

На правах рукописи
УДК 599.323.4+591.363+591.153

ОЛЕНЕВ ГРИГОРИЙ ВАЛЕНТИНОВИЧ

**ФУНКЦИОНАЛЬНО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ
ПОДХОД В ИЗУЧЕНИИ ПОПУЛЯЦИЙ
ЦИКЛОМОРФНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

03. 00. 16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Екатеринбург – 2004

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных
Уральского отделения Российской Академии Наук

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, профессор
Смирнов Николай Георгиевич

Доктор биологических наук, профессор Глотов Николай Васильевич

Доктор биологических наук, профессор Стариков Владимир Павлович

Ведущая организация -
Институт систематики и экологии животных СО РАН

Защита состоится "16" ноября" 2004 г. в 11 часов на заседании
диссертационного совета Д.004.005.01 при Институте экологии расте-
ний и животных Уральского отделения РАН по адресу: 620144, Екате-
ринбург, ул. 8-е Марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии
растений и животных УрО РАН

Автореферат разослан 14 октября 2004 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук

М.Г. Нифонтова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Представление о популяции, как о биологической системе надорганизменного уровня, предусматривает наличие определенной структуры, лежащей в основе устойчивого существования популяций во времени (Шилов, 1981, 1988, 1997). Структурированность всегда связана с неоднородностью составляющих целостную систему частей. Разнокачественность – необходимое условие поддержания популяции как целостной функциональной системы (Шилов, 1983). В понимании С.С. Шварца (1967а, б), структурированность популяций, означает наличие в их составе внутрипопуляционных группировок.

Необходимо учитывать, что в основе всех аспектов жизнедеятельности популяций лежат фундаментальные онтогенетические процессы (Шмальгаузен, 1935; Уоддингтон, 1964; Северцов, 1990 и др.), от которых зависит, как происходит дальнейшее формирование своеобразия природных популяций. Вопросы, связанные с изучением взаимосвязи тонкой популяционной структуры и динамики численности, имеют непреходящий теоретический интерес. Тем не менее, теоретические построения в этой области по-прежнему недостаточно соотносятся с фактами, добытыми в процессе натурных исследований и их последующим анализом. В этой связи крайне актуальным представляется поиск новых теоретических подходов к изучению популяционных процессов и разработка методологии их изучения. Особенно важным представляется изучение альтернативных путей онтогенеза, реализация которых и формирует адекватную условиям меняющейся среды сложную внутрипопуляционную структуру.

Все это свидетельствует об актуальности сформулированной ниже основной цели работы и решении задач, направленных на ее достижение.

Цель и задачи исследования: Работа посвящена актуальной и недостаточно исследованной научной проблеме - выяснению значения разнообразия типов онтогенеза млекопитающих (мышевидные грызуны) в структурно неоднородных внутрипопуляционных системах.

Цель работы - разработка теоретических и методологических основ анализа популяций мелких млекопитающих на функционально-онтогенетическом уровне в свете представлений о поливариантности развития цикломорфных грызунов и в изучении функционирования внутрипопуляционной структуры в широком диапазоне действия факторов внешней среды как естественной, так и антропогенной природы.

Первой задачей явилась разработка концептуального подхода, основанного на поливариантности развития мелких млекопитающих, который бы дал возможность интерпретации широкого круга явлений, относящихся к разным сторонам взаимодействия животных со средой.

Вторая задача состояла в определении структурно-функциональных единиц, выборе и обосновании критериев, использование которых целесообразно при анализе функциональной структурированности популяций.

Третьей задачей работы было обоснование и четкая детальная характеристика особенностей двух альтернативных путей постнатального онтогенетического развития грызунов.

Четвертая задача работы заключалась в том, чтобы на примере мелких млекопитающих показать функциональную детерминированность большинства биологических показателей в условиях действия широкого спектра средовых факторов. Кроме того, следовало дать интерпретацию ряда закономерностей и эффектов, наблюдаемых в популяциях в норме и в условиях экстремального повреждающего действия природных и антропогенных факторов.

Пятой задачей работы было теоретическое обоснование и детальный анализ неспецифического триггер-механизма формирования двух типов онтогенетического развития, когда на основании одного генотипа каждый индивидуум наследует две программы развития.

Научная новизна и теоретическая значимость.

Впервые предложен функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих. До настоящего времени популяционно-онтогенетические исследования подобного плана проводились лишь на популяциях растений. Впервые детально описаны альтернативные типы онтогенетического развития грызунов, дана их интерпретация, а также предложена и обоснована схема «включения» того или иного пути онтогенеза, обусловленного комплексным влиянием факторов среды.

Анализ ведущих популяционных параметров мышевидных грызунов, проводимый на основе функционально-онтогенетического подхода, позволил подтвердить приоритетную роль типов онтогенетического развития и по-новому взглянуть на многие аспекты жизнедеятельности популяции. Впервые, с точки зрения функциональной структурированности популяции, проанализирован широкий спектр экологических характеристик и биологических параметров, таких как демографическая и пространственная структура, возрастные маркеры, индикаторы повреждающего воздействия, онтогенетические, морфологические, морфофизиологические и иные показатели, а также резистентность животных. При этом использован уровень физиологических функциональных группировок (ФФГ), отражающих типы онтогенетического развития.

Применение функционально-онтогенетического подхода позволило на примере грызунов показать экологическое значение внутривидового разнообразия. Теоретическое значение работы состоит в расширении знаний о механизмах становления, организации и устойчивом функционировании популяций мелких млекопитающих. Теоретическая значимость работы также связана с возможностью описания, интерпретации и прогнозирования с единых концептуальных позиций реакций особей и популяций как на действие основных средовых факторов естественной природы (таких как засуха, плотность), так и на действие факторов антропогенной природы (токсические металлы, ионизирующее излучение). Предложенный функционально-онтогенетический подход позволил на новой методологической основе систематизировать и интерпретировать

ровать как уже известные биологические закономерности, так и выявить и объяснить новые. В большинстве случаев существенно выросла точность и корректность проводимых исследований.

Практическая ценность работы:

Результаты теоретических и практических разработок автора успешно применяются в широком спектре исследований: экотоксикологических, радиобиологических, цитогенетических, при изучении динамики населения популяций, миграционных процессов и др.

Результаты исследований явились основой при выполнении научно-хозяйственного договора со Свердловской областной санитарно-эпидемиологической станцией по выяснению роли функциональной структурированности популяций в поддержании природной очаговости клещевого энцефалита (Свердловск, 1983). Методика определения возраста грызунов, основанная на функционально-онтогенетическом подходе, успешно используется широким кругом экологов и зоологов. Результаты работы могут быть использованы в образовательном процессе по курсу зоологии и экологии.

Основные положения, выносимые на защиту:

- 1) Цикломорфным млекопитающим (грызуны) свойственно явление поливариантности онтогенетического развития, играющее важную роль в жизнедеятельности популяций.
- 2) Бивариантность онтогенетического развития имеет большое значение в поддержании популяционного гомеостаза мышевидных грызунов, популяциям которых свойственна крайне высокая структурная неоднородность. Это определяется наличием структурно-функциональных внутривидовых группировок (**ФФГ**), являющихся отражением альтернативных путей онтогенетического развития.
- 3) Бивариантность развития рассматривается как основа структурно-функциональных перестроек, обеспечивающих высокую лабильность популяционных реакций мелких млекопитающих, как неспецифический механизм популяционной регуляции, определяющий динамику населения грызунов особенно в критические периоды.
- 4) Функционально-онтогенетический подход позволяет изучать процессы жизнедеятельности популяций на новом методологическом уровне и интерпретировать популяционные процессы с точки зрения функций выполняемых группировками особей.
- 5) Любой 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.
- 6) Специфика популяции в каждый момент времени, ее "лицо", определяется соотношением долей особей различных типов онтогенеза
- 7) Функционирование большинства биологических показателей детерминировано принадлежностью особей к типу онтогенетического развития.

Апробация работы. Результаты исследований доложены на V Всесоюзной конференции по экологической физиологии и биохимии (Фрунзе, 1977); на V, VI, VII Всесоюзных совещаниях по грызунам (Москва, 1980, Ленинград, 1984, Нальчик, 1988г.); на Всесоюзной конференции "Экологическая генетика растений и животных" (Кишинев, 1981); на III, IV, V и VI съездах Всесоюзного териологического общества (Москва, 1982, 1986, 1990, 1999); на Советско-финском симпозиуме (Москва, 1978); VI Всес. конф. по экологической физиологии (Сыктывкар, 1982); на Всесоюзной конференции "Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия" (Оренбург, 1984); на Всесоюзном совещании по общим проблемам биогеоценологии (Москва, 1986); на совещании "Горные экосистемы Урала и проблема рационального природопользования" (Миасс-Свердловск, 1986); на 3 Всесоюзной школе "Экология и охрана горных видов млекопитающих" (Москва, 1987); на V Всесоюзном съезде геронтологов и гериатров (Киев, 1988); на Всесоюзном совещании "Экология популяций" (Новосибирск, 1988); на Всесоюзном совещании "Вид и его продуктивность в ареале" (Вильнюс, 1988); на конференции Уральского отделения Всесоюзного териологического общества (Свердловск, 1989); на Научно-практической конференции по радиобиологии и радиэкологии (Минск, 1990); на Совещании "Животный мир Южного Урала" (Оренбург, 1990); на совещании "Проблемы охраны природных ресурсов Южного Урала" (Челябинск, 1990); на совещании "Стресс адаптации и дисфункции" (Кишинев, 1991), на 3 международном коллоквиуме «Грызуны и окружающая среда» (Лион, Франция, 1991); на 6 Европейском экологическом конгрессе (Марсель, Франция, 1992); на международной конференции по экотоксикологии (Лиссабон, Португалия, 1993); на 4-й международной конференции «Грызуны и окружающая среда» (Миколаики, Польша, 1993); на Втором Европейском териологическом конгрессе (Саузгемптон, Великобритания, 1995); на 9 международном конгрессе по радиационной защите (Австрия, 1996); на Всероссийской конференции «Жизнь популяций в гетерогенной среде» (Йошкар-Ола, 1998); на международной конференции «Проблемы радиационной генетики на рубеже веков» (Москва, 2000); на конференции «Биологические эффекты малых доз ионизирующей радиации и радиоактивное загрязнение среды» (Сыктывкар, 2001); на международной конференции «Медико-биологические проблемы противолучевой и противохимической защиты» (Санкт-Петербург, 2004); а также на научных семинарах Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург, 1976 – 1991).

Публикации. Основные материалы диссертации изложены в 87 работах, в том числе в 10 статьях в центральных журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, девяти глав, выводов и списка цитируемой литературы. Работа изложена на 220 страницах, содержит 45 рисунков и 16 таблиц. Список литературы включает 370 источников.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ, МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ

1.1. – 1.2. Характеристика места работы, материалов автора и методов сбора материала. Сбор материала проведен в Ильменском государственном заповеднике им. В. И. Ленина, расположенном в полосе сосново-березовых лесов предлесостепья Южного Урала (Горчаковский, 1965). Работы выполнены непосредственно в районе озера Большой Ишкуль, расположенном в северной части заповедника.

С 1975 года по настоящее время (на протяжении 29 лет) осуществляли непрерывный мониторинг ведущих популяционных параметров. Использованы как традиционные, так и оригинальные подходы и методы полевых и экспериментальных исследований: метод индивидуального мечения грызунов с многократными последующими отловами (CMR) на участке, расположенном на полуострове с облавливаемой площадью 1.5 га; метод безвозвратного изъятия, адаптированный к условиям Ильменского заповедника в двух наиболее характерных типах биотопов; усовершенствованный метод определения абсолютного возраста корнезубых полевков (Оленев, 1989), метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968), феногенетический и многомерный морфометрический анализы (Вегу, 1963; Васильев, 1984; Festing, 1972), функционально-онтогенетический подход (Оленев, 1980, 1981, 1989, 2002), а также применен гепатосупраренальный коэффициент (Пузанский, 1974; Корнеев, Карпов, 1978; Оленев, 1987).

Проводили изучение популяций 7 видов мышеобразных грызунов, относящихся к трем родам (рис.1), обитающих в районе исследований. Основной анализ и подавляющее большинство работ выполнено на рыжей полевке (*Clethrionomys glareolus* Schreb.), так как в районе работ с 1976 года по настоящее время она является фоновым доминирующим видом.

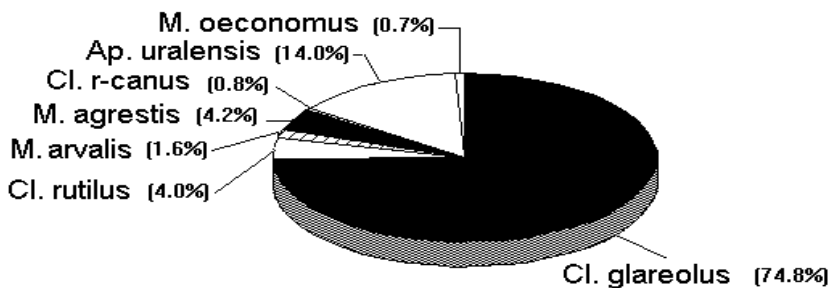


Рис. 1. Соотношение (доли) видов грызунов, обитающих в районе исследований в период с 1975 по 2002 гг. (Доля темной полевки в период после 1976 г. несколько завышена вследствие ее численного доминирования в 1975 г.).

За период работы методом безвозвратного изъятия с последующей обработкой методом морфофизиологических индикаторов было исследовано около 9000 экземпляров грызунов; помечено около 3000 особей (CMR-метод), не считая повторных поимок. Было отработано более 80 000 живоловко-суток.

ГЛАВА 2. ФУНКЦИОНАЛЬНО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД

2.1. История вопроса. Современный этап развития популяционной экологии характеризуется рассмотрением популяций с точки зрения динамических биологических систем, которые имеют свои внутренние механизмы регуляции, обеспечивающие их существование в изменяющихся условиях среды (Шварц, 1971; Шилов, 1981; Одум, 1986 и др.). В семидесятые годы академик С.С. Шварц (1980), рассматривая пути эволюционного преобразования популяций, считал одним из ключевых моментов исследование специфики сезонных генераций грызунов - животных, являющихся удобным объектом для подобных целей. С.С. Шварц приходит к выводу, что изменение экологической (в данном случае - возрастной) структуры популяции неразрывно связано с изменением ее генетической структуры, что, в итоге, может рассматриваться в качестве важнейшего фактора микроэволюционного процесса.

