

ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ СЕРОЙ КРЫСЫ (MAMMALIA, RODENTIA)

Вивчення генеративних процесів в популяціях сірого пацюка. Арутюнян Л. С., Дулицкий А. І., Прусаков А. А.— Обґрунтовується використання числа плацентарних плям у самок сірого пацюка для характеристики їх генеративної історії в онтогенезі. Максимальне число плацентарних плям у однієї самки в Криму складає 69 (обчислене — 69,7); середнє число ембріонів на 1 самку за 1 генерацію — 9,4, плацентарних плям — 9,0, резорбованих ембріонів — 0,65, обчислена кількість генеративних циклів — 8. Число резорбованих ембріонів обернено пропорційне їх загальній кількості. Висловлено припущення: 1) про існування у сірого пацюка 12 дискретних зон імплантації ембріонів у кожному рогу матки; 2) оптимальний розмір виводка пацюка складає 12 малят.

Ключові слова: сірий пацюк, генеративні процеси, популяції, Крим.

A Study of Generative Processes in Norwegian Rat Populations. Arutyunian L. S., Dulitsky A. I., Prusakov A. A.— The use of placental spot number in Norwegian rat females for characteristics of their generative history in ontogenesis is substantiated. Maximal placental spots number in one female in the Crimea is 69 (calculated 69.7); average embryo number per female for one generation — 9.4, placental spots — 9.0, resorbing embryos — 0.65, calculated generative cycles — 8. The number of resorbing embryos is inversely proportional to their total number. The following suggestions are expressed: (1) presence in Norwegian rat of 12 discrete implantation zones in each uterus corn, (2) optimal brood size is 12 cubs.

Key words: Norwegian rat, generative processes, populations, Crimea.

Целью данной публикации мы считаем обсуждение не самих процессов размножения у самок серых крыс, а подходов к изучению таковых, в частности возможности и целесообразности использования метода подсчета плацентарных пятен. Это вызвано тем, что данный метод для определения числа принесенных самкой пометов и их величины в современных исследованиях размножения грызунов практически не используется. В свое время Н. В. Тупикова (1958) на степной пеструшке (*Lagurus lagurus*) и М. Н. Леонтьева (1961) на большой песчанке (*Rombomys opimus*) изучали виварии соответствие количества, интенсивности окраски и размера плацентарных пятен количеству детенышей после одной, двух и т. д. беременностей с целью определения репродуктивного прошлого каждой размножавшейся самки и пришли к выводу о малоприменности данного метода, поскольку у части самок пятна полностью исчезают или по прошествии нескольких месяцев, или под влиянием следующих беременностей. Позднее Н. В. Тупикова (1964) делает вывод, что при использовании методики подсчета плацентарных пятен с целью определения генеративного прошлого размножающихся самок для каждого вида должны быть известны следующие параметры: в течение какого времени сохраняются плацентарные пятна и возможно ли отличить плацентарные пятна различных генераций по величине и интенсивности окраски. Другие работы, касающиеся метода подсчета плацентарных пятен у грызунов, нам неизвестны.

Такие характеристики по размножению, как эмбриональная доимплантационная и постимплантационная смертность, сроки беременности, возраст и количество эмбрионов и т. д., получают на основании исследования беременных самок (Тупикова, 1964; Башенина, 1977; Артемьев, Окулова, 1981; Казанцев, 1981 и др.). У неразмножающихся в данный момент остальных самок, как правило, исследуют желтые тела беременности (Артемьев, Окулова, 1981), а наличие или отсутствие плацентарных пятен отмечают только лишь как показатель их прежнего участия в размножении.

Хоть первый подход и значительно более трудоемкий, но и он не дает все же удовлетворительной точности исследования (Рыльников, 1983).

Метод подсчета плацентарных пятен ранее был использован нами при изучении малого суслика (Арутюнян, 1990), при этом за один полевой выезд были получены и проанализированы данные по размножению популяции моноэстрального вида за 3 последних года. Возможность использования подсчета и дифференциации по генерациям плацентарных пятен у суслика подтверждает С. Н. Варшавский (личн. сообщ.).

