

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ПЛОДОВИТОСТИ ЖИВОТНЫХ: АДАПТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ПОТОМКОВ ПРЕДОПРЕДЕЛЯЮТСЯ УСЛОВИЯМИ ИХ ПРЕНАТАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ (НА ПРИМЕРЕ ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ, *ARVICOLA TERRESTRIS* L.)

Г.Г. Назарова, В.И. Евсиков

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия,
e-mail: galinanazarova@mail.ru

В результате многолетнего мониторинга природной популяции водяной полевки и разведения животных в виварии выяснена роль характеристик материнской среды (прирост массы тела матери в период беременности, календарные сроки рождения, число детенышей в помете) в становлении и реализации репродуктивного потенциала особей смежных поколений. В регуляции репродуктивных процессов значительную роль играет депонирование резервов жира и других веществ в организме матери в период беременности. Реализация собственного репродуктивного потенциала самок, скорость роста, половое созревание и участие в размножении потомков зависят от способности организма самок оптимально использовать энергетические ресурсы тела как в период беременности, так и на следующем этапе репродуктивного цикла – лактации.

Ключевые слова: беременность, смертность, половое созревание, материнский эффект, репродуктивный потенциал, упитанность, *Arvicola terrestris*.

У млекопитающих отношения организма с внешней средой устанавливаются уже в пренатальный период. Эндогенные сигналы материнской среды (гормональные, метаболические) несут достаточно полную информацию о характере внешнего окружения: состоянии кормовой базы, численности популяции, а в целом – пригодности локального местообитания для жизни и размножения особей следующего поколения. При этом внешние сигналы предсказуемых изменений биотической и абиотической среды, воспринимаемые материнским организмом (например длительность светового периода), способны генерировать фенотипические вариации в раннем онтогенезе, влиять на траекторию развития (Ebling, Foster, 1989; Клочков и др., 2010; Fusco, Minelli, 2010). Зависимость фенотипического проявления как структурных, так и функциональных особенностей организма животных от условий раннего развития обнаружена у животных разных таксономических групп, но у млекопитающих относительная

роль материнских эффектов наиболее значима (Bernardo, 1996; Rossiter, 1996; Reinhold, 2002). Это связано с чрезвычайно высокой энергетической стоимостью репродукции для самок (Gittleman, Thompson, 1988) и продолжительной и тесной зависимостью потомства от «материнской среды» в период внутриутробного развития и молочного вскармливания.

Организм матери и развивающиеся эмбрионы представляют собой единую систему, состоящую из двух взаимодействующих подсистем, между которыми возможен конфликт в отношении распределения ресурсов (Trivers, 1974). Эмбрионы получают питание только через организм матери, но при этом они сами активно участвуют в формировании потока нутриентов, входящего в материнский организм, и его распределении на собственные нужды. От согласованности процессов жизнеобеспечения данных подсистем зависят как судьба размножающейся самки, так и выживание вида в целом (Евсиков и др., 1973, 1991). Решение

противоречивых задач – поддержание соматической целостности и жизни материнского организма, испытывающего в период репродукции энергетические нагрузки, сопоставимые с выполнением тяжелой работы (Kirkwood, 1983; Weiner, 1987, 1989), и быстрый рост потомства – обеспечиваются механизмами гомеостаза и гомеореза. Гомеостатическое регулирование, осуществляемое на основе обратных связей с условиями среды, в короткие промежутки времени адаптирует организм к ее пертурбациям (Шилов, 1977). Напротив, физиологические механизмы гомеореза функционируют без обратных связей, на длительных промежутках времени. Они обеспечивают относительное постоянство динамических процессов, таких, как беременность, лактация, рост, и важны в управлении развитием (Уоддингтон, 1970; Bauman, Currie, 1980).

Водяная полевка – удобный модельный объект для изучения механизмов реализации репродуктивного потенциала популяций, поскольку занимает протяженный ареал, обитает в широком градиенте факторов физической среды, а численность ее локальных популяций подвержена многолетним периодическим колебаниям. В данной работе обобщены результаты изучения связи обеспеченности материнского организма резервами тела, аккумулированными в период беременности, с реализацией воспроизводительного потенциала в изменчивых во времени условиях среды обитания. Следует особо подчеркнуть, что на протяжении всего периода наблюдений (начиная с 1980 г.) мы неукоснительно следовали принципу возможно более адекватного соответствия генетико-этологического и физиологического статуса зверьков, разводимых в неволе, таковому в природе (Назарова, Евсиков, 2008).

