводков с преобладанием самок. Это наблюдалось у домашней мыши *Mus musculus* (Krackow et al., 2003), золотистых хомячков *Mesocricetus auratus* (Labov et al.,

1986). Однако в других работах (Rosenfeld et al., 2003) отмечено, что у лабораторных мышей при диете с низким содержанием насыщенных жиров число самок в выводках возрастает. В целом факторами, влияющими на соотношение полов, были признаны: питание, физическое состояние, сезон, возраст начала размножения, размер выводка, вес выводка и возраст самки на настоящий момент (Rosenfeld, Roberts, 2004).

Регуляции числа потомков служат и паузы в ходе размножения, приводящие к снижению числа детенышей в определенный период времени, выявленные у более ста видов млекопитающих (Mead, 1993). Из 27 отрядов млекопитающих 9 способны к репродуктивным задержкам, включая *Diptrotodontia*, *Dasyuromorphia*, *Eulipotyphla*, *Cingulata*, *Carnivora*, *Rodentia*, *Chiroptera*, *Lagomorpha* и *Cetartiodactyla* (Orr, Zuk, 2014). Паузы в размножении происходят между спариванием и оплодотворением, оплодотворением и имплантацией эмбриона, а также в ходе развития эмбриона (Терновский, Терновская, 1994).

К первому уровню регуляции можно отнести проявления различных материнских эффектов — эпигенетических влияний родительских фенотипов на потомство. В работе (Vadyaev, 2008) приводятся четыре пути модификации развития эмбриона: прямое влияние на фенотип потомства, обеспечение дивергенции фенотипов потомства, модификация изменчивости генотипов потомства и влияние на скорость роста. Резорбцию эмбрионов можно считать одним из наиболее ярких проявлений материнских эффектов.

Широко распространена концепция влияния эмбрионального развития на здоровье и жизнедеятельность — DOHaD concept (the developmental origins of health and disease), которая выявляет влияние изменений в родительском организме на созревание гамет, раннее эмбриональное развитие, рост эмбриона и здоровье потомства. Согласно этой концепции, изменения в материнском организме в период беременности могут затрагивать несколько поколений за счет влияния на созревание гамет эмбриона, создавая программирующие эффекты (Barker et al., 1989; Fernández et al., 2014). Доказана зависимость между развитием эмбриона и здоровьем взрослых особей, при которых причины заболеваний взрослых следует искать во внутриутробном периоде или даже в течение гаметогенеза (Peters, Herbstman, 2011).

2. Модификация эстрального цикла — следующий уровень регуляции размножения. Структура эстрального, или менструального, цикла млекопитающих определяет периоды, когда самки способны принимать участие в размножении в зависимости от физиологического состояния и факторов внешней среды. Этот уровень объединяет воздействия, определяющие потенциальное число

выводков, которое может дать конкретная самка за определенный период времени при благоприятных внешних условиях.

Широко распространен триггерный эффект присутствия самца на стимуляцию эструса, доказанный для ряда видов грызунов: серой крысы *Rattus norvegicus* (Hughes, 1964), курганчиковой мыши *Mus spicilegus* (Féron, Gheusi, 2003), морских свинок *Cavia aperea* и *Galea musteloides* (Touma et al., 2001). Напротив, предъявление незнакомого самца и даже его запах могут служить стимулами к подавлению эструса, что было показано на примере лабораторных мышей (Parkes, Bruce, 1962); также могут оказывать синхронизирующий эффект на эструс самок, например, оленевого хомячка *Peromyscus maniculatus* (Bronson, Marsden, 1964). У только что спарившихся самок грызунов предъявление незнакомого самца может вызвать прерывание беременности и переход в состояние эструса — Брюс-эффект (Bruce, 1959; Eccard et al., 2017).

Социальные взаимодействия могут влиять на возраст начала репродуктивной активности самок млекопитающих. Это так называемый эффект барана, ускоряющий наступление эструса молодых животных и стимулирующий в разной степени синхронизацию эструса у домашних животных: овец (Knight, Lynch, 1980), коз *Capra hircus* (Shelton, 1960) и коров (Izard, Vandenberg, 1982). Напротив, запах самок может ингибировать наступление эструса грызунов (Bruce, 1966; Féron, Gheusi, 2003).

У ряда видов происходит послеродовой эструс, максимизирующий репродуктивный выход в течение ограниченного периода (Gilbert, 1984). При этом спаривание происходит вскоре после рождения потомства, и у самок одновременно протекают беременность и лактация (Norris, Adams, 1981; Fortun-Lamothe, Prunier, 1999; Franceschini-Zink, Millesi, 2008).

У социальных видов структура эстрального цикла самок и способность к рождению потомства могут находиться под влиянием иерархического положения особей. Например, у гиеновидной собаки *Lycaon pictus* доминирующая самка способна подавлять размножение субординантных особей, у которых сохраняется фертильность. Из-за невозможности размножения у них наблюдается ложная беременность, стимулирующая заботу о детенышах доминантной самки (Creel et al., 1997). У подземных социальных грызунов дамарского пескороя *Cryptomys damarensis* (Bennett et al., 2009) и голого землекопа *Heterocephalus glaber* (Dengler-Criss, Catania, 2009) подавляется овуляция подчиненных особей. У землекопа *Cryptomys darling* появление самца из неродственной колонии может вызвать протекание эстрального цикла у ра-

бочих самок в случае гибели королевы колонии (Herbst, Bennett, 2001).

Значительное влияние на структуру эстрального цикла млекопитающих может оказывать питание. Недостаток питательных веществ задерживает наступление эструса и повышает долю неактивных самок, что было показано на примере диких животных, в частности белоногого хомячка (Merson, Kirkpatrick, 1981), и домашних животных (Monje et al., 1983).

3. Регуляция числа участвующих в размножении самок определяет число особей, которые способны принести потомство в течение будущего репродуктивного сезона. Участие в размножении зависит как от внешних условий, так и от физического состояния конкретной особи (Евсиков, Мошкин, 1994).

Широко известно влияние массы тела самок на участие в размножении. Этот эффект подробно изучен у грызунов (Огнев, 1940; Лобков, 1999; Lee, 2001). У верблюжьих для наступления половозрелости необходимо достижение определенных показателей массы тела (Sumar, 1996; Brown, 2000).

В наиболее полной мере обобщает регуляцию размножения на этом уровне теория жизненных циклов (Williams, 1966; Stearns, 1992). Согласно этой теории, выживаемость живых организмов, количество потомков и участие в размножении разных возрастных групп не являются генетически детерминированными, а изменяются в зависимости от условий окружающей среды (Dobson, Oli, 2008). Эта теория объясняет вариации размеров живых организмов при рождении и ряд параметров жизненных циклов: скорость роста, возраст полового созревания, количество детенышей и родительский вклад, выживаемость и продолжительность жизни (Zera, Harshmann, 2001). Энергетические затраты самок на размножение, или репродуктивные платы, — один из решающих факторов для участия в размножении.

Обычно репродуктивные платы сравнительно невелики у самцов, но у самок очень высоки (Бабицкий, 2008; Laundre, Hernández, 2003). Более молодым самкам млекопитающих свойственны меньшие затраты на размножение из-за необходимости поддерживать рост (Pilastro et al., 1996; Descamps et al., 2007).

У многих видов выявлены отрицательные взаимосвязи между показателями плодовитости и продолжительности жизни, хотя они и основаны на ряде совершенно разных физиологических механизмов (Вехник, 2017; Partridge et al., 2005; Ruf et al., 2006; Robinson et al., 2012).

