

УДК 599.323.4

ОСОБЕННОСТИ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГРЫЗУНОВ

Мякушко С.А., Човгал Н.В.

Изучение приспособлений популяции к изменяющимся условиям существования невозможно без учета механизмов, которые происходят внутри самой популяции, обуславливая в конечном счете, ее переходы из одного состояния в другое. Это тесно связано с процессами изменчивости, которые, реализуясь на индивидуальном и групповом уровнях, являются взаимосогласованными.

Материалы и методы

В основу работы положены материалы мониторинга за популяциями рыжей (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) и подземной полевки (*Microtus subterraneus* de Selys-Longchamps, 1836) Каневского заповедника. Отлов животных проводился стандартными методами на протяжении четырех лет, охватив три фазы многолетней динамики плотности населения: 1998 г. – пик, 1999 г. – депрессия, 2000 – 2001 гг. – рост. В течение этого времени исследовали изменения плотности популяций, половой и возрастной структуры, а также традиционного набора морфометрических показателей отдельных особей [1]. Обработку и оценку достоверности данных проводили общепринятыми методами. Для анализа сравнительной изменчивости показателей использовали ряды изменчивости, представляющие собой последовательности признаков, определяемые степенью возрастания величины их варьирования. “Надежность” положения признака в ряду проверяли с помощью следующего критерия: различия в величинах коэффициентов вариации (Cv) соседних в ряду признаков считались существенными, если $Cv_1 - Cv_2 > S_{Cv_1} + S_{Cv_2}$ [2]. Для каждого организма определяли комплексный коэффициент вариации ($K Cv$). Индивидуальная скоррелированность является характеристикой обратно пропорциональной $K Cv$. Изменчивость организмов в совокупности по комплексу признаков определяли с помощью показателя популяционной (групповой) изменчивости – PCv , характеризующего вариабельность организмов в выборке по степени скоррелированности комплекса признаков [3].

Результаты и их обсуждение

В табл. 1 морфометрические показатели представителей разных внутривидовых групп рыжей полевки распределены в ряды изменчивости по возрастанию варьирования. Можно отметить, что ряд, характеризующий определенную группу особей, практически не изменяется на разных фазах динамики плотности популяции. О значительном постоянстве рядов свидетельствуют также коэффициенты корреляции Спирмена, все значения которых близки к 1. Указанное дает основания заключить, что подобное распределение признаков является характерной особенностью внутривидовой группы и не зависит от фазы динамики.

Проверить данный вывод позволяет такая перегруппировка рядов, при которой последние совмещаются в зависимости от фазы цикла. При этом анализируется не совокупность рядов определенной группы особей, а совокупность рядов на отдельной фазе. В этом случае совпадения в распределении признаков не превышали 20%, а коэффициенты корреляции были близки к нулю.

Таблица 1

Ряды изменчивости морфометрических показателей в популяции рыжей полевки на разных фазах динамики плотности населения

Фаза динамики	Ряд изменчивости										
	Juv										
Пик	4	2	3	1	7	10	9	6	5	8	11
Депрессия	4	2	3	1	7	10	5	6	9	8	11
Рост	4	2	3	1	7	10	9	6	5	8	11
	Ad										
Пик	4	2	3	7	1	9	10	6	5	8	11
Депрессия	4	2	3	7	1	9	10	6	5	8	11
Рост	4	2	3	7	1	9	10	6	5	8	11
	Самцы										
Пик	4	3	2	10	9	7	1	6	5	8	11
Депрессия	4	3	2	10	9	7	5	6	1	8	11
Рост	4	3	2	10	9	7	1	6	5	8	11
	Самки										
Пик	4	3	2	10	9	7	5	1	6	8	11
Депрессия	4	3	2	10	9	7	5	1	6	8	11
Рост	4	3	2	10	9	7	5	1	6	8	11

Примечания: 1 – масса тела; 2 – длина тела; 3 – длина хвоста; 4 – длина ступни; 5 – общая масса внутренних органов; масса отдельных органов: 6 – печени; 7 – почки; 8 – надпочечника; 9 – сердца; 10 – легких; 11 – селезенки.

