

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

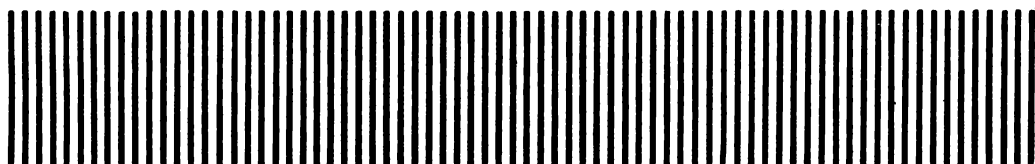
ЭКОЛОГИЯ

3

Май—июнь

1977

Издательство «Наука»



УДК 591.526

ИЗУЧЕНИЕ РОЛИ СЕЗОННЫХ ГЕНЕРАЦИЙ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ НА ИМИТАЦИОННОЙ МОДЕЛИ

С. С. Шварц, В. Г. Оленев, О. А. Жигальский, Ф. В. Кряжимский

Построена математическая модель, описывающая поведение популяции мышевидных грызунов. В основу модели положено представление о биологической специфичности сезонных генераций как важнейшем механизме регуляции численности этих животных. Для выяснения вопроса о роли отдельных генераций в формировании динамики численности популяции проведены машинные эксперименты, которые позволили сделать вывод об особой роли первой и четвертой генераций.

Изучение причин, определяющих тип динамики численности и ее основных составляющих: генетической, возрастной и половой структуры популяции, — одна из важнейших задач современной популяционной экологии, которая имеет большое значение для понимания механизмов микроэволюционных процессов (Шварц, 1969).

Исследования, проведенные в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР на различных видах грызунов (водяная полевка, полевка-экономка, красная и рыжая полевки, лесная и полевая мыши и др.), показали, что важнейшим фактором, определяющим динамику численности грызунов, является специфика их сезонных генераций, и в частности скорость полового созревания (Шварц и др., 1957; Оленев, 1964; Пястолова, 1964 и др.). Выводы, сделанные в этих работах, были подтверждены экспериментально (Покровский, 1967), а также зарубежными исследователями на многих видах американских грызунов и насекомыхоядных (Anderson, 1966; Brown, 1973). Естественно, что, помимо указанного фактора, динамика численности грызунов определяется и другими процессами, происходящими в популяции (смертностью на разных этапах жизненного цикла, продолжительностью жизни перезимовавших животных и т. д.). Выделить «генерационный эффект» в чистом виде оказалось затруднительно не только в полевых, но и в лабораторных условиях. Поэтому нами была сделана попытка поставить соответствующие эксперименты на математической модели.

Методы математического моделирования популяционных процессов находят все большее признание у исследователей (Моран, 1973; Гимельфарб и др., 1974; Уильямсон, 1975, и др.). Однако, как справедливо замечает Коул (Cole, 1954), многие математические модели описывают сложные экологические системы и, соответственно, основываются на сложном математическом аппарате, что затрудняет анализ полученных результатов. В то же время простые модели позволяют наглядно проследить влияние каждого ее элемента на формирование характеристик моделируемой системы. Кроме того, математические модели имеют смысл только тогда, когда их можно применять для анализа явлений, изучение которых другими методами сложно или вообще недоступно. Не менее важным аспектом экологического моделирования мы считаем возможность использования модели в качестве программы дальнейших полевых и лабораторных исследований.

Анализ популяции мышевидных грызунов мы проводили на имитационной дискретной модели. Аналитическое решение уравнений модели не

приводится, так как имитация на ЭВМ дает более наглядную картину динамики популяции и не требует для интерпретации результатов специальных знаний.

Пусть особи, составляющие данную популяцию, разбиты на n генераций. Тогда очевидно, что общая численность популяции $N(t)$ в момент времени t может быть определена как сумма численностей всех генераций, составляющих ее:

$$N(t) = \sum_{i=1}^n N_i(t), \quad (1)$$

где $N_i(t)$ — численность i -й генерации в момент времени t .

