

УДК 591.5:599.323.4:591.3

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЕНОМЕНА ГИПЕРТРОФИИ СЕЛЕЗЕНКИ С УЧЕТОМ ТИПОВ ОНТОГЕНЕЗА ЦИКЛОМОРФНЫХ ГРЫЗУНОВ

© 2003 г. Г. В. Оленев, Н. М. Пасичник

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

Поступила в редакцию 21.01.2002 г.

На пяти видах грызунов проведен экологический анализ явления гипертрофии селезенки с использованием концепции функционального подхода на уровне физиологических функциональных группировок (ФФГ), отражающих два типа онтогенеза. Кроме чрезвычайно высокой вариабельности массы селезенки, отмечается и феномен ее гипертрофии – абсолютный вес, например, достигает у рыжей полевки 3.5 г при “норме” 100–150 мг. Установлены диапазоны изменчивости относительного веса селезенки, например для доминирующего вида (*Clethrionomys glareolus*) он оказался значителен – от 2 до 125%. Выявлена четкая взаимосвязь с типами онтогенеза животных. Для конкретного региона установлена родоспецифичность явления – наличие у трех видов лесных полевок и его отсутствие у серых полевок и мышей. Анализ не выявил достоверных различий в жизнедеятельности (по исследованным показателям) между особями с нормальной и гипертрофированной селезенкой, последние полноценно участвуют в репродукции популяции, явление протекает бессимптомно. По-видимому, все это свидетельствует о сформировавшейся в процессе длительной коэволюции адаптации популяций к действию какого-либо повреждающего фактора(ов). Данный показатель рассматривается в качестве индикатора, отражающего наличие в популяции повреждающего фактора.

Ключевые слова: популяции грызунов, типы онтогенеза, гипертрофия селезенки, родоспецифичность, адаптация, повреждающий фактор.

Современный этап развития экологии характеризуется рассмотрением популяции с точки зрения динамичных биологических систем, которые имеют свои внутренние механизмы, обеспечивающие их существование в изменяющихся условиях среды. Все формы взаимодействия популяции со средой опосредуются через физиологические реакции отдельных особей. На основе динамики массы отдельных органов базируется метод морфофизиологических индикаторов, ставший в свое время значительным достижением в изучении популяций грызунов (Шварц и др., 1968). Селезенка не случайно не вошла в число морфофизиологических индикаторов. Вероятно, в связи с ее полифункциональностью она является чрезвычайно изменчивым органом (Ивантер, 1985). Кроме того, наблюдается и явление “гипертрофии”, на порядок увеличивающее диапазон изменчивости органа. Чаще всего исследователи в лучшем случае лишь констатировали наличие гигантских селезенок, обходя стороной анализ данного явления.

Ранее на примере анализа многих биологических показателей, в том числе и морфофизиологических, было показано (Оленев, 1989), что учет типов онтогенеза (концепция функционального

подхода) позволяет более корректно оценивать закономерности их динамики. Мы сочли целесообразным применить функциональный подход как реальную возможность оценить вклад онтогенетической составляющей в связи с явлением гипертрофии селезенки и возможности использования этого показателя. Кроме того, мы попытались показать новые возможности и преимущества функционального подхода на примере экологического анализа данного явления, что в дальнейшем позволило бы более корректно использовать и традиционные интерьерные показатели.

До настоящего времени многочисленные функции селезенки не изучены до конца. Хорошо известна чувствительность селезенки к токсическим и радиационному воздействиям, инфекционным заболеваниям, гельминтозам и т.д. В известной мере и сейчас справедливы слова блестящего исследователя – Баркрофта (Barncroft, 1926): “Цинизм, с которым принято относиться к этому органу, доходит до того, что он вовсе не упоминается в руководствах”.

Цель настоящей работы – комплексный экологический анализ феномена гипертрофии селезенки, чрезвычайно чувствительного и, как след-



Рис. 1. Вскрытая рыжая полевка (самка, 1 ФФГ, вес тела 30 г, вес селезенки 2 г (66.7 %)) с гипертрофированной селезенкой – "S", (отдельно в рамке – нормальная селезенка).

ствие, изменчивого интерьера показателя на основе динамики ведущих популяционных параметров с учетом функциональной структурированности популяций (на основе двух типов онтогенеза).

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЕЛЕЗЕНКИ И ФЕНОМЕН "ГИПЕРТРОФИИ"

В отличие от большинства других "традиционных" интерьера показателей индекс селезенки, по-видимому, непосредственно не зависит от массы тела и представляет в этом плане своеобразное исключение из правила рядов Гессе. Отсутствие такой связи объясняется не только общим исключительно высоким уровнем индивидуальной изменчивости селезенки (Rench, 1948; Калабухов, 1950; Шварц, 1953; Яблоков, 1966; Ивантер и др., 1985), но и большой чувствительностью органа к различным воздействиям. О высокой чувствительности селезенки к

действию самых разнообразных экологических факторов (отсюда и широкая вариабельность ее размеров) говорит также нарушение установленной для большинства других интерьера признаков обратной связи между массой и степенью изменения признака. Более того, по отношению к индексу селезенки отчетливо прослеживается прямая связь: наибольшее варьирование показателя приходится на те месяцы, когда индекс выше, и наоборот, при уменьшении относительной массы органа уровень его изменчивости также снижается. Последнее определяет значение селезенки как индикатора состояния организма и привлекает интерес к ее изучению.

О высокой изменчивости селезенки и патологических случаях, когда вес органа может превышать 1 г, упоминается Н.В. Башениной (1981). Подробная характеристика динамики относительно веса селезенки дана в работе Э.В. Ивантера с соавт. (1985), где также отмечается огромная изменчивость органа, включая и случаи гипертрофии. Сезонная динамика индекса селезенки характеризуется наличием зимней депрессии, что свойственно практически всем морфофункциональным индикаторам. К сожалению, анализ проводился без учета функционального статуса животных, в связи с чем анализируемые выборки фактически были разнородными, что не могло не сказатьсь на интерпретации результатов. И в настоящее время многими исследователями, в том числе и нами, регулярно отмечаются особи с гипертрофированными селезенками, индекс которых превышает 100%, а абсолютный вес достигает у рыжей полевки 3.5 г при средней "норме" 100–150 мг (рис. 1). Необходимо сразу отметить, что мы различаем увеличенные (в пределах до 10%) и гипертрофированные (11–180% и более) селезенки.

