

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи

УДК 591:599.323:4:591.5

ОЛЕНЕВ Григорий Валентинович

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ РЫБЫ
ПОЛЁНКИ (МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ, АНАЛИЗ)

(03:00:08 - Зоология)

Автореферат диссертации на
соискание учёной степени
кандидата биологических
наук

Свердловск - 1983

Работа выполнена в лаборатории популяционной экологии позвоночных животных Института экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР.

Научный руководитель – доктор биологических наук
Л.М.Сюзикова

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
И.М.Шилов
кандидат биологических наук
Н.Г.Смирнов

Ведущая организация – Всесоюзный институт защиты растений Всесоюзной ордена Ленина Академии сельскохозяйственных наук имени В.И.Ленина.

Зашита состоится "28 февраля 1984 г. в 13 час.
на заседании специализированного Совета К 002.05.01 по присуждению учёной степени кандидата наук в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР по адресу: 620008, г. Свердловск, ГСП 511, ул. 8 Марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Автореферат разослан " " 1984 г.

Учёный секретарь
специализированного Совета
доктор биологических наук

М.А.Пистолова

О.А.Пистолова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Проблема динамики численности мелких грызунов продолжает оставаться одной из основных и наиболее актуальных проблем экологии.

В качестве факторов, определяющих динамику численности рассматривается роль метеорологических (Поляков, 1954; 1969; Тауриныш, 1964 и др.), кормовых (Kalela, 1963; Schultz, 1964; др.), внутрипопуляционных отношений (Christian, 1955; 1963; Chitty, 1957; 1960; Fuller, 1967 и др.). В значительной степени динамика численности популяции определяется особенностями возрастной структуры и функциональными свойствами возрастных групп. Решение теоретических вопросов в значительной степени сдерживается разработкой достаточно точных методик, касающихся изучения возрастной структуры.

Цель и задачи исследования. Целью работы было изучение изменений возрастной структуры в зависимости от условий и их связи с динамикой численности. В связи с этим стала задача изучить динамику изменения признаков, используемых для определения возраста в связи с физиологическим состоянием животных. Это должно было повысить точность определения возраста отлавливаемых животных и более обоснованно выделять внутрипопуляционные возрастные группы.

Научная новизна. При изучении динамики возрастных изменений зубов выяснено, что скорость их изменений зависит от функционального состояния животных. Было выделено два типа возрастных изменений. На основании этого разработана методика определения абсолютного возраста рыжих полёвок (*Clethrionomys glareolus* Schreb.). Это позволило выделить в популяции три физиологические функциональные группировки (ФФГ), имеющие разное значение в поддержании численности. Дано биологическая характеристика каждой из этих группировок. По скорости возрастных изменений зубов и других возрастных признаков предложен метод выделения генераций (когорт), как основных структурно-возрастных единиц популяций.

Прослежена динамика возрастной структуры, установлена сложность возрастного состава зимующих животных, продолжительность жизни отдельных генераций и особенности зимней элиминации разных возрастных групп. Выявлены биотопические различия возрастной структуры размножающейся части популяции в разные по условиям годы. Проанализированы адаптивные изменения в состоянии отдельных животных и структуре популяции в ответ на экстремальные условия.

Научное и практическое значение. Разработанные методы абсолютного определения возраста ряжих полёвок и выделения внутрипопуляционных группировок позволяют точнее анализировать состояние популяций, наряду с полученными материалами о значении разных функциональных группировок и влиянии условий, более обоснованно прогнозировать численность. Закономерности адаптивных реакций популяции на экстремальные воздействия позволяют прогнозировать ответные реакции популяции на антропогенные факторы.

Апробация работы. Основные материалы диссертационной работы были представлены на Всесоюзной конференции по биоритмам (Ленинград, 1976), на У Всесоюзной конференции по экологической физиологии и биохимии (Фрунзе, 1977), на Советско-Финском симпозиуме по зимней экологии (Москва, 1978), на У Всесоюзном совещании по грызунам (Саратов, 1980), на Всесоюзной конференции "Экологическая генетика растений и животных" (Кишинёв, 1981), на III съезде ВТО (Москва, 1982), на VI Всесоюзной конференции по экологической физиологии (Сыктывкар, 1982), на пяти региональных конференциях. На основе разработанного метода выполнен хоздоговор со Свердловской Обл. СЭС.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 23 работы.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из введения, шести глав и выводов, изложена на 135 страницах, содержит 27 рисунков и 7 таблиц. Список литературы включает 201 наименование, из них 58 на иностранных языках.

ГЛАВА I. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА РАБОТ.

Дана характеристика физико-географических условий Ильменского гос. заповедника им. В.И.Ленина, где проводилась работа. Исследования проводились в северной части заповедника в районе оз. Большой Ишкуль.

ГЛАВА II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ СБОРА

В основу работы положены материалы стационарных исследований, проводившихся регулярно с апреля по октябрь и отдельные пробы в декабре в течение 1975-1982 г.г. Рассматриваемый период четыре года - два популяционных цикла. На полуострове (облавливаемая площадь - 1,5 га) в течение всего периода исследований проводилось массовое индивидуальное мечение грызунов путём ампутации дистальных фаланг пальцев. Живоловки (деревянные ящичные ловушки, срабатывающие от веса животного) расставляли на постоянные линии на расстоянии 6-8 метров друг от друга в 90 точках. В промежутках между отловами живоловки с приманкой (овёс) с участка убирали. У пойманых зверьков регистрировался вид, пол, вес тела, наличие беременности, подсосные пятна, наполненность придатков, метка, номер точки отлова. Последующие неоднократные отловы (интервал 20 дней) позволяли датировать возраст, сроки жизни и точно выявлять отдельные генерации, а также позволяли проследить судьбу каждого животного в течение всего периода постнатального развития. Оценивалась величина эмиграции и иммиграции на участок мечения и за его пределы.

