

**ВЛИЯНИЕ ФИЗИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ МАТЕРИ В ПЕРИОД
БЕРЕМЕННОСТИ И ЛАКТАЦИИ НА ПОСТНАТАЛЬНЫЙ РОСТ
И РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ ПОТОМКОВ
У ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ *Arvicola terrestris* L.¹**

© 2008 г. Г. Г. Назарова, В. И. Евсиков

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, д. 11*

E-mail: galinanazarova@mail.ru

Поступила в редакцию 24.10.06 г.
Окончательный вариант получен 22.01.07 г.

Постнатальный рост, продолжительность жизни и вероятность вступления в размножение во взрослом состоянии зависят у водяных полевок от физического состояния матери в период беременности и лактации. Показано, что масса белого жира в брюшной полости самок достоверно возрастает во время беременности, а в конце лактации – снижается. В качестве оценки изменения упитанности животных в период беременности (лактации) использовали разность масс тела после родов (в конце лактации) и теоретически ожидаемой, рассчитанной из уравнений регрессии, связывающих величину массы тела особей в начале и конце каждой стадии репродуктивного цикла. Корреляция индекса физического состояния во время беременности с массой жировых депо составила 0.67. Выяснено, что метаболические ресурсы тела матери способствуют более быстрому росту потомства. Масса тела дочерей в возрасте 3, 10 нед и во взрослом состоянии положительно зависит от упитанности матери во время беременности, а масса сыновей имеет эту зависимость в возрасте 3 и 6 нед. Установлено, что увеличение отрицательного энергетического баланса во время лактации негативно влияет на массу тела потомков обоего пола при отъеме от матери и в возрасте 6 нед. Повышение упитанности матери в период беременности положительно сказывается как на вероятность вступления в размножение, так и на продолжительность жизни дочерей. Участие в размножении сыновей не зависит от физического состояния матери. Продолжительность жизни наиболее высока у сыновей, матери которых во время беременности имели упитанность ниже среднего показателя, а во время лактации – выше. Таким образом, физическое состояние организма матери является важным фактором, оказывающим дифференциальное по полу влияние на фенотипическую изменчивость массы тела, готовность к размножению и продолжительность жизни потомков.

Ключевые слова: физическое состояние, материнский эффект, рост, продолжительность жизни, репродуктивный успех, пол.

Скорость роста и реализация репродуктивных качеств животных взаимосвязаны и подвержены широкой внутри- и межвидовой изменчивости (Шварц, 1980; Оленев, 1991; Евсиков и др., 1997, 1999, 2001; Lochmiller et al., 2000). Эколого-физиологические механизмы пластичности роста и репродуктивных характеристик изучены слабо. У млекопитающих значительное влияние на индивидуальную изменчивость важных приспособительных признаков особей следующего поколения оказывают особенности матери в силу чрезвычайно высокой интеграции физиологических систем матери и ее потомков (Mousseau, Fox,

1998). Потомство млекопитающих на протяжении всего периода эмбрионального развития и молочного вскармливания обеспечивается питательными веществами организма матери, в связи с чем и потребность в энергии размножающихся самок значительно возрастает (Mattingly, McClure, 1982; Gebczynski, Gebczynska, 1984; Gittleman, Thompson, 1988). Успешность выкармливания потомства зависит от количества и качества доступных кормовых ресурсов, величины ассимилированной энергии и физического состояния самок (Weiner, 1987; Назарова, Евсиков, 2000).

У многих видов мелких грызунов физическое состояние самок во время репродуктивного цикла не изменяется (Millar, Schieck, 1986; Bronson et al., 1991). Животные полностью обеспечивают возрастающие энергетические нужды, связанные с

¹ Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 05-04-49189) и Российской государственной программой по поддержке ведущих научных школ (проект НШ-1038.2003.4).

беременностью и лактацией, за счет изменения пищевого поведения (Migula, 1969; Innes, Millar, 1981) и (или) морфофизиологических перестроек пищеварительного тракта, способствующих повышению эффективности ассимиляции энергии корма (Campbell, Fell, 1964; Овчинникова, 2000). Роль ресурсов тела или физического состояния животных в реализации функции воспроизведения и поддержания приспособленности особей следующего поколения изучена слабо (Glazier, 1999). В отличие от других видов полевок у *Arvicola terrestris* L. отмечается увеличение массы тела после родов относительно массы тела при покрытии. К моменту отъема детенышей масса тела самок значительно снижается, что свидетельствует об использовании в период молочного вскармливания резервов, накопленных во время беременности. Метаболические резервы тела способствуют повышению репродуктивного вклада матери, оцениваемого по числу успешно выкормленных потомков (Назарова, Евсиков, 2000).

