

Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. IV. Внутривидовая изменчивость переваримости кормов

В. И. ЕВСИКОВ, Л. Е. ОВЧИННИКОВА

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

АННОТАЦИЯ

В циклирующей популяции водяной полевки изучена межгодовая, сезонная и индивидуальная изменчивость переваримости кормов, которая рассматривалась на основе данных по содержанию непереваримой части (лигнин + кислотонерастворимая зола) в корме и фекалиях. Образцы собраны в естественных местообитаниях и при содержании животных на естественных кормах в течение 3–5 дней после отлова. Качество кормов оценивалось по содержанию в них растительных волокон.

Установлено, что сезонные изменения переваримости кормов определяются сезонной сменой кормов, но различаются на разных фазах динамики численности. После пика численности наблюдается относительное снижение эффективности переваривания (без снижения качества кормов). Предполагается, что одной из причин этого является адаптация к питанию непредпочитаемыми кормами на фоне кормового дефицита в зимних стадиях обитания, подвергшихся сильному трофическому воздействию в фазу высокой численности. Переваримость кормов начинает возрастать на фазе низкой численности, причем межгодовые изменения уровня переваримости у зимовавших особей положительно коррелируют с циклическими изменениями средней массы тела животных и отрицательно – с изменениями уровня свободных жирных кислот в плазме крови. Установлено наличие связей между эффективностью переваривания кормов и массой тела, социальным и репродуктивным статусом особей. После зимовки на пике численности доминирующие самцы более эффективно переваривают корм по сравнению с субординантами, а беременные самки – по сравнению с небеременными. Предполагается, что перестройка работы пищеварительного тракта животных, наряду с другими трофическими факторами, может вносить существенный вклад в динамику численности через изменение популяционной и индивидуальной приспособленности.

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что мелкие зеленоядные млекопитающие характеризуются высокими энергетическими потребностями и низкокалорийной диетой с большим содержанием трудноперевариваемых растительных волокон. Чтобы компенсировать возросшие энергетические потребности или снижение качества корма, животные должны увеличивать потребление корма и (или) эффективность его переваривания. С одной стороны, высокая эффективность переваривания выгодна для особи, так как позволяет удовлетво-

рять метаболические потребности в условиях недостатка кормов и уменьшать время фуражировки, что снижает вероятность стать жертвой хищника. С другой стороны, увеличение эффективности переваривания за счет энергетически дорогостоящей гипертрофии кишечного тракта может негативно отражаться на других физиологических функциях.

Переваримость корма является характеристикой удельной эффективности переваривания. Принято считать, что ее уровень является видоспецифической характеристикой и определяется качеством корма. Более того, перевари-

мость корма может использоваться как одна из простых оценок его качества [1]. Сравнительному анализу переваримости кормов у разных видов посвящено большое число исследований [1–4] и др. Вследствие этого коэффициенты переваримости корма могут не измеряться напрямую, а рассчитываться на основе содержания в корме различных компонентов с использованием регрессионных уравнений [5–7]. При этом практически отсутствуют прямые измерения внутривидовой изменчивости переваримости кормов, которая определяется не различиями в качестве кормов, а индивидуальными особенностями животных или факторами популяционной динамики.

Основываясь на имеющихся данных литературы, можно предположить, что внутривидовая изменчивость переваримости корма связана с репродуктивными характеристиками особей [8], их социальным поведением и пространственным размещением относительно кормовых ресурсов [9], с уровнем гетерозиготности животных [10].

Известно, что эти характеристики значительно варьируют в циклирующих популяциях мелких растительноядных млекопитающих, причем их популяционная динамика в существенной мере зависит от количественной и качественной динамики кормовой базы [11, 12]. Однако внутривидовая изменчивость переваривающих способностей особей и ее возможная роль в механизмах популяционной регуляции до сих пор не изучались.

В данной работе представлены результаты многолетнего исследования переваримости кормов, а также факторов, определяющих уровень эффективности переваривания (количества и качества кормов, фазы популяционного цикла, индивидуальных характеристик особей), в природной популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) с резко выраженными колебаниями численности.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследования. Работа проводилась в окрестностях д. Лисьи Норки Новосибирской области (55°50'N, 80°00'E).

Популяции водяной полевки в подтаежной зоне Барабинской низменности характеризуются

сезонной сменой местообитаний [13]. Во влажных стациях размножения с мая по август полевки питаются вегетативными частями гидрофильных растений; зимние кормовые запасы в зимовочных норах состоят из корневищ и прострочков луговых растений. Судя по кормовым остаткам, обнаруженным в подснежных ходах на луговых стациях в апреле 1987 и 1988 гг., водяные полевки в конце зимовки используют в питании прошлогоднюю сухую растительность, хотя для данного вида сухой корм является непригодным [14].

Сбор материала. Животных отлавливали живоловками (см. [15]), а затем содержали в лабораторных условиях (при естественном фотопериоде, 18 ± 5 °C) в одиночных клетках с гнездовым материалом. Водой и кормом обеспечивали *ad libitum*.

