

Популяционная динамика и изменчивость эколого-физиологических показателей у сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr) в Колымской низменности

Ф. Б. ЧЕРНЯВСКИЙ, А. Н. ЛАЗУТКИН

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
685010 Магадан, просп. К. Маркса, 24

АННОТАЦИЯ

В 1991–1996 гг. прослежена динамика численности, а также изменчивость основных демографических и некоторых эколого-физиологических показателей популяции сибирского лемминга (*L. sibiricus*) в Колымской низменности (низовья р. Большая Чукочьа, 70 ° с. ш.). Отмечены сравнительно низкоамплитудные колебания численности (около 20 крат) с нечетко выраженной фазой роста. В фазе пика не было зафиксировано авторегуляторной реакции популяции. По характеру изменчивости изученных биохимических и гематологических показателей установлено, что сибирские лемминги при повышенной плотности популяции испытывают состояние стресса.

ВВЕДЕНИЕ

Популяционно-экологические исследования тундровых леммингов на о-ве Врангеля показали, что эндокринный комплекс играет важную роль в регуляции численности этих грызунов [1, 2]. Это позволило вернуться к обсуждению известной гипотезы Дж. Кристиана о нейроэндокринных авторегуляторных механизмах в популяциях полевок [3]. Заметим, что упомянутая гипотеза вызвала серьезную критику, прежде всего в связи с недостатком фактических данных о проявлении стресса в природных популяциях [4–6], а также вследствие не вполне корректных методических приемов, используемых для определения уровня стресса [4, 7]. Это привело к тому, что исследования стресса в природных популяциях мелких грызунов, за небольшими исключениями [8–10], не получили широкого развития. В ходе изучения популяционных циклов мелких грызунов на Северо-Востоке Сибири нами разработан и применен метод комплексного анализа ряда экологи-

физиологических параметров, позволяющий, в частности, судить об уровне стрессированности зверьков в природных популяциях [11–13]. В данной статье прослежена изменчивость упомянутых показателей, а также демографических признаков в ходе многолетней динамики численности сибирского лемминга (*L. sibiricus*) в нижнеколымской тундре.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводили в июне–августе 1991–1995 гг. (с перерывом в 1992 г.) на базе Института биологических проблем Севера ДВО РАН в Колымской низменности (низовья р. Большая Чукочьа: 70 ° с. ш.). Район работ лежит в южной полосе арктических тундр и представляет собой равнину с чередованием увалов с байджарахами на склонах и озерных котловин. Учеты относительной численности сибирских леммингов проводили в основном в травянисто-моховых тундрах на стан-

дартных ловушко-линиях (25–50 давилок с трапиками, установленных в 5 м друг от друга на тропинках грызунов и у входных отверстий их нор). Кроме того, леммингов отлавливали в живом виде конусами и живоловками с проверкой их через каждые 30 мин. Вскрытие зверьков для последующего анализа их демографических показателей и выделения возрастных групп проводилось по ранее описанной методике [2]. Липиды в печени экстрагировали смесью Блюра (1 часть серного эфира и 3 части этанола) и оценивали турбидиметрическим методом [14]. Гликоген осаждали этанолом после переваривания кусочков печени в 30%-ном растворе КОН с последующим его гидролизом до глюкозы [15]. Глюкозу в крови определяли ортотолуидиновым методом с использованием спектрофотометра [16], лейкоциты и клеточность костного мозга – путем подсчета в камере Горяева. Всего проанализировано 570 экз. сибирских леммингов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика численности. Результаты относительных учетов численности сибирского лемминга в районе наших наблюдений в 1991–1995 гг. (среднемесячные показатели) представлены на рисунке. В 1991 г. численность можно оценить как среднюю, в течение лета попадаемость зверьков возросла от 6,7 в июле до 17 % в августе. В 1992 г., судя по опросным сведениям и косвенным данным, имела место депрессия численности. В 1993 г. от июня к августу показатель улова снизился от 16,2 до 7,1 %. В следующем году численность оставалась на низком уровне – 5,7 % в среднем за сезон. В 1995 г. произошел существенный рост численности (14 % в июне, 28 % в июле и 18 % – в августе) и популяция, судя по всему, достигла пика. Годовая амплитуда колебаний составила около 20 крат, что существенно уступает размаху колебаний численности *L. sibiricus* на о-ве Врангеля [2]. Судя по кратковременным наблюдениям, в конце июня 1996 г. численность популяции *L. sibiricus* вновь резко понизилась (попадание в среднем за месяц 3,5 %).

