

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

Основан в марте 1970 года
Выходит 6 раз в год

№ 2 1989

Свердловск

СОДЕРЖАНИЕ

Академик Станислав Семенович Шварц	3
В. А. Межжерин. Два подхода к изучению энергетики популяций	4
В. Г. Ищенко. Экологические механизмы обеспечения стабильности популяции амфибий	12
Г. В. Олешев. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях	19
О. А. Лукьянов. Оценивание численности оседлых и потока транзитных особей в популяциях мелких млекопитающих методом многосуготочного безвозвратного изъятия в одноместные ловушки	32
В. В. Кучерук, В. А. Лапшов. Синантропные грызуны океанических островов	41
Ю. И. Чернов. Термовые условия и биота Арктики	49
Н. А. Шипанов, М. И. Шутова. Некоторые аспекты устойчивости популяции домовых мышей к внешним повреждающим факторам в сельскохозяйственном ландшафте	58
Е. Л. Зверева. Роль аммиака в регуляции грекарного поведения личинок мух	65
Л. М. Карапашов. Возрастные изменения плодовитости соболей (<i>Martes zibellina L.</i>) Среднего Приобья	70
В. М. Яновский. Влияние выбросов тепловых электростанций на деятельность лесных насекомых	74
 Краткие сообщения	
А. П. Золотницкий, А. Н. Орленко. О влиянии плотности на половую структуру черноморской мидии (<i>Mytilus galloprovincialis Lam.</i>)	78
В. П. Денисов. Внутривидовая изменчивость пятнистости меха крапчатого суслика (<i>C. suslicus Guld.</i>)	80
М. Г. Сергеев. Дневная активность булавоусых чешуекрылых (<i>Lepidoptera, Rhopalocera</i>) в условиях диффузного города	82
Н. В. Соловьев. Особенности экологии ювенильных форм оводов северного оленя (Oestridae, Diptera). З. Носоглоточный овод (<i>Ceropeltis trompe Modeer</i>)	85
 Критика и библиография	
В. В. Суханов. Рецензия на книгу Л. В. Полищук «Динамические характеристики популяций планктонных животных»	88
А. И. Уткин. Рецензия на книгу Г. И. Фидлера, Г. Ю. Рёслера «Микроэлементы в окружающей среде»	88
 Информации	
Л. М. Носова. Итоги исследований по проблемам биогеоценологии и охраны природы за 1987 г.	90
П. Л. Горчаковский. Региональный центр фитоценологических исследований Вниманию читателей	93
	96

АКАДЕМИК СТАНИСЛАВ СЕМЕНОВИЧ ШВАРЦ (к 70-летию со дня рождения)

1 апреля 1989 г. исполняется 70 лет со дня рождения академика С. С. Шварца — одного из крупнейших экологов нашей страны, основателя и первого главного редактора журнала «Экология». Выпуск журнала посвящен этой знаменательной дате.

Станислав Семенович прожил короткую, но яркую жизнь ученого. Он родился в г. Днепропетровске. В 1937 г. С. С. Шварц поступает в Ленинградский госуниверситет, где специализируется по кафедре зоологии позвоночных у Д. Н. Кашкарова. В 1941 г. Станислав Семенович добровольцем уходит в народное ополчение. Ранение, контузия, эвакуация в Саратов, где С. С. Шварц сдает экстерном экзамены и получает диплом с отличием. Некоторое время он работает зоологом на Джангалинском противочумном пункте в Западном Казахстане. В 1943 г. поступает в аспирантуру Ленинградского университета и под руководством П. В. Терентьева в 1946 г. защищает кандидатскую диссертацию на тему «Эффективность криптической окраски». С этого же года начинается деятельность С. С. Шварца в г. Свердловске. От руководителя маленькой лаборатории, в которой было только два зоолога, до директора крупного института, создателя уральской школы зоологов — таков путь Станислава Семеновича на Урале. Вот основные вехи этого пути: 1954 г. — доктор наук; 1957 г. — профессор; 1966 г. — член-корреспондент АН СССР; 1970 г. — действительный член АН СССР; 1955 г. — директор института; 1970 г. — создатель и первый главный редактор журнала «Экология».

Член КПСС с 1958 г., Станислав Семенович Шварц вел большую общественную работу. В 1967 г. он награждается орденом Ленина, а в 1976 г. — орденом Октябрьской Революции. Его преждевременная смерть (12 мая 1976 г.) прервала активную деятельность ученого и прекрасного человека.

Вклад С. С. Шварца в современную экологию велик и многообразен, не менее важны и его взгляды на перспективы развития экологии. Напомним читателям, что именно в журнале «Экология» (№ 6, 1972) он опубликовал долгосрочный прогноз развития экологии. С. С. Шварц считал, что ближайшие 20 лет будут периодом создания развернутой экологической теории, основным содержанием которой явится синтез идей популяционной экологии и биогеоценологии. К числу важнейших проблем, разработке которых необходимо уделить наибольшее внимание, С. С. Шварц относил следующие: создание рабочей экологической классификации важнейших в хозяйственном отношении видов животных на основе представления о популяционной структуре вида; развитие исследований по изучению закономерностей популяционной регуляции биогеоценотических процессов; углубленное изучение динамики экологической структуры популяций разных видов в разных условиях среды; исследование экологических механизмов эволюционного процесса; изучение географической изменчивости экологических особенностей важнейших видов животных разных таксономических групп; изучение метаболической регуляции популяционных явлений и процессов и разработка принципиально новых методов регуляции численности животных в природе; математическое моделирование популяционных процессов.

Статьи этого выпуска журнала в значительной степени посвящены указанным проблемам.

- phosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. — Ecology, 1988, 69, N 1, p. 184—192.
- Smith D. C. Adult recruitment in chorus frogs: effect of size and date at metamorphosis. — Ecology, 1987, 68, N 2, p. 344—350.
- Smith-Gill S. J., Berven K. A. Predicting amphibian metamorphosis. — Amer. Natur., 1979, 413, p. 563—585.
- Travis J. Variation in development patterns of larval anurans in temporary ponds. I. Persistent variation within a *Hyla gratiosa* population. — Evolution, 1983, 37, N 3, p. 496—512.
- Travis J. Anuran size at metamorphosis: experimental test of a model based on intra-specific competition. — Ecology, 1984, 65, N 4, p. 1155—1160.
- Travis J., Keen W. H., Juilliana J. The effects of multiple factors on viability selection in *Hyla gratiosa* tadpoles. — Evolution, 1985, 39, N 5, p. 1087—1099.
- Wilbur H. M. Competition, predation and structure of the *Ambystoma*—*Rana sylvatica* community. — Ecology, 1972, 53, N 1, p. 3—21.
- Wilbur H. M. Density-dependent aspects of metamorphosis in *Ambystoma* and *Rana sylvatica*. — Ecology, 1976, 57, N 6, p. 1289—1296.
- Wilbur H. M. Interaction of food level and population density in *Rana sylvatica*. — Ecology, 1977, 58, N 1, p. 206—209.
- Wilbur H. M. Complex life cycles. — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1980, 11, p. 67—92.

