

УДК 599.323.4+591.363+591.153

АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ ТИПЫ ОНТОГЕНЕЗА ЦИКЛОМОРФНЫХ ГРЫЗУНОВ И ИХ РОЛЬ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКЕ (ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ)

© 2002 г. Г. В. Оленев

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 14.02.2001 г.

Анализируются два альтернативных пути онтогенетического развития, регулярно реализующиеся в популяциях мелких млекопитающих как проявление поливариантности развития. Приведены характеристики типов онтогенеза грызунов. Это нашло свое отражение в концепции функционального подхода. Рассмотрена поливариантность развития растений и животных. Благодаря длительному (26 лет) и непрерывному мониторингу за природными популяциями шести видов грызунов проанализирована динамика соотношения типов онтогенеза, численности и ведущих популяционных параметров на примере фонового вида (*Clethrionomys glareolus*). Рассмотрен “триггер”-механизм формирования типов онтогенеза, роль факторов внешней среды, играющих роль “включателя”, роль генотипа – как основы поливалентности. Бивариантность развития рассматривается как основа структурно-функциональных перестроек, обеспечивающих высокую лабильность популяционных реакций, как неспецифический механизм популяционной регуляции, определяющий динамику населения грызунов. Адаптивный ответ популяции на широкий спектр воздействий, в том числе и антропогенной природы, зависит не только от характера и силы самого воздействия, но преломляется через ее функциональную структурированность. Описанные выше представления могут объяснить значение критических периодов в жизни популяций.

Ключевые слова: популяции грызунов, типы онтогенеза, бивариантность развития, функциональный подход, триггер-механизм, адаптация.

ПРИНЦИПЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ПОПУЛЯЦИЙ

Анализ популяции как системы целесообразно начинать с выявления набора элементов и их упорядочивания. Давно известно, что особи одного и того же вида, обитающие в одном сообществе, неодинаковы по многим признакам и могут быть разделены на группы по возрасту, размерам, темпам развития и другим показателям, реагирующим на меняющуюся среду.

В рамках эколого-демографического подхода наиболее существенной признается возрастная дифференциация особей, так как она лежит в основе исследований структуры и динамики популяций. Каждая особь в определенный момент своего существования может быть охарактеризована двойкой: 1) календарным (абсолютным) возрастом, представляющим интервал времени от рождения особи до момента исследования; 2) биологическим (физиологическим) возрастом, определение которого значительно сложнее. В то же время в каждый момент времени любой организм характеризуется специфическим набором морфологических, физиологических и других при-

знаков, совокупность которых связана с его физиологическим возрастом.

Процесс индивидуального развития осуществляется непрерывно, однако, используя ряд индикаторных признаков, его можно разделить на достаточно крупные периоды, которые в свою очередь подразделяются на возрастные этапы. Для популяционных исследований определение биологического возраста имеет несравненно большее значение, чем календарного. Суть в том, что конкретные особи достигают сходного биологического возраста в разные календарные сроки, при этом они могут находиться на одном и том же этапе онтогенеза и выполнять в популяции одинаковые функции. Характеристика возрастной структуры популяции не исчерпывается численными соотношениями различных возрастных групп; ее специфичность обусловлена скоростью обновляемости популяции, биологической спецификой различных возрастных групп и своеобразием их реакций на периодические и непериодические изменения во внешней среде. Это позволяет говорить о ведущей роли возрастной структуры в динамике популяций, а в популяциях грызунов, отличающихся высокой степенью сложности возрастной структуры, она является

основой для широкого спектра преобразований популяционного уровня. Настоящая работа посвящена выяснению значения разнообразия типов онтогенеза в структурно неоднородных внутривидовых системах, к которым относятся мышевидные грызуны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в Ильменском государственном заповеднике (Южный Урал) на двух стационарных площадках, расположенных в двух типах биотопов, и на участке мечения (полуостров с облавливаемой площадью 1.5 га). Настоящая работа построена на синтезе данных, полученных в ходе 26-летнего мониторинга (1975–2000 гг.) и предыдущих обобщений автора. Практически весь анализ проведен на примере рыжей (европейской лесной) полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780).

Использованы как традиционные, так и оригинальные подходы и методы полевых и экспериментальных исследований: метод индивидуального мечения грызунов с многократным последующим отловом (СМР-метод), метод безвозвратного изъятия, усовершенствованный метод определения абсолютного возраста полевок (Оленев, 1989), метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968). В качестве методологической основы изучения возрастной структуры применена концепция функционального подхода (Оленев 1981а,б; 1989). При оценке соотношения типов онтогенеза использованы ежегодные данные за июнь-июль. Это обусловлено тем, что в мае размножение сеголеток только начинается, а в августе-сентябре постепенно прекращается, и отразмножившиеся особи гибнут. В середине лета в популяции представлены все внутривидовые группировки, наблюдается максимальный процент размножающихся в году сеголеток. Вопросы, связанные со скоростью роста особей, в работе не рассматриваются.

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

В рамках эколого-демографического подхода сравнительно недавно сформировалась концепция поливариантности развития особей, объединяющая различные проявления дифференциации растений в популяциях (Сабинин, 1963). Накопление материалов показало, что поливариантность чрезвычайно широко распространена в растительном мире (Матвеев, 1975; Заугольнова и др., 1988). В ботанических работах отмечают пять типов поливариантности (Жукова, 1986). Существование внутривидовых групп, отличающихся по темпам развития, впервые было описано в лесоводческой литературе (Сукачев, 1941;

Завадский, 1968). Обсуждалось замедленное развитие, задержка растений в тех или иных возрастных состояниях (Жукова, 1973; Работнов, 1978; Чистякова, 1982).