Заметим, что численность копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus* Pall.) в 1991–1995 гг. изменялась синхронно таковой у си-

бирского, уступая ей по абсолютным и относительным показателям. Учитывая ранее опубликованные материалы по динамике численности леммингов в Колымской низменности [17,18], можно заключить, что период времени между пиками у обоих видов составляет, как правило, 3 года. Вновь полученные данные, кроме того, в общем подтверждают выявленную ранее тенденцию [2] понижения общей плотности лемминговых популяций в бесснежное время. В прослеженной нами динамике численности обоих видов в 1991–1995 гг. не удалось выявить достаточно четко выраженной фазы популяционного роста.

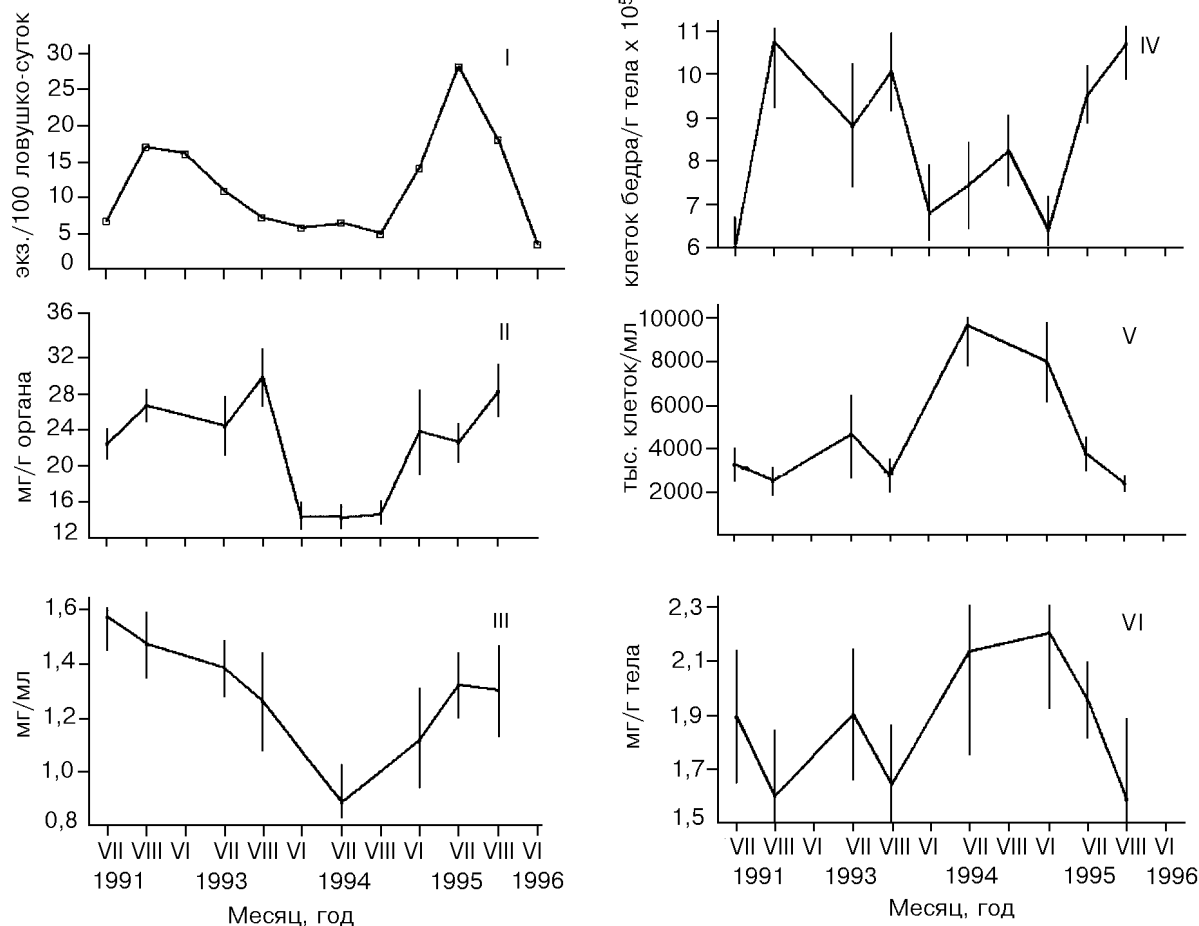
Изменчивость демографических показателей. В отношении зимнего (ранневесеннего) размножения наш материал невелик, однако его анализ свидетельствует о том, что в год пика численности подснежная репродукция имела место. Так, в июньской выборке взрослых самок *L. sibiricus* ($n = 10$) 50 % имели плацентарные пятна от подснежных пометов, причем 20 % из них принесло под снегом по 2 выводка. Доля зверьков весенней генерации составила в июне 1995 г. 24,3 % ($n = 33$). Что касается других лет, то июньские выборки слишком малы для каких-либо заключений, хотя следы подснежного размножения фиксировали ежегодно. По наблюдениям в 1981–1983 гг. [18], доля зверьков весенней генерации в июньских выборках нижнеколымской популяции сибирского лемминга в фазе роста (1982 г.) составила 43,3 % ($n = 171$) и в фазе пика (1983 г.) – 44,3 % ($n = 182$).

