ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2001, том 80, № 12, с. 1509–1517

УДК 599.32-15:504.74.05:599.32-116

# ВОСПРОИЗВОДСТВО НАСЕЛЕНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ, *CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* (RODENTIA, CRICETIDAE), В ГРАДИЕНТЕ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

**© 2001 г. С. В. Мухачёва**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144*

Поступила в редакцию 17.06.97 г.
После доработки 03.02.98 г.

В течение 1990–1995 гг. изучали влияние выбросов медеплавильного комбината (Средний Урал) на процессы популяционного воспроизводства населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в градиенте техногенного загрязнения среды. Проведено комплексное поэтапное исследование цикла воспроизводства, основные параметры цикла изучены на этапах гаметогенеза, эмбрионального и постнатального развития, оценивали устойчивость отдельных стадий к действию техногенных факторов. Выявлены существенные различия в выживаемости зверьков и доле репродуктивно-активных особей, а также в размерах фактической плодовитости и эмбриональной гибели. Показано, что наиболее устойчивыми к техногенному загрязнению оказались этапы формирования гамет, максимально уязвимыми – стадии постнатального развития животных, непосредственно связанные с качеством среды обитания. Сделан вывод о том, что приспособление мелких млекопитающих к факторам техногенной природы осуществляется на основе компенсаторных демографических реакций, ключевая роль принадлежит процессам интенсификации репродукции и миграциям.

Воспроизводство является одним из ключевых процессов, определяющих жизнеспособность природных популяций животных, особенно его значение усилено в нестабильных, изменчивых условиях. Техногенное загрязнение окружающей среды можно рассматривать в качестве одного из экстремальных факторов антропогенного происхождения. До сих пор исследования по влиянию техногенных нарушений на ход воспроизводства у мелких млекопитающих ограничивались, как правило, изучением отдельных стадий внутриутробного и постнатального развития (Катаев, 1989; Куликова, 1982; Гашев, 1991; Лукьянова, Лукьянов, 1992 и др.).

Мы рассматривали цикл воспроизводства как совокупность трех этапов: гаметогенеза, эмбрионального и постнатального периодов. Предполагалось, что разные этапы реагируют на действующие факторы неодинаково, а степень выраженности репродуктивных потерь на каждом из них в условиях естественного окружения и при техногенном воздействии будет различной. Основной целью работы явилось комплексное поэтапное исследование цикла воспроизводства и оценка резистентности отдельных этапов к техногенному загрязнению среды обитания.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы, полученные при изучении процессов популяционного воспроизводства населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* (Shreber 1780)) в условиях загрязнения среды обитания выбросами медеплавильного комбината (Средний Урал). Выбор объекта исследования определялся его доминирующим положением в составе сообществ мелких млекопитающих техногенно загрязненных и ненарушенных территорий.

Исследуемые участки располагались в западном направлении от источника эмиссии: в зоне сильного загрязнения (импакт) на расстоянии 0.5–3 км от завода и в 20 км (контроль), где техногенная нагрузка была на уровне регионального фона. Исходный тип лесных сообществ на изученных территориях – пихтово-еловый лес. В районе действия медеплавильного завода наблюдается значительная деградация лесных фитоценозов. По мере приближения к источнику эмиссии закономерно ухудшается жизненное состояние древостоя, активизируются процессы его гибели, замедляется возобновление, инсуляризируется горизонтальная структура. Обедняется видовой состав травостоя, лесные виды замещаются луговыми и сорными. В зоне максимального загрязнения травяной ярус либо отсутствует, либо состоит из хвоща и злаков. Сильное развитие здесь получает моховой покров, который занимает свободное пространство, освободившееся вследствие деградации травяно-кустарничкового яруса. При удалении от источника эмиссии наблюдается закономерное восстановление качества местообитаний (Мухачёва, Лукьянов, 1997).

В работе использованы данные, полученные в ходе безвозвратного изъятия зверьков методом ловушко-линий в течение бесснежных периодов 1990–1995 гг. В ходе полевых исследований отработано 20 тыс. ловушко-суток (12 тыс. в импактной зоне, 8 тыс. – на фоновой территории), отловлено 735 особей рыжей полевки (270 – в импакте, 465 – в контроле). Добытых животных подвергали стандартному обследованию и относили к одной из трех групп: перезимовавших особей, неполовозрелых сеголеток и половозрелых прибылых, размножающихся в год рождения. Абсолютный возраст полевок определяли на основании возрастных изменений зубов (Оленев, 1989).