Настоящая работа проведена на Крымском п-ове в 1981—1992 гг. Отловлено 2469 крыс, в т. ч. 1143 самки, в т. ч. принимавших участие в размножении (беременных и рожавших) 769, из них беременных 421, рожавших 591.

Исследование генеративных органов проводилось по общепринятым методикам, а кроме того производился тщательный осмотр матки и подсчет плацентарных пятен. При этом обращалось внимание на их размер, интенсивность окраски и характер расположения. Возраст зверьков определялся по В. А. Рыльникову и Е. В. Карасевой (1985; Серая крыса, 1990). Статистическая обработка полученных результатов проведена по Г. Ф. Лакину (1980).

Результаты исследования сведены в табл. 1, из которой видно, что беременные самки встречаются, начиная со II группы возраста (по стертости зубов) с количеством эмбрионов в среднем 5,8 на 1 беременную самку. Среди самок II группы возраста не встречаются экземпляры с плацентарными пятнами, т. е. нет самок 2-го репродуктивного возраста (под репродуктивным возрастом мы понимаем число пережитых самкой беременностей), но среди животных III группы возраста встречаются самки от 1-го до 3-го репродуктивного возраста, а IV—V групп — 1—4-го репродуктивного возраста и старше, но более высокие репродуктивные возрасты на натурном материале дифференцировать с уверенностью нельзя. В VI—VII группах возраста самки первого репродуктивного возраста уже не встречаются. Сопоставление данных, приведенных в числителе для самок 1-го репродуктивного возраста (среднее количество эмбрионов), с данными в знаменателе (среднее количество плацентарных пятен, отмеченное у самок данного репродуктивного возраста) показывает небольшие отличия, не достигающие, однако, существенного уровня достоверности. У самок 2-го репродуктивного возраста число плацентарных пятен примерно равно числу пятен (или эмбрионов) от первой беременности в сумме с числом эмбрионов от второй беременности. Такое же соотношение прослеживается до 4-го репродуктивного возраста. На этом основании мы предположили, что оно распространяется и на все последующие репродуктивные возрасты. Учли мы также тенденцию распределения средней величины выводка в зависимости от репродуктивного возраста и от группы возраста: он сперва увеличивается с возрастом самки, а затем уменьшается. На основании этих двух фактов мы рассчитали кривую изменения числа плацентарных пятен по репродуктивным возрастам и сравнили ее с эмпирическими данными: теоретический расчет дает максимальное среднее число плацентарных пятен в 8-м репродуктивном цикле, составляющее 69,7, а среди исследованных беременных самок мы встретили одну с 69 плацентарными пятнами.

Сумма репродуктивных возрастов участвующих в размножении самок может трактоваться как показатель интенсивности этого процесса в популяции на протяжении определенного отрезка времени.

В ряде случаев при подсчете плацентарных пятен у беременных самок с возрастом эмбрионов 15—18 дней и дифференцировании их по расположению, величине и интенсивности окраски нам, как правило, удавалось разделить их на первую, вторую, третью, а иногда и на четвертую беременности, что позволило выяснить среднее количество эмбрионов первой, второй, третьей и четвертой генераций в условиях Крыма. Среди исследованных были самки, число плацентарных пятен

(зафиксированный максимум — 69) у которых значительно выше того, что отмечалось после первых четырех беременностей (табл. 1).

Правая часть таблицы оказалась незаполненной в связи с тем, что эмпирические данные по выделенным грациям отсутствуют: как указано выше, визуально плацентарные пятна после четвертой генерации не дифференцируются, а следовательно, и невозможно определить номер репродуктивного цикла.

Собранные нами эмпирические данные описываются уравнением Ферхюльста (Лакин, 1980): $y(t) = N/(1+10)^{a+bt} + C$, где $y(t)$ — количество плацентарных пятен по репродуктивным возрастам; N — максимальное число плацентарных пятен у одной самки; t — репродуктивный возраст; «а» и «b» — параметры уравнения, определяющие характер логистической кривой; C — базисная величина функции; в нашем случае $C=0$.

