

УДК 591.526:591.463.2.068.1.:593.32

ПЛОТНОСТНО-ЗАВИСИМЫЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ САМЦОВ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК

© 2015 г. О. А. Жигальский, В. П. Мамина

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

e-mail: zig@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 11.12.2014 г.

Ключевые слова: *Clethrionomys glareolus*, динамика численности, мелкие млекопитающие, репродуктивная функция, половое созревание самцов, сперматогенез, плотностно-зависимая регуляция, демография, циклы.

DOI: 10.7868/S0367059715060244

Современная концепция регулирования численности популяций млекопитающих базируется на признании совместного действия двух принципиально различающихся процессов: первые — случайные и закономерные колебания внешних условий, вторые — регуляторные механизмы, действующие по принципу отрицательных обратных связей, стремящиеся нивелировать эти колебания. В соответствии с этим выделяют модифицирующие (не зависящие от плотности популяции) и регулирующие (зависящие от плотности популяции) экологические факторы, причем первые воздействуют на организмы либо непосредственно, либо через изменения компонентов биоценоза. Если воздействия модифицирующих факторов приводят лишь к изменению уровня численности, то регулирующие факторы стабилизируют ее на уровне, соответствующем абиотическим условиям среды. Регуляторные плотностно-зависимые механизмы через изменение пространственно-временной структуры населения как бы трансформируют влияние внешних по отношению к популяции факторов, “уравновешивая” ее со средой (Жигальский, 2014). Регуляция плотности населения в популяциях может осуществляться путем направленных изменений репродуктивной активности и смертности животных или миграционных потоков (Наумов, 1965; Жигальский, Бернштейн, 1986; Жигальский, 2002; Роговин, Мошкин, 2007; Elton, 1924; Wynne-Edwards, 1962; Ims, Andreassen, 2005).

Для большинства видов млекопитающих характерна связь репродуктивной функции животных с плотностью популяции. Торможение полового созревания у молодых особей и снижение репродуктивной активности у взрослых происходит тогда, когда плотность достигает предельного для

данных условий уровня и может стать причиной окончания размножения. Репродуктивные возможности самцов в регулировании плотности населения часто остаются вне поля зрения исследователей. В то же время самец вносит существенный вклад в процесс оплодотворения и формирования эмбриональных потерь (Мамина, Жигальский, 2009).

Ранее нами (Жигальский, 2011) было показано, что в зависимости от стадии сезонного цикла размножения и плотности популяции статистически достоверно изменяются доля и число прибылых неполовозрелых самцов в популяциях рыжей полевки, обитающих в центре и на периферии ее ареала. В популяции, обитающей в центре ареала (Удмуртия), в июне–июле численность неполовозрелых прибылых самцов в разные фазы численности составляла: “низкая” — 9.1, “рост” — 42.3 и “пик” — 68.7 особи на 100 лов./сут. Сходная картина наблюдается и в популяции, обитающей на периферии ареала (Карелия). В июле численность неполовозрелых самцов в разные фазы динамики популяции составляла соответственно 8.6, 20.2, 36.7 особи на 100 лов./сут, а в августе эти различия стали еще большими: 18.9, 49.15, 91.7 особи на 100 лов./сут. Снижение доли прибылых животных в размножении при высокой плотности населения обусловлено главным образом торможением полового созревания (Wynne-Edwards, 1962; Жигальский, Бернштейн, 1986). Половое созревание прибылых самцов определяется продолжительностью процесса сперматогенеза, который у рыжей полевки занимает 31.0 ± 0.7 дня (Grocock, Clarke, 1976). Сперматогенез включает в себя четыре периода: 1) период размножения (митотическое деление сперматогоний); 2) период роста (репликация ДНК); 3) период созревания

Изменение веса тела, семенников и диаметра семенных канальцев у рыжей полевки на разных фазах численности популяции