Отмечается, что поливариантность развития растений – важнейший адаптационный механизм популяционного уровня, определяющий динамическую гетерогенность ценопопуляций и способствующий ее устойчивости. В основе поливариантности развития растений лежат генетический полиморфизм и модификационная изменчивость в пределах генотипа. При несомненном общем сходстве поливариантность развития животных имеет существенные отличия. К сожалению, в литературе мало данных, касающихся этой проблемы. Большинство исследований, посвященных онтогенезу животных, имеет косвенное отношение к рассматриваемому вопросу. Мы попытались частично восполнить этот пробел.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ПРИМЕРЕ ГРЫЗУНОВ

К первым работам, имеющим отношение к типам онтогенеза грызунов, следует отнести предположение о существовании физиологических рас (Stieve, 1923), “сезонных генераций” грызунов (Оленев, 1964; Шварц и др., 1964; Покровский, 1967; Амстиславская, 1975 и др.). По определению сезонные генерации – это группы особей, родившиеся в разные сезоны года, развивающиеся в разных условиях среды и обладающие определенными биологическими свойствами. В большинстве работ, касающихся возрастной структуры, С.С. Шварц и его коллеги использовали термин “генерация” в двух значениях: в первом случае под генерацией понималась группа, состоящая из нескольких массовых весенних пометов – “весенняя генерация”, и группа, состоящая из нескольких осенних, – “осенняя генерация”. Во втором случае каждые очередные массовые появления пометов, считая с начала весеннего размножения, называли генерацией. Это привнесло некоторые терминологические разночтения. Считалось, что весной практически все особи, включая сеголеток, размножаются. Как показали результаты нашего многолетнего мечения, на самом деле “весенняя генерация” (по С.С. Шварцу) состоит не только из сеголеток, участвующих в размножении и создающих лицо данной сезонной генерации, но всегда имеется значительная доля неразмножившихся сеголеток. По нашим данным она составляет от 10–30% в обычные по условиям годы и до 100% в экстремальных условиях: засуха (Оленев, 1981а), высокая плотность (Шилов и др., 1977; Колчева, Оленев, 1991).

Нами было показано, что сезонные генерации состоят из двух группировок особей, функцио-

Характеристика двух типов онтогенеза (некоторые морфофизиологические признаки и возраст по трем физиологическим функциональным группировкам (ФФГ)) на примере июльских выборок *Clethrionomys glareolus* (полулужирным выделены наиболее информативные значения признаков).

| Признак | Пол | I тип онтогенеза (одна фаза) | | | II тип онтогенеза | | | | | |
|---------------------------------|-------|-------------------------------------|-----|------|---------------------------------------|-----|------|---|-----|-------|
| | | | | | (1-я фаза) | | | (2-я фаза) | | |
| | | 3 ФФГ (размножающиеся сеголетки) | | | 2 ФФГ (неразмножающиеся сеголетки) | | | 1 ФФГ (перезимовавшие), бывшая 2 ФФГ | | |
| | | \bar{x} | n | St D | \bar{x} | n | St D | \bar{x} | n | St D |
| Масса тела, г | Самки | 25.0 | 86 | 4.73 | 16.6 | 194 | 1.9 | 26.8 | 116 | 8.0 |
| | Самцы | 20.6 | 70 | 3.25 | 17.1 | 308 | 1.9 | 25.1 | 164 | 4.06 |
| Индекс надпочечника, ‰ | Самки | 0.42 | 86 | 0.19 | 0.24 | 192 | 0.14 | 0.42 | 115 | 0.19 |
| | Самцы | 0.23 | 68 | 0.09 | 0.22 | 302 | 0.08 | 0.27 | 160 | 0.25 |
| Индекс тимуса, ‰ | Самки | 1.05 | 84 | 1.17 | 2.25 | 194 | 1.65 | 0.05 | 116 | 0.22 |
| | Самцы | 1.46 | 70 | 1.39 | 2.44 | 305 | 1.62 | 0.01 | 164 | 0.09 |
| Масса семенника, мг | | 306.0 | 64 | 92.2 | 11.7 | 247 | 10.8 | 390.0 | 158 | 123.0 |
| Абсолютный возраст, дни | Самки | 67.0 | 86 | 23.7 | 76.1 | 194 | 33.3 | 313.0 | 116 | 50.1 |
| | Самцы | 56.0 | 70 | 25.3 | 73.9 | 308 | 29.8 | 377.0 | 163 | 58.5 |
| Физиологический возраст, дни | Самки | ~120 | 86 | | 76.1 | 194 | 33.3 | ~380 | 116 | |
| | Самцы | ~100 | 70 | | 73.9 | 308 | 29.8 | ~470 | 163 | |

нальное состояние которых с неизбежностью определяет и большинство анализируемых показателей, т.е. ранее анализировались заведомо неоднородные выборки, что вносило значительные погрешности. Использование функционального подхода, о котором пойдет речь, свободно от подобных ошибок и дает возможность работать с "чистыми" внутривидовыми группировками. Тем не менее работы, касающиеся специфики "сезонных генераций" (Шварц, 1969), заложили предпосылки к представлению о функциональной структурированности популяций грызунов. Наши исследования являются их продолжением и творческим развитием.

ХАРАКТЕРИСТИКА ДВУХ ТИПОВ ОНТОГЕНЕЗА ЦИКЛОМОРФНЫХ ГРЫЗУНОВ

Для цикломорфных млекопитающих, к которым относится большинство видов мелких грызунов, характерно ритмическое изменение большинства биологических характеристик с периодом, примерно равным году, однократное серийное размножение и перекрывание поколений при наличии двух альтернативных путей развития. В полной мере проявление обоих типов онтогенеза характерно для популяций грызунов умеренной зоны северного полушария с арктической периферией, отличающихся резко континентальным климатом.

Первый путь онтогенетического развития (см. рис. 1, 5 и таблицу)

Монофазный рост. Сеголетки, размножающиеся в год рождения (3 ФФГ).

Основную массу составляют выходцы из первых когорт (обычно 70–90%). Быстро растут, созревают и приступают к размножению, достигая дефинитивных размеров и массы тела перезимовавших особей (25 г), после чего вес стабилизируется¹. Характерен высокий уровень метаболизма, быстро стареют и гибнут в год своего рождения. Начальная стадия формирования корней зубов регистрируется в возрасте 65–75 дней (относительная длина зубного корня 0.1–0.3). Продолжительность жизни от 3 до 5 месяцев. Поведение с элементами агрессии. Функция – наращивание численности популяции за счет размножения в год своего рождения.