Для оценки изменений ⁴интерьерных признаков использовался метод морфобиометрических индикаторов (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968). Для этого в сходных с участком мечения "сухих" битопах (смешанный сосново-берёзовый лес с островками мёртвокровного лиственника с отдельными экземплярами осины) проводили отловы

зверьков давилками. Кроме того морфофизиологический материал собирался и из других типов биотопов - "влажные" (слегка заболоченная долина лесного ручья с зарослями черёмухи, ольхи, смородины, хмели).

За рассматриваемый период было отработано более 29000 животко-суток и около 9000 давилко-суток, помечено 855 и отловлено давилками 2424 особи. У животных использовались следующие показатели: вес тела, сердца, печени, надпочечников, почки, матки, эмбрионов, количество пятен от каждой беременности, вес семенника и при небольшом весе семенника - мазок из эпидидимиса для определения половозрелости. В дальнейшем для выделения и анализа возрастных групп пользовались сопоставлением результатов, полученных на пойманных давилками животных с результатами обследования мечёных.

ГЛАВА III. ИЗМЕНЕНИЯ ВОЗРАСТНЫХ ПРИЗНАКОВ И ВЫДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТНЫХ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГРУПП.

У мелких животных с коротким жизненным циклом, к которым относятся грызуны, выделяют генерации или когорты, под которыми понимаются группы очередных помётов, появляющиеся с начала весеннего размножения. Обычно за критерий их выделения принимается календарная одновозрастность и одновременность их происхождения. Как основные показатели, при выделении используются вес тела, относительный вес тимуса, вес и состояние генеративных органов, скорость возрастных изменений зубов. Использование этих показателей основано на закономерных индивидуальных и сезонных изменениях, отражающих функциональное состояние в процессе онтогенеза (Покровский, 1963; Оленев, 1964; Шварц и др. 1968; и др.).

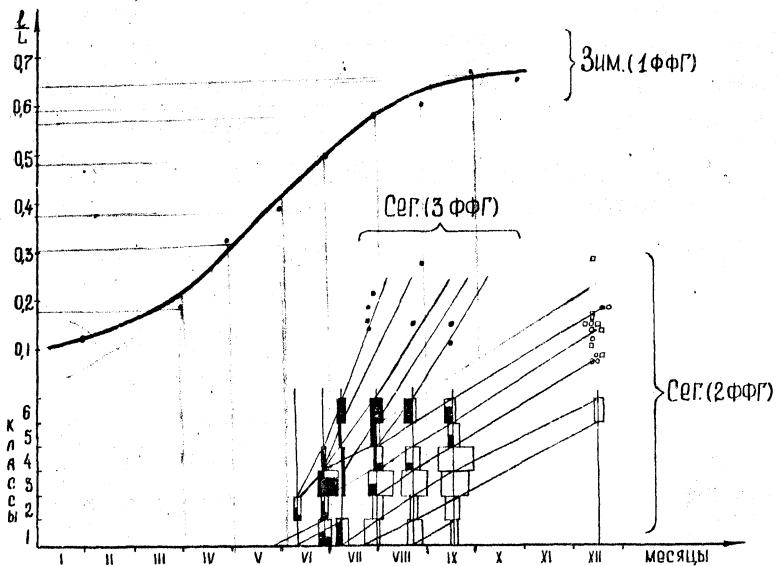
Анализ нашего материала показал, что весом тела, как показателем возраста можно пользоваться в начальный период онтогенеза (до 25 - дневного возраста) в первой половине лета и, далеко не всегда осенью. На уровне отдельных генераций показаны возможно-

сти использования возрастных изменений тимуса, как показателя возраста, с учётом функционального состояния особей. По генеративным органам установлено: зрелые сперматозоиды встречались в 100% случаев у рыжих полёвок при достижении веса семенника в 150 мг и более. У самок кроме веса эмбрионов и матки использовалось число групп пятен соответствующих беременности.

Возрастные изменения зубов корнезубых полёвок наиболее удобный и наиболее объективный показатель возраста. Имеющиеся в литературе данные по скорости возрастных изменений зубов рыжих полёвок довольно противоречивы. О масштабах этих противоречий можно судить по различиям приводимых разными исследователями сроках развития настоящих корней от 2,5 до 9 месяцев (Prychodko, 1951; Zajda, 1965; 1971; Тупикова и др. 1970; Башенина, 1975).

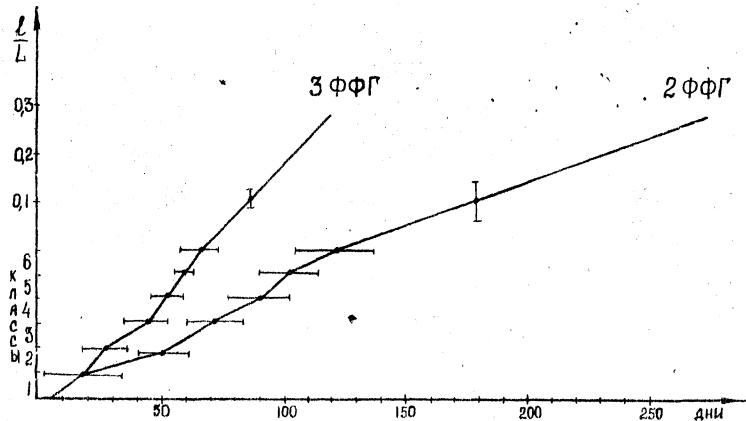
Мы, при оценке скорости возрастных изменений зубов учитывали физиологическое состояние зверьков, связанное со скоростью роста, половым созреванием и временем вступления в размножение. Зубы полёвок разных возрастов были разделены на 7 классов на основании возрастных изменений рисунка торцовой поверхности M^2 , скрытой обычно в лунке челюсти (с I по 6 класс), а в дальнейшем по индексу корня (отношение длины корня к высоте зуба - 7 класс).