Несмотря на то, что каждая группа характеризуется постоянством собственного ряда изменчивости, нельзя не отметить наличие определенных особенностей рядов в разных половых и возрастных группах особей. Можно предположить, что это отражает специфику функций, которые выполняют данные группы в популяции. В соответствии с ними определенные признаки могут иметь приоритетное значение для одной группы и второстепенное для другой. Уровни их варьирования в этом случае будут разными, в результате будут отличаться и ряды изменчивости.

Постоянство и своеобразие рядов изменчивости, свидетельствующие о наличии специфических задач, стоящих перед отдельными внутривидовыми группами, не исключает того, что они могут быть реализованы разными способами. Выбор оптимального способа достижения задачи не произволен, а определяется условиями существования.

Известно, что организм можно рассматривать как комплекс морфогенетических и эргонических связей между отдельными структурными элементами (признаками) [4]. Происходящее под влиянием внешних факторов изменение одного из элементов неизбежно сказывается на всем комплексе. При этом степень варьирования отдельных признаков, как правило, вполне определена и имеет свои границы (так называемый "коридор изменчивости") [2]. Выход за пределы коридора для единичного признака невозможен, поскольку это обусловит разрыв существующих связей. Между тем приспособление к непостоянным условиям существования требует согласованных изменений в определенном направлении. Такую сопряженную изменчивость признаков довольно часто фиксируют при изучении популяционных выборок, взятых через определенные промежутки времени. Однако далеко не всегда удается выявить механизм подобных перестроек. Ситуация усложняется тем, что изменчивость по-разному проявляет себя на индивидуальном и групповом уровнях.

Адекватным критерием для определения направленности и механизма приспособительных изменений в ходе многолетней динамики популяции является скоррелированность признаков у отдельных представителей, а также в пределах разных групп. В табл. 2 показаны результаты совокупного анализа степеней индивидуальной скоррелированности и групповой изменчивости признаков у двух видов полевок. Для удобства сравнения данные представлены в качественном виде, что позволяет более наглядно отобразить существующие закономерности.

Следует отметить, что у обоих видов наибольшая индивидуальная скоррелированность признаков наблюдается на фазе депрессии. Именно в это время стратегия выживания популяции состоит в интенсификации размножения. Процесс увеличения популяции связан с возрастанием энергетических затрат

Таблица 2

Соотношение степени индивидуальной скоррелированности (ИС) и групповой изменчивости (ГИ) признаков в популяциях полевков на разных фазах динамики плотности населения

Фаза динамики		Рыжая полевка				Подземная полевка			
		Ad	Juv	самки	самцы	Ad	Juv	самки	самцы
Пик	ИС	+	++	++	++	++	+	+	+
	ГИ	+	++	++	+	++	++	++	+
Депрессия	ИС	+++	+++	+++	+++	+++	++	+++	+++
	ГИ	+++	+	+	+++	+	+	+	++
Рост	ИС	++	+	+	+	+	+++	++	++
	ГИ	++	+++	+++	++	+++	+++	+++	+++

Примечания: + + + – максимальная, + + – средняя, + – минимальная степени скоррелированности.

на воспроизводство и обуславливает соответственно большую напряженность метаболизма. Высокая индивидуальная скоррелированность является отражением определенной “мобилизации” возможностей организма животных для решения основной задачи – обеспечить наиболее эффективный прирост популяции, при этом не ставя под угрозу собственное существование.

Совершенно иная ситуация характерна для фазы роста популяции. По мере увеличения населения, на фоне снижения индивидуальной скоррелированности, возрастает групповая коррелятивная изменчивость. Таким образом, если выживание популяции при депрессии приводит к определенной “унификации” особей разных половых и возрастных групп, то во время роста населения аналогичная цель достигается за счет существования “разнокачественных” индивидуумов. Можно полагать, что при снижении доступности кормов, сокращении свободных территорий под индивидуальные участки и прочих явлениях, сопровождающих рост плотности, преимущества получают особи с низкой индивидуальной скоррелированностью, способные быстрее и успешнее осуществлять функциональные перестройки организма.

