

Популяционные основы управления численностью мелких млекопитающих

Щипанов Н. А., доктор биологических наук,
Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва

Дан обзор основных подходов к описанию и моделированию популяционных реакций. Функционирование локальных популяций рассмотрено как альтернативное: контроль и восстановление. С учетом возможности и механизмов изменения функции виды могут быть объединены в три группы с прогнозируемыми ожидаемыми демографическими характеристиками, возможными негативными последствиями контроля, устойчивостью к действию факторов и скоростью восстановления локальной популяции.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, популяция, функциональная структура.

Практическая необходимость ограничения и сохранения численности существует для млекопитающих из разных систематических групп, в основном грызунов и насекомыхоядных, объединяемых в экологическую группу «мелкие млекопитающие» (Merritt, 2010). Хорошо известна роль грызунов в повреждении пищевых ресурсов, поддержании и распространении зоонозных инфекций (Singleton et al. 2010; Meerburg et al. 2009). Со второй половины 20-го века ряд видов, которые еще недавно рассматривались как вредители, катастрофически снижают численность и требуют охраны (Lidicker, 1989). Сохранение разнообразия мелких млекопитающих важно, так как эти виды поддерживают потоки вещества и энергии, участвуют как в физическом (Jones et al., 1994), так и в биотическом конструировании экосистем (Dickman 1999), т. е. влияют на работоспособность биосферы, обеспечивая поддержание самих условий существования человека.

Разнообразные попытки ограничения численности проблемных видов, продолжающиеся уже более столетия с использованием высокотоксичных препаратов и/или других изощренных способов контроля, не принесли кардинальных успехов (Singleton et al., 1999). Попытки прямой охраны видов также пока не привели к желаемым результатам (Pucek 1989; Koshev 2008; Шекарова, 2010; Surov et al., 2016). Несмотря на кажущуюся противоположность, обе задачи могут быть решены в рамках концепции «экологически обоснованного менеджмента» (Singleton et al., 1999). Речь идет об управлении экологическими процессами с тем, чтобы оптимизиро-

вать численность управляемого вида. «Суть теории управления состоит в построении математической модели на основе системного анализа объекта управления и синтеза алгоритма управления для получения желаемых характеристик протекания процесса или целей управления» (Википедия). Рассматривая перспективы контроля численности проблемных видов, С. А. Шилова (1993) подчеркивала, что успешным может быть только воздействие, основанное на общих законах популяционной экологии. Здесь я кратко охарактеризую фундаментальные положения, значимые для построения такой модели и успешного управления численностью биологических видов.

Популяция. Понятие «популяция» неоднозначно. В современной литературе оно более соответствует понятию «выборка» из локальной популяции, связанной с определенными условиями среды. Подразумевается, что отдельная локальная популяция неустойчива, устойчивую же систему взаимодействующих популяций рассматривают как метапопуляцию (Hanski, 1999). Но так было не всегда. В российской экологической школе популяцию рассматривали как некоторую единицу, в которой происходят микроэволюционные процессы и осуществляется взаимодействие вида со средой. По мнению С. С. Шварца, не изучение взаимосвязи отдельного организма со средой, а изучение взаимосвязей и приспособительных реакций популяций с условиями их существования должно стать основной задачей экологии. Так же как существование клетки немислимо вне организма, так и немислимо существование организ-

мов вне популяции. ...Популяция... – определенная организация (структурное целое) вне которой они существовать не могут (Шварц, 1961). При таком подходе популяция воспринимается как некоторая целостная единица, обладающая спецификой, свойственной этому уровню организации живой материи (Наумов, 1971). В отличие от зарубежных исследователей в отечественной литературе популяцию могут рассматривать как самостоятельно функционирующую единицу (Беклемишев, 1960; Щипанов, 2004). Единство реакции обеспечивается за счет поддержания единого информационного пространства – «сигнального поля»: долгосрочной и краткосрочной маркировки территории (Наумов, 1973, 1977). Популяция рассматривается как единица вида, которая, воспринимая видоспецифичную пространственно-этологическую структуру, поддерживает оптимальную локальную плотность на основе обратной связи – «популяционный гомеостаз». При этом авторегуляция опосредована гипофизо-адреналовым механизмом (Шилов, 1977). Долгосрочная маркировка обеспечивает передачу информации о ранее заселенном пространстве в поколениях. В результате можно говорить о процессах, проходящих на уровне локальных группировок, и процессах, обеспечивающих взаимодействие самих локальных группировок.

Общие законы популяционной экологии.

На уровне локальной популяции существуют три закона, которые действуют так же определенно, как и в классической механике (Turchin, 2001). Закон экспоненциального роста: $N_t = rN_{t-1}$, где N – ожидаемая численность, r – коэффициент репродукции, а N_{t-1} – численность в предыдущий период, говорит о том, что при отсутствии каких-либо внешних воздействий численность будет нарастать неограниченно. Его можно рассматривать как аналог первого закона Ньютона. В случае возможности локального переуплотнения избыточный рост численности неэффективен, так как ведет к росту конкуренции, а темп размножения уменьшается при приближении к пороговому значению K на величину, пропорциональную отношению достигнутой численности к ее порогу – $r[1 - (K - N_{t-1})/N_{t-1}]$, или в общем виде $N_t = N_{t-1} r [1 - (K - N_{t-1})/N_{t-1}]$. Если виды взаимосвязаны и взаимодействуют по типу ресурс – потребитель, то каждый из них влияет на численность другого вида с некоторой задержкой, и возникает динамика, при которой численность популяций этих видов колеблется в противофа-

зе. Эти три закона достаточны для описания всех трех известных типов динамики численности популяции (Turchin, 2001).