Основное внимание уделяли оценкам репродуктивного состояния животных. У самцов регистрировали вес семенников, состояния придатков и семенных пузырьков, содержимое придатков анализировали на мазковых препаратах. Репродуктивно-активными считали всех перезимовавших самцов, среди прибылых – особей с хорошо развитыми семенными пузырьками и семенниками размером более 8–10 мм (Воронцов, 1961). У самок подсчитывали число плодов и плацентарных пятен в матке, число желтых тел – в яичниках (Тупикова, Швецов, 1956), относя к размножающимся беременных и лактирующих зверьков, а также особей со следами размножения. Яичники подвергали гистологическому исследованию. Количество фолликулов (примордиальных, однослойных, многослойных с антрумом и без него) подсчитывали на каждом пятом серийном срезе, принимая во внимание лишь ооциты с ядром. Дальнейшие расчеты выполнялись по методике Мэндл–Зуккерман (Mandl, Zuckerman, 1952).

Каждый из выделенных нами этапов цикла воспроизводства (гаметогенез, эмбриогенез, постнатальное развитие) состоит из ряда последовательных стадий, на которых механизмы элиминации исключают из процесса дальнейшего развития часть материала. Для оценки устойчивости отдельных этапов репродукции к воздействию техногенных факторов использовали: соотношение фолликулов разных типов в яичниках, интенсивность размножения (плодовитость, эмбриональные потери), скорость полового созревания сеголеток, выживаемость и участие в размножении животных разных демографических групп.

Для исследования зависимости показателей репродукции от качества среды применяли метод множественного регрессионного анализа. В целях наиболее полного использования эмпирической информации по репродуктивным показателям, накопленной в разные годы, был применен вариант регрессионного анализа с "фиктивными" переменными (Дрейпер, Смит, 1986). Наиболее приемлемым для целей анализа является уравнение множественной линейной регрессии, имеющее следующий вид:

$$Y = A + bX + cZ + \sum_{i=1}^{5}(d_iF_i),$$

где $Y$ – зависимый репродуктивный показатель, $X$ – независимая дихотомическая переменная демографической группы ($X = 1$ – половозрелые самки-сеголетки, $X = 0$ – перезимовавшие самки), $Z$ – независимая дихотомическая переменная качества среды обитания ($Z = 1$ – импактная зона, $Z = 0$ – фон), $F1, \ldots, F_i$ – независимые "фиктивные" переменные года, $A$ – свободный член (ожидаемая оценка репродуктивных параметров перезимовавших самок на фоновой территории в 1995 г.), $b$ – коэффициент регрессии репродуктивных показателей на значение демографической группы, $c$ – коэффициент регрессии репродуктивных показателей на переменную зоны, $d1, \ldots, d_i$ – коэффициенты регрессии на "фиктивные" переменные времени исследования (характеризуют положение показателей относительно 1995 г.). Мерой адекватности данной регрессионной модели эмпирическим данным является квадрат коэффициента корреляции ($R^2$) между эмпирическими и предсказанными по уравнению данными, который показывает какая доля дисперсии эмпирических значений показателей репродукции обусловлена демографическими, средовыми и хронографическими особенностями. Достоверность коэффициентов регрессии, отражающих влияние независимых переменных ($X$, $Z$, $F_1 \ldots F_5$), оценивается стандартно по $t$-критерию.

Степень токсической нагрузки на организмы животных, обитающих в градиенте техногенного загрязнения, оценивали по уровням накопления приоритетных поллютантов (Pb, Cd, Cu, Zn) в содержимом желудков, печени, почках и скелете. Концентрацию тяжелых металлов определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии. Проанализировано 940 образцов, в том числе 400 – скелета, 280 – печени, 160 – почек, 100 – содержимого желудков.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Суммарная токсическая нагрузка*

Для оценки степени интегрального воздействия техногенных загрязнителей на организм животных был использован показатель суммарной токсической нагрузки, представляющий собой функцию концентраций приоритетных поллютантов в пищевых рационах (Мухачёва, Безель, 1995). Установлено, что для животных, обитающих вблизи медеплавильного комбината, нагрузка в 3–4.6 раза превышает фоновые значения. При увеличении степени загрязнения среды кон-

центрации токсикантов в организме рыжих полевок существенно возрастают. Так, в скелете особей из импактной зоны свинца содержалось в 6 раз больше в сравнении с фоном; для кадмия, аккумулирующегося в почках и печени, превышение составило соответственно 4 и 8.5 раза (рис. 1).

### *Сроки размножения*

В течение шести лет наблюдений начало массового размножения рыжей полевки на фоновой территории приходилось на конец апреля–начало мая. На импактной территории, где условия существования для данного вида пессимальны (имеется ограниченное число пригодных для обитания микроучастков), численность полевок невысока, а население формируется, главным образом, за счет мигрантов (Мухачёва, Лукьянов, 1997), сроки размножения, как правило, сдвинуты на более поздний период. Так, в импактной зоне в составе майских отловов за 1990, 1991 и 1993 гг. самки отсутствовали. По срокам поимки и физиологическому состоянию размножающихся самок начало репродукции в этой зоне можно отнести к концу мая–первой половине июня. В 1992, 1994 и 1995 гг. размножение начиналось в те же сроки, что и на фоновых участках. Сроки окончания размножения довольно стабильны. На обследованных территориях оно завершается к концу августа–началу сентября.

