

УДК 599.323.4+591.3+591.431.4

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ГРЫЗУНОВ В ЗИМНИЙ ПЕРИОД

© 2014 г. Г. В. Оленев, Е. Б. Григоркина

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

e-mail: olenev@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 29.11.2013 г.

На основе функционально-онтогенетического подхода проанализированы и обобщены результаты 37-летнего непрерывного мониторинга ведущих популяционных параметров на примере населения рыжей полевки. Показана синхронизирующая роль среды в изменении ряда биологических показателей. Проанализированы основные закономерности изменения популяционных параметров при переходе популяции через зиму. Детально рассмотрена зимняя минимизация большинства биологических параметров, ее адаптивный характер. Установлено, что при перезимовках определяющая роль принадлежит функциональному статусу (типу онтогенеза). Показана роль фоторегуляции в переживании зимних условий, рассмотрен феномен подснежного размножения и описаны типы зимнего размножения мышевидных грызунов. Представлена схема единой неспецифической адаптивной реакции в ответ на нерегулярные, экстремальные воздействия естественной и некоторые (кратковременные) антропогенной природы.

Ключевые слова: функционально-онтогенетический подход, типы онтогенеза, рыжая полевка, зимнее размножение, минимизация процессов, когорты, выживаемость, соотношение полов, генерализованная адаптивная реакция.

DOI: 10.7868/S0367059714060109

Цикломорфные млекопитающие (мелкие грызуны) – уникальный модельный объект для широкого спектра исследований функционирования популяций. Большинство видов мышевидных грызунов – “животные-эфемеры”, для которых характерны циклическое изменение большинства биологических характеристик с периодом, примерно равным году, серийное размножение и перекрывание поколений при наличии двух альтернативных путей развития (типы онтогенеза). Сезонная цикличность факторов среды играет значительную роль в жизни животных. Наиболее ярко сезонные изменения жизнедеятельности выражены у видов, обитающих в районах умеренной зоны северного полушария с арктической периферией, к которым относится Уральский регион. Зимний период в жизни грызунов – это прежде всего переход популяций через неблагоприятные условия существования с сохранением необходимой для популяции полезной информации. Циклическая смена жизнедеятельности происходит ориентированно на астрономические факторы (фотопериод), а региональные климатические условия определяют лишь ее выраженность. Наличие двух типов онтогенеза, свойственное популяциям мышевидных грызунов,

по сути является своеобразной адаптацией к переживанию зимнего периода.

В настоящее время целостного представления о закономерностях жизнедеятельности популяций грызунов в осенне-зимне-весенний (в дальнейшем для краткости зимний) период нет. Настоящая работа основана на результатах собственных многолетних исследований и нацелена на систематизацию имеющихся фактов, их интерпретацию и создание целостной картины функционирования популяций в зимний период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в Ильменском заповеднике (Южный Урал). В основу работы положены результаты мониторинговых исследований на двух стационарных площадках, расположенных в двух типах биотопов, и на участке индивидуального массового мечения (полуостров с облавливаемой площадью 1.5 га), полученные за период 1975–2013 гг. Объект исследования – европейская рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780). Привлечен материал из базы данных (более чем 9000 индивидуумов). Используются традици-

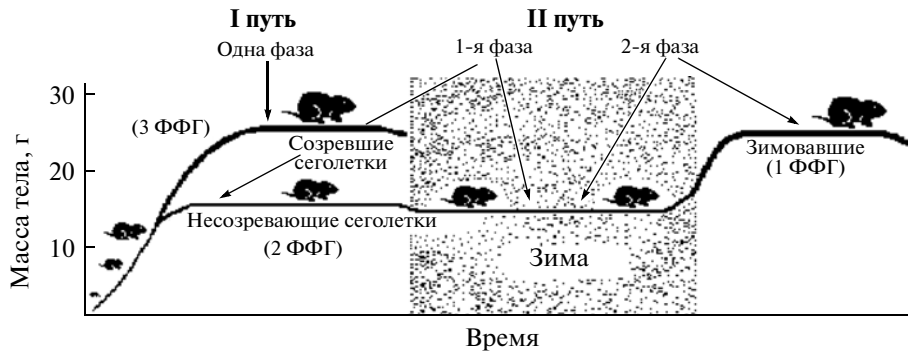


Рис. 1. Схема двух альтернативных путей онтогенетического развития мышевидных грызунов (Оленев, 2002, 2004).

онные и оригинальные подходы и методы полевых исследований: метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968); метод индивидуального мечения грызунов с многократным последующим отловом (CMR), метод безвозвратного изъятия, усовершенствованный метод определения абсолютного возраста полевков (Оленев, 2009). Ранее (Оленев, 2002, 2004) впервые на представителях класса млекопитающих было показано и подробно проанализировано явление бивариантности онтогенетического развития мелких грызунов. В качестве методологической основы использована концепция функционально-онтогенетического подхода (Оленев, 2002). Суть подхода состоит в том, что при выделении внутривидовых структурных единиц в качестве основного критерия принимается функциональное единство особей в группировках, соответствующих двум альтернативным типам онтогенеза (рис. 1). Выделены следующие функциональные группировки (ранее — ФФГ):

Созревшие сеголетки (I тип онтогенеза, одна фаза) — до созревания интенсивно растущие и развивающиеся особи (в основном представители первых когорт), функция — наращивание численности популяции за счет размножения в год своего рождения.

Несозревающие сеголетки (II тип онтогенеза, 1-я фаза) — особи, приостановившие рост и развитие, не созревшие в год рождения (в основном из последних когорт, но всегда имеются представители первых когорт), функция — с наименьшими потерями сохраниться до весны следующего года и, став группировкой зимовавших, начать цикл обновления популяции.

Зимовавшие животные (II тип онтогенеза, 2-я фаза) — до начала весеннего созревания не половозрелы (представители всех когорт прошлого года рождения).