Исследования разных видов выявили, что у зимоспящих млекопитающих большое значение для результативности репродукции имеет периодизация размножения каждой особи. Для зимо-

спящих грызунов показано (Millesi et al., 1999; Franceschini-Zink, Millesi, 2008; Vasilieva, Tchabovsky, 2014), что в течение активного сезона начавшие размножение раньше особи достигают большего репродуктивного успеха.

4. Регуляция репродуктивного цикла популяции определяет периодичность и интенсивность размножения конкретной географической популяции. Она охватывает большинство особей в популяции, физиологические параметры которых допускают участие в размножении; в ряде случаев может обеспечивать оптимальный прирост населения с учетом будущих внешних условий. Конечно, выделение границ популяций здесь является условным — сравнение литературных данных показывает, что границы анализируемых популяций очерчены районами исследований разных авторов.

У ряда видов действуют хорошо изученные эндогенные механизмы зависимости репродуктивной активности от продолжительности светового дня (Frylestam, 1980; Bronson, Heideman, 1994; Bradshaw, Holzapfel, 2007). Для экваториальных широт была предложена теоретическая модель, объясняющая взаимосвязь между географической широтой, продолжительностью жизни и репродуктивной фоточувствительностью (Bronson, 1989). Независимо от широты местности, чувствительность к фотопериоду практически исчезает у многих пустынных и саванных видов грызунов из-за нестабильной периодичности осадков и соответствующей доступности свежей растительной пищи, например у африканской песчанки *Meriones shawi* (El-Bakry et al., 1999) и золотистой иглистой мыши *Acomys russatus* (Shanas, Haim, 2004).

Зависимость размножения от количества осадков в районе обитания была обнаружена у грызунов — сумеречной крысы *Rattus colletti* (Madsen et al., 2006) и многососковой крысы *Mastomys huberti* (Granjon et al., 2005); у зайцеобразных — дикого кролика *Oryctolagus cuniculus* (Pärer, 1977); оленей (Goss, 1983); обезьян (Wallis, 1995).

Существует несколько примеров влияния долговременных климатических изменений на периодизацию размножения млекопитающих. Так, у голубого гну *Connochaetes taurinus* из-за изменчивости количества осадков и связанных с этим колебаний кормовой базы значительная часть молодняка погибает от голода (Mduma et al., 1999). Потепление климата в Гренландии уменьшило пространственную доступность корма для мигрирующих карibu *Rangifer tarandus* (Post, Forchhammer, 2008). Миграции обычно сопряжены со способностью карibu следовать за зоной появления растительности, обеспечивающей лактирующих самок необходимыми питательными веществами. Однако вследствие потепления климата перио-

дичность появления корма меняется, и самки не успевают к ней приспособиться, поэтому репродуктивный успех карibu уменьшается. У желтобрюхого сурка *Marmota flaviventris* в Скалистых горах выход из спячки почти за 30 лет начал происходить на 38 дней раньше, однако снег в это время еще слишком глубокий для достаточного питания, поэтому размножение тормозится (Inouye et al., 2000).

Сезонность в размножении — один из самых ярких и наиболее обычных механизмов связи интенсивности размножения и доступности ресурсов (Carey, 2014). В Северном полушарии продолжительность дня определяет начало сезона размножения у большинства видов куньих (Терновский, Терновская, 1994) и медвежьих (Spady et al., 2007). Большая часть диких псовых Canidae размножаются строго сезонно в зависимости от географической широты (Asa, Valdespino, 1998). Так, псовые, живущие в Северной Америке, становятся репродуктивно активными, когда начинает возрастать длина дня, однако в Южной Америке период размножения у ряда видов начинается, когда продолжительность дня убывает (Carey, 2014). У кошачьих сезонность размножения наблюдается в умеренных широтах и отсутствует в тропиках или на экваторе (Найденко, 2019).

Однако и у близкородственных видов существуют значительные вариации репродуктивных стратегий даже внутри семейств. Так, в семействе куньих есть как несезонные полиэстральные виды, так и размножающиеся сезонно полиэстральные виды (Рожнов, 2011; Bateman et al., 2009).

Для множества видов достоверно продемонстрировано снижение темпов размножения при повышенной плотности населения. Подобные механизмы хорошо изучены (Шилов, 1977; Роговин, Мошкин, 2007; Chitty, 1960). Выявлен ряд плотностнозависимых материнских эффектов на разных стадиях популяционной динамики (Назарова, 2008). В целом, плотностнозависимые механизмы являются настолько широко распространенной парадигмой, что исследователи зачастую видят связь с плотностью там, где на самом деле действуют другие механизмы. Вопрос о том, действительно ли на динамику численности влияет непосредственно текущая плотность населения, а не внешние факторы, преимущественно обилие ресурсов, остается спорным (Fryxell et al., 1998; White, 2007).

Широко распространенное явление — зависимость размножения от урожая доступных кормов (Pucek et al., 1993; Elias et al., 2004). Так, показано (Turchin, Hanski, 1997) отсутствие циклов у полевых в южных широтах. В низких широтах продуцируется наивысшая вегетативная биомасса, и резких изменений кормовой базы не происходит.

Продолжительность вегетативного сезона уменьшается с увеличением широты и долготы, и в северных широтах периоды роста численности происходят после накопления нужного количества питательных веществ (Lane, Henttonen, 1983; White, 2011). Отмечено, что в Лапландии правильные многолетние циклы грызунов превратились практически в сезонные изменения численности в середине 1980-х гг. (Henttonen, 2018). Аналогичное изменение правильных циклов наблюдали на территории Великобритании за 20-летний период (Bierman et al., 2006). Кроме того, растения тундры влияют на популяционные циклы полевых выделением ядовитых веществ. Отдельные фенольные составляющие действуют как ингибиторы размножения (Berg, 2003).

ОПЕРЕЖАЮЩЕЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Регуляция по принципу опережающего размножения также прослеживается на уровне популяций. Это явление отмечается в сообществах с циклически повторяющимися периодами доступности пищи — пульсирующих сообществах (термин Ostfeld, Keesing, 2000) — при сопоставлении периодов появления потомства и максимального обилия пищи. Необходимое условие реализации механизма опережающего размножения — зависимость выживаемости особей от обилия основных кормов на протяжении короткого периода. При этом прослеживается корреляция рождаемости не с текущим или предшествующим, а с будущим урожаем кормов. В пользу реальности опережающего размножения говорит тот факт, что лабораторными исследованиями доказано, что грызуны во время лактации тратят больше энергии, чем во время беременности (Leshner et al., 1972).

Как отдельный регуляторный механизм, по известным нам данным, опережающее размножение авторы представляют всего у пяти видов. Впервые опережающее размножение было описано на примере красной белки в Канаде и обыкновенной белки в Бельгии и Италии. Выявлена зависимость между интенсивностью размножения видов и размером будущего урожая белой ели *Picea glauca*, сосен обыкновенной *Pinus sylvestris* и черной *Pinus nigra*, каштана *Castanea sativa*, дуба *Quercus* spp., бука *Fagus sylvatica*, граба *Carpinus betulus* и лещины *Corylus avellana* (Boutin et al., 2006). Корреляции данных параметров с урожаями предыдущих лет не выявлено. При этом предполагается наличие триггера в окружающей среде, на основе которого грызуны “предсказывают” будущий урожай кормов, определяющий выживаемость потомства. Возможным триггерным фактором авторы (Boutin et al., 2006) считают обилие молодых генеративных побегов деревьев.