Оценка влияния физического состояния матери в период беременности и лактации на рост, репродуктивный потенциал и продолжительность жизни потомства представляет большой интерес, поэтому в условиях вивария изучали естественную вариацию физического состояния самок водяных полевок во время беременности и лактации, а также влияние уровня метаболических резервов в репродуктивном цикле на рост, репродуктивные качества и продолжительность жизни особей следующего поколения. При этом были поставлены задачи: 1) разработать прижизненный метод оценки упитанности животных; 2) исследовать динамику упитанности самок во время беременности и лактации; 3) изучить влияние физического состояния матери в период беременности и лактации на постнатальный рост, будущий репродуктивный успех и продолжительность жизни потомства.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на животных лабораторной колонии вивария Института, основателями которых были особи, отловленные в 1984 г. в районе проведения многолетнего эколого-генетического мониторинга циклирующей популяции водяных полевок (д. Лисьи Норки Убинского района Новосибирской обл.). С тех пор группа этих животных поддерживается благодаря контролируемому размножению и регулярному, через каждые 1–2 г., пополнению особями из той же популяции для ограничения инбридинга. Животных содержали в индивидуальных клетках (25 × 25 × 48 см) при свободном доступе к воде и корму (зерновая смесь, морковь, проростки овса, пшеницы). В качестве гнездового материала использовали сено. С мая по ноябрь полевки находились в условиях естественного светового периода, в течение декабря–

января продолжительность светового дня искусственно увеличивали на 1 ч в неделю до достижения к началу февраля 16-часового светового периода (Евсиков и др., 1989). Начиная с конца февраля самок и самцов содержали парами, соединяя клетки с животными специальным переходом. У самок один раз в сутки исследовали вагинальные мазки, факт спаривания устанавливали по наличию в мазках сперматозоидов. Затем самцов отделили от беременных самок на 10–14-е сут после покрытия, а самок, не покрытых самцами в течение 2 нед совместного содержания, подсаживали к другим половым партнерам.

Определяли массу тела самок в день обнаружения в мазке спермы, затем в день появления детенышей и при их отсадке на 19–21-е сут после родов. Для изучения динамики упитанности животных, сопряженной с разными фазами репродукции, самок забивали на 6–21-е дни беременности или на 19–21-е сут после родов. При вскрытии определяли массу тела, а также суммарную массу жировых депо, расположенных в области матки, яичников и почек. Всего было исследовано 39 животных, которые находились на разных фазах репродуктивного цикла: группа I – 1–10-й дни беременности ($n = 8$); II – 11–21-й дни беременности ($n = 25$); III – конец лактации ($n = 6$).

При изучении влияния упитанности матери на рост и репродуктивные качества потомства в качестве прижизненной оценки использовали индексы физического состояния. Эти показатели вычисляли как разность логарифмов массы тела самки по окончании беременности (или лактации) и теоретически ожидаемой массы тела. Теоретически ожидаемую массу при расчете индекса физического состояния во время беременности находили из уравнения регрессии логарифма массы тела самки после родов на логарифм массы тела при покрытии. При расчете индекса физического состояния самок во время лактации – из уравнения регрессии логарифма массы тела самки при отсадке детей (в возрасте 19–21 сут) на логарифм массы тела после родов.

Влияние физического состояния самок в период беременности и лактации на рост, участие в размножении и продолжительность жизни потомства изучали на 257 животных (131 самец и 126 самок) из 56 пометов перворожавших самок, которые успешно выкормили хотя бы одного детеныша в помете. Величина пометов при рождении варьировала от 2 до 7 детенышей. Возраст матерей составлял 9–16 мес. Чтобы исключить влияние даже слабого инбридинга на рост, выживаемость и будущие репродуктивные качества потомства, были подобраны пары родителей с коэффициентом родства, равным нулю. Коэффициент инбридинга родителей при этом не превышал 0.125. Массу тела детенышей определяли при рождении, в возрасте 3, 6 и

10 нед и 8–10 мес. В возрасте 3 нед животные переходят на самостоятельное питание, 10-недельные достигают асимптотической массы в год своего рождения, а в 8–10 мес приближаются к асимптотической массе взрослых животных (Евсиков и др., 1989; Назарова, 1991).

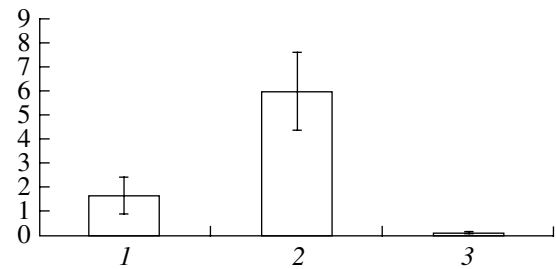
Влияние стадии репродуктивного цикла на массу жировых депо изучали с помощью регрессионного анализа (общая линейная модель). При этом стадию репродуктивного цикла использовали в качестве категориальной переменной, а массу тела самок на момент покрытия – как непрерывный независимый признак. Данные прологарифмированы для достижения соответствия распределения массы жировых запасов нормальному.

При исследовании зависимости между упитанностью самок на поздних стадиях беременности, массой тела и индексом физического состояния в качестве зависимой переменной была использована масса жировых депо, а независимыми переменными являлись масса тела в день покрытия и индекс физического состояния на момент забоя животного.

Влияние на рост и будущие репродуктивные качества потомства условий материнского окружения (величины помета и соотношения полов при рождении, массы тела и физического состояния матери), а также массы тела отца и порядкового номера календарного месяца рождения устанавливали с помощью множественного регрессионного анализа. Вероятность участия в размножении потомков в зависимости от исследуемых факторов изучали, используя биномиальную логистическую модель (1 – спаривание хотя бы с одним половым партнером, 0 – не было спариваний в репродуктивном сезоне).

Влияние на продолжительность жизни дочерей и сыновей массы тела матери при покрытии, упитанности во время беременности и лактации, даты рождения, величины помета и соотношения полов при рождении определяли с помощью двухфакторного ковариационного анализа. В качестве факторов использовали две градации упитанности, при которых индекс физического состояния 1) < 0 и 2) ≥ 0 . Другими словами, самки были разделены на группы в зависимости от знака отклонения индексов упитанности во время беременности и лактации от нуля, т.е. от средней величины. Самки, имеющие упитанность выше средней – с положительным индексом, ниже средней – с отрицательным. Непрерывные признаки – дата рождения (число дней от 1 января), величина помета и соотношение полов при рождении, масса тела матери – использовали как ковариаты.

