

УДК 575.175:575.22

СОСТАВЛЯЮЩИЕ ЭФФЕКТА ЧИТТИ

© 2011 г. М. И. Чепраков

Институт экологии растений и животных УрО РАН

6201444 Екатеринбург, ул.8 Марта, 202

E-mail: cheprakov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 08.11.2010 г.

Ключевые слова: вес тела, эффект Читти, плотность популяции, фазы численности.

В целях выявления плотностно-зависимых эффектов были изучены изменения веса тела в локальной популяции рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) южной тайги (57°15' с. ш., 58°44' в. д.) в зависимости от популяционной численности. Полуизолированный участок леса с доминированием ели, на котором обитала исследуемая популяция, был площадью около 12 га. Для оценки обилия использовали показатели попадаемости на 100 ловушко-суток (л.-с.) за первые два дня отлова. Возраст животных определяли по форме и размерам второго верхнего зуба (Оленев, 2009). Репродуктивный статус полевок устанавливали по состоянию генеративной системы. Самцов считали половозрелыми, если их семенник был больше 150 мг. Вес беременных самок оценивали без веса эмбрионов. В период с 1999 г. по 2008 г. раз в сезон во второй половине июля брали выборки из популяции. Понятия плотность и численность использованы в работе в широком смысле — как синонимы обилия.

Данные по годам группировали в три категории численности: низкую (до 10 ос./100 л.-с., спад), среднюю (10–30, подъем) и высокую (более 30, пик). Наблюдала три полных цикла численности — 2, 3 и 4-летний. После каждого года среднего обилия следовал год высокой плотности. Один пик был первым годом наблюдений. Четвертый наступил после трех лет низкой численности. Средняя относительная численность на подъеме составляла 15.3 ос., в периоды пиков — 50.1 ос., а в годы спадов — 6.1 ос.

Рыжая полевка составляет в среднем около 70% от численности мелких млекопитающих, добытых за первые два дня отлова. Общее количество исследованных животных составило 504 (из них 101 — перезимовавшие, 403 — сеголетки в возрасте от 1.5 мес.). Для анализа связанных с фазой различий в средней массе тела животных использовали дисперсионный анализ, в том числе иерархический (год, вложенный в пределах фазы; взвешенный с размером выборки).

Фазово-зависимые изменения массы тела известны под названием “эффекта Читти” (Boonstra, Krebs, 1979). Выдвинуты многочисленные гипотезы

для объяснения этого явления (Chitty, 1967; Lidicker, Ostfeld, 1991; Wolff, 1993; Hansson, Jaarola, 1989; Yoccoz, Mesnager, 1998; Oli, Dobson, 1999; Sundell, Norrdahl, 2002). Первоначально считали, что взрослые (размножающиеся) лемминги и полевки в пиковых поселениях, как правило, крупнее (на 20–50%), чем в другие периоды цикла (Krebs, Myers, 1974). Позднее было установлено, что взрослые, найденные в поселениях с низкой плотностью, могут отличаться меньшей массой тела по сравнению с животными, которые присутствуют на подъеме либо пике численности (Boonstra, Krebs, 1979), более того, крупные индивидуумы наиболее часто встречаются в поселениях с возрастающей и высокой плотностью (Lidicker, Ostfeld, 1991). В современной интерпретации эффект Читти может выглядеть так: масса тела в популяциях с низкой плотностью меньше, чем в поселениях со средней и высокой численностью (Boonstra, Voag, 1987). Недавние исследования (Norrdahl, Korpimäki, 2002; Inchausti et al., 2009) поддерживают такую интерпретацию.

Известно, что у грызунов среди размножающихся (взрослых) животных могут встречаться особи как настоящего, так и прошлого года рождения, и между этими двумя группами особей могут быть существенные различия в весе тела.

На первом этапе анализировали ситуацию, когда было трудно различать перезимовавших особей и сеголеток. Такое случается при изучении разных видов некорнезубых полевок. Поэтому изменения массы тела в зависимости от фазы численности оценивали с помощью дисперсионного анализа с факторами плотность (спад, подъем и пик) и участие в размножении (размножающиеся и неразмножающиеся животные). Обнаружено, что средний вес тела полевок растет с увеличением плотности, и межфазовые различия имеют форму зависимости, наиболее близкую к первоначальной формулировке изучаемого эффекта ($F_{2,498} = 41.8, p < 0.001$, рис. 1). У взрослых (размножающихся) особей связанные с фазой различия в массе тела хорошо выражены во всех вариантах сравнения ($p < 0.001$). У полевок, не участвующих в размножении, эти различия выра-