Если $S_i(t)$ — коэффициент выживаемости (отношение численности в данный момент к таковой в прошедший момент времени) i -й генерации в момент времени t , то к исследуемому моменту времени численность i -й генерации может быть определена как

$$N_i(t) = N_i(t-1)S_i(t), \quad (2)$$

где $(t-1)$ — численность i -й генерации в предыдущий момент времени. Особь может приступить к размножению в данный момент времени только в том случае, если промежуток времени, прошедший от момента ее рождения до исследуемого момента, был больше или равен времени полового созревания. Когда это условие выполняется, общая численность родившихся особей может быть определена как сумма приплодов всех генераций:

$$N_i(t) = \sum_{i=1}^n N_{si}(t) B_i(t), \quad (3)$$

где $N_{si}(t)$ — количество половозрелых самок i -й генерации в момент времени t ; $B_i(t)$ — плодовитость (среднее количество детенышей в приплоде на одну самку) i -й генерации в данный момент времени. Все появившиеся особи составляют новую генерацию.

В основу модели (в качестве ее параметров) положены данные по изучению полевой мыши (*Apodemus agrarius* L.) зоны южной тайги Урала (Оленев, 1964). У полевых мышей на Урале обычно бывает пять генераций (Оленев, 1964). Особи первой и второй генераций являются приплодами перезимовавших особей и появляются соответственно в мае и июне. Третья генерация рождается от особей первой, обычно в июле. Четвертая генерация состоит полностью из потомков родившихся в этом году особей, т. е. обусловлена первой и второй генерациями. Она появляется в конце июля—начале августа. Последняя, пятая генерация рождается в конце августа—начале сентября и состоит из потомков второй, третьей и четвертой генераций. Пятая генерация не размножается в данном году и дает первый помёт лишь весной следующего года, являясь основой нового цикла размножения популяции. Особи летних генераций, как правило, не переживают зиму и погибают в течение лета. К ноябрю в составе популяции их уже практически нет. Зверьки, пережившие зиму, дают два, реже больше, помёта и до августа доживают лишь единицы. Сходная структура и динамика популяций характерны для многих видов грызунов, обитающих на Урале (Оленев, 1964; Большаков, 1968).

На основании уравнений (1), (2) и (3) была составлена программа для определения численности популяции $N(t)$, генераций $N_i(t)$, приплода от каждой генерации $N_{pi}(t)$ на каждом временном шаге (так как шаг принимался равным одному месяцу, то количество шагов в году равно

12). Значения выживаемости $S_i(t)$ и плодовитости $B_i(t)$ каждой генерации приведены в табл. 1 (Оленев, 1964). Начальная численность (численность перезимовавших особей пятой генерации) всегда принималась равной 50. К генерации относились только те особи, которые «родились» в рассматриваемый «месяц». Все половозрелые самки участвовали в

Таблица 1

Величины выживаемости $S_i(t)$ и средней плодовитости на одну самку $B_i(t)$ различных сезонных генераций

Месяц	$S_i(t)$					$B_i(t)$				
	1*	2	3	4	5	1	2	3	4	5
I	—	—	—	—	0,92	—	—	—	—	0
II	—	—	—	—	0,91	—	—	—	—	0
III	—	—	—	—	0,91	—	—	—	—	0
IV	—	—	—	—	0,89	—	—	—	—	0
V	1	—	—	—	0,49	0	—	—	—	5
VI	0,128	1,0	—	—	0,53	0	0	—	—	5,2
VII	0,99	0,2	1,0	1,0	0	6,3	0	0	0	6,3
VIII	0,35	0,85	0,19	0,13	1,0	8,3	8,3	0	0	8
IX	0,16	0,74	0,37	0,66	0,72	8	8	6	6,2	0
X	—	0,17	0,45	0,65	0,82	—	—	—	—	0
XI	—	—	—	—	0,93	—	—	—	—	0
XII	—	—	—	—	0,93	—	—	—	—	0

* Здесь и в других таблицах 1, 2, 3, 4, 5-я генерации.

размножении и размножались одновременно (т. е. на одном временном шаге). Количество самцов в популяции считалось всегда достаточным для оплодотворения всех половозрелых самок. Соотношение полов принималось равным 1 : 1. Модель не учитывает случайных колебаний факторов, влияющих на численность популяции, а также процессов миграции.

Для оценки влияния различных факторов на динамику численности была подсчитана скорость изменения численности, которая вычислялась следующим образом:

$$\alpha = \frac{\ln [N(T)/N_0]}{T}, \quad (4)$$

где α — скорость изменения численности; T — время (в годах); $N(T)$ — численность популяции в исследуемый год; N_0 — начальная численность. Значения α вычислялись при условии постоянного воздействия исследуемого фактора.