### *Гистологическое исследование гонад*

Для оценки воздействия техногенного загрязнения на ход гаметогенеза у самок мы обратились к гистологическому исследованию яичников. Данные о количестве ооцитов у особей двух демографических групп приведены в табл. 1. В качестве показателя интенсивности начальной стадии оогенеза (точнее говоря, фолликулогенеза) мы рассматривали число однослойных фолликулов. Следующие стадии выражались в количестве многослойных фолликулов без антрума и многослойных фолликулов, имеющих антральную полость. Интенсивность завершающей стадии этого этапа оценивали по числу желтых тел беременности в яичниках, которое (как правило) соответствует

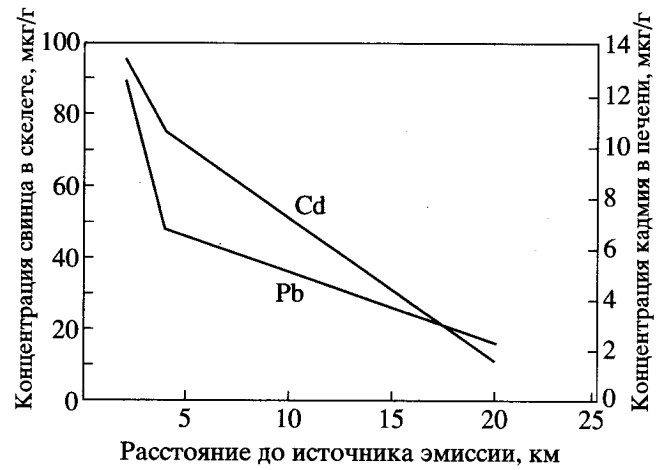


**Рис. 1.** Концентрация свинца в скелете (Pb) и кадмия в печени (Cd) особей рыжей полевки в градиенте техногенного загрязнения среды (Средний Урал, 1990–1995 гг.).

**Таблица 1.** Количество фолликулов ($M \pm m$) в яичниках размножающихся самок рыжей полевки (на 1 яичник), отловленных в градиенте техногенного загрязнения местообитаний. Средний Урал, 1990 г.

| Тип фолликулов | Исследуемый участок | |
|---|---|---|
| | фоновый | импактный |
| | Половозрелые прибылые самки | |
| Примордиальные | 1185.0 ± 409.2 | 1508.4 ± 471.6 |
| Однослойные | 345.8 ± 76.3 | 305.6 ± 69.5 |
| Многослойные без антрума | 55.6 ± 12.9 | 77.2 ± 10.8 |
| Многослойные с антрумом | 15.6 ± 3.5 | 13.6 ± 4.7 |
| Желтые тела беременности | 2.3 ± 0.6 | 2.8 ± 0.3 |
| Выборка | 5 | 5 |
| | Перезимовавшие самки | |
| Примордиальные | 2251.5 ± 901.7 | 1868.0 ± 623.2 |
| Однослойные | 544.8 ± 147.6 | 538.0 ± 125.0 |
| Многослойные без антрума | 157.5 ± 35.8 | 67.3 ± 26.0 |
| Многослойные с антрумом | 17.3 ± 3.2 | 22.0 ± 12.2 |
| Желтые тела беременности | 3.3 ± 0.8 | 2.9 ± 0.2 |
| Выборка | 6 | 5 |

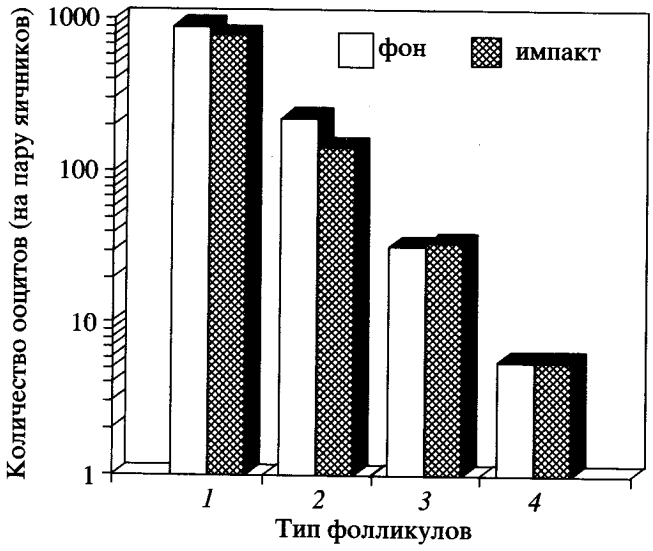


**Рис. 2.** Количество фолликулов разных типов в яичниках размножающихся самок рыжей полевки из импактной зоны и с фонового участка: *1* – однослойные фолликулы; *2* – многослойные без антрума, *3* – многослойные с антрумом, *4* – желтые тела беременности.