Средние значения приведены с их стандартными ошибками; достоверность различий между ними оценивали по критерию LSD Фишера.



Масса жировых депо (по оси ординат, г) на разных стадиях репродуктивного цикла: 1, 2 – ранняя и поздняя стадии беременности, 3 – конец лактации.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменение упитанности самок водяных полевок в период беременности и лактации. Фаза репродуктивного цикла (ранняя, поздняя стадии беременности, конец лактации) достоверно влияет на массу жировых депо ($F_{2,35} = 93.3$; $p < 0.001$), следовательно, упитанность самок зависит от их репродуктивного состояния. Оказалось, что на поздних стадиях беременности (11–21-й дни) масса белого жира, локализованного в жировых депо матки, яичников и почек, достоверно повышается ($p < 0.001$) по сравнению с таковой на ранних стадиях (1–10-й дни). В конце лактации масса белого жира оказалась достоверно ниже, чем на ранних ($p < 0.001$) или поздних ($p < 0.001$) стадиях беременности (рисунок).

Выяснено, что упитанность самок в репродуктивном цикле определяется не только способностью накапливать жировые запасы тела во время беременности, но и их начальной массой, определяемой при покрытии ($F_{1,35} = 122.1$; $p < 0.001$). Коэффициент корреляции между массой тела самок в день спаривания и массой жировых депо равен 0.62 ($p < 0.001$), а между массой жировых депо и массой тела на момент забоя корреляция оказывается выше: $r = 0.87$ ($p < 0.001$).

В качестве прижизненной оценки упитанности самок использовали индекс физического состояния; для выяснения его биологического смысла и предсказательной точности на группе самок, находящихся на момент забоя на 16–21-м днях беременности ($n = 22$), исследовали зависимость между количеством жировых запасов, индексом физического состояния и массой тела животных. В результате установлено достоверное положительное влияние массы тела при покрытии ($p < 0.001$) и индекса физического состояния ($p < 0.001$) на массу жировых депо перед родами. Уравнение регрессии имеет вид:

$$\ln(M_{ж}) = (-23.21 \pm 2.38) + (4.78 \pm 0.047)\ln(M_m) + (4.32 \pm 1.09)I_{бep},$$

Таблица 1. Зависимость массы тела дочерей и сыновей от таковой родителей и от условий раннего развития (параметры уравнения регрессии $\pm SE$)

Независимые переменные	Возраст				
	рождение	3 нед	6 нед	10 нед	взрослые
Дочери					
Константа	6.27 \pm 0.60***	23.49 \pm 5.58***	31.11 \pm 10.15**	90.50 \pm 15.61***	122.12 \pm 32.91*
Порядковый номер календарного месяца рождения	-0.04 \pm 0.05	-0.16 \pm 0.52	-0.31 \pm 1.01	-4.60 \pm 1.21***	-10.08 \pm 2.96***
Величина помета при рождении	-0.13 \pm 0.07	-2.58 \pm 0.74***	1.02 \pm 1.30	-0.92 \pm 1.93	-4.99 \pm 3.94
Количество самцов при рождении, %	0.00 \pm 0.00	-0.02 \pm 0.02	0.12 \pm 0.04**	0.10 \pm 0.07	0.06 \pm 0.16
Масса тела при покрытии у:					
– матери	0.00 \pm 0.00	0.12 \pm 0.03***	0.14 \pm 0.05*	0.12 \pm 0.08	0.40 \pm 0.16*
– отца	-0.00 \pm 0.00	0.07 \pm 0.02**	0.04 \pm 0.04	0.04 \pm 0.06	0.22 \pm 0.13
Индекс физического состояния во время:					
– беременности	2.74 \pm 0.66***	37.68 \pm 7.05***	19.98 \pm 13.86	56.93 \pm 20.24**	138.46 \pm 41.03*
– лактации		7.80 \pm 3.90*	49.84 \pm 6.58***	7.46 \pm 11.50	28.23 \pm 24.33
Сыновья					
Константа	5.38 \pm 0.56***	36.25 \pm 5.91***	38.97 \pm 10.94***	110.37 \pm 18.42***	215.82 \pm 38.05*
Порядковый номер календарного месяца рождения	0.18 \pm 0.06***	-0.88 \pm 0.67	1.79 \pm 1.49	-4.99 \pm 2.30*	-16.89 \pm 4.13***
Величина помета при рождении	-0.25 \pm 0.07***	-2.61 \pm 0.80**	-2.09 \pm 1.37	-2.02 \pm 2.60	-4.32 \pm 4.65
Количество самцов при рождении, %	0.00 \pm 0.00	-0.08 \pm 0.04*	0.02 \pm 0.06	0.02 \pm 0.12	-0.34 \pm 0.25
Масса тела при покрытии у:					
– матери	0.00 \pm 0.00	0.09 \pm 0.03**	0.27 \pm 0.06***	0.21 \pm 0.10*	0.41 \pm 0.18*
– отца	0.00 \pm 0.00	0.05 \pm 0.02*	-0.02 \pm 0.04	-0.01 \pm 0.07	0.19 \pm 0.17
Индекс физического состояния во время:					
– беременности	3.43 \pm 0.69***	34.03 \pm 8.39***	33.37 \pm 16.39*	53.01 \pm 29.47	-51.22 \pm 53.93
– лактации		9.52 \pm 4.13*	30.64 \pm 7.16***	-22.46 \pm 12.84	18.33 \pm 26.74

Примечание: различия достоверны при: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

где $M_{ж}$ – масса жировых депо; M_m – масса тела самки в день спаривания; $I_{бер}$ – индекс физического состояния во время беременности.

