

На правах рукописи

ПОЛИКАРПОВ
Иван Андреевич

**МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЭНЕРГООБМЕНА У КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ
(*Myodes rutilus* Pallas, 1779)**

03.02.04 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ
Диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2017

Работа выполнена в лаборатории структуры и динамики популяций животных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук

Научный руководитель: **Новиков Евгений Анатольевич**,
доктор биологических наук

Официальные оппоненты: **Козырева Тамара Владимировна**,
доктор биологических наук, профессор,
ФГБНУ «Научно-исследовательский
институт физиологии и фундаментальной
медицины», заведующая лабораторией,
главный научный сотрудник

Кшнясев Иван Александрович,
кандидат биологических наук, ФГБУН
«Институт экологии растений и животных
УРО РАН» старший научный сотрудник

Ведущая организация: ФГБУН Институт проблем экологии и
эволюции имени А.Н. Северцова Российской
академии наук

Защита состоится «24» октября 2017 г. в 13 часов на заседании
диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики
и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, г. Новосибирск,
ул. Фрунзе, 11. Факс: +7 (383) 2170 973, e-mail: dis@eco.nsc.ru
С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке
Института систематики и экологии животных СО РАН и на сайте
<http://eco.nsc.ru>

Автореферат разослан «__» _____ 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Петрожицкая
Людмила
Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы. Одной из основных причин снижения численности популяций в неоптимальных для вида условиях, является стрессующее действие неблагоприятных факторов внешней среды. Поэтому можно предполагать, что у животных из популяций, имеющих стабильно низкую численность, будут чаще обнаруживаться физиологические проявления хронического стресса (Шилов, 1977; Wingfield et al., 2011). Во многих работах показано увеличение концентраций глюкокортикоидных гормонов (наиболее часто используемый показатель стрессированности) у животных из популяций, обитающих на географической либо экологической периферии вида (Мошкин и др., 1989; Иванов и др., 2014; Thompson et al., 2010; Wasser et al., 2011). Однако данная тенденция далеко не однозначна (Silverin et al., 1997; Bonier et al., 2009). Отсутствие обратной зависимости между качеством местообитания и уровнем стрессированности может быть (помимо адекватности методов ее оценки) связано с рядом причин, таких как специфика преобладающих источников стресса (Ganem, 1990), выработка организменных и популяционных адаптаций, направленных на компенсацию стрессовых воздействий (Wingfield, Sapolsky, 2003; Boonstra, 2005), и, неизбежная в природных популяциях, индивидуальная изменчивость особей (Réale et al., 2010). Кроме того, в меняющихся условиях среды может оказаться проблематичной сама оценка степени оптимальности местообитания, особенно для популяций с выраженными колебаниями численности. Таким образом, безусловно актуальной является задача сравнительного анализа состояния животных из популяций одного и того же вида, обитающих в экологически контрастных местообитаниях, по возможно более широкому кругу параметров, отражающих физиологический ответ организма на стрессующие воздействия внешней среды. Для того, чтобы выяснить, в какой мере наблюдаемые межпопуляционные различия связаны с адаптивными сдвигами значений регистрируемых параметров, в подобных работах целесообразно рассматривать не только отловленных и протестированных в природе, но и родившихся и выращенных в контролируемых условиях (в лаборатории) особей. Поскольку физиологическое значение стресс-

реакции состоит в обеспечении энергетическими и пластическими ресурсами систем организма, ответственных за поддержание гомеостаза (Краемер et al., 1993; Viru et al., 1994; Coleman et al., 1998; Malisch et al., 2006, 2008), ее конечные эффекты могут в значительной мере зависеть от уровня субстратного обеспечения метаболизма. Для бореальных животных, подверженных значительным и часто непредсказуемым колебаниям климатических параметров среды, одной из наиболее адекватных моделей для изучения реакции на средовые воздействия является острый холодовой стресс, превышающий гомеостатические возможности организма (Moshkin et al., 2002; Novikov et al., 2015). Помимо оценки гормональной реакции на стандартизованное стрессовое воздействие, данная методика позволяет оценить величину максимального обмена (как интегральный показатель метаболической реакции на стрессовое воздействие), а также – способность к поддержанию температурного гомеостаза как показатель эффективности терморегуляции (Rosenman, Morrison, 1974; Koteja, 1986, 1987). Одним из требований к выбору объектов подобного исследования является возможность надежного определения положения популяции в экологической нише вида, с учетом того, что в малочисленных популяциях сложно получить репрезентативную выборку для сравнительного анализа с минимальным влиянием сезонных изменений физиологии организма.

Исходя из вышеперечисленных соображений, в качестве объекта исследования была выбрана красная полевка (*Myodes rutilus*) – фоновый вид грызунов в лесных и лесостепных сообществах Западной Сибири (Юдин и др., 1979; Литвинов и др., 2007). Лесные полевки являются одним из модельных объектов популяционных (Кошкина, Коротков, 1975; Vujalska, 1973; Hansson, Henttonen, 1985) и эколого-физиологических (Башенина, 1977; Koteja, Weiner, 1993) исследований. В частности, для популяций видов этого рода, обитающих в оптимальных условиях, характерны отчетливо выраженные плотностно-зависимые механизмы регуляции и, прежде всего, подавление полового созревания сеголеток в годы высокой численности (Кошкина, Коротков, 1975). Для сравнительного анализа были выбраны две популяции, одна из которых обитает в тайге Северо-Восточного Алтая, в долине Телецкого озера, другая в лесопарковой зоне Новосибирского

Научного Центра (ННЦ). Тайга южной Сибири является экологическим оптимумом ареала красной полевки (Кошкина, Коротков, 1975; Юдин и др., 1979), где вид является фоновым и достигает высокой численности. Популяция лесопарка ННЦ имеет, в целом, более низкую численность, подверженную значительным сезонным и межгодовым колебаниям (Панов, 2001; 2010) и, судя по особенностям популяционной динамики, находится в неоптимальных для вида условиях (Новиков и др. 2012).