Второй путь онтогенетического развития (см. рис. 1, 5 и таблицу)

Характерен бифазный рост (2 ФФГ → 1 ФФГ). Основная масса представлена особями последних когорт, но всегда имеется существенная доля не-

¹ Из-за одинаковых размеров и массы тела сеголеток и перезимовавших они попадают в одни и те же весовые группы, на основе которых обычно выделяются juvenis, subadultus, adultus, senex (рис. 1, 5). Ошибка по возрасту при этом может составлять до года и более (см. таблицу) – это накладывает серьезнейшие ограничения на использование весовых групп в большинстве исследований.

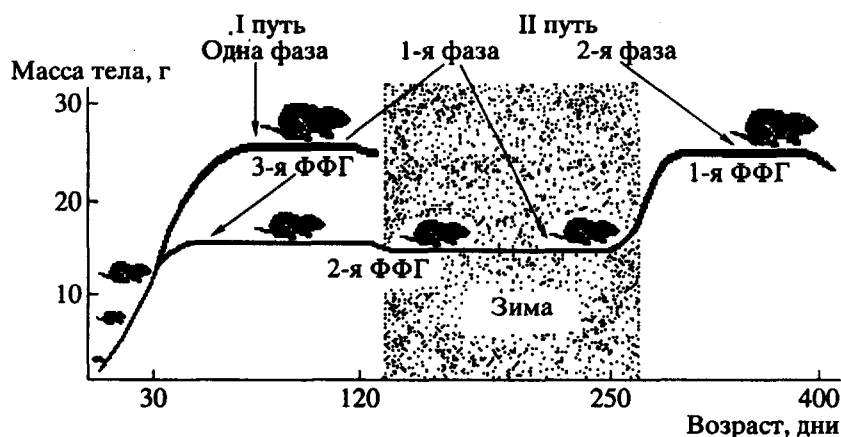


Рис. 1. Схема двух путей онтогенетического развития мышевидных грызунов.

размножающихся в год рождения особей из первых когорт. Общая продолжительность жизни — 13–14 месяцев, чему соответствует относительная длина корня 0.6–0.7. Основная задача — с наименьшими потерями сохранить эту часть популяции до весны следующего года и начать цикл ее обновления.

Первая фаза. Сеголетки, неразмножающиеся в год своего рождения (2 ФФГ). Фаза охватывает период от рождения до весеннего скачка роста и созревания в следующем году. Приблизительно в месячном возрасте, независимо от даты рождения, масса тела стабилизируется² при 14–20 г, и рост приостанавливается. Особи характеризуются низким уровнем метаболических процессов. Скорость процессов старения, как и физиологический возраст, почти в два раза ниже по сравнению с животными 3 ФФГ. Начальная стадия формирования корней зубов отмечается в возрасте 120–130 дней. Продолжительность нахождения в этой фазе выходцев из различных когорт — 200–300 дней. Животные 2 ФФГ служат своеобразным резервом популяции, особенно в критические периоды ее жизни. Они наиболее резистентны к широкому спектру неблагоприятных воздействий. Поведение неагрессивное. Основная функция — с наимень-

шими потерями “перетащить” популяцию через зиму и предшествующие возможные неблагоприятные воздействия различной природы.

Вторая фаза. Перезимовавшие особи (1 ФФГ). Фаза начинается весной следующего года, когда период “консервации” завершается кратковременным ростом и созреванием в течение двух-трех недель, после чего масса тела вновь стабилизируется, достигнув дефинитивного для вида значения 24–27 г. Созревают практически все особи. Интенсивность метаболизма, как и процессов старения, сходна по уровню с таковым у зверьков 3 ФФГ, хотя по абсолютному возрасту перезимовавшие животные намного старше. Продолжительность нахождения в этой фазе — 120–200 дней. В поведении элементы агрессии. Основная функция группировки — начать цикл обновления популяции, несмотря на неблагоприятные воздействия.

КОНЦЕПЦИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО ПОДХОДА

Для анализа динамики ведущих популяционных параметров нами был предложен и опробован функциональный подход (Оленев, 1981б, 1989). Он положил начало работам (Оленев, 1982), посвященным анализу тонкой возрастной структуры цикломорфных млекопитающих и, как продолжение, различным аспектам изучения популяций на основе их функциональной структурированности (Безель, Оленев, 1989; Тестов, 1993; Васильев, 1996; Лукьянов, 1997; Игнатова, 1998; Оленев, Григоркина, 1998).

Суть функционального подхода состоит в том, что при выделении внутривидовых структурных единиц в качестве основного критерия принимается функциональное единство особей в группах, соответствующих двум типам онтогенеза. При этом за основу выделения группировок принимается функциональный статус

² Характерно, что на первой фазе II типа онтогенеза (рис. 1), перед уходом на зимовку, регистрируется значительное уменьшение вариальности массы тела и большинства других показателей грызунов за счет “отсекания маргинальных вариантов” — особей, не достигших необходимых значений или превышающих их (например, масса тела рыжей полевки должна находиться в пределах 15–19 г, сохраняясь таковой в течение зимы). Эти пределы (рис. 5) мы (Оленев, 1979) назвали “воротами”, в 90-е годы это явление — “bottle neck” — было подтверждено иностранными исследователями. Примечательно, что осенью у отразмножившихся животных (3 и 1 ФФГ) часто отмечается уменьшение массы и размеров генеративных органов (“спавшиеся” семенники) и некоторое снижение ряда других показателей (попытка “войти в ворота”). Несмотря на это, все зверьки погибают еще в начале зимы.

животных (функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, репродуктивного состояния), а также синхронность его изменений во времени. Желая упростить ситуацию, было предложено выделять три *физиологические функциональные группировки* (ФФГ). Каждую группировку составляют особи, связанные функциональным единством в воспроизводстве популяции (подробно Оленев, 1989).