УДК 599.323.4+591.8+591.431.4

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДЕТЕРМИНИРОВАННОСТЬ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ВОЗРАСТНЫХ МАРКЕРОВ ГРЫЗУНОВ И ИХ ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В ПОПУЛЯЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Г. В. Оленев

В стационарных условиях изучена динамика основных внутрипопуляционных параметров природной популяциирыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Sch.) с использованием индивидуального прижизненного мечения (1975—1987 гг.). Проанализирована реализующаяся в природе возможность двух путей онтогенетического развития (проявление поливариантности развития), что отразилось в предложенном нами функциональном подходе, используемом при анализе возрастной структуры популяций на уровне физиологических функциональных группировок (ФФГ). На уровне ФФГ детально изучены закономерности функционирования возрастных маркеров грызунов. Функциональный подход позволил устранить и объяснить причины основных противоречий и трудностей при определении возраста животных по степени возрастных изменений зубов. Возросла точность и в два раза снизилась ошибка при определении возраста корнезубых полевок.

В семидесятые годы академик С. С. Шварц (1980), рассматривая представления о путях эволюционного преобразования популяций, писал: «Главная задача эволюционной экологии заключается в том, чтобы установить, как влияет популяционная структура вида на ход эволюционного процесса, иначе, какова взаимосвязь между экологической и генетической структурой популяции, как отражается изменение экологической структуры популяции на ее генетическом составе» (с. 164). Одним из важных моментов при решении данного вопроса он считал исследование специфики сезонных генераций грызунов — животных, являющихся удобным объектом для подобных целей. Обладая коротким жизненным циклом, «животные — эфемеры», они, одновременно являются и цикломорфными животными — за год происходит практически полное обновление популяции.

Вопрос о специфике сезонных генераций С. С. Шварцем ставился следующим образом: «Мы не всегда знаем, какие конкретные причины определяют морфофизиологические особенности конкретных генераций грызунов, но мы точно знаем, что все они могут быть сведены к двум принципиально различным факторам:

1. Морфофизиологическая специфика сезонных генераций — результат прямой реакции организма на изменение условий среды.

2. Морфофизиологическая специфика сезонных генераций — это результат перестройки генетической структуры популяций» (с. 165).

С. С. Шварц приходит к выводу, что изменение экологической (в данном случае — возрастной) структуры популяции неразрывно связано с изменением ее генетической структуры. Изменение экологической структуры популяций должно, следовательно, рассматриваться в качестве важнейшего фактора микрэволюционного процесса.

Это позволяет говорить о значимости возрастной структуры в динамике популяций, а в популяциях грызунов, отличающихся высокой степенью сложности возрастной структуры, она является основой для широкого спектра популяционных преобразований. Данное положение нашло свое отражение в предложенном нами функциональном подходе, который успешно используется при анализе возрастной структуры популяций.

В течение 1975—1987 гг. проводились стационарные исследования в Ильменском заповеднике имени В. И. Ленина (полоса сосново-березовых лесов предлесостепья Южного Урала). Массовое индивидуальное мечение животных давало полные и объективные данные по динамике численности и возрастной структуре, а главное, можно было проследить судьбу каждого отдельного зверька в течение всего периода постнатального развития. Кроме того, на изолированном участке (остров площадью 2,2 га) был создан «банк эталонных животных» в результате выпуска грызунов с точно известными датами рождения; на острове сохранились и аборигенные животные с точно известным возрастом. В это же время животные близкого, но точно не установленного возраста изымались с участка с целью сохранения естественной возрастной структуры, что контролировалось сравнением с таковой на материке.

Во время регулярных ежемесячных отловов зверьков взвешивали, регулярно регистрировали состояние генеративной системы по внешним признакам: наполненность эпидидимиса, подсосные пятна, вагинальные пробки и др., отмечали начало созревания, вступления в размножение и количество беременностей¹. Это позволяло достаточно четко определять время нахождения каждого зверька в конкретной физиологической функциональной группировке (ФФГ), знать его функциональный статус.

Кроме метода мечения (более 1000 особей), в работе использованы материалы по забитым животным, добытым в сходных биотопах и обработанных методом морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968). Анализируемые в работе данные относятся к популяции рыжей полевки, являющейся для района исследований фоновым видом.

При анализе степени возрастных изменений зубов (ВИЗ) использовалась предложенная нами шкала классов (рис. 1), основанная на закономерных изменениях рисunka торцевой поверхности M^2 , скрытой в альвеоле челюсти (с 1-го по 6-й класс), а в дальнейшем — по индексу корня (7-й класс) — отношение длины корня к длине зуба.

При изучении внутропопуляционной структуры неизбежно возникает задача выделения возрастных структурных единиц, определения такого уровня этих единиц, который наиболее целесообразен для конкретных целей исследований. Вероятно, по традиции еще и сейчас при анализе внутропопуляционной структуры используются «весовые группы». Вполне закономерно, что при таком механистическом подходе в одни и те же группы попадают животные, значительно отличающиеся по возрасту (ошибка может составлять от нескольких месяцев до полугода). Ошибочность такого подхода столь очевидна, что мы не будем останавливаться на его обсуждении.

Другим уровнем, на котором проводится анализ возрастной структуры, являются «когорты» (в большинстве отечественных работ, в том числе и в наших предыдущих, использовался термин «генерация», что менее правильно). Под когортами у грызунов и других животных, дающих несколько пометов подряд, обычно понимаются очередные массовые появления пометов, считая с начала весеннего размножения. Появление первых когорт происходит за сравнительно небольшой промежуток времени, примерно равный продолжительности беременности (20 дней), у последующих когорт этот период значительно растягивается. Когорты вполне обоснованно можно назвать элементарными

¹ Для определения количества групп (до 4) плацентарных пятен матка зажимается между двух предметных стекол.