В качестве рабочей гипотезы мы предположили, что в популяции ННЦ, обитающей в неоптимальных для вида условиях, животные будут более стрессированы, чем в горной тайге – в условиях экологического оптимума. Это может приводить к снижению величины реакции на острое стрессовое воздействие (Sokolova, 2013). Вместе с тем, благодаря выработке организменных и/или популяционных адаптаций, величина метаболической и терморегуляторной реакции на холодовой стресс в неоптимальных для вида условиях может оказаться выше, чем в оптимальных.

Целью нашей работы стало выявление особенностей адренокортикальной, метаболической и терморегуляторной реакции на стресс в популяции красной полевки, обитающей в неоптимальных условиях по сравнению с оптимальными.

Для достижения данной цели были поставлены **задачи** оценки, сопоставления и выяснения причин изменений следующих физиологических показателей:

1. Количество депонированных в организме метаболических субстратов;
2. Величина эндокринно-метаболической реакции на модельный стрессор – острое охлаждение;
3. Способность животных к поддержанию температурного гомеостаза в условиях острого охлаждения.

Новизна и научная значимость работы. В предлагаемой работе впервые проведена оценка сопряженной изменчивости адренокортикальной и биоэнергетической реакции на острый стресс в популяциях одного вида животных, различающихся по условиям обитания и относительной численности. В результате проведенных исследований установлено, что обитание в неоптимальных для вида условиях приводит к устойчивому повышению функциональной активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (ГГНС), однако выработка специфических адаптаций,

направленных на увеличение резервных возможностей организма, может компенсировать негативные эффекты неблагоприятных факторов внешней среды. Отсутствие межпопуляционных различий по показателям, отражающим ресурсную обеспеченность метаболизма, свидетельствует о том, что дефицит энергосубстратов, в данном случае, не является фактором, ограничивающим численность популяции. Тот факт, что полученные результаты хорошо воспроизвелись при тестировании животных, родившихся в лабораторных условиях, показывает, что наблюдаемые межпопуляционные различия связаны с отбором на устойчивость к действию неблагоприятных факторов внешней среды. Предлагаемый подход открывает широкие возможности для оценки состояния природных популяций животных.

Практическая значимость работы определяется возможностью использования ее результатов в биомедицинских исследованиях и при планировании мероприятий по охране редких и исчезающих видов животных. Кроме того, красные полевки являются переносчиком ряда природно-очаговых инфекций, поэтому оценка состояния отдельных особей и популяции в целом очень важна для понимания эпидемиологической обстановки в регионе.

Положения, выносимые на защиту.

1. У красной полевки обитание в неоптимальных для вида условиях, сопряженное с увеличением функциональной нагрузки на адренокортикальную систему, приводит к увеличению стрессированности и уменьшению величины реакции на острые физические стрессоры.
2. Одним из компенсаторных механизмов является адаптивное увеличение максимального обмена и способности к поддержанию температурного гомеостаза.

Степень достоверности результатов и апробация работы. Для определения достоверности результатов работы использованы современные методы отлова мелких грызунов и анализа изучаемых у них параметров. Методическая база, использованная для проведения исследований, соответствует поставленным задачам. Для статистической обработки полученного материала применены корректные статистические методы анализа. Методы, использованные для проведения исследований, адекватны поставленным нами задачам.

Материалы и основные положения диссертации были представлены на Международной научной студенческой конференции (Новосибирск, 2011, 2013, 2016), Международной экологической студенческой конференции «Экология России и сопредельных территорий» (Новосибирск, 2012), Международном совещании IX Съезд Териологического общества при РАН (Москва, 2011), IV Международной научно-практической конференции "Высокие технологии, фундаментальные и прикладные исследования в физиологии, медицине, фармакологии" (Санкт-Петербург, 2012), Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы современной териологии» (Новосибирск, 2012), Международном симпозиуме: «Экологические проблемы животных и человека» (Новосибирск, 2013), Международной научной конференции «Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии» (Томск, 2013), XIII Международной научно-практической экологической конференции «Биоразнообразие и устойчивость живых систем» (Белгород, 2014), Всероссийской конференции с международным участием «Биогеосистемная экология и эволюционная биогеография» (Новосибирск, 2015), Международном совещании «Териофауна России сопредельных территорий» (Москва, 2016), II Международной научной конференции «Популяционная экология животных» (Томск, 2016)

Публикации. По результатам исследований опубликовано 17 работ, в том числе две статьи в журналах из перечня ВАК по специальности «Зоология».

Структура и объём диссертации.

Работа состоит из введения, литературного обзора, описания материалов и методов, двух глав собственных результатов, заключения, выводов и списка использованной литературы (55 отечественных и 283 зарубежных источника). Объём работы составляет 149 страниц машинописного текста (из них три страницы приложения) и включает 12 таблиц (из них 3 в приложении) и 38 рисунков.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю, д. б. н. Е. А. Новикову за руководство научной работой, поддержку и помощь в написании диссертации, к. б. н. Е. Ю. Кондратюк за помощь в проведении экспериментальной части исследований, к. б. н. Д. В. Петровскому за помощь в работе с

приборной и методической частью, к. б. н. В. В. Панову за помощь в сборе экспериментального материала, ведущему инженеру Т. В. Титовой за помощь в содержании и разведении мелких грызунов в лабораторных условиях и всему коллективу лаборатории структуры и динамики популяций животных ИСиЭЖ СО РАН.