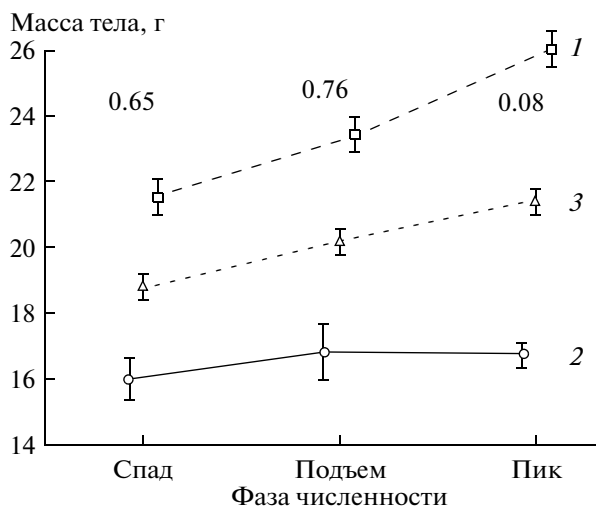


Рис. 1. Изменения средней массы тела рыжих полевков в зависимости от фазы численности.

1 — взрослые (размножающиеся) особи; 2 — неразмножающиеся сеголетки; 3 — среднее арифметическое для двух групп; цифры — доля сеголеток среди взрослых животных, вертикальные линии — величина 95%-ного доверительного интервала.

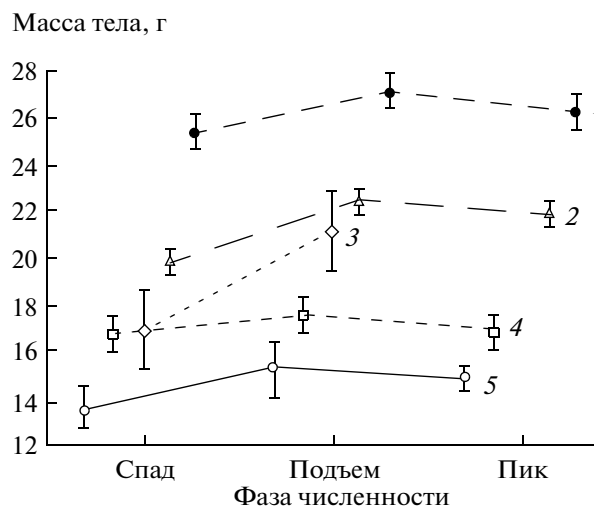


Рис. 2. Изменения средней массы тела различных возрастно-репродуктивных групп рыжих полевков в зависимости от фазы численности.

1 — перезимовавшие особи; 2 — размножающиеся прибылые в возрасте 2–3 мес.; 3 — размножающиеся прибылые в возрасте 1.5 мес.; 4 — неполовозрелые прибылые в возрасте 2–3 мес.; 5 — неполовозрелые прибылые в возрасте 1.5 мес.; вертикальные линии — величина 95%-ного доверительного интервала.

жены значительно меньше и существенны только для контраста пары пик — спад ($p < 0.05$ см. рис. 1), для взаимодействия факторов $F_{2,498} = 23.4$, $p < 0.001$. Доля сеголеток среди размножающихся полевков достоверно меньше на пике, чем в другие фазы цикла ($\chi^2 = 73.2$, $p < 0.001$). Масса тела у половозрелых сеголеток (21.2 г) ниже, чем у перезимовавших животных (26.4 г). Соответственно, если учитывать возраст животных, то характер зависимости веса тела полевков от фазы численности может измениться.

На следующем этапе анализа сеголетки были разбиты на две возрастные группы: 1.5- и 2–3-месячные, а размножающиеся отделены от неполовозрелых. В результате зависимость массы тела от плотности приобрела иную форму: различия между средними арифметическими всех групп на подъеме и пике перестали быть существенными ($p > 0.08$). То же произошло со значениями веса тела у размножающихся животных ($p = 0.27$). Для взаимодействия факторов $F_{7,490} = 2.0$, $p = 0.06$. Для всех возрастно-репродуктивных групп, за исключением неполовозрелых прибылых в возрасте 2–3 мес., значения на спаде ниже, чем среднее из значений на подъеме и пике (рис. 2). Половозрелые сеголетки крупнее незрелых одновозрастных особей, как правило, независимо от стадии цикла.

Чтобы оценить, насколько устойчиво межфазовые различия проявляются в разные годы, использовали иерархический дисперсионный анализ (год, вложенный внутри фазы цикла). На основе анализа всего блока данных ($n = 504$) с фиксированными факторами пол, возраст и участие в размножении установлено, что только влияние пола на массу тела

несущественно ($p = 0.96$, для остальных факторов $p < 0.02$). Изучение совокупности размножающихся особей ($n = 191$) позволило установить значимое влияние на вес тела возраста животных ($p = 0.03$) и фазы цикла ($p = 0.01$) и несущественное влияние пола особей и года наблюдений ($p > 0.13$). Анализ блока неполовозрелых сеголеток ($n = 313$) позволяет говорить о том, что половые и фазовые различия незначимы для этих полевков ($p > 0.30$), а возрастные и межгодовые — существенны ($p = 0.03$ и $p < 0.001$ соответственно).