Летняя репродукция в изученной популяции *L. sibiricus* в 1991–1995 гг. начиналась в первой декаде июня и продолжалась до середины августа. Общая ее продолжительность колебалась от 72 до 76 дней и не зависела, таким образом, от плотности. Ранее (1981–1983 гг.) такая зависимость наблюдалась: в фазе пика (1983 г.) размножение началось лишь в третьей декаде июня [18]. Сокращение летнего периода размножения в период максимальной численности за счет более раннего его окончания – явление, хорошо известное для лемминговых популяций [2], – в нижнеколымской популяции *L. sibiricus* отмечено не было. Существенной изменчивости интенсивности летнего размножения по годам также не наблюдалось. Так, в 1993 г. (при среднем уровне численности) в

июне–июле все проанализированные перезимовавшие самки ($n = 15$) размножились; самки весенних генераций ($n = 10$) также поголовно участвовали в репродукции. Аналогичная картина наблюдалась в 1994 г. при максимуме численности ($n = 37$). В 1991–1995 гг. взрослые самки сибирского лемминга приносили за лето от 1 до 3 выводков. В 1993 г. самцы-сеголетки ($n = 23$) половой зрелости не достигли и в размножении не участвовали, тогда как 53,8 % самок-сеголеток ($n = 26$) принесло по одному помету. В период максимальной численности (1995 г.) 10,5 % самцов-сеголеток ($n = 38$) и 60,9 % самок аналогичного возраста ($n = 23$) включились в процесс летней репродукции. По ранее опубликованным данным [18], в Колымской низменности в фазе роста численности летняя репродукция у леммингов проходила с большой интенсивностью. Так, за летние меся-

цы 1982 г. перезимовавшие самки сибирского лемминга принесли по 3, самки весенних генераций – по 2–3 выводка; кроме того, в размножении участвовали самки-сеголетки, давшие по одному помету. В фазе пика (1983 г.) интенсивность летней репродукции заметно снизилась – взрослые самки имели лишь по 2 помета, а сеголетки обоих полов участия в размножении не принимали.