ГЛАВА 1. ЭНДОКРИННО-МЕТАБОЛИЧЕСКИЙ ОТВЕТ НА СТРЕССОВЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ

Адаптация животных к условиям среды осуществляется на двух уровнях: за счет приспособления к средним значениям параметров среды и к их изменениям (Шилов, 1985; Мошкин, Носков, 2005). Первая группа адаптаций затрагивает, главным образом, фоновые значения физиологических показателей (например – увеличение основного обмена в высоких широтах) и реактивность систем, обеспечивающих «целевой» ответ на неблагоприятные воздействия, таких как терморегуляция в условиях холода (Rezende et al., 2004). Вторая группа адаптаций относится к реакции организма на непредсказуемые изменения внешней среды и обеспечивается комплексом механизмов, среди которых у позвоночных важнейшую роль играет стресс-реакция. Ее эффекты в совокупности направлены на мобилизацию и перераспределение ресурсов организма в пользу функций, ответственных за поддержание и восстановление гомеостаза, таких как мышечная работа, терморегуляция, иммунитет. Продолжительное воздействие стресс-стимулов приводит организм к состоянию, которое характеризуется угнетением витальных функций организма, и, прежде всего, размножения (Wingfield, Romero, 2001; McEwen, Wingfield, 2003, 2011).

Несмотря на универсальный характер стресс-реакции, специфика действия факторов внешней среды обуславливает изменчивость функциональных параметров ответа организма. Прежде всего, это касается реактивности и устойчивости гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (ГГНС), регулирующей параметры гомеостаза в условиях стресса (Sapolsky et al., 2000; Boonstra, 2005). Так, у некоторых птиц, гнездящихся в высоких широтах, величина адренокортикальной реакции на стресс снижается в сезон гнездования, причем степень ее сезонной модификации зависит от особенностей гнездового поведения вида (Silverin, 1995; Wingfield, 2008). У мышевидных грызунов величина

адренокортикальной и биоэнергетической реакции на стресс определяется удельным соотношением физических и эмоциональных стрессоров, с которыми животные сталкиваются в естественной среде обитания (Moshkin et al., 2002). На внутривидовом уровне изменчивость стресс-реактивности также зависит от стрессорной нагрузки, которой подвергается популяция. У обыкновенной слепушонки величина адренокортикальной реакции на стресс как популяционная характеристика снижалась от центра к северной периферии видового ареала (Большаков и др., 1989; Мошкин и др., 1991). У водяной полевки стресс-реактивность увеличивалась после фазы низкой численности популяции и снижалась – после высокой (Moshkin et al., 1994). Домовые мыши из синантропных популяций отличались меньшей величиной адренокортикальной реакции на эмоциональный стресс по сравнению с особями того же вида, живущими вне прямых контактов с человеком (Ganem, Croset, 1990). У пеночки-веснички в Шведской Лапландии особи обоего пола имели низкие базальные концентрации глюкокортикоидных гормонов и, в отличие от особей, гнездящихся на юге Швеции, практически не увеличивали их в ответ на острые стрессирующие воздействия (Silverin et al., 1997).

Таким образом, величина адренокортикальной реакции на стресс, как правило, снижается по мере ухудшения условий обитания (McEven, Wingfield, 2011). Однако, поскольку основной функцией стресс-реакции является мобилизация ресурсов организма для компенсации внешних воздействий (Меерсон, 1981), ее угнетение в неоптимальных для вида условиях, даже в отсутствие прямого дефицита депонированных энергосубстратов, лишает животных способности адекватно реагировать на острые стрессирующие воздействия (Rich, Romero, 2005), повышая риск их гибели от случайных причин. Можно предполагать, что именно снижение способности адекватно реагировать на неблагоприятные воздействия внешней среды является одним из непосредственных механизмов, определяющих границы экологической ниши вида. При этом можно ожидать, что снижение адренокортикальной реактивности у животных, обитающих в неоптимальных условиях, будет сопровождаться ослаблением метаболического ответа на острые стрессирующие воздействия и, как следствие, уменьшением гомеостатических

возможностей организма. Вместе с тем, действие неблагоприятных факторов внешней среды может стимулировать выработку адаптаций, направленных на компенсацию внешнесредовых воздействий, в частности – путем увеличения метаболического и терморегуляторного ответа на острые стрессирующие воздействия (Rezende et al., 2004; Boyles et al., 2011).

В ряде исследований выявлена сопряженная изменчивость адренокортикальной и биоэнергетической реакции на стресс на индивидуальном (Мошкин, 1992) и видовом (Moshkin et al., 2002) уровнях, однако о закономерностях межпопуляционной изменчивости этих показателей в экологическом градиенте «оптимум – пессимум» практически ничего не известно.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение эндокринно-метаболической реакции на стресс проводили в августе 2010 – 2016 гг. в двух географически разобщенных популяциях красных полевков, одна из которых обитает в низкогорной тайге (Телецкая экспедиционная база ИСиЭЖ СО РАН, с. Артыбаш, Турочакский р-н республики Алтай), другая – в лесопарковой зоне Новосибирского научного центра (ННЦ). Всего было отловлено и проанализировано 144 особи красной полевки: 106 – из горной тайги и 38 из лесопарковой зоны ННЦ.

Район отлова в горной тайге представляет собой массив низкогорных кедрово-пихтово-березовых лесов с выраженным подлеском из ягодных кустарников. Богатая кормовая база, захламленность территории, мощные травяной и подстилочный ярусы в сочетании с климатическими особенностями приозерной котловины (мягкие зимы, мощный снеговой покров) (Селегей, Селегей, 1978) создают оптимальные условия для обитания красной полевки, которая является здесь доминирующим видом в сообществе мышевидных грызунов (Литвинов и др., 2007).