2.2. Структурно-возрастные внутривидовые единицы

2.2.1. Весовые группы. Использование массы тела при изучении внутривидовой структуры вполне обоснованно. Иное дело, когда этот показатель, вероятно по традиции, и сейчас пытаются использовать механически. Это пресловутые *весовые группы*, на основе которых часто выделяют группы juvenis, subadultus, adultus, senex. При таком механистическом подходе в одни и те же группы попадают животные, значительно отличающиеся по возрасту и происхождению. При этом ошибка по возрасту может составлять до года и более, что накладывает серьезные ограничения на использование весовых групп в большинстве исследований, проводимых на мелких грызунах.

2.2.2. Сезонные генерации. Благодаря работам Уральской школы экологов в литературу вошел термин "сезонная генерация". В подавляющем большинстве работ, касающихся возрастной структуры, С.С. Шварц и его коллеги первоначально использовали термин "генерация", причем в двух значениях. В одном случае, под генерацией понимали группу, состоящую из нескольких массовых весенних пометов - "весенняя генерация", и группу, состоящую из нескольких осенних пометов - "осенняя генерация". В другом случае, каждые очередные массовые появления пометов, считая с начала весеннего размножения, называли генерацией. Это привнесло некоторые терминологические разночтения. Строго говоря, термин "генерация" (generation) имеет вполне определенное значение – обозначает поколение.

Специфика сезонных генераций и сложности при работе с ними. Особое место занимает вопрос о специфике сезонных генераций, который ставился С.С. Шварцем (1980) следующим образом: "Мы не всегда знаем, какие конкретные причины определяют морфофизиологические особенности конкретных генераций грызунов, но мы точно знаем, что все они могут быть сведены к двум принципиально различным факторам: 1. Морфофизиологическая специфика сезонных генераций - результат прямой реакции организма на изменение условий среды. 2. Морфофизиологическая специфика сезонных генераций - это результат перестройки генетической структуры популяций".

Считали, что весной практически все особи, включая сеголеток, размножаются. Как показали результаты нашего многолетнего мечения, «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 неразмножающихся сеголеток*. По нашим данным эта доля составляет от 10 - 30% в обычные по условиям годы и доходит до 100% в экстремальных условиях. Таким образом, сезонные генерации состоят из двух группировок особей, функциональное состояние которых с неизбежностью определяет и большинство анализируемых показателей. При работе с сезонными генерациями анализируют заведомо неоднородные выборки, что некорректно. К осени выделение "чистой" сезонной генерации еще более усложняется.

2.2.3. Когорты. В зарубежной литературе (Gliwicz, 1991; Mc. Namara, Houston, 1996), а последнее время и в большинстве отечественных работ (Шилов, 1988, 1991, 1997) все больше используется термин "*когорта*", который наиболее полно соответствует своему назначению. Под когортами у грызунов и других животных, дающих несколько пометов подряд, обычно понимаются очередные массовые появления пометов, считая с начала весеннего размножения. По нашему мнению, когорты вполне обоснованно можно считать *элементарными структурно-возрастными единицами* популяции. Они наиболее удобны при анализе тонкой возрастной структуры (см. разд. 5.3). Выделение когорт значительно упрощается при наличии четко работающего возрастного маркера. Кроме того, использование функционального подхода значительно облегчает их выделение.

2.3. Функционально-онтогенетический подход и внутривидовые физиологические функциональные группировки. Многие исследователи при анализе демографической структуры, так или иначе касались функциональной структурированности популяций, сталкиваясь в своих исследованиях с определенной дискретностью совокупностей значений различных признаков. Примером тому могут служить физиологические расы (Stieve, 1923) и сезонные генерации (Оленев, 1964; Шварц и др. 1957, 1964; Покровский, 1967 и др.). Однако четкого логического подхода предложено не было. В свое время для анализа динамики ведущих популяционных параметров нами (Оленев,

1980, 1981, 1989, 2002 и др.) был предложен и успешно апробирован *функционально-онтогенетический подход*.

2.3.1. Суть функционально-онтогенетического подхода состоит в том, что при выделении внутрипопуляционных 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 животных (функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, репродуктивного состояния), а также синхронность его изменений во времени. Каждую группировку составляют особи, как правило, выходцы из нескольких когорт, связанные функциональным единством в воспроизводстве популяции. Желая упростить ситуацию, в рамках двух типов онтогенеза нами было предложено выделять три *физиологические функциональные группировки (ФФГ)*. Необходимо отметить, что в нашей работе речь идет только о постнатальном периоде онтогенеза.

2.3.2. Отличие функциональных группировок от сезонных генераций.

Основное отличие функциональных группировок от сезонных генераций заключается, в том, что при использовании функционально-онтогенетического подхода *во главу угла ставятся функции, а также их последовательность во времени* (фазы онтогенеза). При этом время рождения особей (появление когорт), как и их календарный возраст, как это будет показано ниже, не имеет принципиального значения. Одним из главных преимуществ функционально-онтогенетического подхода является *возможность работы с "чистыми" внутрипопуляционными группировками*, в результате чего существенно повышается точность и становится логичным проводимый анализ. Подтверждением правомерности данного положения служит многолетнее успешное использование функционально-онтогенетического подхода в широком спектре исследований, полученные нами практические результаты, а также простота и удобство его использования. Эти преимущества, к сожалению, отсутствуют при работе с сезонными генерациями, весовыми группами и пр. 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. Основные результаты этих исследований будут обсуждены в данной работе.

ГЛАВА 3. ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ И ПРИНЦИПЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ПОПУЛЯЦИИ

3.1. Поливариантность развития растений и животных. В рамках эколого-демографического подхода сравнительно недавно сформировалась концепция поливариантности развития индивидов, объединяющая различные проявления дифференциации растений в популяциях. Существование внутрипопуляционных групп, отличающихся по темпам развития, впервые было описано в

лесоведческой литературе (Морозов, 1931; Сукачев, 1941; Завадский, 1968). Показано, что поливариантность или мультивариантность развития – явление чрезвычайно широко распространенное в растительном мире (Сабинин, 1963; Матвеев, 1975; Заугольнова и др, 1976; Жукова, 1979, 1986; Заугольнова, Жукова и др., 1988; Жукова, Комаров, 1990; Ведерникова, 2004). В ботанических работах отмечают пять типов поливариантности (Жукова, 1986). Установлено, что в основе поливариантности развития растений лежит генетический полиморфизм и модификационная изменчивость в пределах генотипа.

При несомненном общем сходстве, поливариантность развития животных имеет существенные отличия. Необходимо отметить, что, литература, детально касающаяся этой проблемы, немногочисленна.

3.2. В подглаве обсуждается теория альтернативных процессов

3.3. Принципы, определяющие структурно-функциональную организацию популяций. В рамках эколого-демографического подхода наиболее существенной признается возрастная дифференциация особей, так как она лежит в основе исследований структуры и динамики популяций. 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. Суть в том, что конкретные особи достигают определенного биологического возраста в разные календарные сроки, при этом они могут находиться на одном и том же этапе онтогенеза и выполнять в популяции одинаковые функции. Настоящая работа направлена на выяснение значения разнообразия типов онтогенеза в структурно-неоднородных внутривидовых системах, к которым относятся мышевидные грызуны.

ГЛАВА 4. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ГРЫЗУНОВ И ХАРАКТЕРИСТИКА ДВУХ АЛЬТЕРНАТИВНЫХ ТИПОВ ПОСТНАТАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА

4.1. Общая характеристика и определение двух типов онтогенеза цикломорфных животных. Для *циклморфных млекопитающих*, к которым относится большинство видов мелких грызунов, характерно циклическое изменение большинства биологических характеристик с периодом, примерно равным году, однократное серийное размножение и перекрывание поколений при наличии двух альтернативных путей развития. Необходимо подчеркнуть, что в полной мере, наиболее ярко проявление обоих типов онтогенеза характерно для популяций грызунов умеренной зоны северного полушария с арктической периферией, отличающихся резко континентальным климатом. Однако, как показала практика (анализ наших двухлетних данных, собранных на Украине), это ни в коей мере не является ограничением для широкого использования функционально-онтогенетического подхода. Кроме того, сравнительный анализ наших

и литературных материалов исключает эффект региональности в настоящей работе.

Ниже, на примере такого широко распространенного вида, как рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreb.), приводится определение и характеристика основных параметров двух путей онтогенеза (рис.2, табл. 1).

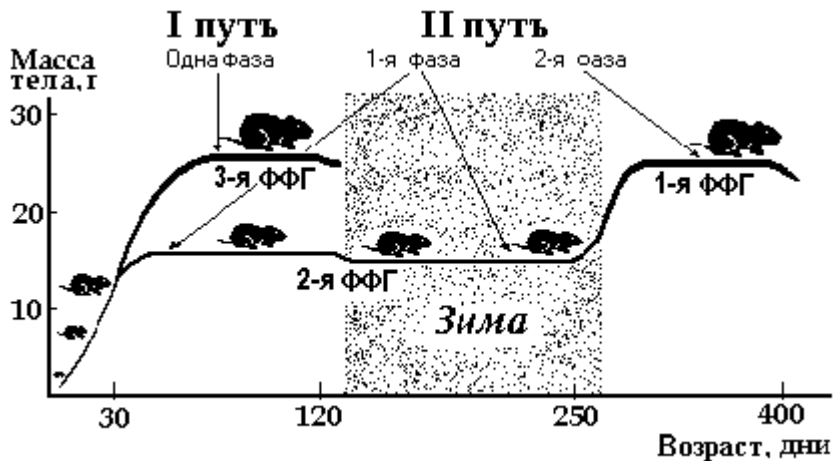


Рис.2. Схема двух альтернативных путей онтогенетического развития мышевидных грызунов.

ПЕРВЫЙ ПУТЬ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ

Одна фаза развития. Сеголетки, размножающиеся в год рождения (3ФФГ). Характерен монофазный *рост*, гибнут в год своего рождения. Основную массу составляют представители 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 стабилизируется. Характерен высокий уровень *метаболизма*, быстро стареют. Начальная *стадия формирования корней зубов* регистрируется в возрасте 65-75 дней (*относительная длина зубного корня* 0.1 - 0.3). *Продолжительность жизни* от 3-х до 5-ти месяцев. *Стресс-реакция* - наиболее выражена. *Поведение* - агрессивное. *Функция* - наращивание численности популяции за счет размножения в год своего рождения.

ВТОРОЙ ПУТЬ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ,

Характерен *бифазный рост*. Основная масса - представители последних *когорт*, но всегда имеется существенная доля *неразмножающихся* в год рождения представителей первых когорт. *Продолжительность жизни* (2 ФФГ → 1 ФФГ) – 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 её обновления.

Таблица 1. Характеристика двух типов онтогенеза (некоторые морфофизиологические признаки и возраст по трем физиологическим функциональным группировкам (ФФГ)) *Clethrionomys glareolus* (на примере июльских выборок). F – самки, М – самцы.

Признак	Пол	I тип онтогенеза (одна фаза)			II тип онтогенеза					
					(1-я фаза)			(2-я фаза)		
		3ФФГ (размножающиеся сеголетки)			2ФФГ (неразмножающиеся сеголетки)			1ФФГ (перезимовавшие бывшая 2 ФФГ)		
		x	N	St D	X	N	St D	X	N	St D
Масса тела, г	F	25	86	4.73	16.6	194	1.9	26.8	116	8.0
	M	20.6	70	3.25	17.1	308	1.9	25.1	164	4.06
Индекс над- почечника, %	F	0.42	86	0.19	0.24	192	0.14	0.42	115	0.19
	M	0.23	68	0.09	0.22	302	0.08	0.27	160	0.25
Индекс тиму- са, %	F	1.05	84	1.17	2.25	194	1.65	0.05	116	0.22
	M	1.46	70	1.39	2.44	305	1.62	0.01	164	0.09
Масса семен- ника, мг		306	64	92.2	11.7	247	10.8	390	158	123
Абсолютный возраст, дни	F	67.0	86	23.7	76.1	194	33.3	313	116	50.1
	M	56.0	70	25.3	73.9	308	29.8	377	163	58.5
Физиологиче- ский возраст, дни	F	~120	86		76.1	194	33.3	~380	116	
	M	~100	70		73.9	308	29.8	~470	163	

Первая фаза. Сеголетки, неразмножающиеся в год своего рождения (2ФФГ). Фаза охватывает период от рождения до весеннего скачка роста и созревания в следующем году. Приблизительно в месячном возрасте, независимо от времени рождения, масса тела стабилизируется в интервале 14-20 г (рис. 3) и рост приостанавливается. Характерен низкий уровень метаболических процессов. Скорость процессов старения, как и физиологический возраст животных, 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 наиболее резистентны к широкому спектру неблаго-

приятных воздействий и служат своеобразным *резервом популяции*, особенно, в критические периоды ее жизни. По *стресс-реакции* - низкорекреативны. *Поведение* - иерархические взаимоотношения не выражены, не воспринимают друг друга как половые партнеры. *Основная функция* – с наименьшими потерями “перетасовать” популяцию через зиму и предшествующие ей возможные неблагоприятные воздействия различной природы

Вторая фаза. Перезимовавшие особи (1ФФГ). Фаза обычно начинается ранней весной следующего года, когда период “консервации” завершается быстрым *ростом* и *созреванием* практически всех особей в течение двух-трех недель, после чего *масса тела* вновь стабилизируется, достигнув дефинитивного для вида значения 24-27 г (рис. 3). Интенсивность *метаболизма*, как и процессов *старения*, сходна с таковым у зверьков **3 ФФГ**, хотя по абсолютному возрасту перезимовавшие животные намного старше. Продолжительность *нахождения в этой фазе* – 120-200 дней. С момента созревания - высоко *стресс-реактивны*. *Поведение* становится агрессивным, выражено доминирование. *Основная функция* – начать цикл обновления популяции, несмотря на неблагоприятные воздействия.

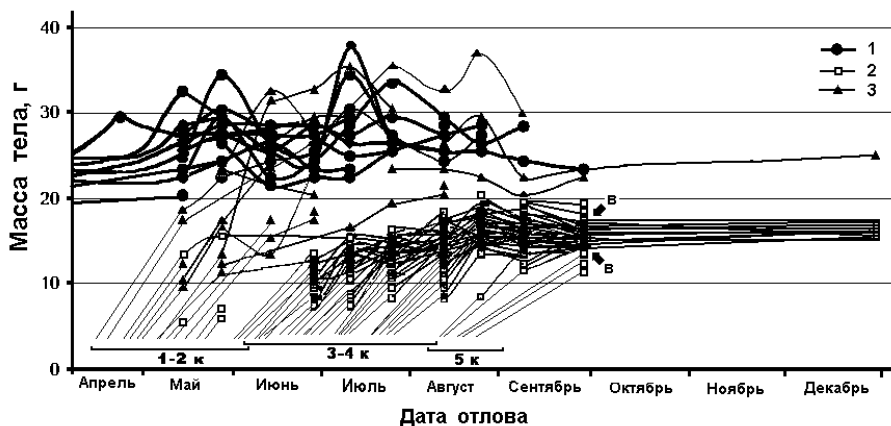


Рис.3. Динамика численности и массы тела рыжих полевок в 1977 г. (индивидуально помеченные животные, площадь облавливаемого участка 1.5 га): 1 – 1ФФГ, 2 – 2ФФГ, 3 – 3ФФГ; В – воровта; 1-5 к – когорты, сроки появления.

