

УДК 591.5 : 599.323

Экология, 1989, № 3, с. 40-45

**ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ГРЫЗУНОВ
В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ
СРЕДЫ ОБИТАНИЯ**

В. С. Безель, Г. В. Оленев

Обсуждается роль эколого-функциональной структуры популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения природной среды. Показано, что лишь в достаточно узком диапазоне загрязнения пищевых рационов животных реакция популяции на токсическое воздействие определяется различием уровней токсикантов, накапливаемых отдельными физиолого-функциональными группами. С этим связаны особенности динамики численности популяции в условиях загрязнения, когда токсический фактор ограничивает повышенную численность животных и задерживает восстановление обилия зверьков при депрессии.

**I. ЭКОЛОГО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ГЕТЕРОГЕННОСТЬ
ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ**

Согласно С. С. Шварцу, связанное с антропогенным изменением среды вымирание отдельных видов часто происходит не в результате непосредственной гибели организмов, а вследствие необратимых изменений популяционной структуры (Шварц, 1967). Пространственная и эколого-функциональная структурированность природных популяций является решающим фактором в поддержании биоценотического равновесия. Сезонная цикличность жизнедеятельности популяций мелких млекопитающих и их сложная возрастная и функциональная структура в условиях повышенных содержаний токсических элементов в окружающей среде должна приводить к гетерогенности уровней загрязнителей, накапливаемых отдельными группами животных и, как следствие этого, к различной выраженности токсических эффектов.

Поскольку смежные когорты животных несут в популяции сходную функциональную нагрузку и обладают однородностью по большинству морфологических, физиологических и других показателей, то, желая упростить ситуацию, можно объединить эти когорты в отдельные «физиологические функциональные группы» — ФФГ (Оленев, 1981а).

ФФГ-1 — перезимовавшие животные, как правило, в подавляющем большинстве размножающиеся. Им свойственны бурный весенний рост и активное вступление в размножение.

ФФГ-2 — неразмножающиеся сеголетки; обычно это представители последних осенних когорт. После короткого периода роста, на первом этапе постнатального развития (от выхода из гнезда до 30—35-дневного возраста), зверьки прекращают расти и в заторможенном состоянии «законсервированной молодости» (термин С. С. Шварца) переживают зиму и переходят в ФФГ-1. Нами показано, что среди животных ФФГ-2 могут быть и зверьки, родившиеся весной или в начале лета, т. е. представители первых когорт (Оленев, 1982). При этом также происходит консервация молодых животных, выраженная в «несвоевременной» (ранней) задержке развития и снижения интенсивности обменных процессов. Подобное состояние продолжается до весны, когда животные быстро достигают половой зрелости. Если в обычных условиях доля таких «резервных» животных в популяции невелика (по оценкам одного из авторов (Оленев, 1982), редко превышает 10—15% от общего числа сеголеток первых когорт), то при неблагоприятных условиях весенне-летнего периода по этому резервному пути могут развиваться зверьки, родившиеся от перезимовавших животных (Оленев, 1981б).

ФФГ-3 — размножающиеся сеголетки; обычно это большинство особей первых весенних когорт, по сравнению с ФФГ-2 не прекращающих рост, бурно развивающихся и быстро вступающих в размножение.

На рис. 1 в качестве показателя роста приведена динамика веса тела для различных ФФГ, полученная нами в результате индивидуального мечения рыжих полевок на Южном Урале. Роль выделенных ФФГ в популяции строго специфична, как и их дальнейшая судьба. ФФГ-1 и ФФГ-3, несмотря на различия в возрасте и происхождении, по всем показателям взрослые. Размножаясь, они способствуют наращиванию численности. ФФГ-2 — физиологически молодые особи — основа популяции следующего года. Функция ФФГ-2 — пережить с наименьшими потерями осенне-зимне-весенний период и весной дать потомство. Существенной особенностью группировок является специфика продолжительности их жизни: ФФГ-2, переходящая весной в ФФГ-1, живет