Местообитания в окрестностях ННЦ представляют собой пригородный парковый лес, подверженный значительной рекреационной нагрузке. Красная полевка является здесь одним из фоновых видов грызунов (Равкин и др., 1996), однако низкие температуры до начала установления снегового покрова, обуславливающие значительное промерзание почвы, становятся, видимо, одной из причин резкого сокращения численности популяции в осенне-зимний период. Вследствие этого плотность

популяций лесных полевок в начале сезона размножения оказывается, как правило, очень низкой (Панов, 2001, 2010; Новиков и др., 2012).

В естественных местообитаниях, предпочитаемых красной полевкой, устанавливали фабричные живоловки, снабженные деревянными «домиками», в которые для лучшей выживаемости животных добавляли гнездовой материал (вата) и подкормку (овес). Живоловки устанавливали линиями по 20 – 40 штук с интервалом в 10 м и проверяли 2 раза в день. Каждая линия работала по 2 суток. Отловленных зверьков доставляли в полевой виварий, где содержали в индивидуальных пластиковых клетках при фиксированной температуре (20-22°C) и искусственном освещении, соответствующем естественному фотопериодическому режиму. В качестве корма использовали фабричные зерновые смеси и витаминизированные гранулы для грызунов с добавлением свежей травы и кедровых орехов. Корм и воду животные получали в неограниченном количестве.

После двухдневной передержки у животных отбирали фоновые пробы крови. Кровь брали из ретроорбитального синуса в одно и то же время суток (с 11:00 до 12:00). Продолжительность процедуры взятия пробы не превышала 2 минут. Кровь центрифугировали, отделяли плазму, замораживали ее и хранили при -18°C для последующего анализа.

Через день после взятия пробы крови у всех отловленных красных полевок методом непрямой калориметрии в установке закрытого типа измеряли величину основного обмена в термонейтральной зоне (Калабухов, 1951; Шилов, 1961). В качестве тестового охлаждения, превышающего гомеостатические возможности организма, использовали пятнадцатиминутную экспозицию в гелиево-кислородной атмосфере (Rosenmann, Morisson, 1974; Wang, 1980). Процедура измерения основного и максимального обмена детально описана в публикациях коллектива (Новиков и др., 2015; Поликарпов и др., 2016). До- и после холодового воздействия с помощью электронного датчика с точностью 0.1°C измеряли ректальную температуру тела животных.

Сразу же после окончания теста у животных отбирали повторные пробы крови. Концентрацию кортикостерона измеряли иммуноферментным методом (ИФА) с помощью коммерческого набора Corticosterone EIA kit (EnzoLifeScience, USA). Все

манипуляции проводили в соответствии с инструкцией производителя. Оптическую плотность полученного при анализе раствора измеряли на спектрофотометре PowerWaveHT (BioTek, USA) при длине волны 405 нм.

Для выяснения вопроса о наследственной природе наблюдаемой межпопуляционной изменчивости рассматриваемых показателей помимо отловленных в природе зверьков в работе использовали особей красной полевки (19 особей из популяции Горного Алтая и 18 особей из популяции ННЦ), рожденных в лаборатории в 2010 году.

Для оценки упитанности, жирности и количества депонированного в печени гликогена в августе 2011 г., в мае – августе 2012 и 2016 гг. одновременно в обоих сравниваемых местообитаниях проводили отловы красных полевок ловушками Геро. Всего было отловлено и проанализировано 85 особей красной полевки (59 особей из горной тайги и 26 из лесопарковой зоны ННЦ). У отловленных животных определяли массу тела, упитанность (весо-размерный индекс), содержание жира в организме и содержание гликогена в печени. Содержание жира определяли методом ТОВЕС (total body electrical conductivity) с помощью портативного анализатора состава тела ACAN2 (Польша). Содержание депонированного гликогена определяли по его концентрации в навеске печени с помощью биохимического метода, основанного на окрашивании гликогена йодом (Krisman, 1962; Данченко, Чиркин, 2010).

Статистический анализ материала проводили с использованием общепринятых методов параметрической статистики (пакет Statistica for Windows, версия 6.0). Показатели, имеющие лог-нормальное распределение, предварительно логарифмировали. Для оценки возможного влияния местообитания на анализируемые показатели использовали ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA, модуль GLM). Влияние местообитания, пола и состояния репродуктивной системы животных на физиологические показатели учитывали, вводя их в анализ в качестве независимых факторов. Самок, для которых после вскрытия был установлен факт беременности, удаляли из анализа. Поскольку анализ межгодовой изменчивости не входил в задачи нашей работы, ее влияние снималось включением в анализ года наблюдений в качестве

ковариаты. Для парных сравнений выборок использовали t – тест Стьюдента.

Глюкокортикоидный индекс рассчитывали как логарифм отношения значений, измеренных после холодной экспозиции, к фоновым значениям соответствующего показателя.

ГЛАВА 3. МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ И МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ ИЗ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

3.1. Динамика численности популяций красной полевки

Относительная численность, оцененная по данным отловов в живоловки в августе, в обеих популяциях имела выраженную межгодовую изменчивость, составляя в среднем 10.3 ± 2.4 особей на 100 л/с в лесопарковой и 36.1 ± 5.1 особей на 100 л/с в горно-таежной популяции ($t_{12}=5.0$; $p<0.001$). Численность популяции ННЦ во все годы была ниже, чем в популяции горной тайги, но значительно сильнее увеличивалась от весны к осени 1.0 ± 0.5 особей на 100 ловушко-суток в мае, и 6.6 ± 0.6 особей на 100 ловушко-суток в августе. В горной тайге эти показатели составили 22.5 ± 1.5 особей на 100 ловушко-суток в мае и 45.8 ± 5.7 особей на 100 ловушко-суток в августе.

