ПЛАСТИЧНОСТЬ И ДЕТЕРМИНИЗМ В ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ КИШЕЧНИКА НАИБОЛЕЕ ИНВАЗИОННОГО ВИДА *APODEMUS* (RODENTIA)

И.С. Шереметьев*, В.А. Нестеренко, И.Н. Шереметьева, В.И. Демченко

ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Россия
**e-mail: sheremetyev@biosoil.ru*

Экологические особенности внутрипопуляционных категорий слабо изучены даже у видов, осуществляющих биотические инвазии, среди которых полевая мышь *Apodemus agrarius* (Muridae) включена в топ-10 важнейших объектов экологических исследований (Хляп, 2018). Функционирование ее популяций связывается, как обычно, с количеством особей разного пола, возраста и репродуктивной активности (Yoon et al., 1997), о различиях которых по размеру и массе тела и их связи с энергетическими потребностями (Воронцов, 1967; Шмидт-Нильсен, 1987; Clauss et al., 2023), восполняемыми в зависимости от относительной длины функционально специфичных отделов кишечника (Воронцов, 1967; Наумова, 2015), хорошо известно. Однако даже у грызунов эти различия слабо изучены и их роль в популяции, а у таких видов, как полевая мышь, вероятно, и в экосистеме (Хляп, 2018), неясна.

Диета полевой мыши включает много как растительной, так и животной пищи, как у других *Apodemus*. Таким образом, эффективность ее использования трофических ресурсов тоже зависит от переваривания и углеводных, и белково-липидных кормов (Воронцов, 1967). Первое связывается с удлинением толстого кишечника, включая аппендикс, второе – с удлинением тонкого (Воронцов, 1967; Пантелеев и др., 1990; Емельянова, 2013; Clauss et al., 2023). В объяснении таких различий на внутривидовом уровне господствует концепция *фенотипической пластичности* (Марков, Ивницкий, 2016) предполагающая, что удлинение кишечника это обратимая адаптация к недостатку пищи (Пантелеев и др., 1990; Naya, 2008; Емельянова, 2013). На межвидовом они в основном интерпретируются в русле детерминистической концепции *групповой специфичности* (Воронцов, 1967; Наумова, 2015). И измерения кишечника внутрипопуляционных категорий могут оказаться не так уж пластичны (McKenney et al., 2023). Мы предположили, что у полевой мыши, одного из наиболее интересных в таких вопросах объектов, хотя бы некоторые внутрипопуляционные различия по длине основных отделов кишечника неадаптивны, а ведущие к ним изменения необратимы, что может влиять на динамику ее популяции и ареала, которые довольно своеобразны даже среди *Apodemus* (Костенко, 2000; Хляп, 2018). Аллометрия изменчивости кишечника требует соотносить ее с размером и массой тела. Поэтому целью нашей работы стало проанализировать различия внутрипопуляционных категорий полевой мыши по индексам основных отделов кишечника в сопоставлении с их размерными и весовыми различиями.

Материал получен в Приморском крае. В наших результатах первоочередной интерес представляют межполовые различия в возрастных трендах. Размер и масса тела самок растет быстрее, чем у самцов, которые, однако, в любом возрасте остаются крупнее. С 5–6 месяцев жизни эти различия значимы. Тогда как все индексы кишечника у самок растут с возрастом, а у самцов сокращаются, что формирует своеобразные «половые ножницы», даже несмотря на замедление в основном стабильного роста размера, массы и индексов кишечника у самок. Еще интереснее особенности репродуктивной активности: размер и масса тела активных самцов больше, а скорость роста - меньше. У самок во многом сходные различия: до 7–8 месяцев активные самки больше неактивных по размеру, а в 9–10 месяцев даже отстают; масса тела активных самок любого возраста активности больше, чем неактивных; скорость увеличения и размера, и массы активных самок намного меньше, чем неактивных. Индексы кишечника активных особей обоих полов меньше, чем у неактивных, а с возрастом различия уменьшаются, особенно у самцов.