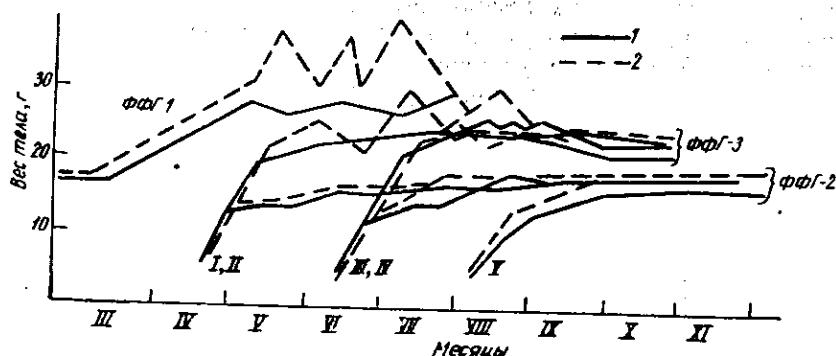


Рис. 1. Динамика веса тела различных когорт (I—V) рыжих полевок на Южном Урале (индивидуально меченные животные):
1 — самцы; 2 — самки.

12—14 месяцев, а ФФГ-3 — всего 3—4 месяца. Скорость старения при этом (по динамике возрастных маркеров) у ФФГ-3 в 1,8 раза выше, чем у ФФГ-2.

II. ТЕХНОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ СРЕДЫ И ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ

Возникает вопрос, в какой мере подобная разнокачественность выделяемых ФФГ способна защитить популяцию в условиях техногенного загрязнения. Мы имеем в виду время достижения зверьками половозрелости, в течение которого даже в условиях длительной консервации продолжается накопление токсических элементов в организмах. Это может привести к повышенному количеству «пораженных» животных среди тех, которые весной должны обеспечить подъем численности. Возможно, что резерв популяции, создаваемый ею при неблагоприятных погодных и кормовых условиях, наиболее уязвим при техногенном загрязнении среды.

В отличие от других видов антропогенных воздействий влияние техногенного загрязнения на природные популяции допускает прямое количественное определение меры воздействия, выраженной через содержание токсикантов в биологических объектах. Ранее нами было показано, что содержание загрязнителей у животных в популяционных выборках может быть аппроксимировано логнормальным распределением концентраций токсических элементов в отдельных тканях, органах или целом организме. Это распределение принято нами в качестве популяционной меры токсического воздействия (Безель, 1987а, б). Важнейшей особенностью вводимой меры является возможность прямого выхода на интегральную оценку состояния природных популяций.

Эта оценка, с одной стороны, должна основываться на совокупности физиологических, биохимических, функциональных и иных показателей состояния организма, определяемых в токсикологическом эксперименте, с другой — иметь популяционный характер, непосредственно отражающий состояние популяции и ее жизнеспособность. Подробный анализ лабораторно-токсикологических данных по воздействию основных техногенных загрязнителей на животный организм показал, что первичные эффекты токсического действия реализуются прежде всего через поражение центральной нервной системы (ЦНС) и репродуктивной функции животных (см., например, «Гигиенические критерии...», 1980; «Критерий санитарно-гигиенического состояния...», 1979). Связанное с этим снижение репродуктивных возможностей популяции и нарушение ее внутренних информационных и функциональных связей за счет изменения поведения животных, определяющих устойчивость популяции в естественных условиях и при антропогенном воздействии, зависит от количества зверьков, у которых наблюдаются признаки поражения.

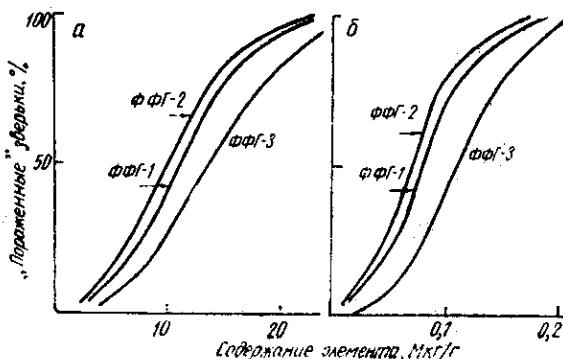


Рис. 2. Зависимость процента «пораженных» зверьков в популяции для различных ФФГ от содержания в растительности свинца (а) и ртути (б).