Для анализа в системе координат (на примере рис. 1) на оси абсцисс в точках усреднённых лат взятия выборок восстанавливаются перпендикуляры и на них по оси ординат отмечаются возрастные классы зубов. Затушёванная часть прямоугольников соответствует проценту половозрелых особей. Линии, отражающие переходы из класса в класс по мере возрастных изменений зубов, строились с учётом физиологического состояния животных, связанного с половозрелостью (штриховка). Скорость возрастных изменений зубов у полёвок, родившихся весной, оказалась заметно большая, чем у родившихся во второй половине лета. | Время перехода от первого класса к



- a) Возрастные изменения зубов рыжей полёвки разных групп на примере выборки 1977 г. "влажные" биотопы.

— процент неполовозрелых, не вступивших в размножение (в данном классе) особей (2ФФГ)
 — процент половозрелых, (в данном классе) особей (3ФФГ). Для группировки перезимовавших (1ФФГ) кривая построена по многолетним данным.



- б) График для расчёта возраста рыжих полёвок с учётом различий в скоростях возрастных изменений зубов для разных ФФГ.

Рис. I Возрастные изменения зубов рыжей полёвки.

шестому было у весенних молодых в два раза короче осенних (рис. I). Анализ весенних и осенних молодых животных по комплексу морфофизиологических показателей показал (табл. I), что высокая скорость возрастных изменений зубов (весенняя группировка) свойственна особям, участвующим в размножении (штриховка) – это быстро растущие, быстроразвивающиеся особи, рано созревающие и рано вступающие в размножение. Таким образом, имеется связь скорости возрастных изменений зубов с физиологическим состоянием зверьков и их разной ролью в воспроизведстве и поддержании численности популяции: весенние обеспечивают её в текущем году, а осенние в следующем.

Внутрипопуляционные физиологические функциональные группировки (ФФГ) и их характеристика по возрастным изменениям зубов и другим признакам. Приняв за основу функциональное состояние животных, связанное сростом, развитием, половым созреванием и размножением, мы предлагаем разделить их на три ФФГ.

1 ФФГ – перезимовавшие животные. В подавляющем большинстве размножаются. После замедления скорости возрастных изменений зубов зимой следует интенсивное возрастание в период роста и созревания весной и, затем некоторое снижение летом (рис. I). За рассматриваемый период таких особей отловлено 268 экз.

2 ФФГ – сегол., неразмножающиеся в год рождения. Обычно это молодые последних генераций (в 1977 году, например, это часть III, IV и V генерации ~~штриховки~~). В год рождения после краткого периода роста на первом этапе постнатального развития животные перестают расти и в заторможенном состоянии "законсервированной молодости" (по С.С.Шварцу) с небольшими численными потерями переживают зиму | переходя | в I ФФГ. Первая стадия формирования корней у них отмечена в 120 – 140 дневном возрасте. В 1977 году таких зверьков добыто 500.

3 ФФГ – сегол., размножающиеся в год рождения. Обычно это пер-

Таблица I

Некоторые морфобиологические характеристики весенней (размножающейся) и осеннеї (неразмножающейся) группировок сеголеток рыбьей полёвки. Особи ~2,5 месячного возраста.

признак	пол	весенняя группировка (3 ФФГ)		осенняя группировка (2 ФФГ)	
		n	$\bar{x} \pm m$	n	$\bar{x} \pm m$
вес тела (г.)	♂♂	31	$19,2 \pm 0,57$	41	$15,9 \pm 0,25$
	♀♀	39	$25,5 \pm 1,12$	15	$15,6 \pm 0,31$
индекс почки	♂♂	30	$7,95 \pm 0,15$	37	$6,95 \pm 1,81$
	♀♀	37	$7,34 \pm 0,24$	15	$7,46 \pm 0,22$
индекс н/почечн.	♂♂	30	$0,17 \pm 0,007$	40	$0,17 \pm 0,006$
	♀♀	39	$0,40 \pm 0,02$	14	$0,17 \pm 0,008$
индекс тимуса	♂♂	24	$1,47 \pm 0,23$	40	$3,43 \pm 0,15$
	♀♀	29	$1,33 \pm 0,22$	14	$3,45 \pm 0,21$
вес семениника (мг.)	♂♂	31	$317,4 \pm 15,0$	41	$28,4 \pm 3,97$

ные, весенние генерации - та их часть, которая характеризуется быстрым развитием и размножается в год рождения. В 1977 году это I, II и часть III генерации (). Первая стадия формирования корней у них отмечена в 65-75 дневном возрасте. В 1977 году особей этой ФФГ было отловлено 108 экз.

Было установлено, что между ФФГ имеются и биохимические отличия. Было найдено, что у самок 3 ФФГ меняется концентрация зон трансферрина на форограмме, чего никогда не отмечалось у 2 ФФГ (Гуляева, Олешев, 1979 а, б). Далее, оказалось, что животные 3 ФФГ по сравнению со 2 ФФГ имеют более высокий (в 2 раза) митотический индекс - показатель активности тканевых процессов (Олешев и др. 1983). Для особей разных ФФГ показана разная скорость старения, как и связанная с ней продолжительность жизни (глава У). Подавляющая часть особей 2 ФФГ (переходящей на следующий год в I ФФГ) гибнет с признаками старости в возрасте около года при индексе

зубного корня ~ 0,6, а в 3 ФФГ - в 4-х месячном возрасте в год рождения с индексом корня до 0,4.