Достижение аномально высоких значений массы органа, не характерных для любого другого традиционного показателя, позволяет говорить именно о феномене. Возможно, что использование термина "гипертрофия" не совсем корректно, но объективных оснований для использования иного термина на настоящее время у нас нет. Следует особо подчеркнуть, что обязательное выявление конкретных причин данного феномена, в том числе и медицинских аспектов, не входило в задачи настоящей работы.

МАСШТАБ ЯВЛЕНИЯ И ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ОРГАНА К ВОЗДЕЙСТВИЯМ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ (АНАЛИЗ ВОЗМОЖНЫХ ПРИЧИН)

По литературным данным, феномен гипертрофии селезенки – широко распространенное явле-

Таблица 1. Средние значения индекса селезенки у животных естественных и техногенных экосистем (по данным Игнатовой, 1998), %

Выборка	Экосистемы	
	ненарушенные	техногенные
Род <i>Apodemus</i>	1.1–2.0	5.1–8.1
Род <i>Clethrionomys</i>	1.3–3.1	3.4–7.4

ние. Например, для Уральского региона имеются достаточно многочисленные обобщенные нами (Оленев, Пасичник, 1999) сведения относительно распространенности феномена: Южный Урал (Ильменский заповедник), практически вся Оренбургская область, Средний Урал (Висимский заповедник, стационар "Шигаево"), а также упоминания в более ранних работах (Пономарев, 1974; Башкирцев и др., 1965; Большаков и др., 1965). Не имея возможности проведения вирусологических, паразитологических и других подобных исследований, мы сочли целесообразным в данной работе проанализировать литературные данные, которые указывают на увеличение размеров селезенки, пусть и не попадающих в разряд гипертрофированных.

Техногенные воздействия. Как правило, речь здесь идет об изменении (обычно в пределах нормы, т. е. до 10%) относительного веса селезенки. Проиллюстрируем это несколькими примерами.

Исследования проводила Н.К. Игнатова (1998) в бассейне р. Рудной (Приморский край). Основные составляющие техногенного пресса данного района – это пылевидные частицы, растворы и возгоны тяжелых металлов (олово, свинец, цинк, кадмий, медь, марганец, никель, железо) и сопутствующие им мышьяк, сера, бор, фтор в виде растворимых соединений. В популяциях отмечена ежегодная практически полная гибель грызунов осенью и формирование нового населения весной за счет иммиграции животных с прилежащих территорий, т.е. образование временной "популяции".

Общее (для всех видов исследованных грызунов) увеличение индекса селезенки (табл. 1) также связывают с заболеваемостью лейкемией (Якименко, 1993). Вывод основывается на повышенном уровне хромосомных aberrаций в соматических клетках (в 3 раза) у всех животных, обитающих на данной территории.

Аналогичное увеличение массы селезенки отмечено в Томской области (Падеров, Прочан, 1998). Кроме того, сравнительный анализ морфо-

логических характеристик селезенок у двух видов полевок (*Clethrionomys glareolus* и *Cl. rutilus*) в санитарной зоне промышленных объектов и на контрольной территории позволил оценить степень изменчивости органа и его функциональную способность в ответ на воздействие внешних факторов, что дает возможность использовать селезенку в качестве маркера вредных воздействий среды. На загрязненном участке отмечено увеличение массы и утолщение капсулы селезенки в сравнении с контролем.

Достоверное увеличение индекса селезенки у рыжей полевки отмечено на нефтепромыслах Куйбышевской области (Шапошников, 1971). Хорошо известна существенная вариация массы органа у животных, подвергавшихся действию ионизирующего излучения (Brues, Stroud, 1964). Причем многочисленные данные о роли селезенки при лучевом поражении организма неоднозначны, а нередко и противоречивы (Белоусова и др., 1979).

Природные инфекции и паразиты. Для европейской рыжей полевки, кроме возбудителей инфекционных болезней, таких как вирусы, риккетсии, бактерии, в группе паразитов отмечено около 20 видов простейших, около 40 видов паразитических червей и более 600 видов эктопаразитов. Все они так или иначе могут оказывать влияние на жизнедеятельность особей.

Ряд авторов склонен связывать увеличение селезенки и случаи гипертрофии с различными инфекциями из-за того, что часто особи с гипертрофированными селезенками встречаются в природных очагах. Рассмотрим неоднозначность подобной связи на примере такой вирусной инфекции, как геморрагическая лихорадка с почечным синдромом (ГЛПС).

На Урале основными источниками ГЛПС являются рыжая и красная полевки, бурозубки (обыкновенная и средняя), для которых обычно отмечаются самые высокие численность и разнообразие видового состава гамазоидных клещей (до 14 видов). В литературе есть указания (Башкирцев и др., 1965; Большаков и др., 1965; Пономарев, 1974), о том, что в очагах ГЛПС Приуралья и Среднего Поволжья часто встречаются зверьки с сильно увеличенными селезенками. Указанные авторы связывали это явление с влиянием вируса ГЛПС. В то же время известно хроническое, бессимптомное течение ГЛПС у рыжей полевки (Бернштейн и др., 1971; Demina, 1991; Apekina et al., 1991; Демина и др., 1997; Михайлова, 1999). В итоге последние авторы делают вывод о том, что сильно увеличенная селезенка не может считаться индикатором заболевания ГЛПС, что в природе возможна пожизненная (до 15 месяцев) циркуляция хантавируса в крови животных, а эпизоотия не оказы-

вает заметного влияния на зараженных хантавирусом особей.

К аналогичным результатам привел проведенный нами анализ лабораторных данных, любезно предоставленных В.А. Деминой (Институт полиомиелита и вирусных энцефалитов РАМН). Животных заражали вирусом ГЛПС в виварных условиях. Среднее значение индекса селезенки у группы инфицированных животных оказалось выше, но недостоверно ($t = 0.73, p = 0.46; f = 1.025, p = 0.932$). Селезенки, индекс которых превышает 10% (гипертрофированные), были отмечены лишь у двух особей (17.3% и 22.0%), причем из контрольной группы. Среди инфицированных животных особей с гипертрофированной селезенкой отмечено не было. Таким образом, мы смогли исключить вероятную связь между явлением гипертрофии селезенки и зараженностью вирусом ГЛПС.

Показано (Оленев, Колчева, 1983), что динамика популяционной структуры и численности рыжей полевки во многом определяет характер эпизоотического процесса в лесных очагах энцефалита, но взаимосвязи с гипертрофией селезенки обнаружено не было. Большинство таких инфекций, как туляремия, лептоспироз, чума, могут вызывать значительные изменения селезенки грызунов и ее гипертрофию.