Таблицы (кроме табл. 1) и рисунки, приводимые в тексте, относятся к «популяции», динамика численности и структура которой определены на основании уравнений модели. В дальнейшем для упрощения изложения материала поведение этой модельной популяции мы будем описывать в биологических терминах, хотя применение таких терминов, как «популяция», «особь», «размножение», в этом случае условно.

Применимость модели ограничена недостаточным знанием внутривидовых процессов и допущениями, принятыми при ее построении.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Кривая изменения численности популяции (рис. 1, контрольный прогноз), полученная при подстановке в уравнения модели данных табл. 1, хорошо согласуется с поведением популяции полевых мышей, изученной

в реальных условиях (Оленев, 1964). Поэтому, вероятно, все приводимые зависимости с достаточной точностью можно интерпретировать в рамках природной популяции.

Кривая численности имеет явную тенденцию к снижению ($\alpha = -1,317$), поскольку экспериментальные данные получены в год депрессии численности.

В табл. 2 приведены данные, характеризующие возрастной состав популяции (графа «контрольный просчет»). Наибольшая доля в общей

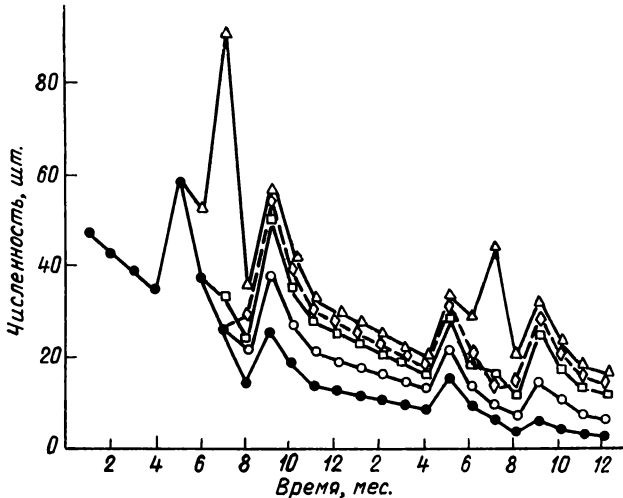


Рис. 1. Кривые численности грызунов, построенные при повышении выживаемости особей отдельных генераций:
 Δ — 1-й; \square — 2-й; \circ — 3-й; \diamond — 4-й; \bullet — контроль.

численности популяции представлена особями новых генераций (кроме, пожалуй, 8-го и 20-го шагов, когда вновь появившаяся четвертая генерация составляет всего 36% от общей численности).

Доля участия каждой генерации в формировании новых генераций соответствует описанной выше динамике генераций природной популяции. Отметим, что в контрольном просчете четвертая и пятая генерации состоят в основном из потомков второй генерации.

1. Влияние пониженной смертности молодых особей разных генераций на структуру и численность популяции

На первом этапе работы была проведена серия машинных экспериментов, в которых смертность¹ молодняка на первом месяце жизни для особей всех летних генераций поочередно снижалась от 80 до 50%. Как видно из приведенных ниже данных, скорости изменения численности при повышении выживаемости молодняка первой и четвертой генераций имеют наибольшие значения:

Контрольный просчет	—1,317
1-я генерация	—0,558
2-я генерация	—0,668
3-я генерация	—0,957
4-я генерация	—0,606
Все генерации	1,027

¹ Смертность молодняка 80% за первый месяц жизни (средние многолетние данные для природных популяций).

Повышение выживаемости молодняка той или иной генерации изменяет возрастной состав популяции (табл. 2), что выражается в повышении вклада в общую численность той генерации, смертность которой понижена.

Если выживаемость молодняка всех летних генераций повышена (что приводит к наибольшей скорости изменения численности), то на 6-м и 7-м шагах происходит увеличение доли первой генерации, а на 8-м шаге — четвертой. Кроме того, понижение смертности особей первой генерации приводит к изменению характера динамики численности популяции; пик численности в этом случае приходится на 7-й шаг (июль). Поочередное понижение смертности всех остальных летних генераций (рис. 1) приводит к увеличению численности популяции на 9-м шаге (сентябрь) и, следовательно, к повышению численности особей, уходящих в зиму (по сравнению с контролем).