Таким образом, при оценке состояния природных популяций мы исходим из дозовой зависимости «распределение концентраций токсических элементов в организмах мелких млекопитающих — доля (процент) животных с признаками поражения». При использовании математических моделей обмена упомянутая дозовая зависимость может быть приведена к виду «содержание токсического элемента в растительности — доля «пораженных» животных в популяции» (Безель, 1987б).

В качестве примера подобная зависимость рассмотрена нами для загрязнения природной среды ртутью и свинцом (рис. 2). Мы рассмотрели три выделенных ранее ФФГ животных в популяции. При оценке доли «пораженных» в каждой из них учитывали уровень ежедневного поступления токсического агента с рационом и длительность воздействия до момента достижения половой зрелости в соответствии с данными рис. 1. Отметим, что половое созревание мелких млекопитающих наступает при достижении животными определенной массы тела, независимо от возраста (Perrigo, Bronson, 1983).

В приводимых зависимостях при начальных уровнях загрязнения, достигающих 0,01 и 2,0 мкг/г соответственно для ртути и свинца, токсическим влиянием на популяцию можно пренебречь. Несмотря на различие накапливаемых концентраций токсических элементов, количество «пораженных» животных во всех ФФГ невелико и не может влиять на судьбу популяции. Столь же очевидна и область значитель-

ного загрязнения, превышающая для рассматриваемых элементов концентрации в растительности 0,2 и 25,0 мкг/г соответственно. Высокие в этих условиях уровни токсикантов у животных всех ФФГ ответственны за полное «поражение» популяции.

Наибольший интерес представляют промежуточные уровни загрязнения. Возможно, что этот достаточно узкий диапазон концентраций токсикантов в растительности (для ртути в пределах от 0,01 до 0,18 мкг/г, для свинца от 5 до 20 мкг/г), определяющий переход популяции от состояния благополучия к ее полному «поражению», характеризуется не только различием концентраций элементов, накапливаемых отдельными ФФГ животных, но и различием в них доли «пораженных» особей. Именно при таких воздействиях ответ популяции определяется ее физиолого-функциональной гетерогенностью. Если зимующие особи ($\text{ФФГ-2} \rightarrow \text{ФФГ-1}$) характеризуются примерно равной и наибольшей «пораженностью», то половозрелые зверьки-сеголетки (ФФГ-3), быстро достигающие репродуктивного возраста, являются наиболее защищенной частью популяции.

Таким образом, обсуждаемая разнородность зимующей части животных, обеспечивающая выживание популяций при неблагоприятных факторах среды, в условиях техногенного загрязнения не может гарантировать ее сохранность. Наоборот, односторонность токсического действия загрязнителей и неблагоприятных условий зимовки создает особые критические условия для выживания популяции в зонах техногенного загрязнения. С другой стороны, относительная резистентность половозрелых сеголеток, обеспечивающая быстрое летнее восстановление численности популяции может привести к периодическому заселению зон интенсивного загрязнения за счет мигрирующих зверьков.

III. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Отмеченная закономерность — меньшая доля «пораженных» зверьков среди половозрелых сеголеток и высокое «поражение» перезимовавших — определена нами для ртути и свинца и, вероятно, носит общий характер. Отметим и другое. На различных фазах динамики численности, когда решающим является вклад в общее обилие зверьков различного числа когорт, в условиях техногенного загрязнения закономерно изменяется и доля «пораженных» животных. Поскольку токсикологическими исследованиями показано, что первичные признаки токсического действия ртути и свинца прямо связаны с нарушением репродуктивной функции животных (см., например, «Гигиенические критерии...», 1980; «Критерии санитарно-гигиенического состояния...», 1979), то определяемая нами доля «пораженных» особей отражает дифференцированное снижение плодовитости животных различных ФФГ и соответствующее уменьшение их вклада в общую численность популяции.