Известно несколько типов реакций животных на присутствие кровяных паразитов. Например, анемия связана с зараженностью такими паразитами крови, как *Babesia*, *Tripansoma*, *Hepatozoon*, *Grahamella*, при этом также отмечаются изменения в селезенке (Wiger, 1978). Рыжая полевка чаще всего является хозяином *Tripansoma* и *Grahamella* или сразу обоих видов паразитов (Wiger, 1979). Индекс селезенки обычно находится в пределах от 1.5 до 5.0%. К сожалению, в известных нам работах часто не указан диапазон изменчивости индекса селезенки, однако отмечается факт увеличения органа при зараженности паразитами.

Сходную картину – увеличение селезенки – может вызывать и поражение животных гельминтами. Например, отмечена взаимосвязь между инфицированностью животных и возрастом (Башенина, 1981; Чечулин, 1998; Москвитина и др., 1998; Tenofo, Wiger, 1979). Низкая инфицированность молодых животных обычно объясняется феноменом пассивного иммунитета. У взрослых, размножающихся животных с возрастом происходит снижение иммунитета, вследствие чего снижается резистентность, кроме того увеличивается число контактов с носителями инфекции. Забегая вперед, отметим, что определяющее значение в высокой степени поражаемости части популяции (1 и 3 ФФГ, см. ниже), по нашему мнению, имеет функциональное

состояние особей, определяющее интенсивность обменных процессов, число контактов и мн. др.

Локальность проявления феномена. Особый интерес представляет сам факт наличия районов, где у всех особей в популяциях грызунов селезенка находится в пределах нормы, а особи с гипертрофией органа не отмечены, например Приморский край (Игнатова, 1999). Наблюдения, проведенные в очагах ГЛПС (Тульская область, юг Удмуртии и Башкирии), где основным резервуаром инфекции служит рыжая полевка, показали, что “гипертрофированные” селезенки в тульской популяции не встречены ни разу, а в уфимской наблюдались всего у 2.1% зверьков.

Все сказанное выше, в том числе неоднозначность причин феномена, свидетельствует о необходимости как дальнейших исследований, так и использования новых оригинальных подходов, в том числе и экологических. Приводимый ниже анализ в итоге позволил нам рассматривать селезенку в качестве индикатора наличия в популяции повреждающих факторов. Выявление самих факторов не входило в задачи данного исследования, являющегося по сути сугубо экологическим.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основной сбор материала проведен в Ильменском государственном заповеднике (Южный Урал) на двух стационарных площадках, расположенных в двух типах биотопов, и на участке мечения. В настоящей работе анализируются материал и предыдущие обобщения автора, полученные в ходе 26-летних исследований (1975–2000 гг.) семи видов мышебобразных грызунов, относящихся к родам *Clethrionomys*: *Cl. glareolus* (Schreb. 1780), *Cl. rutilus* (Pallas. 1779), *Cl. rufocanus* (Sundevall. 1847), *Microtus*: *M. oeconomus* (Pallas. 1776), *M. agrestis* (Linnaeus. 1761), *M. arvalis* (Pallas. 1779), *Apodemus*: *Ap. (Sylvaetus) uralensis* (Pallas. 1758). Использованы как традиционные, так и оригинальные подходы и методы полевых и экспериментальных исследований: метод индивидуального мечения грызунов с многократным последующим отловом, безвозвратного изъятия, усовершенствованный метод определения абсолютного возраста полевок (Оленев, 1989), метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968).

В качестве методологической основы использовалась концепция функционального подхода (Оленев, 1981, 1989, 2002), суть которой состоит в том, что при выделении внутривидовых единиц в качестве основного критерия принимается функциональное единство особей в группах, соответствующих двум типам он-

Таблица 2. Средние и предельные значения относительного веса селезенки грызунов трех родов с учетом типов онтогенеза (по ФФГ) (полужирным выделены наиболее информативные значения)

Вид	Группировка	Среднее значение, %	Максимальное значение, %	Минимальное значение, %	Стандартное отклонение	n
<i>Clethrionomys glareolus</i>	1–3 ФФГ	36.5	125.0	1.5	30.3	587
	2 ФФГ	4.5	111.5	1.7	2.04	501
<i>Clethrionomys rutilus</i>	1–3 ФФГ	12.2	34.2	1.6	10.3	19
	2 ФФГ	5.6	7.7	2.2	1.7	7
<i>Clethrionomys rufocaninus</i>	1–3 ФФГ	25.3	64.5	2.43	16.9	17
	2 ФФГ	4.3	6.7	1.9	2.3	4
<i>Apodemus uralensis</i>	1–3 ФФГ	4.8	20.6 (единич.)	1.4	2.8	49
	2 ФФГ	4.5	8.4	0.99	1.8	33
<i>Microtus agrestis</i>	1–3 ФФГ	4.5	13.4 (единич.)	1.2	3.3	22
	2 ФФГ	3.9	6.6	1.8	1.5	10
<i>Microtus oeconomus</i>	1–3 ФФГ	5.6	7.7	2.8	2.1	3

тогенеза. При этом за основу выделения группировок принимается функциональный статус животных (функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, репродуктивного состояния), а также синхронность его изменений во времени.

Для удобства выделяются три физиологические функциональные группировки (ФФГ): **3ФФГ (размножающиеся сеголетки)** – не прекращая рост и развитие (однофазный рост, I тип онтогенеза), созревают, приступают к размножению и гибнут обычно еще до зимы текущего года; **2ФФГ (неразмножающиеся сеголетки)** – после короткого периода роста (первая фаза, II тип онтогенеза) и развития зверьки прекращают рости и находятся в “законсервированном” состоянии, сопровождающемся снижением интенсивности процессов обмена до весны следующего года; **1ФФГ (перезимовавшие животные)** (бывшая 2ФФГ) – как правило, в большинстве случаев размножаются, чему предшествуют кратковременный рост (вторая фаза, II тип онтогенеза) и созревание. Каждую группировку составляют особи, выходцы, как правило, из нескольких когорт, связанные функциональным единством в воспроизведстве популяции (подробно о типах онтогенеза см. Оленев, 1989, 2002).

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. Подтверждением этому служит успешное использование функционального подхода в целом ряде исследований (Оленев, 2002). Альтернативность путей развития (бивариантность развития мелких млекопитающих) рассматривается как основа адаптивных структурно-функциональных перестроек, обеспечивающих популяции возможность адаптивного “маневра” при изменении условий среды.