Отметим, что функционально-онтогенетический подход дал возможность интерпретации широкого круга явлений, относящихся к различным

сторонам взаимодействия животных со средой в условиях действия различных средовых и антропогенных факторов. Выявлена функциональная детерминированность большинства биологических характеристик (Оленев, 2002, 2004), а также устойчивости к острому (Оленев, Григоркина, 1998) и хроническому радиационному воздействию (Grigorkina, Olenev, 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Среда — синхронизатор популяционных изменений

Динамика численности — интегральный показатель состояния популяции, итог ее взаимодействия со средой. Зимующая часть популяции состоит исключительно из особей II типа онтогенеза, созревание и размножение которых происходят только весной следующего года. Важно, что данная группировка однородна по функциональному состоянию входящих в нее особей, которые синхронно реагируют на действие среды, что имеет принципиальное значение для последующего анализа. Наиболее яркой иллюстрацией является вес тела животных (рис. 2). На примере двух лет отчетливо видны синхронные изменения веса тела практически одновременно у всех особей (короткие тренды), что на уровне отдельных индивидуумов отражает реакцию популяции на обычно ускользающие от пытливого взгляда исследователя изменения среды — население реагирует как единое целое. Вес тела снижается, затем стабилизируется, уменьшается его вариабельность за счет отсекаания маргинальных вариантов — особей, не достигших необходимых значений или превышающих их (вес рыжих полевков зимой — 14–19 г). Внутри этих значений находится плавающий год от года более узкий диапазон, который нами (Оленев, 1979) назван “*воротами*”. Ширина ворот имеет межгодовые отличия: 14 — 17 г (рис. 2 а) и 17 — 19 г (рис. 2 б). Впоследствии аналогичное явление было подтверждено иностранными исследователями и названо “*bottle neck*” (Garza, Williamson, 2001).

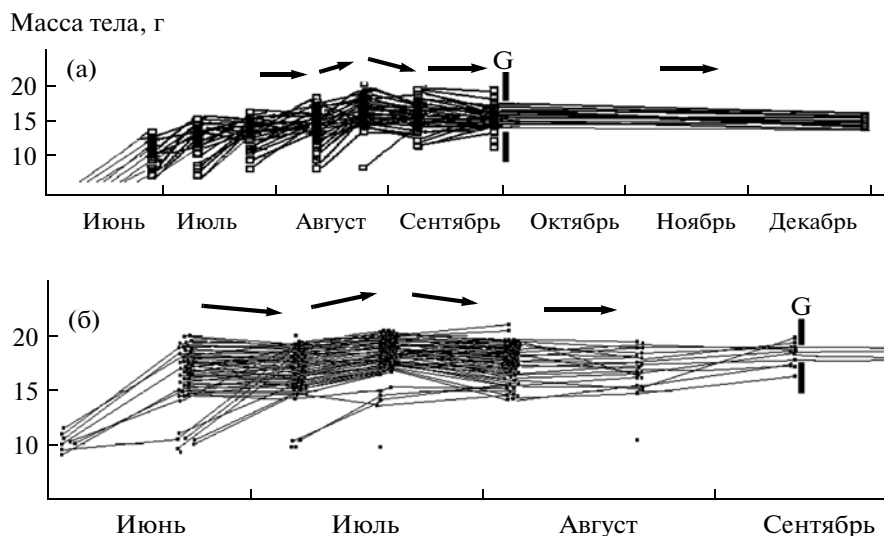


Рис. 2. Синхронные изменения веса тела рыжих полевков II типа онтогенеза (индивидуальное мечение). а – год с обычными условиями; б – год засухи (перед депрессией); G – ворота, “→” – тренды.

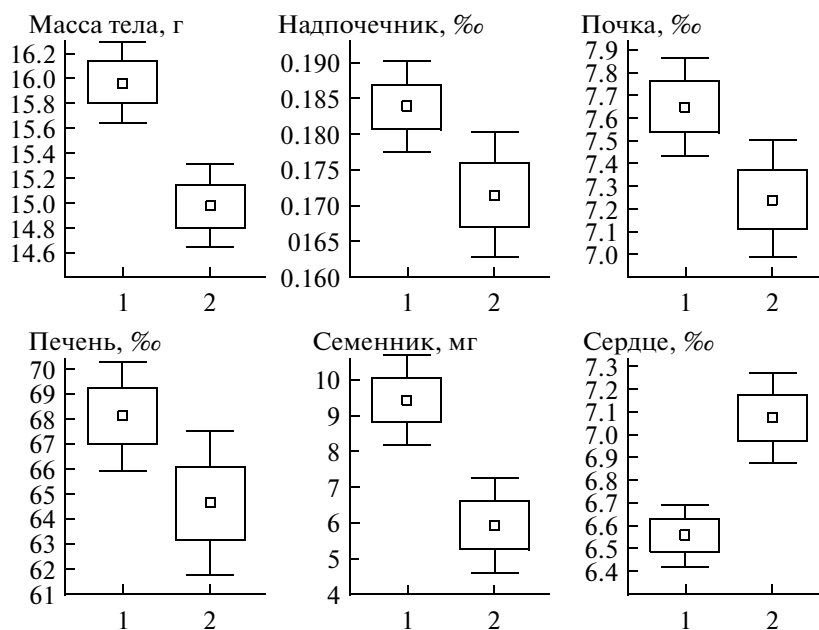


Рис. 3. Минимизация морфофизиологических показателей в зимний (1 – сентябрь, 2 – декабрь) период у рыжих полевков II типа онтогенеза.

Другой иллюстрацией реакции популяции на действие среды может служить снижение относительного веса большинства внутренних органов (рис. 3), являющихся в период зимней депрессии функционально не востребуемыми или мало востребуемыми. Ранее нами (Оленев и др., 1980) были описаны основные закономерности зимующих популяций, квинтэссенцией которых является *зимняя минимизация биологических показателей*. Длительный (37 лет) период наблюдений позволил нам установить четкие различия

средних величин веса тела и индексов интерьерных показателей, оцененных по сентябрьским и декабрьским выборкам: вес тела ($p = 0.0005$, $df = 156$); почка ($p = 0.03$, $df = 151$); надпочечник ($p = 0.040$, $df = 145$); семенник ($p = 0.001$, $df = 89$); сердце ($p = 0.00006$, $df = 143$). По печени различия недостоверны ($p = 0.075$, $df = 125$). В литературе имеются данные о зимнем снижении веса мозга грызунов и размеров черепа (Dehnel, 1949; Яскин, 2013).