Ранее на материале из Колымской низменности нами выявлено увеличение средней плодовитости взрослых самок сибирского лемминга в фазе пика в основном за счет возрастания величины первого летнего помета [18]. Так, величина его в 1983 г. (максимум численности) составила $7,4 \pm 0,3$ ($n = 41$), тогда как в 1982 г. (фаза роста) – $6,6 \pm 0,2$ ($n = 45$). Новая серия наблюдений в 1991–1995 гг., проведенная на той же популяции *L. sibiricus*, упомянутую тен-



Динамика численности сибирского лемминга (*L. sibiricus*) в 1991–1996 гг. и изменчивость некоторых физиологических показателей.

I – численность; II – липиды печени; III – глюкоза крови; IV – клеточность костного мозга; V – лейкоциты крови; VI – весовой индекс селезенки

денцию не подтвердила. При максимуме численности (1995 г.) средняя плодовитость перезимовавших самок за летний период составила $6,9 \pm 0,3$ ($n = 44$), тогда как при среднем уровне плотности популяции в 1993 г. данный показатель равнялся $7,5 \pm 0,3$ ($n = 27$).

Анализ половозрастной структуры нижнеколымской популяции сибирского лемминга в 1991–1995 гг. не обнаружил каких-либо новых тенденций по сравнению с ранее выявленными моментами [18]. В большинстве выборок разных генераций преобладали самцы в связи с большей подвижностью особей этого пола в летний период. Возрастная структура отличалась наибольшей сложностью в фазе пика численности, когда помимо перезимовавших зверьков существенно возросла доля особей весенней генерации и сеголеток.

Судя по приведенным данным, максимум численности леммингов был достигнут в 1995 г. вследствие сравнительно интенсивной ранневесенней репродукции под снегом, а также активного участия в летнем размножении не только взрослых особей, но и сеголеток обоих полов. "Выпадение" из цикла фазы популяционного роста, когда интенсивность размножения леммингов, как правило, бывает максимальной, по видимому, не дало возможности популяции достичь более высокого уровня численности. Укажем для сравнения, что летом 1983 г. (фаза пика) средний показатель уловов в нижнеколымской популяции *L. sibiricus* равнялся 59,5 % [18]. Соответственно этому и тормозящие авторегуляторные механизмы, ведущие, например, к раннему окончанию летней репродукции в фазе пика, в сезоне 1995 г. никак не проявились. Вероятно, лишь повышенная смертность в зимний период привела к тому, что в 1996 г. численность популяции *L. sibiricus* в Колымской низменности вновь заметно понизилась.

Изменчивость некоторых физиологических параметров. Ранее на примере рыжих лесных полевок (*Clethrionomys rutilus*, *Cl. rufocanus*) сотрудниками нашей лаборатории выявлена существенная физиологическая разнокачественность флуктуирующих популяций на разных фазах популяционного цикла [12, 13, 19]. В отношении тундровых леммингов аналогичные данные отсутствовали. Лишь по материалам с о-ва Врангеля обнаружена изменчивость двух

физиолого-биохимических показателей, отражающих уровень стресса в популяции. Так, содержание 11-ОКС в крови и адреналина в ткани надпочечника у копытного лемминга (р. *Dicrostonyx*) оказалось заметно повышенным в фазе пика численности по сравнению с таковым в фазе роста [1].

В 1991–1995 гг. у взрослых особей сибирского лемминга (исключая беременных и кормящих самок), пойманных в живоловки, анализировалось содержание липидов и гликогена в печени, глюкозы и лейкоцитов в крови, а также клеточность костного мозга и весовой индекс селезенки (см. таблицу и рисунок).

Содержание липидов в печени у большинства лабораторных животных обычно невелико; предполагается, что печень у млекопитающих не является местом их резервирования. В то же время показано, что при стрессе, вследствие ускорения липолиза в жировых депо, осуществляемого с участием комплекса гормонов, их содержание в печени существенно возрастает [20]. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что изменение уровня липидов в печени у сибирских леммингов довольно четко коррелирует с плотностью их популяции ($r = + 0,59$, $P > 0,95$). При низкой численности популяции в 1994 г. значение данного показателя оказалось почти в 2 раза ниже, чем в последующие годы, и отличалось стабильностью в течение всего летнего сезона.