Аккумуляция и мобилизация резервов тела в репродуктивном цикле

В обширных исследованиях на млекопитающих изучены различные аспекты зависимости процессов воспроизводства от количества и качества кормовых ресурсов. Вопрос о роли резервов организма самки в своевременном и должном обеспечении необходимыми для нормального развития потомства нутриентами

поставлен в небольшом числе работ (Пианка, 1981; Jönsson, 1997; Boyd, 2000; Glazier, 2000) и остается малоизученным, особенно у незимоспящих грызунов. Вместе с тем известно, что физическое состояние самки зависит от доступности пищевых ресурсов, их качества, эффективности функционирования систем, ответственных за ассимиляцию энергии, ее распределение между конкурирующими жизненными функциями и, несомненно, имеет важное значение для «воспроизведения приспособленных форм в потомстве, в том числе и за счет ресурсов и жизни отдельных особей» (Шмальгаузен, 1983).

У самок водяной полевки, разводимых в виварии, изучена динамика массы тела и жировых депо в период беременности и лактации. Выяснено, что при родах масса тела самок в среднем на 9,5 % выше, чем при покрытии ($t = 2,60$; $p < 0,05$), а при отъеме детенышей, через 3 недели, – на 20,2 % ниже, чем при родах ($t = 5,98$; $p < 0,001$) и на 12,6 % ниже, чем при покрытии ($t = 3,48$; $p < 0,001$) (рис. 1, а).

Масса жировых депо, локализованных в области матки, яичников и почек, достоверно различается на ранней (1–10-й день), поздней (11–20-й день) стадиях беременности и в конце

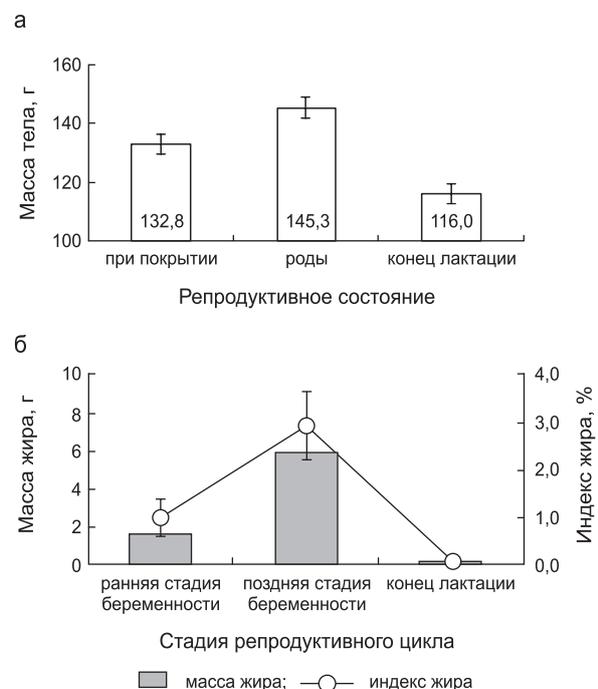


Рис. 1. Изменение массы тела самок (а) и жировых депо (б) на разных фазах репродуктивного цикла.

лактации (медианный тест: $\chi^2 = 11,2$; $df = 2$; $p < 0,01$). Достоверно изменяется и индекс жира – отношение массы жировых депо к массе тела самок на момент забоя (медианный тест: $\chi^2 = 11,2$; $df = 2$; $p < 0,01$) (рис. 1, б). На поздней стадии беременности относительная масса жира больше, чем на ранней стадии (критерий Манна–Уитни; $Z = 2,39$, $p < 0,05$). В конце лактации индекс жира меньше, чем на поздних (критерий Манна–Уитни; $Z = 3,70$, $p < 0,01$) или ранних стадиях беременности (критерий Манна–Уитни; $Z = 2,84$, $p < 0,01$).

Таким образом, у водяных полевок, как и у некоторых других представителей грызунов (Randolph *et al.*, 1977), вспомогательным источником энергии при возникновении ее дефицита в ходе размножения становятся жировые резервы тела самки, аккумулированные в период беременности.