В течение 3–7 дней после поимки животных содержали на диете, максимально приближенной к естественной. После этого в течение ночи собирали фекалии. Кормовой рацион включал в себя луговое апрельское сено, гидрофильные растения (*Carex* spp., *Pharagmites communis* Trin., *Butomus unbellatus* L.) на стадии вегетации, собранные во влажных стациях обитания полевки в мае–августе, подземные запасующие части луговых растений из кормовых запасов водяных полевок, вырытые из их нор в сентябре–октябре. Образцы кормов также отбирали для последующего анализа.

Учитывали возраст животных (зимовавшие или сеголетки), пол и массу их тела. У тех самок, которые были забиты в течение суток после взятия образцов, определяли репродуктивный статус. Самок считали беременными, если у них были обнаружены эмбрионы и (или) желтые тела беременности. С 1988 г. у части самцов определяли социальный ранг в экспериментальном групповом ссаживании (см. [15]), проводимом после взятия образцов для измерения переваримости.

В некоторых случаях образцы фекалий и корма собирали непосредственно в местах обитания водяной полевки. Фекалии собирали во влажных местообитаниях, заселенных полевкой в сезон размножения, а также в их подснежных ходах на зимовочных луговых стациях. В качестве образцов корма использовали кормовые остатки с кормовых "столиков", рас-

положенных по соседству с "туалетами," и произрастающие рядом растения, соответствующие по виду и вегетативной стадии этим остаткам. Недостатком данного метода сбора материала является отсутствие информации о конкретных животных, а также возможное несоответствие собранных образцов корма реально съеденному особью. Данные, полученные из анализа "вivarного" и "полевого" материала, сопоставлены для оценки уровня соответствия разных методов сбора материала.

У группы полевок, подвергнутых экстремальным лабораторным воздействиям в условиях полевого вивария, определяли степени возможного влияния условий отлова на сохранение индивидуальных различий в уровне переваримости корма. Животных при этом содержали на естественном рационе в течение 5 дней до теста и до 12 дней – после него. Тест длился 13 ч и состоял из 30-минутной холодной (0 °С) экспозиции в сочетании с иммобилизацией и с последующими 12-часовым голоданием и повторной 30-минутной холодной экспозицией. Фекалии собирали 1 раз до теста и 1–4 раза после теста.

Образцы корма и фекалий, собранные в условиях полевого вивария и в естественных местообитаниях в 1985, 1987–1991 гг., высушивали при 50 °С и использовали для оценки переваримости кормов непрямым способом.

Дополнительно использовали результаты анализа содержания свободных жирных кислот в крови (СЖК, см. [16]) для оценки связи между межгодовыми изменениями концентраций СЖК и величинами переваримости.

Измерения переваримости и качества кормов. Переваримость сухого вещества корма (D) рассчитывали на основе данных по содержанию практически непереваримого вещества в корме и фекалиях:

$$D (\%) = 100 \cdot (F_c - F_d) / F_c, \quad (1)$$

где F_c и F_d – концентрации неперевариваемой части соответственно в фекалиях и в корме.

Неперевариваемая фракция состоит из лигнина, получаемого в результате кислотного гидролиза образцов, и кислотонерастворимой золы, которая отражает общую концентрацию кремния в образцах [18]. Использование лигнина и кремния в качестве индикаторов переваримости

дает сопоставимые результаты [19], поэтому совместное использование этих индикаторов представляется вполне оправданным.

В фекалиях измеряли только неперевариваемую фракцию, а в корме – дополнительно содержание растительных волокон (клеточных стенок, целлюлозы, гемицеллюлозы) с использованием методик анализа растительных волокон по Van Soest [18]. При этом содержание растительных волокон в корме измерялось путем последовательной (нейтральной, а затем кислотной) экстракции образцов [20]. На основе данных по составу корма оценивали "истинную перевариваемость" (D_r) корма [18], причем в регрессионное уравнение вместо концентрации лигнина подставлялась концентрация фракции, содержащей лигнин и кислотонерастворимую золу. Эти оценки достаточно "грубые", поскольку используемая фракция "лигнина" содержит кремний, однако их изменения несомненно отражают динамику качества корма, связанную с содержанием в нем растительных волокон.

Чтобы проанализировать межгодовые изменения переваривающей функции животных, не связанные с изменениями качества кормов, был введен индекс "относительной переваримости", рассчитанный как отношение переваримости корма, измеренной у животных, к "истинной" переваримости данного корма, рассчитанной на основе его состава:

$$I_d = D / D_r. \quad (2)$$

Для определения пригодности применения данного метода сравнивали коэффициенты переваримости, полученные в одних условиях разными методами: косвенным, о котором сказано выше, и прямым, при котором переваримость определяли путем вычитания сухой массы фекалий из массы съеденного корма (балансовый метод). Для этого полевок в течение 5 дней содержали в условиях полевого вивария на естественной диете, а затем в течение суток тестировали. Фекалии и кормовые остатки высушивались при 50 °С до постоянной массы, затем рассчитывали коэффициент переваримости. Позднее образцы фекалий и корма использовали для расчета коэффициентов переваримости на основе содержания в них неперевариваемого компонента.