Из всего этого следует, что особи, относящиеся к разным ФФГ, сходного физиологического состояния и развития имеют разный абсолютный возраст (календарный). Так, например, в 3 ФФГ полёвки достигают 4 класса развития зубов (вид восьмёрки, но смыкания ещё нет) в 1,5 месяца, а во 2 ФФГ в 2 - 3 месяца.

Для выделения ФФГ достаточно определить состояние генеративной системы, отражающей общее функциональное состояние. Соответственно с этим стало возможным производить более точное определение возраста отловленных зверьков, чем допускали существовавшие ранее методы. После отделения зимовавших (I ФФГ) от 2 и 3, по графику (рис.1) определяют возраст в днях и фактическое время рождения. Как было установлено на мечёных животных, ошибка в определении абсолютного (календарного) возраста составляла от 5 до 25 дней. Полностью исключались ошибки, возможные из-за более, чем двукратных отличий в скорости возрастных изменений зубов разных ФФГ.

Выделение отдельных генераций (когорт) с использованием комплекса показателей. При изучении возрастной структуры возникает необходимость различения отдельных генераций. Известно, что появление очередной генерации происходит за сравнительно небольшой промежуток времени, и поэтому к моменту взятия выборки в зависимости от выполняемых функций и конкретных экологических условий основная масса особей данной генерации синхронно приобретает одни и те же морфологические и морфобиологические особенности.

Рассмотрение возможности использования исследованных признаков для выделения генераций показало, что по отдельности они не дают достаточно надёжных результатов. Использование комплекса признаков, отражающих физиологическое и функциональное состояние полёвок, позволило достаточно чётко определить генерации. На рис.2

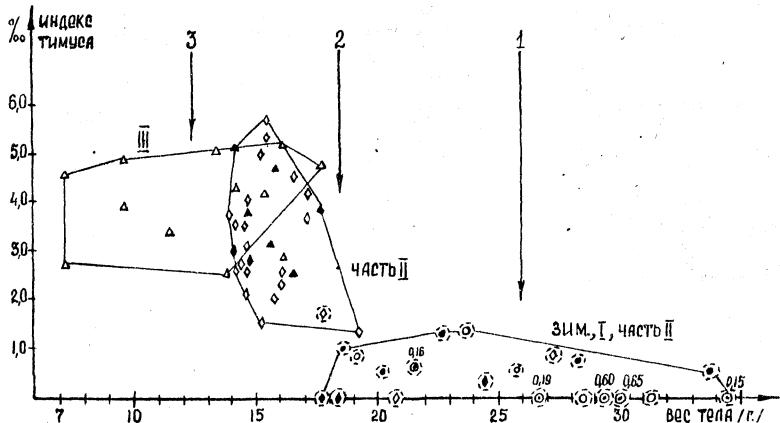


Рис.2 Выделение генераций ряжей полёвки с использованием комплекса показателей. I - III - генерации, 1,2,3 - анализируемые при выделении группы. Значки соответствуют классам зубов. Значки, обведённые пунктиром, соответствуют размножающимся особям, цифры у значков - индексе корня.

на примере июльской выборки 1977 года видно, что при комплексном анализе по весу тела, развитию тимуса и класса зубов выделяются группы, с входящими в них генерациями, которые обособлены или незначительно перекрываются с соседними. Зная начало весеннего размножения перезимовавших делаем расчёт появления очередных генераций – отсюда мы знаем сколько генераций имеется в конкретной выборке. По степени возрастных изменений зубов, весу тела (особи первого класса), состоянию генеративной системы (количество бременистостей по группам пятачков, вес семенника) определяется календарный возраст. В сумме всё это даёт надёжное выделение генераций. По изложенному ранее методу выборки можно разделять на ФГ и, следовательно, установить какие генерации вошли в каждую ФГ.

ГЛАВА IV. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА РАЗМНОЖАЮЩИХСЯ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК С УЧЁТОМ УСЛОЙИ РАЗНЫХ БИОТОПОВ.

При исследовании возрастной структуры популяций грызунов

учитывалось влияние конкретных условий среди отдельных биотопов на формирующуюся при этом возрастную структуру населения.

Основной материал собран в "сухих" биотопах, где проводилось мечение. Таким образом, наиболее подробный анализ и все основные выводы базируются на наблюдениях за мечеными животными. Был проанализирован полный цикл изменения численности популяции с фазы резкого падения осенью 1975 года до пика в 1977 году и далее до весны 1979 года. Плотность населения рыжей полёвки за период 1975 - 1978 годы колебалась от 1,4 до 52 ос/га (рис.3).

1975 год. Характеризовался сильной засухой. В этом году зимовавшие самки принесли по 2 - 3 помёта. Размножение их шло до июля и в августе эта ФФГ исчезла. Все сеголетки, появившиеся в весенне-летний сезон развивались медленно и в "сухих" и во "влажных" биотопах не размножались полностью, то есть принадлежали только ко 2 -й ФФГ. Численность популяции за счёт размножения перезимовавших достигла в июле 43 ос/га. Далее в связи с прекращением размножения и элиминацией перезимовавших, и высокой смертностью в августе сеголетков (по данным мечения с конца июля до конца августа погибло 87%) произошло резкое сокращение численности (рис.3). Перед установлением снежного покрова она составила 2,1 ос/га или 17,5% от исходной, наблюдавшейся весной.