Здесь следует сказать о *псевдоминимизации*. Это явление наблюдается у особей I типа онтогенеза, большинство которых после окончания размножения погибает осенью. У части этих животных отмечается небольшое снижение веса тела, значительная и быстрая деградация генеративных органов: вес семенника уменьшается, он темнеет, теряет тургор (“спавшиеся” семенники), семенные пузырьки дегенерируют (Башенина, 1981), из-за чего животных часто ошибочно относят к незрелым сеголеткам. Эти изменения рассматриваются нами как попытка “войти в ворота”, однако даже при удавшейся попытке отразившиеся зверьки гибнут еще в начале зимы. В полной мере закономерная гибель проявляется в регионах с суровыми зимами; в регионах с мягкими условиями эти зверьки могут пережить зиму и даже повторно вступить в репродукцию, однако их роль в этом процессе будет крайне низка. Подобное явление мы регулярно наблюдали зимой в мягких условиях вивария. Особо отметим два исключения из минимизации: 1) зимнее увеличение относительного веса эпифиза, влекущее за собой регрессию гонад (Reiter, 1975); 2) зимнее увеличение индекса сердца (см. рис. 3), обусловленное изменением степени энергетической напряженности организма (Оленев, 1964; Шварц и др., 1968) и служащее средством метаболической акклимации к сезонным условиям (Sakai Akio, 1976).

Вероятно, основной причиной зимнего снижения веса тела и других внутренних органов являются сезонные изменения условий существования – понижение температуры и ухудшение кормовой базы, а временным ориентиром, как мы покажем ниже, служит изменение фотопериода. В зимний период на фоне *сезонного изменения спектра питания* (Башенина, 1981) *снижается и количество потребляемого корма* (Andrzejewski, Mazurkewicz, 1976). При отсутствии зимнего размножения и снижении потребностей в пище энергетически неоправданна высокая активность животных и связанные с ней размеры индивидуальных участков, которые существенно уменьшаются, например, от 0.192 га в ноябре до 0.075 га в феврале (Башенина, 1981). По данным радиоактивного мечения, летом зверьки проходят за сутки 1288 м, зимой – 910 м (цит. по: Башенина, 1981).

Зимой также *существенно снижается активность животных* на поверхности снега, вплоть до полного ее прекращения. Отсутствие половозрелости *изменяет* также *социальные и половые взаимоотношения* особей – они не воспринимают друг друга как половые партнеры, происходит подавление социального поведения. Следствием этого является отсутствие антагонистических и иных энергоемких контактов, что, в частности, дает возможность обитания нескольких зверьков

в одном убежище и приводит к снижению излишних энергопотерь (Andrzejewski, Mazurkewicz, 1976; Оленев и др., 1980).

У мелких млекопитающих отмечены *сезонные изменения иммунитета* (Лохмиллер, Мошкин, 1999). Зимой практически не встречаются *животные со спленомегалией* (гигантскими селезенками) (Оленев, Пасичник, 2003), что косвенно подтверждает отсутствие восприимчивости особей к трансмиссивным заболеваниям. Напротив, в период весеннего созревания животных картина кардинально меняется. Все изложенное выше свидетельствует о более высокой устойчивости особей II типа онтогенеза к действию неблагоприятных факторов естественной природы (зима, засуха, высокая плотность). Доказана также большая резистентность этой группировки к острому радиационному воздействию, что связано с низким уровнем метаболизма (Оленев, Григоркина, 1998).

Особого внимания заслуживают *возрастные изменения зубов* (ВИЗ) полевок как индикатора скорости обменных процессов и старения (Оленев, 2002). У зимующих животных скорость ВИЗ самая низкая в году (см. Оленев, 2009), она существенно меньше, чем у созревших сеголеток. При весеннем созревании зимовавших одновременно с интенсификацией обменных процессов скорость ВИЗ возрастает. Таким образом, скорость ВИЗ в зимний период свидетельствует о минимальной скорости старения особей, что позволяет популяции сохраниться более молодой ко времени весеннего созревания. В гипотетическом случае отсутствия зимней минимизации при одном и том же хронологическом возрасте особей биологический возраст их был бы почти на 5 мес. больше.

Таким образом, *зимняя минимизация* носит адаптивный характер, предотвращая излишние энергопотери. Затухание практически всех жизненных функций объясняется тем, что индивидууму энергетически невыгодно иметь развитые генеративные органы (при отсутствии размножения), большие почки, надпочечники и печень (при отсутствии необходимости высокого обмена веществ). При подснежном образе жизни особи II типа онтогенеза ускользают от внешних воздействий соответственно их главной задаче – *с наименьшими потерями перезимовать*. Это один из способов переживания неблагоприятных условий, достойная альтернатива таким крайним стратегиям переживания неблагоприятных условий, как впадение в состояние гибернации или активный поиск пищевых ресурсов.

Единая адаптивная реакция

Естественные изменения, сопровождающиеся ухудшением качества среды, например засуха или высокая плотность, приводят к развитию инте-