4.2-Характеристика двух типов онтогенеза (по некоторым морфобиологическим и иным признакам на уровне трех функциональных группировок. Диапазоны изменчивости приводимых признаков на уровне ФФГ прямо отражают выполняемые группировками функции (рис. 4).

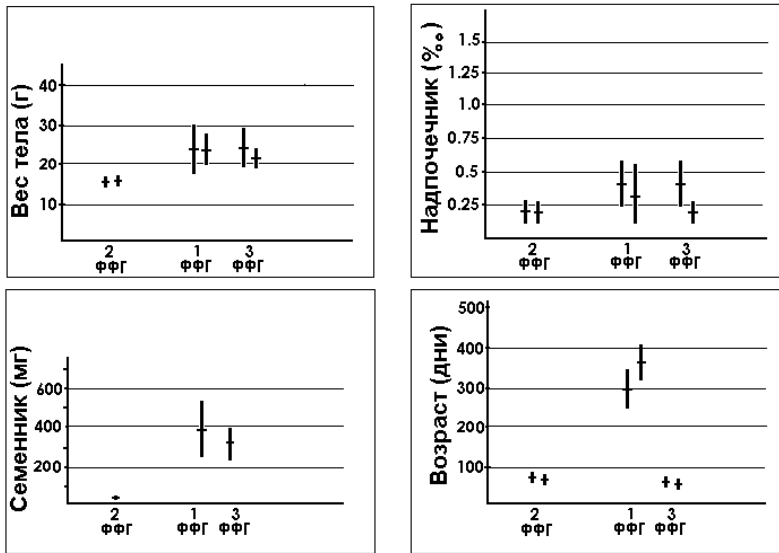


Рис.4. Диапазоны изменчивости (средние значения и StD) некоторых показателей для различных функциональных группировок (слева самки, справа самцы).

Особь **первой и третьей** группировок, несущие в популяции сходную функциональную нагрузку, имеют близкие диапазоны изменчивости признаков, несмотря на значительные отличия в возрасте. Однако они существенно отличаются от таковых у особей **2 ФФГ**. А особи **3 и 2 ФФГ**, имея разные диапазоны изменчивости рассмотренных признаков (соответственно выполняемым функциям), идентичны по возрасту – они выходцы из одних и тех же когорт. Тем самым подтверждается второстепенность значения календарного возраста и главенствующая роль функционального статуса особей. Можно легко представить, какие погрешности привнес бы традиционный анализ выборок. В этом случае особи различных **ФФГ** (два типа онтогенеза) отличные как по происхождению, так и по возрасту, оказались бы в составе одних и тех же анализируемых групп. Разбиение на весовые группы практически мало что меняет. В одну и ту же группу попадают взрослые сеголетки и перезимовавшие, что еще больше огрубляет анализ. Альтернативой использованию весовых групп и сезонных генераций является *учет типов онтогенеза и отдельный анализ выборок на уровне функциональных группировок*, что позволяет работать уже с чистыми выборками со всеми вытекающими отсюда позитивными последствиями.

4.3. Выделение физиологических функциональных группировок на практике. В подглаве излагается детально разработанная для практических целей методология и описаны практические методы выделения физиологических функциональных группировок (Оленев, 1989; 2002).

ГЛАВА 5. ДОЛГОВРЕМЕННЫЙ МОНИТОРИНГ НАСЕЛЕНИЯ ГРЫЗУНОВ В РАЙОНЕ ИССЛЕДОВАНИЙ И ДИНАМИКА НЕКОТОРЫХ ВЕДУЩИХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПАРАМЕТРОВ В СВЕТЕ ФУНКЦИОНАЛЬНО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОДХОДА

5.1. Хронографические изменения видового состава и долговременный мониторинг динамики численности популяций грызунов С 1976 г. по настоящее время отмечено устойчивое численное доминирование рыжей полевки при среднемноголетней относительной численности 21.7 ос/100 л.с. с многолетним максимумом 54.5 ос/100 л.с. Доля остальных видов, за исключением лесной мыши, незначительна (рис.5).

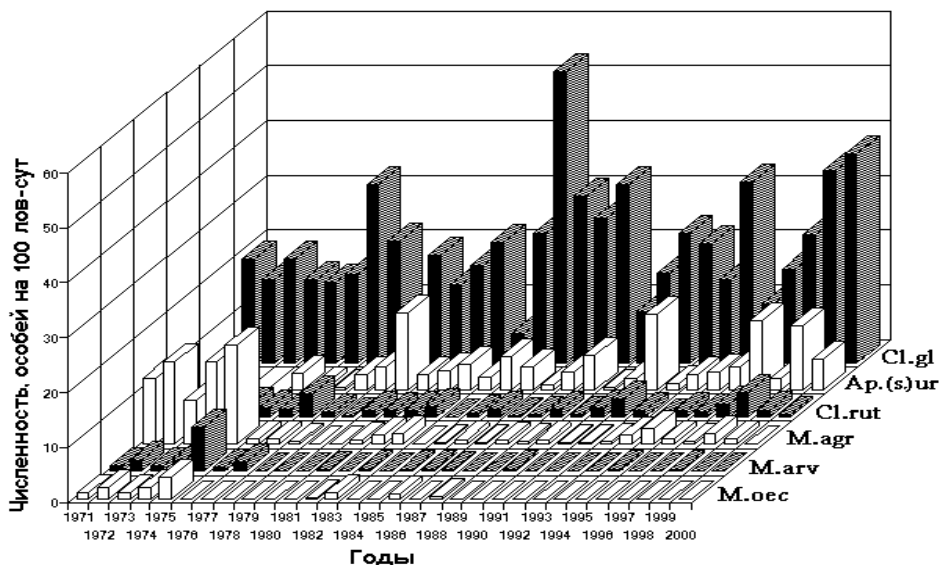


Рис.5. Динамика относительной численности шести видов грызунов (по среднегодовым значениям): Cl. gl - рыжая полевка; Ap. ur - малая лесная мышь; Cl.rut - красная полевка; M. agr - темная полевка; M.arv - обыкновенная полевка; M.oec - полевка-экономка.

5.2. Соотношение типов онтогенеза в природных популяциях грызунов во времени и его связь с динамикой численности. Благодаря длительному (с 1975 г.) и непрерывному периоду наблюдений за конкретной популяцией была прослежена динамика соотношения типов онтогенеза (рис. 6).

Обращает на себя внимание огромный диапазон изменчивости соотношений типов онтогенеза, где представлены практически все возможные варианты от 0 до 93%. Отмечаются временные непродолжительные тренды что, возмож-

но, является отражением однонаправленности изменений факторов внешней среды. Подобная картина отмечена и для других видов.

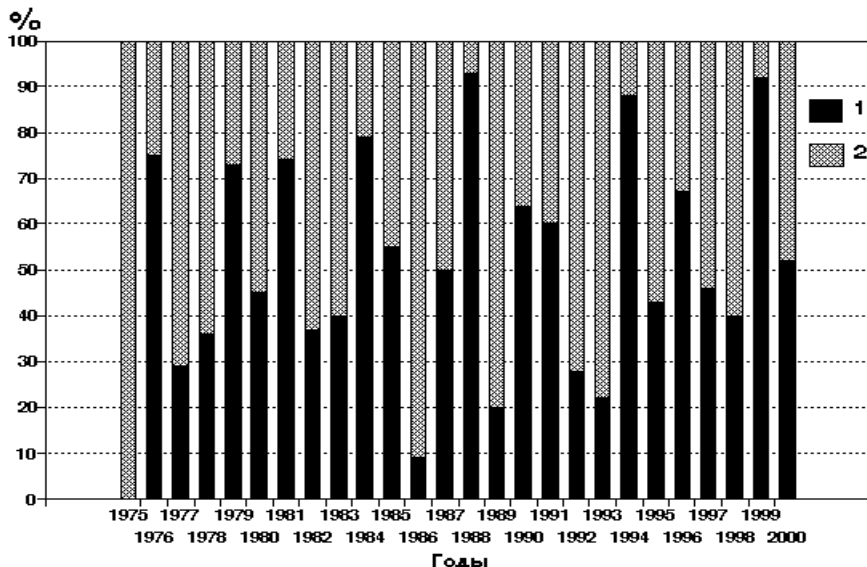


Рис.6. Динамика соотношения типов онтогенеза мышевидных грызунов (на примере рыжей полевки): 1 - I тип онтогенеза; 2 - II тип онтогенеза.

Причины, определяющие соотношение типов онтогенеза. В подавляющем большинстве случаев конкретную причину, установить проблематично. В некоторых случаях, как правило, в экстремальные по определенным параметрам годы, это становится возможным. Например, в 1975 г (сильнейшая засуха) – зарегистрировано полное отсутствие особей I типа онтогенеза, все сеголетки не созрели; 1986 г (в июле-августе отмечена аномально высокая для лесной зоны плотность популяции) – наблюдали раннюю блокировку полового созревания сеголеток, животных I типа онтогенеза менее 10%.

Соотношение типов онтогенеза и численность. Установлена четкая обратная зависимость между долей животных I типа онтогенеза и численностью ($r = -0.692$; $df = 21$; $p = 0.0003$) (рис. 7). Аналогичная закономерность отмечена в популяции лесной мыши (*Apodemus uralensis*) ($r = -0.68$; $p = 0.044$). 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 графика (рис.7), закономерность сохраняется практически при любых значениях численности. Утверждать о прямой детерминации численности преобладанием животных

какого-то типа онтогенеза в качестве основной причины можно лишь с

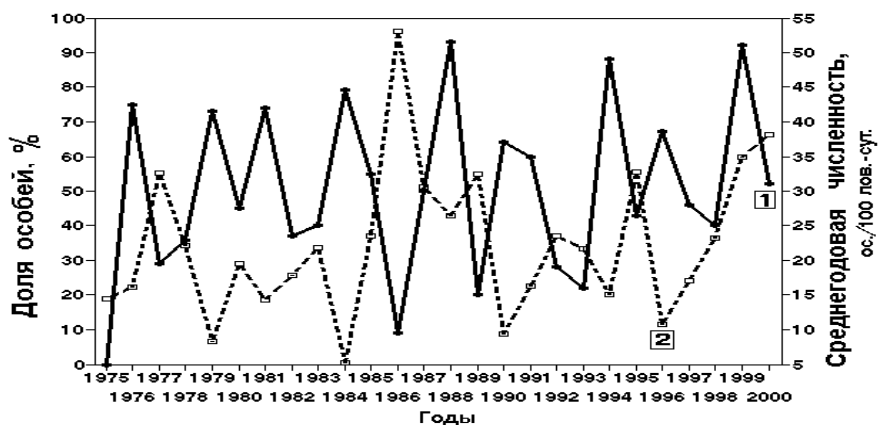


Рис. 7. Доля особей I типа онтогенеза (1) и динамика численности (2) на примере рыжей полевки

известной осторожностью. Корректнее говорить именно о взаимосвязи соотношения типов онтогенеза и численности, хотя сама феноменология, несомненно, заслуживает внимания.

5.3. Тонкая возрастная структура и закономерности ее функционирования в свете популяционно-онтогенетического подхода. Тонкая возрастная структура популяций грызунов – элемент демографической структуры. Под *тонкой возрастной структурой* мы понимаем структуру на уровне внутривидовых единиц надорганизменного уровня, позволяющую проводить детальный анализ внутривидовых событий.

В качестве элементарных структурно-возрастных единиц вполне подходит уровень отдельных когорт. **Группировка перезимовавших (1ФФГ)** в популяциях грызунов часто анализируется исследователями как однородная группа. Однако, по нашим данным, она, являясь второй фазой II типа онтогенеза, характеризуется значительной разнородностью (рис. 8). Основную долю в этой группировке всегда составляют особи 3 и 4 когорт, пятая когорта обычно самая малочисленная, и её представители встречаются в популяции не каждый год. Кроме того, отмечена чрезвычайная разнородность собственно отдельных когорт по происхождению, так как “родителями” любой когорты являются особи сразу из нескольких когорт, относящихся, как правило, к разным поколениям. Степень этой разнородности существенно колеблется по годам.

Благодаря наличию в **1 ФФГ** животных всех поколений предыдущего года рождения, создается возможность передачи генетической информации не только через последовательную смену поколений, но и непосредственно от первого

поколения одного года рождения к первому поколению следующего года – *трансгенерационный путь передачи*. Кроме того, разнородность может повышаться также за счет “возрастного кросса”, (Оленев, 1982).

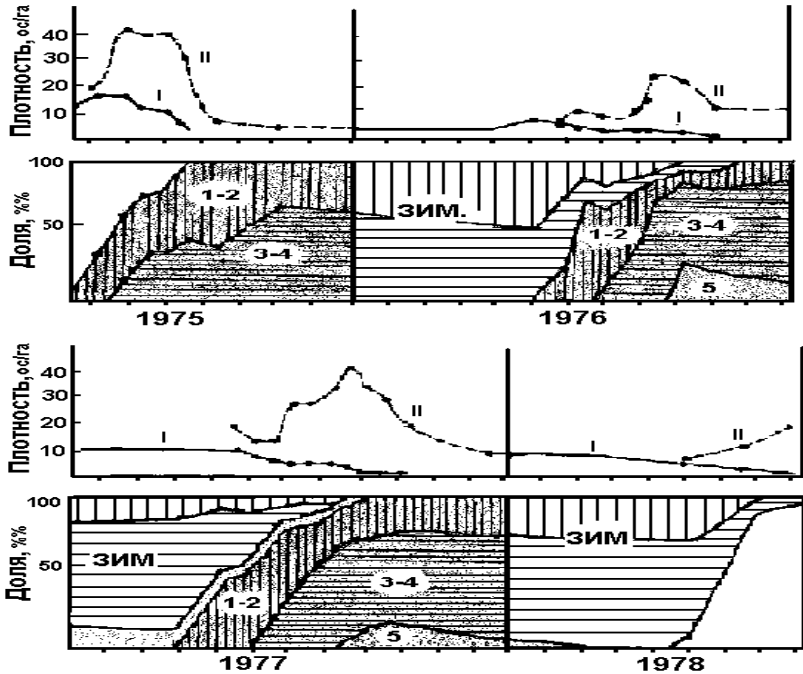


Рис. 8. Динамика численности и сопряженная с ней тонкая возрастная структура популяции рыжей полевки (индивидуальное мечение). 1-5 - когорты, I – только зимовавшие зверьки (1 ФФГ), II – суммарно: зимовавшие (1 ФФГ) и сеголетки (3 и 2 ФФГ).