Эти особенности привели нас к следующим выводам в обозначенном концептуальном русле:

1. В условиях, которых жизнь полевой мыши длится в основном не более 12 месяцев, как на территории нашего исследования, с самого начала самостоятельной жизни все индексы кишечника самцов в целом больше, чем у самок, а в конце – меньше. При этом размер и масса самцов в любом возрасте больше, чем у самок (исключая некоторые категории беременных), а скорость возрастного увеличения размера и массы самцов меньше. Поэтому возрастные тренды размера, массы и индексов кишечника мы считаем взаимосвязанными. И очевидный половой диморфизм этих сочетаний существенно ограничивает возможность относительного удлинения кишечника в качестве адаптации к недостатку пищи. Это ограничение

пластичности связывает количественное соотношение особей разного возраста и пола в популяции с различиями не только по обилию, но и по потреблению трофических ресурсов. Наиболее эффективным это потребление делают старые самки, а наименее эффективным – молодые. Рост доли молодых самцов, напротив, увеличивает эффективность потребления, а старых – снижает.

2. Во взаимосвязи с изменением индексов кишечника в течение жизни полевой мыши интенсивно увеличивается размер и масса тела. Поэтому возрастное изменение индексов кишечника полевой мыши нужно рассматривать как часть онтогенеза, который по определению, собственно говоря, и сам необратим. Это еще больше ограничивает адаптивные возможности, а, значит – и роль фенотипической пластичности в динамике популяции.

3. Репродуктивно активные особи обоего пола характеризуются существенно меньшими индексами всех отделов кишечника, бóльшими размером и массой тела и сниженной скоростью их возрастного увеличения по сравнению с неактивными. Все связанные с активностью различия существенны уже с ее начала. Таким образом, различия по размеру, массе и индексам кишечника возникают до начала репродуктивной активности, т.е. являются скорее ее причиной, чем следствием. Поэтому относительное удлинение кишечника не может быть адаптацией к недостатку пищи и/или росту потребностей в ней из-за репродуктивной активности. Часть ее проявлений, вероятно, даже ограничивает удлинение кишечника. И, если репродуктивная активность всё-таки не является генетически детерминированной, то ключом ее формирования является индивидуальная асимметрия в питании, т.е. кто лучше ест, тот и размножается. Наши данные предполагают следующий механизм формирования репродуктивной активности: избыточное питание в наиболее ранний период онтогенеза, очевидно, ускоряет рост размера и массы тела (который в свою очередь может еще увеличивать асимметрию в питании), но замедляет удлинение кишечника; в дальнейшем эта асимметрия в питании и физическом развитии приводит к распределению по категориям активных и неактивных. Адаптивным допустимо считать только ускоренный рост индексов кишечника у последних, если, конечно, можно так квалифицировать изменения, которые не ведут к размножению. Такой механизм распределения по активности, характерный для обоих полов, является не менее детерминистическим, чем механизм влияния пола на рост размера и массы и изменение индексов кишечника. Он предполагает, что распределение по активности сохраняется на всю жизнь каждой особи. Если размер, масса и индексы кишечника полевой мыши связаны с репродуктивной активностью, с одной стороны, и с обеспеченностью пищей, с другой, то описываемый механизм предполагает отложенный на поколение эффект голода в популяционной динамике: репродуктивная активность в популяции зависит от условий жизни самок (и/или от условий развития у них отдельных эмбрионов) предшествующего, а не текущего поколения. Это сильно снижает роль фенотипической пластичности кишечника в функционировании популяций, по крайней мере, полевой мыши.

4. Детерминистическое изменение размера, массы и индексов кишечника полевой мыши предполагает раздел популяционных и экосистемных функций: одни особи размножаются и, вероятно, поддерживают репродуктивный потенциал популяции со сменой поколений, другие – только потребляют ресурсы экосистемы. Тогда настоящая внутривидовая конкуренция (атрибутом которой является взаимно отрицательный эффект) возможна только между первыми, а вторые – это балласт популяции и, может быть, некий резерв в функционировании экосистемы. На этом основано и практическое значение нашей работы: критическим в жизни полевой мыши является не зима, а сезон размножения, когда наиболее слабыми конкурентами являются репродуктивно активные самки, голодание которых увеличивает в следующем поколении количество неактивных особей и снижает успех размножения активных.