Частный коэффициент корреляции между массой тела самок в день спаривания с массой жировых депо равен 0.92 ($p < 0.01$), а между индексом физического состояния и массой жировых депо – 0.67 ($p < 0.01$). Таким образом, индекс физического состояния может быть использован в качестве косвенной прижизненной оценки величины жировых запасов тела, накопленных во время беременности.

Рост потомков. Результаты изучения влияния каждого из анализируемых факторов на массу тела дочерей и сыновей при рождении в воз-

расте 3, 6, 10 нед и во взрослом состоянии приведены в табл. 1.

Порядковый номер календарного месяца рождения оказывает достоверное отрицательное влияние на массу тела сыновей и дочерей в возрасте 10 нед и на массу тела взрослых потомков в возрасте 8–12 мес. Детеныши, рожденные в начале сезона размножения, в первые месяцы жизни развиваются быстрее и сохраняют это преимущество во взрослом состоянии. Положительное влияние порядкового номера календарного месяца рождения на массу новорожденных сыновей нивелируется в период молочного вскармливания.

Величина помета при рождении отрицательно связана с массой новорожденных самцов, а масса

самок от нее не зависит. В возрасте 3 нед при отъеме от матери отрицательная зависимость между массой тела и числом детенышей в помете выявлена и у самцов, и у самок.

Соотношение полов при рождении. Увеличение доли самцов в пометах при рождении отрицательно влияет на массу тела сыновей в возрасте 3 нед и положительно – на массу тела дочерей в возрасте 6 нед.

Масса тела матери на момент спаривания влияет на массу тела дочерей в возрасте 3, 6 нед и во взрослом состоянии, на массу тела сыновей – в возрасте 3, 6, 10 нед и во взрослом состоянии. С увеличением массы тела матери масса тела потомков повышается.

Влияние массы тела отца обнаружено только в 3-недельном возрасте потомков. С увеличением массы тела отца таковая потомков обоего пола в возрасте перехода на самостоятельное питание тоже увеличивается.

Индексы физического состояния матери в период беременности и лактации. Масса дочерей при рождении, в возрасте 3, 10 нед, а также во взрослом состоянии положительно связана с индексом физического состояния матери в период беременности. Положительное влияние физического состояния матери на постнатальный рост сыновей нивелируется уже в возрасте 10 нед. Индекс физического состояния матери в период лактации оказывает положительное влияние на массу тела потомков обоего пола в возрасте 3 и 6 нед. В более старшем возрасте масса тела потомков не зависит от упитанности матери во время лактации.

Репродуктивный успех потомков. Изучение зависимости между вероятностью спаривания в течение сезона размножения, характеристиками материнского окружения и датой рождения показало, что на вероятность вступления в размножение сыновей исследуемые факторы не влияют. При сравнении доли участвовавших в размножении сыновей, рожденных и выкормленных самками с высокой и (или) низкой упитанностью в период беременности и (или) лактации, оказалось, что этот показатель достоверно не различается между группами (табл. 2). Напротив, вступление дочерей в размножение определяется упитанностью матери во время беременности ($Wald = 3.89$; $df = 1$; $p < 0.01$), а от других исследованных факторов оно не зависит. Среди дочерей, рожденных самками, имевшими высокую упитанность в период беременности, достоверно больше вступивших в размножение особей (80.7 и 39.3%, $\chi^2 = 10.58$, $df = 1$; $p < 0.01$), чем среди дочерей низкоупитанных самок (табл. 2).

Продолжительность жизни потомков. Установлено, что продолжительность жизни дочерей зависит только от упитанности матери во время беременности ($F_{1,94} = 5.31$; $p < 0.05$), а другие при-

Таблица 2. Вероятность участия сыновей и дочерей в размножении в зависимости от физического состояния матери в период беременности и лактации

Упитанность матери относительно средней во время		Количество участвовавших в размножении, %	
беременности	лактации	сыновей	дочерей
<	<	73.7 (19)	30.8 (13)
<	≥	56.3 (16)	46.7 (15)
≥	<	58.8 (17)	76.9 (13)
≥	≥	55.6 (18)	83.3 (18)

В скобках указано число животных.

Таблица 3. Продолжительность жизни сыновей в зависимости от физического состояния матери в период беременности и лактации

Упитанность матери относительно средней во время		Число животных	Продолжительность жизни, сут
беременности	лактации		
<	<	31 ¹	296.1 ± 45.8
<	≥	20 ²	509.3 ± 50.5
≥	<	27 ³	397.1 ± 45.0
≥	≥	37 ⁴	317.6 ± 32.6

Достоверность различий: $p^{1-2} < 0.01$, $p^{2-4} < 0.01$.

знаки не оказывают на нее влияния. Продолжительность жизни дочерей самок с низкой упитанностью во время беременности ($n = 51$) составила в среднем 274.3 ± 29.3 сут против самок с высокой упитанностью ($n = 51$) – 378.1 ± 29.3 сут.