3.2. Субстратное обеспечение метаболизма

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий репродуктивный статус, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и год наблюдений в качестве ковариаты, выявил достоверное влияние репродуктивного статуса на содержание жира ($F_{1,80}=43.1$; $P<0.001$), массу тела ($F_{1,80}=169.8$; $P<0.001$) и упитанность ($F_{1,80}=118.4$; $P<0.001$) – половозрелые полевки показывали достоверно более высокие содержание жира, массу тела и упитанность, чем неполовозрелые. На содержание гликогена в печени достоверное влияние оказывали репродуктивный статус в сочетании с местом отлова ($F_{1,80}=6.9$; $P<0.05$). Кроме того, было обнаружено достоверное влияние пола животных ($F_{1,80}=11.3$; $P<0.01$) и места отлова ($F_{1,80}=5.8$; $P<0.05$) на массу и упитанность ($F_{1,80}=14.3$; $P<0.001$ и $F_{1,80}=4.1$; $P<0.05$ соответственно), а также влияние пола на содержание жира ($F_{1,80}=7.7$; $P<0.01$).

Масса тела неполовозрелых полевок была достоверно ниже, чем у половозрелых особей из того же места отлова (15.1 ± 0.2 и

19.1±1.2 г $t_{40}=5.4$, $p<0.001$ для популяции горной тайги и 12.7±0.8 и 21.8±1.2 г $t_{16}=6.4$, $p<0.001$ для популяции лесопарковой зоны ННЦ). У половозрелых особей из популяции горной тайги обнаружено достоверное снижение массы тела и упитанности от весны к осени ($t_{24}=3.9$, $p<0.001$ и $t_{23}=2.9$, $p<0.05$, соответственно). Межпопуляционных различий по индексу содержания жира в организме обнаружено не было.

Содержание гликогена в печени достоверно различалось у животных из разных популяций: в августе данный показатель был выше у животных в популяции, обитающей в окрестностях Новосибирска (44.6±6.6 и 23.4±4.7 мкг/мг, $t_{16}=2.5$; $p<0.05$).

Проведенный анализ не выявил межпопуляционных различий (по крайней мере – в теплое время года) по упитанности, содержанию жира в организме и гликогена в печени, которые могли бы свидетельствовать о худшей субстратной обеспеченности метаболизма у полевок из популяции ННЦ.

3.3. Фоновые значения физиологических показателей

По величине основного обмена межпопуляционных различий не обнаружено. В каждой из популяций неполовозрелые особи имели достоверно более высокий основной обмен, чем половозрелые: в горной тайге - 4.4±0.08 и 3.9±0.1 мл*г/ч, соответственно ($t_{105}=2.5$; $p<0.01$), в лесопарке ННЦ - 4.7±0.2 и 3.8±0.1 мл*г/ч ($t_{37}=4.3$; $p<0.001$), соответственно (рис. 1). Концентрация кортикостерона, измеренная в пробах крови у особей из популяции горной тайги, была достоверно ниже, чем у зверьков из популяции лесопарка ННЦ - 260.9±48.7 и 404.3±117.4 нг/мл, соответственно ($t_{108}=2.7$; $p<0.01$) (рис. 2), что говорит о большей стрессированности животных из популяции ННЦ, чем из популяции горной тайги.

3.4. Метаболическая и адренокортикальная реакция на тестовое охлаждение у животных из природных популяций

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA) с местом отлова, полом и репродуктивным статусом особи в качестве независимых факторов и годом наблюдений в качестве ковариаты показал, что достоверное влияние на величину максимального обмена оказывали место отлова и репродуктивный статус ($F_{1,133}=78.7$; $P<0.001$ и $F_{1,133}=18.5$; $P<0.001$ соответственно). У неполовозрелых полевок из обеих популяций величина максимального обмена была достоверно выше, чем у половозрелых

(14.0 ± 0.3 и 12.8 ± 0.6 мл*г/ч, $t_{102}=2.0$, $p < 0.05$ в горной тайге и 20.8 ± 1.1 и 15.8 ± 0.7 мл*г/ч, $t_{35}=3.7$, $p < 0.001$ в лесопарке ННЦ). Как у неполовозрелых, так и у половозрелых полевок из лесопарка ННЦ уровень максимального обмена был выше, чем у особей того же репродуктивного статуса из популяции горной тайги ($t_{90}=8.4$, $p < 0.001$ и $t_{47}=3.1$, $p < 0.01$, соответственно) (рис. 1).

На разность температур, измеренных у одной и той же особи до и после холодовой экспозиции, значимое влияние оказывали совместно факторы места отлова и репродуктивного статуса ($F_{1,133}=10.9$; $p < 0.01$). В разных популяциях были отмечены противоположные тенденции в способности к терморегуляции в зависимости от репродуктивного статуса. В популяции ННЦ у половозрелых разница температур до- и после теста увеличивалась ($p < 0.01$), а у особей из горной тайги – уменьшалась ($p < 0.01$). При этом различия между половозрелыми и неполовозрелыми особями были достоверными в обеих популяциях ($p < 0.001$).

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA) показал, что на концентрации кортикостерона в крови животных как до- так и после тестового охлаждения достоверно влияет место отлова ($F_{1,104}=8.9$; $P < 0.01$ и $F_{1,104}=5.4$; $P < 0.05$). Концентрация гормона, измеренная после холодового стресса, была достоверно выше в популяции горной тайги 910.9 ± 126.7 и 563.4 ± 175.5 нг/мл ($t_{104}=2.1$; $p < 0.05$) (рис. 2).