структурно-возрастными единицами популяции. Если не ведется индивидуального или какого-либо другого ежемесячного (массового) мечения (например, тетрацикличом, радионуклидами и т. п.), в свою очередь имеющих свои ограничения, то их четкое выделение сопряжено со значительными трудностями, в основном обусловленными временными наложениями сроков выхода отдельных когорт, определяющимися неодновременностью начала беременностей и созревания животных. Комплексный метод выделения когорт в какой-то степени позволяет справиться с этой задачей (Оленев, 1979), но достаточно трудоемок.

Выделение когорт намного упростилось бы при наличии четко работающего возрастного маркера, пригодного для индивидуального определения возраста с последующим расчетом даты рождения.

Благодаря работам экологов, в основном уральских, в литературу вошел термин «сезонная генерация» (Оленев, 1964; Шварц и др., 1957,

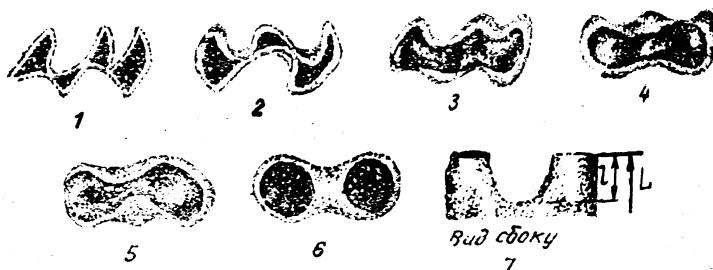


Рис. 1. Возрастные классы зубов рыжей полевки, выделяемые по рисунку торцевой (корневой) поверхности M^2 .

Описание классов: 1 — торцевая поверхность имеет вид резко выраженных призм с острыми углами; 2 — углы несколько слажены, края чуть вогнуты внутрь, но овала еще нет; 3 — имеется овал, центральная часть по ширине несколько уже крайней, края несколько вогнуты внутрь; 4 — вид, несколько напоминающий восьмерку, центральная часть значительно уже крайней, но смыкания еще нет, края сильно загнуты внутрь; 5 — центральные части сомкнулись, имеется перемычка (вид замкнутой восьмерки); 6 — перемычка только что исчезла, выделяются два замкнутых пространства — первая стадия формирования корня; 7 — ясно выраженный корень (меряется индекс корня — отношение высоты корня к высоте зуба).

1964; Покровский, 1967; Амстиславская, 1975 и др.). Сезонные генерации — это группы особей (сеголетки), родившиеся в разные сезоны года, развивающиеся в разных условиях среды, обладающие определенными биологическими свойствами (Шварц, 1969, 1980). Работа с сезонными генерациями осложняется тем, что, например, в весеннюю генерацию попадают не только сеголетки, участвующие в размножении и создающие лицо данной сезонной генерации, но и их значительная часть, которая так и не вступает в размножение в год рождения, что свойственно практически всем особям, но осеннею генерации. Как показали наши наблюдения за меченными животными, доля неразмножающихся в весеннюю генерации может колебаться от 10 до 30% в обычные по условиям годы и достигать 100% в экстремальных условиях засухи (Оленев, 1981а) или при действии повышенной плотности (Шилов и др., 1977). К осени выделение «чистой» сезонной генерации еще более усложняется.

Очевидно, что весовые группы и сезонные генерации далеко не всегда пригодны для проведения качественного анализа возрастной структуры. Как уже говорилось, выделение когорт, позволяющих проводить детальный анализ возрастной структуры, затруднено определением дат рождения особей. С другой стороны, зная абсолютный возраст животного и дату его рождения, можно легко перейти к любой из рассмотренных возрастных единиц. Успешно определять абсолютный возраст позволил бы четко работающий возрастной маркер.

В качестве возрастных маркеров, закономерно изменяющихся в онтогенезе, обычно используются на начальных этапах онтогенеза — вес тела и относительный вес зобной железы; в течение всей жизни — вес

хрусталика глаза, линии склеивания кости, возрастные изменения зубов и др. (Оленев, 1964, 1967; Шварц и др., 1968; Тупикова и др., 1970; Башенина, 1975; Ахметов, 1978; Оленев и др., 1980; Малафеева, 1987; Wasilewski, 1952; Zejda, 1961; Haitlinger, 1965; Adamczewska-Andrzejewska, 1973). Однако большинство авторов, предлагая методы определения абсолютного возраста, в то же время указывают на значительное сезонное варьирование скорости возрастных изменений показателей, которые ими же рекомендуются в качестве индикаторов возраста. Например, скорость возрастных изменений зубов (ВИЗ) может меняться от 0,05 мм в месяц у осенних животных до 0,5 мм в месяц у животных летнего рождения (Lowe, 1971). Другие имеющиеся в литературе данные по скорости ВИЗ также противоречивы. О масштабах этих противоречий можно судить по приводимым разными исследователями крайним срокам развития настоящих корней длярыжей полевки: от 2,5 (Prichodko, 1951) до 6 мес. (Lowe, 1971).

Попытаемся показать, что для корнезубых полевок степень ВИЗ является лучшим возрастным маркером, а при корректном использовании — и наиболее объективным показателем, мало подверженным случайным изменениям. Необратимый, одннаправленный характер ВИЗ определяет преимущества этого показателя.

Мы поставили первоочередную задачу подробно изучить причины изменений скорости ВИЗ и затем разработать объективную систему оценки ВИЗ как показателя возраста. Отличительной особенностью работы, ее основой послужило то, что *при оценке скорости ВИЗ учитывалось физиологическое, функциональное состояние зверьков, связанное со скоростью роста, полового созревания и временем вступления в размножение.*

Использованные нами данные получены как на обширных природных выборках немеченых забитых животных, так и на индивидуально помеченных «эталонных» животных.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ПОДХОД. ВИЗ (НЕМЕЧЕНЫЕ ЖИВОТНЫЕ)

На рис. 2 охарактеризована выборка 1977 г. (немеченные животные) по степени ВИЗ. Линии, отражающие переходы из класса в класс по мере ВИЗ, строили с учетом физиологического состояния животных, связанного с половозрелостью. Скорость ВИЗ у полевок, родившихся весной и вступивших в размножение, оказалась заметно больше, чем у родившихся во второй половине лета и неразмножающихся. Время перехода от первого класса к шестому оказалось у размножающихся весенних почти в два раза короче, чем у неразмножающихся осенних. Качественный анализ этих двух групп животных показал, что высокая скорость ВИЗ свойственна быстрорастущим и быстроразвивающимся, рано созревающим и без какой-либо задержки вступающим в размножение животным. Комплекс морфофизиологических показателей (табл. 1) подтверждает это, свидетельствуя о высокой интенсивности процессов обмена веществ, связанных с физиологическим состоянием животных данной группы. Таким образом, выявляется четкая связь скорости ВИЗ с функциональной ролью групп в воспроизводстве популяции: размножающаяся часть особей (большинство родившихся весной) обеспечивает прирост численности в текущем году, а неразмножающаяся (в основном осенняя группа) — в следующем. Следствием различных функций является и морфофизиологическая специфика групп.