числу овулировавших яйцеклеток. Поскольку достоверных различий изученных показателей у полевок разного возраста, отловленных в одной и той же зоне, не обнаружено, мы сочли возможным объединить данные и в дальнейшем анализировали группу размножающихся самок в целом (рис. 2).

При морфологическом изучении репродуктивной системы самцов отмечены достоверные различия в размерах семенников (табл. 2). В ходе микроскопического исследования мазковых препаратов содержимого придатков были выявлены различия в составе спермиев (Мухачёва, Суркова, 1995). У самцов с загрязненных участков было зарегистрировано достоверно большее ($p \leq 0.05$) число сперматозоидов с оптимальной для оплодотворения величиной головки (90.9 против 83.1% на фоновых участках) при снижении доли патологических форм (0.99 и 2.84% соответственно).

### *Плодовитость и эмбриональные потери*

Результаты исследований основных репродуктивных характеристик приведены в табл. 3. Представленная выборка ограничена самками, у которых одновременно были зарегистрированы желтые тела беременности и эмбриона. Потенциальная плодовитость (среднее число желтых тел на самку) составляла в импактной зоне 6.52 желтых тел, на фоновом участке – 6.62. Максимальная фактическая плодовитость (среднее число жизнеспособных эмбрионов на самку) была зарегистрирована у зверьков, обитающих в пессимальных условиях, – 6.19 эмбрионов. При удалении от факела выбросов количество эмбрионов снижалось до 5.76.

В градиенте техногенного загрязнения среды были оценены общие эмбриональные потери (процентная разница между средним числом желтых тел беременности и жизнеспособных эмбрионов). Более низкая общая эмбриональная смертность (5.06%) была отмечена у зверьков из импактной зоны, при удалении от источника эмиссии ее величина существенно ($p \leq 05$) возрастала (до 12.99%).

Гибель зародышей происходила на разных стадиях развития. Ведущая роль в структуре эмбриональных потерь принадлежала доимплантационной гибели, на которую приходилось в среднем 70–90% общей эмбриональной смертности. По мере приближения к факелу выбросов было

**Таблица 2.** Размер семенников у самцов рыжей полевки с фоновой и нарушенной территорий (Средний Урал, 1990–1995 гг.)

| Показатель | Демографическая группа | Исследуемый участок | | Уровень значимости |
|---|---|---|---|---|
| | | фоновый | импактный | |
| Вес семенника, мг | Ad | 376.4 | 389.1 | * |
| | Sad | 234.3 | 288.7 | |
| | Juv | 10.7 | 13.3 | |
| Индекс семенника, % | Ad | 14.81 | 16.69 | ** |
| | Sad | 11.80 | 15.03 | ** |
| | Juv | 0.68 | 0.83 | |
| Выборка | Ad | 55 | 75 | |
| | Sad | 14 | 60 | |
| | Juv | 140 | 130 | |

Примечание. Уровни статистической значимости различий между средними значениями признаков особей на импактных и фоновых территориях по *t*-критерию Стьюдента:* $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$. Ad – перезимовавшие особи, Sad – половозрелые сеголетки, Juv – неполовозрелые прибылые зверьки.

**Таблица 3.** Репродуктивные характеристики размножающихся самок рыжей полевки в зоне интенсивного техногенного загрязнения и на фоновой территории (Средний Урал, 1990–1995 гг.)

| Исследуемый параметр | Территория исследования | | Уровень значимости различий |
|---|---|---|---|
| | фоновая | импактная | |
| Анализируемая выборка | 21 | 21 | |
| Колич. желтых тел беременности на 1 самку | 6.62 ± 0.281 | 6.52 ± 0.256 | * |
| Колич. эмбрионов (всех имплантированных) | 5.85 ± 0.266 | 6.29 ± 0.230 | |
| Колич. жизнеспособных эмбрионов на 1 самку | 5.76 ± 0.262 | 6.19 ± 0.234 | |
| Общие эмбриональные потери, % | 12.99 ± 2.98 | 5.06 ± 1.44 | * |
| Доимплантационные потери, % | 11.63 ± 2.99 | 3.52 ± 1.40 | * |
| Резорбция эмбрионов, % | 1.5 | 1.6 | |
| Доля самок с доимплантационными потерями, % | 47.6 | 23.8 | |
| Доля самок с резорбированными эмбрионами, % | 9.5 | 9.5 | |

Примечание. Уровень статистической значимости различий между средними значениями признаков на техногенных и фоновых территориях по *t*-критерию Стьюдента: * $p \le 0.05$.

