

ЕДИНАЯ НЕСПЕЦИФИЧЕСКАЯ АДАПТИВНАЯ РЕАКЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ГРЫЗУНОВ НА ДЕЙСТВИЕ ФАКТОРОВ РАЗЛИЧНОЙ ПРИРОДЫ (ФУНКЦИОНАЛЬНО- ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД)

Г.В. Оленев, Е.Б. Григоркина

Институт экологии растений и животных УрО РАН

Анализируются два альтернативных пути онтогенетического развития, регулярно реализующиеся в популяциях мелких млекопитающих как проявление поливариантности развития. Приведены характеристики типов онтогенеза грызунов. На основе функционально-онтогенетического подхода показано, что на широкий диапазон факторов естественной (пример: засуха и высокая плотность) и антропогенной природы (пример: острое ионизирующее излучение) популяция отвечает единой неспецифической реакцией — увеличением доли особей второго типа онтогенеза с характерным для них низким уровнем метаболизма. Эта адаптивная реакция принципиально не отличается от приспособлений, выработанных эволюционно в ответ на привычные зимние условия, когда на базе имеющихся в генофонде двух типов онтогенеза включается унифицированный механизм, обеспечивающий популяции возможность адаптивного маневра в неблагоприятных ситуациях.

Ключевые слова: популяция, грызуны, поливариантность развития, функционально-онтогенетический подход, тонкая возрастная структура, адаптация, ионизирующее излучение, засуха, плотность.

Представление о популяции как о биологической системе надорганизменного уровня предусматривает наличие определенной структуры, лежащей в основе ее устойчивого существования во времени (Шилов, 1981). Структурированность всегда связана с неоднородностью частей целостной системы. В то же время, разнокачественность является необходимым условием поддержания популяции как единой функционирующей системы (Шилов, 1983). В понимании С.С. Шварца (1967), структурированность популяций означает наличие в их составе внутрипопуляционных группировок.

Ранее нами (Оленев, 1989, 1991) для анализа динамики ведущих популяционных параметров был предложен функционально-онтогенетический подход, суть которого заключается в том, что при выделении внутрипопуляционных структурных единиц в качестве основного критерия принимается функциональное единство особей в группах, соответствующих двум типам онтогенеза (рис. 1). Основой выделения группировок является функциональный статус животных (функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, репродуктивного состояния), а также синхронность его изменений во времени (фазы онтогенеза). При этом время массовых рождений особей (появление когорт), как и их календарный возраст, не имеют принципиального значения. Каждую группировку составляют особи, как правило, выходцы из нескольких когорт, связанные функ-

циональным единством в воспроизводстве популяции. Для удобства выделили три физиологические функциональные группировки (ФФГ).

Характеристика путей (двух типов) онтогенеза цикломорфных грызунов. Для *цикломорфных 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 (Оленев, 2002, 2004). Наиболее ярко проявление обоих типов онтогенеза характерно для популяций грызунов умеренной зоны северного полушария с арктической периферией, отличающейся резко континентальным климатом. Однако, как показала практика, это ни в коей мере не является ограничением для широкого использования подхода.

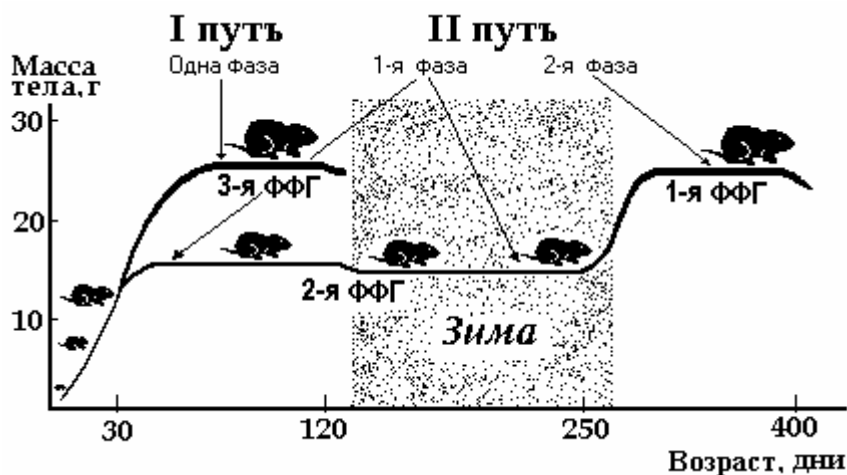


Рис. 1. Схема двух альтернативных путей онтогенетического развития мышевидных грызунов