В природных условиях четвертая генерация может не дать в год своего появления ни одного помета и уйти в зиму. Поэтому нами были поставлены эксперименты, в которых задавалось условие, согласно которому особи четвертой генерации переживали зиму (смертность их аналогична смертности пятой генерации в контрольном примере) и приступали к размножению только весной следующего года (на 5-м шаге). При этом, как и в описанных выше экспериментах, смертность молодняка трех летних генераций поочередно понижалась до 50%.

Скорость изменения численности в этих условиях оказалась выше контрольной даже без повышения выживаемости летних генераций. Наибольшая скорость наблюдалась, как и в предыдущей серии экспериментов, при повышении выживаемости молодняка первой генерации:

Контрольный просчет	—1,317
Уход в зиму 4-й генерации	—0,560
$S_1=0,5$	0,270
$S_2=0,5$	0,029
$S_3=0,5$	—0,179

Приведенные в табл. 3 данные изменения возрастного состава популяции показывают, что при описанных условиях доля четвертой генерации в общей численности во всех случаях увеличивается. Увеличение выживаемости особей первой генерации повышает вклад первой и третьей генераций в общую численность.

Повышение выживаемости особей первой генерации (если четвертая дает первый помет лишь весной следующего года), приводит к тому, что вклад четвертой генерации в образование первой наибольший, так же как и вклад первой в формирование численности четвертой и пятой генераций.

Уменьшение смертности молодняка первой генерации до 50% при описанных выше условиях приводит, так же как и в предыдущих случаях, к изменению характера динамики численности популяции; максимальная численность приходится на 8-й шаг (август).

2. Влияние на динамику и структуру популяции исключения отдельных летних генераций из размножения

В природных популяциях в ответ на изменение условий среды обитания особи некоторых генераций не участвуют в размножении и довольно трудно предсказать динамику численности и структуру популяции, когда не размножается та или иная генерация. Для решения этого вопроса были поставлены машинные эксперименты, в которых особи всех летних генераций поочередно исключались из размножения (смертность молод-

няка всех летних генераций принималась равной 50%). Исключение из размножения особей разных летних генераций приводит к перестройке возрастной структуры популяции и динамики ее численности. Величины скоростей изменения численности популяции α приведены ниже:

Все генерации размножаются	1,027
Не размножаются:	
1-я	-0,335
2-я	0,732
3-я	-0,072
4-я	-0,345

Следует отметить, что, как и в предыдущих случаях, наибольший эффект достигался в тех случаях, когда из размножения исключались особи первой и четвертой генераций.

Данные по изменению возрастного состава популяции позволяют сделать вывод о наиболее существенном его преобразовании при отсутствии

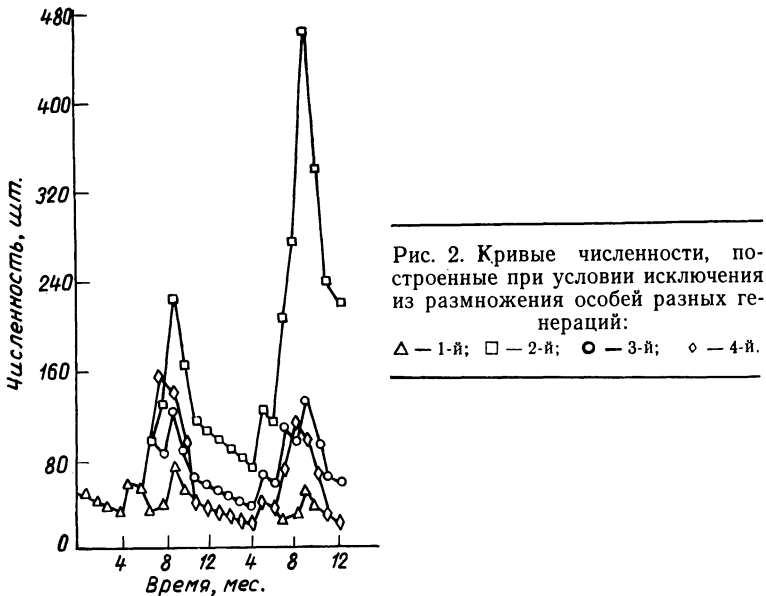


Рис. 2. Кривые численности, построенные при условии исключения из размножения особей разных генераций:
 Δ — 1-й; □ — 2-й; ○ — 3-й; ◇ — 4-й.