Размножение восточного бурундука *Tamias striatus* происходит за несколько месяцев до созревания американского бука *Fagus grandifolia* (Bergeron et al., 2011). При этом наблюдается корреляция между урожайностью бука и числом детенышей на одну самку. Однако авторы не приводят гипотезы о каком-либо триггерном факторе, указывая лишь, что “предсказывание” происходит благодаря тому, что период спаривания бурундуков по времени предшествует периоду появления обильного урожая.

Выявлено (Marcello et al., 2008), что размножение белого хомячка определяется численностью периодических цикад *Magicicada* sp. Перед появлением цикад наблюдалось трехкратное увеличение численности грызунов за счет интенсивного размножения, при этом продолжительность периода беременности не позволяет им начинать размножение за счет питания насекомыми. Таким образом, хомячки способны “предсказывать” появление цикад и повышать темпы размножения задолго до пика их численности. Возможным триггером служит обилие личинок, спускающихся с деревьев на поверхность земли примерно за месяц до начала массового лета.

В исследовании обыкновенной белки в Альпах проверяли гипотезы как опережающего размножения, так и зависимости интенсивности размножения от текущего обилия кормов. Была выявлена корреляция годового прироста в течение летне-осеннего сезона размножения с будущим осенним урожаем. При этом в течение весеннего пика размножения рождаемость определялась преимущественно урожаем предыдущего года, однако вклад ее в общий прирост популяции был гораздо ниже (Wauters et al., 2008).

Известный пример опережающего размножения — соня-полчок *Glis glis*. Гон этих зимоспящих грызунов начинается за два–три месяца до начала обильного плодоношения основных кормов — семян деревьев. В разных частях ареала регуляция размножения вида реализуется на основе двух совершенно различных принципов. В оптимуме ареала, Центральной и Западной Европе, размножение полчка связано с наличием или отсутствием буковых орешков или желудей в широколиственных лесах — основном биотопе вида. Самцы в начале лета питаются цветками и бутонами бука, употребление которых в пищу стимулирует сперматогенез. В годы неурожая бука самцы остаются репродуктивно неактивными, так как гонады не функционируют на протяжении всего активного сезона. Спариваний не происходит, и беременность самок не наступает. Таким образом, потомство появляется только в годы обильного плодоношения бука 2–3 раза в жизни (Bieber, 1998; Fietz et al., 2005; Ruf et al., 2006). Однако вопрос о том, выполняют ли цветы и бутоны бука

триггерную функцию либо служат источником высокоэнергетических кормов, остается не решенным окончательно. Даже экспериментальные исследования дали противоположные результаты (Fietz et al., 2009; Lebl et al., 2010; Borowski et al., 2018).

В периферической популяции полчка на Жигулевской возвышенности (Среднее Поволжье) выявлена зависимость размножения вида от обилия незрелых семян дуба *Quercus robur* (Vekhnik, 2019). Механизм репродуктивной регуляции по перекрыванию временных рамок репродуктивного периода и созревания кормов сходен с другими примерами опережающего размножения. Регуляция размножения основана на массовой резорбции эмбрионов беременных самок в неурожайные годы. Ежегодно самцы репродуктивно активны и у подавляющего большинства самок наблюдается беременность. В годы низкой урожайности дуба происходит массовая резорбция эмбрионов. Таким образом, массовое размножение происходит один раз в 2–3 года. Основным фактором, влияющим на успешность вынашивания потомства, является количество незрелых желудей в питании беременных самок. В урожайные годы потомство появляется примерно за месяц до созревания желудей. В данном случае прослеживается не “предсказывание” будущего обилия ресурсов, а облигатная зависимость рождаемости от веществ, содержащихся в незрелых желудях и орехах.

Были проведены сравнительные исследования механизма опережающего размножения полчка с массовым полиэстральным видом — желтогорлой мышью *Apodemus flavicollis*. Выявлен очень сходный с опережающим размножением механизм регуляции размножения в той же местности (Vekhnik et al., 2019). Регуляция размножения вида основана на репродуктивной активности самцов при постоянном уровне активности самок. В урожайные годы пик активности самцов приходится на самое начало созревания желудей и затем постепенно спадает. К моменту опадения желудей готовые к спариванию самцы почти не встречаются. Благодаря протеканию беременности самок в период роста обилия кормов задержка между рождением сеголеток и плодоношением дуба отсутствует. В период опадения желудей — максимальной доступности основного корма — многие детеныши уже становятся самостоятельными. Механизм регуляции размножения мыши в этом случае заключается не в “предсказании” будущего урожая посредством экологических триггеров, но, как и в случае полчка, определяется зависимостью плодовитости от текущего обилия незрелых семян. Возможной причиной такой синхронизации является состав рациона, в частности, содержание липидов и жирных кислот в основных кормах. В период созревания желудей в их составе значительно увеличивается доля триацил-

глицеринов – основных составляющих жировых отложений у животных, что повышает выживаемость потомства. Кроме того, уменьшение содержания стероидов в желудях в ходе созревания может способствовать снижению репродуктивной активности самцов желтогорлой мыши в августе, несмотря на обилие пищи, поскольку растительные стероиды структурно связаны со стероидными гормонами животных.

Выявленный механизм регуляции размножения желтогорлой мыши во время осеннего пика размножения сходен с аналогичным способом репродуктивной регуляции сонь в центральном европейском секторе ареала. Однако у полчка в оптимуме ареала механизм регуляции размножения гораздо более синхронный и растянутый по времени: полчок при размножении полагается на обилие цветков и бутонов бука, в то время как начало размножения мышей приходится на начало роста желудей через полтора месяца после цветения. На периферии ареала у полчка механизм регуляции размножения как бы урезан из-за того, что цветение дуба происходит задолго до массового пробуждения сонь, вследствие чего возник такой феномен, как массовая резорбция.

Таким образом, при всех трех значительно отличающихся механизмах репродуктивной регуляции дендрофильных грызунов отсутствует задержка между появлением потомства и периодом максимального обилия кормов, а также четко прослеживается зависимость рождаемости от будущего обилия кормов в биотопах, что служит признаками опережающего размножения. Здесь прослеживается не действие какого-либо триггерного фактора, а зависимость интенсивности размножения от обилия незрелых кормов. Причем даже в случае полчка в оптимуме ареала цветы и бутоны бука, как показало одно из экспериментальных исследований, служат не триггерным фактором, а источником высокоэнергетического корма (Fietz et al., 2005).

Таким образом, опережающее размножение представляется не адаптацией конкретных популяций какого-либо вида к условиям окружающей среды, а широко распространенной синхронизацией репродуктивного цикла млекопитающих с периодичностью появления пищевых ресурсов в экосистемах. Единого механизма этой синхронизации не существует, но итогом и определяющим признаком опережающего размножения всегда будет начало самостоятельной жизни потомства в период максимального обилия пищи, что приводит к повышению выживаемости потомства. Эти выводы не совпадают как с позицией (White, 2013), отказывающей опережающему размножению в существовании как самостоятельному явлению, так и с мнением (Boutin et al., 2013), что опережающее размножение происходит в ответ

на действие триггера из окружающей среды за счет использования дополнительных резервов самками. При этом можно обозначить четкие критерии опережающего размножения, выделяющие его среди других механизмов регуляции размножения: появление потомства задолго до пика обилия ресурсов и корреляция рождаемости с будущей урожайностью основных кормов. В случае длительных периодов дефицита основного корма в экосистеме явно прослеживается адаптивное значение подобной синхронизации.