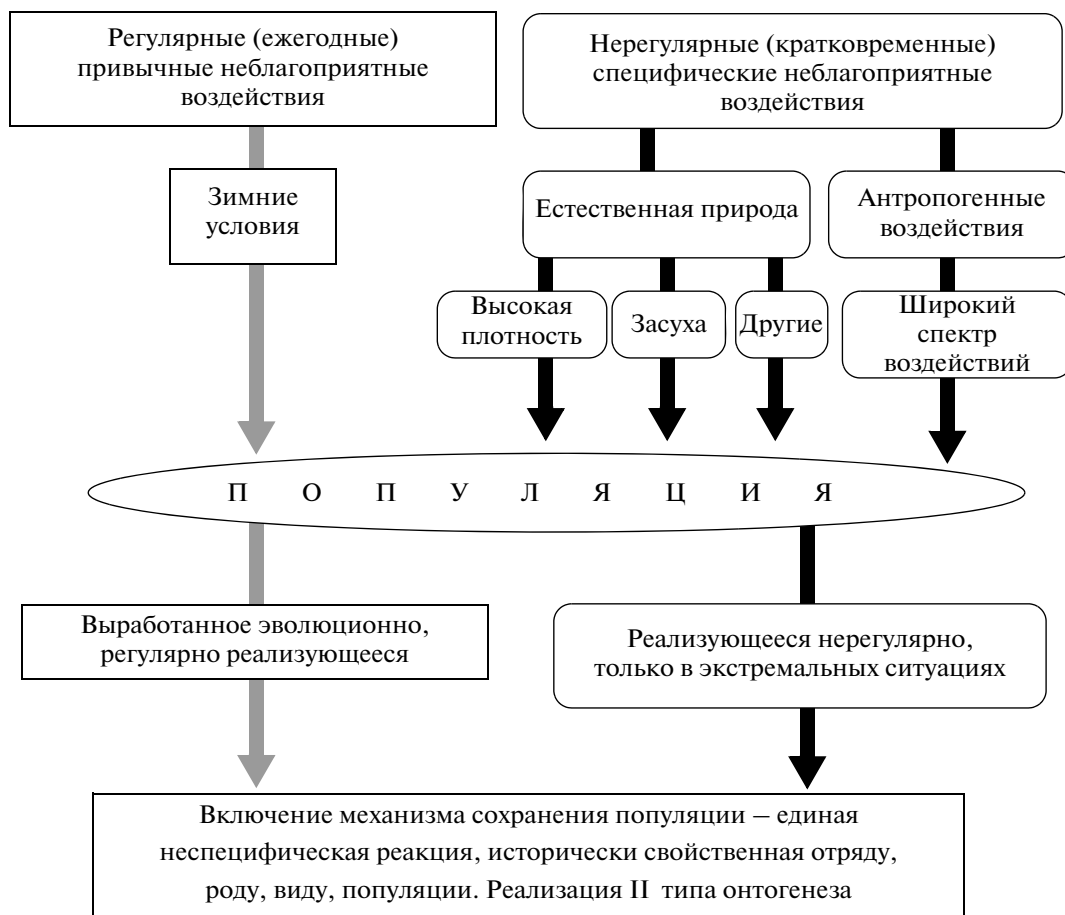


Рис. 4. Схема единой адаптивной неспецифической реакции популяции в ответ на неблагоприятные кратковременные специфические воздействия среды (Оленев, 2004).

грированной реакции популяции – торможению роста и блокировке полового созревания молодняка (сокращению или полному отсутствию особей I типа онтогенеза) (Оленев, 1981 2002). Во всех случаях прослеживается полная аналогия с реакцией на зимний период, сопровождающийся минимизацией почти всех процессов. Факторы, включающие II путь онтогенеза, могут быть различными, в том числе и антропогенной природы. Возможно, корректнее говорить о факторах, препятствующих включению I типа онтогенеза. На рис. 4 представлена схема единой неспецифической адаптивной реакции, которой популяция отвечает на нерегулярные, экстремальные неблагоприятные воздействия естественной и некоторые антропогенной природы¹. Эта реакция принципиально не отличается от приспособлений,

выработанных эволюционно (исторически) в ответ на регулярно повторяющиеся (привычные) неблагоприятные воздействия (в нашем случае – зимние условия). Иными словами, происходит *несвоевременный запуск такого механизма сохранения, который исторически свойственен виду (популяции) в качестве реакции на регулярные воздействия среды*. Этот механизм соответствует II типу онтогенеза. В основе ответной реакции на широкий спектр экстремальных воздействий лежат фундаментальные эволюционно закрепленные механизмы, обеспечивающие устойчивость живых систем и возможность их адаптации к меняющимся условиям среды. Мы (Оленев, 1981) впервые сообщили о выявленной закономерности и сделали вывод о возможности прогнозирования реакции популяции в ответ на неблагоприятные антропогенные воздействия. Впоследствии данное предположение было использовано в работах В.С. Безеля (2006) и нашло свое подтверждение при анализе адаптаций популяций (Маслов, 1988), в том числе и к техногенным воздействиям (Grigorkina, Olenev, 2011). В целом суть этой экологической закономерности (неспецифической

¹ В данном контексте мы видим аналогию единой интегрированной адаптивной реакции популяции с общим адаптационным синдромом, описанным Г. Селье на *организменном уровне*. В нашем случае (*популяционный уровень*) на влияние неблагоприятных специфических факторов различной природы популяция отвечает одинаковой неспецифической адаптивной реакцией.

реакции) заключается в избегании ускользании особи (популяции) от повреждения в результате неблагоприятного воздействия, подобно тому, как эрегированный половой орган легко повреждается, а находящийся в расслабленном состоянии ускользает от внешнего воздействия.

Роль фоторегуляции в переживании популяцией зимних условий

Для популяции фотопериод играет роль своеобразного навигатора, позволяющего животным своевременно и адекватно меняющимся условиям среды перестраивать комплекс своих биологических показателей (Reiter, 1975). Этот комплекс изменений сводится к перестройке организма на функциональный минимум зимой (в северном полушарии наиболее глубокая зимняя депрессия в природе приходится на февраль) или функциональный максимум (весной). При этом животные ориентируются не на собственно продолжительность светлого времени суток, а на его закономерное изменение. В противном случае ориентация только на продолжительность дня, равно как и на иные факторы (кормовую базу, температуру и т.п.), неизбежно привела бы к нарушению адекватного ответа популяции на закономерно меняющиеся условия среды. Так, 23 сентября и 23 марта светлый период суток одинаков, но в первом случае популяции еще предстоит пережить зиму и созревание может иметь крайне негативные последствия, а во втором уже начинается перестройка на репродуктивный период. Это подтверждают наши наблюдения: даже значительные (до +5°С) и длительные (до полутора недель) зимние (декабрь) оттепели не провоцируют созревание животных. Синантропные грызуны утратили способность ориентироваться на изменения фотопериода и, как следствие, размножаются круглый год.

Закономерности изменения популяционных параметров при перезимовке

Возрастная структура популяции является оптимальной для экологических условий конкретного года, т.е. позволяет наиболее полно реализовать репродуктивный потенциал популяции (Оленев, 2004). В течение репродуктивного сезона закладывается основа возрастной структуры зимующей группировки (несозревающие сеголетки → зимовавшие) (см. рис. 1). Зимой закономерны изменения большинства популяционных параметров. Функционально-онтогенетический подход позволяет остановиться на них более детально, причем детальность и объективность обеспечиваются длительным применением SMR-метода.

Гетерогенность группировки зимовавших. Установлено, что группировка зимовавших характеризуется значительной разнородностью. Основную долю обычно составляют особи 3-й и 4-й когорт, 5-я когорта, обычно самая малочисленная, отмечается в популяции не каждый год. Кроме того, важна чрезвычайная разнородность отдельных когорт по происхождению, так как родителей любой из них являются особи из нескольких когорт, относящихся, как правило, к разным поколениям. Благодаря наличию в зимующей группировке 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* (Оленев, 2002, 2004). Разнородность также возрастает за счет “возрастного кросса” (Оленев, Григоркина, 2011). Особую важность высокая гетерогенность группировки зимовавших приобретает в экстремальных ситуациях, когда за счет действия неблагоприятных факторов различной природы (экстремальная засуха, высокая плотность и др.) созревание сеголеток частично или полностью блокируется (Оленев, 1981; Колчева, Оленев, 1991). Вместе с тем все особи зимующих когорт являются функционально и физиологически равноценными. В итоге возрастная структура группировки зимовавших отражает экологические условия предшествующего сезона размножения.

