

УДК 591.5; 599.323.4

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ  
К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

(на примере рыжей полевки)

Г. В. ОЛЕНЕВ

*Институт экологии растений и животных Уральского  
научного центра АН СССР, Свердловск*

Анализируются реакции грызунов лесной зоны в ответ на нетипичное для них воздействие сильнейшей засухи на Урале в 1975 г. Проводится сравнительный анализ реакций популяций на засуху и ежегодно повторяющиеся зимние условия. Морфофизиологические и другие показатели свидетельствуют о минимизации обменных процессов и практически не отличаются как в условиях засухи, так и зимой — в обоих случаях произошло торможение роста и развития. Сформулирован вывод об ответных реакциях популяций на специфические, неблагоприятные, нерегулярные воздействия среды, которые выражаются в «несвоевременном» срабатывании механизмов, свойственных данному виду (популяции).

Сложная внутривидовая структура — один из регуляторов поддержания морфофизиологической стабильности популяций в изменяющихся условиях среды (Шварц, 1970). Изменениям, происходящим в популяциях мелких млекопитающих (дающих за сезон несколько пометов) под воздействием неблагоприятных факторов среды и в особенности засух посвящено большое количество работ. Нет необходимости приводить все их, достаточно ограничиться первыми серьезными работами по этому вопросу, выполненными во Всесоюзном институте защиты растений, где как в природе, так и в условиях эксперимента на примере нескольких видов животных (грызуны, насекомоядные) проанализированы изменения, происходящие в условиях действия засух (Поляков, Пегельман, 1950; Аликина, 1950; Голеннищев, 1952; Поляков, 1954; Булыгинская, Поляков, 1958; Поляков, 1958; Гладкина, Мейер, 1963; Гладкина, Мокеева, 1969). Показано, что засуха действует дифференцированно на размножение старых и молодых животных (блокирует половое созревание молодняка, как правило, не отражаясь на размножении взрослых, перезимовавших особей). Засуха приостанавливает развитие животных на неблагоприятный период, что подтверждается многими изменениями, происходящими в организме животных. Следствием засух является снижение численности, плодовитости животных, сужение диапазона переносимых ими условий среды. Выраженность реакций на засуху у разных видов и подвидов грызунов различна. Действующим началом во время засух считается дефицит сочных кормов, влияние высоких температур.

Все рассмотренное выше в полной мере относится лишь к животным аридных зон, где засухи — достаточно обычное явление.

К настоящему времени расширился круг видов, на примере которых в природе и эксперименте более детально были исследованы изменения, происходящие у животных при водном, кормовом дефиците и действии высоких температур (Ливчак, 1970; Иванова с соавт., 1976; Лидикер, 1974; Toulor, Green, 1976; Breed, 1976).

Мы попытались сопоставить имеющиеся факты и проанализировать внутривидовые изменения, происходящие под воздействием как

достаточно редких (засуха), так и регулярных экстремальных воздействий (зимние условия, рассматриваемые как ежегодные, неблагоприятные воздействия среды, по крайней мере для грызунов лесной зоны). Такой подход может дать новые перспективы для поиска некоторых общих закономерностей популяционных механизмов, регулирующих генерационную структуру, численность и физиологическое состояние животных, находящихся под воздействием неблагоприятных факторов.

### ЗАСУХА НА УРАЛЕ

Нам удалось наблюдать воздействие сильнейшей засухи на Урале в 1975 г. в подзоне южной тайги (Ильменский заповедник) и вызванные ею последствия в популяции мышевидных грызунов — типичных видов лесной зоны (в частности, рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* Schreb), которые с засухой практически никогда не сталкивались. Следует особо отметить, что, по данным метеостанции, подобной засухи, когда осадков выпало менее трети нормы, не наблюдалось за все 50 лет ее работы.

Следствием засухи были значительные нарушения важных внутри-популяционных процессов, приведшие к образованию необычайной возрастной структуры в популяциях мышевидных грызунов.