Разнородность 1 ФФГ, всегда имеющая место, является своеобразным буфером, наличие которого имеет принципиальное значение в экстремальных ситуациях, когда за счет действия неблагоприятных факторов различной природы, в том числе и антропогенной, размножение сеголеток нарушается или отсутствует вовсе. Бивариантность онтогенетического развития является основой для формирования функциональной разнородности популяции, это мощный механизм (резерв) поддержания ее разнокачественности.

5.4. Специфика популяции одного года рождения и ее анализ в свете популяционно-онтогенетического подхода.

Вклад различных типов онтогенеза (по ФФГ) в формирование численности популяции. На примере меченых животных (рис. 9) хорошо видно,

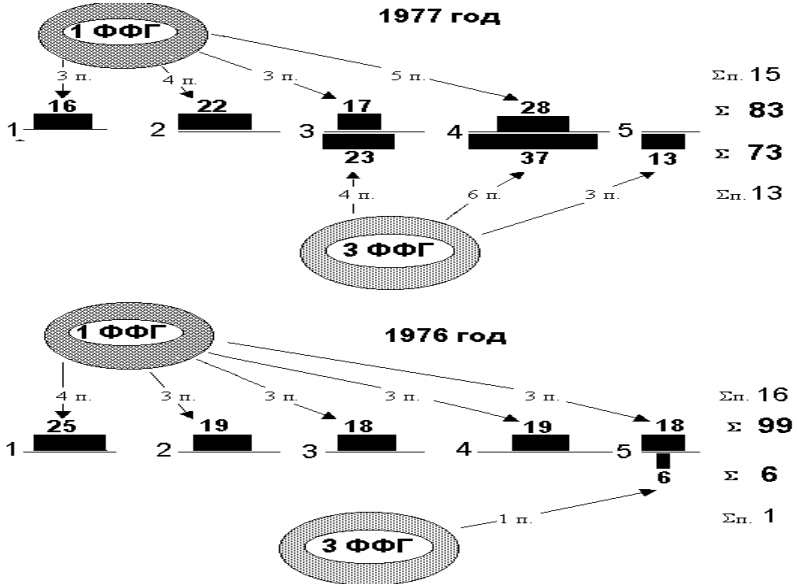


Рис. 9. Вклад различных типов онтогенеза (по ФФГ) в формирование численности популяции. (природная популяция, рыжая полевка, меченые животные, перерасчет на 1 га, расчеты на уровне когорт по количеству рожденных особей.). 1–5 — когорты; число родившихся зверьков; “Σп” — количество пометов; “Σ” — количество родившихся зверьков.

насколько отличным по годам может быть вклад особей разных типов онтогенеза в увеличение численности. Кроме того, отмечена определенная обратная зависимость между продолжительностью размножения этих двух группировок: в год интенсивного размножения особей 1 ФФГ (второй тип онтогенеза, вторая фаза) слабо размножаются сеголетки (3 ФФГ первый тип онтогенеза), и наоборот (Оленев, 1981б).

Мы исходим из предположения, что возрастная структура группировки перезимовавших (1 ФФГ) является следствием воздействия экологических условий предшествующего сезона размножения.

Сформировавшееся в течение сезона размножения соотношение когорт в осенне-зимне-весенний период (рис. 10), несмотря на неизбежную гибель особей, существенно не меняется. Например, в октябре 1975 г. доля двух первых

когорт относительно последних (3 и 4) была 65.98%, к маю 1976 г. стала 48.31%, т. е. существенно не изменилась. Аналогичная картина отмечена и для перезимовок 1976→1977: была 20.88%, стала 20.11% и 1977→1978: от 30.7% до 20.98%. Проверка гипотезы о независимости успеха перезимовки от принадлежности к когорте, которая была проведена на примере трех перезимовок, с использованием точного критерия Фишера (two-tailed), не обнаружила значимых отличий ($p = 1$); для объединенной выборки (три перезимовки вместе) ($p = 0.83$).

Неизбежная гибель особей в этот период происходит при сохранении соотношения когорт, т. е. на уровне когорт не наблюдается избирательной элиминации.

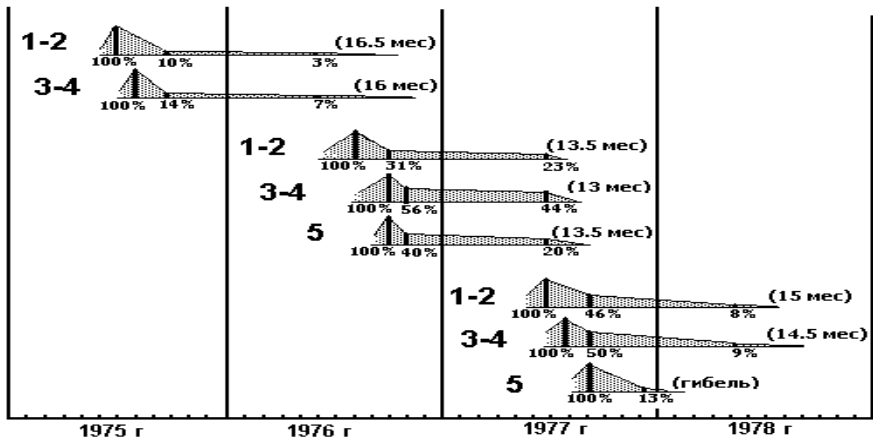


Рис. 10. Динамика возрастной структуры, продолжительность жизни и выживаемость отдельных когорт на примере четырех лет (природная популяция рыжей полевки). 1—5 - когорты; % - доля выживших особей; мес. - продолжительность жизни когорт.

Хронографическая специфичность продолжительности жизни когорт II типа онтогенеза практически не различается, несмотря на разные сроки их рождения (рис. 10). Во-первых, зверьки разного времени рождения элиминируют примерно в одном абсолютном возрасте, но в разные сроки (гибель когорт происходит последовательно, соответственно разнице в сроках их рождения). Во-вторых, продолжительность их жизни весьма заметно различается в разные годы.

Выживаемость (смертность) когорт одного года рождения близка между собой. Межгодовые различия значительны (рис. 10).

Отловы грызунов давилками на контрольных участках и последующий анализ с использованием индекса благополучия - гепатосупраренальный коэф-

фициент (Пузанский, 1974; Корнеев, Карпов, 1978) подтвердили описанные закономерности (Оленев, 1988).

Анализ вышеизложенных материалов позволил сделать заключение о специфичности популяции каждого года рождения. Перенос всей популяционной информации от одного года к следующему осуществляется посредством животных одного - II типа онтогенеза, задача которых перетащить популяцию через зиму с наименьшими численными и структурными потерями. Время рождения, происхождение и абсолютный возраст особей при переживании неблагоприятных условий перезимовок не имеют существенного значения, а определяющую роль играет функциональный статус, принадлежность к типу онтогенеза уходящих в зиму животных (Оленев, 1982; 1991а).

ГЛАВА 6 ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДЕТЕРМИНИРОВАННОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ВОЗМОЖНОСТИ ФУНКЦИОНАЛЬНО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОДХОДА

В этой и последующих главах, в свете функционально-онтогенетического подхода на уровне двух типов онтогенеза мы покажем, что существует четкая функциональная детерминированность многих биологических показателей. Кроме наших работ взаимосвязь ряда параметров с функциональным состоянием животных отмечена в исследованиях других авторов.

6.1. (6.1.1 – 6.1.5) Интерьерные нетрадиционные показатели (на примере анализа феномена гипертрофии селезенки). Селезенка также как и тимус, относится к иммунокомпетентным органам и играет значительную роль в приспособительных реакциях особей (Москвитина и др., 2004). Из-за огромной изменчивости (Ивантер и др., 1985) и полифункциональности этот орган не вошел в число морфофизиологических индикаторов (Шварц и др. 1968). Кроме того, для селезенки отмечено явление гипертрофии (Башенина, 1981), по нашим данным (Оленев, Пасичник 1999) для рыжей полевки масса органа может достигать 3.5 гр (180 %) при норме около 150мг (10%). Аномально высокие значения массы органа, не свойственные любому другому традиционному показателю, позволяют говорить именно о феномене.

Ряд авторов связывают увеличение селезенки и случаи ее гипертрофии с различными инфекциями и глистными инвазиями (Большаков и др., 1965; Бернштейн и др., 1971; Демина и др., 1997; Лохмиллер, Мошкин, 1999; Nevo, Beilis, 1992 и др.). Увеличение селезенки у грызунов, обычно в пределах нормы (10 %), отмечено как реакция на техногенные воздействия (Игнатова, 1998; 2002; Якименко, 1993; Белоусова, Горизонтов и др., 1979 и др.). Все это послужило основанием для проведения работы, целью которой был комплексный экологический анализ феномена гипертрофии селезенки, его взаимосвязь с динамикой ведущих популяционных параметров на основе функционально-онтогенетического подхода (Оленев, Пасичник, 1999; 2003).

Наши результаты показали, что имеет место четкая прямая взаимосвязь между типами онтогенеза и гипертрофией селезенки (рис. 11).

Оказалось, что явление гипертрофии свойственно, в первую очередь, размножающейся части популяции: I тип онтогенеза (сеголетки - **3 ФФГ**) и перерезавшим животным (2 фаза II типа онтогенеза - **1 ФФГ**), то есть животным

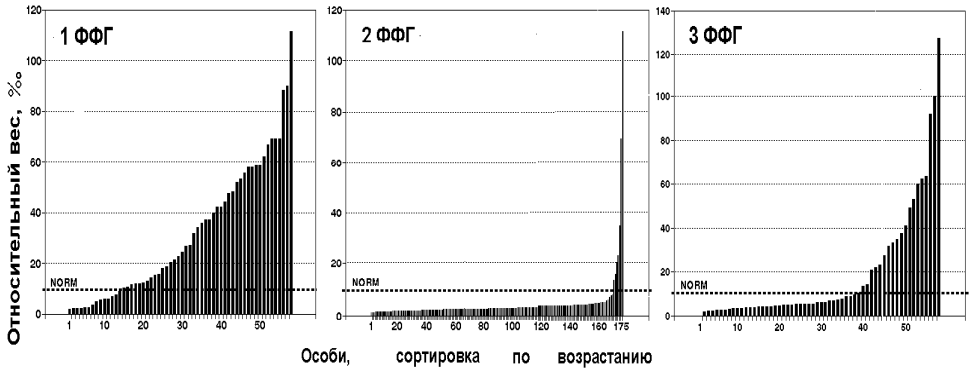


Рис. 11. Распределение индексов селезенки у особей различного функционального состояния (по трем ФФГ).

с высоким уровнем обменных процессов и практически отсутствует у особей I фазы II типа онтогенеза - **2 ФФГ**. Таким образом, к группе риска, в первую очередь, относятся половозрелые сексуально активные особи. Закономерное возрастание доли особей с гипертрофией селезенки в течение сезона размножения происходит независимо от их принадлежности к той или иной возрастной единице (когорте). Определяющим является функциональное состояние особей - принадлежность к тому или иному типу онтогенеза ($Df(2)$; $\chi^2=154.9$; $p < 0.0001$).

Отмечена также обратная взаимосвязь между изменениями численности и долей особей с гипертрофированной селезенкой (рис. 12). В годы падения численности доля особей с гипертрофированной селезенкой возрастает и наоборот ($r = -0.755 \pm 0.277$; $p < 0.05$), что также связано с типами онтогенеза грызунов.

Показана *родоспецифичность феномена* для конкретного региона - наличие гипертрофии селезенки у трех видов лесных полевок и отсутствие такового у серых полевок и мышей.

По исследованным нами параметрам установлено, что феномен гипертрофии проявляется у животных при отсутствии каких-либо отклонений в их жизнедеятельности, то есть явление протекает бессимптомно. По видимому, это свидетельствует об адаптации популяции к действию какого-либо повреждающего фактора (ов), сформировавшейся в процессе длительной коэволюции.



Рис. 12. Связь динамики численности с долей особей с гипертрофированной селезенкой (среднегодовые значения)

Мы пришли к выводу о возможном использовании данного показателя в качестве специфического *экологического маркера* (индикатора состояния окружающей среды), свидетельствующего о наличии в популяции повреждающего фактора. В то же время использование органа в качестве одного из морфофизиологических показателей представляется проблематичным, прежде всего, вследствие его чрезвычайно высокой вариабельности.

При использовании данного органа в различных исследованиях (учитывая гигантский диапазон варьирования показателя), представляется целесообразным *проводить отдельно анализ нормы и гипертрофии* как двух качественно различных состояний.

6.2. (6.2.1.- 6.2.3.) Биохимические показатели (детерминированность изменения электрофоретической картины трансферринов в зависимости от функционального состояния особей) Трансферрины - белки сыворотки крови, выполняющие важную функцию переноса железа, необходимого для синтеза гемоглобина. Полиморфизм трансферринов широко распространен и имеет генетическую природу (Manwell Barker, 1970; Canham, Cameron, 1972). Поэтому трансферрины достаточно часто используются в качестве одного из генетических маркеров при исследовании полиморфизма в природных популяциях животных (Krebs, Myers, 1974). Первоначальной целью нашей работы было исследование полиморфизма трансферринов рыжей полевки, но в процессе работы генетический полиморфизм по трансферринам установлен не был. Однако была обнаружена связь типов трансферрина с функциональным состоянием животных (табл. 2).

Многочисленные, прижизненные взятия микроколичеств крови от одних и тех же меченых индивидуумов позволили обнаружить *обратимые изменения электрофоретической картины типов трансферринов* (за счет изменения кон

Таблица 2. Соотношение электрофоретических типов трансферринов (%) у самок сеголеток различного функционального состояния (по 3 и 2 ФФГ)

Тип трансферрина	I тип онтогенеза (3 ФФГ)	II тип онтогенеза (2 ФФГ)
Tf вида АВ	84.4	8.9
Tf вида В	15.6	91.1

центрации одного из компонентов - А), которые связаны с физиологическим состоянием животных (размножение самок **1** и **3ФФГ**) (Гуляева, Оленев, 1979 а,б). Подобная закономерность была обнаружена и у представителя другого рода - *Microtus gregalis* (Pall.) на фоне генетического полиморфизма по трансферринам.