Анализ данных, рассчитанных по этому уравнению (в табл. 1 — «исчисленные»), позволяет предполагать сохранность плацентарных пятен от 7—8 беременностей, то есть у серой крысы рассасывание плацентарных пятен практически не происходит, хотя размеры и интенсивность окраски меняются, и дифференцирование пятен на отдельные генерации после 3-й беременности затруднительно.

Из приведенных в таблице 1 данных видно, что, как среднее количество эмбрионов, так и среднее количество плацентарных пятен не остаются неизменными ни для самок одного репродуктивного возраста, ни для самок одной группы возраста.

Изменение плодовитости в зависимости от возраста самок, сезона года, кормовой базы и многих иных параметров общеизвестно. Но для оценки значимости различий при помощи критерия «Хи-квадрат» мы

Т а б л и ц а 1. Эмпирические и исчисленные показатели плодовитости серой крысы
Table 1. Empiric indices of the rat fecundity

Возрастная группа по зубам	Средний размер выводка по репродуктивным возрастам								
	установленным					предполагаемым			
	1	2	3	4	Средний	5	6	7	8
II	5,8	—	—	—	5,8	—	—	—	—
III	8,7	11,2	3,4	11,0	8,6	—	—	—	—
IV	8,2	17,4	30,5	—	14,1	—	—	—	—
	11,3	9,4	9,3	—	9,4	—	—	—	—
V	9,2	18,1	30,3	44,0	25,4	—	—	—	—
	7,5	10,3	10,0	10,0	9,4	?	?	?	?
VI	10,8	20,3	37,7	—	27,3	?	?	?	?
	—	11,5	11,0	—	9,5	?	?	?	?
VII	12,5	22,5	—	32,0	34,2	?	?	?	?
	—	11,0	12,0	10,0	10,1	?	?	?	?
	—	7,0	25,0	—	30,3	?	?	?	?
	Средние эмпирические								
	9,2	9,5	11,2	8,3	9,4	—	—	—	?
	9,0	19,5	35,1	40,0	22,7	?	?	?	—
	Средние исчисленные (знаменатель)								
	10,1	18,5	30,3	43,6	55,0	62,8	67,3	69,7	

Примечания: 1. В числителе — количество эмбрионов в данном репродуктивном возрасте; в знаменателе — общее количество плацентарных пятен нарастающим итогом на момент данного репродуктивного возраста. 2. Среднее число эмбрионов рассчитывалось с учетом беременных самок не только установленного, но и неустановленного репродуктивного возраста.

сравнили: 1) количество эмбрионов у одной самки по возрастам (по стертости зубов) в пределах каждого репродуктивного возраста; 2) количество эмбрионов у одной самки по репродуктивным возрастам в пределах каждой группы возраста; 3) количество эмбрионов у одной самки в сравнении с количеством плацентарных пятен после каждого генеративного цикла; 4) количество плацентарных пятен у одной самки по возрастам в пределах каждого репродуктивного возраста; 5) количество плацентарных пятен у одной самки по репродуктивным возрастам в пределах каждой группы возраста и 6) количество эмбрионов у одной самки плюс количество плацентарных пятен от предыдущей беременности с количеством плацентарных пятен у одной самки после двух генеративных циклов. Кроме того, мы сравнили и средние показатели количества эмбрионов у одной самки из разных регионов (табл. 2). Во всех случаях различия не достигают существенного уровня, следовательно: во-первых, число плацентарных пятен отражает действительную картину репродуктивного процесса; во-вторых, для всех репродуктивных возрастов можно использовать обобщенный средний показатель плодовитости. В связи с этим при изучении вопросов размножения определение возраста возможно не только по степени стертости жевательной поверхности зубов, а и по состоянию матки. Средняя плодовитость самок серой крысы в условиях Крыма составляет 9,1 эмбриона или 9,0 плацентарных пятен на 1 размножающуюся самку. При этом среднее число резорбирующих эмбрионов на одну беременную самку равно 0,65, что, скорее всего, и объясняет разницу между приведенными показателями плодовитости и позволяет предполагать, что резорбирующий эмбрион не оставляет после себя плацентарного пятна.