Первый путь онтогенетического развития. Одна фаза развития. *Сеголетки, размножающиеся в год рождения (3ФФГ).* Основную массу составляют представители первых когорт (обычно 70–90%). Характерен монофазный рост, высокий уровень метаболизма, зверьки быстро созревают, приступают к размножению, достигая дефинитивных размеров и массы тела перезимовавших особей (25 г), после чего вес стабилизируется, гибнут в год своего рождения. Продолжительность жизни 3–5 месяцев. Начальная стадия формирования корней зубов регистрируется в возрасте 65–75 дней. Стресс-реакция наиболее выражена, поведение агрессивное. Функция — наращивание численности популяции.

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. Функция — с наименьшими потерями сохранить эту часть популяции до весны следующего года и начать цикл ее обновления.

Первая фаза. *Сеголетки, неразмножающиеся в год своего рождения (2 ФФГ).* Это период от рождения до весеннего скачка роста и созревания в следующем

году. Примерно в месячном возрасте, независимо от времени рождения, масса тела стабилизируется в интервале 14–20 г (рис. 1) и рост приостанавливается. Характерен низкий уровень метаболизма. 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 фазы — 200–300 дней. Эти животные наиболее толерантны к широкому спектру неблагоприятных воздействий и служат своеобразным резервом популяции, особенно в критические периоды ее жизни. По стресс-реакции — низкореактивны. Функция — с наименьшими потерями «перетасовать» популяцию через зиму и возможные неблагоприятные воздействия.

Вторая фаза. Перезимовавшие особи (1 ФФГ). Фаза обычно начинается ранней весной следующего года, когда период «консервации» завершается быстрым ростом и созреванием практически всех особей, после чего масса тела вновь стабилизируется, достигнув дефинитивного для вида значения 24–27 г (рис. 1). Интенсивность метаболизма, как и процессов старения, сходна с таковыми у зверьков 3 ФФГ, хотя по абсолютному возрасту перезимовавшие животные намного старше. Продолжительность нахождения в этой фазе — 120–200 дней. С момента созревания животные высоко стресс-реактивны. Поведение агрессивное, выражено доминирование. Функция — начать цикл обновления популяции.

Реализация того или иного альтернативного пути онтогенеза формирует адекватную условиям меняющейся среды сложную функциональную внутривидовую структуру и в каждый момент времени определяет «лицо» популяции соответственно требованиям среды.

Цель работы — на основе функционально-онтогенетического подхода, на уровне структурно-функциональных единиц, провести анализ унифицированной реакции популяции на действие факторов естественной (засуха и высокая плотность) и антропогенной (острое воздействие — ионизирующее излучение) природы.

Материал и методы. Объект исследования — рыжая (европейская лесная) полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780). Материал собран в Ильменском государственном заповеднике (Южный Урал) в двух типах биотопов на двух стационарных площадках и на участке мечения (полуостров площадью 1,5 га). С 1975 г. (в течение 29 лет) осуществляли непрерывный мониторинг ведущих популяционных параметров, в том числе тонкой возрастной структуры.

Под *тонкой возрастной структурой* (элемент демографической структуры) мы понимаем структуру на уровне внутривидовых единиц надорганизменного уровня, позволяющую проводить детальный анализ внутривидовых событий (Оленев, 2004).

В литературе аналогов столь длительных непрерывных наблюдений нами не обнаружено. Используются как традиционные, так и оригинальные подходы и методы полевых исследований: метод — индивидуального мечения грызунов с многократными последующими отловами (СМР-метод), метод безвозвратного изъятия, усовершенствованный метод определения абсолютного возраста полевок (Оленев, 1989), метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968). Оценка радиационной устойчивости особей разных типов онтогенеза (ФФГ) проведена по комплексу признаков в радиобиологическом эксперименте. Животные были подвергнуты воздействию γ -излучения ^{137}Cs на установке «Игур-1» (мощность дозы 1,24 сГр/сек); интегральный показатель — средняя полудетальная доза ($\text{ЛД}_{50/30}$) рассчитана методом пробит-анализа.