Приняв за основу разделения групп функциональный статус входящих в них животных, их функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, репродуктивного состояния, было предложено (Оленев, 1981б, 1983а) выделять три физиологические функциональные группировки (ФФГ). Каждую группировку составляют особи, вы-

ходцы, как правило, из нескольких смежных когорт, связанных функциональным единством в воспроизводстве популяции.

3 ФФГ — размножающиеся в год рождения сеголетки: основная масса — из первых когорт (70—90%), быстро растут, достигая средне-

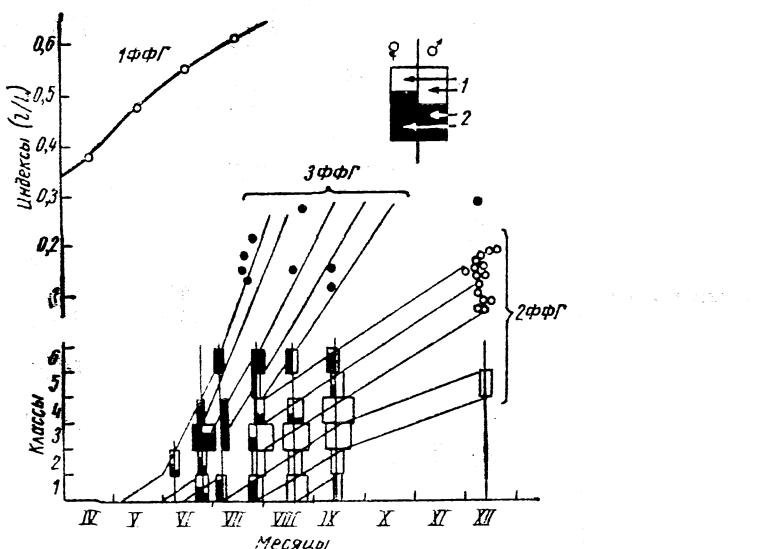


Рис. 2. Динамика возрастных изменений зубов рыжих полевок разных группировок на примере выборки 1977 г. (кривая для 1 ФФГ многолетия):

1 — процент неполовозрелых, не вступивших в размножение (в данном классе) особей (2 ФФГ); 2 — процент половозрелых (в данном классе) особей (3 ФФГ).

го веса тела 25 г, и приступают к размножению (обычно в 25—45-дневном возрасте) часто не завершив роста. Этой группировке свойственен

Таблица 1

Некоторые морфофизиологические характеристики возрастных группировок сеголеток (2,5 мес.) рыжей полевки (немеченные животные)

Признак	Пол	Весенняя группировка (3 ФФГ)		Осенняя группировка (2 ФФГ)	
		n	$\bar{x} \pm m$	n	$\bar{x} \pm m$
Вес тела, г	Самцы	31	19,2±0,57	41	15,9±0,25
	Самки	39	25,5±1,12	15	15,6±0,31
Индекс почки	Самцы	30	7,95±0,15	37	6,95±1,81
	Самки	37	7,34±0,24	15	7,46±0,22
Индекс надпочечника	Самцы	30	0,17±0,007	40	0,17±0,006
	Самки	39	0,40±0,02	14	0,17±0,008
Индекс тимуса	Самцы	24	1,47±0,23	40	3,43±0,15
	Самки	29	1,33±0,22	14	3,45±0,21
Вес семенников, мг	Самцы	31	317,4±15,0	41	28,4±3,97

однофазный рост (рис. 3). Начальная стадия формирования настоящих корней у них отмечена на 65—75-й день. Комплекс морфофизиологических показателей (см. табл. 1) свидетельствует о высокой напря-

женности процессов обмена. Им свойственно быстрое старение, продолжительность жизни 3—5 мес. Их функция — наращивание численности популяции.

2 ФФГ — неразмножающиеся в год рождения сеголетки: основная масса — представители последних когорт, но всегда имеются и неразмножающиеся особи из первых когорт (10—30%). На первом этапе онтогенеза рост идет аналогично 3 ФФГ, но примерно в месячном возрасте при весе тела 16—18 г рост приостанавливается, завершается первая фаза роста (см. рис. 3). Животные так и не созревают в год рождения. Начальная стадия формирования настоящих корней у них отмечается в возрасте 120—130 дней. Активность обменных процессов понижена (см. табл. 1). Старение замедлено по сравнению с 3 ФФГ почти в два раза, продолжительность жизни (с учетом дальнейшего

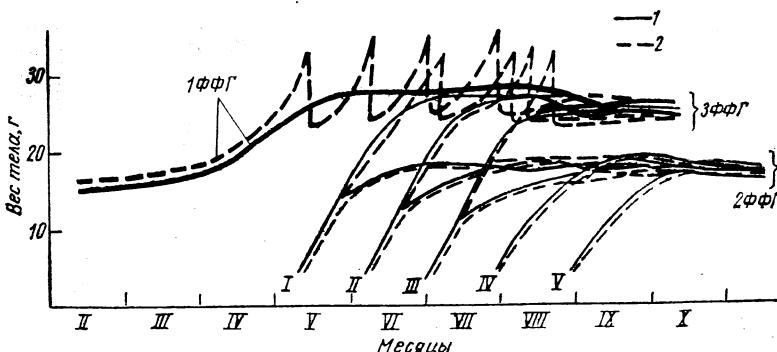


Рис. 3. Динамика веса тела особей (усредненные значения) отдельных когорт (I—V). Меченные животные, природная популяция 1977 г.:
1 — самцы; 2 — самки.

пребывания в 1 ФФГ) — 13—14 мес. Их функция — переживание зимнего периода в состоянии «законсервированной молодости» (термин предложен С. С. Шварцем) с наименьшими численными потерями; половое созревание переносится на весну следующего года. Эта группировка наилучшим образом адаптирована к переживанию зимнего периода (Оленев и др., 1980).