В рассмотренных примерах опережающего размножения видна определяющая роль кормовой базы в репродуктивной регуляции млекопитающих. Значение обилия ресурсов в регуляции численности популяций было рассмотрено в обзорной работе (White, 2007), доказывающей решающую роль пищевого фактора в популяционной динамике млекопитающих. В случае опережающего размножения детеныши растут в период обильного урожая, и достигается максимальная выживаемость потомства, которую автор считает “ахиллесовой пятой” в существовании популяций (White, 2008). Выживаемость потомства в случае опережающего размножения оказывается ключевым фактором, определяющим “репродуктивные решения”.

Так, у полчка в Центральной Европе зависимость участия в размножении от возраста самок прослеживается только при средних кормовых условиях. В годы неурожая основных кормов размножение практически отсутствует, а в годы обильного плодоношения бука размножаются самки всех возрастных групп, независимо от их остаточной репродуктивной ценности (Lebl et al., 2011). Наши исследования показали, что в урожайные годы участие в размножении принимали даже годовалые самки, хотя обычно их вклад в воспроизводство очень низок (Vekhnik, 2019). Видимые репродуктивные платы в урожайные годы отсутствуют как у полчка (Fietz et al., 2005), так и у обыкновенных и красных белок (Boutin et al., 2006). Таким образом, принцип опережающего размножения можно проследить только на популяционном уровне при сопоставлении репродуктивного цикла и динамики обилия ресурсов для конкретной популяции, репродуктивные ограничения при анализе участия каждой особи в размножении могут не прослеживаться.

В исследовании (Bergeron et al., 2011) выживаемость взрослых особей восточного бурундука не зависела от урожайности бука. При этом выживаемость сеголеток была снижена в неурожайные годы, но их активность была сравнительно высокой и не зависела от урожая бука. У красной белки выявлена сходная зависимость выживаемости детенышей в зимний период от урожая ели (Williams et al., 2014).

У полчка механизм опережающего размножения приводит к парадоксальной ситуации. В годы размножения выживаемость всегда ниже, чем в нерепродуктивные годы, и у самок выживаемость обычно выше, чем у самцов. Это отражается на значительных изменениях продолжительности жизни, выявленных в наших исследованиях и работах других авторов (Вехник, 2017; Ruf et al., 2006; Lebl et al., 2011).

Показано, что при синхронизации по типу опережающего размножения наблюдаются и другие репродуктивные преимущества. Так, у красной белки, размножение которой зависит от плодоношения белой ели, рождение детенышей происходит за несколько месяцев до появления урожая шишек, и к моменту обильного плодоношения размножение полностью прекращается. В урожайные годы число детенышей более, чем в два раза, выше, а доля участвующих в размножении сеголеток затем в три раза выше. Самки, затратившие больше репродуктивных усилий в урожайные годы, имели в целом больший репродуктивный успех на протяжении жизни, а также большая доля их потомков участвовала в размножении. При этом не происходит роста репродуктивных плат размножающихся самок (Hämäläinen et al., 2017).

В ряде работ описаны механизмы популяционной регуляции, по периодизации размножения животных и пиков обилия их пищевых ресурсов сходных с опережающим размножением, авторы которых не упоминают принцип опережающего размножения. Эти механизмы могут быть основаны на абсолютно разных закономерностях, однако результатом их является синхронизация роста потомства и пика обилия пищевых ресурсов.

В исследовании обыкновенной белки в Альпах (Wauters et al., 2008) проверено наличие корреляции интенсивности размножения вида как с урожаем предыдущего года, так и с урожаем текущего года. Выявлена корреляция годового прироста в течение летне-осеннего сезона размножения с будущим осенним урожаем. При этом в течение весеннего пика размножения рождаемость определялась преимущественно урожаем предыдущего года, однако вклад ее в общий прирост популяции был гораздо ниже. Авторы не классифицируют полученные результаты как опережающее размножение, а считают рост популяции в соответствии с обилием ресурсов без задержки популяционного ответа стабильной ситуацией, когда ресурсы в экосистемах производятся в течение коротких периодов максимального обилия и ведут к повышению выживаемости молодняка.

Так, у белоногого хомячка выявлена сходная зависимость размножения от обилия семян сахарного клена *Acer saccharum* (Falls et al., 2007). Потомство появляется в мае, а основной период

плодоношения приходится на сентябрь. Наибольшая доля молодых особей предшествует годам пика численности и обилия семян. При этом существует сдвиг урожайности в один год в ответ на погодные условия. Летняя температура в период формирования примордиев листьев служит предиктором урожайности на следующий год и, соответственно, успешного размножения хомячков. В результате доля молодых особей в непиковые годы выше, чем в годы максимальной численности. Авторы триггерным фактором начала размножения считают температуру воздуха, однако колебания интенсивности размножения она определять не может. Возможно, на рождаемость в этом случае оказывает влияние обилие вегетативных частей растений, служащих источником пищи.

У оленьего хомячка *Peromyscus maniculatus* на территории Канады обнаружена синхронизация размножения с суммарным плодоношением псевдотсуги Мензиса *Pseudotsuga menziesii* и западной тсуги *Tsuga heterophylla* (Gashwiler, 1979). Пик плодовитости самок наблюдался в июне-июле, за 2–3 мес. до созревания семян деревьев. У самцов схема репродуктивной активности слегка опережала сроки репродуктивного периода самок. Максимум репродуктивной активности наблюдался в мае, затем постепенно падал в июне-августе и резко прекращался в сентябре. Затем общий подъем численности происходил на следующий год. Механизм синхронизации размножения с обилием ресурсов не был объектом исследования, однако можно заключить, что в этом случае регуляция размножения происходила преимущественно за счет фертильности самок, так как их плодовитость значительно изменялась в зависимости от будущей урожайности, у самцов не обнаружено достоверных отличий в доле репродуктивно активных особей по годам.

У зайца-русака *Lepus europaeus* в Австралии наблюдаются сходные закономерности. Период обилия растительности наблюдается в сентябре-декабре, а период максимальной численности беременных самок приходится на июль, в сентябре начинается пик обилия уже лактирующих самок (Stott, Harris, 2006). При этом авторы не ставят своей задачей найти какой-либо триггерный фактор, а приводят выявленные закономерности как стабильную ситуацию.

Очень сходный с опережающим размножением регуляторный механизм обнаружен у домового мыши *Mus musculus* в Австралии (Vomford, 1987). Когда становятся доступными семена молочной спелости, мыши переключаются на питание ими и начинают размножение месяц спустя. К моменту созревания семян размножение достигает своего пика и затем начинает убывать. При этом размножение протекает асинхронно в разных биото-

пах, что подтверждает его зависимость от обилия доступной пищи. Данное исследование послужило естественным экспериментом, поскольку включало исследования на нескольких полях, обрабатываемых в разное время, что позволяло выявить зависимость репродукции от воздействия биотических либо абиотических факторов.

Роль цветов бамбука в размножении грызунов, преимущественно серой крысы, показана на территории Индии. Цветение бамбука, которое начинается в январе (при этом семена появляются в мае—июне), служит триггером для массового размножения грызунов, которые наносят огромный ущерб урожаю. Для сокращения периода размножения грызунов рекомендуется даже вырубка и сжигание бамбука в период цветения (Chakma et al., 2018).