Известно, что содержание гликогена в печени при остром стрессе снижается, поскольку происходит его интенсивный распад и превращение в глюкозу [21]. На примере рыжих полевок (р. *Clethrionomys*) показано, что в годы высокой численности уровень содержания гликогена действительно заметно уменьшался [13]. У сибирских леммингов анализируемый показатель во все сезоны исследуемого периода был низким и сравнительно мало варибельным (см. таблицу).

Повышение содержания глюкозы в крови при стрессирующих воздействиях у лабораторных и диких грызунов – явление достаточно хорошо известное. При остром стрессе оно происходит благодаря ускоренному распаду гликогена, активируемого катехоламинами, при хроническом стрессе усиливается глюконеогенез [22, 23].

При сопоставлении данных по изменчивости концентрации глюкозы в крови у сибирского лемминга с численностью грызунов в разные годы (см. таблицу и рисунок) упомянутая закономерность вполне подтверждается ($r = +0,51$, $P = 0,95$).

Количество лейкоцитов в периферической крови у животных при остром стрессе небольшой продолжительности, как правило, возрастает, а при длительной стрессовой нагрузке уменьшается в связи с нарушением функции кроветворения. Наряду с этим при стрессе наблюдается мобилизация кроветворения и, соответственно, увеличение общего количества вновь образованных клеток в костном мозге [24, 25]. В нашем случае связь численности сибирских леммингов с клеточностью костного мозга оказалась положительной и достоверной ($r = +0,55$, $P > 0,95$). В то же время содержание лейкоцитов в крови и показатель весового индекса селезенки, связанные между собой высокой положительной связью ($r = +0,87$, $P > 0,99$), не проявили достоверной коррелятивной зависимости от плотности популяции *L. sibiricus*. Между клеточностью костного мозга и содержанием лейкоцитов в крови у сибирского лемминга обнаружена четкая отрицательная зависимость ($r = -0,64$, $P > 0,95$), что свидетельствует о том, что выявленные перестройки в кроветворной системе, по всей вероятности, взаимосвязаны.

Поскольку трактовка стресса как физиологического и экологического явления в литературе чрезвычайно широка и зачастую заметно отходит от первоначальной концепции Г. Селье, отметим, что на организменном уровне стрессовую реакцию целесообразно рассматривать как экстренную мобилизацию энергетики и интенсификацию функций иммунной системы в ответ на разнообразные внешние воздействия [26]. На уровне популяции упомянутая реакция носит гораздо более сложный комплексный характер и включает в себя, в частности, повышение уровня смертности и подавление репродуктивных функций как ответ на переуплотнение.

Показанная выше годовая изменчивость некоторых биохимических и гематологических показателей во флуктуирующей популяции сибирского лемминга свидетельствует о том, что физиологическое состояние зверьков на разных

фазах цикла было различным. Так, в годы средней плотности леммингов (1991, 1993) и особенно при максимуме в 1995 г. зафиксированы повышение количества липидов в печени, некоторое понижение уровня гликогена, увеличение содержания глюкозы в крови, повышение содержания клеток в костном мозге с одновременным уменьшением их количества в периферической крови и селезенке. По существующим представлениям [24, 27], отмеченные физиологические сдвиги в совокупности характеризуют состояние стресса. При понижении численности леммингов (1994 г.) все анализируемые показатели заметно "улучшились".

Неблагоприятные последствия стресса в индивидуальном и популяционном аспектах хорошо известны [5, 26, 28]. Проведенное исследование в целом подтвердило, на наш взгляд, высказанное предположение об участии эндокринного комплекса – неперенной составляющей стрессовых реакций – в регуляции численности тундровых леммингов [2]. В то же время в 1995 г. (фаза пика), как было показано выше, стресс не вызвал подавления репродукции у *L. sibiricus*. Вероятно, это связано со сравнительно невысоким подъемом численности леммингов в этом году и далеко не предельной их плотностью в летний период. Можно допустить, что неблагоприятные физиологические показатели способствовали повышению смертности в популяции, вызвавшей падение ее численности в 1996 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ популяционной динамики сибирского лемминга в Колымской низменности в 1991–1995 гг. показал, что, в отличие от одного из предыдущих циклов в этом же районе [18], в наблюдаемый период она имела сравнительно низкую амплитуду годовых колебаний. Кроме того, не удалось выявить фазу роста численности. Соответственно этому целый ряд авторегуляторных механизмов, отмеченных ранее для тундровых леммингов (прекращение летнего размножения в фазе пика, увеличение плодовитости в год максимума и др.), отсутствовал. Комплекс биохимических и гематологических показателей свидетельствует о стрессирован-