В результате сложившейся экологической обстановки и особенностей развития сеголетков наблюдалось заметное упрощение возрастной структуры популяции (рис.3). То, что все молодые, родившиеся в этом году медленно развивались и не размножались обеспечило уход из зимовку достаточного количества полёвок, которые должны послужить основой восстановления численности популяции. В этом заключалось значение изменений (упрощение структуры) для популяции.

1976 год. После резкого сокращения численности предыдущей

осенью прирост популяции в "сухих" биотопах в основном происходил за счёт необычно длительного периода размножения перезимовавших самок, длившегося до конца сентября, то есть 5,5 месяцев против обычных 3,5. Самцы же этой возрастной группировки исчезли

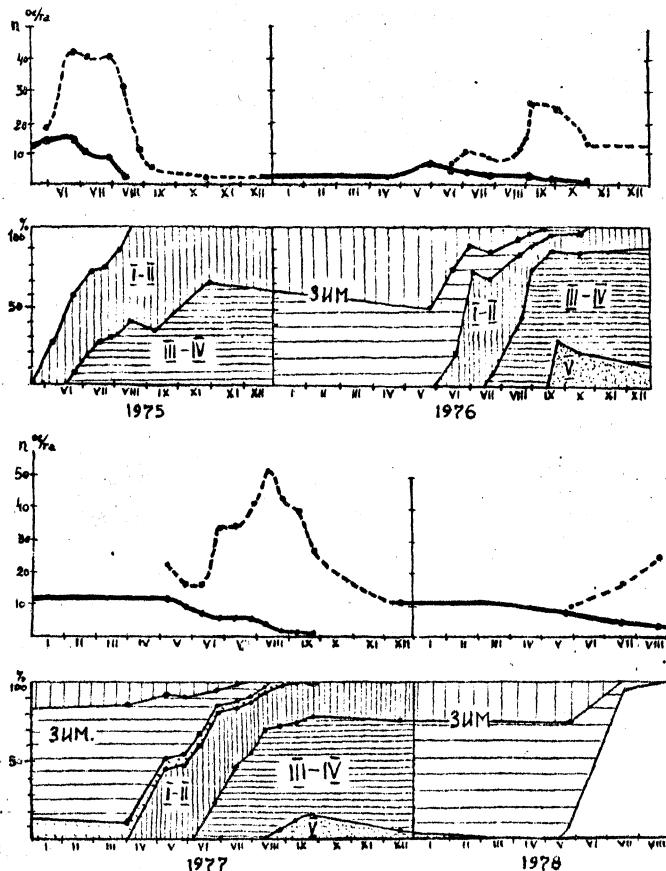


Рис. 3. Динамика численности и возрастная структура популяции рыжей полёвки (меченные животные). Зим - зимовавшие, I-IV - генерации, — - зимовавшие
— - зимовавшие и сеголетки вместе.
Численность всех генераций принята за 100% (нижние части рисунка).

уже в июле, при этом перезимовавшие самки принесли до 5 – 6 помётов против обычных 3 – 4, прожив 16 месяцев вместо обычных 13 – 14 мес. (рис. 4). Кроме перезимовавших размножались особи I и часть особей II генерации. Зимовавшие самцы и самки скрещивались лишь до середины лета, к июлю самцы I ФФГ почти полностью исчезли из популяции и в дальнейшем все самки спаривались с самцами сеголетками первых генераций (3 ФФГ), наблюдался возрастной кросс. Несмотря на низкую исходную численность (весной до размножения) ~5,7 ос./га и довольно слабое размножение сеголеток, численность к концу августа – началу сентября возросла до 23,5 ос./га или в 4 раза. После осеннего отхода осталось зимовать 14,4 ос./га или 250% к исходной численности (рис. 3, 4).

Во "влажных" биотопах в отличие от "сухих" наряду с размножением перезимовавших особей довольно активно размножались и сеголетки I и II генераций. И в "сухих" и во "влажных" биотопах зимовать ушли представители п. ли генераций (I – У).

1977 год. Год пика численности – условия были вполне благоприятные и к августу популяция достигла высокой численности. Зимовавшие успешно пережили зиму. Самцы и самки этой группы были более крупные, чем обычно, например средний вес самок был 33,7 г., а вдругие годы от 25 до 27 г. Отмечена и самая короткая продолжительность жизни отдельных генераций с предыдущего года рождения не превышавшая 13 – 13,5 месяцев. Популяция восполнялась в основном за счёт активного размножения сеголеток (3 ФФГ). Отмечено наибольшее число размножающихся генераций – I, II, III во "влажных" и I и II и часть III генераций в "сухих" биотопах.

Вклад зимовавших (I ФФГ) и сеголеток (3 ФФГ) в увеличение численности популяции виден из следующих данных. В 1976 году на участке мечения четыре перезимовавшие самки принесли 6,5, 4, и I помёт, что составило 99 молодых. Только один помёт отмечен

у самки сеголетки". По отношению к исходной численность в июле возросла на 412%: 99 особей от зимовавших и 6 от сеголеток.

В 1977 году на участке мечения прирост по генерациям составлял: I генерация – из 3 помётов от перезимовавших, II генерация – из 4 помётов от перезимовавших, III и IV генерации из 8 помётов от перезимовавших и 10 от сеголеток, V генерация – из 3 помётов от сеголеток. Общий прирост численности за счёт размножения перезимовавших составил 83 особи и размножения сеголеток (3 ФФГ) 81 особь. Численность возросла к осени на 430%.