Физическое состояние матери в период беременности и смертность потомства

В природной популяции водяных полевок выявлены скоррелированные изменения показателей плодовитости и физического состояния беременных самок. Физическое состояние оценивали по отклонению массы тела самки (исключая массу матки с эмбрионами) от теоретически ожидаемой, вычисленной из уравнения регрессии массы тела на длину. Выяснено, что данный индекс положительно коррелирует с массой жировых депо брюшной полости ($r = 0,63$, $p < 0,01$). Это послужило основанием для ис-

пользования его в качестве информативной прижизненной оценки величины жировых запасов тела.

Анализ многолетних полевых популяционных данных показал, что беременные самки находятся в лучшем физическом состоянии на пике численности (Евсиков и др., 2008). В период спада показатели их упитанности достоверно снижаются. Причиной может быть обострение кормового дефицита, связанного с сокращением оптимальных для размножения территорий, повышение стрессированности животных (Евсиков и др., 1999а; Овчинникова, 2000; Музыка и др., 2010). С ухудшением физического состояния беременных самок в фазу спада снижается число желтых тел и живых эмбрионов, увеличивается доля особей с резорбцией всего помета (рис. 2). Результаты множественного регрессионного анализа выявили положительную связь между упитанностью беременных самок, числом желтых тел, живых эмбрионов и отрицательную – с величиной эмбриональных потерь, что согласуется с экспериментальными данными других авторов, показавшими, что низкая упитанность самок повышает риск невынашивания беременности (Chrousos *et al.*, 1998; Schulz, Widmaier, 2004) и сопровождается увеличением смертности потомства в период молочного вскармливания. Согласно нашим данным, у самок, в пометах которых смертность детенышей составляет 100 %, прибавка массы тела за период беременности ниже, чем у успешно выкармливающих (Назарова, Евсиков, 2000).

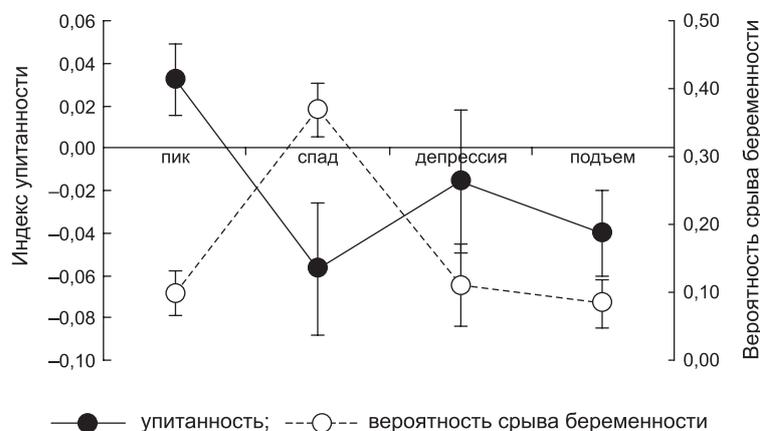


Рис. 2. Изменение упитанности беременных самок и вероятность срыва беременности на разных фазах популяционного цикла (Евсиков и др., 2008).

Очевидно, в условиях стресса, дефицита кормовых ресурсов самоподдержание и сохранение жизни матери имеет приоритет перед сохранением жизни потомства.

**Изменчивость самок
по способности аккумулировать
резервы тела в период беременности,
половое созревание и рост потомства**

В регуляции скорости полового созревания, наиболее пластичной характеристики воспроизводительной функции, определяющей репродуктивный потенциал популяции, первостепенную роль играют фотопериодические, визуальные, ольфакторные, социальные, метаболические сигналы, несущие информацию о количестве и доступности трофических ресурсов во внешней среде, качестве корма (Беляев, 1976; Bronson, Rissman, 1986; Zambrano *et al.*, 2005). Сложная архитектура взаимодействий этих сигналов во времени в конечном итоге обеспечивает настройку начала и окончания сезона размножения, основных звеньев воспроизводительной функции животных и, следовательно, гибкую регуляцию воспроизводства популяции в соответствии с локальными экологическими условиями. Наиболее ярко это демонстрируют сезонно размножающиеся грызуны, у которых особи из весенних когорт быстро растут, созревают и вступают в размножение в год своего рождения, а особи осенних – только на следующий год (Schwarz *et al.*, 1964; Gliwicz, 1996; Olenev, 2002).