В качестве примера рассмотрим данные по вкладу различных ФФГ в наращивание численности рыжих полевок, отловленных и помеченных нами на Южном Урале (Оленев, 1982). В год депрессии численности (1976) основной вклад в обилие вносили перезимовавшие животные. На участках отлова в течение сезона отмечено появление пяти когорт новорожденных зверьков, а общее число размножающихся перезимовавших самок достигает 16 (все расчеты приведены на 1 га). Пополнение популяции от них составило 99 зверьков. В то же время отмечена лишь одна размножающаяся пара половозрелых сеголеток (ФФГ-2).

В год подъема численности (1977) примерно у такого же количества перезимовавших самок (15) наблюдали появление 83 новорожденных. Вместе с тем значителен вклад в обилие половозрелых сеголеток (15 самок и 81 родившийся). Если предположить, что использо-

ванные нами участки были загрязнены ртутью, а концентрация элемента в растительности достигает 0,1 мкг/г, то количество «пораженных» животных достигает 80% у перезимовавших особей и 45% у половозрелых сеголеток (см. рис. 2). Это значит, что на фазе депрессии численности в случае, когда основной вклад в пополнение популяции вносят именно перезимовавшие животные, при техногенном загрязнении популяция будет испытывать более интенсивное воздействие, чем на фазе подъема численности. Это иллюстрирует рис. 3.

Снижение фактической плодовитости животных на загрязненных участках подтверждают, например, наблюдения С. И. Исаева на лесных мышах при воздействии ^{90}Sr (Исаев, 1975) и более поздние данные Г. Д. Катаева (1988) для красно-серой полевки на Кольском Севере. Характерно, что эти же авторы отмечают различие в динамике численности животных на загрязненных и контрольных участках.

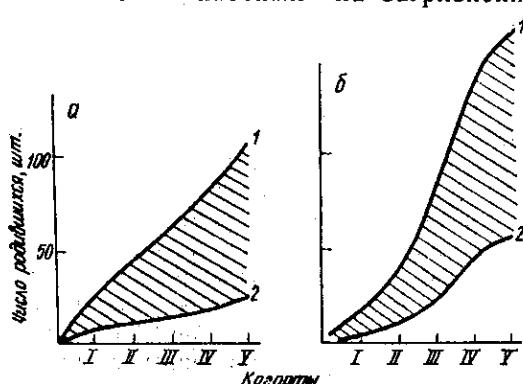


Рис. 3. Количество родившихся зверьков, составивших различные когорты, на фазах депрессии (а — 1976 г.) и подъема (б — 1977 г.) численности:

1 — на чистой территории; 2 — при загрязнении растительности ртутью (0,1 мкг/г).

Техногенное загрязнение выступает в этом случае в качестве ограничивающего фактора при максимальной численности популяции и задерживающего восстановление обилия животных при депрессии. Выраженность такого корректирующего воздействия качественно и количественно зависит от специфики обменных свойств конкретного токсического агента.

Вероятно, описанная особенность токсического влияния загрязнителя не может однозначно объяснить последствия этого влияния для популяции. Ее численность в конкретных условиях контролируется рядом других популяционных механизмов, в том числе зависящих от плотности населения. Так, С. И. Исаевым и А. Д. Покаржевским показано, что в условиях загрязнения среды обитания ^{90}Sr у лесных мышей интенсивность размножения (скорость полового созревания и плодовитость) зависит от их численности. Происходит своеобразное «комоложение» популяции (Исаев, Покаржевский, 1978). Иначе говоря, в ответ на снижение численности под влиянием загрязнения возрастает плодовитость «непораженных» зверьков и их более полное участие в размножении, что может привести к компенсации ущерба, наносимого популяции загрязнением. Возрастной состав при этом, естественно, также будет меняться.

В то же время популяция как объект, обладающий физиологической и функциональной разнокачественностью составляющих группировок, проявляет свои свойства биологической системы лишь в ограниченном диапазоне токсического воздействия (см. рис. 2). Это значит, что и в

частности, в полном соответствии с высказанными положениями наблюдается меньший диапазон колебаний обилия животных по годам на загрязненных участках (Исаев, 1975).