У хищников также обнаружены сходные механизмы регуляции. Так, обыкновенная лисица *Vulpes vulpes* в лесах Швеции увеличивает репродуктивные усилия в зависимости от будущей численности добычи (Lindström, 1988). Механизмом реализации опережающего размножения в этом случае служат изменения уровня овуляции у самок в зависимости от обилия размножающихся (беременных или лактирующих) самок полевок. Динамику обилия полевок отслеживали по доле их останков в желудках отстреленных лисиц, начиная с мая проводили учеты численности полевок. Обнаружена корреляция между уровнем овуляции лисиц в конце февраля и будущей численностью полевок в мае, при этом зависимость плодовитости от физического состояния лисиц не выявлена. Предполагается (Lindström, 1988), что триггерным фактором могут служить гормоны размножения полевок, выделяющиеся только в фазе роста численности. Увеличение потребления гонадотропинов может вызывать повышение уровня аналогичных гормонов у лисиц и стимулировать овуляцию.

Аналогичные способы регуляции рождаемости можно проследить в исследованиях птиц. У ряда видов морских птиц размножение определялось преимущественно текущей доступностью корма, хотя тоже предшествовало периоду максимального обилия пищи (Shultz et al., 2009). У обыкновенной сипухи *Tyto alba* выявлена очень точная синхронизация плотности популяции с циклами численности обыкновенной полевки, причем период задержки популяционного ответа также отсутствует (Pavluvčik et al., 2015).

Похожая закономерность размножения существует у сов. Самцы мохноногого сыча *Aegolius funereus* приносят птенцам значительно больше добычи в годы низкой численности полевок, чем в годы высокой численности полевок. И число особей, добытых родителями, и их общая масса были выше в фазы низкой и растущей численности по-

левок, хотя в годы пика численности пищевая база была гораздо более обильной. Авторы предполагают (Nakkarainen, Korpimäki, 1994), что репродуктивные усилия сов достигают своего пика в фазу роста численности полевок, а не в годы максимального обилия, потому что в этом случае выживаемость потомства гораздо выше.

Одной из проблем при отнесении регуляторных механизмов конкретного вида к опережающему размножению служит возможная зависимость репродукции вида от абиотических факторов: продолжительности светового дня либо изменения температуры, служащих триггерами для начала размножения. Разделение действия факторов обилия пищи и длины фотопериода возможно при экспериментальных исследованиях, как в случае полчка (Jallageas et al., 1991), но в настоящее время проблема исследована на слишком ограниченном числе видов.

Как литературные данные, так и исследованные нами примеры подтверждают, что опережающее размножение представляет собой группу регуляторных механизмов совершенно разной природы, действующих в сообществах с периодически доступными ресурсами и приводящих к синхронизации пиков обилия пищевых ресурсов и появления детенышей. Опережающее размножение представляется не “предсказыванием” будущего урожая посредством экологических триггеров, а зависимостью рождаемости от текущего обилия пищи, следствием которой является максимальная доступность созревших кормов для уязвимого молодого поколения в переходный период к самостоятельному образу жизни.

При абсолютно разных объектах питания млекопитающих, периодичности размножения и жизненных циклах особей существование единой природы опережающего размножения представляется маловероятным. Поиск экологического триггера начала размножения, на который указывали предыдущие работы (Berger et al., 1981; Voutin et al., 2006), в этом случае становится ненужным. Опережающее размножение утрачивает свой мистический характер, но остается важным адаптационным механизмом млекопитающих.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Механизмы репродуктивной регуляции могут быть сходными у систематически далеких таксономических групп. У одного и того же вида могут одновременно реализовываться разные регуляторные механизмы на нескольких уровнях. Чем выше уровень регуляции, тем большее число особей она охватывает. Воздействие на более высоком уровне нивелирует эффекты, влияющие на более низких уровнях. Участие в размножении особи в конкретный период зависит от совокуп-

ности факторов, действующих на разных уровнях. Фактор питания имеет интегральное значение и воздействует на интенсивность размножения на всех уровнях. Опережающее размножение представляет собой группу регуляторных механизмов разной природы, действующих на популяционном уровне в сообществах с периодически доступными ресурсами, приводящих к синхронизации пиков обилия пищевых ресурсов и появления детенышей. Опережающее размножение выступает не уникальным феноменом, а закономерным регуляторным механизмом, способствующим адаптации к изменчивым кормовым условиям.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю признательность В.П. Вехнику, О.А. Розенцвет, Г.С. Розенбергу и С.В. Саксонову за помощь в проведении исследований и подготовке статьи. Благодарю анонимных рецензентов, глубоко проанализировавших рукопись и внесших значительные дополнения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования выполнены в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ, темы ИЭВБ РАН – филиала СамНЦ РАН: № АААА-А17-117112040039-7, № АААА-А17-117112040040-3.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабицкий А.Ф. Регуляция жизненного цикла крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld. 1770): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2008. 24 с.
- Вехник В.А. Соня-полчок (*Glis glis*, Gliridae, Rodentia) на периферии ареала: размеры тела и параметры жизненного цикла // Зоол. журн. 2017. Т. 96. № 5. С. 569–580.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П. Динамика и гомеостаз природных популяций животных // Сиб. экол. журн. 1994. № 4. С. 331–346.
- Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975. 242 с.
- Лобков В.А. Смертность в популяциях крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*, Rodentia, Sciuridae) Северо-Западного Причерноморья // Зоол. журн. 1999. Т. 85. № 10. С. 1247–1256.
- Назарова Г.Г. Материнское влияние на приспособленность потомков и численность популяции: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск: ИСЭЖ СО РАН, 2008. 39 с.
- Найденко С.В. Биология размножения кошачьих: механизмы увеличения репродуктивного успеха. М.: КМК, 2019. 192 с.
- Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 4. Грызуны. М.–Л.: Главнаука, 1940. 615 с.
- Роговин К.А., Мошкин М.П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих (штрихи к давно написанной картине) // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 4. С. 244–267.
- Рожнов В.В. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: КМК, 2011. 288 с.
- Слудский А.А. Кабан: экология и хозяйственное значение. Алма-Ата: АН КазССР, 1956. 182 с.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г. Экология куницеобразных. Новосибирск: Наука, 1994. 223 с.
- Туманов И.Л. Биологические особенности хищных млекопитающих России. СПб.: Наука, 2003. 448 с.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ, 1977. 212 с.
- Asa C., Valdespino C. Canid reproductive biology: an integration of proximate mechanisms and ultimate causes // Integr. Compar. Biol. 1998. V. 38. P. 251–259.
- Ashworth C.J., Beattie L., Antipatis C., Vallet J.L. Effects of pre- and post-mating feed intake on blastocyst size, secretory function and glucose metabolism in Meishan gilts // Reprod. Fertil. Dev. 1999. V. 11. P. 323–327.
- Badyaev A.V. Maternal effects as generators of evolutionary change: a reassessment // Anim. Reprod. Sci. 2008. V. 33. P. 307–323.
- Barker D.J., Osmond C., Golding J. et al. Growth in utero, blood pressure in childhood and adult life, and mortality from cardiovascular disease // Biomed. J. 1989. V. 298. P. 564–567.
- Bateman H.L., Bond J.B., Campbell M. et al. Characterization of basal seminal traits and reproductive endocrine profiles in North American river otters and Asian small-clawed otters // Zoo Biol. 2009. V. 28. P. 107–126.
- Bennett N.C., Jarvis J.U.M., Millar R.P. et al. Reproductive suppression in eusocial *Cryptomys damarensis* colonies: socially-induced infertility in females // J. Zool. 2009. V. 233. № 4. P. 617–630.
- Berg T.B. Catechin content and consumption ratio of the collared lemming // Oecologia. 2003. V. 135. P. 242–249.
- Berger P.J., Negus N.C., Sanders E.H., Gardner P.D. Chemical triggering of reproduction in *Microtus montanus* // Science (Wash. D.C.). 1981. V. 214. P. 69–70.
- Bergeron P., Réale D., Humphries M.M., Garant D. Anticipation and tracking of pulsed resources drive population dynamics in eastern chipmunks // Ecology. 2011. V. 92. P. 2027–2034.

