



РАСТЕНИЕВОДСТВО

УДК 575.17:591.15:599.323.4

М.И. Чепраков

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫЖИХ ПОЛЕВОК НА РАЗНЫХ ФАЗАХ ПОПУЛЯЦИОННОГО ЦИКЛА*

На особях рыжей полевки (*Myodes glareolus*) выявлены фазовые компоненты изменчивости общих размеров тела и черепа и промеров, связанных с его мозговой частью.

Ключевые слова: рыжая полевка, масса тела, длина тела, промеры черепа, фазы популяционного цикла, компоненты изменчивости.

М.И. Чепраков

MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF BANK VOLES IN POPULATION CYCLE DIFFERENT PHASES

The variability phase components of common sizes of body, skull and measurements connected with its cerebral part are revealed in the bank vole (*Myodes glareolus*) species.

Key words: bank vole, body mass, body length, skull measurements, population cycle phases, variability components.

Введение. Такая морфологическая особенность грызунов, как фазово-зависимые изменения массы тела, известна под названием “эффект Читти” [12]. Величина остаточных отклонений от линии регрессии между длиной тела и черепа показывает неустойчивую связь с фазами популяционного цикла [14, 15]. Зависимость изменений длины тела от фазы популяционной динамики может проявляться слабо [16]. Описано редкое явление – разнонаправленные изменения размеров тела и черепа, происходящие в смежных популяционных циклах в ходе роста популяционного обилия в одной и той же популяции [2, 6]. Средняя масса мозга полевок может понижаться на спаде численности популяции [10]. В целом изучение процессов, происходящих в ходе популяционной динамики, способствует познанию механизмов, лежащих в ее основе, что имеет значение при разработке способов регуляции размеров популяций.

Цель. Выявление фазово-зависимых эффектов на примере рыжей полевки на основе изучения изменения общих размеров тела и черепа и промеров, связанных с мозговой частью черепа.

Материал и методы. В качестве общих размеров тела использовали его массу и длину, а в качестве общего размера черепа – его кондиллобазальную длину. В качестве промеров, связанных с мозговой частью черепа, были взяты наименьшая межглазничная ширина, высота мозговой капсулы и высота в области барабанных камер, детали измерения которых изложены в работе [13]. Для промеров черепа вычисляли индексы (относительные размеры) как отношение величины промера к величине его кондиллобазальной длины. В период с 1999 по 2010 г. раз в сезон во второй половине июля брали выборки из локальной популяции рыжей полевки. Популяционное обилие оценивали как попадаемость на 100 ловушко-суток (л.-с.) за первые два дня отлова. Средняя оценка на подъеме составляла 15,3 ос. на 100 л.-с., в периоды пиков – 50,1, а в годы спадов – 4,9 ос. Выделяли фазы низкого (спад, депрессия), среднего (подъем, рост) и высокого (пик) обилия. То, что за каждым годом среднего обилия следовал год высокой плотности, позволило считать их фазами роста. Так как годы низкого обилия следовали за пиковыми годами либо один за другим, это позволило относить их к фазе спада (депрессии). Другие методические аспекты сбора материала и его обработки описаны ранее [7].

*Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 11-04-01369).

Общее количество исследованных животных составило 524 особи (из них 104 – перезимовавшие, 420 – сеголетки в возрасте от 1,5 мес.). Среди сеголеток выделяли три возрастных группы: 1,5-; 2- и 3–4-месячные. Перезимовавшие особи были представлены одним возрастным классом. Понятия “плотность” и “численность” использованы в работе в широком смысле – как синонимы обилия. Понятия “значимо”, “достоверно” также использовали как синонимы. Характер межфазовой изменчивости изучаемых признаков исследовали с помощью ковариационного анализа (ANCOVA) из раздела «общие модели регрессии» (GRM). Иерархический анализ (год, вложенный в фазу цикла) использовали, чтобы выяснить, насколько устойчивы межфазовые различия в разные годы. При обработке материала был использован пакет программ Statistica 6.