На концентрацию глюкозы в крови до и после стрессового воздействия достоверного влияния места отлова, пола и репродуктивного статуса не обнаружено.

Таким образом, красные полевки из лесопарка ННЦ имели меньшую величину адренокортикальной, но большую – метаболической реакции на острый холодовой стресс. Способность к поддержанию температурного гомеостаза в сравниваемых популяциях разнонаправлено менялась в зависимости от репродуктивного статуса животных.

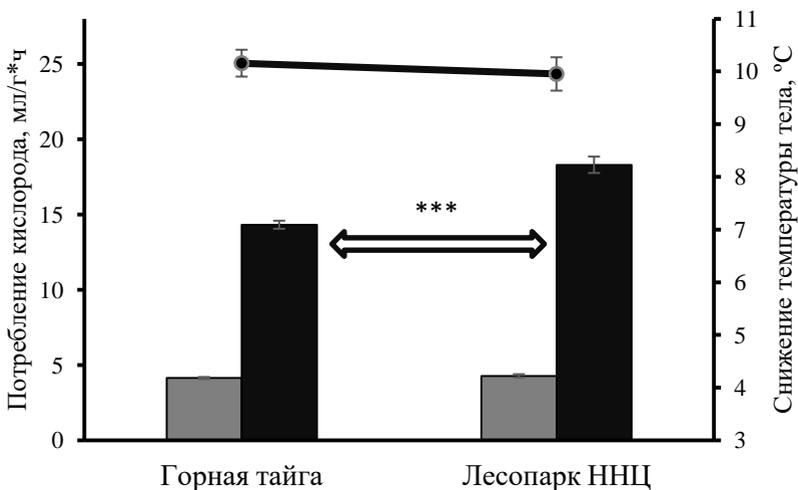


Рисунок 1. Основной (серые столбики) и максимальный обмен (черные столбики), а также снижение температуры тела после острого охлаждения (линия) у красных полевок из изучаемых популяций (***) - различия достоверны, $p < 0.001$).

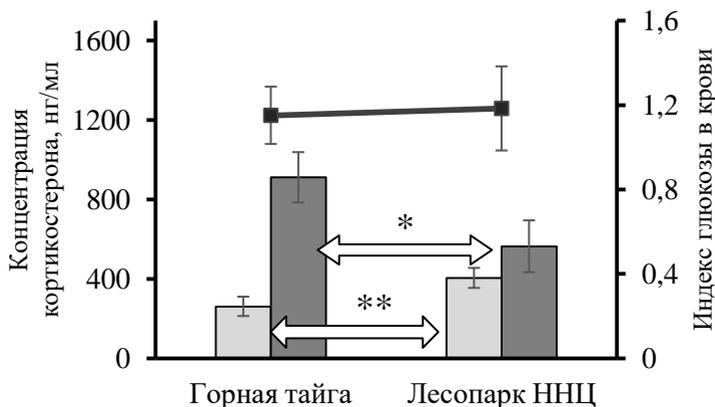


Рисунок 2. Фоновые (светло-серые столбики) и стрессовые (темно-серые столбики) концентрации кортикостерона, а также индекс глюкозы (линия) у красных полевок из изучаемых популяций (** - различия достоверны, $p < 0.01$, * - различия достоверны, $p < 0.05$).

ГЛАВА 4. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ РЕАКЦИИ НА ТЕСТОВОЕ ОХЛАЖДЕНИЕ У КРАСНЫХ ПОЛЕВОК, РОЖДЕННЫХ В ЛАБОРАТОРИИ

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий пол и место отлова животных в качестве независимых факторов, степень родства в качестве ковариаты, не выявил влияния анализируемых факторов на величину основного обмена у первого поколения полевок, полученных и выращенных в лабораторных условиях. На величину максимального обмена достоверное влияние оказывает только место отлова животных. У особей, происходящих от животных из популяции горной тайги, уровень максимального обмена был достоверно ниже, чем у особей, родители которых были отловлены в лесопарке ННЦ: $16,4 \pm 0,5$ мл*г/ч и $18,4 \pm 0,6$ мл*г/ч; $t_{35}=2.5$; $p<0.05$.

На разность температуры тела до- и после тестового охлаждения достоверное влияние оказывало место поимки: у особей из горной тайги температура тела снижалась сильнее, чем у особей из ННЦ $10.9 \pm 0.5^\circ\text{C}$ и $9.7 \pm 0.4^\circ\text{C}$ $t_{35}=2.0$; $p<0.05$ (рис. 3).

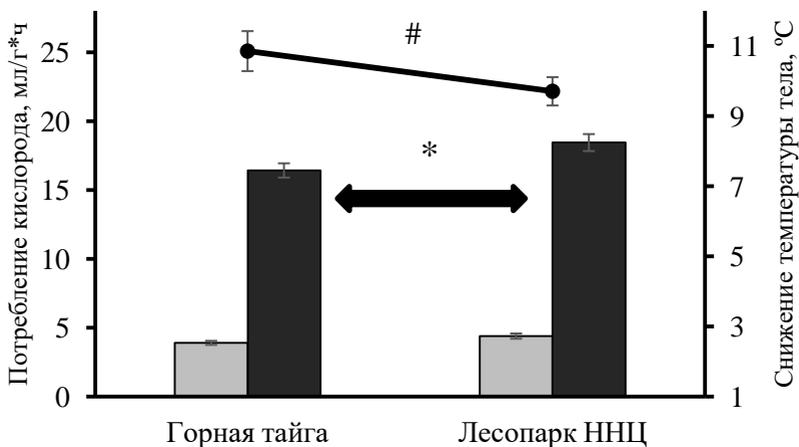


Рисунок 3. Стандартный (серые столбики) и максимальный обмен (черные столбики), а также снижение температуры тела (линия) после острого охлаждения у красных полевок, рожденных в лаборатории. (# - различия достоверны, $p<0.05$, * - различия достоверны, $p<0.05$)

