

УДК 599.32:599:504.54.05

СТРАТЕГИИ ВОСПРОИЗВОДСТВА В ПОПУЛЯЦИИ ГРЫЗУНОВ

Мякушко С. А.

Масштабы трансформации природной среды обуславливают необходимость исследований последствий антропогенного воздействия на разных уровнях организации биосистем. В этом комплексе задач определение особенностей реагирования на популяционном уровне, имеет особое значение, поскольку позволяет использовать популяцию как тест-систему. Принимая во внимание различное время, необходимое для выявления эффектов воздействия, сложность или невозможность их фиксирования на других уровнях организации, использование популяций в таком качестве может быть не только адекватным, но и единственно доступным методом оценки последствий воздействия.

Изменения численности и структурированности популяции являются результирующими показателями состояния самой популяции и специфики ее взаимодействия со средой [1]. Антропогенная пессимизация среды в существенной мере модифицирует естественный ход популяционной динамики [2]. Однако было бы ошибочным считать, что в подобной ситуации популяция является «жертвой» изменения условий существования. Не следует упускать из внимания и способность самой популяции к формированию собственной среды и условий, максимально способствующих поддержанию экологического баланса. В связи с этим представляется важным не только фиксирование популяционных реакций, но и изучение механизмов, лежащих в их основе. В данной работе сделана попытка сравнения и анализа стратегии воспроизводства в популяции грызунов на разных этапах ее существования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа основана на материалах мониторинга за популяцией рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* (Schreber) Каневского заповедника. В предыдущих исследованиях был проведен анализ особенностей популяционной динамики в условиях минимального антропогенного воздействия и техногенного загрязнения экосистемы, последовавшего, главным образом, после аварии на ЧАЭС [3, 4]. В связи с этим были выделены до- и послеаварийный периоды. За 15 лет с момента аварии на ЧАЭС отмечено три цикла, характеризующихся подъемом и спадом плотности населения (рис. 1). Их наличие позволяет проследить реализацию долговременных тенденций в динамике популяции, обитающей в загрязненной экосистеме и произвести корректное сравнение популяционных характеристик. Отлов животных и статистический анализ материала производился по общепринятым методикам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее [5, 6] были установлены такие феномены популяционной реакции на техногенное загрязнение: значительное увеличение численности на фоне резкой дестабилизации ее многолетней динамики, нарушение последовательности чередования и продолжительности отдельных фаз динамики, трансформация пространственной, половой и возрастной структуры популяции рыжей полевки. Следует отметить, что прироста количества доступной энергии в среде не происходило. При отсутствии существенных изменений показателей кормовой базы зафиксировано исчезновение коррелятивных связей в системе «ресурсы – потребитель». Это дает основания говорить о нарушении экологического баланса и негативно оценивать эффект воздействия. С этой точки зрения существенное увеличение численности популяции за счет снятия лимитирующего действия кормовой базы является реакцией, направленной на восстановление экологического баланса – соответствия между потребностями популяции и возможностями среды [3].

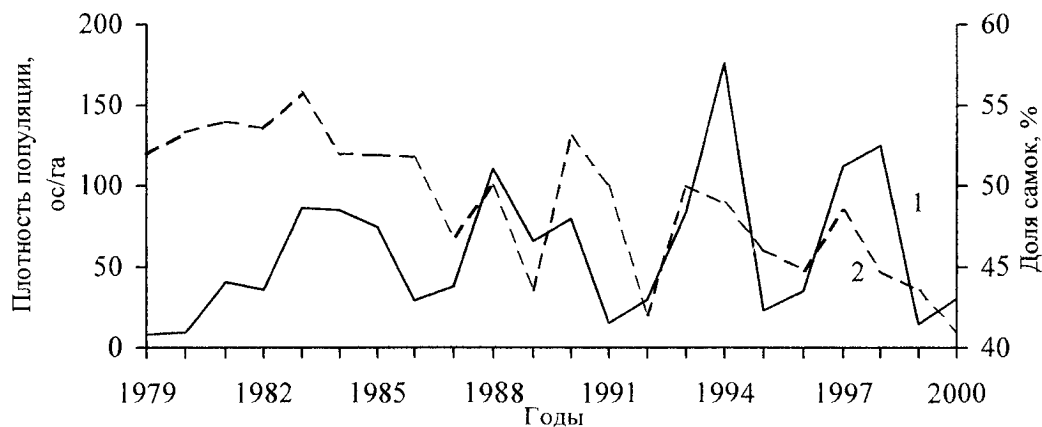


Рис. 1. Динамика населения (1) и доли самок в популяции рыжей полевки (2)