Результаты и обсуждение. Использование ковариационного анализа показало, что масса тела рыжих полевок наибольшая в фазе роста плотности популяции ($20,3 \pm 0,21$ г), промежуточная на ее пике ($19,5 \pm 0,13$ г) и наименьшая на ее спаде ($18,6 \pm 0,20$ г). Значимо положительное влияние ковариат «возраст» ($b=0,5 \pm 0,03$) и «половозрелость» ($b=0,4 \pm 0,03$, $p < 0,001$), но не «пола» ($p > 0,95$). Использование иерархического вложенного плана анализа показало достоверность как межфазовых ($p < 0,02$), так и межгодовых ($p < 0,01$) различий.

Межфазовые различия длины тела недостоверны ($p > 0,10$), при значимом влиянии ковариат «возраст» ($b=0,5 \pm 0,03$) и «участие в размножении» ($b=0,5 \pm 0,03$), но не «пол» ($p > 0,55$, ANCOVA-GRM). Среднее значение на спаде численности равно $93,0 \pm 0,39$ мм, на ее подъеме – $93,4 \pm 0,43$, на ее пике – $94,0 \pm 0,26$ мм. Анализ вложенного плана показал, что межфазовые различия отсутствуют ($p > 0,21$), а межгодовые выражены хорошо ($p < 0,01$).

Кондилобазальная длина черепа в годы подъемов ($22,8 \pm 0,06$ мм) и пиков ($22,8 \pm 0,04$ мм) плотности сходная ($p > 0,27$) и больше, чем в годы спадов ($22,4 \pm 0,05$ мм, $p < 0,001$). Для этого признака положительное влияние ковариат «масса тела» ($b=0,2 \pm 0,05$) и «длина тела» значимо ($b=0,5 \pm 0,0$, $p < 0,001$), в отличие от «участия в размножении» и «пола» ($p > 0,30$). Возраст использовали как межгрупповой фактор, его влияние значимо ($p < 0,001$). Размер черепа монотонно возрастает с возрастом при усреднении по фазам цикла. Однако есть возрастные особенности в его фазовой динамике ($p < 0,03$). У полуторамесячных полевок динамика размера черепа подобна той, что наблюдается при усреднении по возрастам: в депрессию численности значения ниже, чем в другие периоды ($p < 0,001$). У животных в возрасте 2–4 месяца кондилобазальная длина возрастает от одной фазы к другой по мере роста популяционной плотности ($p < 0,05$). У перезимовавших особей межфазовые различия не выражены ($p > 0,13$). Для этого признака межгодовые различия так же хорошо выражены ($p < 0,001$), как межфазовые.

Меньшей величиной межглазничной ширины выделяются полевки с такой фазой цикла, как подъем ($3,83 \pm 0,011$ мм, $p < 0,001$), по сравнению с другими периодами ($3,87 \pm 0,012$ мм в фазе спада, $3,89 \pm 0,007$ мм в фазе пика). Значимо отрицательное влияние ковариаты «возраст» ($b=-0,4 \pm 0,07$) и положительное – ковариаты «общий размер черепа» ($b=0,5 \pm 0,07$, $p < 0,001$). Пол использовали в качестве межгруппового фактора в этом ковариационном комплексе, в среднем по фазам его влияние незначимо ($p > 0,13$). Установлено, что характер межфазовых различий рассматриваемого признака в значительной степени определяется его изменениями у самок. Уменьшение признака в годы подъемов у самок ($3,81 \pm 0,018$ мм) значимо по сравнению как с годами депрессий ($3,87 \pm 0,017$ мм, $p < 0,01$), так и с годами пиков ($3,88 \pm 0,010$ мм, $p < 0,001$). У самцов в пиковые годы значение признака наибольшее ($3,89 \pm 0,009$ мм, $p < 0,01$) по сравнению с другими периодами ($3,86 \pm 0,015$ мм на спаде цикла, $3,86 \pm 0,014$ мм на его подъеме). Половые различия в величине признака выражены ($p < 0,03$) только при средней плотности популяции. Введение фактора «половозрелость» в этот комплекс в качестве ковариаты не показало его влияния ($p > 0,06$). Индекс этого промера черепа меняется подобным же образом. По результатам иерархического анализа уровень межгодовой изменчивости признака и его индекса в периоды спадов превышает уровень межфазовых различий (для года $p < 0,02$, для фазы с тремя градациями $p > 0,08$). Зато в периоды подъемов и пиков цикла межфазовые различия ($p < 0,01$) выражены сильнее межгодовых ($p > 0,28$).