Применялся также *гепатосупраренальный коэффициент* (Пузанский, 1974; Корнеев, Карпов, 1978) – “индекс благополучия”, упрощенный расчет которого в свое время (Оленев, 1987) был предложен для прогнозирования численности грызунов.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЕНОМЕНА ГИПЕРТРОФИИ

Распространенность феномена гипертрофии селезенки среди грызунов. Среди обитающих в районе исследований видов (табл. 2) феномен ги-

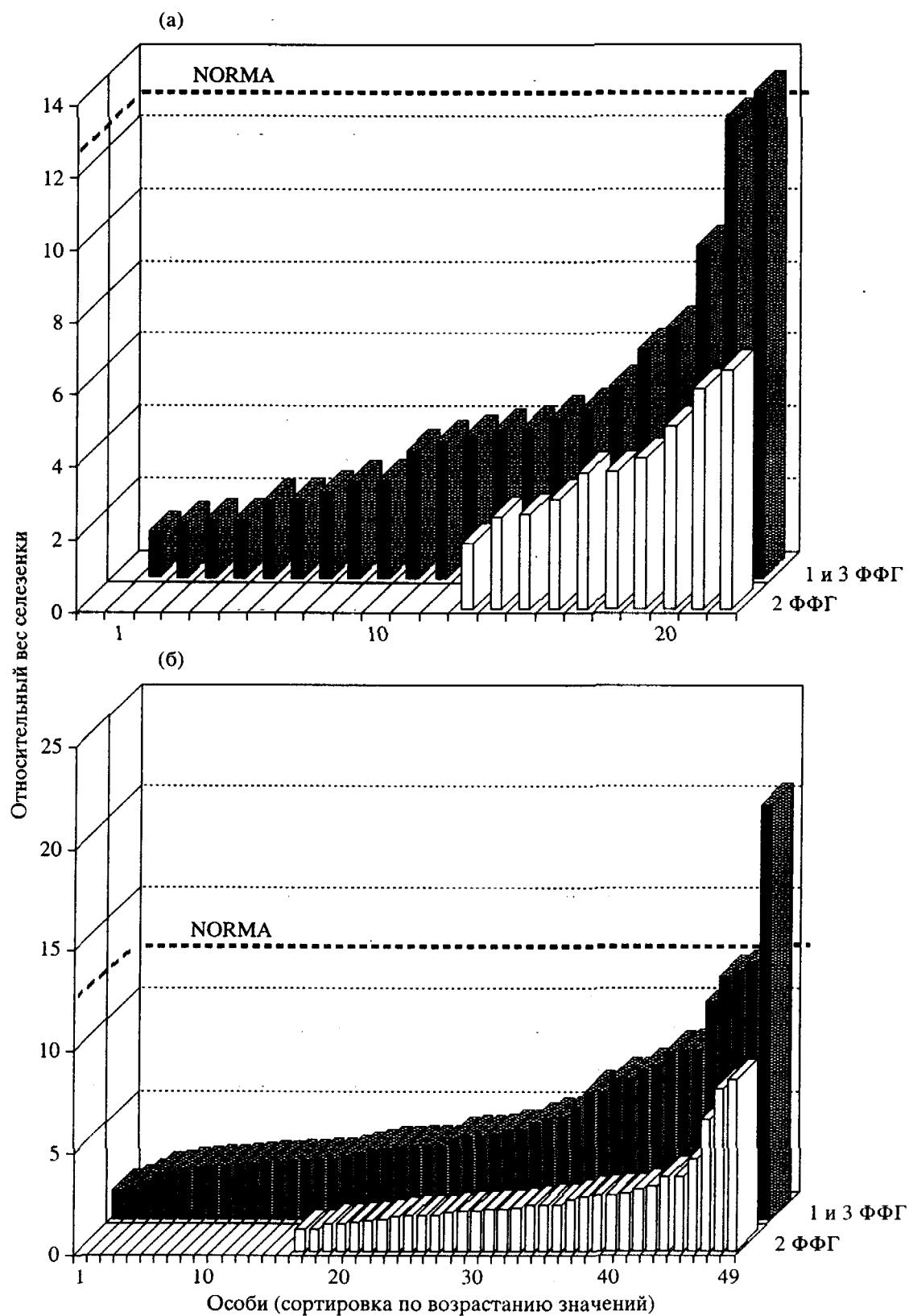


Рис. 2. Диапазон варьирования индекса селезенки пашенной полевки (а) и лесной мыши (б): 1 и 3 ФФГ – размножающиеся группировки, 2 ФФГ – неразмножающаяся группировка, "NORMA" – граница "норма–гипертрофия".

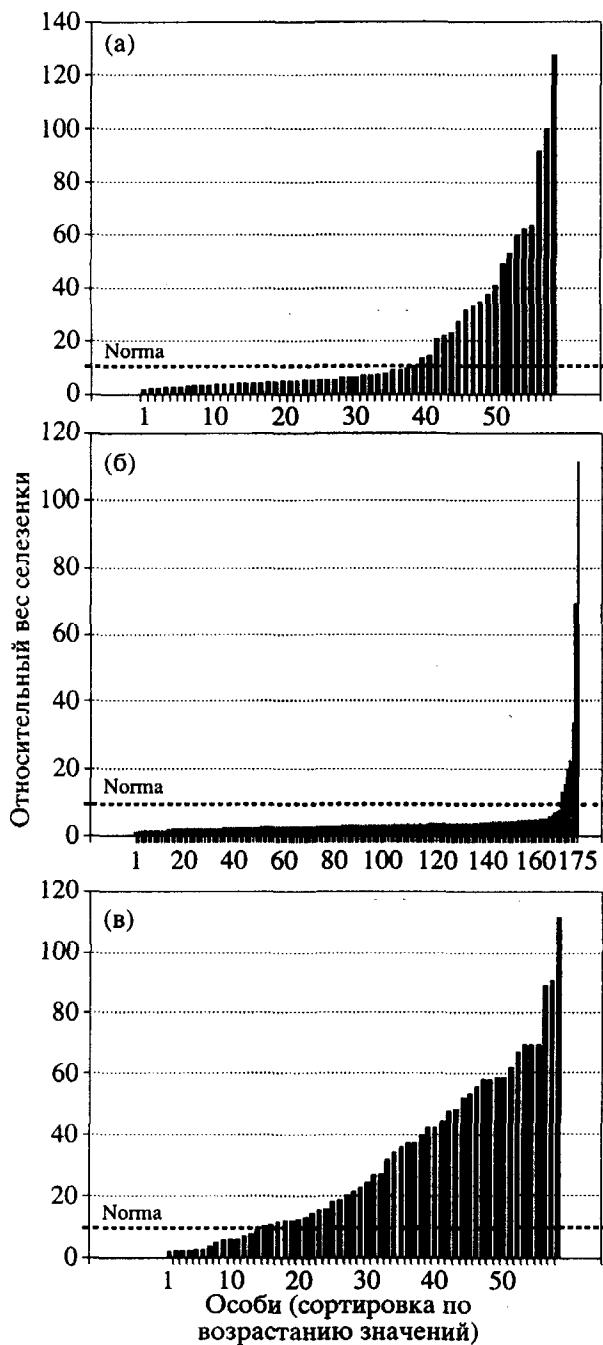


Рис. 3. Распределение индексов селезенки особей различного функционального состояния: а – размножающиеся сеголетки (3 ФФГ), б – неразмножающиеся сеголетки (2 ФФГ), в – перезимовавшие (1 ФФГ).