Ведущую роль в изменении скорости индивидуального роста и полового развития особей разных когорт играют фотопериодические сигналы (Gliwicz, 1996). Однако наличие внутри- и межпопуляционной изменчивости доли особей весенних когорт, достигающих половой зрелости и вступающих в размножение (Boonstra, 1989; Евсиков и др., 1999б), свидетельствует о том, что для регуляции роста и полового созревания важна и другая биологически значимая информация, к которой развивающийся организм наиболее восприимчив в критические периоды онтогенеза.

Хорошее соответствие между фенотипом и средой достигается при условии, что сигналы, служащие триггерами изменения развития,

являются надежными предикторами будущего селективного окружения. Физиологические механизмы, опосредующие связь между состоянием внешней среды и пластичностью репродуктивного потенциала популяций, изучены недостаточно. В экспериментальных исследованиях показано, что для инициации полового созревания (Hamilton, Bronson, 1985), наступления и сохранения беременности (Woodside *et al.*, 1981) необходим определенный запас жира в организме. Снижение жировых резервов тела ниже порогового уровня блокирует размножение (Frisch, 1984; Glen, 1990). В 1990-х гг. установлено, что жировая ткань – не только энергетическое депо, но и эндокринный орган. Лептин – гормон жировой ткани – играет центральную роль в регуляции метаболизма, роста и репродуктивной функции (Gueorguiev *et al.*, 2001) и может выступать в качестве посредника в передаче сигналов внешней среды. Мы предположили, что сигнальное значение для потомства может иметь динамика накопления резервов тела матери в период его внутриутробного развития. Скорость изменения дает более детальную информацию о взаимодействии организма матери и эмбрионов с внешним окружением, чем статические показатели, поскольку учитывается наличие пороговых значений индуктивных сигналов, при достижении которых изменяется развитие. Данный аспект никем ранее не изучался.

У водяных полевок, разводимых в виварии, оценено влияние массы тела матери при покрытии, степени повышения упитанности в период беременности, календарного месяца рождения, порядкового номера родов, величины помета и соотношения полов при рождении на вероятность полового созревания потомков в первые два месяца жизни (Назарова, Евсиков, 2007). В качестве прижизненной оценки жировых резервов, аккумулированных в период беременности, использовали индексы физического состояния, представляющие собой разность между наблюдаемым приростом массы тела самки в период беременности и теоретически ожидаемым, вычисленным из уравнения регрессии, аппроксимирующего зависимость между массой тела после родов и при покрытии (Назарова, Евсиков, 2007, 2008).

Результаты множественного регрессионного анализа показали, что половое созревание доче-

рей зависит от месяца рождения и физических кондиций матери в период беременности (табл. 1). Доля созревающих самок выше среди родившихся в марте (0,42), чем в апреле (0,17) или мае (0,11). Самки, родившиеся позже июня, остаются неполовозрелыми в год своего рождения.

С повышением величины аккумулированных в период беременности резервов тела половое созревание особей, родившихся весной, ускоряется (табл. 1). У матерей, дочери которых достигают половой зрелости, величина резервов тела, накопленных в период беременности, судя по индексу физического состояния, достоверно выше, чем у матерей, дочери которых остались неполовозрелыми ($0,062 \pm 0,016$ и $-0,009 \pm 0,006$ соответственно, $p < 0,001$).

Самки, созревающие в год своего рождения, отличаются от несозревающих более высокой скоростью роста (рис. 3), что согласуется с данными, полученными на других грызунах (Schwarz *et al.*, 1964). Согласно нашим результатам, отмеченные преимущества в росте созревающих в год своего рождения самок связаны с лучшим физическим состоянием матери в период беременности. Множественный регрессионный анализ показал, что масса тела дочерей в возрасте до 10 недель положительно связана с массой тела матери и степенью повышения ее упитанности в период беременности. Отрицательное влияние величины помета на массу дочерей в раннем возрасте нивелируется после достижения животными 5-недельного возраста.

Таким образом, скорость полового созревания напрямую зависит от условий материнской среды в период внутриутробного развития, прежде всего ресурсного обеспечения организма матери. Этот вывод согласуется с результатами экспериментальных исследований, выполненных на водяной полевке. Показано, что 16-часовое голодание матери на 3-й а затем на 5-й день беременности приводит к снижению продукции эстрадиола у дочерей и нарушению возрастной динамики концентрации кортикостерона, прогестерона и эстрадиола (Yakovleva *et al.*, 1997). Аналогичные результаты получены на крысах. Голодание матери в последнюю неделю беременности вызывает снижение массы тела и массы матки у дочерей при рождении, нарушает развитие яичников (Léonhard *et al.*, 2003).