В 1975 г. весна началась на месяц раньше обычного и соответственно раньше началось размножение грызунов. Уже в конце февраля мы наблюдали увеличение веса тела рыжих полевок, в начале марта — увеличение семенников, а с конца апреля — массовый выход молодняка. Дальнейший ход размножения был совершенно необычным. Уже в начале июля под воздействием засухи размножение перезимовавших прекратилось, а сеголетки вообще не участвовали в размножении. Все летние генерации были представлены молодыми животными, родившимися только от перезимовавших особей, что совершенно необычно. Воздействие засухи оказалось таким сильным, что не размножались сеголетки не только в «сухих», но и во «влажных» биотопах (Оленев, 1979).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыжая полевка в период исследований составляла в сборах основную долю, и влияние засухи на ней проявилось особенно ярко, поэтому анализ мы будем проводить на примере этого вида. Изучалась сезонная динамика морфофизиологических показателей, экологические и другие характеристики состояния популяций. При этом проводилось массовое мечение (помечено 395 особей) и последующие неоднократные отловы грызунов, позволявшие правильно датировать возраст, сроки жизни и выявлять сезонные генерации.

В работе применялся метод морфофизиологических индикаторов (Шварц с соавт., 1968), для чего в том же районе в сходных биотопах проводился отлов грызунов давилками и живоловками с целью оценки физиологического состояния популяции ( $n=2039$ ). Для выявления генераций проводилась идентификация меченых зверьков и животных, обработанных методом морфофизиологических индикаторов. Таким образом, в итоге мы могли судить о морфофизиологических изменениях в отдельных генерациях во время засухи.

### ВЛИЯНИЕ ЗАСУХИ

Анализ полученных данных показал, что состояние перезимовавших животных в период их размножения практически не отличалось от обычного. Индекс надпочечника у размножающихся перезимовавших самок составил в среднем  $0,45\%$ , у самцов —  $0,2\%$ , индекс печени — соответ-

Основные показатели, характеризующие реакцию популяций рыжей полевки (сеголетки) на различные условия среды

Показатель	Лето (июнь—июль), обычный год	Зима (октябрь—фев- раль), обычный год	Лето (июнь—июль, засуха)
Вес тела, г	25—30 (самки) 22—27 (самцы)	15—17	15—19
Надпочечник (относи- тельный вес, ‰)	0,3—0,6 (самки) 0,2—0,3 (самцы)	0,15—0,20	0,2
Почка (относительный вес, ‰)	6,0—7,0*	6,6—8,0	8,5—9,2
Печень (относительный вес, ‰)	70—80 (самки) 60—70 (самцы)	60—70	60
Семенник, мг	200—400*	6—8	8—19
Матка, яичник	Утолщена, развиты яичники	Нитевидна, яичники неразвиты	Нитевидна, яичники неразвиты
Участие в размножении	Почти 100% сеголеток первых генераций размножается	Размножение пол- ностью отсутст- вует	Полное отсутствие раз- множения у сеголет- ток всех генераций
Рост	Хорошо выражен до достижения 22—27 г	Отсутствует	Выражен до достиже- ния 15—19 г
Скорость стирания зу- бов	Самая высокая в году	Самая низкая в году	Не выше, чем зимой

\* Там, где показатели самцов и самок не отличаются, пол не указан.

ственно 80 и 65‰. У сеголеток же все морфофизиологические показатели\* до весны следующего года были крайне низки как у самцов, так и у самок всех генераций (таблица). С момента начала отловов (апрель) и до весны следующего, 1976 г. они так и не достигли веса взрослых.

Эти данные почти полностью совпадали с тем, что мы наблюдаем из года в год у зимующих генераций. В неблагоприятных условиях засухи, так же как и в условиях зимы, адаптация животных происходила за счет одних и тех же внутрипопуляционных процессов, характерным признаком которых явилось максимальное снижение энергозатрат (за счет прекращения роста, задержки полового созревания и снижения обмена). «Задача» популяции свелась к сохранению уже появившегося выжившего молодняка, а не к увеличению численности.

### ВЛИЯНИЕ ЗИМНИХ УСЛОВИЙ

Зима — это прежде всего сочетание низких температур и изменения кормовой базы. Если осень затяжная, с частыми оттепелями и морозами, то питательная ценность кормов резко снижается. Примечательно, что на выживаемость наибольшее воздействие оказывают осенние и весенние переходные условия и в меньшей степени сама зима.

О реакциях популяций грызунов на зимние условия хорошо известно. Довольно полное обобщение имеется в работе В. Г. Оленева и соавт. (1979). Судить о реакции грызунов на зимние условия, не затрагивая специфики их генераций, практически невозможно, настолько тесна эта связь. Зимуют, как правило, неразмножавшиеся молодые животные последних генераций, они обладают очень низкой смертностью в течение зимы; при этом у них наблюдаются длительная стабилизация размеров и веса тела (на низком уровне), как правило, с предшествующим их снижением осенью, снижение и стабилизация на низком уровне как абсолютного, так и относительного веса большинства внутренних органов (печени, почек, надпочечников, семенников), почти полная инволюция тимуса и др. Уменьшается скорость стирания зубов, рост хрусталика гла-

\* Исключение составил индекс почки — подробный анализ см. Оленев, 1979.