**Таблица 4.** Результаты множественного регрессионного анализа зависимости репродуктивных показателей рыжей полевки от демографической специфики особей, качества среды обитания и времени отлова (Средний Урал, 1990–1995 гг.)

| Компоненты регрессии | Репродуктивные показатели, *Y* | | |
|---|---|---|---|
| | Желтые тела беременности, экз. | Общее число эмбрионов, экз. | Доимплантационные потери, % |
| Объем наборов наблюдений, *n* | 86 | 86 | 86 |
| Свободный член, *A* | 6.021*** | 5.536*** | 7.131*** |
| Коэффициент регрессии *Y* на *X*, *b* | −1.215*** | −1.048*** | −1.383 |
| Коэффициент регрессии *Y* на *Z*, *c* | 0.518 | 0.487* | −4.744$^{+}$ |
| Коэффициент регрессии *Y* на $F_1$, $d_1$ | 0.699* | 0.584$^{+}$ | 1.576 |
| Коэффициент регрессии *Y* на $F_2$, $d_2$ | 1.155** | 1.091** | 0.677 |
| Коэффициент регрессии *Y* на $F_3$, $d_3$ | −0.453 | −0.523 | 1.375 |
| на $F_4$, $d_4$ | 1.488*** | 1.059** | 4.510 |
| на $F_5$, $d_5$ | 1.945*** | 1.698*** | 2.065 |
| Коэффициент детерминации, $R^2$ | 0.427 | 0.359*** | 0.058 |

Примечание. Уровни статистической значимости различий между средними значениями признаков особей на техногенных и фоновых территориях по *t*-критерию Стьюдента: $^{+}p \le 0.1$, * $p \le 0.05$, ** $p \le 0.01$, *** $p \le 0.001$.

зарегистрировано достоверное снижение ($p \le 0.05$) величины доимплантационных потерь с 11.6 до 3.5%. Резорбция эмбрионов отмечалась гораздо реже, у самок с обоих участков она составляла в среднем 1.5–1.6% (табл. 3). Доля самок с доимплантационной гибелью яиц на фоновой территории составляла 47.6% и двукратно превышала таковую (23.8%) у рыжих полевок из импактной зоны. Анализ межгодовых флуктуаций показывает, что в разные годы на фоновом участке она изменялась в интервале от 25 до 100% от общего числа размножающихся самок, в импактной зоне колебалась от 0 до 60%. Доля самок с резорбирующимися эмбрионами невелика – за исследованный период таких самок на фоновом и импактном участках было зарегистрировано по 9.5%.

Примененный нами вариант множественного регрессионного анализа позволил учесть хронографическую изменчивость основных параметров репродукции и в "чистом виде" выявить их отклик на изменение качества среды обитания и демографические различия животных. Результаты анализа представлены в табл. 4.

### *Доля репродуктивно-активных особей*

В течение периода наблюдений были зарегистрированы существенные различия в структуре

населения: на фоновом участке в размножении участвовало менее половины самок, в импактной зоне таких животных было около 70%. Сходная тенденция была отмечена и для самцов, среди которых доля размножающихся особей при удалении от факела выбросов снижалась с 67 до 33%. Изменялся также и возрастной состав репродуктивно-активной части населения. Если на фоновой территории подавляющее большинство зверьков (около 80% самок и 67% самцов) с признаками размножения принадлежало к группе перезимовавших особей, то вблизи медеплавильного комбината животные этой возрастной группы составляли менее половины (49% самок и 35% самцов).

### *Скорость полового созревания сеголеток*

На примере прибылых самок рыжей полевки была сделана попытка оценить возраст вступления в размножение животных, обитающих в градиенте техногенной нагрузки. Для этого использовались данные об абсолютном возрасте каждой особи и состоянии ее генеративной системы. Выполненные оценки не выявили существенных различий между самками, населяющими импактные и фоновые участки. Как правило, первая беременность регистрировалась у полевок, достигших возраста 35–40 дней.

### *Выживаемость особей рыжей полевки*

Смертность полевок на фоновой и нарушенной территориях оценивали косвенным образом, привлекая данные об относительном обилии особей разных демографических групп, интенсивности размножения и динамике численности животных в течение бесснежного периода. Результаты расчетов показали, что в летне-осенний период относительная выживаемость молодняка на участках, подверженных техногенному загрязнению, составляет примерно 55% фоновой ($p \leq 0.1$).