Таблица 1

Влияние факторов материнского организма на вероятность полового созревания дочерей

Факторы	Параметры уравнения регрессии	p
Константа	$-2,02 \pm 1,95$	0,30
Месяц рождения	$-0,93 \pm 0,28$	0,001
Порядковый номер родов	$-0,74 \pm 0,43$	0,08
Масса матери при покрытии	$0,006 \pm 0,008$	0,48
Индекс физического состояния во время беременности	$8,19 \pm 2,96$	0,006
Число детей в помете	$-0,008 \pm 0,23$	0,97
Соотношение полов при рождении	$0,006 \pm 0,01$	0,57

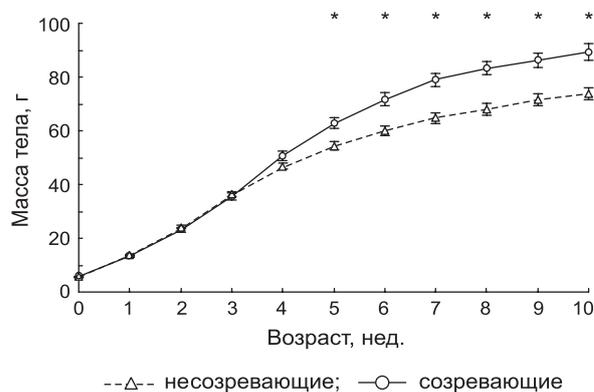


Рис. 3. Рост самок двух групп: созревающих и несозревающих в год своего рождения (Назарова, Евсиков, 2007).

* $p < 0,01$.

Выполненные исследования отчасти раскрывают природу закономерных межгодовых вариаций вовлеченности молодых самок в репродуктивный процесс, связанных с циклом численности популяции. У водяной полевки доля половозрелых сеголеток повышается на подъеме численности и снижается на спаде (Евсиков и др., 1999б). Такая динамика может быть обусловлена однонаправленными межгодовыми изменениями параметров абиотической среды (Музыка и др., 2010) и показателей физического состояния самок родительского поколения (Евсиков и др., 2008). Показано, что воздействие на животных стрессорирующих

факторов различной природы, нарушающих энергетический баланс и гормональный статус животных, имеет закономерную динамику (Евсиков и др., 1991). Интегрированное влияние внешних и внутривидовых факторов сказывается на физическом статусе, а затем и на репродуктивной способности особей, поэтому физическое состояние имеет первостепенное значение для реализации репродуктивного потенциала на фоне демографической динамики популяций, количественных и качественных изменений кормовой базы. Хотя в фазу подъема средние морфометрические показатели упитанности беременных самок не достигают максимальных значений (это отмечается в фазу пика), величина прироста упитанности за период беременности в фазу подъема достоверно выше, чем в другие фазы популяционного цикла (Назарова, 2008). И именно в фазу подъема численности значительно повышается интенсивность размножения молодых самок, увеличивается масса семенников и семенных пузырьков у самцов-сеголеток (Евсиков и др., 1991), что может быть связано с пренатальным материнским влиянием на скорость полового развития потомства.

Заключение

Результаты изучения влияния характеристик внешней и материнской среды (календарные сроки рождения, величина помета, соотношение полов при рождении, физическое состояние матери во время беременности) на постнатальное развитие потомства показали, что пластичность скорости роста и полового развития связана, прежде всего, с лабильностью физического состояния матери в период беременности, способностью накапливать жировые резервы тела, необходимые для нужд лактации. Физическое состояние служит надежным индикатором доступности и качества трофических ресурсов во внешней среде, способности организма самки справляться с энергетическими нагрузками, связанными с размножением. Эндогенные сигналы величины резервов тела играют центральную роль в поддержании гомеостаза в системах «мать–потомки» и «организм–популяция–среда», устойчивого сохранения популяций во времени.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ: гранты № 09-04-01712-а; № 11-04-00277-а.