Основное отличие функциональных группировок от сезонных генераций заключается в том, что при использовании функционального подхода во главу угла ставятся функции, а также их последовательность во времени (фазы онтогенеза), выполняемые особями из любых появившихся в течение года когорт. Время рождения особей (появление когорт), как и их календарный возраст, не имеют принципиального значения³.

ВОЗМОЖНОСТИ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО ПОДХОДА, ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДВУХ ТИПОВ ОНТОГЕНЕЗА

Одним из главных преимуществ концепции функционального подхода является возможность работы с "чистыми" внутривидовыми группировками, в результате чего существенно повышается точность и становится логичным проводимый анализ. Различия по многим показателям при этом столь значительны, что часто не требуется доказательства их достоверности. Подтверждением вышесказанному служит успешное использование функционального подхода в широком спектре исследований, различные аспекты его применения, полученные нами практические результаты, а также простота и удобство использования. На уровне двух типов онтогенеза показаны четкая функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов (Оленев, 1989), существенные различия в уровнях метаболизма, скорости старения и продолжительности жизни (Оленев, 1981, 1991а), отличия на тканевом уровне (Оленев и др., 1983), биохимические отличия (Гуляева, Оленев, 1979), разница в накоплении и поражаемости тяжелыми металлами (Безель, Оленев, 1989), различия в природной радиорезистентности (Оленев, Григоркина, 1998), динамике нетрадиционных интерьерных показателей на примере феномена гипертрофии селезенки (Оленев, Пасичник, 1999), цитогенетическая нестабильность (Ракитин, 2000), различия в

реакции на экстремальные воздействия естественной (Оленев, 1981; Оленев, Колчева, 1987) и антропогенной (Безель и др., 1994; Лукьянова, 1990) природы. Действие неблагоприятных факторов антропогенной природы преломляется через специфику двух альтернативных типов онтогенетического развития, при этом может отмечаться повреждение функциональных группировок, которое зависит от специфики воздействия.

ДИНАМИКА СООТНОШЕНИЯ ТИПОВ ОНТОГЕНЕЗА (ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ФАКТИЧЕСКИХ ДАННЫХ)

Благодаря длительному (26 лет) и непрерывному периоду наблюдений за конкретной популяцией мы имеем возможность проследить динамику соотношения типов онтогенеза и проанализировать некоторые ее моменты. На рис. 2 хорошо виден огромный диапазон изменчивости соотношений типов онтогенеза – практически все возможные варианты от 0 до 93%. В некоторые, как правило, экстремальные годы сама причина преобладания какого-то типа онтогенеза достоверно известна. Например, 1975 г. (полное отсутствие особей I типа онтогенеза, все сеголетки не созрели) – сильнейшая засуха (Оленев, 1981а); 1986 г. (животных I типа онтогенеза менее 10%, ранняя блокировка полового созревания сеголеток) – в июле–августе отмечена аномально высокая для лесной зоны плотность популяции (Колчева, Оленев, 1991). В обоих случаях весь прирост численности происходил за счет размножения перезимовавших. Примечательно, что сама сезонная динамика численности при этом может существенно не отличаться от многолетних вариантов, однако меняется качественный состав популяции – выпадает целое поколение. Следует особо отметить роль перезимовавших: существует обратная взаимосвязь – в годы интенсивного размножения сеголеток рано прекращается размножение зимовавших, и наоборот (Оленев, 1981б). Кроме того, благодаря наличию в 1 ФФГ животных всех поколений предыдущего года рождения создается возможность передачи генетической информации не только через последовательную смену поколений в течение текущего сезона размножения (горизонтальная передача), но и прямо от первого поколения одного года рождения к первому поколению другого года рождения (вертикальная передача информации). Вместе с тем разнородность может повышаться также за счет формирования пар между представителями разных поколений как настоящего года рождения, так и предыдущего – "возрастной кросс" (Оленев, 1982).

Заслуживает особого внимания четкая обратная зависимость между долей животных I типа онтогенеза и численностью (рис. 3) – коэффициент ранговой корреляции Спирмена ($R = -0.76$; $p = 0.000013$). Аналогичная закономерность, прав-

³ Показано отсутствие избирательной элиминации животных по принадлежности к различным когортам в течение осенне-зимне-весеннего периода. Как происхождение, так и абсолютный возраст особи не являются лимитирующими факторами в неблагоприятных условиях среды, а определяющую роль имеет функциональный статус уходящих в зиму особей (Оленев, 1982, 1991а).

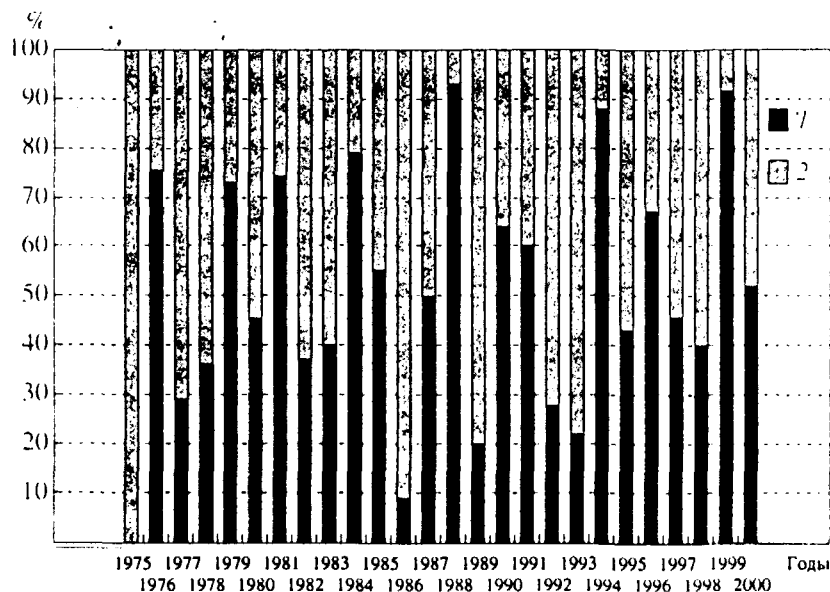


Рис. 2. Динамика соотношения типов онтогенеза мышевидных грызунов (на примере рыжей полевки): 1 – I тип онтогенеза; 2 – II тип онтогенеза.