Можно предположить, что описанное явление выходит за рамки отдельного вида или рода и носит генерализованный характер. Таким образом, наблюдающиеся изменения концентрации трансферрина следует соотносить с физиологическими особенностями, присущими только самкам определенного типа онтогенеза. В работах с применением генетических маркеров обычно используются разовые пробы, но полученные нами данные показывают, что интенсивность зон такого белка, как трансферрин, может существенно меняться и кардинально *искажать картину полиморфизма*, который обычно интерпретируется как генетический. Очевидно, что при электрофоретических исследованиях этих, и, вероятно, других белков, необходимо учитывать принадлежность особей к типу онтогенеза. Применение функционально-онтогенетического подхода позволяет избежать возможных ошибок при работе с генетическими маркерами.

6.3. (6.3.1.- 6.3.4.) Пространственная структура популяций (территориальное распределение в связи с типами онтогенеза особей).

Пространственная структурированность популяций служит основой устойчивого поддержания необходимого уровня внутривидовых (внутрипопуляционных) контактов между особями (Шилов, 1977; 2002; Межжерин и др., 2002).

Принадлежность особей к внутрипопуляционным группировкам, играющим разные роли в интегральном отклике популяции на состояние среды, должна выражаться и в характере использования ими территории (Окулова и др., 1971; Дольник, 1995). На примере рыжей полевки был проведен сравнительный анализ пространственного распределения грызунов (Маклаков, Оленев, Кряжмский, 2004) в связи с их принадлежностью к типам онтогенеза. Материал был собран автором при повторных отловах на стационарном участке мечения с облавливаемой площадью 1.5 га, расположенном на полуострове оз. Большой Ишкуль. Для реконструкции конфигурации и оценки площади участков обитания полевок по координатам их поимок применяли метод гармониче-

ской средней (Dixon, Charman, 1980; Маклаков, Кряжковский, 2002). Для анализа были выбраны четыре контрастных по экологической ситуации года. Динамика размеров участков обитания полевков, принадлежащих к разным типам онтогенеза, приведена (рис. 13).

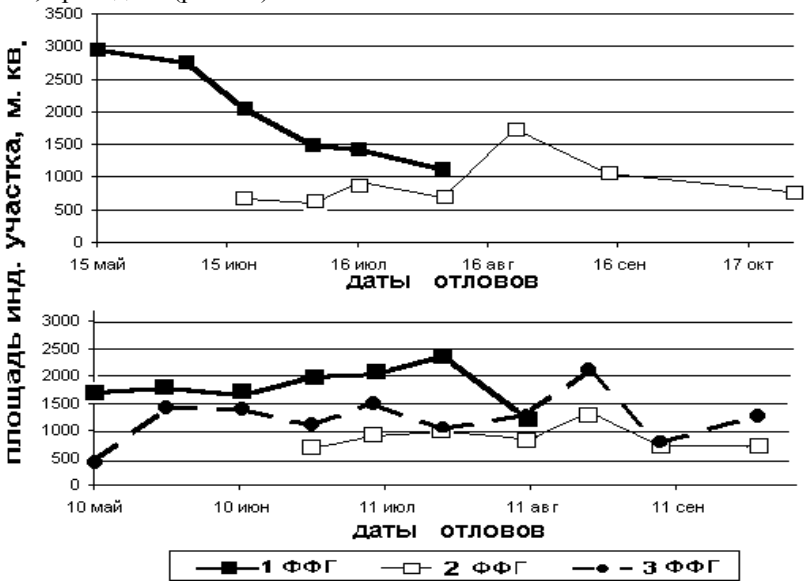


Рис. 13. Два примера динамики площадей индивидуальных участков (вверху – 1975 год, засуха; внизу – 1977 год, пик численности).

Из рисунка видно, что во всех случаях пространственная структура популяции грызунов определяется не возрастом составляющих ее особей, а их функциональным состоянием. Размеры участков перезимовавших особей (1 ФФГ) максимальны и наиболее стабильны в разные годы. Участки размножающихся сеголеток (3 ФФГ) наиболее близки к ним ($p = 0.01$), соответственно их функциональному статусу и достоверно больше, чем у особей 2 ФФГ ($p = 3.1e - 6$). По мере вымирания (1 и 3 ФФГ), особи II типа онтогенеза (2 ФФГ) первыми занимают наиболее подходящие освободившиеся места для перезимовки.

6.4 Возрастные маркеры (функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в определении возраста). В качестве возрастных маркеров, закономерно изменяющихся в онтогенезе, обычно предлагаются следующие: линии склеивания в минерализованных структурах организма (костях, зубах), вес хрусталика глаза, структурированность черепа и степень срастания черепных швов и окостенения эпифизов костей конечностей и т. п. (Клевезаль,

Клейнберг, 1967; Смирнов, 1968; Корнеев, Карпов, 1976; Рыльников, Карасева, 1984; Кирк, 1984; Савинецкая, 1984; Шенброт, 1984; Клевезаль, 1988; Adamczewska –Andrzejewska, 1973 и мн. др.). К сожалению, *эти методы мало-пригодны* для короткоживущих видов, к которым относятся мелкие грызуны.

6.4.1 Возрастные изменения зубов корнезубых полевок. Зубы, как индикатор возраста, рассматривались во многих работах (Кошкина, 1955; Клевезаль, Клейнберг, 1967; Оленев, 1964; 1967; Шварц, 1968; Покровский и др. 1970; Тупилова и др., 1970; Башенина, 1975; Prychodko, 1951; Wasilewski, 1952; Zejda, 1961, 1965; Mazak, 1962; Haitlinger, 1970; Claude, 1970 и др.).

Однако, большинство авторов, предлагающих методы определения абсолютного возраста, указывают на значительное варьирование как скорости возрастных изменений показателей, так и абсолютных значений показателей, которые ими же рекомендуются в качестве индикаторов возраста. Нами был проведен анализ данных около двух десятков авторов. О масштабах противоречий можно судить по приводимым разными исследователями крайним срокам формирования настоящих корней для рыжей полевки: от 2,5 (Prychodko, 1951) до 6 месяцев (Lowe, 1971).

В нашей работе оценка скорости возрастных изменений зубов (ВИЗ) проведена на основе функционального состояния зверьков, связанного с принадлежностью особи к тому или иному типу онтогенеза, (ФФГ).

6.4.2. Методические особенности работы. Массовое индивидуальное мечение давало полные и объективные данные относительно судьбы отдельных зверьков в течение всего периода постнатального развития. Кроме того, на изолированном участке (остров площадью 2.2 га) в период с 1975 – 1987 гг. в результате выпуска грызунов (рыжая полевка) с точно известными датами рождения был создан *банк эталонных животных*. Во время регулярных ежемесячных отловов у всех зверьков регистрировали функциональное состояние с последующим расчетом времени нахождения каждого в конкретной функциональной группировке. В итоге, при необходимости мы могли изымать животных нужного нам возраста и типа онтогенеза в качестве эталонных.

6.4.3. Функционально-онтогенетический подход, возрастные изменения зубов (немеченые животные, природная популяция). На примере выборки 1977 г. (в другие годы картина в целом была аналогичной) видно, что линии, отражающие переходы из класса в класс по мере ВИЗ, соответствуют функциональному статусу животных (рис. 14). Скорость ВИЗ у полевок, принадлежащих к I типу онтогенеза (**3 ФФГ**), оказалась существенно (почти в два раза) выше, чем у особей **2 ФФГ**, принадлежащих ко II типу онтогенеза. По определению, эти группировки существенно отличаются по многим параметрам и выполняют в популяции различные функции. Таким образом, выявляется четкая *связь скорости ВИЗ с функциональным состоянием животных*; более того, скорость ВИЗ, как и многие другие показатели, функционально детерминирована (Оленев, 1989). Появилась возможность проанализировать причины

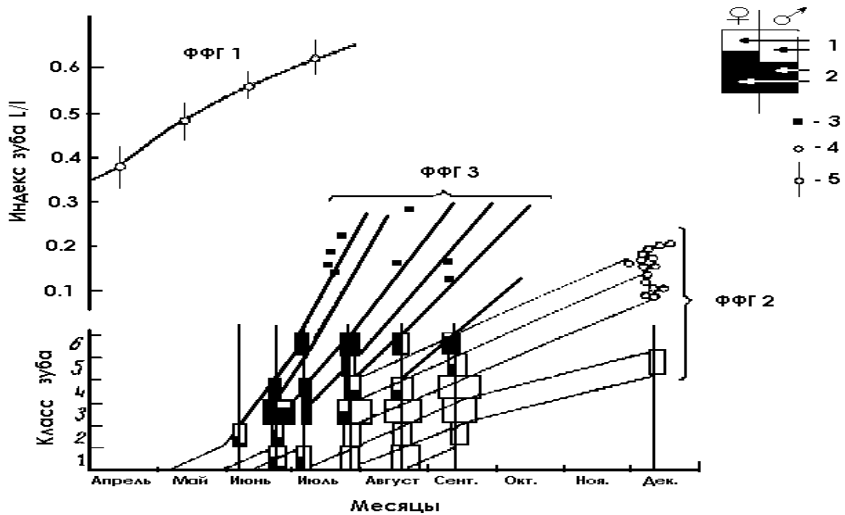


Рис. 14. Динамика возрастных изменений зубов рыжей полевки с учетом типов онтогенеза животных (на примере выборки 1977 года)

Обозначения: **ФФГ 1**, **ФФГ 2** и **ФФГ 3** – функциональные группировки соответствующие двум типам онтогенеза. **1** – доля неполовозрелых сеголеток (2 ФФГ) в данном классе; **2** – доля половозрелых сеголеток (3 ФФГ) в данном классе; **3** – значения индексов зуба половозрелых сеголеток (3 ФФГ); **4** – значения индексов зуба неполовозрелых сеголеток (2 ФФГ); **5** – средние значения индексов зуба перезимовавших (1 ФФГ). **Полужирные** линии соответствуют возрастным изменениям зубов (переходам от класса к классу) половозрелых сеголеток (3 ФФГ). **Тонкие** линии – то же для неполовозрелых сеголеток (2 ФФГ).

расхождения многочисленных литературных данных по скорости ВИЗ с точки зрения функционально-онтогенетического подхода. Ранее исследователи не учитывали специфику скорости ВИЗ животных разного функционального статуса, доли которых в анализируемых выборках были различны. Важно то, что сами минимальные и максимальные значения скорости ВИЗ разных авторов практически совпали с нашими данными для особей разных типов онтогенеза.

Установленные закономерности мы использовали для усовершенствования методов определения возраста. Для анализа степеней ВИЗ нами была предложена шкала возрастных классов (рис. 15), основанная на закономерных изменениях рисунка торцевой поверхности M^2 , скрытой в челюстной альвеоле (с 1 по 6 класс), а в дальнейшем – по индексу корня (7 класс).

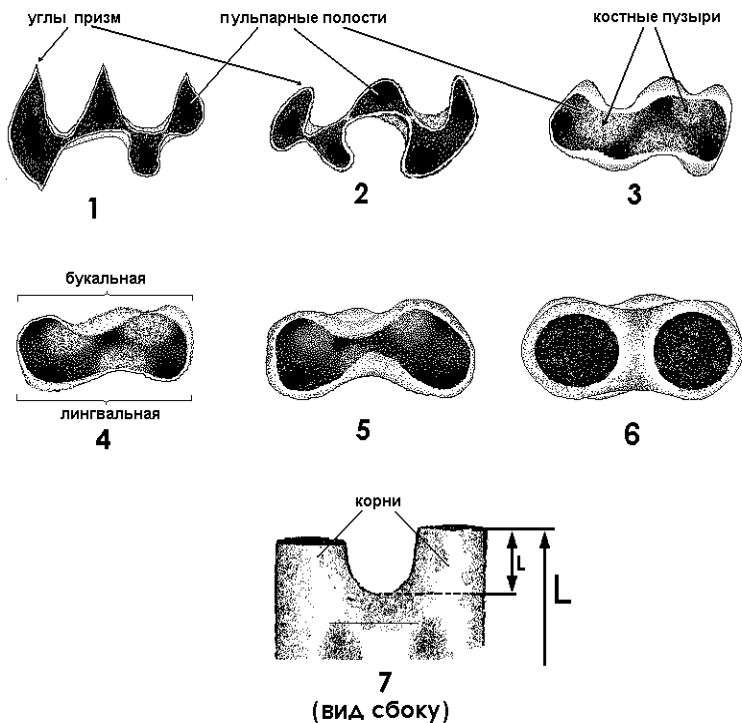


Рис. 15. *Возрастные классы зубов рыжей полевки, выделяемые по рисунку торцевой (корневой) поверхности M^2 верхней челюсти*

6.4.4. Возможности определения возраста по степени ВИЗ (эталонные животные, природная популяция). В итоге, на основе функционально-онтогенетического подхода были детально установлены закономерности функционирования возрастных маркеров корнезубных полевок, устранены причины бытующих трудностей, что позволило существенно, практически в два раза повысить точность определения абсолютного возраста полевок (Оленев, 1983; 1989). Точно датированный материал, полученный на меченых эталонных животных из природы, позволил показать достижимую на практике точность при определении возраста особей.

В общем виде ВИЗ для разных типов онтогенеза (по ФФГ) выглядят как вилка (рис. 16). Расхождение скорости ВИЗ начинает проявляться в возрасте 30-40 дней. Для рыжей полевки мы имели возможность представить опорные значения ВИЗ для узловых моментов онтогенеза и увязать их с некоторыми биологическими характеристиками.