1 ФФГ — перезимовавшие животные (бывшая 2 ФФГ): весной период консервации завершается кратковременным ростом (вторая фаза роста) и созреванием в течение двух-трех недель, вес тела при этом достигает 25—27 г (см. рис. 3). Созревают практически все перезимовавшие животные. Абсолютный возраст особей при этом различен. Активизировавшиеся процессы обмена близки по уровню таковым для особей 3 ФФГ, хотя по абсолютному возрасту животные много старше представителей 3 ФФГ.

Особи, составляющие каждую конкретную группировку, несмотря на разный абсолютный (календарный) возраст, физиологически едины; это единство определено выполняемыми в популяции функциями. Отсюда можно заключить, что скорость ВИЗ находится в прямой связи с процессами онтогенетического развития, роста, созревания и размножения животных. Как известно, эти процессы достаточно энергоемки.

Интерес представляет сравнительный анализ скорости ВИЗ именно у особей 3 и 2 ФФГ: обе группировки представлены только сеголетками, можно легко выделять близких по абсолютному и физиологическому возрасту животных, каждая группировка отражает альтернативный путь онтогенетического развития. Два типа развития определяют два типа скорости ВИЗ, которые являются отражением физиологического, функционального состояния организма.

Наличие двух путей развития, несомненно, носит в популяции адаптивный характер. Есть основания считать, что существует некий неспецифический «триггерный» механизм переключения скорости роста и развития, срабатывающий при определенных изменениях абиотических и биотических факторов, играющих роль провоцирующих — «триггер-эффект» (Оленев, 1987). Расхождение животных по двум путям развития было отмечено нами и для отдельных особей из одного помета. Самостоятельный интерес представляют причины, определяющие тот или иной путь развития (3 и 2 ФФГ). Предварительные результаты проведенного анализа по эпигенетическим пороговым признакам с применением генетического мандибулярного теста Фестинга показали отсутствие достоверных различий между ФФГ (Оленев, 1988). Все это позволяет считать маловероятным генетическое своеобразие особей, идущих по двум путям онтогенетического развития.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФФГ (ДВУХ ТИПОВ РАЗВИТИЯ)

ФФГ характеризуются не только спецификой в скорости ВИЗ, уровнях метаболизма (по морфофизиологическим показателям), скорости старения и продолжительности жизни (Оленев, 1982). Отмечены также биохимические изменения (Гуляева, Оленев, 1979), отличия на тканевом уровне (по митотическому индексу) (Оленев и др., 1983), существенные различия по радиорезистентности (Григоркина, Оленев, 1987), накоплению тяжелых металлов в костной ткани (Безель, Оленев, 1988), по-разному проявляются техногенные загрязнения на скорости клеточного деления (Гатиятуллина и др., 1988). На популяционном уровне показаны различия ФФГ по реакции на экстремальные воздействия: засухи (Оленев, 1981а) и плотности (Оленев, Колчева, 1987), носящие адаптивный характер.

Следовательно, функциональная структурированность популяции, специфика двух типов развития оказывает влияние на широкий спектр используемых в популяционных исследованиях показателей, в том числе и возрастных маркеров, и игнорировать это нельзя.

Отсюда стали понятны не только причины расхождения литературных данных по скорости ВИЗ (исследователи работали без учета специфики ВИЗ для ФФГ), но и появилась возможность использовать установленные закономерности при определении возраста.

ВОЗМОЖНОСТИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА ПО ВИЗ (ЭТАЛОНЫЕ ЖИВОТНЫЕ)

Точно датированный материал, полученный на меченых «эталонных» животных из природы, позволяет показать достижимую на практике точность при определении возраста особей. Следует отметить, что «эталонных» животных с точно известной датой рождения за все годы исследований было отобрано 84 особи, из них переживших зиму в результате естественной смертности и эмиграции сохраняется крайне мало, чем и определена их представительность рис. 4.

В общем виде скорость ВИЗ для разных ФФГ выглядит как вилка: для *сеголеток* 3 и 2 ФФГ расхождение в скорости (триггер-эффект) начинает проявляться в возрасте 30—40 дней. Следует отметить, что из-за разницы в абсолютном возрасте, при котором начинается созревание отдельных особей (вхождение в 3 ФФГ), когда у них увеличивается скорость ВИЗ, точки кривой (3 ФФГ, см. рис. 4) располагаются более дисперсно. Разница в скорости ВИЗ для разных ФФГ особенно наглядно прослеживается у животных сопоставимого возраста (табл. 2, «природные»). Время перехода от класса к классу различно. Например, для особей 2 ФФГ переход от первого класса (от рождения до 30-дневного возраста) ко второму занимает 20 дней, а период от 'вто-

рого к четвертому краток — 15 дней. Понятно, что причина этого не в резких изменениях скорости ВИЗ, а в искусственном разбиении на классы.

Вычисленные различия в удельной скорости ВИЗ для 3 и 2 ФФГ свидетельствуют о некотором ее снижении с возрастом у 3 ФФГ: с 1-го по 6-й класс разница в скорости почти двухкратная, а при сформировавшихся корнях — в 1,8 раза. Средняя удельная скорость ВИЗ, вычисленная по изменениям индекса корня, для 3 ФФГ составляет 0,003 в сутки, или 0,091 в месяц (от 0,07 до 0,11), для 2 ФФГ — 0,0017 в сутки и 0,050 в месяц.

Аналогичные данные (см. табл. 2) для животных из лабораторной колонии (основатели взяты из той же популяции) свидетельствуют о

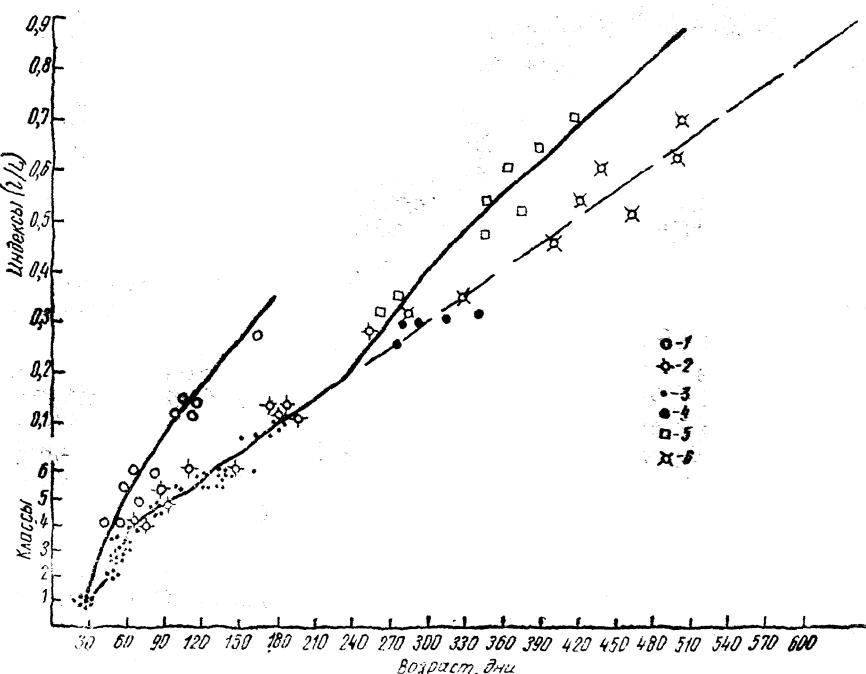


Рис. 4. Динамика возрастных изменений зубов животных (рыжая полевка), разного функционального состояния. Природная популяция, меченные «этапными» животные:

1—3 ФФГ; 2—3 ФФГ (перерасчетные); 3—2 ФФГ; 4—1 ФФГ (неразмножающиеся, до весеннего скачка роста); 5—1 ФФГ (размножающиеся); 6—1 ФФГ (перерасчетные). Пунктирная линия — 2 → 1 ФФГ потенциальная.

том, что темпы ВИЗ для 3 ФФГ у них ниже, а сроки вступления в размножение более растянуты, чем в природных популяциях. Это также объясняет причины противоречивости литературных данных.

Для группировки перезимовавших 1 ФФГ (природные) увеличение скорости ВИЗ отмечается со времени весеннего скачка роста практически синхронно с увеличением массы тела (для Урала обычно в марте), предшествуя вступлению в размножение, обычно за 1,5 месяца до его начала. Правая часть вилки (рис. 4, пунктирная линия) обычно отсутствует в связи с тем, что в размножение вступают практически все перезимовавшие². Созревание и вступление в размножение происходят дружно и за достаточно короткий период; к этому времени увеличива-

² Обнаружены единичные особи (немеченные животные), родившиеся осенью 1974 г., неразмножавшиеся в экстремальных условиях засухи (1975 г.) и лишь весной 1976 г. вступившие в размножение.

ется вес тела (см. рис. 3), относительный и абсолютный вес большинства внутренних органов.

Таблица 2
Сравнительная степень возрастных изменений зубов рыжей полевки (2 и 3 ФФГ)
у животных сопоставимого абсолютного возраста (эталонные животные)

Природная популяция			Лабораторная популяция		
3 ФФГ		2 ФФГ	3 ФФГ		2 ФФГ
Возраст, дни	Степень ВИЗ	Время в 3 ФФГ, дни	Возраст, дни	Степень ВИЗ	Возраст, дни
163	0,27	130	151	0,08	138
112	0,14	85	116	6 кл.	138
46	4 кл.	15	47	2 кл.	—
—	—	—	48	2 кл.	138
54	5—6 кл.	25	48	2 кл.	139
76	6 кл.	30	76	4 кл.	145
					145
					0,06
					60
					146
					0,06
					40
					147
					0,13
					65
					170
					0,15
					60
					—
					204
					0,23
					—
					193
					0,10

Несмотря на почти одновременное созревание, вступление в весенне размножение, сходное функциональное состояние, близкий физиологический возраст, календарный возраст отдельных животных сильно различается — до нескольких месяцев (в этой группировке представлены все когорты прошлого года рождения; Оленев, 1982). Абсолютный возраст к началу весеннего скачка роста (от 200 до 320 дней) предопределен сроками рождения животных. В связи с этим они имеют и разную степень ВИЗ, что обусловливает значительную дисперсию точек на рис. 4. Кроме того, полученные нами данные показывают, что скорость ВИЗ перезимовавших, увеличивающаяся со временем весеннего скачка роста, сначала превышает среднее значение (0,003 в сутки) для этой группировки, а затем, после окончания роста и созревания, когда животные продолжают размножаться, уменьшается ниже среднего значения. Графически это имеет вид слабо выраженной S-образной кривой (см. рис. 4, 2→1 ФФГ, левая часть вилки) и отражает среднюю скорость ВИЗ для 1 ФФГ. Такая нелинейность скорости ВИЗ тоже увеличивает ошибку при определении возраста. Таким образом, средняя удельная скорость ВИЗ у них со времени весеннего скачка роста около 0,003 в сутки, т. е. практически идентична 3 ФФГ. Данные для лабораторных животных не приводятся из-за значительных колебаний в сроках весеннего созревания и продолжительности жизни.

Зная начало созревания каждого эталонного животного (сеголетки), т. е. возраст при его вхождении в 3 ФФГ (у животных в это время продолжается увеличение массы тела), и разницу в скорости относительно 2 ФФГ, можно произвести *перерасчет на возраст*, при котором животное достигло бы такой же степени ВИЗ, как если бы оно оставалось в 2 ФФГ, т. е. в случае, если бы оно не созрело. После перерасчета (3 ФФГ на 2 ФФГ) точки оказались сдвинуты вправо на число дней пребывания животного в 3 ФФГ с учетом разницы в скорости и хорошо наложились на кривую скорости для 2 ФФГ (см. рис. 4). Это тем более убедительно, так как при перерасчете нивелируется время нахождения в ФФГ до изъятия животного. Аналогичный перерасчет для группировки перезимовавших, несмотря на значительную дисперсию исходных точек из-за разницы в возрасте к началу весеннего скач-

ка роста, позволил построить потенциальную прямую для неразмножающихся перезимовавших (пунктирная линия), которая явилась естественным продолжением 2 ФФГ.

Приведенные выше данные подтверждают не только правильность расчета скорости ВИЗ и объективную реальность существования двух скоростей ВИЗ как отражения двух путей развития, но и обоснованность функционального подхода при анализе динамики возрастных маркеров.