Анализ действия факторов различной природы на популяцию рыжей полевки проведен на основе функционально-онтогенетического подхода (Оленев, 1981, 1989, 2004).

Результаты и обсуждение. Рассмотрим конкретные примеры отклика популяции на уровне структурно-функциональных единиц (представителей двух типов онтогенеза). В настоящей работе мы ограничились примерами *кратковременно* действующих факторов, ответ популяции на *длительное* воздействие повреждающих факторов имеет свои особенности (Оленев, 2004) и в данной статье не рассматривается.

Ионизирующее излучение. Острое радиационное воздействие рассматривается нами как краткий по времени действия фактор антропогенной природы. Оценка радиорезистентности рыжих полевок разного функционального статуса проведена в эксперименте. Установлено, что особи **2 ФФГ (II тип онтогенеза)** являются достоверно более радиорезистентными по сравнению с полевками **3 ФФГ (I тип онтогенеза)**: $LD_{50/30}$ — $13,2 \pm 0,1$ Гр и $12,7 \pm 0,2$ Гр, соответственно ($p < 0,05$) (Grigorkina, Olenov, 1996). Кроме того, при одной и той же дозе острого тотального облучения (12,7 Гр) летальность размножающихся в год рождения сеголеток была в 3 раза выше, чем неразмножающихся животных (табл. 1). Сходную картину наблюдали по средней продолжительности жизни (СПЖ) и показателям системы гемопозза (наиболее радиочувствительная система организма) как по глубине поражения, так и по срокам и полноте восстановления количественных элементов крови и костного мозга (Оленев, Григоркина, 1998).

Таблица 1

Смертность и средняя продолжительность жизни
рыжих полевок разных типов онтогенеза (доза 12,7 Гр)

Показатели	I тип онтогенеза (3 ФФГ)	II тип онтогенеза (2 ФФГ)
Количество животных	41	34
Число погибших	22	6
Смертность, %	53,7	17,6
СПЖ, дни	$9,8 \pm 1,0$	$13,5 \pm 0,7$

Эти результаты приводят нас к заключению о том, что более высокая радиационная устойчивость особей **II типа** онтогенеза в значительной степени связана с минимизацией процессов метаболизма и снижением энергозатрат, а острое повреждающее воздействие радиации на популяцию определяется различиями в радиочувствительности слагающих ее внутривидовых группировок. Поскольку соотношение особей разных типов онтогенеза варьирует как по сезонам, так и по годам (Оленев, 2002), то разными будут и последствия острого облучения для популяции в целом, что, в свою очередь, может повлиять на соотношение размножающейся и неразмножающейся ее частей и, как следствие, на динамику численности.

Естественное регулярное воздействие — сезонная смена условий среды (осенне-зимне-весенние периоды). Зимние условия приводят к резкому торможению роста и развития, а также к существенному снижению интенсивности обменных процессов у грызунов, поэтому *зимой преобладают исключительно особи II типа онтогенеза*, в то время как особи **I типа** онтогенеза элиминируются из популяции (Оленев и др. 1980). Особенно наглядно это подтверждается собственными

данными по двукратному снижению скорости возрастных изменений зубов (Оленев, 1989).

Исходя из функции зимующих особей, биологический смысл описанного явления вполне очевиден — сохранение популяции до весны следующего года с минимальными потерями.

Естественное нерегулярное воздействие. Экстремальные по условиям годы можно рассматривать как контрастный фон, на котором наиболее ярко проявляются адаптивные изменения на организменном и популяционном уровнях (Глотов, 1983; Glotov, 1992). Таким контрастным фоном для популяции мышевидных грызунов, типичных видов лесной зоны, явилась сильнейшая (впервые за последние 80 лет наблюдений метеостанции) для Уральского региона засуха 1975 г.

В популяции рыжей полевки происходили процессы, характерные для зимнего периода, связанные с максимальным снижением энергозатрат за счет прекращения роста животных и блокировки их полового созревания. *Все сеголетки* (100%) *пошли по одному, II типу онтогенеза*, а особи **I типа** отсутствовали вовсе (табл. 2) (Оленев, 1981).