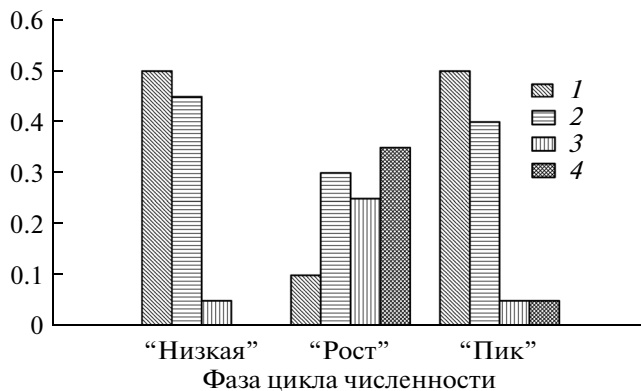
Фаза численности	Вес тела, г	Вес семенников, г	Диаметр канальцев, мкм
“Низкая”	14.8 ± 1.50*	12.8 ± 0.80*	41.7 ± 6.5*
“Рост”	17.2 ± 2.30	35.0 ± 4.80	49.3 ± 6.01
“Пик”	16.4 ± 1.80	13.7 ± 0.90*	42.7 ± 5.8*

* Значимые различия с фазой “рост” популяции ($p < 0.05$).

ния (мейоз); 4) период формирования (ранняя и поздняя стадии сперматогенеза). Каждому периоду сперматогенеза соответствует определенный уровень полового созревания. В современных исследованиях практически отсутствуют данные о плотно-зависимых изменениях, происходящих в системе “сперматогенез—половое созревание” у животных из природных популяций. В данной работе представлены результаты анализа отдельных периодов сперматогенеза у неполовозрелых сеголеток, определяющих степень их половой зрелости при разных уровнях численности популяции.

Исследовали неполовозрелых самцов рыжей полевки, отловленных на Среднем Урале (Свердловская область, Ревдинский р-н) в апреле—сентябре 1990—1995 г. (Карасева и др., 2008). По комплексу демографических характеристик 1990, 1993 г. отнесены к фазе “низкая” численность (2.45 на 100 лов./сут), 1991, 1994 и 1995 г. — “рост” (4.34 на 100 лов./сут) и 1992 г. — “пик” (9.31 на 100 лов./сут).

Частота встречаемости периодов сперматогенеза



Частота встречаемости животных с разным уровнем полового созревания (периоды сперматогенеза) на разных фазах численности популяции.

1–4 – периоды сперматогенеза: 1 – размножение; 2 – рост; 3 – созревание; 4 – формирование (ранняя и поздняя стадии сперматогенеза).

Анализ морфофизиологических и морфометрических показателей семенников показал достоверно значимое ($p < 0.05$) снижение веса и уменьшение диаметра семенных канальцев в фазе “пик” численности по сравнению с фазой “рост”. Для фазы “низкая” численность отмечается снижение веса тела, веса семенников и уменьшение диаметра семенных канальцев (см. таблицу). У самцов, имеющих диаметр семенных канальцев до 37 мкм, сперматогенез следует отнести к периоду размножения; до 42 мкм – к периоду роста; до 50 мкм – к периоду созревания; до 60 мкм – к периоду формирования сперматозоидов (ранняя стадия); до 70 мкм – к периоду формирования (поздняя стадия).

Каждая фаза численности характеризуется определенным распределением отдельных периодов сперматогенеза, каждый из которых характеризует степень половой зрелости животных (см. рисунок). В фазах “низкая” и “пик” до 95% неполовозрелых полевок находятся в начале процесса сперматогенеза. В фазе “пик” только у 5% неполовозрелых самцов сперматогенез достигает ранней стадии периода формирования сперматозоидов, которые вряд ли успеют принять участие в размножении. В фазе “низкая” у 5% неполовозрелых самцов сперматогенез находится в периоде “созревания” (см. рисунок), т.е. в более раннем периоде сперматогенеза по сравнению с фазой “пик”, поэтому у самцов в популяции наблюдается торможение полового созревания. И только в фазе “рост” большинство самцов достигает более высокого уровня половой зрелости (развитие половых клеток находится на более поздних стадиях развития), что позволяет им в сезон своего рождения активно включиться в процессы роста численности населения (см. рисунок).