Достижение и поддержание сбалансированности в отдельные периоды осуществлялось разными способами, о чем свидетельствуют показатели репродуктивной стратегии популяции полевки в до- и послеаварийный периоды, а также на протяжении отдельных циклов последнего (табл. 1.). Очевидно, что интенсивность воспроизводства связана не только с численностью животных, но и с репродуктивной активностью представителей отдельных полов.

Репродуктивная активность самцов оценивалась с помощью показателя, представляющего собой отношение количества самцов с развитыми генеративными органами к общему числу отловленных [7]. Определенные изменения показателя на отдельных фазах динамики имеют место, однако средние многолетние значения для периодов и циклов сходны, что не позволяет связывать изменения плотности населения с варьированием репродуктивной активности самцов.

Таблица 1

Основные демографические показатели популяции рыжей полевки в разные этапы ее существования

Показатель	Доаварийный период (1979-1985 гг.)	Послеаварийный период (1986-2000 гг.)	Циклы послеаварийного периода		
			1	2	3
ПП, ос/га	44,4	70,6	63,8	76,2	72,0
РАС	0,39	0,38	0,38	0,36	0,37
ДС, %	52,9	46,6	49,1	47,8	45,4
ДРС, %	58,6	56,3	59,9	46,8	61,1
ДБС, %	62,0	44,5	56,0	43,2	40,1
КВ	1,23	1,27	1,37	1,18	1,31
РВ	5,69	4,78	5,12	4,95	4,60
Пл.	4,18	3,24	4,06	3,08	2,91
КР, %	87	72	81	74	64
ИУР	3,35	2,05	2,34	1,96	1,78
СП, % ($r > 0,5 / r > 0,75$)	62/38	44/18	56/23	48/21	31/12

Примечания: ПП – плотность популяции; РАС – репродуктивная активность самцов; ДС – доля самок в популяции; КРС – доля размножающихся самок от их общего количества; ДБС – доля беременных особей среди размножающихся самок; КВ – количество выводков; РВ – размер выводков; Пл. – популяционная плодovitость; КР – коэффициент репродукции; ИУР – индекс успешности размножения; СП – скоррелированность демографических показателей.

Более значительны изменения показателей репродуктивной активности самок. Необходимо отметить, что трансформируется и сам половой состав популяции. Тенденция к уменьшению количества самок отчетливо проявляется на рис. 1. Несомненно, что общее увеличение плотности популяции в послеаварийном периоде должно находить отражение в изменении напряженности воспроизводства. Однако увеличения доли размножающихся самок не отмечено, равно как и значимого изменения количества выводков в расчете на одну самку. Остальные показатели, напротив, с каждым циклом последовательно снижаются – среди отловленных животных уменьшается доля беременных особей и размер выводков. Складывается ситуация, когда популяционный эффект (увеличение плотности) налицо, а предпосылки и механизмы такой реакции остаются скрытыми. Кажущаяся парадоксальность этой проблемы находит свое объяснение в следующем.

Вполне очевидно, что изменения численности определяются соотношением между воспроизводством и смертностью. В свою очередь, одна и та же величина рождаемости в популяции может быть достигнута по-разному. Например, одна из стратегий реализуется посредством размножения ограниченного количества особей и сопровождается хорошим выживанием потомства. Известно, что зависимость от плотности населения регуляция роста и созревания особей приводит к тому, что в популяции размножаются практически все половозрелые животные, но их количество по годам варьирует в широком диапазоне [8].