ности зверьков в популяции *L. sibiricus* при средней и повышенной плотности, которая, однако, не вызвала подавления репродукции в фазе пика.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 93-04-07962) и Программы "Арктические экосистемы".

ЛИТЕРАТУРА

1. Ф. Б. Чернявский, А. В. Ткачев, А. А. Ардашев, *Докл. АН СССР*, 1978, **242**: 3, 730–733.
2. Ф. Б. Чернявский, А. В. Ткачев, Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты, М., Наука, 1982, 136–146.
3. J. J. Christian, *J. Mammal.*, 1950, 31, 241–259.
4. C. J. Krebs, J. U. Meyers, *Adv. Ecol. Res.*, 1974, 8, 267–399.
5. A. K. Lee, J. K. McDonald, *Oxford Rev. Reprod. Biol.*, 1985, 7, 261–304.
6. R. Boonstra, P. Voag, *J. Animal Ecology*, 1992, **61**: 2, 339–352.
7. Н. В. Башенина, *Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 1963, **68**: 6, 5–13.
8. J. K. McDonald, M. J. Taitt, *Canad. J. Zool.*, 1982, 60, 264–269.
9. М. П. Мошкин, Л. А. Герлинская, В. И. Евсиков, Стресс-реактивность и ее адаптивное значение на разных фазах динамики численности млекопитающих (на примере водяной полевки *Arvicola terrestris* L.). Онтогенетические и генетико-эволюционные аспекты нейроэндокринной регуляции стресса, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1990, 171–189.
10. В. И. Евсиков, М. П. Мошкин, М. А. Потапов и др., Генетико-эволюционные и экологические аспекты популяционного гомеостаза млекопитающих. Экология популяций: структура и динамика, ч. 1, М., 1996, 63–96.
11. А. Ф. Мосин, К. М. Петрова, *Журн. эволюц. биохим. физиол.*, 1982, 1, 47–52.
12. А. Ф. Мосин, А. Н. Лазуткин, Ф. Б. Чернявский, *Экология*, 1985, 4, 44–48.
13. А. Н. Лазуткин, Динамика численности и изменчивость эколого-физиологических показателей у лесных полевок (род *Clethrionomys*) в Северном Приохотье, Автореф. дис... канд. биол. наук, Владивосток, 1997.
14. G. Canal, J. Delattre, M. L. Girard, *Ann. Biol. Clin.*, 1972, 30, 325–332.
15. M. V. Davidson, J. A. Berliner, *Ibid.*, 1974, 227, 79–87.
16. Н. Б. Роберман, *Проблемы эндокринологии*, 1976, **22**: 2, 53–55.
17. Н. Н. Соколов, Б. И. Сидоров, Н. И. Ча и др., Вопросы экологии обского и копытного леммингов. Докл. на 8-й научн. сессии Якутск. фил. АН СССР, Якутск, 1957, 157–177.
18. Ф. Б. Чернявский, С. П. Кирющенко, Т. В. Кирющенко, Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири, Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1985, 44–54.
19. А. Ф. Мосин, А. Н. Лазуткин, Там же, 10–23.
20. Э. Ньюсхолм, К. Старт, Регуляция метаболизма, М., Мир, 1977, 346–356.
21. S. A. Barnett, J. C. Eaton, N. M. McCallum, *J. Psychosomatic Res.*, 1960, 4, 251–260.
22. L. E. Witterms, G. Cizadlo, E. Haller, G. Brown, *Physiologist*, 1978, 21, 129–133.
23. A. J. W. Scheurink, A. B. Steffens, H. Bouritus et al., *Am. J. Physiol.*, 1989, 25, 155–170.
24. П. Д. Горизонтов, О. И. Белоусова, М. И. Федотова, Стресс и система крови, М., Медицина, 1983, 115–134.
25. D. C. Neiman, S. L. Nehlsen-Cannarella, K. M. Dononue et al., *Med. Sci. Sports Exerc.*, 1991, **23**: 5, 578–585.
26. И. А. Шилов, *Зоол. журн*, 1984, **63**: 6, 805–812.
27. Л. Е. Панин, Биохимические аспекты стресса, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1983.
28. П. Д. Горизонтов (ред.), Гомеостаз, М., Медицина, 1981.