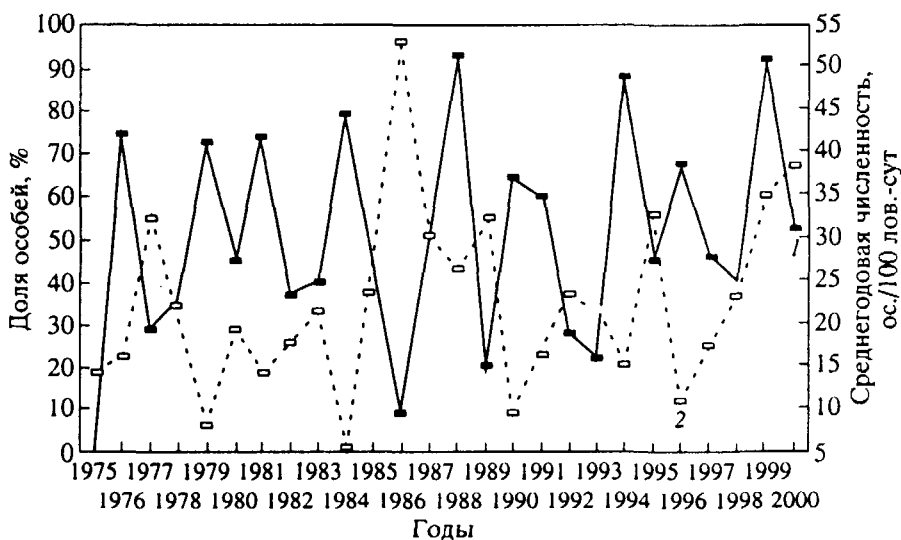


Рис. 3. Доля особей I типа онтогенеза (1) и динамика численности (2) на примере рыжей полевки.

да, не столь выраженная ($R = -0.66$; $p = 0.076$), отмечена на примере 8-летней выборки из популяции малой лесной мыши (*Apodemus (Sylvaeomus) uralensis*). Феноменология выглядит следующим образом: в годы, когда доля особей I типа онтогенеза снижается относительно значений предыдущего года, отмечается рост численности популяции и наоборот, причем, как видно из рис. 3, закономерность сохраняется практически при любых значениях численности. Утверждать о прямой детерминации численности за счет преобладания животных какого-то типа онтогенеза в качестве основной причины можно лишь с известной осторожностью. Корректнее говорить именно о взаи-

мосвязи соотношения типов онтогенеза и численности, хотя сам данный феномен, несомненно, заслуживает внимания. При анализе причин столь высокой корреляции можно провести аналогию с гипотезами авторегуляторных процессов, где основное внимание уделяется внутренним причинам цикличности (Christian, 1950; Krebs, 1970; Stenseth, 1983). В рамках этих гипотез популяционные циклы завершаются подавлением репродуктивной способности животных при высоких плотностях. Вероятно, динамика соотношения типов онтогенеза – более чувствительный индикатор внутривидовых процессов, работа-