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий возраст, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов показал отсутствие их влияния на концентрации кортикостерона в пробах крови животных взятых как до-, так и после тестового охлаждения. Таким образом, рожденные в лаборатории животные из разных популяций не различались по функциональной активности ГГНС, тогда как межпопуляционные различия по величине максимального обмена, обнаруженные у отловленных в природе животных, сохранялись и при тестировании особей, родившихся в лаборатории.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты отловов животных в ходе выполнения работы, подтвердили полученные ранее (Новиков и др., 2012) данные о более высокой относительной численности и меньшей амплитуде ее сезонных колебаний в популяции красной полевки Горного Алтая. Высокая численность связана, очевидно, с благоприятными условиями, складывающимися здесь в зимний период (мягкий климат и хорошая кормовая база). Вместе с тем, несмотря на значительно более низкую относительную численность популяции, количество депонированных в организме метаболических субстратов у животных, отловленных в окрестностях ННЦ, было не ниже, чем в популяции горной тайги. Этот факт отражает, видимо, отсутствие межпопуляционных различий по состоянию кормовой базы в теплое время года. Тем не менее, судя по более высокому фоновому содержанию кортикостерона в крови, животные из популяции лесопарка ННЦ были, в целом, более стрессированы, чем в популяции горной тайги. Помимо зональной специфики воздействия биотических и абиотических факторов на особей из изучаемых популяций красной полевки это может быть связано и с высокой антропогенной нагрузкой на пригородный лесопарковый биоценоз. О различном давлении факторов среды свидетельствуют и межпопуляционные различия по величине максимального обмена, который у грызунов, как правило, увеличивается с географической широтой (Rezende et al., 2004). Высокий уровень холодового обмена является важной адаптацией, позволяющей поддерживать температурный гомеостаз организма при низких температурах среды (Rosenman et al., 1975). Тот факт, что выявленные межпопуляционные различия по величине максимального обмена у красной полевки воспроизводились и при сравнении животных,

рожденных в лаборатории, свидетельствует о наследственном характере данной адаптации. Заслуживает особого внимания факт достоверного снижения биоэнергетических показателей у половозрелых особей красной полевки из популяции ННЦ по сравнению с неполовозрелыми. Это также может свидетельствовать о большем давлении внешних факторов на животных из популяции ННЦ, что приводит к их ускоренной элиминации после окончания размножения (Панов, 2001).

Таким образом, на основании данных, полученных при сравнении физиологических показателей особей двух популяций красной полевки с разной относительной численностью, можно заключить, что животные из лесопарковой популяции, по крайней мере в теплое время года, не испытывают дефицита энергосубстратов и эффективно поддерживают температурный гомеостаз, в том числе - за счет высокого уровня энергообмена. Однако, в целом более высокая стрессовая нагрузка на животных в неоптимальных условиях с течением времени снижает их способность адекватно реагировать на внешние воздействия, тяжесть которых у полевок возрастает, очевидно, в осенне-зимний период. Это приводит к увеличению смертности и, как следствие, к снижению численности популяции.

Выводы

1. В теплое время года красные полевки из популяции Новосибирского научного центра (неоптимальное местообитание), независимо от репродуктивного статуса, имели не меньшее содержание энергосубстратов, чем животные из горной тайги (экологически оптимальное местообитание).
2. Красные полевки, отловленные в неоптимальном местообитании, были более стрессированы и имели меньшую величину адренокортикальной реакции на стресс, чем в оптимальном, однако у животных, рожденных и выращенных в лаборатории, межпопуляционные различия в уровнях стрессированности отсутствовали.
3. Красные полевки из неоптимального местообитания имели более высокие значения максимального энергообмена, чем из оптимального. Эти различия сохранялись и у животных, родившихся в лаборатории, что свидетельствует о наследственном характере данной адаптации.

4. Способность к поддержанию температурного гомеостаза у половозрелых особей красной полевки из оптимального местообитания была выше, чем у неполовозрелых. У животных из неоптимального местообитания наблюдалась обратная тенденция: неполовозрелые особи были более устойчивы к действию холода, чем половозрелые, что может свидетельствовать о более выраженном возрастном ухудшении терморегуляции последних.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Публикации в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. **Поликарпов, И. А.** Межпопуляционная изменчивость эндокринно-метаболической реакции на холодовой стресс у красной полевки (*Myodes rutilus*) / И. А. Поликарпов, Е. Ю. Кондратюк, Д. В. Петровский, Е. А. Новиков // Журнал общей биологии. – 2016. – Т. 77 – №4. – С. 55-63. (I. A. Polikarpov, E. Yu. Kondratyuk, D. V. Petrovskii, E. A. Novikov. Interpopulation variability of endocrine and metabolic response to cold stress in northern red-backed vole (*Myodes rutilus*) // Biol. Bull. Rev. – 2017. – 7(1) P. 56–63).

2. **Поликарпов, И. А.** Субстратное обеспечение метаболизма в двух популяциях красной полевки (*Myodes rutilus*) / **И. А. Поликарпов**, Е. Ю. Кондратюк, Е. А. Новиков // Успехи современной науки. – 2017. – Т. 5. – №2. – С. 7-10.

Публикации в других изданиях и сборниках материалов конференций:

3. Новиков, Е. А. Перераспределение ресурсов организма в градиенте оптимум-пессимум у красной полевки (*Myodes rutilus*) / Е. А. Новиков, Е. Ю. Кондратюк, Д. В. Петровский, **И. А. Поликарпов** // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 334.