гипертрофии селезенки обнаружен у трех видов лесных полевок и практически отсутствует у се-рых полевок и мышей. По крайней мере, для Уральского региона это явление можно считать родоспецифичным, хотя мы не исключаем воз-можность проявления гипертрофии селезенки у любых видов грызунов, обитающих в других ре-гионах.

Следует подчеркнуть, что изменчивость орга-на в пределах нормы свойственна практически всем видам исследованных нами животных. Это также убедительно подтверждают примеры рас-пределения индивидуальных значений индексов селезенок пашенной полевки и лесной мыши (рис. 2а, 2б). Лишь у единичных особей значения индексов превышают уровень нормы. Весь даль-нейший анализ построен на материалах по ев-ропейской рыжей полевке.

Феномен гипертрофии селезенки и абсолют-ный возраст животных (на примере З ФФГ). Мы имели возможность оценить связь абсолютного возраста животных, определяемого по степени возрастных изменений зубов (Оленев, 1989), с на-личием у них гипертрофированных селезенок. Первые случаи гипертрофии селезенки отмеча-ются у созревающих сеголеток (З ФФГ) в возрас-те 30 дней, при этом индекс органа может превы-шать 50%, что свидетельствует о возможности очень быстрого увеличения селезенки. Необхо-димо отметить, что к возрасту 30 дней уже прояв-ляется тот или иной тип онтогенеза, в то же время корреляция между возрастом и наличием гипер-трофированной селезенки у них находится на гра-ни значимости ($r = 0.225, p = 0.101$). Аналогичная картина наблюдается у перезимовавших (1 ФФГ) животных ($r = 0.236, p = 0.066$).

Тот факт, что гипертрофированные селезенки не встречаются у ювенильных животных, может объясняться либо наличием пассивного иммуни-тета, который сохраняется в течение первого ме-сяца жизни, либо отсутствием контактов живот-ных с повреждающим фактором. Вероятно, что особь сталкивается с повреждающим фактором с началом самостоятельного активного образа жизни и полового созревания. Также можно предположить, что чем дольше животное живет на территории, где присутствует повреждающий фактор, тем больше вероятность столкновения с ним. Это особенно справедливо для группировки перезимовавших зверьков (1 ФФГ), которые, имея большой абсолютный возраст, созревают весной практически одновременно, т.е. достаточ-но синхронно достигают высокого уровня обмена веществ. При этом доля особей с гипертрофи-рованной селезенкой в начале мая составляет у них в среднем 35%, а к концу периода размножения уже практически все перезимовавшие имеют ги-пертрофированные селезенки.

Таким образом, гипертрофия селезенок как реакции организма животного на некий "повреж-дающий фактор" может проявляться в очень короткие сроки. Абсолютный возраст, вероятно, имеет значение лишь в смысле длительности пре-бывания животного на территории, где присутст-вует повреждающий фактор, однако определяю-щим является функциональное состояние осо-

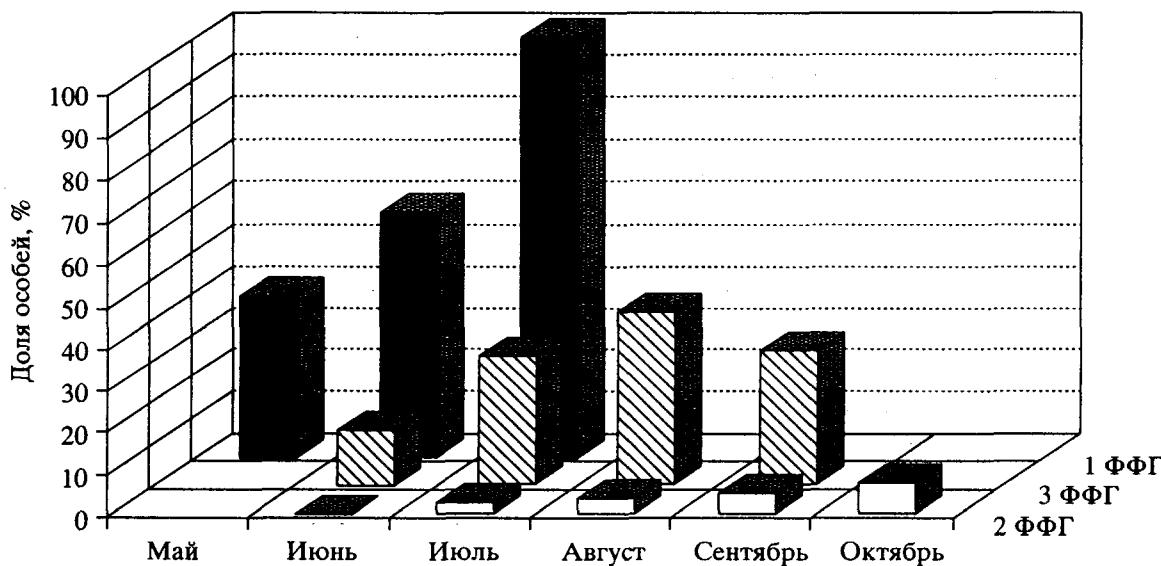


Рис. 4. Сезонная динамика доли особей с гипертрофированной селезенкой различного функционального состояния (средние значения за ряд лет).

бей. Наибольшей чувствительностью обладают особи именно с высоким уровнем обмена (размножающиеся животные), который дополняется их высокой подвижностью и частотой социальных контактов.