Анализ изменений сезонной динамики численности и возрастного состава по годам показал, что нет жёсткой связи между исходной (весенней) и конечной (осенней) численностью. Например, в 1976 и 1977 годах при разной исходной численности (соответственно 5,7 ос/га и 12,1 ос/га) через разные максимумы в июле (23,5 ос/га и 52,1 ос/га) популяция к уходу на зимовку имела равную плотность 11,4 ос/га. Если формирование максимальной численности в основном обусловлено числом и функциональной активностью (размножением) генераций сеголеток, входящих в 3 ФФГ, то на формирование итоговой (осенней) численности накладывается элиминирующее влияние сезонных факторов. Устанавливается обратная зависимость между продолжительностью размножения I и 3 функциональных группировок.

ГЛАВА У. ДИНАМИКА ОСНОВНЫХ ПАРАМЕТРОВ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ ПОЛЁВКИ.

Благодаря многолетнему мечению животных, мы имели возможность провести подробный анализ динамики возрастной структуры.

Возрастная структура группировки перезимовавших (I ФФГ).

Ранее считалось, что после перезимовки в весенней выборке зверьки первых генераций практически не встречаются (Шварц и др., 1964). Более того, даже осенью они составляют 1 – 3% (Слонев, 1964;

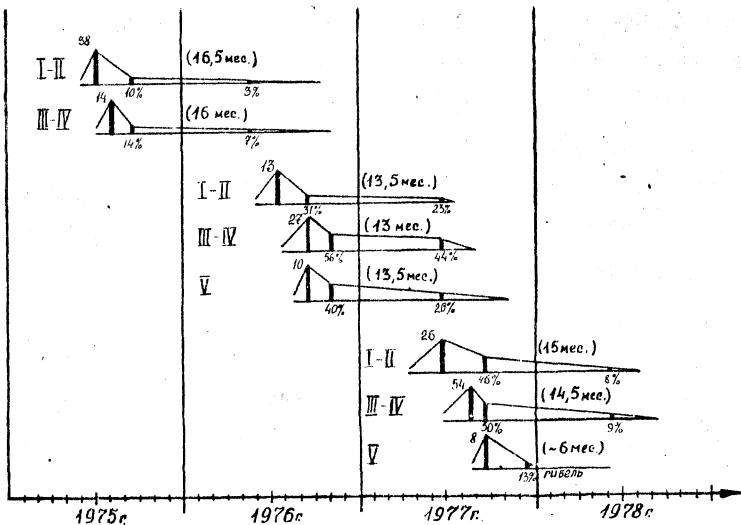


Рис. 4. Динамика возрастной структуры, продолжительности жизни и смертности отдельных генераций рыжей полёвки.

I - V - генерации, процентами отражено снижение численности отдельных генераций от максимального числа особей этих генераций, первые арабские цифры - количество (максимум) особей этих генераций.

Оленев, Покровский, Оленев, 1980). Путём многократных отловов мечевых особей было установлено, что во все годы часть молодых полёвок первых генераций медленно росла и развивалась, не достигала в первый сезон жизни зрелости и не размножалась, т.е. есть по своим особенностям относились ко 2 ФФГ. В результате этого они перезимовывали и весной составляли от 10 до 25% от числа перезимовавших особей, основную массу которых составляли зверьки поздних генераций (90 - 75%). В 1976 году, после засушливого предыдущего года, доля полёвок первых генераций возросла до 40 - 50%. Это меняет взгляд на фактическую степень разнородности I ФФГ, являющейся основой воспроизводства популяции данного года.

Разнородность отдельных генераций по происхождению. Известно, что родителями одной генерации являются особи сразу из нес-

кольких генераций (Шварц, 1980; Шварц и др., 1964). Нами установлено, что степень этой разнородности может существенно меняться в разные по условиям годы. Так, например, в год засухи (1975) все четыре генерации сеголеток неразмножались и вошли в одну 2 ФФГ (рис.3). Популяция, уходящая в 1977 году на зимовку была очень разнородной. В неё вошли особи I и II генераций – потомки пяти генераций перезимовавших, III и IV генерации – потомки пяти генераций перезимовавших и двух генераций сеголеток (то есть потомки семи генераций), У генерация – в основном потомки I, II и III генераций сеголеток (то есть потомки трёх генераций). Разнородность группировки перезимовавших (I ФФГ) может быть своеобразным резервом поддержания разнородности популяции в случае слабого размножения сеголеток или его полного отсутствия.

Мечение показало, что численное соотношение особей, составляющих генерации в течение осенне-зимне-весеннего периода существенно не меняется (то есть для каждой генерации обычно остаётся такой, какой она была после окончания размножения). Так, например, из рисунка 3 видно, что в октябре 1976 года после окончания размножения соотношение генераций составляло: III - 13,6%, III и IV - 68,2%, У - 18,2%. К маю 1977 года оно равнялось ■ III - 13,7%, в III и IV - 70%, в У - 16,2%, то есть практически не изменилось. Таким образом, неизбежный отход особей в этот период происходил при сохранении пропорциональности соотношения генераций, то есть по крайней мере на уровне генераций не наблюдается избирательной элиминации.

Продолжительность жизни зимующих генераций. Была определена продолжительность жизни мечёных особей замуяющих группировок и всех входящих в неё генераций. Так генерации рождения 1975 года прожили: III - 16 мес; III и IV - 16,5 мес.; 1976 года - I, II - 13,5 мес.; III и IV - 13 мес.; У - 13,5 мес.; 1977 года I, II - 15 мес.; III и IV - 14,5 мес.; У - погибла. Оказалось, что зверьки

разных сроков рождения, во-первых, элиминируют примерно в одном календарном возрасте, но в разные сроки, соответственно различие в сроках их рождения, и, во-вторых, продолжительность их жизни отличается у особей, родившихся в разные годы (рис.4).

Межгодовые и внутригодовые различия по степени выживаемости (смертности) генераций одного года рождения. Установлено, что межгодовые различия по выживаемости значительны (рис.4).