Для анализа выживаемости зверьков в течение зимовки рассматривали разницу (%) весенней и осенней (предшествующего года) численностей животных. Из наблюдений следует, что к началу размножения в импактной зоне регистрируется в среднем 20% животных, на фоновой территории выживает более 32% особей, т.е. вклад техногенного фактора в зимнюю смертность животных оценивается в 12%.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В основу анализа популяционного воспроизводства населения рыжей полевки в градиенте техногенной нагрузки были положены представления Наумова (1945) о различной плодовитости вида в оптимальных и субоптимальных условиях существования, рассмотренной в географическом аспекте. Мы сравнивали процессы репродукции у особей, обитающих в контрастных условиях – вблизи источника эмиссии и на ненарушенной территории. Условия существования зверьков в импактной зоне были приняты в качестве пессимальных, фоновые участки рассматривались нами как оптимальные местообитания.

Пессимизация среды вблизи медеплавильного комбината была обусловлена, с одной стороны, техногенной деградацией лесных фитоценозов, приводящей к увеличению мозаичности местообитаний, снижению количества пригодных для существования участков при одновременном ухудшении их качества. С другой стороны, повышенные концентрации поллютантов на техногенно нарушенных территориях создают предпосылки для токсического поражения обитающих здесь животных.

Присутствие свинца, кадмия, меди и цинка в качестве приоритетных загрязнителей позволяет предполагать возможность прямых эффектов. Напомним, что воздействие этих элементов (особенно первых двух) на млекопитающих может приводить к существенным негативным изменениям в их организмах, в том числе – в системе воспроизводства. Так, в лабораторных экспериментах было установлено, что длительное поступление в организм кадмия вызывало у мышевидных грызунов специфические селективные повреждения в тестикулах, эпидидимисе, неовулирующих яичниках и плаценте (например, Parizek, 1983). Хроническое поступление в организм свинца приводило к существенным необратимым нарушениям сперматогенеза и эстрального цикла, глубоким дегенеративным изменениям в фолликулярном аппарате, деформации плода и спонтанным абортам (Тарабаева, 1960; Leonars et al., 1983; McGregor, Mason, 1990 и др.).

В связи с вышесказанным у животных, населяющих импактные участки, можно было ожидать проявления эффектов прямого токсического действия поллютантов уже на стадиях гаметогенеза. Результаты гистологического анализа яичников позволяют заключить, что у самок рыжей полевки, обитающих на техногенно загрязненных и фоновых территориях, оогенез протекает сходным образом (рис. 2), статистически достоверных различий изученных показателей не обнаружено. Из данных сравнительного анализа репродуктивной системы самцов следует, что несмотря на отмеченные различия, в целом самцы с обоих участков характеризовались нормоспермией (Мухачёва, Суркова, 1995). Таким образом, в рамках изученных токсических нагрузок этап формирования гамет у особей рыжей полевки характеризовался высокой резистентностью к действию факторов техногенной природы.

Для анализа устойчивости этапа пренатального развития к техногенному загрязнению исполь-

зовали данные о плодовитости и эмбриональных потерях у особей рыжей полевки, населяющих техногенно нарушенные и фоновые территории. Плодовитость является одной из основных характеристик, традиционно используемых для оценки приспособленности природных популяций животных к негативным воздействиям различного генезиса. Несмотря на обилие фактологического материала, сделать однозначного вывода о закономерностях варьирования плодовитости (как потенциальной, так и фактической) в зависимости от качества среды обитания не представляется возможным. По данным одних авторов плодовитость растет при ухудшении условий, другие сообщают об обратной тенденции (Наумов, 1945; "Европейская...", 1981; Казанцев, 1981; Лукьянова, Лукьянов, 1992; Мухачёва, 1996а, Жигарев, 1997 и др.).

Из наших данных следует, что пессимизация условий существования сопровождается достоверным увеличением числа имплантированных эмбрионов ($p \leq 0.05$), тогда как потенциальная плодовитость в контрастных условиях изменяется сходным образом. Было показано также, что плодовитость в значительной степени определялась возрастом самок: более плодовитыми на обоих участках оказались перезимовавшие особи ($p \leq 0.001$).

Уменьшение размера выводка обусловлено гибелью развивающихся зародышей. На основании литературных данных можно сделать вывод о неоднозначных изменениях величины эмбриональных потерь в связи с условиями существования (Казанцев, 1981; Гашев, 1991; Лукьянова, Лукьянов, 1992; Безель, Мухачёва, 1995; Мухачёва, 1996б).

Согласно нашим данным, четкую зависимость от степени деградации местообитаний обнаруживают доимплантационные потери: при пессимизации условий существования отмечается их трехкратное снижение. В то же время величина эмбриональной резорбции изменялась на разных участках сходным образом. Полученные факты позволяют сделать вывод о том, что потенциальная плодовитость максимально реализуется у животных из пессимальных местообитаний. Закономерное изменение величины доимплантационных потерь в градиенте техногенного загрязнения является ответной реакцией животных на условия существования, которую следует рассматривать как приспособление, направленное на выживание вида в неблагоприятных условиях.