Незначительная доля особей с гипертрофированной селезенкой среди животных 2 ФФГ (неразмножающиеся в год рождения сеголетки), очевидно, обусловлена их повышенной резистентностью к действию широкого спектра факторов, например действие ионизирующего излучения (Оленев, Григоркина, 1998), токсичных металлов (Безель, Оленев, 1989), высокая плотность (Колчева, Оленев, 1991) и др., что связано с низким уровнем обмена особей этой группировки.

Феномен гипертрофии селезенки в связи с принадлежностью особей к типу онтогенетического развития. Был исследован диапазон изменчивости селезенки у особей разных функциональных группировок, отражающих разные фазы типов онтогенеза (рис. 3). Видно, что среди перезимовавших животных (1 ФФГ) доля особей с гипертрофированной селезенкой наибольшая (77.6%) по сравнению с размножающимися сеголетками 3 ФФГ (39.7%). В группировке неразмножающихся сеголеток (2 ФФГ) также отмечены животные (менее 10%) с гипертрофированными (до 120%) селезенками. Однако необходимо отметить, что некоторые из этих особей на момент отлова не имели четкого функционального статуса – они находятся на стадии полового созревания и еще не входят в 3 ФФГ по используемым нами критериям (см. выше), т.е. фактически их доля меньше.

Сравнение между собой особей размножающихся группировок (1 и 3 ФФГ) показало, что среднее значение индекса селезенки для особей 1 ФФГ составляет 32.1%, для 3 ФФГ – 17.4%, и при этом они достоверно различаются ($t = 2.99$, $p = 0.003$). Стандартные отклонения в выборках (1 ФФГ – 26.9, 3 ФФГ – 25.6, не отличаются ($f = 1.11$, $p = 0.693$)). В то же время выборка 2 ФФГ достоверно отличается от них (сравнение с 1 ФФГ – $t = 6.18$, с 3 ФФГ – $t = 2.37$).

Обращает на себя внимание, что на фоне различий по доле особей с гипертрофированной селезенкой в различных ФФГ сам диапазон вариации индекса селезенки и, особенно, максимальные значения постоянны, что подтверждает качественный характер феномена.

Сезонная динамика доли особей с гипертрофированной селезенкой. Среди перезимовавших животных в майской выборке уже отмечаются особи с гипертрофированными селезенками, причем индекс органа достигал высоких значений (до 100%). Вероятно, увеличение органа начинается еще раньше, синхронно с процессами созревания. Динамика доли особей с гипертрофированной селезенкой (рис. 4) практически одинакова внутри всех когорт. Прослеживается четкое увеличение доли особей с гипертрофированной селезенкой, а особи, относящиеся к 1 ФФГ, к концу сезона размножения имеют ее практически все. В группировке размножающихся сеголеток (3 ФФГ) доля особей с гипертрофированной селезенкой более низка по сравнению с перезимовавшими животными (1 ФФГ), и к концу сезона размножения только у 30% отмечается гипертрофия. Несмотря на то, что об-

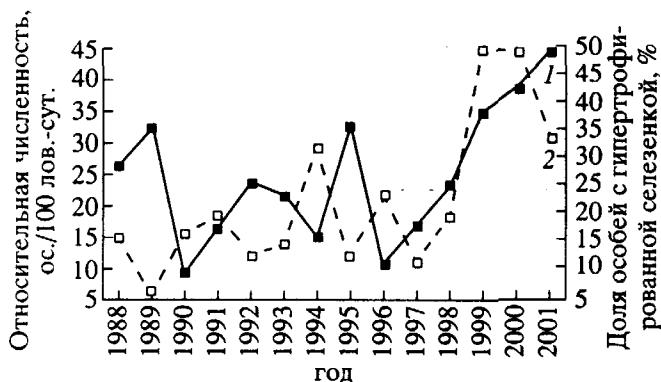


Рис. 5. Связь динамики численности (1) и доли особей с гипертрофированной селезенкой (2). Среднегодовые значения.

щая тенденция увеличения доли особей с гипертрофированной селезенкой в репродуктивный период сохраняется, имеются межгодовые отличия по данному показателю. Это объясняется количественными изменениями состава группировок (в иные годы в популяции доля особей первых когорт значительно снижается за счет их гибели, а соотношение между размножающимися и неразмножающимися сеголетками меняется в пользу последних). В меняющихся условиях среды доля размножающихся сеголеток, составляющих 3 ФФГ, в популяции чрезвычайно изменчива во времени. Так, например, за 27-летний период нами зарегистрированы колебания от 0 до 93% (Оленев, 2002) в отличие от перезимовавших животных (1 ФФГ), которые размножаются практически все при любых условиях.

Ход сезонно-возрастных изменений абсолютной и относительной массы селезенки рыжих полевок разного времени рождения подтверждает закономерный характер этих колебаний, отражающих популяционную ритмику обменных процессов, связанную с половым созреванием, ростом и размножением животных.

Территориальное распределение особей с гипертрофированной селезенкой, влияние специфики условий различных биотопов. В районе исследований наиболее четко представлены два типа биотопов. Ранее нами (Оленев, 1981) было показано, что население биотопов может отличаться по ряду параметров, в том числе и по возрастной структуре. С целью исключения взаимосвязи возможной специфики местообитаний и населения биотопов с долей особей с гипертрофированной селезенкой был проведен сравнительный анализ на примере данных 1997–1999 гг. Для сравнения сухих и влажных биотопов по указанному параметру был применен *t*-критерий Стьюдента с ф-преобразованием Фишера. Достоверных различий между биотопическими группировками по

доле особей с гипертрофированной селезенкой не обнаружено ($t = 0.45$), что позволяет сделать вывод о равномерном распределении на исследуемой территории особей с гипертрофированной селезенкой.

Динамика численности популяции и доля особей с гипертрофированной селезенкой. Мы проанализировали взаимосвязь увеличения или уменьшения доли особей с гипертрофированной селезенкой и фазами динамики численности грызунов за 14-летний период (рис. 5). Прослеживается достоверная обратная связь между относительной численностью и долей особей с гипертрофированной селезенкой (коэффициент ранговой корреляции Спирмена: $R = -0.68$; $p = 0.01$). Эта закономерность объясняется особенностями динамики функциональной структуры популяции (Оленев, 2002). В годы высокой относительной численности доля размножающихся сеголеток, как правило, меньше, чем в годы низкой численности. Так как гипертрофированная селезенка характерна для размножающихся животных, то становится вполне объяснимой описанная закономерность.

Впервые за 27 лет наблюдений нами отмечен последовательный пятилетний рост численности (с 1997 по 2001 г.), что нетипично для данной популяции. В это же время наблюдалось значительное увеличение доли особей с гипертрофированной селезенкой, которая превышала многолетние значения.