Соотношения когорт в зимний период. Сформировавшееся ко времени ухода в зиму соотношение когорт к весне существенно не меняется (рис. 5), несмотря на неизбежную гибель части особей. К примеру, в октябре 1975 г. доля первых (1 и 2) когорт относительно последних (3 и 4) была 65.98%, к маю 1976 г. — 48.31%; аналогично для 1976 и 1977 — от 20.88 до 20.11% и для 1977 и 1978 — от 30.7 до 20.98%, т.е. практически осталась прежней. Проверка гипотезы о независимости успеха перезимовки от принадлежности к когорте была проведена на примере трех перезимовок с использованием точного критерия Фишера (two-tailed). В результате не было обнаружено значимых различий ни по одной перезимовке отдельно ($p = 1.0$), ни для объединенной выборки в целом ($p = 0.83$). Из этого следует, что при неизбежной частичной гибели в течение зимы на уровне когорт не наблюдается избирательной элиминации животных.

Из рис. 5 также следует, что **продолжительность жизни когорт** одного года рождения практически не различается, несмотря на разные сроки их рождения, однако межгодовые различия весьма значительны. Следовательно, зверьки разного времени рождения элиминируют примерно по достижении одинакового абсолютного возраст-

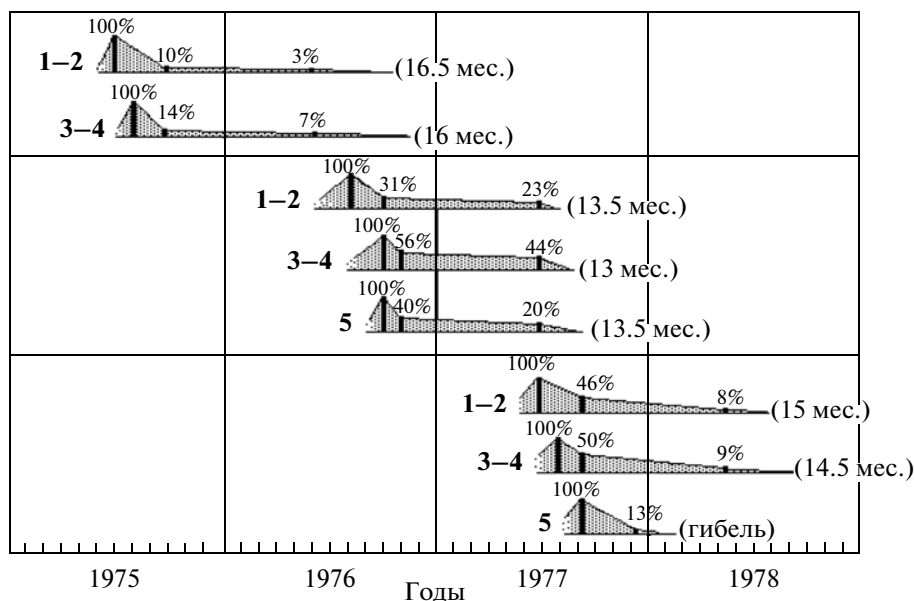


Рис. 5. Динамика возрастной структуры, продолжительность жизни и выживаемость отдельных когорт на примере четырех лет (природная популяция рыжей полевки).

1–5 – когорты; % – доля выживших особей; мес. – продолжительность жизни когорт.

та, но в разные сроки (*“отход” когорт происходит последовательно, соответственно разнице в сроках их рождения*), а продолжительность их жизни весьма заметно различается в разные годы. Аналогично *выживаемость (смертность) когорт* одного года рождения сходна, однако межгодовые различия по выживаемости значительны. К примеру, различная выживаемость отмечена в зимний период 1975 – 1976 гг. и 1976 – 1977 гг. К весне 1976 г. выжило 3% особей 1-й и 2-й когорт, 7% – 3-й и 4-й, а к весне 1977 г. – 23 и 44% соответственно (см. рис. 5).

В итоге можно сделать заключение *о специфичности популяции (особей) каждого года рождения*. Перенос всей популяционной информации через зиму осуществляется посредством животных одного II типа онтогенеза, причем с наименьшими численными потерями. Сохранение и перенос генетической информации происходят не только посредством сформировавшейся в предыдущий год возрастной структуры, но и специфики слагающих ее особей, несущих отпечаток года рождения. Кроме того, отсутствует избирательная элиминация животных, в том числе и по принадлежности к различным когортам. *Время рождения, происхождение и сам абсолютный возраст особей не имеют существенного значения в судьбе особи при переживании неблагоприятных условий перезимовки. Определяющая роль принадлежит функциональному статусу (типу онтогенеза) уходящих в зиму животных* (Оленев, 2002, 2004).

Соотношение полов. Как было отмечено, отразившиеся грызуны, выполнив свою функ-

цию, элиминируют с признаками глубокой старости, и популяция в зимний период представлена сеголетками II типа онтогенеза, что определяет однотипность их реакции на изменение внешних условий. До начала весеннего созревания между самцами и самками отсутствуют различия по большинству параметров, в том числе по подвижности и попадаемости в ловушки. Мы проанализировали соотношение полов у сеголеток II типа онтогенеза с момента ухода их в зиму до весеннего созревания, когда по определению они становятся группировкой зимовавших. Это позволило оценить за ряд лет (например, 1993–1999 гг.) смертность животных разного пола в зимний период и попытаться подтвердить или опровергнуть дифференцированный характер смертности при перезимовках (рис. 6) (Оленев, Григоркина, 2011). Анализ осложняет то, что ко времени весенних учетов созревшие зимовавшие самки становятся территориальными; самцы, как наиболее подвижная часть популяции, имеют перекрывающиеся участки обитания и часто формируют агрегации, так называемые кланы (Vujalska, Saitoh, 2000) с иерархической социальной структурой (Шилов, 1972). Задача самца весной – найти и оплодотворить самку, поэтому обычно в весенних отловах доля самцов выше. Таким образом, в ряде случаев исследователь сталкивается с мнимыми изменениями в соотношении полов (Оленев, Григоркина, 2011). Несмотря на пеструю при перезимовках картину, соотношение полов в осенних выборках предыдущего года и весенних выборках следующего года обычно сохраняется ($\chi^2 = 21.55$,