С помощью ковариационного анализа установлено, что для высоты мозговой капсулы достоверно влияние «общий размер черепа» ($b=0,4 \pm 0,07$, $p < 0,001$), но нет влияния фактора «участие в размножении» ($p > 0,72$). Возраст (перезимовавшие и сеголетки) и пол использовали как межгрупповые факторы. Наряду с фазово-зависимыми изменениями ($p=0,001$) получили различия в величине признака у самцов и самок ($p < 0,01$). Значения высоты мозговой капсулы в период популяционных пиков ($7,28 \pm 0,016$ мм) больше, чем на подъеме ($7,20 \pm 0,031$ мм) и спаде численности ($7,18 \pm 0,028$ мм), а у самцов ($7,26 \pm 0,020$ мм) выше, чем у самок ($7,19 \pm 0,023$ мм). В среднем по возрастам у самцов значение признака больше, чем у самок при высокой ($p < 0,001$) и низкой ($p < 0,02$) плотности популяции, но половые различия незначимы при среднем уровне популяционного обилия ($p > 0,25$). Взаимодействие факторов «пол» и «фаза» достоверно ($p < 0,02$). Иначе в среднем

по возрастам межфазовые различия по-разному выражены у самцов и самок. У самок на спаде цикла ($7,12 \pm 0,038$ мм) значения признака ниже, чем в другие периоды, вместе взятые ($7,22 \pm 0,024$ мм, $p < 0,03$), а у самцов на пике численности ($7,35 \pm 0,020$ мм) они больше, чем в другие периоды ($7,21 \pm 0,032$, $p < 0,02$). У перезимовавших животных различия между полами в фазово-зависимых эффектах подобны этим различиям в среднем по возрастам. А у сеголеток значения у самцов несколько выше, чем у самок, в течение всех фаз цикла ($p < 0,03$). Тройное взаимодействие факторов значимо ($p < 0,03$). Индекс этого промера меняется аналогичным образом. Анализ вложенного плана показал, что для высоты мозговой капсулы и ее индекса межгодовые и межфазовые различия значимы ($p < 0,01$).

Для высоты в области барабанных камер с помощью ковариационного анализа выявлено значимое влияние ковариат «общий размер черепа» и «возраст» ($p < 0,01$). Влияние кондилобазальной длины положительное ($b = 0,1 \pm 0,02$), а возраста – отрицательное ($b = -0,1 \pm 0,04$). Независимую переменную «пол» использовали в качестве межгруппового фактора. Установлено, что величина промера у самцов ($9,27 \pm 0,014$ мм) выше ($p < 0,02$), чем у самок ($9,21 \pm 0,017$ мм), при усреднении по фазам цикла. При усреднении по полу значение признака в пиковые годы ($9,32 \pm 0,013$ мм) больше, чем в годы подъемов ($9,16 \pm 0,021$ мм), в годы спадов значение промежуточное ($9,24 \pm 0,022$ мм, $p < 0,02$). Половые различия не выражены на популяционном подъеме (самцы – $9,17 \pm 0,025$ мм, самки – $9,16 \pm 0,033$ мм). Но они выражены на пике численности (самцы – $9,36 \pm 0,018$ мм, самки – $9,28 \pm 0,019$ мм) и в ее депрессию (самцы – $9,27 \pm 0,028$ мм, самки – $9,20 \pm 0,033$ мм). Половые особенности фазовой изменчивости проявляются в том, что значение признака у самцов при средней плотности популяции меньше, чем в другие периоды ($p < 0,001$), а у самок – больше на популяционном пике, чем в другие периоды ($p < 0,002$). Введение фактора «половозрелость» в этот комплекс в качестве ковариаты не показало его влияния ($p > 0,06$). Для индекса этого промера установлены похожие изменения. Для признака и его индекса межгодовые ($p < 0,01$) и межфазовые различия значимы ($p < 0,04$).