Таким образом, эффект изменения веса тела в связи с динамикой численности у рыжей полевки имеет несколько составляющих. Одна компонента связана с уменьшением доли сеголеток среди размножающихся животных и проявляется в периоды пиков. Другие составляющие связаны непосредственно с изменениями массы тела различных возрастно-репродуктивных групп особей. У размножающихся животных межфазовая компонента изменчивости выражена сильнее, чем межгодовая. У неполовозрелых сеголеток межгодовые изменения веса тела проявляются сильнее, чем фазовые. Меньшим весом тела отличаются полевки, добытые в периоды низкой численности. За проявление подобной закономерности могут быть ответственны лимитирующие факторы окружающей среды.

Полученные нами данные соответствуют представлению, что у грызунов половое созревание сеголеток и их вступление в воспроизводство связаны с увеличенным размером тела (Zejda, 1971;

Markowski, 1980, Teferi, Millar, 1993, McAdam, Millar, 1999).

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 10-04-01657 и 11-04-01369).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Оленев Г.В.* Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // *Экология*. 2009. № 2. С. 102–115.
- Boonstra R., Boag P.T.* A test of the Chitty hypothesis: inheritance of life history traits in meadow voles *Microtus pennsylvanicus* // *Evolution*. 1987. V. 41. № 5. P. 929–947.
- Boonstra R., Krebs C.J.* Viability of large- and small-sized adults in fluctuating vole populations // *Ecology*. 1979. V. 60. № 3. P. 567–573.
- Chitty D.* The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations // *Proc. Ecol. Soc. Austral.* 1967. V. 2. № 1. P. 51–78.
- Inchausti P., Carslake D., Attie C., Bretagnolle V.* Is there direct and delayed density dependent variation in population structure in a temperate European cyclic vole population? // *Oikos*. 2009. V. 118. № 8. P. 1201–1211.
- Hansson L., Jaarola M.* Body size related to cyclicality in microtines: dominance behaviour or digestive efficiency? // *Oikos*. 1989. V. 55. № 3. P. 356–364.
- Krebs C.J., Myers J.H.* Population cycles in small mammals // *Adv. Ecol. Res.* 1974. V. 8. P. 267–399.
- Lidicker W.Z.Jr., Ostfeld R.S.* Extra-large body size in California voles: causes and fitness consequences // *Oikos*. 1991. V. 61. № 1. P. 108–121.
- Markowski J.* Morphometric variability in a population of the root vole // *Acta Theriol.* 1980. V. 25. № 14–21. P. 155–200.
- McAdam A.J., Millar J.S.* Breeding by young of the year female deer mice: Why weight? // *Ecoscience*. 1999. V. 6. № 3. P. 400–405.
- Norrdahl K., Korpimäki E.* Changes in individual quality during a 3-year population cycle of voles // *Oecologia*. 2002. V. 130. № 2. P. 239–249.
- Oli M.K., Dobson F.S.* Population cycles in small mammals: the role of age at sexual maturity // *Oikos*. 1999. V. 86. № 3. P. 557–565.
- Sundell J., Norrdahl K.* Body-size dependent refuges in voles: an alternative explanation of the Chitty effect // *An. Zool. Fen.* 2002. V. 39. № 4. P. 325–333.
- Teferi T., Millar J.S.* Early maturation by northern *Peromyscus maniculatus* // *Canadian J. Zool.* 1993. V. 71. № 9. P. 1743–1747.
- Wolff J.O.* Does the “Chitty effect” occur in *Peromyscus*? // *J. Mammal.* 1993. V. 74. № 4. P. 846–851.
- Zejda J.* Differential growth of three cohorts of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb., 1780 // *Zool. Listy*. 1971. V. 20. № 3. P. 229–245.
- Yoccoz N.G., Mesnager S.* Are alpine bank voles larger and more sexually dimorphic because adults survive better? // *Oikos*. 1998. V. 82. № 1. P. 85–98.

Сдано в набор 20.06.2011 г.

Подписано к печати 26.08.2011 г.

Формат бумаги 60 × 88¹/₈

Цифровая печать

Усл. печ. л. 10.0

Усл. кр.-отт. 3.3 тыс.

Уч.-изд. л. 9.8

Бум. л. 5.0

Тираж 311 экз.

Зак. 1950

Учредители: Российская академия наук, Уральское отделение РАН

Издатель: Российская академия наук. Издательство “Наука”, 117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

Оригинал-макет подготовлен МАИК “Наука/Интерпериодика”

Отпечатано в ППП “Типография “Наука”, 121099, Москва, Шубинский пер., 6