Продолжительность жизни сыновей зависит только от величины помета при рождении ($F_{1,107} = 8.55$; $p < 0.01$) и упитанности самок во время беременности и лактации ($F_{1,94} = 9.44$; $p < 0.01$). С увеличением числа детенышей в пометах продолжительность жизни сыновей сокращается ($r = -0.31$; $p < 0.01$). Обнаружено, что продолжительность жизни животных, матери которых во время беременности имели низкую или высокую упитанность, достоверно не различалась (379.7 ± 36.9 и 351.1 ± 27.0 сут соответственно). Не отличалась и продолжительность жизни сыновей самок с низкой или высокой упитанностью во время лактации (343.1 ± 32.6 и 384.9 ± 29.9 сут соответственно). Однако сыновья самок с низкой упитанностью во время беременности, но с высокой – во время лактации прожили значительно дольше, чем сыновья самок, имеющих низкую или, наоборот, высокую упитанность на каждом из этих этапов репродуктивного цикла (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

У водяных полевок, как и у некоторых других видов млекопитающих – крысы (Randolph et al., 1977; Leon et al., 1983), кошки (Loveridge, 1986), кролика (Szendrő, Maertens, 2001), человека (Abrams, Laros, 1986), – во время беременности происходит накопление жировых запасов тела. Резервы тела используются на следующем репродуктивном этапе – лактации, требующем чрезвычайно высоких затрат энергии (Gittleman, Thompson, 1988). Обнаружено, что у водяных полевок масса тела самок в значительной мере предопределяет массу жировых запасов, поэтому изменение первого признака на разных стадиях репродуктивного цикла характеризует и изменение упитанности особей.

Накопление жировых запасов тела во время беременности является важной видовой адаптацией, поскольку водяные полевки могут испытывать значительно более острый энергетический дефицит во время лактации, чем другие многоплодные грызуны, из-за низкой морфофизиологической пластичности пищеварительного тракта (Lee, Houston, 1993) и низкой концентрирующей способности почек (Иванова, Слоним, 1982). Высокоэнергичные жиры, запас которых пополняется у водяных полевок во время беременности, становятся в период молочного вскармливания дополнительным источником не только энергии, но и воды, потребность в которой у лактирующих самок существенно возрастает (Degen et al., 2004).

Результаты изучения влияния факторов внешней и материнской среды (порядковый номер календарного месяца рождения, величина помета, соотношение полов при рождении, масса тела матери и ее физическое состояние) на постнатальный рост потомства показали, что развитие сыновей и дочерей характеризуется неодинаковой чувствительностью к некоторым из них. Обнаружено, что в возрасте 10 нед и во взрослом состоянии масса тела потомков обоего пола отрицательно связана с порядковым номером календарного месяца рождения. Полученные результаты согласуются с выводами других исследователей о тесной зависимости скорости постнатального роста грызунов от времени их рождения (Шварц, 1980; Horton, 1984; Lee et al., 1987).

Величина помета при рождении отрицательно коррелирует с массой тела новорожденных сыновей, а масса тела дочерей не зависит от числа родившихся детенышей. Вероятно, для самцов условия развития в больших пометах менее благоприятны, чем для самок, что проявляется уже в эмбриональном периоде. В возрасте перехода детенышей на самостоятельное питание отрицательная корреляция между величиной помета и массой тела обнаруживается уже у потомков обоего пола, а в более старшем возрасте она нивелируется. При исследовании других эффектов величины помета

установлено, что увеличение размера помета негативно влияет на продолжительность жизни сыновей, тогда как таковая дочерей не зависит от этого показателя. Ранее было описано, что число детенышей в пометах отрицательно коррелирует с долей самцов при рождении (Nazarova et al., 1994; Evsikov et al., 1994). Полученные результаты позволяют предположить, что регуляция численного и полового состава потомства имеет адаптивное значение, так как способствует более успешному постнатальному развитию и лучшей выживаемости сыновей в пометах ниже средней величины.

Результаты изучения влияния соотношения полов при рождении на постнатальный рост детенышей показали, что масса новорожденных не зависит от доли самцов в пометах. В возрасте 3 нед масса тела сыновей уменьшается с увеличением их доли в потомстве, что связано, вероятно, с более высокой биологической “стоимостью” вскармливания сыновей (Nazarova et al., 1994). Зависимость массы тела дочерей от соотношения полов выявлена только в возрасте 6 нед, причем она имеет противоположную направленность: с увеличением доли самцов в пометах масса дочерей повышается. Результаты многих исследований свидетельствуют о том, что характер физиологических взаимоотношений потомков разного пола как между собой (vom Saal et al., 1983), так и с организмом матери (Clark et al., 1993; Houtsmuller et al., 1995) в процессе пренатального и постнатального онтогенеза зависит от соотношения полов и это отражается на развитии особей следующего поколения (Kinsley et al., 1986).

При изучении влияния массы тела родителей на рост потомков установлено, что масса тела матери при покрытии положительно связана с массой тела потомков обоего пола в возрасте 3, 6 нед и во взрослом состоянии, а с массой сыновей – и в возрасте 10 нед. Влияние массы тела отца на массу тела потомков обоего пола установлено только в 3-недельном возрасте, позже оно не выявляется, что связано, вероятно, с ослаблением аддитивной вариации в процессе роста животных. Ранее показано, что аддитивная вариация массы тела крыс и мышей в процессе развития подвержена сильным флуктуациям, а максимума она достигает в период наиболее высокой скорости роста животных (Atchley, 1984). Это, вероятно, справедливо и для водяных полевок, которые растут наиболее быстро в возрасте 2–3 нед (Назарова, 1991).