Существует представление, что высокая скорость роста в первый месяц жизни грызунов приводит к понижению у них относительной длины (индекса) черепа [8]. С помощью ковариационного анализа на сеголетках оценивали изменения индекса черепа (по отношению к длине тела) в зависимости от фаз плотности и участия в размножении. В качестве ковариат использовали факторы «возраст» и «пол». Достоверно влияние факторов «фаза плотности» ($p < 0,01$) и «половое созревание» ($p < 0,001$), а также их взаимодействие ($p = 0,02$). Влияние ковариаты «возраст» достоверно ($b = 0,2 \pm 0,03$, $p < 0,01$), а «пол» – нет ($p > 0,78$). Половозрелые сеголетки имеют значимо меньший индекс черепа ($0,236 \pm 0,0014$), чем неполовозрелые ($0,251 \pm 0,0007$). Фазовые изменения не выражены ($p > 0,8$) у первых и выражены ($p < 0,01$) у вторых. У последних индекс черепа при низкой численности ($0,247 \pm 0,0011$) меньше, чем при средней ($0,255 \pm 0,0015$) и высокой ($0,252 \pm 0,0006$, $p < 0,001$). Следовательно, скорость роста в первый месяц жизни у особей, достигающих полового созревания в год своего рождения, не зависит от плотности популяции и выше, чем у неполовозрелых молодых. Последние быстрее растут в первый месяц жизни при низкой плотности, чем в другие фазы. В более позднем возрасте (от 1,5 до 3–4 мес.) неразмножающиеся молодые особи имеют большую массу тела ($17,2 \pm 0,33$ г) в фазе подъема, чем при низкой численности ($16,2 \pm 0,25$ г, возраст как ковариата). Величина массы тела в фазе пика промежуточная ($16,7 \pm 0,13$ г). Фазовая изменчивость массы тела отражает наличие у них межфазовых различий в скорости роста в возрасте старше одного месяца. В этот же период онтогенеза размножающиеся прибылые имеют большую массу тела на подъеме и пике численности ($21,9 \pm 0,24$ и $21,3 \pm 0,80$ г соответственно) и, значит, растут быстрее, чем на популяционном спаде ($19,4 \pm 0,34$ г, возраст как ковариата). А в среднем по фазам масса тела у них большая ($20,9 \pm 0,30$ г), чем у неполовозрелых ($16,7 \pm 0,14$ г), что указывает на различия в скорости роста между этими двумя группами молодых особей.

Таким образом, при низкой численности рыжим полевкам свойственны наименьшие значения массы тела и кондилобазальной длины черепа по сравнению с периодами ее подъемов и пиков. Влияние возраста на величину этих признаков положительное, а влияние пола незначимо. В свою очередь, ковариаты «масса тела» и «длина тела» положительно влияют на общий размер черепа. Для веса тела отмечено положительное влияние фактора «половозрелость», для размера черепа его влияние отсутствует. Скорость роста, оцененная по косвенным данным, у размножающихся сеголеток на всех периодах онтогенеза выше, чем у неполовозрелых особей. Межфазовые различия по этому показателю могут быть по-разному выражены в возрасте до месяца и в более поздний период онтогенеза.