Таким образом, следствием засухи были значительные нарушения популяционных процессов, включая репродукцию, приведшие к образованию нетипичной возрастной структуры.

Естественное нерегулярное явление. Другим контрастным фоном можно считать отмеченную нами высокую плотность популяции. Роль плотности в блокировке полового созревания показана рядом авторов в натуральных и экспериментальных условиях (Мошкин и др., 1984; Winne-Edwards, 1987; Шилов, 2002, и др.).

Наши данные, полученные на рыжей полевке в 1986 г., свидетельствуют, что при *высокой плотности, так же как и в условиях зимы и засухи, в популяции реализуется только II тип онтогенеза*. Задача популяции сводится к сохранению уже появившегося молодняка, а не к наращиванию численности за счет размножения сеголеток.

Таким образом, во всех рассмотренных нами вариантах адаптивного ответа отмечено, что выживание популяции происходит за счет преобладания особей одного из типов онтогенеза. В случае острого *кратковременного неблагоприятного воздействия среды, как естественной, так и антропогенной природы, реакция популяции однотипна — преобладают особи II типа, а I тип онтогенеза не включается вовсе*.

Изложенные выше закономерности мы представили в виде схемы (рис. 2) единой универсальной адаптивной реакции, которой популяция отвечает на широкий диапазон действия факторов внешней среды как естественной, так и антропогенной природы. Эта реакция принципиально не отличается от приспособлений, выработанных эволюционно (исторически) в ответ на регулярно повторяющиеся (привычные) неблагоприятные воздействия (осенне-зимне-весенние условия). Происходит «несвоевременный запуск» механизма сохранения, который исторически свойственен виду (популяции) в качестве реакции на регулярные изменения среды. Он соответствует **II типу** онтогенеза.