Для оценки возможного прямого влияния приоритетных загрязнителей на размер эмбриональных потерь использовали однофакторный дисперсионный анализ, из результатов которого следует, что концентрация токсических элементов в депонирующих средах (свинца в скелете, кадмия – в печени и почках) не оказывала существенного влияния на гибель эмбрионов в течение периода внутриутробного развития особей.

Таким образом, отдельные стадии эмбриогенеза отличаются высокой резистентностью к техногенному загрязнению среды. Вероятно, определяющим в данной ситуации является опосредованное влияние на изученные параметры качества среды обитания (в первую очередь, кормовых и защитных свойств сравниваемых территорий).

Для характеристики этапа постнатального развития и анализа устойчивости отдельных его стадий к техногенному загрязнению использовали скорость полового созревания прибылых животных, участие в размножении и выживаемость особей разных демографических групп.

Полученные данные позволяют заключить, что влияние факторов техногенной природы максимально сказывается на стадиях постнатального развития, непосредственно связанных с качеством среды обитания. Негативное воздействие техногенного загрязнения обусловливает низкую численность населения нарушенных территорий. Это связано, в первую очередь, с повышенной гибелью особей, населяющих участки вблизи факела выбросов. Анализируя выживаемость разных демографических групп, мы пришли к выводу о том, что наиболее высокой смертностью отличался расселяющийся молодняк. Именно на этой стадии были зарегистрированы максимальные различия в ходе воспроизводства населения рыжей полевки на фоновых и импактных территориях.

Известно, что в природных популяциях мышевидных грызунов низкая численность животных стимулирует процесс полового созревания сеголеток (Жигальский, Бернштейн, 1986; Шилов, 1988 и др.). Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что сроки созревания и вступления в размножение у отдельных особей из импактной и фоновой зон сходны, в то же время интенсивность созревания молодняка (доля достигших половой зрелости) при пессимизации условий существенно возрастала. Последнее можно рассматривать в качестве ответной реакции популяции на пониженную численность полевок вблизи завода.

Подводя итог, можно резюмировать, что в рамках изученных техногенных нагрузок качество среды обитания оказывало существенное влияние на величину фактической плодовитости, размер доимплантационных эмбриональных потерь, выживаемость зверьков и долю репродуктивно-активных особей. В то же время стадии гаметогенеза, потенциальная плодовитость и величина эмбриональной резорбции в малой степени были подвержены воздействию техногенных факторов.

Устойчивость природных популяций мелких млекопитающих к техногенному загрязнению среды обитания определяется тем, в какой мере удается им поддерживать стабильную численность в

течение полного жизненного цикла. На основании выполненных нами оценок и дополнительных специальных исследований (Безель, Мухачёва, 1995; Мухачёва, Лукьянов, 1997) мы пришли к выводу о том, что в условиях интенсивного техногенного воздействия население рыжей полевки не воспроизводит себя и пополняется за счет миграции зверьков с сопредельных территорий.

Таким образом, приспособление мелких млекопитающих к факторам техногенной природы осуществляется на основе компенсаторных демографических реакций. Ключевую роль в этом играют процессы интенсификации репродукции и миграционные процессы, позволяющие в рамках изученных техногенных нагрузок компенсировать повышенную гибель животных и поддерживать целостность популяционной структуры вида.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность А.А. Герасимову, Е.Н. Кондаковой, Т.Ю. Сурковой и Ю.А. Давыдовой за помощь в сборе первичных материалов, а также О.А. Лукьянову и В.С. Безелю за консультации и замечания, высказанные при обсуждении результатов, явившихся основой настоящей публикации.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (97-04-48082).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Безель В.С., Мухачёва С.В.*, 1995. Характер репродуктивных потерь и популяциях рыжей полевки при токсическом загрязнении среды обитания // Докл. Рос. Акад. наук. Т. 345. № 1. С. 135–137.

*Воронцов Н.Н.*, 1961. Экологические и некоторые морфофизиологические особенности рыжик полевок (*Clethrionomys*) европейского северо-востока // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 29. С. 101–136.

*Гашев С.Н.*, 1991. Влияние нефтяного загрязнения на фауну и экологию мелких млекопитающих Среднего Приобья / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. С. 1–26.

*Дрейпер Н., Смит Г.*, 1986. Прикладной регрессионный анализ. М.: Финансы и статистика. Т. 1. С. 1–366.

Европейская рыжая полевка. 1981. М.: Наука. С. 1–352.