Количественные оценки кормовых ресурсов. Фитомассу (сырую массу) надземных частей растений оценивали методом укусов на 10–12 случайно размещенных пробных площадках площадью 40×40 см, а подземных запасающих частей растений в почве – на 9–10 случайно размещенных пробных площадках площадью 20×20 см.

В сезон размножения водяной полевки (май) в 1987–1991 и 1993 гг. зеленую надземную фитомассу измеряли в типичном влажном местообитании. Эта станция была заселена полевкой на пике численности (1987 г.), в первый год спада численности (1988 г.) и в фазу роста (1993 г.).

В конце вегетативного сезона (сентябрь–октябрь) в 1988–1993, 1995–1997 гг. подземную фитомассу оценивали на типичной луговой станции, заселенной полевкой в годы высокой численности (1986–1987, 1994–1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Обоснованность применяемых подходов.

Сравнение данных по переваримости корма, полученных параллельно двумя разными методами (прямым и косвенным), показало, что, несмотря на небольшую для балансового метода продолжительность опыта (24 ч), корреляция между коэффициентами переваримости достоверна ($r = +0,62$, $df = 16$, $p < 0,05$).

Выяснилось, что при экспериментальном воздействии на животных экстремальных факторов (низких температур и голодания), сравнимом с таковым при их отлове, имевшиеся у

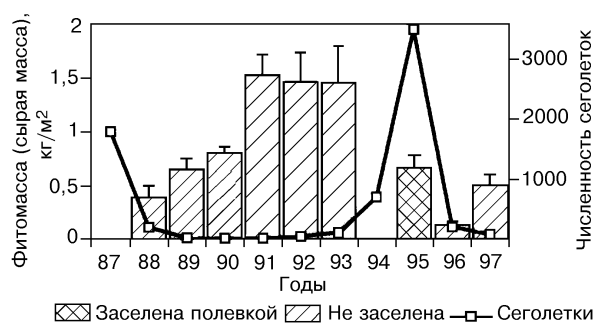


Рис 1. Динамика фитомассы на луговой зимовочной станции (измерялась биомасса подземных запасающих частей растений) и численности сеголеток (число полевков на 100 ловушко-суток).

индивидуумов различия в уровне переваримости сохраняются на протяжении всего исследования (ANCOVA, день взятия образцов как ковариата, $F = 2,25$, $df = 41,52$, $p < 0,01$).

Не обнаружено также достоверных различий между переваримостью, определенной на полевом и виварном материале в одно и то же время в разные годы, хотя межгодовые различия в переваримости были значительны (ANOVA, $F = 1,62$, $df = 1,81$, NS и $F = 16,34$, $df = 2,83$, $p < 0,01$ соответственно). В силу этого данные по переваримости были объединены для целей дальнейшего анализа.

Качественная и количественная динамика кормовых ресурсов. Установлено, что межгодовая динамика фитомассы, являющейся потенциальным кормом водяной полевки, различна в разных (летних и зимних) станциях обитания. За время нашего исследования влажное местообитание было заселено только в течение трех весенне-летних сезонов. При этом установлено, что заселенность станции водяной полевкой не влияет на величину фитомассы (ANCOVA, дата исследования как ковариата, $F = 0,48$, $df = 1, 62$, NS). Дата проведения укусов использовалась как ковариата, так как сезон размножения водяной полевки совпадает с сезоном интенсивной вегетации растений (корреляция между датой и величиной фитомассы составляет $0,53$, $n = 65$, $p < 0,01$). Поскольку локальная плотность зимовавших особей в сезон размножения является практически стабильной величиной, не зависящей от фазы популяционного цикла [21], то очевидно, что трофическая деятельность водяной полевки не оказывает заметного деструктивного воздействия на станции размножения.

Другая ситуация складывается на зимовочных луговых станциях, которые заселяются водяной полевкой только в годы высокой численности. После пика численности (1987 и 1995 гг.) масса корневищ в почве в данном местообитании резко уменьшалась (рис. 1), что свидетельствует о мощном трофическом воздействии водяной полевки на станции во время зимовки. Фитомасса на потравленном лугу восстановилась только к 1991 г.

Изменения в качестве корма, оцененном на основе содержания растительных волокон, отражают, главным образом, сезонную смену