Анализ группировок размножающихся животных по гепато-супраренальному коэффициенту, который принято считать интегрированным выражением энергетического потенциала организма животных – “индексом благополучия” (Корнеев, Карпов, 1978). Гепато-супраренальный коэффициент может быть использован как индикатор неспецифической резистентности особей (популяций). Его величина прямо пропорциональна уровню энергетического потенциала организма животных и обратно пропорциональна энергонапряженности регуляторных и компенсаторных механизмов.

При сравнении выборок животных с нормальной и гипертрофированной селезенкой, относящихся к одним и тем же функциональным группировкам, достоверных отличий по данному коэффициенту не выявлено: для 1 ФФГ – $t = 0.104$, $p = 0.917$; $f = 1.58$, $p = 0.241$, для 3 ФФГ – $t = 0.186$, $p = 0.85$; $f = 1.51$, $p = 0.391$.

Биологические отличия особей с нормальной и гипертрофированной селезenkами. Видимых отличий между животными с нормальной и гипертрофированной селезенкой не выявлено. И те и другие животные успешно участвуют в репродукции, созревают в одни и те же сроки, приносят равное количество пометов при одинаковой пло-

довитости, имеют одинаковую продолжительность жизни и выживаемость, не имеют видимых морфологических и моррофизиологических отличий и т.д. По гепато-супраренальному коэффициенту животные обладают высокими резистентностью и энергетическим потенциалом организма, не отличаясь друг от друга, т.е. в природных популяциях гипертрофированная селезенка не "оказывает заметного влияния" на жизнедеятельность особей. Явление протекает бессимптомно для животных. Половая принадлежность также не имеет существенного значения, хотя доля самцов с гипертрофированной селезенкой недостоверно выше.

Результаты данного экологического анализа будут способствовать проведению исследований, в том числе и медицинских, способных выявлять конкретные причины феномена.

ВЫВОДЫ

1. Показан масштаб феномена гипертрофии селезенки. Детальный анализ относительного веса селезенки у обитающих в районе исследования грызунов впервые выявил наличие феномена гипертрофии селезенки у трех видов лесных полевок и его отсутствие – у серых полевок и мышей. Таким образом, показана возможность проявления родоспецифичности феномена для конкретных регионов.

2. Для доминирующего вида (рыжей полевки) установлен диапазон изменчивости относительного веса селезенки, который оказался значителен – от 1 до 125%. Для обитающих в районе исследований шести видов грызунов определены границы "норма – гипертрофия".

3. Показана четкая прямая взаимосвязь между типами онтогенеза и гипертрофией селезенки. Это явление свойственно в первую очередь размножающейся части популяции – размножающимся сеголеткам (3 ФФГ) и перезимовавшим животным (1 ФФГ), т.е. животным с высоким уровнем обменных процессов. Таким образом, к "группе риска" в первую очередь относятся полновозрелые сексуально активные особи.

4. Закономерное возрастание доли особей с гипертрофированной селезенкой в течение сезона размножения происходит независимо от их принадлежности к той или иной возрастной единице (когорте). Определяющим является функциональное состояние особей, абсолютный возраст при этом не имеет существенного значения.

5. Отмечена обратная взаимосвязь между изменениями численности и долей особей с гипертрофированной селезенкой. В годы падения численности доля особей с гипертрофированной селезенкой возрастает, и наоборот.

6. Несмотря на неоднородность распределения особей по территории, связанной со спецификой населения биотопов по ряду параметров (в основном демографических), отличий по доле особей с гипертрофированной селезенкой в них не обнаруживается.

7. Авторы считают возможным использование данного показателя в качестве нового, специфического экологического маркера, свидетельствующего, с одной стороны, о наличии в популяции повреждающего фактора, с другой – как индикатора состояния окружающей среды. В то же время использование органа в качестве одного из моррофизиологических показателей представляется проблематичным, прежде всего, вследствие его чрезвычайно высокой вариабельности.

8. Феномен гипертрофии отмечается у животных при отсутствии каких-либо отклонений в их жизнедеятельности, по крайней мере по исследованным нами параметрам, т.е. явление протекает бессимптомно. По-видимому, все это свидетельствует о сформировавшейся в процессе длительной коэволюции адаптации популяций к действию какого-либо повреждающего фактора(ов).

9. Индивидуальная изменчивость признаков – важная динамическая характеристика популяции, отражающая ее реакцию на широкий спектр воздействий. Поэтому особенно важно корректно оценивать степень их варьирования. Представляется целесообразным при использовании данного органа в различных исследованиях (учитывая гигантский диапазон варьирования показателя) проводить раздельно анализ "нормы" и "гипертрофии" как двух качественно различных состояний. Кроме того, следует учитывать природу воздействия и его длительность, например техногенные загрязнения – десятки лет (обычны изменения в пределах нормы), действия природных факторов – сотни и тысячи лет (характерно явление гипертрофии).

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Башенина Н.В. Европейская рыжая полевка. М. : Наука, 1981. 352 с.

Башкирцев Т.А., Бойко В.А., Дановский Л.В. Клинико-эпидемиологические особенности и пути профилактики геморрагической лихорадки с почечным синдромом на Среднем Поволжье // Труды Института полиомиелита и вирусных энцефалитов АМН СССР. М., 1965. Т. 7. С. 167–180.

Безель В.С., Оленев Г.В. Внутрипопуляционная структура грызунов в условиях техногенного загрязнения среды обитания // Экология. 1989. № 3. С. 40–45.