- Bieber C.* Population dynamics, sexual activity and reproduction failure in the fat dormouse (*Myoxus glis*) // *J. Zool.* 1998. V. 244. P. 223–229.
- Bierman S.M., Fairbairn J.P., Petty S. et al.* Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis*) // *Am. Nat.* 2006. V. 167. P. 583–590.
- Bomford M.* Food and reproduction of wild house mice I. Diet and breeding seasons in various habitats on irrigated cereal farms in New South Wales Aust. // *Wildl. Res.* 1987. V. 14. P. 183–196.
- Borowski Z., Fijałkowska K., Tereba A., Tadeusiak A.* The role of food availability in life history traits and population dynamics of the edible dormouse (*Glis glis*) in pine dominated forest // *Abstr. 6th Int. Conf. Rodent Biol. Manag. and 16th Rodens et Spatium (Potsdam, 3–7 September 2018).* Potsdam, 2018. P. 110.
- Bouchard S., Zigouris J., Fenton M.B.* Autumn mating and likely reabsorption of an embryo by a hoary bat, *Lasiorus cinereus* (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Am. Midl. Nat.* 2001. V. 145. P. 210–212.
- Boutin S., McAdam A.G., Humphries M.M.* Anticipatory reproduction in squirrels can succeed in the absence of extra food // *N.Z. J. Zool.* 2013. V. 40. P. 337–339.
- Boutin S., Wauters L.A., McAdam A.G. et al.* Anticipatory reproduction and population growth in seed predators // *Science.* 2006. V. 14. P. 1928–1930.
- Bradshaw W.E., Holzapfel C.M.* Evolution of animal photoperiodism // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2007. V. 38. P. 1–25.
- Bronson F.H.* Mammalian reproductive biology. Chicago: Univ. Chicago Press, 1989. 463 p.
- Bronson F.H., Marsden H.M.* Male-induced synchrony of estrus in deer-mice // *Gen. Comp. Endocr.* 1964. V. 4. P. 634.
- Bronson F.H., Heideman P.D.* Seasonal regulation of reproduction in mammals // *The physiology of reproduction / Eds E. Knobil, J.D. Neill.* N.Y.: Raven Press, 1994. P. 1831–1872.
- Brown B.W.* A review on reproduction in South American camelids // *Anim. Reprod. Sci.* 2000. V. 58. P. 169–195.
- Bruce H.M.* An exteroceptive block to pregnancy in the mouse // *Nature.* 1959. V. 88. P. 105.
- Bruce H.M.* Smell as an exteroceptive factor // *J. Anim. Sci.* 1966. V. 25. P. 83–87.
- Carey C.* Climate change, extinction risks, and reproduction of terrestrial vertebrates // *Adv. Exp. Med. Biol.* 2014. V. 753. P. 35–54.
- Chakma N., Sarker N.J., Belmain S.R. et al.* The linkage between *Melocanna* bamboo flowering and rodent outbreaks: Chittagong Hill Tracts of Bangladesh // *Abstr. 6th Int. Conf. Rodent Biol. Manag. and 16th Rodens et Spatium (Potsdam, 3–7 September 2018).* Potsdam, 2018. P. 115.
- Chitty D.* Population processes in the vole and their relevance to general theory // *Canad. J. Zool.* 1960. V. 38. № 1. P. 99–113.
- Creel S., Creel N.M., Mills M.G.L., Monfort S.L.* Rank and reproduction in cooperatively breeding African wild dogs: behavioral and endocrine correlates // *Behav. Ecol.* 1997. V. 8. P. 298–306.
- Dengler-Criss C.M., Catania K.C.* Cessation of reproduction-related spine elongation after multiple breeding cycles in female naked mole-rats // *Anat. Rec.* 2009. V. 292. Iss. 1. P. 131–137.
- Descamps S., Boutin S., Berteaux D., Gaillard J.M.* Female red squirrels fit Williams' hypothesis of increasing reproductive effort with increasing age // *J. Anim. Ecol.* 2007. V. 76. P. 1192–1201.
- Dobson F.S., Oli M.K.* The life histories of orders of mammals: fast and slow breeding // *Curr. Sci.* 2008. V. 95. № 7. P. 862–865.
- Eccard J.A., Dammhahn M., Ylönen H.* The Bruce effect revisited: is pregnancy termination in female rodents an adaptation to ensure breeding success after male turnover in low densities? // *Oecologia.* 2017. V. 185. P. 81–94.
- El-Bakry H.A., Zahran W.M., Bartness R.J.* Control of reproductive and energetic status by environmental cues in a desert rodent, Shaw's Jird // *Physiol. Behav.* 1999. V. 66. P. 657–666.
- Elias S.P., Witham J.W., Hunter M.L.* *Peromyscus leucopus* abundance and acorn mast: population fluctuation patterns over 20 years // *J. Mammal.* 2004. V. 85. P. 743–747.
- Elrod C.C., Butler W.R.* Reduction of fertility and alteration of uterine pH in heifers fed excess ruminally degradable protein // *J. Anim. Sci.* 1993. V. 71. P. 694–701.
- Falls J.B., Falls E.A., Fryxell J.M.* Fluctuations of deer mice in Ontario in relation to seed crops // *Ecol. Monogr.* 2007. V. 77. № 1. P. 19–32.
- Fernández A.F., Toraño E.G., Urduñiu R.G. et al.* The epigenetic basis of adaptation and responses to environmental change: perspective on human reproduction // *Adv. Exp. Med. Biol.* 2014. V. 753. P. 97–117.
- Féron C., Gheusi G.* Social regulation of reproduction in the female mound-builder mouse (*Mus spicilegus*) // *Physiol. Behav.* 2003. V. 78. P. 717–722.
- Fietz J., Pflug M., Schlund W., Tataruch F.* Influences of the feeding ecology on body mass and possible implications for reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*) // *J. Comp. Physiol. B.* 2005. V. 175. P. 45–55.
- Fietz J., Kager T., Schauer S.* Is energy supply the trigger for reproductive activity in male edible dormice (*Glis glis*)? // *J. Comp. Physiol. B.* 2009. V. 179. P. 829–837.
- Fortun-Lamothe L., Prunier A.* Effects of lactation, energetic deficit and remating interval on reproductive performance of primiparous rabbit does // *Anim. Reprod. Sci.* 1999. V. 55. P. 289–298.
- Franceschini-Zink C., Millesi E.* Reproductive performance in female common hamsters // *Zoology.* 2008. V. 111. P. 76–83.
- Frylestam B.* Reproduction in the European hare in southern Sweden // *Holarctic Ecol.* 1980. V. 3. P. 74–80.
- Fryxell J.M., Falls J.B., Falls E.A., Brooks R.J.* Long-term dynamics of small-mammal populations in Ontario // *Ecology.* 1998. V. 79. P. 213–225.
- Gashwiler J.S.* Deer mouse reproduction and its relationship to the tree seed crop // *Am. Midl. Nat.* 1979. V. 102. P. 95–104.
- Gilbert A.N.* Postpartum and lactational estrus: a comparative analysis in Rodentia // *J. Comp. Psychol.* 1984. V. 98. P. 232–245.