Например, различная степень элиминации отмечалась в осенне-зимне-весенний период 1976/1977 года и период 1977/1978. В 1976/1977 годах к весне выжило (максимальная летняя численность каждой генерации принята за 100%) особей I и II генераций - 3%; III и IV - 7%, а в 1977/1978 годах соответственно 23 и 44% то есть на порядок выше. Полученные материалы позволили высказать предположение о специфичности животных каждого года рождения. Одно из существенных подтверждений этого положения - одинаковая в каждый, но значительно раз. личная по годам длительность жизни особей зимующих генераций.

ГЛАВА VI. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ГРЫЗУНОВ К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ.

Важное значение имеет исследование популяционных механизмов регуляции жизнедеятельности животных в экстремальных условиях среды (Наумов, 1963; Шварц, 1963; 1967 и др.). За время исследований исключительные условия сложились в засушливом 1975 году. Осадков выпало менее трети от нормы. Это было впервые за 50 лет работы метеостанции. В результате чего появилась возможность детального изучения резко проявившихся в сложившихся условиях адаптивных реакций в ответ на экстремальные воздействия среды, как организма отдельных животных, так и на уровне внутрипопуляционных возрастных групп.

Реакция рыжей полёвки на засуху. Состояние перезимовавших особей в период размножения практически не отличалось от наб-

людавшегося в другие годы. Ни один из сеголетков ($n=300$) в год рождения не достиг веса взрослых и не размножался (отсутствовала З ФФГ). Морфофизиологические показатели свидетельствовали о минимизации процессов обмена (табл.2). Адаптация происходила как путём перестроек в организме животных, так и в структуре популяции. Характерным признаком этого процесса явилось максимальное снижение энергозатрат (за счёт прекращения роста, задержки полового созревания и снижения обмена). Значение изменений в популяции заключалось в сохранении появившегося и выжившего молодняка, т. к. при размножении увеличилась бы смертность сеголетков и уменьшилось бы число особей оставшихся к зиме. Это снизило бы способность популяции к воспроизведству в следующем году.

Эта реакция популяции на воздействие засухи полностью совпадала с тем, что мы наблюдаем из года в год у зимующих генераций.

Реакция популяции на зимние условия. Зимуют, как правило, неразмножающиеся молодые, в основном из последних генераций. У них наблюдается длительная стабилизация размеров и веса тела на низком уровне, как и большинства внутренних органов. Эти факты позволяют утверждать, что у зимующих генераций происходит резкое торможение роста и развития. Функция зимующих генераций – пережить неблагоприятные условия зимы при наименьших численных потерях.

Сравнительный анализ. Морфофизиологические показатели, характеризующие популяцию (табл.2) свидетельствуют о минимизации обменных процессов у особей уходящих на зимовку, значение чего очевидно для выживания. Важно, что такие же изменения наблюдаются при засухе. Из этого следует, что спасенная реакция не является специфической реакцией на наступление осенне-зимних условий, а является ответом на ухудшение условий обитания.

Интересно, что и другие неблагоприятные воздействия могут вызвать аналогичную реакцию, например, реакция популяции на резкое

Таблица 2

Основные показатели, характеризующие реакцию популяции ряжей полёвки (сеголетки) на различные условия среды.

сезон- показатель	пол	Обычные по условиям года						Экстремальные условия, год засухи		
		Лето (июнь – июль)			Зима (сентябрь– февраль)					
		n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s			
Вес тела (г)	♀♂ ♂♂	39 31	25,5 19,2	7,02 3,18	72 101	15,7 16,4	24,1 19,7	32 30	16,6 17,4	I, 66 3,34
Надпочечник (индекс)	♀♂ ♂♂	39 30	0,4 0,177	0,13 0,04	71 101	0,19 0,18	0,04 0,04	30 29	0,15 0,17	0,04 0,003
Почки (индекс)	♀♂ ♂♂	37 30	7,34 7,95	1,49 0,84	71 101	7,3 7,4	1,8 0,9	31 28	7,02 7,51	I, 56 I, II
Печень (индекс)	♀♂ ♂♂	37 26	70,07 62,77	14,7 11,22	71 101	58,7 59,4	9,4 8,9	22 24	48,81 60,04	24,75 9,35
Селезенка (мг)	♂♂	31	317,39	83,3	101	3,8	3,8	29	37,81	100,23
Скорость возраст- ных изменений зу- бов.			Первая стадия корня в 2 - 2,5 мес.		Первая стадия кор- ни в 5 - 5,5 мес.				Первая стадия корня в 4,5 - 5 мес.	

повышение плотности (Шилов и др., 1977; Яскин, Лобанова, 1979).

Рассмотренные адаптивные реакции принципиально не отличаются от приспособлений, выработанных исторически в ответ на регулярно повторяющиеся осенне-зимние неблагоприятные воздействия. Только они выражаются в несвоевременном срабатывании таких механизмов, которые свойственны популяции в качестве обычной реакции на регулярные неблагоприятные воздействия среды. Учёт этих закономерностей может представлять интерес и при прогнозировании ответных реакций популяции на антропогенные воздействия.

ВЫВОДЫ

1. Для экологического анализа динамики популяции предложено выделение трёх физиологических функциональных группировок (ФФГ). Каждую из них составляют особи из нескольких смежных генераций, связанные функциональным единством в воспроизводстве популяции. Особи, составляющие одну группировку могут иметь различный абсолютный (календарный) возраст, но физиологически едини (одновозрастны). Роль исходьба каждой ФФГ в популяции специфична.

Каждая ФФГ специфична по ряду биологических показателей: скорости роста, скорости клеточного деления, полового созревания, продолжительности жизни, комплексу морфофизиологических показателей, скорости возрастных изменений зубов и пр.