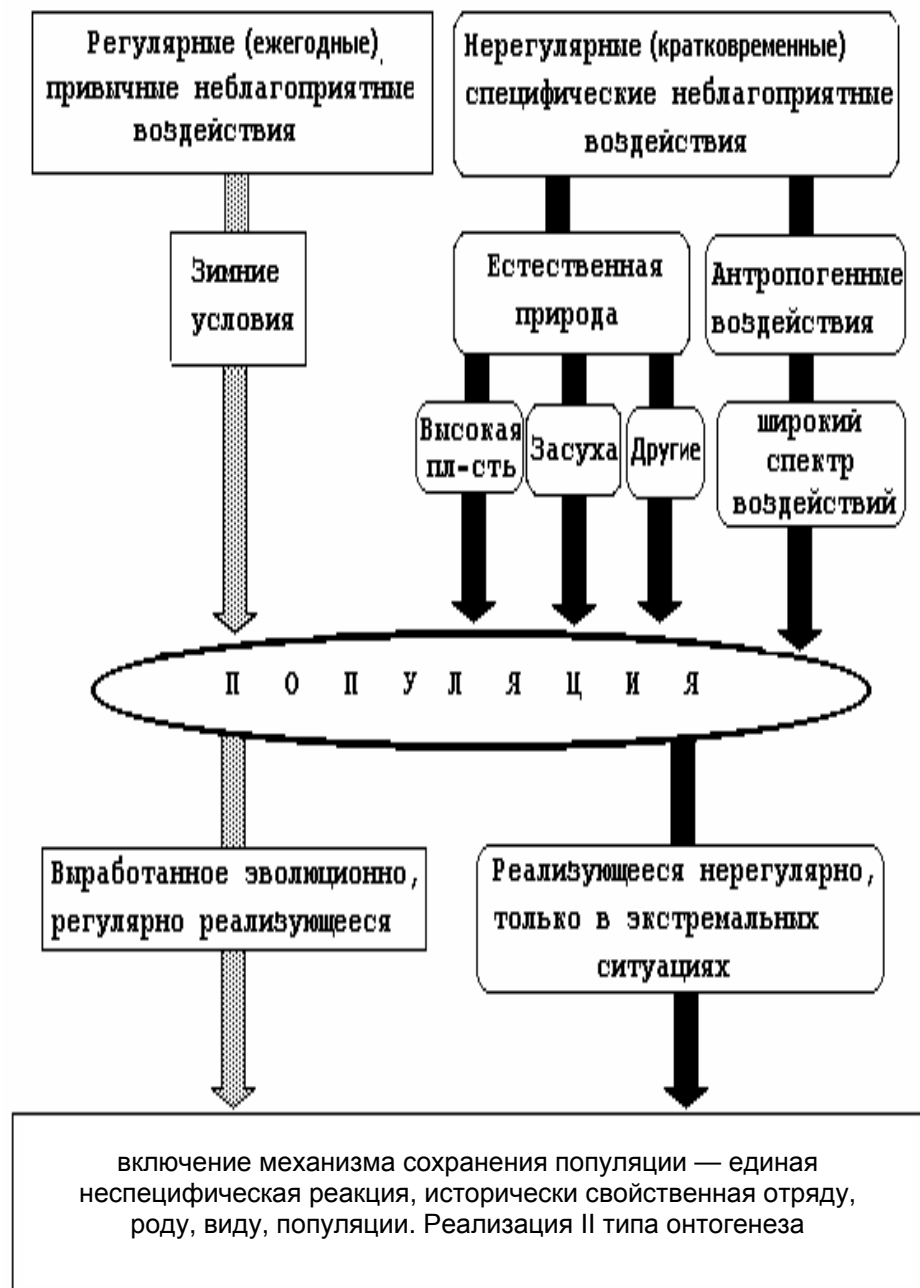


Рис. 2. Схема механизма единой адаптивной неспецифической реакции популяции в ответ на неблагоприятные кратковременные специфические воздействия среды

Таблица 2

Некоторые показатели, характеризующие однотипность реакции популяции рыжей полевки на различные условия среды (сеголетки: *F* — самки, *M* — самцы)

Признак	Пол	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.)		
		<i>x</i>	<i>N</i>	<i>StD</i>	<i>x</i>	<i>N</i>	<i>StD</i>	<i>x</i>	<i>N</i>	<i>StD</i>
Вес тела, г	<i>F</i>	25,33	90	4,98	16,64	34	1,57	15,43	60	1,5
	<i>M</i>	19,55	125	2,63	16,46	30	1,19	16,38	106	1,96
Н/поч, ‰	<i>F</i>	0,43	89	0,14	0,15	33	0,04	0,18	59	0,03
	<i>M</i>	0,20	120	0,04	0,17	29	0,03	0,18	100	0,03
Тимус, ‰	<i>F</i>	1,14	72	0,88	1,88	32	0,86	0,93	60	1,35
	<i>M</i>	1,01	123	0,93	1,72	28	0,88	0,84	106	1,24
Печень ‰	<i>F</i>	72,29	80	12,5	59,91	23	7,83	62,40	48	10,5
	<i>M</i>	67,17	112	11,6	60,47	23	9,58	65,87	93	10,6
Семенник, мг		318	124	87,8	6,19	29	2,56	8,74	104	6,98
Матка		Утолщена, эмбрионы, плацентарные пятна			Нитевидная			Нитевидная		
Размножение		Значительная доля размножающихся особей (3 ФФГ)			Отсутствует. Блокировка полового созревания. Все сеголетки — только 2 ФФГ			Отсутствует. Неразмножающиеся сеголетки — 2 ФФГ		

В итоге, формируется новый функциональный состав популяции, более благоприятный для ее выживания в сложившейся ситуации, а именно, снижается количество особей **I типа** онтогенеза (**3 ФФГ**) как наиболее чувствительных, и, соответственно, увеличивается доля особей **II типа** онтогенеза (**2 ФФГ**) — более резистентных.

Заключение. Подводя итог приведенным материалам, можно заключить, что при действии факторов различной природы наиболее полно реализуются возможности, которые дает поливариантность онтогенетического развития. Таким образом, выявлена общая экологическая закономерность — на действие экстремальных факторов естественной природы, а также кратковременных воздействий антропогенной природы популяция отвечает единой неспецифической адаптивной реакцией — увеличением доли особей второго типа онтогенеза с характерным для них низким уровнем метаболизма. При этом реакция принципиально не отличается от приспособлений, выработанных эволюционно (исторически) в ответ на регулярно повторяющиеся (привычные) неблагоприятные осенне-зимне-весенние условия.