- Goss R.J. Deer antlers: regeneration, function and evolution. N.Y.: Academic Press, 1983. 236 p.
- Granjon L., Cosson J.-F., Quesseveur E., Sicardet B. Population dynamics of the multimammate rat *Mastomys huberti* in an annually flooded agricultural region of central Mali // J. Mammal. 2005. V. 86. № 5. P. 997–1008.
- Hakkarainen H., Korpimäki E. Does feeding effort of Tengmalm's owls reflect offspring survival prospects in cyclic food conditions? // Oecologia. 1994. V. 97. P. 209–214.
- Hämäläinen A., McAdam A.G., Dantzer B. et al. Fitness consequences of peak reproductive effort in a resource pulse system // Sci. Rep. 2017. V. 7. P. 9335.
- Henttonen H. Long-term dynamics of voles and lemmings in Finnish Lapland: importance of community approach // Abstr. 6th Int. Conf. Rodent Biol. Manag. and 16th Rodens et Spatium (Potsdam, 3–7 September 2018). Potsdam, 2018. P. 101.
- Herbst M., Bennett N.C. Recrudescence of sexual activity in a colony of the Mashona mole-rat (*Cryptomys darlingi*): an apparent case of incest avoidance // J. Zool. 2001. V. 254. Iss. 2. P. 163–175.
- Hughes R.L. Effect of changing cages, introduction of the male, and other procedures on the oestrous cycle of the rat // G.S.I.R.O. Wildlife Res. 1964. V. 9. P. 115.
- Inouye D.S., Barr B., Armitage K.B., Inouye B.D. Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species // PNAS USA. 2000. V. 97. P. 1630–1633.
- Izard M.K., Vandenbergh J.G. The effects of bull urine on puberty and calving date in crossbred beef heifers // J. Anim. Sci. 1982. V. 55. P. 1160–1168.
- Jallageas M., Mas N., Nouguié-Soulé J. Control of annual endocrine rhythms in the edible dormouse: nonprimary effect of photoperiod // J. Biol. Rhyth. 1991. V. 6. P. 343–352.
- King C.M. Anticipatory responses to pulsed resources: an introduction // N. Z. J. Zool. 2013. V. 40. № 4. P. 330–331.
- Knight T.W.P., Lynch P.R. The source of ram pheromones that stimulate ovulation in the ewe // Anim. Reprod. Sci. 1980. V. 3. P. 133–138.
- Krackow S., Schmidt T.A., Elepfandt A. Sexual growth dimorphism affect birth sex ratio in house mice // Proc. R. Soc. B. Biol. Sci. 2003. V. 270. P. 943–947.
- Labov J.B., Huck U.W., Vaswani P., Lisk R.D. Sex ratio manipulation and decreased growth of male offspring of undernourished golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) // Behav. Ecol. Sociobiol. 1986. V. 18. P. 241–249.
- Lane K., Henttonen H. The role of plant production in microtine cycles in northern Fennoscandia // Oikos. 1983. V. 40. P. 407–418.
- Lane M., Gardner D.K. Increase in postimplantation development of cultured mouse embryos by amino acids and induction of fetal retardation and exencephaly by ammonium ions // J. Reprod. Fertil. 1994. V. 102. P. 305–312.
- Laundre J.W., Hernández L. Total energy budget and prey requirements of free-ranging coyotes in the Great Basin Desert of the western United States // J. Arid. Environ. 2003. V. 55. P. 675–689.
- Lebl K., Kürbisch K., Bieber C., Ruf T. Energy or information? The role of seed availability for reproductive decisions in edible dormice // J. Comp. Physiol. B. 2010. V. 180. P. 447–456.
- Lebl K., Rotter B., Kürbisch K. et al. Local environmental factors affect reproductive investment in female edible dormice // J. Mammal. 2011. V. 92. № 5. P. 926–933.
- Lee T.H. Mating behavior of the Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758) in Hokkaido, Japan // Mammalia. 2001. V. 65. № 2. P. 131–142.
- Leshner A.I., Siegel A.I., Collier G.H. Dietary self-selection by pregnant and lactating rats // Physiol. Behav. 1972. V. 8. P. 151–154.
- Lindström E. Reproductive effort in the red fox, *Vulpes vulpes*, and future supply of a fluctuating prey // Oikos. 1988. V. 52. P. 115–119.
- Madsen T., Ujvari B., Shine R., Olsson M. Rain, rats and pythons: climate-driven population dynamics of predators and prey in tropical Australia // Austral. Ecol. 2006. V. 31. P. 30–37.
- Marcello G.J., Wilder S.M., Meikle D.B. Population dynamics of a generalist rodent in relation to variability in pulsed food resources in a fragmented landscape // J. Anim. Ecol. 2008. V. 77. P. 41–46.
- McEvoy T.G., Robinson J.J., Ashworth C.J. et al. Feed and forage toxicants affecting embryo survival and fetal development // Theriogenology. 2001. V. 55. P. 113–129.
- Mduma S.A.R., Sinclair A.R.E., Hilborn R. Food regulates the Serengeti wildebeest: a 40-year study // J. Anim. Ecol. 1999. V. 68. P. 1101–1122.
- Mead R.A. Embryonic diapause in vertebrates // J. Exp. Biol. 1993. V. 266. P. 629–641.
- Merson M.H., Kirkpatrick R.L. Relative sensitivity of reproductive activity and body-fat level to food restriction in white-footed mice // Am. Midl. Nat. 1981. V. 106. P. 305–312.
- Millesi E., Hubert S., Everts L.G., Dittami J.P. Reproductive decisions in female European Ground squirrels: factors affecting reproductive output and maternal investment // Ethology. 1999. V. 105. P. 163–175.
- Monje A.R., Alberio R.J., Schiersmann G. et al. Effect of male presence on sexual activities and postcalving of breeding cows in two nutritional levels // Rev. Argent. Anim. Prod. J. 1983. V. 4. P. 364–369.
- Norris M.L., Adams C.E. Pregnancy concurrent with lactation in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) // Lab. Anim. 1981. V. 15. P. 21–23.
- Odum E.P. Fundamentals of ecology. Philadelphia: Saunders, 1959. 598 p.
- Ostfeld R.S., Keesing F. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems // Tree. 2000. V. 15. P. 232–237.
- Owusu B.A., Adua E.K., Awotwi E.K., Awumbila B. Embryonic resorption, litter size and sex ratio in the grasscutter, *Thryonomys swinderianus* // Anim. Reprod. Sci. 2010. V. 118. P. 366–371.
- Orr T.J., Zuk M. Reproductive delays in mammals: an unexplored avenue for post-copulatory sexual selection // Biol. Rev. 2014. V. 89. № 4. P. 889–912.
- Parer I. The population ecology of the wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* (L.) in a Mediterranean-type climate in New South Wales // Aust. Wildl. Res. 1977. V. 4. P. 171–205.