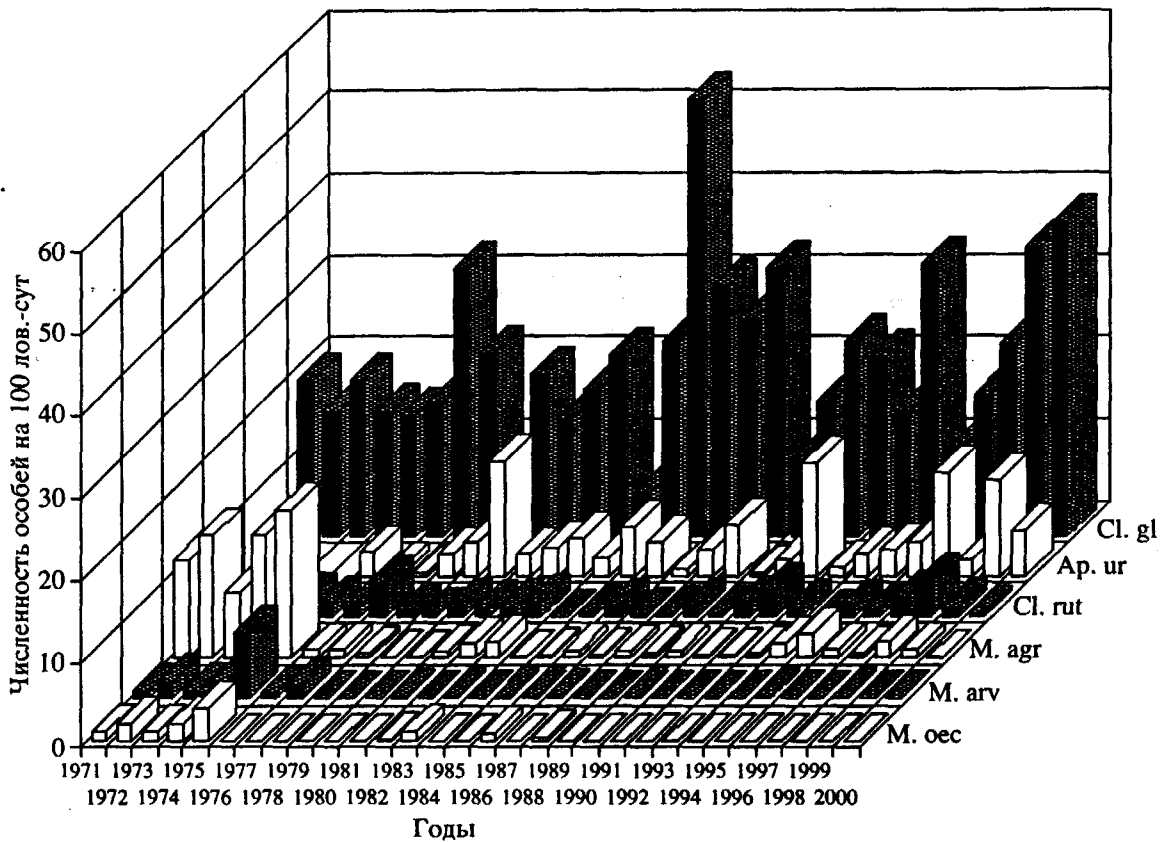


Рис. 4. Динамика численности шести видов грызунов (по среднегодовым значениям): Cl. gl – рыжая полевка; Ap. ur – малая лесная мышь; Cl. rut – красная полевка; M. agr – темная полевка; M. arv – обыкновенная полевка; M. oec – полевка-экономка.

ющий на всех диапазонах численности, а не только в переуплотненной популяции.

Общая картина динамики численности шести видов грызунов (рис. 4) показывает, что за редкими исключениями синхронность в изменении численности разных видов отсутствует. Логично предположить, что подобную картину можно наблюдать и в динамике соотношения типов онтогенеза разных видов, и это подтвердилось на примере популяций рыжей полевки и лесной мыши. Видимо, специфичность действия одних и тех же факторов среды может восприниматься неодинаково совместно обитающими видами, вызывая соответственно различные адаптивные ответы, выражающиеся в изменении соотношения типов онтогенеза и как следствие – динамике численности.

НЕСПЕЦИФИЧЕСКИЙ “ТРИГГЕР”-МЕХАНИЗМ ДВУХ ТИПОВ ОНТОГЕНЕЗА ГРЫЗУНОВ

Изучая вопрос о механизмах и причинах расхождения особей по двум альтернативным путям онтогенетического развития, мы предположили, что существует некий неспецифический “триг-

герный” механизм переключения роста и развития, срабатывающий при определенных действиях абиотических и биотических факторов, играющих роль своеобразного включателя (Оленев, 1987). Результаты проведенного нами феногенетического анализа внутривидовых группировок, соответствующих двум путям онтогенеза, по комплексу неметрических пороговых признаков (Barry, Searl, 1963) дают основания предположить, что группировки (два пути развития) не имеют выраженной генетической разнотипности. Данные многомерного морфометрического анализа с использованием генетического мандибулярного теста (Festing, 1972) хорошо согласуются с результатами феногенетического анализа (Оленев, 1991б). Аналогичный вывод следует из работы Ф.В. Кряжмского (1989) “Механизм формирования альтернативных типов роста и выживаемости грызунов”.

Таким образом, изменения удельной скорости роста носят неспецифический и ненаследуемый характер. Все это позволило нам (Оленев, 1995) считать вероятным, что каждая особь поливалентна, т.е. на базе одного генотипа унаследованы две альтернативные программы онтогенетического развития, но под воздействием среды

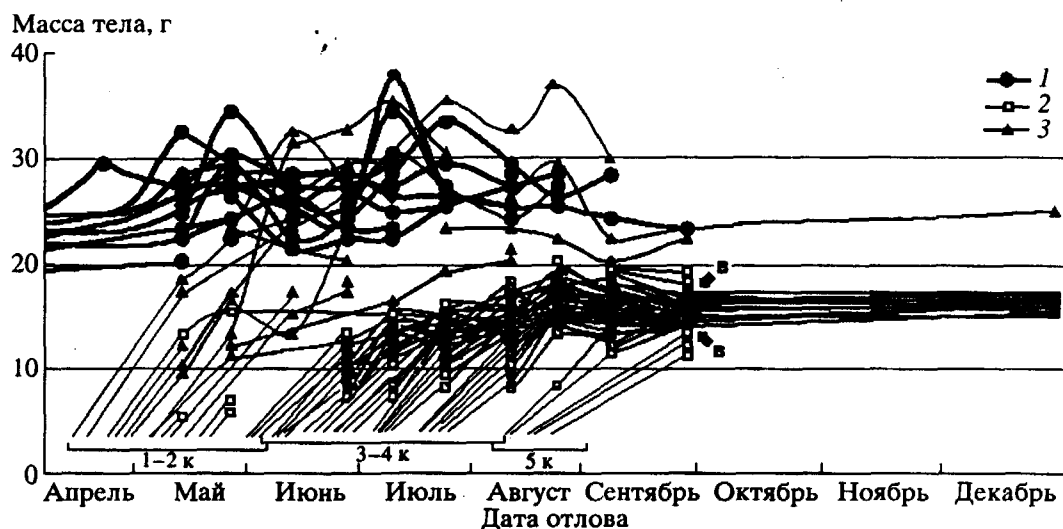


Рис. 5. Динамика численности и массы тела рыжих полевков в 1977 г. (индивидуально помеченные животные, площадь облавливаемого участка 1.5 га):

1 – 1 ФФГ, 2 – 2 ФФГ, 3 – 3 ФФГ; В – ворота; 1–5 к – когорты, сроки появления.