Использование функционального подхода на практике при определении возраста в той или иной степени применимо к большинству представителей семейства мышебородых (цикломорфные животные эфемеры), живущих на территориях с достаточно выраженным сезонными изменениями среды обитания. Первоначально устанавливается принадлежность животного к ФФГ. Для этого достаточно учесть вес тела и определить состояние генеративной системы, являющейся хорошим индикатором функционального состояния особи. На первом этапе по степени ВИЗ (рис. 1) легко отделяем (рис. 4) перезимовавших (1 ФФГ) от сеголеток (3 и 2 ФФГ). Различия в степени ВИЗ между зимовавшими и сеголетками так велики (индекс корня зимовавших уже к весне более 0,2), что ошибки исключены³. На втором этапе разделение на ФФГ проводится внутри группы сеголеток (3 и 2 ФФГ). К признакам созревания или размножения у самок относятся следующие признаки: при продолжающемся увеличении веса тела (около 20 г) отмечаются утолщенная матка, открытая вагинальная щель, а при возросшем весе тела (более 20 г) наблюдаются эмбрионы или зародыши, имеются плацентарные пятна, лактация; у самцов увеличен вес тела (более или около 20 г), отмечается развитие семенников (более 50 мг), при возросшем весе тела (более 20 г) имеются семенники с выраженным эпидидимисами. В этом случае мы относим сеголетков к 3 ФФГ. Если у самок нет пятен, эмбрионов, матка нитевидная, вагинальная щель закрыта, вес тела невелик, а у самцов отсутствуют выраженные придатки⁴, вес семенников менее 50 мг, вес тела мал (менее 20 г), мы относим их к 2 ФФГ. Практика показала надежность таких элементарных показателей для разделения на ФФГ.

Для сеголеток (3 и 2 ФФГ) после разделения на группировки по рис. 4 находим абсолютный возраст особи с учетом степени ВИЗ (см. рис. 1). Отсчитав это число от даты поимки особи, узнаем фактическую дату рождения. Ошибка в интервале от 2-го класса до индекса 0,3 составляет от 5 до 20 дней (кроме 5-го и 6-го классов, где ошибка существенно больше). В пределах первого класса ВИЗ (период от рождения, примерно до месячного возраста) для определения возраста целесообразно пользоваться весом тела, так как в это время он изменяется линейно.

Определение возраста перезимовавших животных (1 ФФГ), который, как уже говорилось, значительно отличается к началу созревания, производим следующим образом: в случае если у животного уже начался весенний скачок роста (отмечается увеличение веса тела, близок к 20 г, см. рис. 3), для определения возраста используется левая часть вилки (1 ФФГ, размножающиеся, сплошная линия, см. рис. 4); если у животного еще не начался весенний скачок роста, т. е. вес тела не превышает 20 г, возраст определяется по правой части вилки (см. рис. 4, 2→1 ФФГ, пунктирная линия).

³ Если весенняя выборка по степени ВИЗ необычно разнородна (имеется значительная доля особей с индексами менее 0,2 и даже первых шести классов), можно утверждать, что имело место зимнее размножение.

⁴ Следует относить самцов со спавшимися эпидидимисами и семенниками к участвовавшим в размножении, т. е. к 3 ФФГ.

ОПОРНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ДИНАМИКИ ВОЗРАСТНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ЗУБОВ КОРНЕЗУБЫХ ПОЛЕВОК (РЫЖАЯ ПОЛЕВКА), Ю. УРАЛ

Природная популяция (эталонные животные)

Размножающиеся сеголетки (3 ФФГ). Средний возраст начала созревания сеголеток 30 дней, минимальный 25 дней (1-й класс ВИЗ), максимально зарегистрированный 90 дней (5-й класс), единичные случаи. Средняя продолжительность жизни 140 дней (индекс корня 0,2), максимально зарегистрированная — 160 дней (индекс 0,27). Средняя скорость ВИЗ равна 0,003 в сутки, 0,091 в месяц.

Неразмножающиеся сеголетки (2 ФФГ). Средняя (общая) продолжительность жизни (считая и пребывание в группировке перезимовавших (1 ФФГ)) составляет 390 дней. Максимально зарегистрированная продолжительность жизни 420 дней при индексе корня 0,7.⁵ Средняя скорость ВИЗ равна 0,0017 в сутки и 0,050 в месяц.

Перезимовавшие (1 ФФГ). Отмечено дружное начало весеннего скачка роста и вступление в размножение, но с временем рождения особей из разных когорт (их календарным возрастом) оно не связано и определяется, вероятно, сочетанным действием факторов экзогенной и эндогенной природы. Минимально зарегистрированный абсолютный возраст начала весеннего скачка роста — 200 дней, созревания — 240, максимальный — 320 и 360 дней соответственно. Скорость ВИЗ, начиная со времени весеннего скачка роста, идентична таковой для 3 ФФГ и равна 0,003 в сутки (средняя в этой группировке). Особей с индексом корня более 0,25 следует относить к перезимовавшим.

Сравнительный анализ сезонной скорости ВИЗ для неразмножающихся животных из осенних и весенних когорт (2 ФФГ) не выявил достоверных различий по этому показателю.

Лабораторная колония (основатели из той же популяции)

3 ФФГ. Для виварных животных характерно созревание сеголеток в более растянутые сроки: минимально зарегистрированный возраст — 40 дней (1-й класс), средний — 65 (4-й класс), максимальный — 170 (индекс 0,07). В целом сроки начала созревания более растянуты.

2 ФФГ. Скорость ВИЗ и для природных и для виварных животных одинакова. Вероятно, это минимально возможная скорость ВИЗ для данного вида.

Разница в скорости ВИЗ между 3 и 2 ФФГ в условиях вивария проявляется менее четко (в 1,4 раза) по сравнению с природными животными (в 1,8 раза).

Максимально зарегистрированная продолжительность жизни в условиях вивария значительно больше, чем в природе, и достигает двух лет и более.

Изложенное выше свидетельствует о неправомерности использования данных лабораторных исследований, касающихся ВИЗ, для животных из природных популяций.

Применение функционального подхода позволяет достаточно существенно снизить неизбежные при работе с возрастными маркерами ошибки, на более четкой методической основе проводить анализ широкого спектра особенностей онтогенетического развития цикломорфных грызунов.

⁵ Необходимо отметить, что абсолютная продолжительность жизни животных специфична для отдельных лет, между годами имеются существенные отличия (Оленев, 1982). Для немеченых животных из природы максимальный отмеченный индекс корня равен 0,87.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере природной популяции рыжей полевки (Ю. Урал) показана регулярно реализующаяся в онтогенезе возможность двух альтернативных путей роста и развития (однофазный и двухфазный рост), на наш взгляд, являющихся проявлением поливариантности развития животных. Вероятно, мы имеем здесь дело с явлением поливалентности, т. е. наследованием не одной программы онтогенетического развития. На базе одного генотипа может реализоваться какая-то одна онтогенетическая программа, один путь развития, находящий свое выражение в 2 и 3 ФФГ. Два пути развития свойственны большинству видов цикломорфных грызунов, которые характеризуются широким спектром биологических особенностей, в частности различиями в интенсивности обмена, скорости роста, времени созревания, вступления в размножение, продолжительности жизни и др.