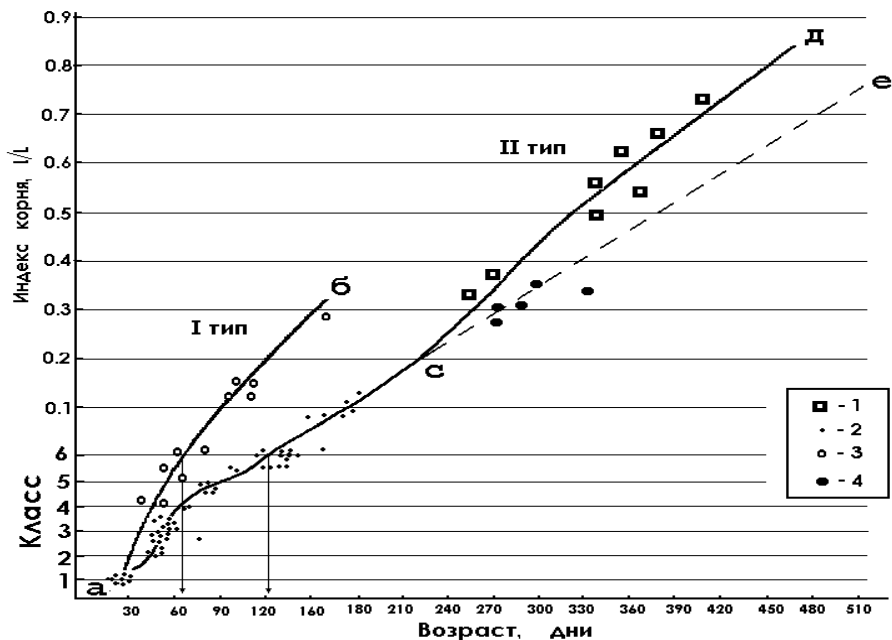


Рис.16. Динамика возрастных изменений зубов рыжей полевки разных типов онтогенеза, природная популяция, меченые только «эталонные» животные. Обозначения точек: 1 – 1 ФФГ; 2 – 2 ФФГ; 3 – 3 ФФГ; 4 – 1 ФФГ (еще не созревшие, до весеннего скачка роста). Обозначения линий: «аб» – 3 ФФГ, I тип онтогенеза; «ас» – 2 ФФГ, 1 фаза II типа онтогенеза; «сд» – 1 ФФГ, 2 фаза II типа онтогенеза; «се» – для расчета физиологического возраста 1 ФФГ.

6.4.5. Опорные показатели динамики ВИЗ рыжей полевки (природная популяция).

I тип онтогенеза - 3 ФФГ (размножающиеся сеголетки), на рисунке линия «аб». Средний возраст начала созревания около 30 дней. Продолжительность жизни 140 дней (индекс корня 0.2), максимально зарегистрированная 160 дней (индекс корня 0.27). Средняя удельная скорость ВИЗ для особей 3 ФФГ составляет 0.003 в сутки, или 0.09 в месяц.

II тип онтогенеза, 1 фаза - 2 ФФГ (неразмножающиеся сеголетки), линия «ас». Средняя продолжительность жизни (считая и пребывание в группировке перезимовавших – 1 ФФГ) - 390 дней; максимально зарегистрированная – 420 дней (индекс корня 0.7). Средняя удельная скорость ВИЗ - 0.0017 в сутки и 0.05 в месяц, вероятно, это минимальная для вида величина.

II тип онтогенеза, 2 фаза - 1 ФФГ (перезимовавшие), линия “сд”. Средняя скорость ВИЗ, начиная со времени весеннего скачка роста, идентична 3 ФФГ. Это максимальная, отмеченная нами для данного вида, скорость ВИЗ.

Кроме того, Н.Е.Колчевой (1992), использующей в качестве возрастного маркера стертость бугорков коренных зубов лесной мыши (*Apodemus uralensis*), была показана та же закономерность – функциональная детерминированность возрастных изменений зубных маркеров. Это позволило значимо повысить точность определения возраста мышей. Есть все основания целесообразности применения функционально-онтогенетического подхода при использовании иных возрастных маркеров цикломорфных грызунов.

Изучение нами (Оленев, 1989) закономерностей ВИЗ тех же видов грызунов из лабораторных колоний показало неправомочность прямой экстраполяции данных с животных лабораторного разведения на животных из природных популяций. Это также одна из причин противоречивости литературных данных.

6.4.6. В подглаве излагаются опорные показатели ВИЗ для животных из лабораторной колонии.

6.4.7. – 6.4.8. Календарный (абсолютный) и физиологический (биологический) возраст в свете функционально-онтогенетического подхода. Использование функционально-онтогенетического подхода при определении возраста позволяет *определять не только абсолютный (календарный) возраст, но и физиологический*. Например, календарный возраст при индексе зубного корня - 0.2 для особей I типа онтогенеза (**3 ФФГ**) равен 130 дням; для особей II типа онтогенеза (**2 ФФГ**) - 240 дням. Физиологический же возраст этих животных почти одинаков – 230 и 240 дней, то есть животные, во многом имеют одинаковые возрастные изменения организма. Это позволило существенно снизить неизбежные при работе с возрастными маркерами ошибки, практически в два раза *повысить точность*, на четкой и логичной методической основе проводить анализ, а также выработать алгоритм для изучения случаев подснежного размножения. Сравнительный анализ *скорости ВИЗ для особей из различных когорт* не выявил различий. Определяющим скорость ВИЗ здесь, как и в случае с другими показателями, является функциональное состояние особей, принадлежность к типу онтогенетического развития.

В настоящей главе на трех примерах мы показали взаимосвязь между типами онтогенеза и функционированием биологических показателей, отметили их функциональную детерминированность. Во всех случаях учет функционального состояния особей позволяет существенно повысить качество проводимого исследования.

ГЛАВА 7 РЕАКЦИЯ ОРГАНИЗМОВ И ПОПУЛЯЦИЙ НА ДЕЙСТВИЕ ПОВРЕЖДАЮЩИХ ФАКТОРОВ В СВЕТЕ ФУНКЦИОНАЛЬНО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОДХОДА

7.1. Анализ действия повреждающих факторов антропогенной природы с учетом типов онтогенеза особей.

7.1.1. Тяжелые металлы. Зависимость между содержанием токсического элемента в растительности и долей пораженных животных в популяции рассмотрена на примере загрязнения природной среды ртутью и свинцом (Безель, Оленев, 1989).

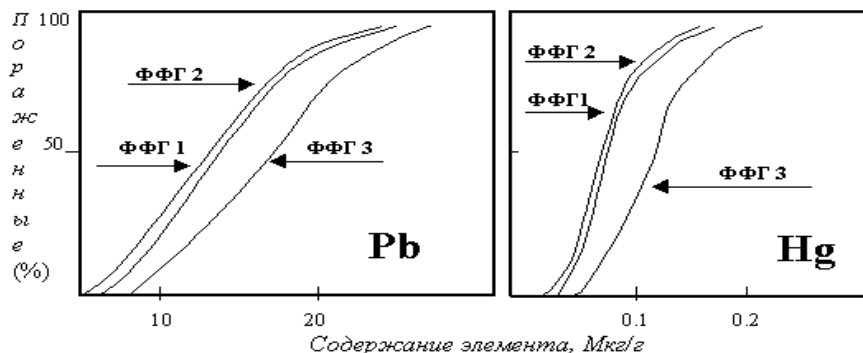


Рис. 17. Зависимость доли (%) "пораженных" зверьков от содержания в растительности свинца и ртути с учетом их принадлежности к различным ФФГ.

На рисунке 17 показаны различия "пораженных" зверьков в популяции грызунов на уровне функциональных группировок, относящихся к различным типам онтогенеза. С одной стороны, низкий уровень обменных процессов, свойственный особям II типа онтогенеза (1 фаза, **2ФФГ**), сдерживает скорость накопления токсических загрязнителей, но в то же время эти особи контактируют с загрязнителем длительное время (продолжительность их жизни 13 – 14 месяцев). Кроме того, на второй фазе этого типа онтогенеза (**1ФФГ**) обменные процессы одновременно с созреванием особей резко активизируются. С другой стороны, высокий уровень обменных процессов, свойственный особям I типа онтогенеза (**3ФФГ**), активизирует скорость накопления загрязнителей, но в то же время это нивелируется кратким временем контакта с ним (продолжительность их жизни 3 – 4 месяца).

Таким образом, в условиях антропогенной пессимизации среды устойчивость популяции во времени достигается за счет процессов интенсификации. Преимущество получают особи I типа онтогенеза.

7.1.2. Острое ионизирующее излучение (функциональная детерминированность радиорезистентности мелких млекопитающих).

В данном разделе, используя функционально-онтогенетический подход, рассмотрен отклик животных разных типов онтогенеза на действие острого ионизирующего излучения (радиобиологический эксперимент) как фактора антропогенной природы (Григоркина, Оленев, 1987; 1996; 2004; Оленев, Григоркина, 1998). Радиорезистентность рыжих полевок **2 ФФГ** (II тип онтогенеза) и **3 ФФГ** (I тип онтогенеза) из природной популяции оценивали по интегральному показателю – средней полулетальной дозе ($LD_{50/30}$), рассчитанной пробит-методом по общепринятой экспериментальной методике после острого тотального облучения животных на γ -излучателе ^{137}Cs ИГУР-1, а также по реакции системы гемопозза, как одной из радиочувствительных систем организма.

Установлено, что особи **2 ФФГ** являются достоверно более радиорезистентными ($LD_{50/30} = 13.2 \pm 0.1$ Гр) по сравнению с полевками **3 ФФГ** ($LD_{50/30} = 12.7 \pm 0.2$ Гр, $p < 0.05$) (рис. 18). Кроме того, при одной и той же дозе (12.7 Гр)

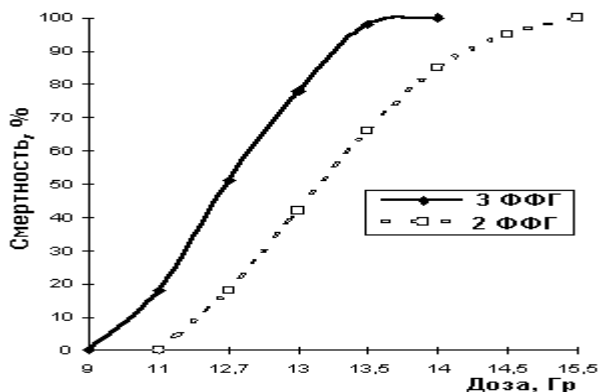


Рис. 18. Зависимость смертности полевок разного функционального статуса от дозы острого тотального гамма облучения

показатель *смертности* размножающихся в год рождения сеголеток (**3 ФФГ** - 53,7%) почти в 3 раза превысил таковой у неразмножающихся сеголеток (**2 ФФГ** - 17,6%). Сравнительный анализ *средней продолжительности жизни* животных с момента облучения в течение заданного срока наблюдения, как критерий оценки радиационного воздействия (Лучник, 1957), выявил также значимые различия между исследуемыми группировками. Изучение количественных *показателей гемопозитической системы* (крови и костного мозга) показало существенные различия в ее реакции на острое облучение животных **2 ФФГ** и **3 ФФГ** как по глубине падения, так темпам и полноте восстановления.

Таким образом, особи одного абсолютного возраста, но разного функционального статуса, достоверно различаются по комплексу радиобиологических

характеристик при одних и тех же дозовых нагрузках. Все это приводит нас к заключению, что большая радиорезистентность свойственна неразмножающейся в год рождения части популяции (II тип онтогенеза). Общее повреждающее действие радиации на популяцию определяется различиями в радиочувствительности слагающих ее внутривидовых группировок. Поскольку соотношение особей разных типов онтогенеза существенно отличается как по сезонам, так и по годам, разным будет и общее повреждающее воздействие на популяцию. В природных популяциях это может влиять на соотношение размножающейся и неразмножающейся частей популяции и, в итоге, на ее численность. Представляется уместным применение функционально-онтогенетического подхода в практике радиоэкологических исследований. Это позволит существенно уменьшить погрешности и обеспечит более точную методологическую основу при оценке последствий радиационного воздействия.

7.2. Анализ действия повреждающих факторов естественной природы

Для исследователя всегда наиболее интересны реакции популяции на всех уровнях ее интеграции именно в критические периоды ее жизни. Показано, что экстремальные воздействия являются тем контрастным фоном (Глотов, 1983; Glotov, 1992), на котором могут ярко проявляться адаптивные изменения на организменном и популяционном уровнях.

7.2.1. Зимние условия. Зима это прежде всего сочетание низких температур и ухудшения кормовой базы. О реакциях грызунов на зимние условия достаточно хорошо известно. Анализ как собственных, так и литературных данных позволяет утверждать, что у всех зимующих особей происходит резкое торможение роста и развития (Оленев, Покровский, Оленев, 1979, 1980). Это также хорошо иллюстрируется нашими данными по низкой скорости возрастных изменений зубов в этот период (Оленев, 1989). Биологический смысл этих явлений, которые называются "консервацией молодости", вполне понятен. Задача зимующих особей - сохранить популяцию до весны с наименьшими затратами. Все это, в конечном итоге, способствует сохранению вида в целом.

7.2.2. Засуха. Анализу влияния засух посвящено много исследований (Поляков, 1954; 1969; Гладкина, Мейер, 1963; Ливчак, 1970; Лидикер, 1974; Toylog, Green, 1976; и др.). Мы сами имели возможность, на основе функционально-онтогенетического подхода, проанализировать воздействие сильнейшей для Уральского региона засухи 1975 г. на популяции мышевидных грызунов - типичных видов лесной зоны (Оленев, 1981). Следствием засухи были значительные нарушения популяционных процессов, включая репродукцию, приведшие к образованию нетипичной возрастной структуры.

Эти данные практически полностью совпали с теми, что мы наблюдаем из года в год у зимующих особей (**2ФФГ** → **1ФФГ**). В неблагоприятных условиях засухи, так же как и в условиях зимы, адаптация животных происходила за счет одних и тех же процессов (табл. 3), характерным признаком которых является максимальное снижение энергозатрат (за счет прекращения роста, блокировки

Таблица 3. *Некоторые показатели, характеризующие однотипность реакции популяции рыжей полевки на различные условия среды (сеголетки): F – самки, M – самцы; жирным выделены наиболее информативные значения).*

При- знак	П о л	I тип онтогенеза (одна фаза)			II тип онтогенеза (1-я фаза)					
		Обычный год			Экстремальный год (засуха)			Обычный год		
		Лето (июнь-июль)			Лето (июнь-июль)			Зима (окт.-дек.)		
		X	N	St D	x	N	St D	X	N	StD
Вес тела, г	F	25.33	90	4.98	16.64	34	1.57	15.43	60	1.5
	M	19.55	125	2.63	16.46	30	1.19	16.38	106	1.96
н/поч%о	F	0.43	89	0.14	0.15	33	0.04	0.18	59	0.03
	M	0.20	120	0.04	0.17	29	0.03	0.18	100	0.03
Тимус, %о	F	1.14	72	0.88	1.88	32	0.86	0.93	60	1.35
	M	1.01	123	0.93	1.72	28	0.88	0.84	106	1.24
Печень %о	F	72.29	80	12.5	59.91	23	7.83	62.40	48	10.5
	M	67.17	112	11.6	60.47	23	9.58	65.87	93	10.6
Сем-к, мг		318	124	87.8	6.19	29	2.56	8.74	104	6.98
Матка		Утолщена, эмбрионы, плацентарные пятна			Нитевидная			Нитевидная		
Раз- мно- жение		Значительная доля размножающихся особей – 3ФФГ			Отсутствует. Блокировка полового созревания Все сеголетки – толь- ко 2ФФГ			Отсутствует. Неразмножающиеся сеголетки - 2ФФГ		

полового созревания и снижения обмена). Все сеголетки (100%) пошли по одному, II типу онтогенеза, а особи I типа отсутствовали вовсе. Задача популяции свелась к сохранению уже появившегося выжившего молодняка, а не к увеличению численности за счет размножения сеголеток.