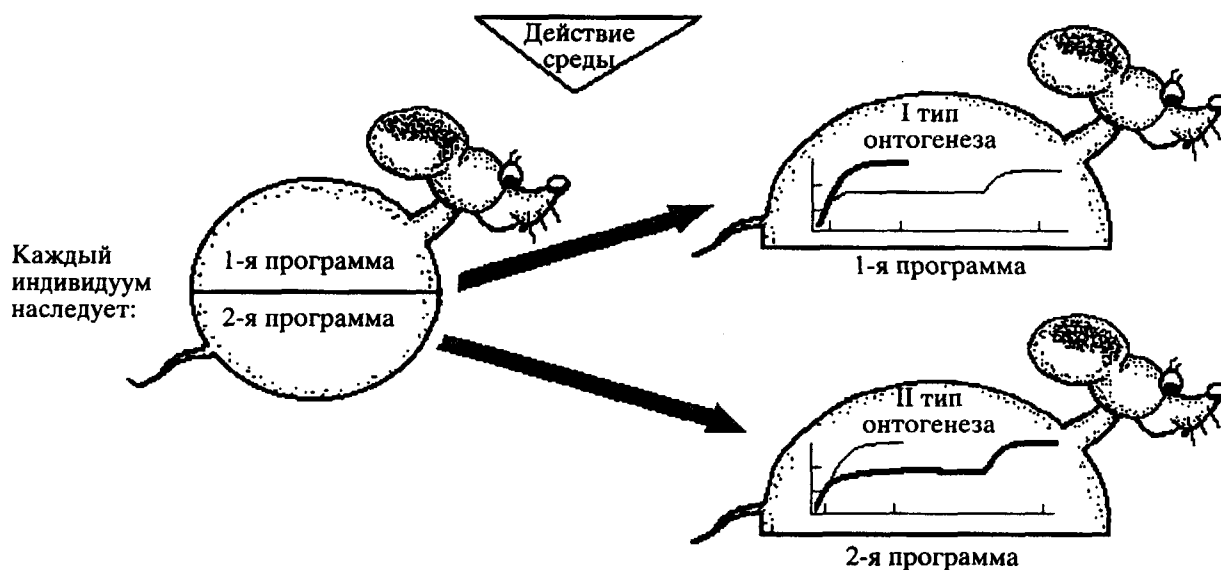


Рис. 6. Схема формирования двух альтернативных путей онтогенетического развития мышевидных грызунов (генетический аспект).

реализуется лишь какая-то одна из них (рис. 6). Среда как бы направляет развитие особей по одному из двух типов онтогенеза, хотя реализация отдельной особью конкретного типа онтогенеза вряд ли жестко детерминирована. Генотип обуславливает индивидуальные характеристики особей, что в рамках предложенной идеи означает – специфичность действия одних и тех же факторов среды по-разному воспринимается индивидуумами, вызывая “включение” того или иного типа онтогенеза.

Косвенно подтверждают это редкие случаи, когда в экстремальные годы (1975) в природной

популяции у 100% особей реализуется исключительно один тип онтогенеза (трудно предположить, чтобы все животные одного года рождения оказались генетически детерминированы на один путь развития). В лабораторных колониях можно вызвать обратную картину – увеличение доли особей I типа онтогенеза грызунов, варьируя условия содержания, например рационом (Башенина, 1977).

Способность к формированию нескольких фенотипов на базе одного генотипа возникает в результате продолжительного отбора (Медников, 1987). Логично предположить, что изначально

присутствовал II тип онтогенеза, т.е. созревание особей на следующий год после рождения, что в настоящее время свойственно большинству мелких представителей отряда насекомоядных – более древней группе млекопитающих.

Проявление двух путей развития свойственно практически всем видам мышевидных грызунов. Унаследованная ими способность воспроизведения одного из двух типов онтогенеза в зависимости от конкретных условий среды, несомненно, носит выраженный адаптивный характер, наиболее ярко проявляясь в экстремальных условиях. В качестве спускового крючка значительную роль играют такие факторы, как весенние возвраты холодов, засушливость, переувлажненность и др. (например, в 1988, 1999 гг). Заслуживают внимания провоцирующие факторы и факторы, имеющие, скорее, сигнальное значение: долгота дня, продукты жизнедеятельности других особей, зрительные и звуковые сигналы, качественный состав пищи и т.п. Кроме того, внешние факторы обычно проявляются в комплексе, модифицируя влияние друг друга. Все они, естественно, по-разному воспринимаются отдельными особями, преломляясь через их индивидуальные особенности.

Бивариантность развития рассматривается нами как неспецифический механизм популяционной регуляции, основа структурно-функциональных перестроек, обеспечивающих популяции возможность адаптивного “маневра” при изменении условий среды. Соотношением долей особей различных ФФГ определяется “лицо”, специфика популяции в каждый момент времени. Абсолютный возраст входящих в ФФГ особей при этом не играет существенной роли.

Адаптивный ответ популяции на широкий спектр воздействий, в том числе и повреждающих антропогенной природы, зависит не только от характера и силы самого воздействия, но преломляется через ее функциональную структурированность (в данном случае через специфику двух альтернативных типов онтогенетического развития грызунов). Применение функционального подхода позволяет существенно уменьшить погрешности и обеспечивает более точную методологическую основу при оценке последствий повреждающих воздействий.

Описанные выше представления о бивариантности развития могут объяснять значение многих критических периодов в жизни популяции. Поэтому изучение механизмов формирования альтернативных типов онтогенеза имеет прямое отношение к пониманию причин, определяющих динамику населения грызунов. В настоящей работе мы акцентировали внимание на преимуществах применения концепции функционального подхода. Необходимо помнить, что любая природная выборка обычно представлена качествен-