Для рыжей полевки, популяция которой является доминирующей в сообществе грызунов и подвержена значительным перепадам плотности, характерна следующая особенность. В группе самок и ювенильных особей рассматриваемые показатели всегда противоположны и в ходе многолетней динамики изменяются сходным образом. В наибольшей степени это проявляется на фазах депрессии и роста плотности, в течение которых, по всей видимости, и происходят наиболее существенные преобразования форм внутрипопуляционной изменчивости. Такое сходство групп самок и ювенильных особей легко объяснимо, если принять во внимание, что именно

за счет изменений внутри этих групп осуществляются основные механизмы регуляции численности. В первом случае это происходит посредством варьирования количества энергии, направляемой на вынашивание и выкармливание потомства. Во втором – за счет ускорения или замедления процессов созревания и роста [5].

Половые особенности в проявлениях изменчивости выражены лишь на фазе депрессии. Обе половые группы характеризуются высокой индивидуальной скоррелированностью признаков, однако у самок это сочетается с минимальной групповой изменчивостью, а у самцов – с максимальной. То есть для обеспечения роста населения оптимальным является вариант, когда в популяции все самки, образно говоря, мобилизованы сходным образом (однотипно), самцы при этом также мобилизованы, но “каждый по-своему”, своеобразно.

При сравнении суммарных значений индивидуальной скоррелированности и групповой изменчивости за популяционный цикл установлены видоспецифические отличия. Из материалов табл. 3 видно, что в популяции подземной полевки суммарные значения комплексного и популяционного коэффициентов вариации практически одинаковы. В отличие от этого в

Таблица 3
Суммарные значения комплексных (КС_v) и популяционных (РС_v) показателей вариации в популяциях полевок на протяжении цикла динамики плотности

Группа особей	Рыжая полевка		Подземная полевка	
	КС _v	РС _v	КС _v	РС _v
Juv	104,48	190,56	118,10	117,02
Ad	127,94	151,72	105,82	102,15
Самцы	135,94	152,35	121,08	108,64
Самки	126,88	137,59	112,06	107,60
Сумма	495,24	633,22	457,06	435,41

популяции рыжей полевки показатель групповой изменчивости, как правило, превышает значение индивидуального корреляционного показателя во всех группах. Аналогичная ситуация проявляется при сравнении суммы значений КС_v и РС_v отдельных половозрастных групп.

Это свидетельствует о том, что популяции рыжей полевки, в сравнении с популяцией подземной, свойственна более высокая коррелятивная изменчивость, следовательно, и большая гетерогенность популяции по степени коррелятивных связей. В популяции подземной полевки групповая изменчивость ниже, однако индивидуальные корреляционные связи выражены сильнее. Таким образом, существование и функционирование популяций обеспечивается

разными путями: у рыжей полевки – преимущественно за счет увеличения гетерогенности популяции при соответствующих условиях, у подземной – за счет роста скоординированности признаков особей, что, вероятно, сопровождается более эффективным освоением ресурсов среды.

Список литературы

1. Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: эколого-морфологические и физиологические аспекты. – Л.: Наука, 1985. – 318 с.
2. Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. – М.: Наука, 1966. – 363 с.
3. Межжерин В.А., Емельянов И.Г., Михалевич О.А. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. – К.: Наукова думка, 1991. – 204 с.
4. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М.: Высшая школа, 1981. – 434 с.
5. Мякушко С.А., Човгал Н.В. Індивідуальна та групова мінливість морфологічних показників у популяції рудої полевки // Вісник КУ. Біологія. – 2002. – Вип. 37 – 38. – С. 128 – 130.

Поступила в редакцию 02.05.2003 г