Population Dynamics and Variability of Ecologic-Physiological Indices in Siberian Lemming (*Lemmus sibiricus* Kerr) in the Kolyma Lowland

F. B. CHERNYAVSKY, A. N. LAZUTKIN

In 1991–1996, the time course of numbers, and the variability of the basic demographic and some ecologic-physiological indices of Siberian lemming (*L. sibiricus*) population in the Kolyma lowland (lower reaches of the Bolshaya Chukochya river, 70° north) was followed up. Comparatively low-amplitude oscillations of the numbers (about 20-fold) with a vaguely expressed growth phase were found. At the peak phase, no autoregulatory reaction of the population was recorded. By the character of variation of the biochemical and hematological indices studied, it is established that Siberian lemmings experience population stress at high population density.

Изменчивость физиологических показателей у сибирских леммингов в 1991–1995 гг. ($M \pm m$)

Год	Месяц	<i>n</i>	Липиды в печени, мг/г органа	<i>n</i>	Гликоген в печени, мг/г органа	<i>n</i>	Глюкоза в крови, мг/мл	<i>n</i>	Лейкоциты в крови, тыс. кл./мл	<i>n</i>	Костный мозг, кл. 1 бедра/г тела $\times 10^5$	<i>n</i>	Индекс селезенки, мг/г органа
1991	VII	42	22,4 \pm 0,8	32	0,60 \pm 0,19	30	1,57 \pm 0,06	31	3224 \pm 398	39	6,10 \pm 0,29	39	1,89 \pm 0,12
	VIII	50	26,6 \pm 0,8	16	0,61 \pm 0,31	15	1,47 \pm 0,06	16	2480 \pm 313	49	10,73 \pm 0,81	43	1,60 \pm 0,12
1993	VII	55	24,3 \pm 1,6	13	0,33 \pm 0,05	13	1,38 \pm 0,05	13	4628 \pm 980	51	8,78 \pm 0,71	46	1,90 \pm 0,12
	VIII	48	29,8 \pm 1,6	21	0,99 \pm 0,39	23	1,26 \pm 0,09	23	2713 \pm 390	48	10,04 \pm 0,46	41	1,64 \pm 0,11
1994	VI	6	14,3 \pm 0,7	–	–	–	–	–	–	6	6,77 \pm 0,58	5	1,18 \pm 0,20
	VII	26	14,2 \pm 0,6	13	0,82 \pm 0,35	4	0,89 \pm 0,07	4	9560 \pm 990	26	7,41 \pm 0,53	26	2,13 \pm 0,19
	VIII	15	14,7 \pm 0,6	12	1,68 \pm 0,84	–	–	–	–	15	8,19 \pm 0,44	14	1,57 \pm 0,23
1995	VI	24	23,7 \pm 2,3	8	1,15 \pm 0,57	8	1,12 \pm 0,09	8	7879 \pm 950	24	6,35 \pm 0,45	22	2,20 \pm 0,14
	VII	99	22,5 \pm 1,0	33	1,03 \pm 0,28	33	1,32 \pm 0,06	33	3658 \pm 396	95	9,47 \pm 0,36	90	1,95 \pm 0,07
	VIII	43	28,21 \pm 1,4	23	1,19 \pm 0,53	23	1,30 \pm 0,08	23	2281 \pm 164	43	10,65 \pm 0,49	40	1,58 \pm 0,15