но различными особями соответственно типам онтогенетического развития со всем комплексом присущих им особенностей, и проводимый анализ должен адекватно учитывать это обстоятельство. Достаточно четкая теоретическая основа функционального подхода позволяет грамотно проводить анализ широкого спектра биологических показателей.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 02-04-49451).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амтиславская Т.С.* Митотическая активность покровного эпителия у сезонных генераций полевки р. *Clethrionomys*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1975. 24 с
- Башенина Н.В.* Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
- Безель В.С., Оленев Г.В.* Внутрипопуляционная структура грызунов в условиях техногенного загрязнения среды обитания // *Экология*. 1989. № 3. С. 40–45.
- Безель В.С., Большаков В.Н., Воробейчик Е.Л.* Популяционная экотоксикология. М.: Наука, 1994. 80 с.
- Васильев А.Г.* Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН, 1996. 47 с.
- Гуляева И.П., Оленев Г.В.* Изменчивость трансферринов сыворотки крови рыжей полевки в связи с физиологическим состоянием // Млекопитающие Уральских гор. Информ. материалы УНЦ АН СССР. Свердловск, 1979. С. 17–19.
- Жукова Л.А.* Возрастной состав популяций луговика дернистого на пойменных пастбищах Оки и Северной Двины // *Биол. науки*. 1973. № 7. С. 67–72.
- Жукова Л.А.* Поливариантность онтогенезов луговых растений // *Жизненные формы в экологии и систематике растений*. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. С. 104–114.
- Завадский К.М.* Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
- Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А. и др.* Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1988. 185 с.
- Игнатова Н.К.* Влияние техногенного пресса на население мышевидных грызунов в Сихотэ-Алине. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, 1998. 23 с.
- Колчева Н.Е., Оленев Г.В.* Сопряженность популяционных изменений у лесной мыши и рыжей полевки в лесных биогеоценозах Южного Урала // *Экология*. 1991. № 1. С. 43–52.
- Кряжимский Ф.В.* Механизм формирования альтернативных типов роста и выживаемость грызунов // *Журн. общ. биол.* 1989. Т. 50. Вып. 4. С. 481–490.
- Лукьянова Л.Е.* Экологическая характеристика и особенности населения мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН, 1990. 24 с.

- Лукьянов О.А. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН, 1997. 46 с.
- Матвеев А.Р. Большой жизненный цикл, численность и возрастной состав тимофеевки луговой и тимофеевки степной. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ, 1975. 25 с.
- Медников Б.М. Размышления об эволюции // Наука и жизнь. 1987. № 9. С. 90–96.
- Оленев В.Г. Сезонные изменения некоторых морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УФАН СССР, 1964. 26 с.
- Оленев Г.В. Динамика генерационной структуры популяции рыжей полевки в период спада и восстановления численности // Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979. С. 23–32.
- Оленев Г.В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды (на примере рыжей полевки) // Журн. общ. биол. 1981а. № 4. С. 506–511.
- Оленев Г.В. Внутрипопуляционная изменчивость генерационной структуры рыжей полевки в разных биотопах // Морфофункциональные особенности внутрипопуляционных возрастных группировок животных. Свердловск, 1981б. С. 12–21.
- Оленев Г.В. Особенности возрастной структуры, ее изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов (на примере рыжей полевки) // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982. С. 9–22.
- Оленев Г.В. Неспецифический триггерный механизм скорости роста и развития грызунов и его роль в адаптивных преобразованиях экологической структуры популяций // Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях. Свердловск, 1987. С. 70–71.
- Оленев Г.В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. 1989. № 2. С. 19–31.
- Оленев Г.В. Роль структурно-функциональных группировок грызунов в динамике ведущих популяционных параметров // Развитие идей С.С. Шварца в современной экологии. М.: Наука, 1991а. С. 92–108.
- Оленев Г.В. Эколого-генетические особенности внутрипопуляционных структурно-функциональных группировок грызунов // Экология популяций. М.: Наука, 1991б. С. 54–68.
- Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. Функциональная структурированность популяций мелких млекопитающих (радиобиологический аспект) // Экология. 1998. № 6. С. 447–451.
- Оленев Г.В., Колчева Н.Е. Особенности популяционной структуры и динамика численности грызунов в условиях Ильменских гор // 3-я Всесоюзная школа "Экология и охрана горных видов млекопитающих". М., 1987. С. 131–133.
- Оленев Г.В., Колчева Н.Е., Гуляева И.П., Гатиятулина Э.З., Чумакова Э.Ю. Некоторые характеристики физиологических функциональных группировок (ФФГ) грызунов // Экология, человек и проблемы охраны природы. Свердловск, 1983. С. 99–100.
- Оленев Г.В., Пасичник Н.М. Экологический анализ феномена гипертрофии селезенки с учетом типов онтогенеза цикломорфных грызунов // 6-й съезд териологического общества. М., 1999. С. 185.
- Покровский А.В. Сезонные колебания веса тела у полевок // Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР. Свердловск, 1967. С. 95–106.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 383 с.
- Ракитин С.Б. Цитогенетическая нестабильность у рыжей полевки из разных структурно-функциональных группировок // Биосфера и человечество. Екатеринбург, 2000. С. 219–224.
- Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 196 с.
- Сукачев В.И. О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями и их развитие // Докл. АН СССР, 1941. Т. 30. № 8. С. 752–755.
- Тестов Б.В. Влияние радиоактивного загрязнения на популяции мышевидных грызунов / Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН, 1993. 35 с.
- Чистякова А.А. Биологические особенности вегетативного возобновления основных пород в широколиственных лесах // Лесоведение. 1982. № 2. С. 11–17.
- Шварц С.С. Эволюционная экология животных // Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1969. Вып. 65. 200 с.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г., Овчинникова Н.А. и др. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журн. общ. биол. 1964. Т. 25. № 6. С. 417–433.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: УФАН СССР, 1968. 387 с.
- Шилов И.А., Калецкая М.Л., Ивашкина И.Н., Солдатова А.Н. Динамика численности полевок-экономок (*Microtus oeconomus* Pall.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. № 5. С. 10–20.
- Barry R.J., Searl F.G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. London, 1963. V. 140. P. 577–615.
- Christian J.J. The adreno-pituitary system and population cycles in animals // J. Mammal. 1950. V. 31. P. 247–259.
- Krebs Ch. J. The lemming cycle at Baker lake (1964) // Population ecology. Ed. Adams L. Belmont, 1970. P. 8–31.
- Olenev G.V. Nonspecific trigger mechanism of two types of growths and development of cyclomorphic rodents. // Polish Ecological Studies. 1995. V. 20. № 3–4. P. 423–426.
- Stieve H. Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen. Mitt 2 // Arch. mikrosk. Anat. Entwicklungmech. 1923. 99. № 2. P. 390–560.
- Stenseth N.C. Causes and consequences of dispersal in small mammals // The Ecology of Animal Movement. Oxford University Press, 1983. P. 63–101.
- Festing M.F. Mouse strain identification // Natura. 1972. V. 238. P. 351–352.