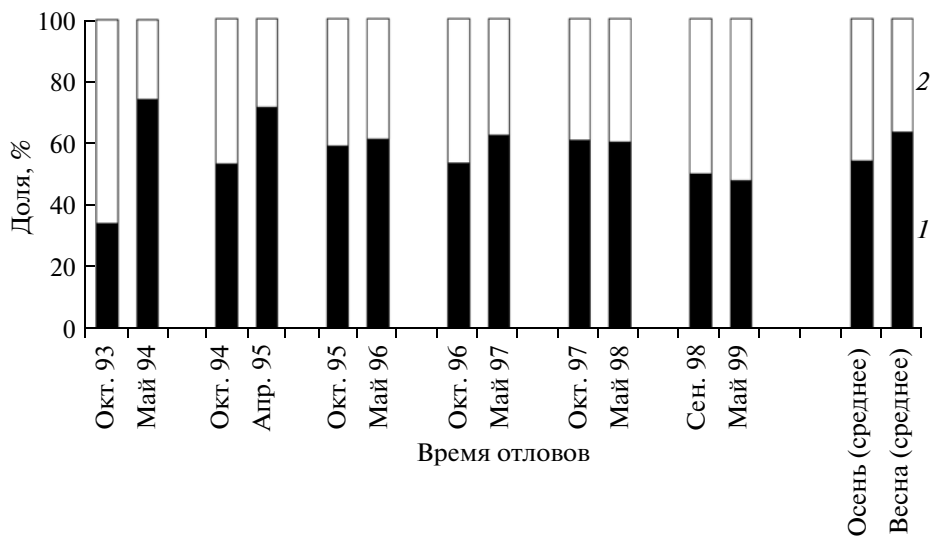


Рис. 6. Соотношение полов (1 – самцы, 2 – самки) при перезимовках.

$p > 0.05$) (см. рис. 6). Исключение в рассматриваемом ряду составляет пара 1993–1994 гг., когда в зимовку ушло значительно больше самок, а в мае следующего года преобладали самцы ($t = 2.6$, $p \leq 0.05$). Из полученных результатов следует вывод о том, что весной соотношение животных по полу не отличается от сформировавшегося осенью, поскольку в зимний период не наблюдается избирательной элиминации по полу.

Зимнее созревание и размножение

Случаи зимнего (подснежного) созревания и размножения грызунов занимают особое место. Трудности вызывает как диагностика факта размножения, так и его интерпретация. Существует несколько типов зимнего размножения. В литературе описаны случаи подснежного размножения разных видов грызунов: степной пеструшки (*Lagurus lagurus*), темной полевки (*M. agrestis*), красной полевки (*Clethrionomys rutilus*), лесной и домовый мыши (роды *Apodemus* и *Mus*), полевки-экономки (*Microtus oeconomus*), обыкновенной (*M. arvalis*) и узкочерепной полевки (*M. gregalis*) (Никифоров, 1956). Однако при детальном рассмотрении оказывается, что большинство случаев обусловлено антропогенными факторами, в первую очередь наличием доступных кормов: озимые культуры, остатки зерновых на полях, скирды сена, соседство зернохранилищ, свалок и т. п. Подобный тип мы относим к искусственно спровоцированному зимнему размножению.

Часто к зимнему относят пролонгированное (позднеосеннее) и ранневесеннее размножения ретроспективно воспринимающиеся как зимнее.

Подобные типы размножения обычны для регионов с мягкими зимами (наши сборы в Житомирской области). При этом возможно выживание “несвоевременно” появившегося молодняка. Отдельный интерес представляют случаи круглогодичного размножения в странах Центральной Европы (Zejda, 1971).

И наконец, феномен истинно зимнего размножения, т. е. “несвоевременное” созревание и размножение грызунов в естественных биотопах при отсутствии доступных кормов антропогенного происхождения в типично зимних условиях. Подобный феномен в отдельные годы отмечен в Субарктике в популяциях леммингов. Размножение начинается рано, еще до схода снежного покрова, обычно на фазе популяционного роста (Krebs, 1988; Чернявский, Лазуткин, 2004). В этом случае возможно появление дополнительного третьего поколения (генерации), а общее число когорт может быть более 5.

Для регионов с выраженными зимами, к которым относится Урал, случаи истинного зимнего размножения крайне редки. Это подтверждают установленные нами единичные (1985 и 1986 гг.) случаи за весь 37-летний период исследований (Оленев, 2009), причем созревают лишь отдельные особи. В 1986 г. нам удалось установить вероятную причину феномена. В одном из типов биотопов (пойма лесной речки с обилием убежищ) при наличии обильного снегового покрова с осени отмечался необычно богатый урожай черемухи, плоды которой в большом количестве обнаруживали в содержимом желудков в зимних выборках полевки, а после схода снега мы находили подобие многочисленных кормовых столиков с прогрызенными орешками. Наши дальнейшие

наблюдения позволили заключить, что в условиях уральских зим выживаемость родившегося зимой молодняка крайне низка и до половозрелости он доживает редко. Однако не исключено, что в отдельных случаях этот экологический резерв популяции может реализоваться.

На практике, прежде чем установить тип зимнего размножения, необходимо убедиться, что оно действительно имело место. Это подтверждает наличие молодых особей в весенних отловах до начала массового размножения, а интерьерные показатели взрослых свидетельствуют о созревании и размножении. В летних выборках зимнее размножение подтверждают необычно высокие значения возрастных маркеров (например, степень ВИЗ) по сравнению с другими сеголетками, которые на графике выпадают из общей картины (Оленев, 2009). Подобные “выбросы” значений возрастных маркеров после их первой регистрации могут отмечаться и в последующих выборках, причем диапазон их отличий от общей картины сохраняется вплоть до гибели животных. При этом рассчитанные даты рождения этих особей приходятся на предшествующий зимний период.

Предпосылки для реализации феномена истинного зимнего размножения. Из материалов следует, что реализация зимнего размножения возможна лишь при условии тенденции увеличения светового периода (в северном полушарии после 22 декабря), т. е. животные ориентируются не на собственно продолжительность светлого времени суток, а на тенденцию!!! Вторым необходимым условием, как правило, считается наличие достаточной кормовой базы, которое в известной мере провоцирует созревание и обеспечивает повышенные энергетические потребности в период размножения. Не менее важна глубина снежного покрова и в меньшей степени – внешние температурные условия. Биологический смысл зимнего размножения заключается в потенциальной возможности выживания и последующего созревания дополнительно родившегося молодняка, что позволило бы популяции начать новый цикл размножения при большей численности. Это подтверждается аналогией с леммингами (Чернявский, Лазуткин, 2004).