Таким образом, в условиях техногенного загрязнения природных экосистем обмен токсических элементов через популяцию мелких млекопитающих в силу особенностей ее эколого-функциональной структуры способен воздействовать на ведущие демографические параметры (плодовитость и выживаемость зверьков) и через них на ее возрастную структуру и динамику численности.

случае пространственной неоднородности загрязнения, связанной, например, с различным удалением стаций обитания животных от источника техногенной эмиссии, обсуждаемая гетерогенность ответа популяции на воздействие может проявиться лишь на ограниченных площадях. Неизбежная в этом случае миграция зверьков с других зон может компенсировать ожидаемую реакцию популяции на воздействие.

Высказанные соображения затрудняют прямую диагностику состояния природных популяций. Однако некоторые последствия техногенного загрязнения среды, такие как снижение выживаемости и плодовитости, обусловливают стабилизацию весеннего обилия животных и стабилизацию общей численности популяции. Это подтверждают и прямые наблюдения над природными популяциями (Сюзюмова, Карагеян, 1983).

Институт экологии растений и животных
УрО АН СССР

Поступила в редакцию
3 мая 1988 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Безель В. С. Оценка состояния природных популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения. — Экология, 1987а, № 4, с. 39—49.
 Безель В. С. Популяционная экотоксикология млекопитающих. — М.: Наука, 1987б. — 127 с.
 Гигиенические критерии состояния окружающей среды. З. Свитец. — Женева: Изд. ВОЗ, 1980. — 193 с.
 Исаев С. И. Некоторые вопросы размножения диких грызунов в связи с обитанием в загрязненных ^{90}Sr биоценозах. — Экология, 1975, № 1, с. 45—51.
 Исаев С. И., Покаржевский А. Д. Рост и половое развитие лесных мышей при повышенном содержании ^{90}Sr в биоценозе. — Экология, 1978, № 3, с. 64—68.
 Катаев Г. Д. Роль мелких млекопитающих в биондикации природной среды Колывского Севера. — В кн.: Экотоксикология и охрана природы. М., 1988, с. 195—199.
 Критерии санитарно-гигиенического состояния окружающей среды. 1. Ртуть. — Женева: Изд. ВОЗ, 1979. — 149 с.
 Оленев Г. В. Особенности возрастной структуры, ее изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов. — В кн.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982, с. 9—22.
 Оленев Г. В. Некоторые закономерности динамики возрастной структуры популяции ряжей полевки на Урале. — В кн.: Териология на Урале. Свердловск, 1981а, с. 68—71.
 Оленев Г. В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным условиям среды. — Журнал общ. биол., 1981б, 62, № 4, с. 506—511.
 Сюзюмова Л. М., Карагеян А. Р. О влиянии геохимических условий среды на экологические особенности популяций мелких грызунов. — В кн.: Грызуны. Л., 1983, с. 450—451.
 Шварц С. С. Популяционная структура вида. — Зоол. журнал, 1967, 46, вып. 10, с. 1456—1469.
 Perrigo G., Bronson F. H. Foraging effort, food intake, fat deposition and puberty in female mice. — Biol. Repord, 1983, 29, N 2, p. 455—463.

УДК 639.111.2.03

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ КАЛМЫЦКОЙ ПОПУЛЯЦИИ САЙГАКОВ НА ОСНОВЕ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ

C. A. Заикин, L. B. Жирнов

Предложена математическая модель, с помощью которой анализируется взаимосвязь флуктуаций факторов окружающей среды и популяционных параметров обитающей на территории Калмыцкой АССР популяции сайгаков (*Saiga tatarica* L.). Наряду с детерминистской основой в модели при оценке динамики ряда климатических характеристик использованы стохастические методы. Это позволило дать долгосрочный прогноз изменения численности сайгаков и обосновать некоторые рекомендации по рациональной эксплуатации ресурсов этих животных.

В последние годы математическое моделирование как метод изучения популяций диких животных привлекает все большее внимание.