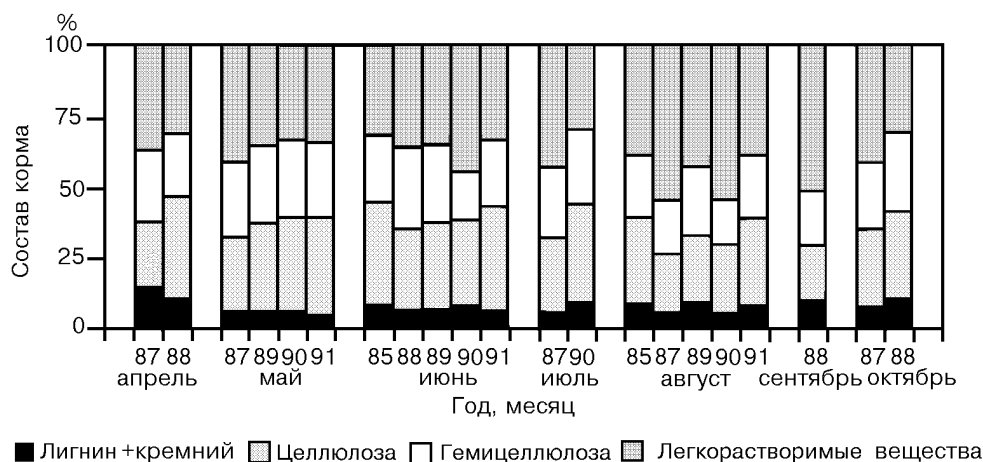


Рис. 2. Сезонная и межгодовая динамика состава кормов. Данные представлены в процентах на сухую массу. Кормовой рацион включал в себя: в апреле – луговое сено и растительную ветошь; в мае–июне – в основном осоку (*Carex* spp.); в июле–августе – осоку, тростник (*Pharagmites communis* Trin.), сусак (*Butomus unbellatus* L.); в сентябре–октябре – подземные запасающие части луговых растений.

типов корма (рис. 2). Наибольшее содержание клетчатки и неперевариваемых компонентов, т. е. самое низкое качество корма, характерно для сухой прошлогодней растительности, потребляемой полевкой в апреле, к концу периода зимовки, а самое высокое – для зеленой гидрофильной растительности, потребляемой в сезон размножения. В целом динамика оценок "истинной переваримости" как обобщенного показателя качества корма определялась сезоном и не зависела от фазы популяционной численности (ANOVA, $F = 5,38$, $df = 5, 4$, $p < 0,05$ and $F = 1,75$, $df = 5, 2$, NS соответственно).

Динамика уровня переваримости корма.

Межполовые различия в уровне переваримости кормов не обнаружены, поэтому данные по самцам и самкам объединены.

На пике численности (1987 г.) уровень переваримости в значительной степени определялся качеством корма, т. е. содержанием в нем растительных волокон, поскольку переваримость, как и ожидалось, отрицательно коррелировала с содержанием в корме клеточных стенок и неперевариваемого компонента ($r = -0,53$ и $r = -0,79$, $df = 119$, $p < 0,01$ соответственно). Зеленый корм высокого качества переваривал-

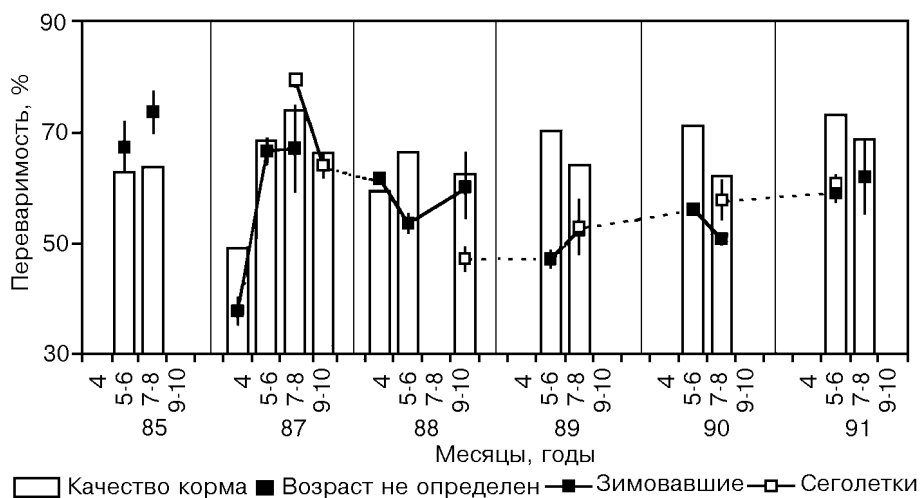


Рис. 3. Сезонная и межгодовая динамика переваримости кормов у водяной полевки и относительного качества кормов. Для оценки качества корма использовали расчетную оценку его "истинной переваримости". Данные представлены в процентах на сухую массу.

ся лучше, чем грубый сухой, потребляемый ранней весной (рис. 3).

Однако после зимовки на пике численности сезонные изменения в уровне переваримости не соответствовали изменениям в качестве корма: уровень переваримости сухого корма в конце зимовки был высоким и превышал таковой для зеленой растительности в сезон размножения (Шеффи-тест, $p < 0,05$). У полевок, родившихся в первый год спада численности, отмечена наиболее низкая эффективность переваривания корма в течение всей жизни. Данные, приведенные на рис. 4, показывают, что снижение переваримости на спаде численности связано скорее с ухудшением переваривающей функции животных, чем со снижением качества потребленных кормов. Эффективность переваривания кормов у животных начинает снова увеличиваться в фазу низкой численности.