Особенности зимнего созревания и размножения в условиях лабораторных колоний. Некоторые природные закономерности проявляются при лабораторном разведении полевок. Виварий – это прежде всего стабильные условия и неограниченный доступ к пище. Репродукция привезенных осенью из природы размножающихся сеголеток при парном содержании в виварии продолжается и в зимний период (продолженное размножение), однако доставленные в то же время неразмножающиеся сеголетки при тех же условиях не созревают до весны (Покровский, 1967). До-

бавление в рацион животных зеленого корма уже в феврале способствует запуску процесса созревания и размножения, причем подобный эффект отсутствует на фоне сокращающегося светового периода (Покровский, Большаков, 1979). По аналогии с растениями животные должны пройти “период яровизации”. Общая продолжительность жизни животных в лабораторных колониях увеличивается до 2 лет более.

Почему не сбываются прогнозы?

Прогнозы численности грызунов на будущий год обычно составляются осенью после окончания размножения на основе оценки состояния популяции с использованием комплекса популяционных показателей и опыта исследователя. Априори подразумевается среднемноголетний уровень зимней смертности грызунов, однако на практике он подвержен значительным отклонениям. Наши результаты (рис. 7) показывают, что картина на “входе” в зиму и “выходе” из нее может существенно различаться. В большинстве случаев относительная численность уходящих зимовать животных закономерно выше, чем весной, в других наблюдалась практически равная относительная численность зверьков в осенних и весенних отловах, редко весной этот показатель был выше, чем осенью (1984–1985, 1994–1995, 2004–2006 гг.). Обычно подобные варианты являются следствием неизбежных погрешностей отловов, вызванных различиями в осенней и весенней подвижности животных, локальными миграциями и др. Из рис. 7 видно, что при среднемноголетнем уровне зимней смертности 50% имеются всевозможные варианты, в том числе случаи массовой гибели животных, представляющие наибольший интерес. Только в редких случаях можно говорить о конкретных причинах массовой гибели. Например, высокая (более 90%) смертность иногда совпадала с зимами, характеризующимися чередованием мощных волн тепла и холода. Напротив, зимы с низкой смертностью (ниже 20%) чаще характеризуются устойчивой морозной погодой без оттепелей при наличии значительного снегового покрова.

Известно также, что весенние катаклизмы погоды могут наносить значительно больший вред населению, чем осенние. Это вызвано тем, что осенью популяционные изменения (в первую очередь минимизация биологических параметров) ориентированы на дальнейшее ухудшение условий, весной, напротив, популяция сталкивается с природными катаклизмами в то время, когда в ней происходят перестройки, ориентированные на улучшение условий среды. К перестройкам прежде всего относится весенняя интенсификация обменных процессов, связанных с ростом, созреванием и размножением.

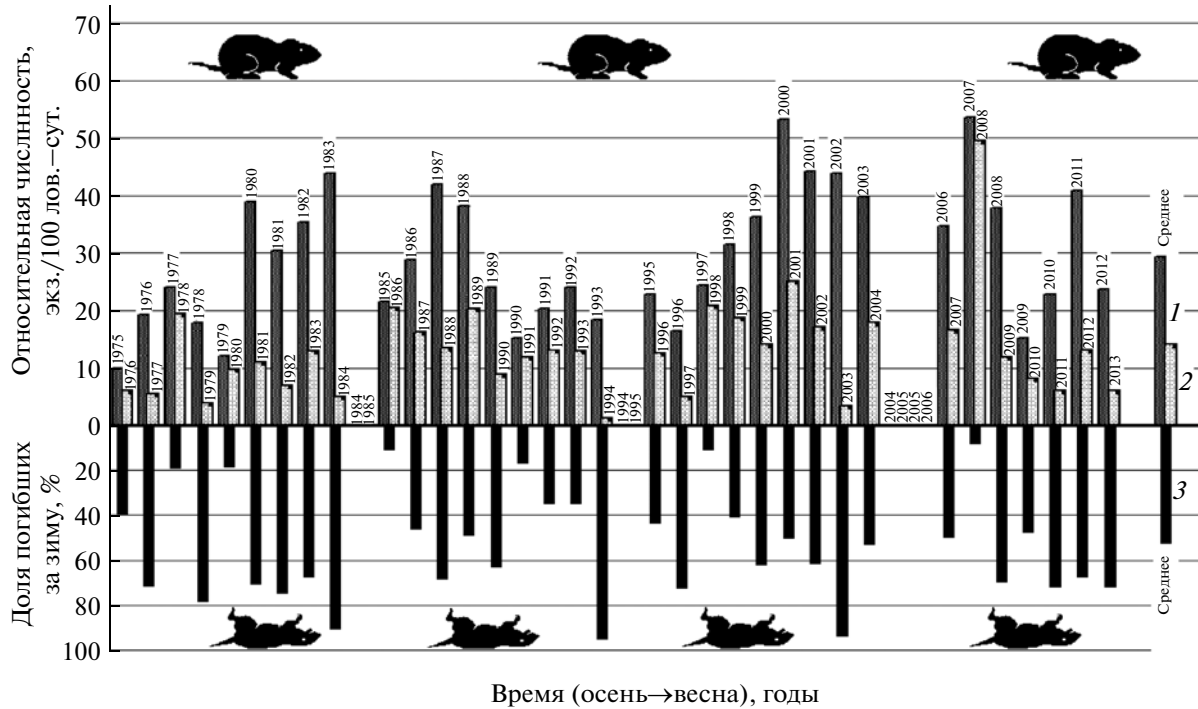


Рис. 7. Динамика межгодовых различий в выживаемости и смертности у рыжих полевков II типа онтогенеза в зимний период.
 1 – сентябрь, 2 – май, 3 – доля погибших в зимний период.

Относительно успешности прогнозов напрашивается следующий вывод: какими бы методами мы не пользовались, какие бы алгоритмы не применяли, сколь бы ни были корректны наши предшествующие сборы материала, каким бы богатым ни был наш бесценный опыт, незапланированный весенний возврат холодной и снежной погоды или зимняя оттепель с последующим резким похолоданием вмиг перечеркнут все наши усилия, и в итоге оставляют мало оптимизма для корректных прогнозов численности животных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые в мире на представителях класса млекопитающих была показана, обоснована и проанализирована поливариантность (бивариантность) онтогенетического развития (Оленев, 2002), что позволило провести подобное исследование жизнедеятельности популяций в зимний период. Все выработанные зимние приспособления носят адаптивный характер и позволяют популяции успешно переживать не только зимы, но и противостоять широкому спектру неблагоприятных воздействий в любое время года. Зима – ежегодно повторяющийся неблагоприятный период в жизни грызунов, к переживанию которого популяции цикломорфных млекопитающих успешно приспособились. Результатом подобной адаптации, огромным скачком вперед

стало появление двух альтернативных путей онтогенетического развития, которые сформировались в ответ на регулярно повторяющиеся зимние условия.