- Parkes A.S., Bruce H.M.* Pregnancy block in female mice placed in boxes soiled by males // *J. Reprod. Fertil.* 1962. V. 4. P. 303.
- Parr R.A., Davis I.F., Fairclough R.J., Miles M.A.* Overfeeding during early pregnancy reduced peripheral progesterone concentrations and pregnancy rate in sheep // *J. Reprod. Fertil.* 1987. V. 80. P. 317–320.
- Partridge L., Gems D., Withers D.J.* Sex and death: what is the connection? // *Cell.* 2005. V. 120. P. 461–472.
- Pavluvčík P., Poprach K., Machar I. et al.* Barn owl productivity response to variability of vole populations // *PLoS One.* 2015. V. 10. № 12. P. e0145851.
- Perera F., Herbstman J.* Prenatal environmental exposures, epigenetics, and disease // *Reprod. Toxicol.* 2011. V. 31. P. 363–373.
- Pilastro A., Missiaglia E., Marin G.* Age-related reproductive success in solitary and communally nesting female dormice // *J. Zool.* 1996. V. 239. № 3. P. 601–608.
- Post E., Forchhammer M.C.* Climate change reduces reproductive success of an Arctic herbivore through tropic mismatch // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2008. V. 363. P. 2369–2375.
- Pucek Z., Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Pucek M.* Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Białowieża National Park) in relation to weather, seed crop and predation // *Acta Theriologica.* 1993. V. 38. P. 199–232.
- Robinson M.R., Mar K.U., Lummaa V.* Senescence and age-specific trade-offs between reproduction and survival in female Asian elephants // *Ecol. Lett.* 2012. V. 15. P. 260–266.
- Rosenfeld C.S., Roberts R.M.* Maternal diet and other factors affecting offspring sex ratio // *Biol. Reprod.* 2004. V. 71. P. 1063–1070.
- Rosenfeld C.S., Grimm K.M., Livingston K.A. et al.* Striking variation in the sex ratio of pups born to mice according to whether maternal diet is high in fat or carbohydrate // *PNAS USA.* 2003. V. 100. P. 4628–4632.
- Ruf T., Fietz J., Schlund W., Bieber C.* High survival in poor years: life history tactics adapted to mast seeding in the edible dormouse // *Ecology.* 2006. V. 87. P. 372–381.
- Selonen V., Varjonen R., Korpimäki E.* Immediate or lagged responses of a red squirrel population to pulsed resources // *Oecologia.* 2015. V. 177. P. 401–411.
- Shanas U., Haim A.* Diet salinity and vasopressin as reproduction modulators in the desertdwelling golden spiny mouse (*Acomys russatus*) // *Physiol. Behav.* 2004. V. 81. P. 645–650.
- Shelton M.* Influence of the presence of a male goat on the initiation of oestrous cycling and ovulation of Angora does // *J. Animal Sci.* 1960. V. 19. P. 368.
- Shultz M.T., Piatt J.F., Harding A.M.A. et al.* Timing of breeding and reproductive performance in murrelets and kittiwakes reflect mismatched seasonal prey dynamics // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2009. V. 393. P. 247–258.
- Spady T.J., Lindburg D.G., Durrant B.S.* Evolution of reproductive seasonality in bears // *Mamm. Rev.* 2007. V. 37. P. 21–53.
- Stearns S.C.* The evolution of life histories. Oxford: Oxf. Univ. Press, 1992. 352 p.
- Stott P., Harris S.* Demographics of the European hare (*Lepus europaeus*) in the Mediterranean climate zone of Australia // *Mamm. Biol.* 2006. V. 71. P. 214–226.
- Sumar J.B.* Reproduction in llamas and alpacas // *Anim. Reprod. Sci.* 1996. V. 42. P. 405–415.
- Touma C., Palme R., Sachser N.* Different types of oestrous cycle in two closely related South American rodents (*Cavia apera* and *Galea musteloides*) with different social and mating systems // *Reproduction.* 2001. V. 121. P. 791–801.
- Turchin P., Hanski I.* An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics // *Am. Nat.* 1997. V. 149. P. 842–874.
- Vasilieva N.A., Tchabovsky A.V.* Timing is the only thing: reproduction in female yellow ground squirrels (*Spermophilus fulvus*) // *Can. J. Zool.* 2014. V. 92. № 8. P. 737–747.
- Vaughan J.L., Tibary A.* Reproduction in female South American camelids: a review and clinical observations // *Small Rumin. Res.* 2006. P. 259–281.
- Vekhnik V.A.* Effect of food availability on the reproduction in edible dormice (*Glis glis* L., 1766) on the eastern periphery of the range // *Mamm. Res.* 2019. V. 64. P. 423–434.
- Vekhnik V.A., Vekhnik V.P., Rozentsvet O.A., Bogdanova E.S.* Possible relations between reproduction of the yellow-necked mouse (*Sylvaemus flavicollis*) and oak yield // *Russ. J. Theriol.* 2019. V. 18. № 1. P. 33–42.
- Wallis J.* Seasonal influence on reproduction in chimpanzees of Gombe National Park // *Int. J. Primatol.* 1995. V. 16. P. 435–451.
- Wauters L.A., Githiru M., Bertolino S. et al.* Demography of alpine red squirrel populations in relation to fluctuations in seed crop size // *Ecography.* 2008. V. 31. P. 104–114.
- White T.C.R.* Resolving the limitation – regulation debate // *Ecol. Res.* 2007. V. 22. P. 354–357.
- White T.C.R.* The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals // *Biol. Rev.* 2008. V. 83. P. 227–248.
- White T.C.R.* What has stopped the cycles of sub-Arctic animal populations? Predators or food? // *Bas. Appl. Ecol.* 2011. V. 12. P. 481–487.
- White T.C.R.* ‘Anticipatory’ reproduction by small mammals cannot succeed without enhanced maternal access to protein food // *N. Z. J. Zool.* 2013. V. 40. № 4. P. 332–336.
- Williams G.C.* Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack’s principle // *Am. Nat.* 1966. V. 100. P. 687–690.
- Williams C.T., Lane J.E., Humphries M.M. et al.* Reproductive phenology of a food-hoarding mast-seed consumer: resource- and density-dependent benefits of early breeding in red squirrels // *Oecologia.* 2014. V. 174. P. 777–788.
- Zera A.J., Harshman L.G.* The physiology of life-history trade-offs in animals // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2001. V. 32. P. 95–126.

Anticipatory Reproduction as One of the Mechanisms of Regulation of Birth Rate in Mammals

V. A. Vekhnik*

Samara Federal Research Scientific Centre RAS, Institute of Ecology of Volga River Basin RAS, Togliatti, Russia

**e-mail: ivavika@rambler.ru*

The mechanism of anticipatory reproduction remains one of the most controversial issues in reproductive biology. To elucidate the general regularities of the regulation of mammal reproduction and the position of anticipatory reproduction in the system of reproductive regulation mechanisms, the data on the reproductive biology of more than 140 mammalian species were analyzed. Four levels of reproduction regulation were identified, according to the analysis of field and laboratory studies. Anticipatory reproduction is a group of regulatory mechanisms of different character, acting at the population level in communities with periodically available resources, leading to the synchronization of the peaks in the abundance of food resources and the dissolution of litters.

Keywords: mammals, resorption, anticipatory reproduction, reproductive regulation