Поскольку тип и качество кормов в мае и июне практически подобны в разные годы (см. рис. 2), то появляется возможность напрямую использовать коэффициенты переваримости при анализе сопряженной межгодовой динамики изменчивости переваривающей функции животных и других, предположительно связанных с ней, адаптивных характеристик. Выяснилось, что уровень переваримости у зимовавших

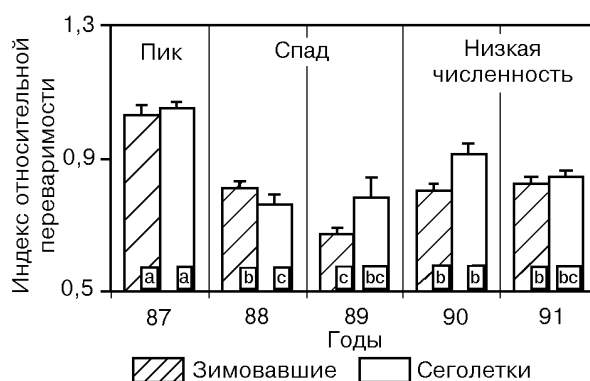


Рис. 4. Межгодовая динамика индекса относительной переваримости, рассчитанного как отношение коэффициента переваримости корма, измеренного у животных, к оценкам "истинной переваримости" корма. Данные за сезон размножения (май–июнь) объединены для зимовавших особей, данные за летний период (июль–август) – для сеголеток. Одинаковыми буквами помечены достоверно не отличающиеся средние значения (Шеффи-тест).

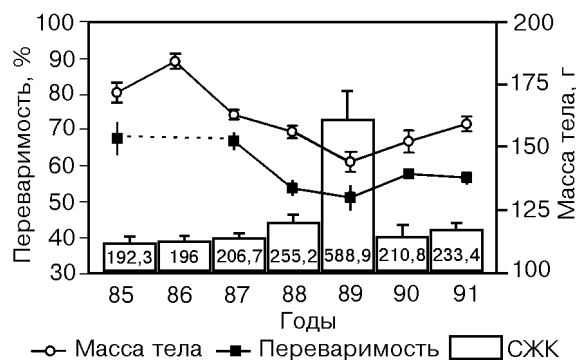


Рис. 5. Межгодовая динамика переваримости корма, массы тела и концентрации свободных жирных кислот (СЖК) в плазме крови у зимовавших полевок (данные для самцов и самок объединены). Материал собран в июне (за исключением 1987 г. – данные за май). Данные по СЖК представлены в $\mu\text{mol/l}$.

животных в сезон размножения (в июне, за исключением 1987 г., когда были использованы данные за май) положительно коррелирует со средней массой тела особей и отрицательно – с содержанием у них свободных жирных кислот в плазме крови ($r_s = 0,91$, $n = 6$, $p < 0,02$; $r_s = -1,00$, $n = 6$, $p < 0,01$ соответственно; рис. 5).

Индивидуальная изменчивость переваривающей функции животных. Установлено, что индивидуальная изменчивость в переваримости корма связана с такими характеристиками особей, как масса тела, репродуктивный статус самок и социальный ранг самцов.

Связь между массой тела и эффективностью переваривания у сеголеток в летний сезон не рассматривали, поскольку различия в массе тела у них в значительной степени определяются возрастом и скоростью роста. Известно, однако, что рост молодых полевок всех генераций останавливается осенью [22]. Именно в это время (октябрь 1987–1988 гг.) у молодых животных, отловленных в норах, обнаружена положительная корреляция между массой тела и уровнем переваримости ($r = +0,55$, $df = 32$, $p < 0,01$).

Обнаруженные у зимовавших самцов достоверные взаимосвязи между массой тела и эффективностью переваривания (табл. 1) не поддаются однозначной интерпретации. Что касается взрослых самок, то они были исключены из анализа, поскольку масса их тела зависит от

Т а б л и ц а 1

Коэффициенты корреляции между массой тела и переваримостью корма у зимовавших самцов

Год	Месяц	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
1987	Май	10	+0,59	NS*
1988	Апрель	27	+0,31	NS
	Май–июнь	30	–0,47	< 0,01
1989	Май	32	+0,36	< 0,05
	Июнь	7	–0,18	NS
1990	Май	22	–0,17	NS
	Июнь	7	–0,03	NS
1991	Май	11	–0,39	NS

* NS – отличия не достоверны.

репродуктивного состояния, которое определялось не для всех особей.

Беременные зимовавшие самки на спаде численности характеризовались большей эффективностью переваривания по сравнению с небеременными (табл. 2). В другие популяционные фазы число исследованных небеременных самок недостаточно для подобных сравнений.

Среди зимовавших самцов в тот же период большей эффективностью переваривания характеризуются доминирующие особи по сравнению с субдоминантами (см. табл. 2). В фазу низкой численности в 1990–1991 гг. достоверные различия между особями разного статуса отсутствуют. Не выявлены также различия между самцами-сеголетками разного социального статуса.

Т а б л и ц а 2

Переваримость кормов (%) у зимовавших особей водяной полевки на спаде численности (1988–1989 гг.)