При среднем уровне популяционного обилия для полевок характерны наименьшие значения межглазничной ширины и высоты в области барабанных камер и их индексов. Влияние возраста на величину этих при-

знаков отрицательное. Половые различия для обоих признаков проявляются в особенностях фазовой динамики. Согласно литературным данным, именно межглазничная ширина и высота в области барабанных камер являются теми признаками, которые вносят наиболее существенный вклад в компоненту максимальной аддитивной наследуемости краниометрических признаков [3]. Сходная межфазовая динамика этих признаков, видимо, отражает изменения генотипической структуры, происходящие в ходе циклической динамики популяции.

При высокой плотности популяции полевки имеют наибольшие значения высоты мозговой капсулы и высоты в области барабанных камер и их индексов. Для этих промеров и их индексов зафиксировано влияние фактора «пол». В обоих случаях значения у самцов выше, чем у самок. Надо отметить, что первый из признаков в существенной мере дополняет второй и входит как составляющая в его размер. В конечном счете, различия между этими двумя признаками определяются величиной, на которую барабанные камеры выступают за нижний уровень мозговой капсулы. Это в какой-то мере объясняет схожие черты в межфазовой и половой изменчивости этих признаков. Динамика высоты мозговой капсулы в большей степени отражает изменчивость ее размера, чем динамика высоты в области барабанных камер. Так как изменения объема мозговой капсулы отражают динамику массы мозга, а высота мозговой капсулы в наибольшей степени связана с ее объемом, то ее величина может служить индикатором массы мозга [11]. Видимо, возрастание количества социальных внутривидовых контактов, происходящее при увеличении плотности популяции, служит причиной, приводящей к увеличению в ходе роста популяционного обилия размеров мозговой коробки и мозга, индикатором которых является высота мозговой капсулы. Вот почему величина этого признака наибольшая в периоды пиков. Самцам рыжих полевок чаще свойственны более крупные индивидуальные участки и, соответственно, большая подвижность и количество социальных контактов, чем самкам [1, 9]. Кроме того, наблюдения в условиях эксперимента показали, что самки реже вступали в контакты с другими особями группы, чем самцы [5, 4]. Поэтому величина этого промера черепа у самцов больше, чем у самок.

Заключение. Выявленные разнонаправленные, фазово-зависимые изменения морфологических признаков отражают разнообразные процессы, протекающие в ходе популяционных циклов. Кроме циклических колебаний общих размеров тела и черепа, установлены повторяющиеся колебания частных размеров черепа и их индексов. Обнаруженные межфазовые различия в форме черепа позволяют считать, что протекание популяционного цикла связано с изменениями размера мозга рыжих полевок и с изменениями генотипической структуры популяции этого вида. Для промеров черепа, связанных с его мозговой частью, зафиксированы половые отличия в размерах и выявлены пол-специфические компоненты фазово-зависимой изменчивости, что говорит о различиях в реакции самцов и самок на популяционную плотность и лимитирующие популяцию факторы. Половое созревание сеголеток рыжих полевок связано с увеличением общих размеров тела (массы и длины). Но нет его связи с общим и частными размерами черепа.

Литература

1. Башенина Н.В., Окулова Н.М. Эколого-физиологические ритмы, этология // Европейская рыжая полевка. – М.: Наука, 1981. – С. 181–192.
2. Галактионов Ю.К. Межциклическая и внутрициклическая изменчивость непрерывных признаков черепа водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) // Докл. РАН. – 1995. – Т. 340. – № 2. – С. 279–281.
3. Наследуемые изменения фенотипа в динамике численности водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Северной Барабе / В.Ю. Ковалева [и др.] // Сиб. экол. журн. – 2011. – № 4. – С. 587–792.
4. Кравченко Л.Б., Москвитина Н.С., Большакова Н.П. Этолого-физиологические стратегии трех видов лесных полевок (р. *Clethrionomys*) в условиях истинной симпатрии // Популяционная экология животных: мат-лы междунар. конф. – Томск: Изд-во ТГУ, 2006. – С. 143–146.
5. Рutowская М.В. Акустическая активность и социальное поведение рыжих полевок // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих: сб. науч. работ. – М.: Изд-во ИПЭЭ РАН, 1998. – С. 177–188.
6. Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., Епифанцева Л.Ю. Изменчивость морфометрических признаков // Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. – Изд. 2-е, испр. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. – С. 109–121.
7. Чепраков М.И. Составляющие эффекта Читти // Экология. – 2011. – № 6. – С. 478–480.
8. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980. – 278 с.