за. Зимой животные потребляют значительно меньшее количество корма. Анализ этих фактов позволяет утверждать, что у зверьков зимующих генераций происходит резкое торможение роста. Практически в течение  $2/3$  своей жизни они не достигают даже стадии *Subadultus*. По физиологическому состоянию 7—8-месячные особи зимующих генераций соответствуют примерно месячным особям весенне-летних размножающихся генераций. Биологический смысл этих явлений вполне понятен: зверьки весенне-летних генераций, обычно быстро созревающие и рано вступающие в размножение, способствуют наращиванию численности популяции. Задача зимующих генераций — «перетащить» при наименьших затратах популяцию через зиму.

#### СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЙ ЗАСУХИ И ЗИМНИХ УСЛОВИЙ

Практически то же самое, что и у зимующих генераций, наблюдалось и в популяции рыжей полевки летом в год засухи. Сеголетки всех генераций, в том числе и первых, не размножаясь и находясь практически с рождения и до весны следующего года в состоянии «консервации», пережили зиму, а перезимовавшие самки рождения 1975 г. дожили даже до октября 1976 г.

В таблице мы приводим в сравнительном плане данные по основным морфофизиологическим показателям сеголеток в нормальный по климатическим условиям летний сезон размножения, в год засухи (летний сезон 1975 г.) и в зимнее время. Морфофизиологические показатели, характеризующие популяцию в разных условиях среды, свидетельствуют о минимизации обменных процессов, о снижении энергозатрат и практически не отличаются как в условиях засухи, так и зимой; в обоих случаях произошло торможение роста и развития. Это также подтверждается установленным нами фактом четко выраженного торможения скорости возрастных изменений зубов у всех сеголеток (меченые животные) в условиях засухи (Оленев, Леденцов, 1980). Ранее мы уже отмечали характер реакций на засуху и зимние условия в кратком виде (Оленев, 1977; Оленев, Гуляева, 1977). Впоследствии это было подтверждено данными по снижению в период засухи веса головного мозга (Яскин, 1979).

Не только засуха, но и другие экстремальные воздействия могут вызывать реакцию, аналогичную реакции популяции на зимние условия. Несомненный интерес представляет реакция популяций на повышение плотности. Данные такого рода приводятся в работе И. А. Шилова и соавт. (1977), когда увеличение плотности полевки-экономки (в результате вынужденных скоплений на повышениях рельефа в годы высокого паводка) приводило к торможению размножения и роста, в первую очередь у молодняка.

В Восточном Зауралье в менее яркой форме такое же явление отмечалось в популяции рыжей полевки в 1977 г. С середины лета размножались в основном лишь перезимовавшие полевки, а размножение сеголеток прекратилось (Яскин, Лобанова, 1979). Авторы связывают это с повышенной плотностью популяции.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Неблагоприятные условия (засуха, зима, повышенная плотность) вызывают срабатывание определенной реакции популяций (невступление в размножение молодняка или прекращение его размножения, задержка полового созревания, резкое торможение роста и развития, минимизация процессов обмена). В основе этого может лежать различное отношение животных разных возрастов к среде обитания.

Выживание популяции в неблагоприятных условиях происходит за счет сохранения уже имеющегося молодняка, посредством переживания

неблагоприятных условий в состоянии «законсервированной молодости» (термин предложен академиком С. С. Шварцем). Размножение потребовало бы дополнительных энергозатрат за счет дальнейшего роста и развития особей. Показателем «консервации» является сохранение веса тела и большинства внутренних органов минимальными, что отражает общее снижение уровня обменных процессов в организме. Благодаря этому затраты на гомеостатические реакции в неблагоприятных условиях существенно снизились. Определяющим фактором, по крайней мере в условиях засухи и зимы, является ограничение количества и качества кормов. Это может иметь для популяции достаточно серьезные последствия, так как «незаконное» невступление в размножение молодых животных (сеголетки) не может не вызвать нарушения типичной для вида цикличности генерационного и генетического состава популяции\*.