Различный вклад матери и отца в изменчивость массы тела потомков объясняется значительным материнским эффектом. Известно, что продукция и энергетическая ценность молока самок положительно связаны с массой тела, что может способствовать ускорению роста потомков у более крупных и упитанных матерей. На примере мышей выяснено, что основным фактором, определяющим

развитие молодняка, является материнское влияние: вклад выработки молока самкой в изменчивость массы тела 12-суточных мышат составляет 71.5%, а пренатальных факторов – 9.7% (Cox et al., 1959).

Метаболические ресурсы тела, имеющиеся в организме матери на момент покрытия, и жировые запасы, накопленные во время беременности, становятся, очевидно, дополнительным компонентом материнского вклада, поскольку рост потомков высокоупитанных во время беременности матерей ускоряется. Увеличение индекса физического состояния матери во время беременности положительно влияет на массу тела новорожденных и 3-недельных детенышей. Полученное преимущество в росте сохраняется у дочерей и во взрослом состоянии, тогда как у сыновей нивелируется уже в возрасте 10 нед.

Резко выраженный отрицательный энергетический баланс во время лактации неблагоприятен для роста детенышей обоего пола. Снижение индекса физического состояния кормящих самок сопровождается уменьшением массы тела потомков в возрасте 3 и 6 нед. В исследованиях на других видах – хомяках, крысах, коровах – выяснено, что при усиленной мобилизации резервов тела продукция молока сокращается. Это предотвращает опасное для жизни матери чрезмерное истощение ресурсов тела ее потомками (Mattingly, McClure, 1985; Schneider, Wade, 1989; Oldham, Friggens, 1989).

При исследовании связи между упитанностью не питающихся во время лактации самок серого тюленя *Halichoerus grypus*, продукцией молока и ростом потомков показано, что от физического состояния родивших самок зависит как продуктивность, так и жирность молока. Выяснено, что скорость роста потомков зависит главным образом от величины ресурсов матери, израсходованных во время лактации (Mellish et al., 1999). Результаты исследования на мармозетках *Callithrix jacchus*, использующих противоположную энергетическую тактику и не накапливающих жировых запасов тела для нужд размножения, показали, что ухудшение физического состояния самок во время лактации сопровождается падением питательной ценности молока и снижением скорости роста потомков (Tardif et al., 2001).

При исследовании условий “материнской среды”, календарных сроков рождения и массы тела отца на вероятность участия дочерей в размножении установлено, что вступление в размножение дочерей зависит только от физического состояния матери в период беременности: у высокоупитанных матерей количество участвующих в размножении дочерей значительно выше, чем у низкоупитанных. Высокая упитанность матери в период беременности положительно влияет и на продолжительность жизни дочерей. Результаты

нашего исследования свидетельствуют о том, что вступление в размножение сыновей от влияния вышеперечисленных факторов не зависит. На продолжительность их жизни влияет как физическое состояние матери в период беременности, так и ее способность поддерживать энергетический гомеостаз во время лактации. Наибольшая продолжительность жизни отмечена у сыновей, матери которых во время беременности имели упитанность ниже, а во время лактации выше средней.

Влияние условий раннего развития на продолжительность жизни потомков выявлено в работах и на других видах, однако долговременные эффекты и половые отличия исследуются редко. У высокоупитанных в период лактации самок красной белки *Tamiasciurus hudsonicus* выживаемость потомков в период молочного вскармливания выше, чем у низкоупитанных (Humphries, Boutin, 1996). Показано, что у рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* масса тела потомков в возрасте перехода на самостоятельное питание по-разному влияет на выживаемость сыновей и дочерей в зимний период: выживаемость дочерей положительно связана с массой тела, в то время как у сыновей от нее не зависит (Koskela, 1998).

Изменение репродуктивного потенциала часто является ведущим фактором динамики численности (Nakata, 1984; Bondrup-Neilsen, Ims, 1988; Назарова, 1991; Евсиков и др., 1997, 1999, 2001). У водяных полевок параметры плодовитости зимовавших самок, скорость роста молодых животных и вероятность их участия в размножении закономерно изменяются на разных фазах динамики численности. Средняя масса зимовавших особей от минимальной величины, наблюдаемой на спаде численности, увеличивается приблизительно на 30%, приближаясь к максимальной, характерной для последнего года подъема численности. Доля беременных самок среди зимовавших и отловленных в мае-июне варьирует от 20 (в фазу спада) до 76% (в фазу подъема численности); средняя величина помета, оцениваемая по числу живых плодов, изменяется у зимовавших самок от 5.4 до 8.1 от спада к подъему. Вероятность вступления самок в размножение в июне-июле, в год своего рождения, колеблется от 0 до 0.6. Высокая фенотипическая пластичность репродуктивных характеристик может быть обусловлена материнским влиянием на массу тела потомков и связанные с ней признаки. Как показали наши исследования, существенный вклад в дисперсию массы тела и других важных приспособительных признаков потомков вносит физическое состояние матери во время беременности и лактации. Это состояние является выражением индивидуальных отличий самок в величине потребляемого корма и (или) эффективности ассимиляции энергии. В природных условиях физическое состояние водяных полевок зависит от кормовой базы и выражен-

ности внутривидовой конкуренции и, как оказалось, тесно связано с репродуктивным успехом этих животных (Назарова, 1991; Евсиков и др., 1997, 1999, 2001).