7.2.3. Высокая плотность. Динамика плодовитости и смертности, зависящая от плотности популяции, описана на примерах представителей самых разных таксонов. Роль плотности в блокировке полового созревания показана в природе и экспериментах (Шилов, 2002; Wynne-Edwards, 1962). Имеются данные о *торможении роста и размножения молодняка на фоне увеличения плот-*

ности популяции полевки экономки (Шилов и др., 1977), водяной полевки (Мошкин и др., 1984).

В условиях высокой плотности, так же как и в условиях зимы и засухи, адаптация животных происходила за счет одних и тех же процессов, характерным признаком которых является максимальное снижение энергозатрат и, как следствие, реализации только одного II типа онтогенеза. Задача популяции свелась к сохранению уже появившегося молодняка, а не к увеличению численности за счет размножения сеголеток.

7.3. Анализ адаптивной реакции популяции на действия повреждающих факторов с учетом их природы и специфики. Нетрудно заметить существенную разницу в реакциях популяций на *экстремальные воздействия естественной природы*, как правило, краткие по времени (обычно сезон) периоды, когда преимущество получают особи II типа онтогенеза, со свойственной им минимизацией процессов жизнедеятельности и реакции популяций на неблагоприятные воздействия *антропогенной природы*, обычно длительные по времени, – преимущество получают особи I типа онтогенеза, со свойственной им высокой активностью процессов жизнедеятельности.

Во всех рассмотренных нами случаях отмечено преобладание одного из типов онтогенеза. Однако, в случае *острого, кратковременного* (обычно в течение сезона) *неблагоприятного специфического воздействия среды, как естественной, так и антропогенной природы* – реакция однотипна, происходит невключение I типа онтогенеза, а преобладают особи II типа. Это позволило нам сделать обобщение относительно единой универсальной адаптивной реакции популяции.

ГЛАВА 8. ГЕНЕРАЛИЗОВАННОСТЬ ОТВЕТНОЙ РЕАКЦИИ ПОПУЛЯЦИИ НА ДЕЙСТВИЕ ПОВРЕЖДАЮЩИХ ФАКТОРОВ, АНАЛОГИЯ С АДАПТАЦИОННЫМ СИНДРОМОМ Г. СЕЛЬЕ.

Имеющиеся у нас материалы позволяют оценить роль функциональной структурированности популяций (наличие двух типов онтогенеза) в процессе формирования единой интегрированной адаптивной реакции в ответ на специфические неблагоприятные воздействия среды. Ответные реакции популяции на длительные по времени воздействия имеют свою специфику (см. раздел 7.3.) и здесь не рассматриваются.

8.1. Формирование единой адаптивной реакции. Неспецифическая адаптивная реакция, которой популяция отвечает на нерегулярные экстремальные, неблагоприятные воздействия естественной (засуха и высокая плотность) и некоторые факторы антропогенной природы (ионизирующая радиация - острое облучение), принципиально не отличается от приспособлений, выработанных эволюционно (исторически) в ответ на регулярно повторяющиеся (при-

вычные) неблагоприятные воздействия (в нашем случае - осенне-зимне-весенние условия). Другими словами, происходит "несвоевременный запуск" такого механизма сохранения, который исторически свойственен виду (популяции) в качестве реакции на регулярные изменения среды. Этот механизм соответствует II типу онтогенеза. Мы попытались представить это, как экологическую закономерность (рис. 19).

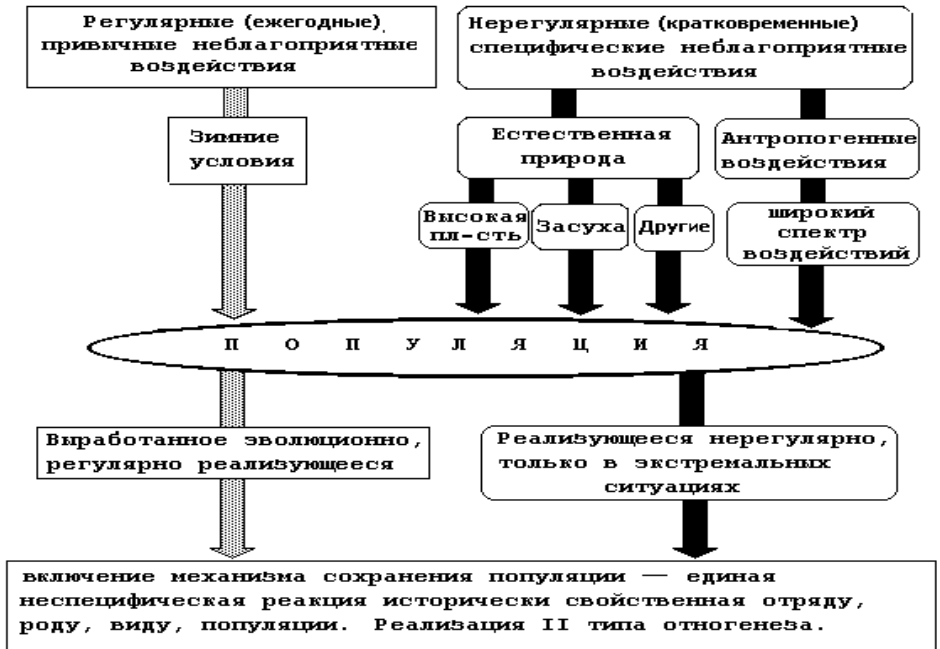


Рис. 19. Схема механизма единой адаптивной неспецифической реакции популяции в ответ на неблагоприятные кратковременные специфические воздействия среды.

В целом, суть этой экологической закономерности (неспецифической реакции) заключается в избегании, ускользании особи (популяции) от повреждающего воздействия. Справедливость данной закономерности, вероятно, выходит за рамки характерные для цикломорфных млекопитающих голарктики, обитающих в условиях с выраженной сменой летних и зимних условий. Из литературных данных, (Leirs, Stuyck, Verhagen, 1990) известно, что в различных экосистемах с регулярно повторяющимися неблагоприятными (привычными) воздействиями, такими как периоды муссонных дождей (тропические леса), наиболее засушливые и жаркие периоды (аридные зоны), мелким животным свойственны адаптивные особенности, приводящие к минимизации некоторых

процессов метаболизма (оцепенение, гибернация). Например, это свойственно представителям подсемейства *Perognatinae (Heteromyidae)*, обитающим в Мексике и на западе Северной Америки (Bartholomew, Mac Millen, 1961; Gambino, Lindberg, 1964).

8.2 Аналогия единой интегрированной адаптивной реакции популяции с общим адаптационным синдромом. Стресс и общий адаптационный синдром (Селье, 1960) объективно описан на организменном уровне. Стресс сводится к тому, что при широком спектре повреждающих воздействий в организме возникают однотипные изменения, направленные на преодоление действия этих факторов путем адаптации организма к предъявленным требованиям. Возникающая при этом совокупность изменений (генерализованная неспецифическая реакция мобилизации внутренних резервов организма) называется адаптационным синдромом.

В нашем случае *на популяционном уровне рассматривается не собственно стресс, но его аналогия в свете механизма интегрированного адаптивного ответа*. На действие неблагоприятных специфических факторов различной природы популяция отвечает одинаковой неспецифической адаптивной реакцией, которая подобно стрессу или воспалительной реакции, не имеет жесткой причинной связи. Ещё до того, как уровень неблагоприятного сдвига одного или нескольких внешних факторов достигнет критического значения, включается унифицированный механизм неспецифической адаптивной реакции. В итоге, формируется новый функциональный состав популяции, более благоприятный для её выживания в сложившейся ситуации.

Значение структурированности популяции грызунов по типам онтогенетического развития трудно переоценить. Результаты настоящего исследования подтверждают вывод о том, что единый адаптивный ответ популяции на широкий спектр воздействий, в том числе и повреждающих антропогенной природы, зависит не только от характера и силы этого воздействия, но преломляется через функциональную структурированность популяции (в данном случае через специфику двух альтернативных путей онтогенетического развития грызунов). Впервые это положение было обосновано и высказано автором (Оленев, 1981), а впоследствии подтверждено экспериментальными и натурными исследованиями поражающего действия различных факторов естественной и антропогенной природы (Маслов, 1988; Мошкин, 1989; Лукьянова, 1990; Безель и др., 1994; Безель, 2000 и др.).

Как было показано выше, популяция, сталкиваясь с неблагоприятным кратковременным воздействием, реагирует на него снижением количества особей I типа онтогенеза (**ЗФФГ**) - наиболее чувствительных при подобного рода воздействиях, соответственно увеличивается доля особей II типа онтогенеза (**2ФФГ**) - более резистентных (Оленев, 1981).

Если эти структурные изменения - увеличение доли резистентных особей - считать преадаптивными, логично предположить, что в случае воздействия (на-

ложения) в это время другого повреждающего фактора - суммарный повреждающий эффект может быть существенно ниже.

ГЛАВА 9. НЕСПЕЦИФИЧЕСКИЙ ТРИГГЕР-МЕХАНИЗМ ДВУХ ТИПОВ ОНТОГЕНЕЗА ЦИКЛОМОРФНЫХ ГРЫЗУНОВ

9.1. В подглаве обсуждается состояние проблемы о механизмах и причинах расхождения особей по двум альтернативным путям онтогенетического развития.

9.2. Предложенный нами механизм. В свое время, (Оленев, 1987) мы пришли к выводу, что существует некий неспецифический триггер-механизм переключения роста и развития, срабатывающий при определенных действиях абиотических и биотических факторов. Возможно, корректнее говорить о невключении II типа онтогенеза – вариант, когда «по умолчанию» может реализоваться только I тип онтогенеза. Предложенный триггер-механизм (рис. 20) логически базируется на основных представлениях функционально-онтогенетического подхода, согласно которому развитие особей может идти по одному из двух альтернативных путей онтогенеза.

Насколько генетически детерминированы и детерминированы ли вообще типы онтогенеза, то есть, предопределено ли заранее, по какому альтернативному пути пойдет развитие конкретной особи? Мы попытались косвенными методами, не проводя чисто генетического анализа, определить порядок генетических различий между выборками, состоящими из особей различных типов онтогенеза. Одним из способов решения этой проблемы является фенетический подход, обоснованный в работах (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Захаров, 1982; Яблоков, Ларина, 1985 и др.). Надо отметить, что результаты, получаемые методами популяционной морфологии, крайне трудно использовать для точного эволюционно-генетического изучения популяций в связи со значительной полигенностью и низкой наследуемостью большинства размерно-весовых характеристик (Яблоков, Юсуфов, 1998). Собственно же генетическое исследование природных популяций все еще остается трудно осуществимой задачей. Мы использовали два метода: фенетический анализ по комплексу неметрических признаков скелета (Berry, 1963; Berry, Searle, 1963; Васильев, 1984) и многомерный морфометрический анализ с применением генетического мандибулярного теста (Festing, 1972; Thorpe et al., 1982), применение которых, на наш взгляд, было целесообразно и для анализа внутривидовых группировок, отражающих два типа онтогенеза.

9.3. В подглаве описаны выборки для анализа и методы дифференциации природных популяций.

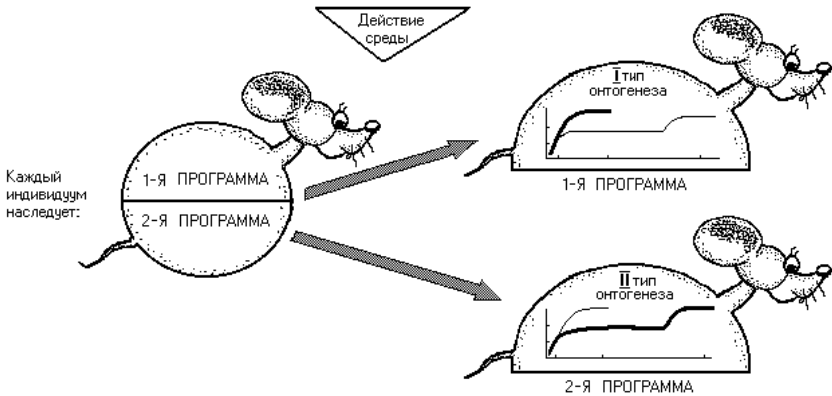


Рис. 20. Схема формирования (триггер-механизм) двух альтернативных путей онтогенетического развития цикломорфных грызунов (генетический аспект).

9.4. – 9.6. Анализ. Феногенетический анализ позволяет дать косвенную оценку порядка генетических различий между выборками на основе определения фенетических дистанций. Результаты феногенетического анализа внутривидовых группировок (табл. 4) по комплексу неметрических пороговых признаков позволяют говорить об относительной генетической близости **3 ФФГ** и **2 ФФГ**, дают основания считать, что группировки (два пути развития) не имеют выраженной генетической разнокачественности.

Таблица 4. Фенетические дистанции между различными выборками (ФФГ), соответствующими типам онтогенеза. Курсивом показаны среднеквадратические отклонения.

Выборки	Ювенильные	ФФГ 3	ФФГ 2
Ювенильные		0.100	0.106
3 ФФГ	<i>0.019</i>		<i>0.025</i>
2 ФФГ	<i>0.020</i>	<i>0.018</i>	

Многомерный морфометрический анализ (рассчитано по MANOVA, дискриминантный анализ с расчетом канонических переменных) с применением генетического мандибулярного теста позволяет получить интегральные оценки различий между выборками по комплексу признаков, т. е. выявить меру различий если и не по всему фенотипу в целом, то по его основным характеристикам (Ан-

дерсон, 1963). Результаты анализа (табл. 5) свидетельствуют о том, что наименьшие морфометрические дистанции (значение показателя средней дивергенции—Д) обнаружены между исследуемыми выборками ювенильных зверьков.