В данном контексте мы видим *аналогию единой интегрированной адаптивной реакции популяции с общим адаптационным синдромом, описанным Г. Селье на организменном уровне*, суть которого в том, что при действии широкого спектра

повреждающих факторов в организме возникают однотипные изменения — генерализованная неспецифическая реакция (адаптационный синдром).

На популяционном уровне нами рассматривается не собственно стресс, но его аналогия в свете механизма интегрированного адаптивного ответа. То есть на действие неблагоприятных факторов различной природы популяция отвечает одинаковой неспецифической адаптивной реакцией, которая, подобно стрессу или воспалительной реакции, не имеет жесткой причинной связи. Биологический смысл этой экологической закономерности (неспецифической реакции) заключается в избегании, ускользании особи (популяции) от повреждения. Еще до того, как уровень неблагоприятного фактора достигнет своего критического значения, на базе имеющихся в генофонде популяции двух типов онтогенеза включается унифицированный механизм неспецифической адаптивной реакции. Такими факторами могут быть ухудшение качества среды в условиях засухи, влияние высокой плотности населения, зимние условия и др. Возможно, корректнее говорить о факторах, препятствующих включению **I типа** онтогенеза. В итоге, формируется новый состав популяции, более благоприятный для ее выживания в сложившейся ситуации.

Во всех случаях ответная реакция популяции на широкий спектр экстремальных воздействий строится на базе фундаментальных, эволюционно закрепленных механизмов, обеспечивающих устойчивость живых систем и возможность их адаптации в меняющихся условиях среды.

Исходя из вышеизложенного, следует заметить, что значение структурированности популяции грызунов по типам онтогенетического развития трудно переоценить. Для оценки влияния любого повреждающего фактора целесообразно и удобно использовать функционально-онтогенетический подход, т. е. учитывать принадлежность особей к типам онтогенеза, на основе которых формируются внутривидовые структурные единицы, обеспечивающие популяции возможность адаптивного маневра в неблагоприятных ситуациях.

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.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 05-04-48939) и ФЦНТП развития системы ведущих научных школ РИ-112/001/249.

ЛИТЕРАТУРА

- Глотов Н.В.* Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3–10.
- Мошкин М.П., Плюснин Ю.М., Герлинская Л.А. и др.* Эндокринная функция гонад и агрессивность самцов водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) на спаде численности природной популяции // Экология. 1984. № 4. С. 51–58.
- 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.
- Оленев Г.В.* Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды: (На прим. рыжей полевки) // Журн. общ. биологии. 1981. № 4. С. 506–511.

- Оленев Г.В.** Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. 1989. № 2. С. 19–31.
- Оленев Г.В.** Роль структурно-функциональных группировок грызунов в динамике ведущих популяционных параметров // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии. М. Наука, 1991. С. 92–108.
- Оленев Г.В., Григоркина Е.Б.** Функциональная структурированность популяций мелких млекопитающих (радиобиологический аспект) // Экология. 1998. № 6. С. 447–451.
- Оленев Г.В.** Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике: (Экол. анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.
- Оленев Г.В.** Функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2004. 47 с.
- Шварц С.С.** Популяционная структура вида // Зоол. журн. 1967 Т. 46. Вып. 10. С. 1456–1469.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н.** Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 387 с.
- Шилов И.А.** Биосфера, уровни организации жизни и проблемы экологии // Экология. 1981. № 1. С. 5–11.
- Шилов И.А.** Роль разнокачественности в функционировании популяционных систем // Грызуны. Л., 1983. С. 473–475.
- Шилов И.А.** Популяционный гомеостаз // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1029–1047.
- Grigorkina E.B., Olenov G.V.** Functional approach to the study of animals populations (rodents — adaptation to harmful factors) // 9 Intern. Congr. of Radiation Protection: (Proceedings). Austria. 1996. Vol. 4. P. 124–126.
- Glotov N.V.** Analysis of the genotype-environment interaction in natural populations // Acta Zool. Fennica. 1992. Vol. 191. P. 47–55.
- Winne-Edwards K., Lisk R.D.** Behavioral interactions differentiate Djungarian (*Phodopus campbelli*) and Siberian (*Phodopus sungorus*) hamsters // Can. J. Zool. 1987. Vol. 65. № 9. P. 2229–2235.