Литература

- Беляев Д.К. Теоретические основы и практические аспекты использования фотопериодизма в разведении пушных зверей // Световой фактор в повышении продуктивности пушных зверей. М., 1976. С. 7–30.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П., Герлинская Л.А., Назарова Г.Г. Реализация репродуктивного потенциала и стресс в цикле численности водяных полевок // Экология популяций. М., 1991. С. 213–228.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П., Герлинская Л.А. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение III. Стресс и воспроизводство в популяционном цикле // Сиб. экол. журнал. 1999а. № 1. С. 79–88.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Музыка В.Ю. Физическое состояние и репродуктивные характеристики самок водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) // Экология. 2008. № 6. С. 436–440.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Рогов В.Г. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение I. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстного покрова, на разных фазах динамики численности популяции // Сиб. экол. журнал. 1999б. № 1. С. 59–68.
- Евсиков В.И., Осетрова Т.Д., Кондрина Л.П., Беляев Д.К. Генетика плодовитости животных. Сообщение V. Вес мышей линий BALB, C57 В1 и их рецессивных гибридов и его связь с плодовитостью // Генетика. 1973. Т. 9. № 8. С. 70–84.
- Клочков Д.В., Гулевич Р.Г., Трапезов О.В. Фотопериодический сигнал как ключевой фактор во взаимоотношении организм–среда // Информ. вестник ВОГиС. 2010. Т. 4. № 4. С. 729–746.
- Музыка В.Ю., Назарова Г.Г., Потапов М.А. и др. Влияние гидрологических условий на внутривидовую конкуренцию, структуру поселений и воспроизводство у водяной полевки *Arvicola terrestris* // Сиб. экол. журнал. 2010. № 5. С. 827–833.
- Назарова Г.Г. Материнское влияние на приспособленность потомков и численность популяции: Автореф. д-ра наук. Новосибирск, 2008. 39 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. журнал. 2000. Т. 79. № 3. С. 58–63.
- Назарова Г.Г., Евсиков В.И. Наступление половозре-