Основной вклад в достижение ежегодного летне-осеннего пика численности вносят сеголетки ранних генераций, успевающие до конца сезона размножения

принести несколько выводов. Жизнедеятельность именно этого поколения протекает в наиболее благоприятных условиях, что позволяет увеличить энергетические затраты на воспроизводство и обеспечить высокую приспособленность и выживание потомства. Поэтому максимальные количество и размер выводков у грызунов отмечаются в годы с относительно небольшой численностью размножающихся животных. Значительные удельные энергозатраты на репродукцию обеспечивают высокую эффективность данных процессов. Такую стратегию воспроизводства можно назвать интенсивной. Судя по всему, она имела место в доаварийный период, о чем свидетельствуют высокие значения плодовитости, индекса успешности размножения (отношение количества молоди к числу репродуцирующих особей) и коэффициента репродукции, показывающего степень реализации воспроизводственного потенциала популяции.

Иначе развиваются события в послеаварийный период. Поскольку индивидуальная плодовитость грызунов снижается, увеличение плотности может объясняться только возрастанием количества животных, вовлеченных в размножение. Без соответствующего прироста доступной энергии в среде успешность реализации такой стратегии невысока, поскольку она сопровождается ростом смертности. Основная трудность выявления подобных эффектов связана с невозможностью прямого определения в природных условиях величины смертности.

В послеаварийный период доля размножающихся особей не зависит от плотности населения ($r=0,45$, $P<0,01$), а плодовитость и коэффициент репродукции последовательно снижаются. В последнем цикле их величины меньше доаварийных почти на 30%. Единственным объяснением подобных фактов является высокая смертность, в разной степени захватывающая маточное поголовье и молодняк. Поскольку у беременных и лактирующих самок энергетические потребности возрастают, именно эта группа подвержена высокой смертности. В результате показатели количества беременных и доли размножающихся самок в целом не возрастают. Из-за роста ювенильной смертности индекс успешности размножения в третьем цикле снижается почти в 2 раза. Такая стратегия является экстенсивной, так как прирост численности обеспечен широким вовлечением животных в воспроизводство, «рентабельность» которого невелика.

В условиях техногенного загрязнения популяция совершает определенное перепроизводство, предназначенное компенсировать возросшую смертность. Попытка восстановления баланса путем увеличения численности неизбежно приводит к снижению индивидуальной приспособленности. Такая взаимообусловленность смертности и рождаемости препятствует восстановлению баланса и может постепенно привести к деструкции популяции.

В связи с этим обращает на себя внимание последовательное снижение большинства демографических показателей в течение трех циклов послеаварийного периода. Нарастание дестабилизации динамики [4, 6] доказывает, что экстенсивная стратегия воспроизводства малоэффективна. Как видно из табл. 1, обеспечивающая действие регуляторных механизмов система взаимосвязей демографических

показателей с каждым циклом все более нарушается. Это свидетельствует об отсутствии приспособленности к антропогенным воздействиям.

Список литературы

1. Садыков О. Ф., Бененсон И. Е. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели. – М.: Наука, 1992. – 191 с.
2. Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А. Реакция сообществ и популяций мелких млекопитающих на техногенные воздействия. II. Популяции (рыжая полевка как модель) // Успехи соврем. биол. – 1998. – Т. 118, вып. 6. – С. 693-706.
3. Межжерин В. А. Специфика экологического мониторинга // Экология. – 1996. – № 2. – С. 83-88.
4. Мякушко С. А. Особливості антропогенного впливу на популяції гризунів Канівського заповідника // Заповідна справа в Україні. – 1997. – Т. 3, вип. 1. – С. 23-30.
5. Межжерин В. А., Мякушко С. А. Стратегии популяций мелких грызунов Каневского заповедника в условиях измененной среды обитания под воздействием техногенных загрязнений и аварии на ЧАЭС // Известия АН. Сер. биол. – 1998. – № 3. – С. 374-381.
6. Мякушко С. А. Динамика популяций и сообщества грызунов при различных формах антропогенного воздействия на заповедную экосистему // Вестн. зоол. – 1998. – Т. 32, № 4. – С. 76-85.
7. Попов В. В. Попытка количественного выражения понятия «интенсивность размножения» и соотношение полов у водяной крысы (*Arvicola terrestris*) в Западной Сибири // Зоол. журн. – 1980. – Т. 59, вып. 7. – С. 1067-1076.
8. Petruszewicz K., Bujalska G., Andrzejewski R., Gliwicz J. Productivity processes in an island population of *Clethrionomys glareolus* // Ann. Zool. Fenn. – 1971. – V. 8, № 2. – P. 127-132.