- Белоусова О.И., Горизонтов П.Д., Федотова М.И.* Ра-диация и система крови. М. : Атомиздат, 1979. 126 с.
- Бернштейн А.Д., Рыльцева Е.В., Зубри Г.Л., Сонь-кин В.Д., Мясников Ю.А.* Вирусные геморрагические лихорадки // Морфофункциональная характеристика двух популяций рыжей полевки в природных очагах геморрагической лихорадки с почечным синдромом. Труды Института полиомиелита и вирусных энцефа-литов АМН СССР. М., 1971. Т. 19. С. 301–313.
- Большаков В.Н., Беляев П.А., Попова Э.Ф.* Об эпиде-миологическом значении лесных полевок в природном очаге геморрагической лихорадки с почечным синдро-мом на Урале // Труды Института полиомиелита и ви-русных энцефалитов АМН СССР. М., 1965. Т. 7. С. 101–106.
- Демина В.Т., Бернштейн А.Д., Коротков Ю.С.* Срав-нительный анализ репродуктивного процесса у рыжей полевки в природе и лабораторной колонии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 6. С. 11–19.
- Ивантер Э.В., Ивантер Е.В., Туманов И.Л.* Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 317 с.
- Игнатова Н.К.* Влияние техногенного пресса на насе-ление мелких млекопитающих // Исследование и кон-струирование ландшафттов Дальнего Востока и Сиби-ри. Вып. 3. Владивосток: Тихоокеанский институт гео-графии ДВО РАН, 1998. С. 176–185.
- Калабухов Н.И.* Эколо-физиологические особенно-сти животных и условия среды. Харьков: Изд-во Харьк. гос. ун-та, 1950. 267 с.
- Колчева Н.Е., Оленев Г.В.* Сопряженность популяци-онных изменений у лесной мыши и рыжей полевки в лесных биогеоценозах Южного Урала // Экология. 1991. № 1. С. 43–52.
- Корнеев Г.А., Карпов А.А.* Гепато-супраренальный коэффициент и возможности его использования при прогнозировании эпизоотий // Тез. докл. конф. "Со-стояние и перспективы профилактики чумы". Саратов, 1978. С. 72–74.
- Михайлова Т.В.* Динамика популяции рыжей полевки и ее связь с эпизоотическим процессом в очаге гемор-рагической лихорадки с почечным синдромом. Авто-реф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 24 с.
- Москвитина Н.С., Лукьянцев В.В., Удалой А.В.* Гель-минты мелких млекопитающих на техногенно загряз-ненных территориях юга Томской области // Биологиче-ское разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 208–209.
- Оленев Г.В.* Внутрипопуляционная изменчивость гене-рационной структуры рыжей полевки в разных биото-пах // Морфофункциональные особенности внутрипо-пуляционных возрастных группировок животных. Свердловск, 1981. С. 12–21.
- Оленев Г.В.* Экологические системы Урала // Оценка состояния внутрипопуляционных группировок грызу-нов и ее использование при прогнозировании числен-ности. Свердловск, 1987. С. 38.
- Оленев Г.В.* Функциональная детерминированность он-тогенетических изменений возрастных маркеров гры-зунов и их практическое использование в популяцион-ных исследованиях // Экология. 1989. № 2. С. 19–31.
- Оленев Г.В.* Альтернативные типы онтогенеза цикло-морфных грызунов и их роль в популяционной дина-мике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.
- Оленев Г.В., Григоркина Е.Б.* Функциональная струк-турированность популяций мелких млекопитающих (радиобиологический аспект) // Экология. 1998. № 6. С. 447–451.
- Оленев Г.В., Колчева Н.Е.* Экологические предпосыл-ки поддержания природной очаговости клещевого эн-цефалита в условиях Урала. Отч. по хоздогов. теме. Свердловск, 1983. 19 с.
- Оленев Г.В., Пасичник Н.М.* Экологический анализ феномена гипертрофии селезенки с учетом типов он-тогенеза цикломорфных грызунов // 6-й съезд Терио-логического общества. Тез. докл. М., 1999. С. 185.
- Падеров Ю.Н., Прочан О.А.* Морфофункциональные особенности селезенки полевок в различных условиях среды обитания // Биологическое разнообразие жи-вотных Сибири. Тез. докл. (Томск, 28–30 октября 1998). Томск, 1998. С. 211–212.
- Пономарев Д.Н.* Нозогеография краевой инфекции и паразитарной патологии Среднего Урала. Свердловск: Средне-Уральское кн. изд-во, 1974. 112 с.
- Пузанский В.Н.* О некоторых критериях оценки жиз-неспособности популяций водяной полевки // Эколо-гия. 1974. № 2. С. 81–83.
- Чечулин А.И.* Дифференциальная зараженность полу-возрастных групп полевой мыши (*Apodemus agrarius*) паразитическими червями // Биологическое разнооб-разие животных Сибири. Тез. докл. (Томск, 28–30 ок-тября 1998). Томск, 1998. С. 172–173.
- Шапошников В.М.* Выявление и использование инди-каторов влияния нефтепромысла на экосистемы (на примере грызунов) // Вопросы лесной биоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбы-шев, 1980. С. 149–158.
- Шварц С.С.* Опыт экологического анализа некоторых морфо-физиологических признаков наземных позво-ночных. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1953. 35 с.
- 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., Смирнов В.С., Добринский Л.Н.* Метод морфофункциональных индикаторов в экологии на-земных позвоночных. Свердловск: УФАН СССР, 1968. 387 с.
- Яблоков А.В.* Изменчивость млекопитающих. М.: Изд-во АН СССР, 1966. 363 с.
- Якименко Л.В.* Оценка генетической опасности про-мышленных выбросов в Дальнегорском районе (тема 75) // Генетический мониторинг. Отчет ТИГ ДВО РАН. Владивосток, 1993.
- Apekina N.S., Bernshtain A.D., Myasnikov Yu.A., Kopilova L.F., Gavrilovskaya I.N.* The natural of functioning of the hemorrhagic fever with renal syndrome (HFRS) foci with the principal host of virus – *Clethrionomys glareolus* // Interna-tional symposium "Hemorrhagic fever with renal syn-drome". Leningrad, 1991. P. 8.
- Barcroft J.* Ergebnisse d. physiol. Berlin, 1926. 818 p.

Brues A.M., Stroud A.N. Quartition of cellular responses in the mouse spleen after irradiation // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1964. V. 114. № 1. P. 557–570.

Demina V.T. Bank vole as a laboratory animal for study hemorrhagic fever with renal syndrome infection // International symposium "Hemorrhagic fever with renal syndrome". Leningrad, 1991. P. 8–9.

Rench B. Organopropotionen und Korpergrosse bei Vogeln und Säugetieren // Zool. Jahrb. 1948. Abt.1. Bd 61. H. 4. S. 337–412.

Tenora R., Wiger R., Barus V. Seasonal and annual variation in the prevalence of helminths in the cyclic population of *Clethrionomys glareolus* // Holarctic ecology. 1979. № 2. P. 176–181.

Wiger R. Hematological, splenic and adrenal changes associated with natural and experimental infections of *Trypanosoma lemmi* in the Norwegian lemming, *Lemmus lemmus* // Folia Parasitol. 1978. № 26. P. 373–301.

Wiger R. Seasonal and annual variation in the prevalence of blood parasites in cyclic species of small rodents in Norway with special reference to *Clethrionomys glareolus* // Holarctic ecology. 1979. № 2. P. 169–175.