4. **Поликарпов, И. А.** Мобилизационные возможности организма как показатель устойчивости к действию неблагоприятных факторов среды // Материалы XLIX Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс». – Новосибирск: Новосиб. гос. ун-т., 2011. – С. 36.

5. **Поликарпов, И. А.** Ресурсное обеспечение метаболизма в разных условиях обитания у красной полевки (*Myodes rutilus*) //

Материалы XVII Международной экологической студенческой конференции «Экология России и сопредельных территорий» Том 2. – Новосибирск: Новосиб. гос. ун-т., 2012. – С. 71.

6. **Поликарпов, И. А.** Межпопуляционная изменчивость эндокринно-метаболической реакции на холодовой стресс у красной полевки (*Myodes rutilus*) / И. А. Поликарпов, Е. Ю. Кондратюк, Д. В. Петровский, Е. А. Новиков // Сборник статей четвертой Международной научно-практической конференции "Высокие технологии, фундаментальные и прикладные исследования в физиологии, медицине, фармакологии" Том 1. – С.-Петербург, Издательство Политехнического университета, 2012. – С. 57-60.

7. **Поликарпов, И. А.** Ресурсное обеспечение метаболизма в разных условиях обитания у красной полевки (*Myodes rutilus*) / И. А. Поликарпов, Е. Ю. Кондратюк, Д. В. Петровский, Е. А. Новиков // Материалы всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы современной териологии», г. Новосибирск, 18-22 сентября 2012 г. – Новосибирск: Сибрегион Инфо, 2012. – С. 125.

8. Новиков, Е. А. Перераспределение ресурсов как механизм модификации адаптационных стратегий мышевидных грызунов / Е. А. Новиков, Е. Ю. Кондратюк, **И. А. Поликарпов** // Экологические проблемы животных и человека: Сборник докладов III международного симпозиума (27-29 сент. 2012 г.). – Новосибирск, 2013. – С. 26-29.

9. **Поликарпов, И. А.** Межпопуляционная вариабельность эндокринно-метаболической реакции на холодовой стресс у красной полевки (*Myodes rutilus*) // Материалы 51-й Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс» 12–18 апреля 2013 г. – Новосибирск: Новосиб. гос. ун-т., 2013. – С. 146.

10. **Поликарпов, И. А.** Межпопуляционная изменчивость физиологических показателей красной полевки / И. А. Поликарпов, Е. Ю. Кондратюк, Д. В. Петровский, Е. А. Новиков // Материалы международной научной конференции «Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии, Томск, 14-18 октября 2013 г.». – Томск, Издательский дом ТГУ, 2013. – С. 90.

11. Новиков, Е. А. Реализация адаптивного потенциала вида в экстремальных условиях среды: экологические и природоохранные

аспекты / Е. А. Новиков, П. А. Задубровский, И. В. Задубровская, Е. Ю. Кондратюк, **И. А. Поликарпов** // XIII Международная научно-практическая экологическая конференция «Биоразнообразие и устойчивость живых систем» г. Белгород, 6-11 октября 2014 г. Тезисы докладов. – Белгород, 2014. – С. 10 -11.

12.Новиков, Е. А. Экологическая ниша и стресс / Е. А. Новиков, Е. Ю. Кондратюк, **И. А. Поликарпов** // Биогеосистемная экология и эволюционная биогеография. Материалы Всероссийской конференции с международным участием, Новосибирск, 14–19 декабря 2015 г. – Новосибирск, 2015. – С. – 178-179.

13.Новиков, Е. А. Модификация онтогенеза и продолжительность жизни у грызунов / Е. А. Новиков, Е. Ю. Кондратюк, Т. В. Титова, И. В. Задубровская, П. А. Задубровский, **И. А. Поликарпов**, Д. В. Петровский // Материалы международного совещания «Териофауна России сопредельных территорий» Москва, 1-5 февраля 2016 г. – Москва, КМК. – С. 290.

14.**Поликарпов, И. А.** Изменчивость биоэнергетических показателей у мышевидных грызунов различной экологической специализации / И. А. Поликарпов, А. А. Зебницкий // Материалы 54-й Международной научной студенческой конференции (МНСК-2016 16-20 апреля 2016 г.), – Новосибирск.: Новосиб. гос. ун-т., – С. 42.

15.Kondratyuk, E. Yu. Does the maturation rate affect on longevity in red-backed voles (*Myodes rutilus*) in laboratory condition / E. Yu. Kondratyuk, **I. Polikarpov**, E. Novikov // European science review. – 2014. – № 9-10. – P. 6-8.

16.Новиков, Е. А. Изменчивость показателей энергообмена у мышевидных грызунов / Е. А. Новиков, **И. А. Поликарпов**, Е. Ю. Кондратюк, А. А. Зебницкий, П. А. Задубровский, А. В. Сморгачева, Н. В. Лопатина, Ю. Н. Литвинов // II Международная научная конференция «Популяционная экология животных», посвященная памяти академика И. А. Шилова (Томск, 10–14 октября 2016 г.) // – Принципы экологии. 2016. – Т. 5. № 3. С. 112.

17.**Поликарпов, И. А.** Субстратное обеспечение метаболизма в двух популяциях красной полевки (*Myodes rutilus*) / И. А. Поликарпов, Е. Ю. Кондратюк, Е. А. Новиков // II Международная научная конференция «Популяционная экология животных», посвященная памяти академика И. А. Шилова (Томск, 10–14 октября 2016 г.) // – Принципы экологии. 2016. – Т. 5. № 3. С. 127.