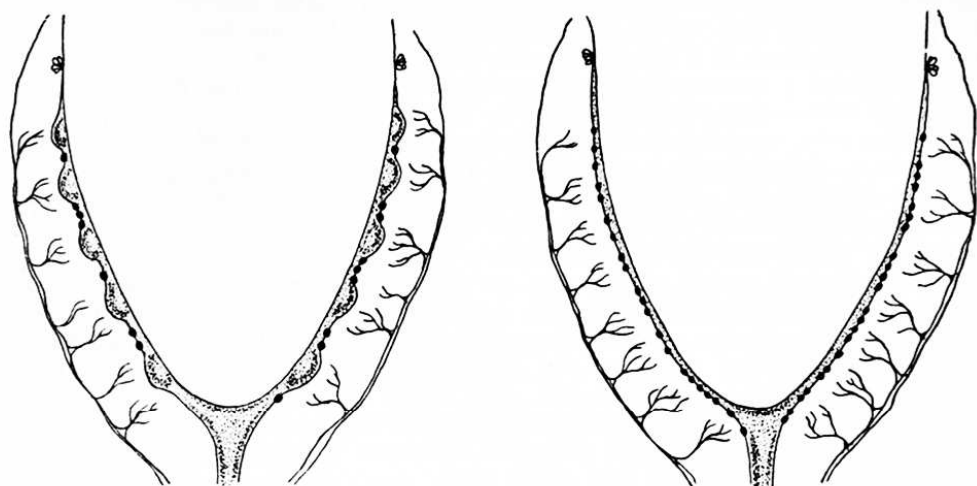
Помимо изложенного, некоторые наблюдения натолкнули нас еще на ряд предположений, возможно и спорных, а именно. У самок крыс, имевших от двух до четырех беременностей, довольно часто плацентарные пятна располагаются в виде достаточно четких дискретных групп по 2—4 пятна — по числу беременностей. Наиболее четко такие группы видны после второй и третьей беременностей (рисунок); на фоне текущей беременности они хорошо разделены эмбрионами. На левой схеме изображена матка крысы с четвертой беременностью: об этом свидетельствует наличие двух групп плацентарных пятен. Тот факт, что не все группы состоят в данном случае из трех плацентарных пятен, говорит лишь о том, что при одной беременности имплантация происходила в одних, а при другой — в других зонах. Состояние плацентарных пятен (цвет, размер) иногда позволяет точно определить, какие пятна относятся к какой генерации, и именно по таким экземплярам был собран материал для табл. 1.

Таблица 2. Среднее число эмбрионов у размножающихся самок серых крыс в различных регионах

Table 2. Average embryos number in reproducing rates of different regions

Район исследований	Число эмбрионов на 1 беременную самку	Источник сведений
Сумская обл. Украина	9,1	Мерзлякин, 1991
Средняя полоса европейской части СССР	9,7	Самарский, Картель, 1986*
Краснодарский край, рисовые чеки	8,0	Кузякин, 1952*
Краснодарский край, населенные пункты	10,8	Рыльников, 1983
Сахалин	10,2	Рыльников, Карасева, 1985
Сев. Казахстан	9,5	Сурков, 1986*
Сев. Таджикистан	9,0—9,7	Козлов, 1981*
Узбекистан	6,0—7,3	Давыдов, 1986*
	7,0	Митропольский и др., 1986*

* Цитируется по монографии «Серая крыса» (1990)



Схематическое изображение матки серой крысы, на котором показаны дискретные группы из 1—4 плацентарных пятен: слева — в состоянии 8—9-дневной беременности, справа — без эмбрионов.

A sketch of Norwegian rat uterus showing discrete groups of 1—4 placental spots: left — at 8—9-day pregnancy; right — without embryos.

Плацентарные пятна, образовавшиеся после четвертой и последующих беременностей, расположены равномерно по всей протяженности рогов матки и на группы визуально уже не дифференцируются, как это изображено на правой схеме рисунка.

На основании данного наблюдения мы предполагаем, что на матке существуют дискретные зоны имплантации эмбрионов, количество зон равно 12 — максимальному количеству эмбрионов, которое может одновременно развиваться в одном роге (такой показатель мы встретили 4 раза — 2,4 %).