9. Щипанов Н.А., Лапина М.Г. Оценка обилия оседлого населения и величины иммиграции методом безвозвратного изъятия рыжих полевков (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) // Изв. РАН. Сер. биол. – 2011. – № 6. – С. 747–758.
10. Яскин В.А. Высота мозговой капсулы черепа как индикатор популяционного цикла у грызунов // Популяционная экология животных: мат.-лы. междунар. конф. – Томск: Изд-во ТГУ, 2006. – С. 73.
11. Яскин В.А., Емельченко Н.Н. Сезонная и географическая изменчивость объема мозговой капсулы красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) // Зоол. журн. – 2003. – Т. 82. – № 11. – С. 1375–1380.
12. Boonstra R., Krebs C.J. Viability of large and small sized adults in fluctuating vole populations // Ecology. – 1979. – V. 60. – P. 567–573.
13. The growth of the skull during postnatal development of *Lemmus lemmus* (Mammalia, Rodentia) / J. Kratochvíl [et al.] // Prirodov. Prace Ust. Ceskosl. Akad. Ved. Brno. – 1977. – V. 4. – P. 3–33.
14. Krebs C.J. Cyclic variation in skull-body regressions of lemmings // Can. J. Zool. – 1964. – V. 42. – № 4. – P. 631–643.
15. Mihok S., Fuller A.W. Morphometric variation in *Clethrionomys gapperi*: are all voles created equal? // Can. J. Zool. – 1981. – V. 59. – № 12. – P. 2275–2283.
16. Norrdahl K., Korpimäki E. Changes in individual quality during a 3-year population cycle of voles // Ecologia. – 2002. – V. 130. – № 2. – P. 239–249.



УДК 633.14: 631.52

В.И. Полонский, А.В. Сумина

ВЛИЯНИЕ ГЕНОТИПА И УСЛОВИЙ ГОДА ВЫРАЩИВАНИЯ НА ПОГЛОЩЕНИЕ ВОДЫ ЗЕРНОМ ЯЧМЕНЯ

На 24 образцах сибирской селекции описано воздействие погодных условий, складывавшихся в 2008–2011 годах, на поглощение воды зерном ячменя, содержание в нем белка и массу 1000 зерен. Выявлено, что фактор «год» по сравнению с фактором «генотип» оказывал различное влияние на указанные физико-химические показатели зерна ячменя. Проанализированы перспективные образцы для возможного использования в качестве исходного материала в селекции ячменя крупяного направления.

Ключевые слова: зерно, ячмень, поглощение воды, бета-глюканы, содержание белка, масса 1000 зерен, условия года, генотип.

V.I. Polonskiy, A.V. Sumina

THE INFLUENCE OF GENOTYPE AND CULTIVATION YEAR CONDITIONS ON WATER ABSORPTION BY BARLEY GRAIN

The impact of the weather conditions developing in 2008–2011 on water absorption by barley grain, on the protein content in it and on the mass of 1000 grains is described on Siberian selection 24 samples. It is determined that the “year” factor in comparison with “genotype” factor exerted different impact on the specified physical and chemical barley grain indices. The perspective samples for possible use as an initial material in selection of cereal type barley are analyzed.

Key words: grain, barley, water absorption, beta-glucans, protein content, mass of 1000 grains, year conditions, genotype.

Введение. В последнее время в ряде стран резко возрос интерес к здоровому (функциональному) питанию, особенно это касается включения в диету растворимых пищевых волокон из зерновых культур – так называемых (1,3;1,4)-β-D-глюканов. Рекордсменами по содержанию этих полисахаридов среди зерновых являются два вида – ячмень и овес.