Таким образом, физическое состояние самок во время беременности и лактации является интегрирующим звеном эколого-физиологических механизмов, действующих в системах мать–потомки и организм–популяция–среда. Это в свою очередь обеспечивает своевременную модификацию репродуктивного потенциала следующего поколения и поддержание численности популяций на уровне, адекватном возможностям среды при изменении условий существования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Евсиков В.И., Скорова С.В., Назарова Г.Г., Мошкин М.П. Влияние фотопериода на рост и репродуктивную функцию водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) // Экология. 1989. № 6. С. 58–63.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потанов 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., Назарова Г.Г., Рогов В.Г. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстного покрова, на разных фазах динамики численности популяции // Сиб. эколог. журн. 1999. № 1. С. 59–68.
- Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П. и др. Генетико-физиологические основы популяционного гомеостаза // Водяная полевка. М.: Наука, 2001. С. 386–412.
- Иванова Л.Н., Слоним А.Д. Функция почек и ее регуляция // Руководство по физиологии. Экологическая физиология животных. Л.: Наука, 1982. С. 246–250.
- Назарова Г.Г. Реализация репродуктивного потенциала водяных полевок на разных фазах динамики численности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН, 1991. 22 с.
- Назарова Г.Г., Евсиков В.И. Влияние условий выкармливания на выживаемость потомков, их репродуктивные характеристики и соотношение полов у водяной полевки (*Arvicola terrestris*) // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 3. С. 58–63.
- Овчинникова Л.Е. Роль трофических факторов в регуляции численности водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН, 2000. 20 с.
- Оленев Г.В. Эколого-генетические особенности внутривидовых структурно-функциональных группировок грызунов // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 54–68.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Abrams B.F., Laros R.K., Jr. Prepregnancy weight, weight gain and birth weight // Am. J. Obstet. Gynecol. 1986. V. 154. P. 503–509.
- Atchley W.R. Ontogeny, timing of development, and genetic variance-covariance structure // Am. Natur. 1984. V. 123. № 4. P. 519–540.
- Bondrup-Neilsen S., Ims R.A. Demography during a population crash of the wood lemming, *Myopus schistillor* // Can. J. Zool. 1988. V. 66. P. 2442–2448.
- Bronson F.H., Heideman P.D., Kerbeshian M.C. Lability of fat stores in peripubertal wild house mice // J. Comp. Physiol. B. 1991. V. 161. P. 15–18.
- Campbell R.M., Fell B. F. Gastrointestinal hypertrophy in the lactating rat and its relation to food intake // J. Physiol. (L.). 1964. V. 171. P. 90–98.
- Clark M.M., Crew D., Galef B.C., Jr. Androgen mediated effects of male fetuses on the behavior of dams late in pregnancy // Devel. Psychobiol. 1993. V. 26. P. 25–35.
- Cox D.F., Legates I. E., Cockerham C.C. Maternal influence on body weight // J. Anim. Sci. 1959. V. 18. P. 519–527.
- Degen A.A., Khokhlova I.S., Kam I. Water budget during reproduction in female common spiny mice (*Acomys canirinus*) // J. Mammal. 2004. V. 85. № 6. P. 1106–1110.
- Evsikov V.I., Nazarova G.G., Potapov M.A. Female odour choice, male social rank, and sex ratio in the water vole // Adv. Biosci. 1994. V. 93. P. 303–307.
- Gębczyński M., Gębczyńska Z. The energy cost of nesting growth in the European pine vole // Acta Theriol. 1984. V. 29. P. 231–241.
- Gittleman J.Z., Thompson S.D. Energy allocation in mammalian reproduction // Am. Zool. 1988. V. 28. P. 863–875.
- Glazier D.S. Trade-offs between reproductive and somatic (storage) investments in animals: a comparative test of the Van Noordwijk and De Jong model // Evol. Ecol. 1999. V. 13. P. 539–555.
- Horton T.H. Growth and maturation in *Microtus montanus*: effect of photoperiod before and after weaning // Can. J. Zool. 1984. V. 62. P. 1741–1746.
- Houtsmuller E.J., de Jong F.H., Rowland D.L., Slob A.K. Plasma testosterone in fetal rats and their mothers on day 19 of gestation // Physiol. Behav. 1995. V. 57. P. 495–499.
- Humphries M.M., Boutin S. Reproductive demands and mass gains: A paradox in female red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*) // J. Anim. Ecol. 1996. V. 65. № 3. P. 332–338.
- Innes D.G.L., Millar J.S. Body weight, litter size and energetics of reproduction in *Clethrionomus gapperi* and *Microtus pennsylvanicus* // Can. J. Zool. 1981. V. 59. P. 759–789.
- Kinsley C., Miele J., Wagner C.K. et al. Prior intrauterine position influences body weight in male and female mice // Horm. Behav. 1986. V. 20. P. 201–211.
- Koskela E. Offspring growth, survival and reproductive success in the bank vole: a litter size manipulation experiment // Oecologia. 1998. V. 115. P. 379–384.
- Lee W.B., Houston D.C. The effect of diet quality on gut anatomy in (*Microtinae*) British voles // J. Comp. Physiol. B. 1993. V. 163. P. 337–339.
- Lee T.M., Smale L., Zucker I., Dark J. Influence of daylight: experienced by dams on postnatal development of young meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) // J. Repr. Fert. 1987. V. 18. P. 337–342.