- лости у водяных полевок зависит от физического состояния матери во время беременности // Докл. АН. 2007. Т. 412. № 4. С. 568–570.
- Назарова Г.Г., Евсиков В.И. Влияние физического состояния матери в период беременности и лактации на постнатальный рост и репродуктивный успех потомков у водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) // Онтогенез. 2008. Т. 39. № 2. С. 125–133.
- 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.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Уоддингтон К.Х. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. М.: Мир, 1970. С. 11–38.
- Шилов И.А. Об общих принципах экологических адаптаций // Биологические науки. Науч. докл. высш. школы. 1977. № 10. С. 55–62.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избр. тр. М.: Наука, 1983. 360 с.
- Bauman D.E., Currie W.B. Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation: a review of mechanisms involving homeostasis and homeorhesis // J. Dairy Sci. 1980. V. 63. P. 1514–1529.
- Bernardo J. Maternal effects in animal ecology // Am. Zool. 1996. V. 36. P. 83–105.
- Boonstra R. Life history variation in maturation in fluctuating meadow vole populations (*Microtus pennsylvanicus*) // Oikos. 1989. V. 54. P. 265–274.
- Boyd I.L. State-dependent fertility in pinnipeds: contrasting capital and income breeders // Funct. Ecol. 2000. V. 14. P. 623–630.
- Bronson F.H., Rissman E.F. The biology of puberty // Biol. Rev. 1986. V. 61. P. 157–195.
- Chrousos G.P., Torpy D.J., Gold P.W. Interactions between the hypothalamic-pituitary axis and the female reproductive system: clinical implications // Ann. Intern. Med. 1998. V. 129. P. 229–240.
- Ebling E.J.P., Foster D.L. Pineal melatonin rhythms and the timing of puberty in mammals // Experientia. 1989. V. 45. P. 946–954.
- Frisch R.E. Body fat, puberty and fertility // Biol. Rev. 1984. V. 59. P. 161–188.
- Fusco G., Minelli A. Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts // Phil. Trans. R. Soc. B. 2010. V. 365. P. 547–556.
- Gittleman J.Z., Thompson S.D. Energy allocation in mammalian reproduction // Amer. Zool. 1988. V. 28. P. 863–875.
- Glazier D.S. Is fatter fitter? Body storage and reproduction in ten populations of the freshwater amphipod *Gammarus minus* // Oecologia. 2000. V. 122. P. 335–345.
- Glen P. Food, sex, time and effort in small mammals: energy allocation strategies for survival and reproduction // Behavior. 1990. V. 114. P. 191–205.
- Gliwicz J. Life history of voles: growth and maturation in seasonal cohorts of the root vole // Misc. Zool. 1996. V. 19. N 1. P. 1–12.
- Gueorguiev M., Gyth M.I., Korbonits M. Leptin and puberty: a review // Pituitary. 2001. V. 4. P. 79–86.
- Hamilton G.D., Bronson F.H. Food restriction and reproductive development in wild house mice // Biol. Reprod. 1985. V. 32. P. 773–778.
- Jönsson I.K. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction: metabolic fuels hypothesis // Oikos. 1997. V. 78. P. 57–66.
- Kirkwood J.K. A limit to metabolisable energy in mammals and birds // Comp. Biochem. Physiol. 1983. V. 75A. P. 1–3.
- Léonhard M., Lesage J., Croix D. *et al.* Effects of perinatal maternal food restriction on pituitary-gonadal axis and plasma leptin level in rat pup at birth and weaning and on timing of puberty // Biol. Reprod. 2003. V. 68. P. 390–400.
- Olenev G.V. Alternative types of ontogeny in cyclomorphic rodents and their role in population dynamics: an ecological analysis // Russ. J. Ecol. 2002. T. 33. № 5. С. 321–330.
- 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.
- Reinhold K. Maternal effects and the evolution of behavioral and morphological characters: A literature review indicates the importance of extended maternal care // J. Heredity. 2002. V. 93. P. 400–405.
- Rossiter M.C. Incidence and consequences of inherited environmental effects // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1996. V. 27. P. 451–476.
- Schulz L.C., Widmaier E.P. The effect of leptin on mouse trophoblast cell invasion // Biol. Reprod. 2004. V. 71. P. 1963–1967.
- Schwarz S.S., Pokrovski A.V., Istchen V.C. *et al.* Biological peculiarities of seasonal generations of rodents, with special reference to the problem of senescence in mammals // Acta Theriologica. 1964. V. 8. N 1. P. 1–43.
- Trivers R.L. Parent-offspring conflict // Am. Zool. 1974. V. 14. P. 249–264.
- Weiner J. Limits to energy budget and tactics in energy investments during reproduction in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus* Pallas 1770) // Symp. Zool. Soc. Lond. 1987. V. 57. P. 167–187.
- Weiner J. Metabolic constraints to mammalian energy budgets // Acta Theriol. 1989. V. 34. N 1. P. 3–35.
- Woodside B., Wilson R., Chee P., Leon M. Resource partitioning during reproduction in the Norway rat // Science. 1981. V. 2. P. 76–77.

- Yakovleva T.V., Bazhan N.M., Makarova E.N. Effects of food deprivation in early pregnancy on the development of ovaries and adrenals in female progeny of the water vole (*Arvicola terrestris*) // Comp. Biochem. Physiol. C. Pharmacol. Toxicol. Endocrinol. 1997. V. 116. P. 103–109.
- Zambrano E., Rodriguez-Gonzalez G.L., Guzman C. *et al.* A maternal low protein diet during pregnancy and lactation in the rat impairs male reproductive development // J. Physiol. 2005. V. 563.P. 275–284.

**EVOLUTIONARY ECOLOGY OF ANIMAL FERTILITY:
THE FITNESS OF THE PROGENY IS DETERMINED
BY THEIR PRENATAL DEVELOPMENT (BY THE EXAMPLE
OF THE EUROPEAN WATER VOLE, *ARVICOLA TERRESTRIS* L.)**

G.G. Nazarova, V.I. Evsikov

Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: galinanazarova@mail.ru

Summary

The contribution of maternal environment (gestational weight gain, month of birth, and litter size) to the formation and realization of the reproductive potential of adjacent European water vole generations has been studied for years in a natural population and in captivity. Accumulation of body reserves during pregnancy plays an essential role in the regulation of reproductive processes. Realization of the reproductive potential of females, growth rate, and the sexual maturation of the offspring depend on the ability of the mothers to utilize the reserves properly both during pregnancy and at the next stage of the reproduction cycle, lactation.

Key words: pregnancy, mortality, sexual maturity, maternal effect, reproductive potential, nutritional state, *Arvicola terrestris*.