размножения особей первой генерации. В этом случае третья генерация не появляется вовсе, доля же четвертой генерации в общей численности популяции уменьшается. Если же в размножении не участвуют самки четвертой генерации, то вклад пятой генерации в общую численность осенью наименьший по сравнению с теми случаями, в которых не размножались особи других генераций.

При отсутствии размножения первой генерации пятая, уходящая в зиму, формировалась только за счет особей первой и потомков второй и четвертой генераций.

Сравнивая кривые динамики численности (рис. 2), можно отметить, что исключение из размножения первой генерации ведет к наименьшему размаху колебаний численности в течение года. Если не размножается четвертая генерация, то, несмотря на близкие скорости изменения численности год от года, характер ее изменения отличается от такового при отсутствии размножения первой генерации: колебания численности в этом случае в течение года значительны и пик ее приходится на 8-й шаг (август).

3. Влияние на динамику и структуру популяции появления дополнительных генераций

В экспериментах по исследованию влияния появления добавочных генераций на поведение модельной популяции были заданы следующие условия: 1) если дополнительная генерация появлялась на 4-м шаге (апрель), то изменение ее смертности соответствовало таковому первой генерации в контрольном просчете; 2) если генерация добавлялась на 10-м шаге (октябрь), то динамика ее смертности была аналогична динамике смертности пятой генерации; 3) в формировании дополнительной генерации на 10-м шаге (октябрь) принимали участие особи первой, второй, третьей и четвертой генераций, а при введении дополнительной генерации в апреле (на 4-м шаге) — только перезимовавшие особи пятой генерации.

Скорость изменения численности при появлении весенней дополнительной генерации была выше ($\alpha = -0,645$), чем при ее введении на 10-м шаге ($\alpha = -0,769$) и приближалась по значению к скорости, полученной в результате повышения выживаемости молодняка первой или четвертой генераций.

Таблица 4

Вклад разных генераций в образование последующих при увеличении длительности сезона размножения, %

Генерация	Контрольный просчет				Весенняя генерация				Осенняя генерация				
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	5
4-я	21	44	35	—	19	39	41	—	42	58	0	—	—
5-я	5	44	13	38	4	40	16	39	4	11	53	32	—
6-я	—	—	—	—	—	14	20	66	0	2	50	12	36

Появление добавочных генераций существенно не влияло на возрастной состав популяции. При этих условиях вклад особей разных генераций в образование последних генераций приведен в табл. 4.

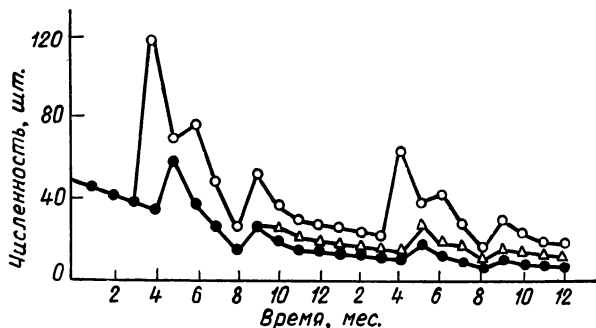


Рис. 3. Динамика численности грызунов при условии появления дополнительных генераций:

○ — в апреле; △ — в октябре, ● — контроль.

Следует заметить, что введение дополнительной генерации весной изменяет характер годовой динамики численности популяции; ее пик приходится на 4-й шаг (апрель), чего не наблюдается, если дополнительная генерация появляется осенью (рис. 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ответ на изменения условий существования популяция может регулировать свою численность благодаря быстрой перестройке структуры, которая реализуется в процессе смены поколений (Шварц, 1969). Сезонные поколения биологически специфичны, поэтому в данной работе мы стремились оценить долю участия каждой генерации в динамике популяции.

Все проведенные машинные эксперименты показали, что изменения смертности или рождаемости любой генерации неминуемо приводят к перестройке возрастного состава популяции и различному вкладу поколений в формирование новых, что, в свою очередь, обуславливает различный тип динамики численности. Интересным оказался тот факт, что если четвертая, так же как и пятая, генерация дает свой первый помет лишь весной следующего года, скорость изменения численности увеличивается примерно в два раза. Таким образом, у популяции появляется дополнительный резерв для подъема численности будущего года, который определяется, однако, не только исходной численностью грызунов к весне, а также зависит от условий года. Так, если благоприятные условия будут в начале лета (выживаемость молодняка первой генерации повышается), то численность популяции возрастает. Если же благоприятные условия наступают в середине лета, численность популяции либо не изменится, либо увеличится, но незначительно. Когда же благоприятные условия наступают только в конце лета, это не приводит к подъему численности.