Выборки **3 ФФГ** и **2 ФФГ** (два типа онтогенеза) оказались близки – значения показателя Д одного порядка. Наибольшие различия наблюдаются между ювенильными особями и взрослыми (**3 ФФГ** и **2 ФФГ**). В итоге, данные многомерного морфометрического анализа с использованием генетического мандибулярного теста полностью согласуются с результатами фенетического анализа по комплексу неметрических пороговых признаков черепа.

Таблица 5. *Расстояние Махаланобиса (Д) по комплексу промеров нижней челюсти между выборками, соответствующими типам онтогенеза и ювенильными животными.*

Выборки	ФФГ 3	Ювенильные 1	Ювенильные 2
ФФГ 2	2.27	3.52	3.17
Ювенильные 1	3.7		
Ювенильные 2	3.51	1.46	

Таким образом, у нас *нет оснований говорить о генетическом своеобразии выборок, сформированных из особей того или иного пути онтогенетического развития.* Изменения удельной скорости роста носят неспецифический и ненаследуемый характер. Все это позволяет считать вероятным, что *каждая особь поливалентна, т. е. на базе одного генотипа унаследованы две альтернативные программы онтогенетического развития, но под воздействием среды реализуется лишь какая-то одна из них.*

9.7. Факторы и время включения триггер-механизма. Мы исходим из представления о ведущей роли постоянно меняющихся условий среды, которые запускают тот или иной тип онтогенеза. Значительную роль могут играть засушливость, плотность, возвраты холодов, переувлажненность и др. которые наблюдались в 1975, 1986, 1988, 1999 гг. Заслуживают внимания и факторы, имеющие, скорее, сигнальное значение: долгота дня, продукты жизнедеятельности других особей, зрительные и звуковые сигналы, качественный состав пищи и т.п. Кроме того, факторы обычно проявляются в комплексе, модифицируя влияние друг друга. На практике, скорее всего можно говорить о времени проявления того или иного типа онтогенеза, то есть времени, когда исследователь может констатировать – данная особь развивается по тому или иному типу онтогенеза. У большинства цикломорфных грызунов это возраст около 45 дней. Логично предположить, что определяющим (ключевым) моментом онтогенеза является переход молодых животных к самостоятельному образу жизни: выходы детенышей из гнезда, освоение территории, переход к самостоятельному пи-

танию, социальные контакты, то есть ситуации, когда животное перестает зависеть от матери и становится зависимым от среды.

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 следующее: специфичность действия одних и тех же факторов среды по-разному воспринимается индивидуумами, вызывая "включение" того или иного типа онтогенеза. Это убедительно подтверждают редкие случаи, когда в экстремальные по действию среды годы (1975 г. - засуха) в природной популяции у 100% особей реализуется исключительно один (второй) тип онтогенеза или 1986 г., когда аналогичная картина наблюдалась у подавляющего большинства животных (92%). Трудно предположить, чтобы все животные одного года рождения оказались генетически детерминированы на один путь развития. В лабораторных колониях грызунов можно вызвать обратную картину (увеличение доли особей I типа онтогенеза), 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 исторически *изначально существовал II тип онтогенеза*, т. е. созревание особей на следующий год после рождения, что в настоящее время свойственно мелким представителям отряда насекомоядных - более древней группе млекопитающих.

Уместно напомнить утверждение С.С. Шварца, (1980), что при достаточно жестко закрепленной генетической программе развития (в нашем представлении программа включает два альтернативных типа онтогенеза) определяющее значение в ее реализации (тот или иной тип онтогенеза) имеют экологические факторы.

ВЫВОДЫ

Мы сочли возможным часть конкретных выводов сохранить в соответствующих главах и разделах. Ниже представлены наиболее общие положения.

1. Разработаны *теоретические и методологические основы функционально-онтогенетического концептуального подхода* в изучении популяций цикломорфных млекопитающих, основанного на поливариантности развития мелких грызунов, который дал возможность интерпретации широкого круга явлений, относящихся к различным сторонам взаимодействия животных со средой.

2. Определены *структурно-функциональные единицы*, выбраны и обоснованы *критерии*, использование которых наиболее целесообразно при анализе функциональной структурированности популяций. Детально описаны *альтернативные типы постнатального онтогенетического развития* грызунов.

3. Предложена и обоснована *схема включения* (неспецифический *триггер-механизм*) того или иного пути онтогенетического развития, детерминированного комплексным влиянием факторов среды, когда на базе одного генотипа каждый индивидуум наследует две альтернативные программы развития.

4. Выявлена *функциональная детерминированность* большинства биологических характеристик (демографическая и пространственная структура, возрастные маркеры, онтогенетические, морфологические, морфофизиологические, интерьерные нетрадиционные показатели, резистентность животных и др.) в условиях действия широкого спектра средовых факторов.

5. Дана *интерпретация ряда закономерностей и эффектов*, наблюдаемых в популяциях в норме и при экстремальном действии природных и повреждающем - антропогенных факторов. Подтверждена приоритетная роль существующих типов онтогенетического развития в жизнедеятельности популяции.

6. Применение *функционально-онтогенетического подхода* позволило на примере грызунов: - работать с чистыми внутрипопуляционными группировками; - изучать процессы жизнедеятельности популяций на новом методологическом уровне и интерпретировать популяционные процессы с точки зрения функций выполняемых группировками особей; - показать экологическое значение внутрипопуляционного разнообразия на функциональном уровне; - существенно уменьшить погрешности и грамотно проводить анализ широкого спектра биологических показателей.

7. Установлено, что *бивариантность онтогенетического развития играет важную роль в поддержании популяционного гомеостаза* мышевидных грызунов, популяциям которых свойственна крайне высокая структурная неоднородность. На базе двух типов онтогенетического развития разворачиваются внутрипопуляционные события, в итоге, приводящие к формированию конкретной внутрипопуляционной структуры и определяющие динамику численности популяции. *При этом бивариантность развития является неспецифическим механизмом* популяционной регуляции, основой структурно-функциональных перестроек, обеспечивающих популяции возможность адаптивного "маневра" при изменении условий среды, особенно в критические периоды ее жизни.

8. Показано, что *адаптивный ответ популяции* на широкий спектр воздействий, зависит не только от характера и силы самого воздействия, но неизбежно *преломляется через её функциональную структурированность*.

Неспецифическая *адаптивная реакция* популяции на большинство нерегулярных экстремальных воздействий как естественной, так и антропогенной природы, *принципиально не отличается* от приспособлений, выработанных эволюционно в ответ на регулярно повторяющиеся (привычные) неблагоприятные изменения среды (осенне-зимне-весенние условия). Происходит "несвоевременный запуск" механизма сохранения, который соответствует II типу онтогенеза.

Другими словами, на действие *неблагоприятных специфических факторов* различной природы популяция может отвечать *единой неспецифической адаптивной реакцией*, которая подобно стрессу, не имеет жесткой причинной связи.

На популяционном уровне нами рассматривается не собственно стресс (адаптационный синдром по Г. Селье), но его аналогия в свете механизма интегрированного адаптивного ответа.

9. На основе анализа ведущих популяционных параметров сделано заключение о специфичности популяции каждого года рождения. Установлено, что перенос популяционной информации от животных одного года к следующему осуществляется посредством особей II типа онтогенеза. Благодаря высокой разнородности **I ФФГ** (наличию представителей всех поколений предыдущего года рождения) создается *возможность передачи генетической информации не только через последовательную смену поколений, но и непосредственно от первого поколения одного года рождения к первому поколению следующего года* – трансгенерационный путь передачи. Бивариантность онтогенетического развития является основой для формирования функциональной разнородности популяции, это мощный механизм (резерв) поддержания ее разнокачественности.

10. Отмечено, что в каждый момент времени *соотношение долей особей двух типов онтогенеза с присущими им особенностями определяет “лицо” популяции* соответственно требованиям среды (отсюда специфика сезонных генераций по С.С. Шварцу). При этом абсолютный возраст особей, входящих в функциональные группировки, не играет существенной роли. Во всех случаях *тип онтогенетического развития* определяет функциональный статус животных и выполняемые ими функции.

11. Два альтернативных типа онтогенетического развития *не противоречат друг другу, а функционируют совместно*, обеспечивая максимальную приспособленность популяции как системы, и, следовательно, максимальную эффективность ее функционирования в условиях сложной и динамичной среды.

Мы *акцентировали внимание на возможностях функционально-онтогенетического подхода*. Несмотря на то, что имеются ограничения на предсказуемость популяционных событий, что неизбежно в постоянно меняющихся условиях среды, сформулированные в работе представления могут быть использованы *для прогнозирования ответных реакций популяций*, в том числе на антропогенные экстремальные ситуации.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ

1. Оленев Г.В. К вопросу о выделении и анализе внутрипопуляционных группировок у грызунов на примере рыжей полевки // Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1979. С. 55-57.

2. 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.

3. Оленев В.Г., Покровский А.В., Оленев Г.В. Особенности зимующих генераций мышевидных грызунов // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. С. 48-53.

4. Оленев В.Г., Покровский А.В., Оленев Г.В. Анализ особенностей зимующих генераций мышевидных грызунов // Адаптация животных к зимним условиям. М., 1980. С. 64-69.

5. Гуляева И.П., Оленев Г.В. Об изменении электрофоретической картины трансферринов сыворотки крови рыжей полевки в зависимости от физиологического состояния животных // Экология. 1979. № 6. С. 47-52.

6. Оленев Г.В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды (на примере рыжей полевки) // Журн. общ. биологии. 1981. № 4. С. 506-511.

7. Гуляева И.П., Оленев Г.В. Об изменчивости трансферринов в зависимости от физиологического состояния животных, затрудняющей изучение его генетического полиморфизма // Экологическая генетика растений и животных. Кишинев, 1981. Ч 1. С. 43-44.

8. Оленев Г.В. Внутрипопуляционная изменчивость генерационной структуры рыжей полевки в разных биотопах // Морфофункциональные особенности внутрипопуляционных возрастных группировок животных. Свердловск, 1981. С. 12-21.

9. 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.

10. Оленев Г.В. Изменчивость возрастной структуры популяции рыжей полевки (методы исследования, анализ) // Автореф. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 25 с.

11. Оленев Г.В., Колчева Н.Е., Гуляева И.П., Гатиятуллина Э.З., Чумакова Э.Ю. Некоторые характеристики физиологических функциональных группировок (ФФГ) грызунов // Экология, человек и проблемы охраны природы. Свердловск, 1983. С. 99-100.

12. Оленев Г.В. Неспецифический триггерный механизм изменения 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.

13. Оленев Г.В., Колчева Н.Е. Особенности популяционной структуры и динамика численности грызунов в условиях Ильменских гор // Экология и охрана горных видов млекопитающих. М., 1987. С. 131-133.

14. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. Особенности некоторых механизмов радиорезистентности внутрипопуляционных группировок грызунов // Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях. Свердловск, 1987. С. 22-23.

15. Колчева Н.Е., Оленев Г.В. Особенности динамики численности и возрастной структуры популяций лесной мыши на Урале // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск, 1987. С. 5-15.

16. Оленев Г.В. Эколого-генетические особенности внутривидовых группировок грызунов // Экология популяций. М., 1988. Ч. 1. С. 136-138.

17. Оленев Г.В. Оценка состояния внутривидовых группировок грызунов и ее практическое использование при прогнозировании численности // Вид и его продуктивность в ареале. Тр. Всесоюз. совещания. Вильнюс, 1988. С. 53-55.

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

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

20. Оленев Г.В., Колчева Н.Е., Ракова В.В., Малышкина М.М., Цвиркунов А.Н. Анализ хронографической изменчивости видового состава и численного доминирования мышеобразных Ильменского заповедника // Проблемы охраны природных ресурсов Южного Урала. Челябинск, 1990. С. 49-50.

21. Оленев Г.В. Эколого-генетические особенности внутривидовых группировок грызунов // Экология популяций. М., 1991. С. 54-68.

22. Оленев Г.В. Роль структурно-функциональных группировок грызунов в динамике ведущих популяционных параметров // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии. М., 1991. С. 92-108.

23. 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.

24. Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. Функциональная структурированность популяций мелких млекопитающих (радиобиологический аспект) // Экология. 1998. № 6. С. 447-451.

25. Оленев Г.В. Роль функциональной структурированности популяций в процессе формирования единой интегрированной адаптивной реакции в ответ на специфические неблагоприятные воздействия среды // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. Ч.2. С. 194-195.

26. Григоркина Е.Б., Любашевский Н.М., Оленев Г.В. Радиорезистентность как критерий оценки гетерогенности популяций грызунов // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. Ч. 2. С. 185-193.

27. Григоркина Е.Б., Любашевский Н.М., Оленев Г.В. Оценка гетерогенности грызунов из лабораторных колоний и природной популяции по критерию радиорезистентности при стрессе // Экология. 1999. № 4. С. 293-298.

28. Григоркина Е.Б., Любашевский Н.М., Оленев Г.В. Влияние стресса на радиочувствительность популяций грызунов (генетические аспекты) // Проблемы радиационной генетики на рубеже веков. М., 2000. С. 92-93.
29. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Любашевский Н.М. Радиорезистентность грызунов на разных фазах динамики численности с учетом функциональной структурированности популяций // Биологические эффекты малых доз ионизирующей радиации и радиоактивное загрязнение среды. Сыктывкар. 2001. С. 54-55.
30. Оленев Г.В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341 – 350.
31. Оленев Г.В., Пасичник Н.М. Экологический анализ феномена гипертрофии селезенки с учетом типов онтогенеза цикломорфных грызунов // Экология. 2003. № 3. С. 208-219.
32. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. Применение функционального подхода в радиобиологии и радиоэкологии // Медико-биологические проблемы противолучевой и противохимической защиты. Санкт-Петербург, 2004. С. 448-449.
33. Маклаков К.В., Оленев Г.В., Кряжимский Ф.В. Типы онтогенеза и территориальное распределение мелких грызунов // Экология. 2004. № 5. С. 366-374.
34. Olenev G.V., Bolshakov V.N. Functional structures of rodent populations in time, the basis of dynamics of the main population parameters // Rodents & Spatium. Lyon, 1991. P. 50.
35. Olenev G.V. A functional approach to the study of rodents populations to extreme environmental factors // Meso Gee. 6-th European Ecological Congress. Marseille. 1992. Vol. 52. P. 90-91.
36. Olenev G.V. Nonspecific trigger mechanism of two types of growths and development of cyclomorphic rodents // Pol. Ecol. Stud. 1995. Vol. 20. N 3-4. P. 423-426.
37. Grigorkina E., Olenev G. Functional approach to the study of animals populations (Rodents – adaptations to harmful factors) // IRPA-9 Intern. Congr. on Radiation Protection, Vienna, Austria: Proc. 1996. Vol. 4. P. 124-126.