- Leon M., Fischette C., Chee P., Woodside B. Energetic limits on reproduction: interaction of thermal and dietary factors // *Physiol. Behav.* 1983. V. 30. P. 937–943.
- Lochmiller R.L., Ditchkoff S.S., Sinclair J.A. Developmental plasticity of postweaning cotton rats (*Sigmodon hispidus*) as an adaptation to nutritionally stochastic environments // *Evol. Ecol.* 2000. V. 14. P. 127–142.
- Loveridge G.G. Body weight changes and energy intake of cats during gestation and lactation // *Anim. Technol.* 1986. V. 37. P. 7–15.
- Mattingly D.K., McClure P.A. Energetics of reproduction in large-littered cotton rats (*Sigmodon hispidus*) // *Ecology.* 1982. V. 63. P. 181–195.
- Mattingly D.K., McClure P.A. Energy allocation during lactation in cotton rats (*Sigmodon hispidus*) on a restricted diet // *Ibid.* 1985. V. 66. P. 928–937.
- Mellish J.A., Iverson S.J., Bowen W.D. Variation in milk production and lactation performance in grey seals and consequences for pup growth and weaning characteristics // *Physiol. Biochem. Zool.* 1999. V. 72. № 6. P. 677–690.
- Migula P. Energetics of pregnancy and lactation in European common vole // *Acta Theriol.* 1969. V. 14. P. 167–169.
- Millar J.S., Schieck J.O. An annual lipid cycle in a montane population of *Peromyscus maniculatus* // *Can. J. Zool.* 1986. V. 64. P. 1981–1985.
- Mousseau T.A., Fox C.W. The adaptive significance of maternal effects // *Trends Ecol. Evol.* 1998. V. 13. P. 403–407.
- Nakata K. Factors effecting litter size in the red-backed vole, *Clethrionomus rufocanus*, with special emphasis on population size // *Res. Popul. Ecol.* 1984. V. 26. P. 221–234.
- Nazarova G., Skorova S., Evsikov V. Sex ratio manipulation through embryo mortality in the water vole (*Arvicola terrestris* L.): consequences for fitness // *Pol. Ecol. Stud.* 1994. V. 20. № 3–4. P. 419–422.
- Oldham J.D., Friggens N.C. Sources of variability in lactational performance // *Proc. Nutr. Soc.* 1989. V. 48. P. 33–43.
- Randolph P.A., Randolph J.C., Mattingly K., Foster M.M. Energy costs of reproduction in the cotton rat (*Sigmodon hispidus*) // *Ecology.* 1977. V. 58. P. 31–45.
- Schneider J.E., Wade G.N. Effects of maternal diet, body weight and body composition on infanticide in Syrian hamsters // *Physiol. Behav.* 1989. V. 46. P. 815–821.
- Szendro Z., Maertens L. Maternal effect during pregnancy and lactation in rabbits (a review) // *Acta Agraria Kaposvariensis.* 2001. V. 5. № 2. P. 1–21.
- Tardif S.D., Power M., Oftedal O.T. et al. Lactation, maternal behavior and infant growth in common marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*): effects of maternal size and litter size // *Behav. Ecol. Soc.* 2001. V. 51. P. 17–25.
- vom Saal F.S., Grant W.M., McMullen C.W., Laves K.S. High fetal estrogen concentration: correlation with increased adult sexual activity and decreased aggression in male mice // *Science.* 1983. V. 17. P. 1306–1309.
- Weiner J. Limits to energy budget and tactics in energy investments during reproduction in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus sungorus* Pallas 1770) // *Symp. Zool. Soc. L.* 1987. № 57. P. 167–187.

Effect of Mother's Physical Condition during Pregnancy and Lactation on Postnatal Growth and Reproductive Success of Offspring in Water Vole *Arvicola terrestris* L.

G. G. Nazarova and V. I. Evsikov

*Institute of Animal Taxonomy and Ecology, Siberian Division, Russian Academy of Sciences,
ul. Frunze 11, Novosibirsk, 630091 Russia
e-mail: galinanazarova@mail.ru*

Abstract—Postnatal growth, life span, and probability of reproduction in the adult state depended on the mother's physical condition during pregnancy and lactation in water vole. The white fat weight in the female abdominal cavity was shown to significantly increase in pregnancy and to decrease in late lactation. As an indicators for nutritional state of females, their body weight difference after parturition (or in late lactation) and expected from the regression equation relating individual body weight at the beginning and the end of each reproductive stage were used (physical condition indexes in pregnancy or lactation). The correlation of the physical condition index in pregnancy with the storage fat weight was 0.67. The metabolic resources of the mother's body proved to favor faster offspring development. The female offspring weight at the age of 3 and 10 weeks as well as adult ones positively correlated with the mother's nutritional state in pregnancy, while the male offspring weight demonstrated a similar correlation at the age of 3 and 6 weeks. Increased negative energy balance during lactation proved to decrease the offspring weight in both sexes after separation from mother and at the age of 6 weeks. High nutritional state of mother in pregnancy favored both the probability of reproduction and life span of female offspring. The reproduction of male offspring did not depend on the mother's physical condition. The life span peaked in male offspring of mothers in a nutritional state below average in pregnancy and above average in lactation. Thus, the physical condition of the mother's body is an important sex-dependent factor of phenotypic variation in the offspring body weight, reproductive competence, and life span.

Key words: physical condition, maternal effect, growth, life span, reproductive success, sex.