2. Разработана методика определения абсолютного возраста грызунов на основе специфичной для каждой ФФГ скорости возрастных изменений зубов. По совокупности значений различных показателей возраста разработан комплексный метод выделения генераций.

3. Впервые показано, что зимующая группировка (2 ФФГ) значительно более сложна по возрастной структуре, чем это считалось ранее. В различные годы она может включать от 10 до 30% особей первых, весенних генераций (все они неразмножаются в год рождения). Это, в свою очередь может рассматриваться как экологический резерв поддержания разнородности популяции, значение которого резко

возрастает в годы слабого размножения сеголеток.

4. Сложившееся ко времени зимовки соотношение численности генераций остаётся постоянным до начала размножения и не нарушается зимней смертностью. Избирательной элиминации по возрасту не обнаружено. Смертность по годам (её величина по годам) различалась.

5. Продолжительность жизни зверьков разных генераций в зимующих группировках для одного года практически одинакова. Элиминация особей разных генераций после зимовки идёт последовательно, соответственно срокам их рождения. Вместе с тем, продолжительность жизни зверьков по годам значительно изменяется.

6. Прирост численности популяции определяется степенью участия в размножении I и З функциональных группировок – при интенсивном размножении перезимовавших (I ФГ) отмечено слабое размножение сеголеток (З ФГ).

7. Установлены биотопические различия возрастной структуры в разные по условиям годы по числу составляющих ФГ генераций.

8. Установлено, что в основе адаптивной реакции организма животных на экстремальные воздействия (засуха) лежат физиологические изменения, направленные на минимизацию обменных процессов и снижение энерготрат. Отмечено совпадение реакции на засуху, зимние условия и повышенную плотность. Реакция, которой популяция отвечает на специфические, нерегулярные воздействия (засуха, высокая плотность) принципиально не отличаются от приспособлений, выработанных исторически в ответ на регулярно повторяющиеся осенне-зимне-весенние неблагоприятные воздействия.

Материалы диссертации изложены в следующих основных работах:

1. Оленев Г.В. Динамика восстановления численности рыжей полёвки на Ю. Урале. – Инф. мат-лы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1978, с.19 – 20.

2. Оленев Г.В. К вопросу о выделении и анализу внутрипопуля-

- ционных группировок у грызунов на примере рыжей полёвки. - В кн. : Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1979, с.55 - 57.
3. Оленев Г.В. Динамика генерационной структуры популяции рыжей полёвки в период спада и восстановления численности. - В кн. Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979, с. 23-32.
4. Оленев Г.В. Определение видовой принадлежности мышевидных грызунов по отпечаткам зубов у живых животных. Зоол. журнал, 1980, том LIX, № 2, с.294.
5. Оленев Г.В. Роль изменений генерационной структуры в динамике численности полёвок на Урале. Материалы Всесоюзного совещания по грызунам. М. Изд. Наука, 1980, с. 252 - 254.
6. Оленев Г.В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды (на примере рыжей полёвки). Ж. Общая биология, 1981, № 4, с.506 - 511.
7. Оленев Г.В. Внутрипопуляционная изменчивость генерационной структуры рыжей полёвки в разных биотопах. - В кн. Морфофункциональные особенности внутрипопуляционных возрастных группировок животных. Свердловск, 1981, с. 12 - 21.
8. Оленев Г.В. Некоторые закономерности динамики возрастной структуры популяций рыжей полёвки на Ю. Урале. - В кн. Териология на Урале. Свердловск, 1981, с. 68 - 70.
9. Оленев Г.В. О некоторых путях приспособлений мышевидных грызунов к экстремальным условиям среды. - В кн. III съезд Всесоюзн. териол. о-ва. Тез. докл., М., 1982, с. 262.
10. Оленев Г.В. Особенности возрастной структуры, её изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов. - В кн. Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982, с. 9 - 22.
- II. Гуляева И. П., Оленев Г.В. Об изменениях электрофоретических

кой картины трансферринов сыворотки крови рыжей полёвки в зависимости от физиологического состояния животных. - Ж. Экология, № 6, 1979, с. 47 - 52.

12. Оленев В.Г., Покровский А.В., Оленев Г.В. Анализ особенностей зимующих генераций мышевидных грызунов. - В кн.: Адаптация животных к условиям зимы. Мат. Советско-Финского симпозиума. М. Наука, 1980, с. 64 - 69.

13. Оленев Г.В., Леденцов А.В. Анализ динамики возрастной изменчивости зубов корнезубых полёвок (на примере рыжей полёвки). - В кн.: Проблемы экологии и рационального использования природных ресурсов на Урале. Свердловск, 1980, с. 96 - 97.

14. Оленев Г.В., Колчева Н.Е. Динамика возрастного состава популяции рыжей полёвки и её роль в динамике численности. - III съезд Всесоюзн. териол. о-ва. Тез. докл., М. 1982, с. 263.

15. Оленев Г.В., Колчева Н.Е. Изучение и методы анализа возрастной структуры популяций мышевидных грызунов. - В кн.: Экология горных млекопитающих. Свердловск, 1982, с. 90 - 91.

16. Оленев Г.В., Колчева Н.Е. Адаптация грызунов к экстремальным факторам среди на организменном и популяционном уровнях. - В кн. Тез. докл. VI Всесоюзн. конф. по экологической физиологии. Сыктывкар, 1982, с. 126.

17. Оленев Г.В., Колчева Н.Е. Анализ динамики возрастных изменений зубов корнезубых полёвок и их использование при определении абсолютного возраста. - В кн.: Вопросы экологии животных. Свердловск, 1982, с. 21.

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

Г. Оленев
25