Результаты машинных экспериментов, проведенных при уменьшении величин смертности молодых особей, так же как и при исключении из размножения различных поколений, свидетельствуют о том, что первая генерация играет особую роль в динамике популяции, а на втором месте по значению стоит четвертая генерация. Различное соотношение величин смертности и рождаемости этих поколений приводит к наибольшим перестройкам структуры популяции и динамики ее численности. Подобные выводы получены О. А. Пястоловой (1964), которая изучала полевку-экономку в Субарктике.

По данным В. Г. Оленева (1964), в 1960 г. наблюдался подъем численности грызунов. Ниже приведена возрастная структура природной (август, 1960 г.) и модельной популяции (в % от общей численности):

Генерация	1-я	2-я	3-я	4-я
Природная популяция	12	18	6	63
Модельная популяция	7	14	12	67

Возрастной состав модельной популяции вычислялся при следующих условиях: смертность молодняка 4-й генерации снижена до 50%, остальных — 80%; все поколения размножались. Как видно, возрастной состав модельной и природной популяций довольно близок. Различия, касающиеся первой и третьей поколений, можно объяснить тем, что самки первой генерации, вероятно, не все участвовали в размножении. Это, по-видимому, и явилось причиной снижения доли первой и увеличения доли третьей поколений в общей численности. Приводимый пример иллюстрирует возможность применения модели для анализа природных популяций.

Проведенная нами работа дает дополнительный материал для суждения о роли различных факторов и различных поколений грызунов, для которых не характерно зимнее размножение. Как подчеркивалось, модель построена на основе конкретных данных, характеризующих дина-

мику численности грызунов (изучение полевой мыши на Среднем Урале и полевки-экономки в Субарктике в течение 16 лет). Хорошее совпадение данных, характеризующих реальную и модельную популяции, служит источником уверенности в том, что математическая модель удовлетворительно описывает явления, наблюдающиеся в природе. Наше внимание привлекло одно из несовпадений модели с природой. В природе, так же как и на модели, «дополнительная» весенняя генерация приводит к резкому увеличению численности осенью, но в природе этот эффект выражен резче. Это может свидетельствовать о том, что в годы с ранней весной не только появляется дополнительная генерация, но и смертность животных существенно снижается. Аналогичный вывод был сделан около двадцати лет тому назад (Шварц и др., 1957), в настоящей работе он получил новое подтверждение.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
24 мая 1976 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В. Н. Опыт экологического анализа путей приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. Автореф. докт. дисс., Свердловск, УФАН СССР, 1968.
- Гимельфарб А. А., Гинзбург Л. Р., Полуэктов Р. А., Пых Ю. А., Ратнер В. А. Динамическая теория биологических популяций, М., «Наука», 1974.
- Моран П. Статистические процессы эволюционной теории, М., «Мир», 1973.
- Оленев В. Г. Сезонные изменения морфологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры. Автореф. канд. дисс., Свердловск, УФАН СССР, 1964.
- Покровский А. В. Сезонные изменения скорости полового созревания самок степной пеструшки и некоторых других видов полевок. Бюлл. МОИП, 1967, 25.
- Пястолова О. А. Специфические особенности возрастной структуры популяции полевки-экономки на крайнем северном пределе ее распространения. В сб. Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных, М., Изд-во МГУ, 1964.
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций, М., «Мир», 1965.
- Шварц С. С., Павлинин В. Н., Сюзюмова Л. М. Теоретические основы построения прогноза численности мышевидных грызунов. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 8, Свердловск, 1957.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных, Свердловск, 1969.
- Anderson P. K. The role of breeding structure in evolutionary processes of *Mus musculus* populations. Mutal. Populat., Prague (Crehost. Acad. Sci), 1966.
- Brown E. B. Changes in patterns of seasonal growth of *Microtus pennsylvanicus*. Ecology, 1973, 54, № 5.
- Cole L. C. The population consequences of life history phenomena. Quart. Rev. Biol. 1954, 29, № 2.