Суть функционального подхода заключается в том, что за основу выделения внутрипопуляционных структурных единиц принимаются функции (а также их последовательность), выполняемые группами животных. Популяции свойственна функциональная структурированность, а функции, и в первую очередь участие в воспроизводстве, являются связующим началом, определяющим специфику особей в группировках. Такой подход способствует выяснению механизмов, направляющих физиологические процессы отдельных особей по адаптивному для популяции пути.

Предлагается выделять три физиологические функциональные группировки (ФФГ). Особи группировок, составляющие популяцию, качественно неравноценны во времени по тому вкладу, который они вносят в общие функции популяции; время рождения особей (их календарный возраст) не играет при этом особой роли.

Таким образом, двувариантность онтогенетического развития следует относить к важным адаптационным механизмам populационного уровня, жестко связанным с динамикой возрастной структуры и в итоге с динамикой численности.

Институт экологии растений и животных
УрО АН СССР

Поступила в редакцию
24 марта 1988 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Амстиславская Т. С. Митотическая активность покровного эпителия у сезонных генераций полевок р. *Clethrionomys*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975. — 24 с.
- Ахметов И. З. О взаимосвязи веса тела грызунов с функцией щитовидной железы в зависимости от сезона года и возраста животного. — Журнал общ. биол., 1978, 39, № 1, с. 129—137.
- Башенина Н. В. Онтогенетические изменения зубной системы рода *Clethrionomys* Tilesius, 1850. — Труды Всесоюзного совещания по млекопитающим. М., 1975, с. 38—42.
- Безель В. С., Оленев Г. В. Внутрипопуляционная структура грызунов в условиях техногенного загрязнения среды обитания. — В кн.: Грызуны. Т. 3. Свердловск, 1988, с. 6—7.
- Гатиятуллина Э. З., Оленев Г. В., Пястолова О. А. Исследование цитогенетического эффекта техногенного загрязнения среды в популяциях обыкновенной полевки. — В кн.: Экология популяций. М., 1988, с. 91—93.
- Григоркина Е. Б., Оленев Г. В. Особенности некоторых механизмов радиорезистентности внутрипопуляционных группировок грызунов. — В кн.: Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях. Свердловск, 1987, с. 22—23.
- Гуляева И. П., Оленев Г. В. Об изменении электрофоретической картины трансферринов сыворотки крови рыжей полевки. — Экология, 1979, № 6, с. 47—52.
- 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 В. Г. Сезонные и возрастные изменения веса зобной железы у грызунов. — Труды Уральского отд. МОИП., 1967, т. 25, с. 67—77.

- Оленев Г. В. К вопросу о выделении и анализу внутрипопуляционных группировок у грызунов. — В кн.: Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1979, с. 55—57.
- Оленев Г. В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды. — Журнал общ. биол., 1981а, с. 506—511.
- Оленев Г. В. Некоторые закономерности динамики возрастной структуры популяции рыжей полевки на Ю. Урале. — В кн.: Териология на Урале. Свердловск, 1981б, с. 68—71.
- Оленев Г. В. Особенности возрастной структуры, ее изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов. — В кн.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982, с. 9—22.
- Оленев Г. В. Изменчивость возрастной структуры популяции рыжей полевки (методы исследования, анализ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983. — 25 с.
- Оленев Г. В. Неспецифический триггерный механизм изменения скорости роста и развития грызунов и его роль в адаптивных преобразованиях экологической структуры популяции. — В кн.: Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях. Свердловск, 1987, с. 70—71.
- Оленев Г. В. Эколо-генетические особенности внутрипопуляционных структурно-функциональных группировок грызунов. — В кн.: Экология популяций. М., 1988, с. 136—138.
- Оленев Г. В., Леденцов А. В. Анализ динамики возрастной изменчивости зубов корнезубых полевок (на примере рыжей полевки). — В кн.: Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск, 1980, с. 96—97.
- Оленев Г. В., Колчева Н. Е. Явление блокировки полового созревания молодняка в симпатрических популяциях грызунов в зависимости от высокой плотности. — В кн.: Экологические системы Урала: изучение, охрана, эксплуатация. Свердловск, 1987, с. 38.
- Оленев Г. В., Колчева Н. Е., Гуляева И. П. и др. Некоторые характеристики физиологических функциональных группировок. — В кн.: Областная научно-практическая конференция молодых ученых и специалистов. Свердловск, 1983, с. 99—100.
- Оленев Г. В., Покровский А. В., Оленев Г. В. Анализ особенностей зимующих генераций мышевидных грызунов. — В кн.: Адаптация животных к зимним условиям. М., 1980, с. 65—69.
- Покровский А. В. Сезонные колебания веса тела у полевок. — Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, Свердловск, 1967, с. 95—106.
- Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. А. Определитель возраста лесных полевок. — В кн.: Fauna и экология грызунов. М., 1970, с. 160—168.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных. — В кн.: Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск, 1969. — 199 с.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. — М.: Наука, 1980. — 277 с.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А. и др. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов. — Журнал общ. биол., 1964, 25, № 6, с. 417—433.
- Шварц С. С., Павлинин В. Н., Сюзюмова Л. М. Теоретические основы построения прогнозов численности мышевидных грызунов в лесостепном Зауралье. — Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, Свердловск, 1957, вып. 8, с. 3—60.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. — Свердловск: УФАН СССР, 1968. — 387 с.
- Шилов И. А., Калецкая М. Л., Ивашкина И. М. и др. Динамика численности полевок-экономок в Дарвинском заповеднике. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1977, № 5, с. 10—20.
- Adamczewska-Andrzejewska K. A. The lens weight as indicator of age in the wild *Microtus arvalis* populations. — Bull. Acad. Pol. sci. biol., 1973, 21, N 5, s. 331—336.
- Haitlinger N. Morphological analysis of the population of *Clethrionomys glareolus* Sch. — Acta theriol., 1965, 10, p. 243—272.
- Lowe V. P. Root development of molar teeth in the bank vole. — J. Animal. Ecol., 1971, 40, N 1, p. 49—61.
- Pritchard W. Zur Variabilität der Rotelmaus (*Cl. glareolus*) in Bauern. — Zool. Ab. Sist., Jena, 1951, 80, S. 482—506.
- Wasilewski W. Morphologische Untersuchungen über *Cl. glareolus* Sch. — Ann. Univ. M. C. S. Lublin, 1952, 7, S. 119—211.
- Zejda J. Age structure in population of the bank vole. — Zool. listy, 1961, 10, p. 249—264.