Основополагающим для зимующего населения являются процессы минимизации жизнедеятельности, направленные на переживание неблагоприятного периода с наименьшими численными потерями. Важным моментом при этом считается сохранение качественного состава популяции, сформированного в условиях предшествующего года.

Нами (Оленев 2002, 2009) показано, что календарный возраст особей в условиях зимовок не является лимитирующим фактором, определяющая роль принадлежит функциональному статусу уходящих в зиму животных. Во время перезимовок и при отсутствии размножения “законсервированная” в популяции информация сохраняется и переносится для ее реализации в новом генеративном периоде. Несмотря на то, что имеются ограничения на предсказуемость популяционных событий (что неизбежно в постоянно меняющихся условиях среды), мы надеемся, что изложенные в работе представления помогут по-новому взглянуть на роль зимнего периода в жизни популяции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Башенина Н.В.* Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 352 с.
- Безель В.С.* Экологическая токсикология: популяционный и биоценологический аспекты. Екатеринбург: Изд-во "Гошицкий", 2006. 280 с.
- Лохмиллер Р.Л., Мошкин М.П.* Экологические факторы и адаптивная значимость изменчивости иммунитета мелких млекопитающих // Сибирский экол. журн. 1999. № 1. С. 37–58.
- 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. [*Kolcheva N.E., Olenev G.V.* Interlinking of population changes in Wood Mouse and Bank voles in forest biogeocoenoses of the Southern Urals // *The Sov. J. of Ecology*. 1991. V. 22. № 1. P. 36–44.]
- Маслов С.П.* Роль специфических и неспецифических механизмов в межуровневой интеграции адаптивного ответа популяций на изменение условий существования // Экология популяций. Новосибирск, 1988. С. 49–51.
- Никифоров Л.П.* О зимнем размножении узкочерепных полевок в Курганской лесостепи // Зоол. журн. 1956. Т. 35. Вып. 3. С. 464–466.
- Оленев В.Г.* Сезонные изменения некоторых морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1964. 26 с.
- Оленев Г.В.* Динамика генерационной структуры популяции рыжей полевки в период спада и восстановления численности // Популяционные механизмы динамики численности животных: Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1979. Вып. 126. С. 23–32.
- Оленев Г.В.* Популяционные механизмы приспособления к экстремальным факторам среды // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. № 4. С. 506–511.
- Оленев Г.В.* Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350. [*Olenev G.V.* Alternative Types of Ontogeny in Cyclomorphic Rodents and Their Role in Population Dynamics: An Ecological Analysis // *Rus. J. of Ecology*. 2002. V. 33. № 5. P. 321–330.]
- Оленев Г.В.* Функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2004. 47 с.
- Оленев Г.В.* Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // Экология. 2009. № 2. С. 103–115. [*Olenev G.V.* Determining the Age of Cyclomorphic Rodents: Functional-Ontogenic Determination, Ecological Aspects // *Rus. J. of Ecology*. 2009. V. 40. № 2. P. 93–104.]
- Оленев Г.В., Григоркина Е.Б.* Функциональная структурированность популяций мелких млекопитающих (радиобиологический аспект) // Экология. 1998. № 6. С. 447–451. [*Olenev G.V., Grigorkina E.B.* Functional Structure in Population of Small Mammals (Radiobiological Aspect) // *Russ. J. of Ecology*. 1998. V. 29. № 6. P. 401–405].
- Оленев Г.В., Григоркина Е.Б.* Динамическое соотношение полов в популяциях цикломорфных млекопитающих // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 1. С. 45–58.
- Оленев Г.В., Пасичник Н.М.* Экологический анализ феномена гипертрофии селезенки с учетом типов онтогенеза цикломорфных грызунов // Экология. 2003. № 3. С. 208–219. [*Olenev G.V., Pasichnik N.M.* Ecological Analysis of Spleen Hypertrophy in Cyclomorphic Rodents Taking into Account the Type of Ontogeny // *Rus. J. of Ecology*. 2003. V. 34. № 3. P. 199–197.]
- Оленев В.Г., Покровский А.В., Оленев Г.В.* Анализ особенностей зимующих генераций грызунов // Адаптации животных к зимним условиям. М., 1980. С. 64–69.
- Покровский А.В.* Сезонные колебания веса тела у полевок // Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР. Свердловск, 1967. Вып. 51. С. 95–106.
- Покровский А.В., Большаков В.Н.* Экспериментальная экология полевок. М.: Наука, 1979. 148 с.
- Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н.* Циклы леммингов и полевок на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н.* Метод морфофизиологических индикаторов в экологии позвоночных. Свердловск: Изд-во "Уральский рабочий", 1968. 387 с.
- Шилов И.А.* Опыт физиологической оценки некоторых форм внутривидовых отношений у мелких грызунов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. № 3. С. 21–30.
- Яскин В.А.* Сезонная модуляция половых различий размера гиппокампа и поведения у рыжих полевок // Экология. 2013. № 3. С. 197–203.
- Andrzejewski F., Mazurkiewicz M.* Abundance of food supply and size of the bank voles home range // *Acta Theriol.* 1976. V. 21. № 12. P. 237–253.
- Bujalska G., Saitoh T.* Territoriality and its consequences // *Polish J. Ecol.* 2000. 48. Suppl. P. 37–49.
- Dehnel A.* Studies on the genus *Sorex* L. // *Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska. Sect. C. Lublin*, 1949. № 4. P. 17–102.
- Garza J.C., Williamson E.G.* Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci // *Molecular Ecology*. 2001. V. 10. № 2. P. 305–318.
- Grigorkina E., Olenev G.* East Urals Radioactive Trace: adaptive strategy of rodents' population // *Radioprotection*. 2011. V. 46. № 6. P. 437–443.
- Krebs C.J.* The experimental approach to rodent population dynamic // *Oikos*. 1988. V. 52. P. 143–149.
- Reiter R.* The pineal gland and seasonal reproductive adjustments // *Int. J. Biometeorol.* 1975. V. 19. № 4. P. 282–288.
- Sakai Akio.* *Dobutsugaku zasshi* // *Zool. Mag.* 1976. V. 85. № 2. P. 282–288.
- Zeja J.* Differential Growth of Three Cohorts of the Bank Vole *Cl. glareolus* // *Zool. Listy*. 1971. V. 20. № 3. P. 229–245.