Объект исследования	<i>n</i>	1988 г.	<i>n</i>	1989 г.
Доминирующие самцы	8	68,4 ± 2,3	9	54,3 ± 2,7
Самцы-субординанты	17	57,7 ± 1,6	21	43,9 ± 2,1
<i>p</i>		< 0,01		< 0,01
Беременные самки	11	62,9 ± 2,6	6	58,6 ± 2,9
Небеременные самки	5	44,9 ± 1,6	9	39,5 ± 4,8
<i>p</i>		< 0,01		< 0,05

Примечание: Данные по самкам относятся к маю–июню, по самцам – к апрелю (1988 г.) и маю (1989 г.). Из группы беременных были исключены самки с полной резорбцией эмбрионов (1989 г.).

ОБСУЖДЕНИЕ

Количественные оценки переваримости кормов, полученные в данном исследовании, близки к значениям, полученным в лабораторных исследованиях на водяной полевке, питающейся зеленой растительностью [23]. Однако наши данные свидетельствуют еще и о наличии широкой внутривидовой изменчивости переваримости, которая определяется не только различиями в качественном составе корма. Конечно, нельзя исключить существование связи сезонных и межгодовых различий в переваримости с динамикой содержания в корме каких-либо специфических компонентов, например вторичных метаболитов, влияющих на эффективность переваривания [24, 25], содержание которых, в свою очередь, может определяться климатическими факторами [26] или трофическим воздействием полевки. Тем не менее наличие изменчивости в переваримости одного и того же корма, связанной с другими индивидуальными характеристиками особей, дает основания предположить, что и многолетняя динамика переваримости может определяться межгодовыми различиями в эффективности переваривающей функции.

Динамика численности водяной полевки в значительной степени связана с обеспеченностью кормовыми ресурсами. Истощение кормовых ресурсов во время зимовки при высокой численности водяной полевки является, вероятно, одной из основных причин спада численности и приводит к недостатку зимних кормов в течение нескольких лет после пика численности. Подобное мощное трофическое воздействие на луговые станции во время зимовки на пике численности показано для роющей формы водяной полевки в Швейцарии [27].

Хотя полевка не оказывает видимого трофического воздействия на растительность в стадиях размножения, тем не менее снижение переваримости на спаде численности может выразиться в уменьшении количества реально ассимилированного корма даже в условиях достаточной обеспеченности кормом в весенне-летний период. Относительное снижение эффективности переваривания корма у зимовавших особей, сопровождаемое мобилизацией резервных энергетических субстратов, может иметь негативные последствия для таких энергозави-

симых функций, как размножение. Более напряженный энергетический баланс, как результат относительного снижения эффективности переваривания, наряду с прямым истощением зимних кормовых ресурсов, может также внести существенный вклад в активацию механизмов стресса, наблюдаемую на спаде численности [см. 17].

Снижение переваримости непосредственно после пика численности является, скорее всего, следствием кормовых условий во время зимовки. По мере истощения предпочитаемых кормовых ресурсов прошлогодняя сухая растительность становится, очевидно, преобладающей в питании полевки к концу зимовки. Эффективное переваривание подобного грубого сухого корма возможно только в результате адаптивных перестроек пищеварительного тракта у особей, длительное время потребляющих этот корм [28]. Однако подобные перестройки, вероятно, становятся неадаптивными при переходе с одного типа корма на другой, что было обнаружено, например, при переходе от корма с высоким содержанием волокон на концентрированную пищу [29]. Именно это, возможно, наблюдается в анализируемом нами случае при переходе полевок с питания грубым сухим кормом на питание молодой зеленой растительностью с высоким содержанием влаги. Можно также предположить, что относительное увеличение потребления корма в сезон размножения по сравнению с концом зимовки (вследствие разницы во влажности кормов) может влиять на эффективность переваривания через изменение скорости прохождения пищи через пищеварительный тракт [30, 31].

Размножение, как известно, является наиболее чувствительной энергозависимой функцией у самок [32, 33], и ограничение потребления корма только на 10–30 % от *ad libitum* уменьшает выход молодняка и задерживает наступление эструса [34]. На спаде численности переваримость корма у беременных самок примерно на 20% выше, чем у небеременных, возможно, благодаря увеличению размеров толстого кишечника, включая слепой отросток [35, 36]. У беременных и лактирующих самок некоторых грызунов, живущих в естественной среде, также обнаружена повышенная ассимиляция корма [26]. Поскольку в целом интенсивность размножения в изучаемой нами популя-

ции снижается на спаде численности [22], то эффективность переваривания корма у отдельных самок в это время может быть одним из факторов, определяющих степень их участия в размножении.

У нас нет прямых свидетельств репродуктивного успеха самцов в популяции, однако в контролируемых условиях он в значительной степени определяется социальным рангом особей [37]. Учитывая обнаруженные различия в переваримости корма у животных разного социального ранга, можно предположить, что эффективность переваривания корма определяет конкурентоспособность самцов и, соответственно, их репродуктивный успех в условиях недостатка кормовых ресурсов.