Рассмотренные приспособительные (адаптивные) реакции, которыми популяция отвечает на нерегулярные, экстремальные, неблагоприятные воздействия (засуха, высокая плотность), принципиально не отличаются от приспособлений, выработанных исторически в ответ на регулярно повторяющиеся осенне-зимние неблагоприятные воздействия, что выражается в «несвоевременном» срабатывании таких механизмов, которые свойственны виду (популяции) в качестве реакции на регулярные неблагоприятные воздействия среды. Другими словами, происходит «запуск» такого механизма, который исторически наиболее привычен данному виду (популяции).

Судить о том, насколько широко распространена эта закономерность, пока трудно, так как в различных географических зонах, различных экологических условиях нерегулярные, неблагоприятные воздействия будут различны (как и ответные реакции на регулярно повторяющиеся неблагоприятные воздействия).

Учет этих закономерностей может представлять интерес и при прогнозировании ответных реакций популяций на антропогенные воздействия, часто являющиеся неблагоприятными для популяции животных и приводящие к ухудшению качества и количества кормов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аликина Е. В. 1950. Тез. докл. II экол. конф., ч. 2. Изд-во Киевского гос. ун-та, 4—6.  
Бульгинская М. А., Поляков И. Я. 1958. В сб.: Биологические основы борьбы с грызунами. М., «Наука», 18—33.  
Голенищев Н. Н. 1952. Тр. ВИЗР, вып. 4, Л., Сельхозгиз, 133—142.  
Гладкина Т. С., Мейер М. Н. 1963. Тр. ВИЗР, вып. 18. Л., Сельхозгиз, 152—173.  
Гладкина Т. С., Мокеева Т. М. 1969. Зоол. ж., 48, вып. 8, 1227—1241.  
Иванова Л. Н., Беликова М. А., Гилева Г. Г., Лавриненко В. А. и др. 1976. Тр. Биол. ин-та СО АН СССР, вып. 26, 55—60.  
Ливчак Г. Б. 1970. В сб.: Физиологические механизмы адаптации животных в условиях засушливых и аридных зон. Новосибирск, «Наука», 167—171.  
Лидикер В. В. 1974. I Международный конгресс по млекопитающим, т. 1. М., ВИНТИ, 32—36.  
Оленев Г. В. 1977. Информ. матер. Ин-та экол. растений и животных. Свердловск, 55—59.—1979. В сб.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 23—32.  
Оленев Г. В., Гуляева И. П. 1977. Тез. докл. V Всесоюзн. конф. по экол. физиол. и биохимии. Фрунзе, «Илим», 140—142.  
Оленев В. Г., Покровский А. В., Оленев Г. В. 1979. В сб.: Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 48—53.  
Оленев Г. В., Леденцов А. В. 1980. В сб.: Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск, 96—97.  
Поляков И. Я., Пегельман С. Г. 1950. Ж. общ. биол., 11, № 6, 449—461.  
Поляков И. Я. 1954. Ж. общ. биол., 15, № 2, 91—108.—1958. В сб.: Биологические основы борьбы с грызунами. М., «Наука», 3—18.

\* Анализ последствий в восстановительный после засухи период имеется в работе Оленева (1979).

- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1—387.
- Шварц С. С. 1970. В кн.: Популяционная структура вида у млекопитающих. М., МОИП, 6—8.
- Шилов И. А., Калецкая М. Л., Ивашкина И. Н., Солдатова А. Н. 1977. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., 82, № 5, 10—20.
- Яскин В. А., Лобанова Н. А. 1979. В сб.: Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 104—105.
- Яскин В. А. 1979. В сб.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 33—48.
- Breed W. G. 1976. J. Reprod. and Fert., 47, 2, 395—397.
- Taylor K. D., Green M. G. 1976. J. Zool., 180, 3, 367—389.

Статья поступила в редакцию  
15.II.1980

---

## POPULATION MECHANISMS OF CLETHRIONOMYS GLAREOLUS SCHREB. ADAPTATION TO EXTREME CONDITIONS OF ENVIRONMENT

G. V. OLENEV

*Institute of Plant and Animal Ecology, Scientific Center  
of Ural Region, Academy of Sciences of the USSR, Sverdlovsk*

### Summary

The great disturbances in reproduction of the young of the current year generation and in the generation structure of *Clethrionomys glareolus* Schreb. population of South taiga subzone habitat were caused by 1975 extreme drought in Ural region.

It was shown by analysis of data obtained that population, which have never been under extreme conditions of drought, is characterized by minimization of metabolic processes and decreasing of expenditure of energy comparable to that in the winter. Adaptive reactions of population in response to aperiodic and extreme conditions (drought, high population density) have no principal differences from those ones developed in the course of evolution in response to periodical (autumn-winter) unfavourable influences.

---