Изменения в распределении периодов сперматогенеза или степени половой зрелости на различных фазах численности могут быть связаны с физиологическим стрессом (внутрипопуляционный прессинг), приводящим к торможению полового созревания особей. Предполагается, что снижение темпов полового созревания и подавление размножения происходят через ингибирование секреции гонадотропинов передней долей гипофиза в период усиленного образования АКТГ. Кроме того, на эндокринный статус животного и его репродуктивный потенциал влияет демографическая структура населения, в частности численность популяции в предыдущие моменты времени. Нейроэндокринные механизмы, тормозящие рост популяции, закладываются уже на стадии подъема численности, что выражается в ранней дифференцировке системы “гипоталамус—гипофиз—надпочечник”. Это в свою очередь ведет к гиперфункционированию данной системы в фазе “пик” и снижению репродуктивной актив-

ности (Ткачев, 1980; Чернявский, Лазуткин, 2004). Известно, что у самцов уже в эмбриональном и раннем постнатальном периодах формируется определенный нейроэндокринный комплекс, определяющий впоследствии их репродуктивный потенциал (Ткачев, 1980).

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что группа неполовозрелых самцов неоднородна по степени половой зрелости. Степень выраженности полиморфизма связана с фазой численности популяции. Сходная картина наблюдается и у самок (Жигальский, Бернштейн, 1986; Жигальский, 2011). Поэтому с высокой долей вероятности можно считать, что колебания численности в разные годы в большей степени связаны с изменениями темпов полового созревания молодых полевок, чем с увеличением смертности зверьков разных половозрастных групп. Результаты исследования также показали, что, основываясь только на весе семенника, невозможно судить о степени половой зрелости самцов и идентификации фазы цикла численности популяции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жигальский О.А.* Экологические механизмы поддержания демографической и пространственной структуры популяций мелких млекопитающих // Экология. 2014. № 5. С. 393–396. [*Zhigalski O.A.* Ecological Mechanisms Maintaining the Demographic and Spatial Structure of Small Mammal Populations // Russ. J. Ecol. 2014. Vol. 45. № 5. P. 441–444.]
- Жигальский О.А.* Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1078–1106.
- Жигальский О.А.* Структура популяционных циклов рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в центре и на периферии ареала // Изв. РАН. Сер. биологич. 2011. № 6. С. 733–746.
- Жигальский О.А., Бернштейн А.Д.* Популяционные факторы регуляции размножения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) // Докл. АН СССР. 1986. Т. 291. № 1. С. 250–252.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А.* Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.
- Мамина В.П., Жигальский О.А.* Репродуктивные потери у мелких млекопитающих: роль самцов и самок // Докл. РАН. 2009. Т. 425. № 4. С. 571–573.
- Наумов Н.П.* Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26. № 6. С. 625–633.
- Роговин К.А., Мошкин М.П.* Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 4. С. 244–267.
- Ткачев А.В.* Эндокринная характеристика популяционного цикла леммингов острова Врангеля // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере: Мат-лы совещ. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С.119–126.
- Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н.* Циклы леммингов и полевок на Севере. Магадан: Наука, 2004. 150 с.
- Elton C.S.* Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects // Brit. J. Exp. Biol. 1924. V. 2. P. 119–163.
- Grocock C.A., Clarke J.R.* Duration of spermatogenesis in the vole (*Microtus agrestis*) and bank vole (*Clethrionomys glareolus*) // J.Reprod. Fert. 1976. V. 47. P. 133–135.
- Ims R.A., Andreassen H.P.* Density-dependent dispersal and spatial population dynamics // Proc. R. Soc. B. 2005. № 272. P. 913–918.
- Wynne-Edwards V.C.* Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1962. 653 p.