Межгодовая динамика эффективности переваривания кормов у полевок связана с изменениями массы тела особей, характерными для популяций с циклирующей численностью. Известно, что пищеварительный тракт составляет значительную часть от массы тела животных. Hansson и Jaagola [38] предположили, что в циклирующей популяции увеличение массы тела особей в фазу высокой численности может быть связано с гипертрофией кишечника в результате адаптации к питанию кормом низкого качества в условиях конкуренции за пищевой ресурс. Наши результаты не опровергают это предположение. Однако следует обратить внимание на факт снижения эффективности переваривающей функции животных, перезимовавших на пике численности, и на относительное снижение скорости роста их потомков на спаде, что может быть результатом как недостаточного питания на ранних стадиях онтогенеза, так и отбора на фоне относительного кормового дефицита.

Индивидуальные корреляции между массой тела и эффективностью переваривания весьма трудно интерпретировать, поскольку только две генерации (рожденные в 1987 и в 1988 гг.) были достаточно полно изучены. Согласно полученным результатам, сеголетки с большой массой, характеризующиеся и большей эффективностью переваривания корма, вероятно, более конкурентоспособны в зимний энергонапряженный период (в условиях низких температур среды и ограниченных пищевых ресурсов). После зимовки у самцов еще сохраняется положительная связь между массой тела и пе-

реваримостью, однако основным фактором дифференциации особей, как обсуждалось выше, становится фактор социальный. К наступлению летнего периода корреляция между массой тела и переваримостью корма у зимовавших самцов становится отрицательной.

Практическое отсутствие достоверных положительных связей между массой тела и переваримостью корма у перезимовавших особей свидетельствует, на наш взгляд, о том, что как межгодовая, так и индивидуальная изменчивость переваримости корма связана с различиями не в размерах пищеварительного тракта, а в эффективности его переваривающей функции. Поэтому, например, если в природной популяции оленьих мышей не обнаружены различия по размерам пищеварительного тракта и качеству потребленного корма среди репродуктивных категорий самок [38], то этого недостаточно, чтобы утверждать об отсутствии у них различий по переваримости корма (для чего требуются прямые измерения). Мы, в частности, наблюдали достаточно "быстрые" (в течение 3 дней) изменения эффективности переваривания корма после экспериментального "ссаживания" полевков, связанные с уровнем активации гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы и социальным рангом животных (Овчинникова, неопубл.). Можно предположить, что в цикле численности на степень переваривания кормов могут существенно влиять как изменения социальной структуры популяции [16, 39], так и активация механизмов стресса [17, 40]. Индивидуальные различия в эффективности переваривающей функции животных могут, в свою очередь, определять их приспособленность, особенно в условиях высоких энергетических затрат и ограниченных кормовых ресурсов.

Таким образом, уровень переваримости корма в циклической популяции водяной полевки определяется как внешними факторами – типом и качеством корма, так и внутренними – поведенческими и демографическими. Изменения в эффективности работы пищеварительного тракта животных в течение цикла численности могут усугублять недостаток кормовых ресурсов, что, несомненно, должно сказываться на уровне воспроизводства популяции. При этом индивидуальные различия в эффективности переваривания, вероятно, лежат в основе

выживания и репродуктивного успеха наиболее приспособленной части популяции. Все это обеспечивает адекватный ответ популяции на изменения кормовых условий среды и, таким образом, является существенным элементом механизма популяционной регуляции. Лучшее понимание природы межгодовых и индивидуальных различий в переваримости корма в популяционном цикле может быть достигнуто путем изучения в контролируемых условиях относительного вклада наследственных и средовых факторов в формирование переваривающих способностей животных.

Исследование отчасти поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (гранты 96-15-97717 и 96-04-49931).