Т а б л и ц а 3. Доля резорбирующих эмбрионов у беременных самок серых крыс

Table 3. Ratio of resorbing embryos in rat pregnant females

Число эмбрионов у 1 самки	Частота встреч	Сумма эмбрионов	Резорбирующих эмбрионов		
			Сумма	В процентах	
				фактически	выравнено
2	1	2	1	50,0	34,0
3	0	0	0	0	27,0
4	2	8	4	50,0	36,3
5	1	5	2	40,0	33,8
6	1	6	2	33,3	31,3
7	5	35	4	11,1	22,1
8	6	48	13	27,1	21,7
9	8	72	11	15,3	24,6
10	9	90	20	22,2	20,3
11	7	77	15	19,5	18,3
12	9	108	19	17,6	18,3
13	3	39	4	10,3	16,5
14	6	84	26	31,0	18,9
15	1	15	1	6,7	16,6
Всего	59	579	122		

Примечание: Суммировались только те эмбрионы, которые обнаружены у самок с резорбирующими эмбрионами.

Совпадение количества дискретных зон имплантации с количеством сосков у самок серой крысы неслучайно и должно свидетельствовать, скорее всего, о том, что в оптимальных условиях выводок у серой крысы — 12 детенышей, и что он может быть реализован даже и одним из рогов матки: в наших материалах такие случаи (то есть беременность только в одном роге) зафиксированы 13 раз (8,3 %).

Единично встреченные у отдельных самок дополнительные соски ни разу не были нормально развиты и не функционировали.

Случаи, когда количество эмбрионов превышает 12, говорят, видимо, о комфортных условиях существования популяции, хотя и в этих условиях резорбирующие эмбрионы — не редкость, причем наличие в матке большего числа эмбрионов не сопровождается увеличением эмбриональной смертности, наоборот, с увеличением количества эмбрионов доля резорбирующих заметно уменьшается (табл. 3), хотя максимальное их количество, конечно же, встречается все-таки у самок с наибольшим количеством эмбрионов.

Таким образом, учет плацентарных пятен позволяет получать репрезентативные данные для решения вопросов плодовитости серой крысы и может применяться при проведении популяционных исследований.

- Артемов Ю. Т., Окулова С. М. Методики полевого изучения эмбриональной смертности до имплантации у грызунов // Микроэволюция.— Казань: Казанск. фил. АН СССР, 1981.— вып. 1.— С. 64—74.
- Артунянц Л. С. Некоторые особенности размножения малого суслика Актюбинской области по данным ретроспективного анализа // 5-й Съезд ВТО АН СССР.— М., 1990.— Т. 2.— С. 54.
- Бащенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов.— М.: Наука, 1977.— 354 с.
- Казанцев И. П. Плодовитость и эмбриональная смертность в территориальных группах трех видов грызунов // Микроэволюция.— Казань: Казанск. фил. АН СССР, 1981.— Вып. 1.— С. 80—161.
- Лакин Г. Ф. Биометрия.— М.: Высш. шк., 1980.— 292 с.
- Леонтьева М. Н. О размножении больших песчанок // Зоол. журн.— 1961.— 40, № 12.— С. 1608—1611.
- Мерзлякин И. Р. Особенности биологии серой крысы в условиях северо-востока Украины: Дис. ... канд. биол. наук.— Сумы, 1991.— 255 с.
- Рыльников В. А. Экология серых крыс и меры борьбы с ними в природных очагах лентоспироза: Дис. ... канд. биол. наук.— М., 1983.— 243 с.
- Рыльников В. А., Кариссва Е. В. Особенности экологии серых крыс на рисовых полях Кубани и меры ограничения их численности // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности.— М.: Наука, 1985.— С. 71—112.
- Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности.— М.: Наука, 1990.— С. 214—221.
- Тушикова Н. В. Длительность сохранения плацентарных пятен у стених неструшек // Зоол. журн.— 1958.— 37, № 2.— С. 211—215.
- Тушикова Н. В. Изучение размножения и возрастного состава популяции мелких млекопитающих // Методы изучения природн. очагов болезней человека / Под ред. П. А. Петрищевой и П. Г. Олсуфьева.— М.: Медицина, 1964.— С. 154—208.

Крымская противочумная станция МОЗ Украины
(333023 Симферополь)

Получено 15.04.92