*Жигальский О.А., Бернштейн А.Д.*, 1986. Популяционные факторы регуляции размножения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Докл. Акад. наук СССР. Т. 291. № 1. С. 250–252.

*Жигарев И.А.*, 1997. Влияние рекреации на размножение и смертность грызунов в условиях южного Подмосковья // Зоол. журн. Т. 76. № 2. С. 212–223.

*Казанцев И.П.*, 1981. Плодовитость и эмбриональная смертность в территориальных группировках трех видов грызунов // Микроэволюция. Казань. Вып. 1. С. 80–164.

*Катаев Г.Д.*, 1989. Мелкие млекопитающие как индикаторы состояния окружающей среды на Кольском полуострове // Мониторинг фонового загрязнения природных сред. Л. Вып. 5. С. 223–235.

*Куликова И.Л.*, 1982. Население и экологические особенности мелких млекопитающих техногенных территорий // Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Свердловск. С. 1–21.

*Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А.*, 1992. Особенности демографической структуры населения рыжей полевки в условиях техногенного воздействия // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН. С. 66–77.

*Мухачёва С.В.*, 1996а. Специфика воспроизводства в популяции рыжей полевки в условиях техногенного воздействия // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье. М. С. 242–247. – 1996б. Исследования репродукции рыжей полевки в градиенте техногенных факторов // Проблемы общей и прикладной экологии. Екатеринбург. С. 147–152.

*Мухачёва С.В., Безель В.С.*, 1995. Уровни токсических элементов и функциональная структура популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения (на примере рыжей полевки) // Экология. № 3. С. 237–240.

*Мухачёва С.В., Лукьянов О.А.*, 1997. Миграционная подвижность населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Shreber, 1780) в градиенте техногенных факторов // Экология. № 1. С. 34–39.

*Мухачёва С.В., Суркова Т.Ю.*, 1995. Процессы воспроизводства в популяции рыжей полевки в условиях техногенного загрязнения // Механизмы поддержания биологического разнообразия. Екатеринбург. С. 112–113.

*Наумов Н.П.*, 1945. Географическая изменчивость динамики численности и эволюция // Журн. общ. биол. Т. 6. № 1. С. 36–52.

*Оленев Г.В.*, 1989. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. № 2. С. 19–31.

*Тарабаева Г.И.*, 1960. Действие свинца на мужские и женские половые железы // Тр. Казах. Ин-та краевой патологии. Т. 8. С. 101–117.

*Тупикова Н.В., Швецов Ю.Г.*, 1956. Размножение водяной полевки в Волго-Ахтубинской пойме // Зоол. журн. Т. 35. Вып. 1. С. 130–140.

*Шилов И.А.*, 1988. Принципы организации популяций у животных // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М. Т. 6. С. 5–24.

*Leonard A., Gerber G., Jacquet P.*, 1983. Effect of lead on reproductive capacity and development of mammals // Reprod. and Dev. Toxicity Metals. Proc. Joint Meet., Rochester, N.Y., 24–27 May, 1982. N.Y.L. P. 357–368.

*Mandle A.M., Zuckerman S.J.*, 1952. Number of normal and atretic oocytes in unilaterally spaved rats // J. Endocrinology. V. 8. № 4. P. 347–354.

*McGregor A.J., Mason H.J.*, 1990. Chronic occupational lead exposure and testicular endocrine function // Hum. and exp. Toxicol. V. 9. № 6. P. 371–376.

*Parizek J.*, 1983. Cd and reproduction: a perspective after 25 years // Reprod. and Dev. Tixicity Metals. Proc. Joint Meet., Rochester, N.Y., 24–27 May, 1982. N.Y.L. P. 301–313.

# REPRODUCTION OF THE BANK VOLE POPULATION *CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* (RODENTIA, CRICETIDAE) ALONG THE GRADIENT OF INDUSTRIAL ENVIRONMENTAL POLLUTION

**S. V. Mukhacheva**

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia*

The effects of emissions of a copper-smelting plant (the Central Urals) on reproduction of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Shreber 1780) population living in conditions of technogenic pollution (pessimum) and on background sites (optimum) were investigated during 1990–1995. The combined consecutive studies of main stages of the reproduction cycle (gametogenesis, embryonic and postnatal development) were performed. The resistance of voles to technogenic factors at different developmental stages was estimated. Significant differences in the litter amount, embryonic and postnatal mortality, proportions of sexually mature individuals in voles from polluted and background sites were found. The gametogenesis stages are shown to be more resistant, but the stages of postnatal development related to the quality of the environment are maximum vulnerable. Adaptation of natural populations of small mammals to technogenic pollution of the environment is realized on the basis of compensatory demographic responses. Intensification of breeding and migrations are of great importance in maintaining the integrity of the species population.