ЛИТЕРАТУРА

1. G.O. Batzli, *Fennica*, 1983, 173, 13–17.
2. A. Drozd, *Acta Theriol.*, 1968, 13, 367–389.
3. L. Hansson, *Viltrevy*, 1971, 8, 267–378.
4. R.Z. Lochmiller, R. L. Kirkpatrick, and J.B. Whelan, *Va J. Sci.*, 1979, **30**: 2, 50.
5. P. J. Van Soest, *J. Anim. Sci.*, 1967, 26, 118–128.
6. F. A. Servello, K. E. Webb, and R. L. Kirkpatrick, *J. Mammal.*, 1983, 64, 603–609.
7. J. S. Millar, X. Xia, and M. Norrie, *Can. J. Zool.*, 1991, 69, 555–559.
8. D. R. Johnson, and K. L. Groepper, *Am. Mid. Nat.*, 1970, **84**: 2, 537–548.
9. K. I. Stnueck, G. W. Barrett, *Ecology*, 1978, 59, 539–551.
10. R. W. Teska, M.H. Smith, and J. M. Novak, *Evolution*, 1990, **44**: 5, 1318–1325.
11. G.O. Batzli, and F. R. Cole, *J. Mammal.*, 1979, **60**: 4, 740–750.
12. L. Hansson, *Oikos*, 1988, 51, 31–42.
13. П. А. Пантелеев, Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы, М., Наука, 1968.
14. А. Г. Воронов, *Зоол. журн.*, 1954, **33**: 1, 184–196.
15. В. И. Евсиков, Г. Г. Назарова, В. Г. Рогов, *Сиб. экол. журн.*, см. данный выпуск.
16. В. И. Евсиков, М. А. Потапов, В. Ю. Музыка, Там же.
17. В. И. Евсиков, М. П. Мошкин, Л. А. Герлинская, Там же.
18. H. K. Goering, and P. J. Van Soest, *Forage Fiber Analyses: Agric. Handb. 379*, U.S. Dep. Agric. U.S. Government Printing Office, Washington, 1970.
19. Б. Д. Абагуров, М. П. Колесников, О. П. Лихнова и др., *Зоол. журн.*, 1997, **76**: 1, 104–113.
20. H. K. Robbins, P. J. Van Soest, W. W. Mautz, and A. N. Moen, *J. Wildl. Mgmt.*, 1975, 39, 67–79.
21. Ю. М. Плюснин, В. И. Евсиков, *Экология*, 1985, 3, 47–55.
22. Г. Г. Назарова, Автореф. ... канд. биол. наук, Новосибирск, 1990.
23. A. Drozd, A. Goreski, W. Grodzinski, and J. Pelikan, *Ann. Zool. Fennici*, 1971, 8, 97–103.

24. R. L. Lindroth, G. O. Batzli, and S. I. Avildsen, *J. Chem. Ecol.*, 1986, 12, 713–728.
25. C. T. Robbins, S. Mole, A. E. Hagerman, and T. A. Hanley, *Ecology*, 1987, 68, 1606–1615.
26. S. Jonasson, J. P. Bryant, J. S. Chapin, III, and M. Andersson, *Am. Nat.*, 1986, 128, 394–408.
27. R. Kopp, Ph.D. thesis, University of Lausanne, Lausanne, 1993.
28. J. E. Gross, Z. Wang, and B. A. Wunder, *J. Mammal.*, 1985, 66, 661–668.
29. G. Bjornhag, *Deutsche Tierarztl. Wochenschr.*, 1987, 94, 33–36.
30. H. F. Tyrrell, and P.W. Moe, *J. Dairy Sci.*, 1975, 58, 1151–1163.
31. M. H. Demment, P. J. Van Soest, *Am. Nat.*, 1985, 125, 641–672.
32. F. H. Bronson, *Sci. American*, 1984, **250**: 3, 84–96.
33. G. D. Hamilton, F. H. Robinson, *Biol. of Reprod.*, 1985, **32**: 4, 773–778.
34. M. H. Merson, and R. L. Kirkpatrick, *Am. Mid. Nat.*, 1981, **106**: 2, 305–312.
35. A. Myrcha, *Acta Theriol.*, 1964, 9, 139–148.
36. Z. Gebczynska, and M. Gebczynski, *Acta Theriol.*, 1971, 16, 359–369.
37. V. I. Evsikov, G. G. Nazarova, and M. A. Potapov, *Advances in the Biosciences: Chemical Signals in Vertebrates VII*. Oxford, Pergamon, 1994, 93, 303–307.
38. L. Hansson, and M. Jaarola, *Oikos*, 1989, 55, 356–364.
39. M. A. Potapov, and V. Yu. Muzyka, *Pol. Ecol. Stud.*, 1994, **20**: 3–4, 427–430.
40. В. И. Евсиков, М. П. Мошкин, *Сиб. экол. журн.*, 1994, 4, 331–346.

**Population Ecology of the Water Vole
(*Arvicola terrestris* L.) in West Siberia.
IV. Intra-Population Variability in Food Digestibility.**

V. I. EVSIKOV, L. E. OVCHINNIKOVA

Inter-annual, seasonal and individual variations in food digestibility were studied in a cyclic population of water vole. Digestibility was calculated from the data on the indigestible component (lignin + acid-insoluble ash) in food and feces. Samples were collected in natural habitats and from captured water voles maintained on a natural diet for 3–5 days after capture. Estimates of food quality were based on the data for forage fiber

Seasonal changes in digestibility were determined by seasonal alterations in the forage but found to differ at different phases of population dynamics. After the peak there was a relative loss of digestibility in animals with no loss of food quality. This is suggested to be caused by adaptations to eating unpreferable food against a background of food depletion in winter habitats overgrazed at high density. Digestibility values started to rise at low density and these inter-annual changes in overwintered animals were positively correlated with the cyclicity-related changes in the mean body weight and negatively with the plasma level of free fatty acids. Relations between the digestibility and the individual body weight, social status and breeding conditions were found. Among animals overwintered at numbers decline, dominant males and pregnant females digested food more efficiently in contrast to subordinate and non-pregnant ones. It was concluded that adjustments of digestive system of animals, among other nutritional factors, may affect the population dynamics through changes in population and individual fitness.