Однако следует принимать во внимание, что колебания популяционной плотности могут определяться и с наследуемыми изменениями в поведении (Chitty D. 1967; Morris, 1984), которые могут быть связаны с изменением уровня метаболизма и иммунореактивностью.

Популяция в реальной среде. На уровне метапопуляции устойчивость определяется взаимодействиями локальных популяций. Реальная среда неоднородна, и виды адаптированы к определенной нестабильности и непредсказуемости среды (Levins, 1969). Средовая, генетическая, демографическая и катастрофическая неопределенности могут вызвать коллапс локальной популяции (Шафер, 1989). Генетически гомогенная, инбредная, популяция погибает от проявления генетического груза, демографически однородная популяция – от потери репродуктивного потенциала за счет меньшей выживаемости репродуктивных возрастов. Значение гетерогенности населения для образования остаточной популяции великолепно показано в работе С. А. Шиловой (1993). Все виды неопределенности могут быть преодолены за счет миграции между соседними локальными популяциями. В нестабильной и ненасыщенной среде наиболее велико значение коэффициента r , в стабильной и насыщенной среде – напротив, большее значение имеет самоограничение роста, то есть более значим коэффициент K (MacArthur, Wilson, 1967). В этом смысле речь идет об альтернативных r - и K -стратегиях, которые рассматривали как эволюционные стратегии видов (Pianka, 1970), но которые могут быть стратегиями популяций и проявляться в соответствующих условиях (Stearns, 1992). Такие стратегии определяют и состав мигрантов, и возможности восстановления локальных популяций (Lidicker, 1975).

Видовая специфика восстановления. Во всех случаях восстановление при локальных популяционных коллапсах происходит частично или полностью за счет иммиграции (Hein, Jacob, 2014). Различия между видами связаны лишь со скоростью этого процесса, которая зависит от способности популяции компенсировать повреждение, то есть сдвинуться в сторону r -стратегии. И восприятие плотности, и лабильность популяционной стратегии опосредованы социальными

Таблица

Классификация видов по типу функциональной структуры

Характеристики	Группы и подгруппы			
	1		2	3
	а	б		
Функция	Контроль и репарация		Репарация	Контроль
Изменение функции	В ответ на воздействие	В зависимости от фазы популяционного цикла	Невозможно	Невозможно
Демография	При отсутствии воздействия – стабильный состав групп, низкая доля нерезидентов, размножение ограничено; после воздействия – нестабильный состав группировок, высокая доля нерезидентов, размножение неограниченно	На фазах с функцией контроля – как в типе 3; На фазах с функцией репарации – как в типе 2	Нестабильный состав группировок, высокая доля нерезидентов, размножение неограниченно	Стабильный состав групп, низкая доля нерезидентов, размножение ограничено
Чувствительность к воздействию	В ответ на повреждение изменяют режим функционирования и демографическую структуру	На фазах цикла с функцией контроля высокая, с функцией репарации не чувствительны	Не чувствительны	Высокочувствительны
Продолжительность эффекта воздействия	Восстановление проходит быстрее, чем возможно за счет размножения остаточной популяции	Зависит от фазы популяционного цикла. На фазах с функцией контроля – как в типе 3, с функцией репарации – как в типе 2	Восстановление проходит быстрее, чем возможно за счет размножения	Восстановление соответствует темпам размножения
Особенности	Изменение функции после воздействия усиливает возможность репарации. Увеличение подвижности после контроля может провоцировать усиление эпизоотии, вселение нерезидентов, распространение инфекции	Эпизоотическое значение существенно различается по фазам популяционного цикла	Обычно малочисленны, но за счет большой подвижности значимы в эпизоотиях. Образуют временные скопления в благоприятных местообитаниях	Многочисленны, но легко переходят из категории «вредителей» в категорию «требуют охраны»
Примеры*	<i>Mus musculus</i> <i>Sylvaemus uralensis</i> <i>Crocidura leucodon</i>	<i>Microtus oeconomus</i> <i>Arvicola amphibious</i> <i>Sorex araneus</i>	<i>Cricetulus migratorius</i> <i>Crocidura suaveolens</i> <i>Sorex minutus</i>	<i>Meriones meridianus</i> <i>Marmota baibacina</i> <i>Sorex isodon</i>

* Подробнее в публикациях (Щипанов, 2001, 2016).

взаимодействиями видов (Shilova, Tchabovsky, 2009). Однако, во-первых, возможно огромное разнообразие вариантов социальных взаимодействий, а во-вторых, при сходных социальных системах могут наблюдаться различные скорости восстановления (Щипанов, 2016). Если рассматривать возможность продуцирования мигрантов

как функцию локальной популяции, можно выделить группы видов с предсказуемой демографической реакцией на воздействие, устойчивостью в среде и скоростью восстановления (Щипанов, 2000, 2002). Для классификации принципиальным является выделение альтернативных функций, т. е. функций, которые не могут на-

блюдаются одновременно в одном и том же месте. Это функция репарации, при которой в популяции производится избыточное население, и функция контроля, при которой самоограничение размножения препятствует производству избытка особей. Функция репарации соответствует r -, а функция контроля – K -стратегии. Признаками выполнения r -функции являются заметная доля нерезидентного населения (>10% в суточном улове) в котором представлены все демографические группы, непостоянство персонального состава локальных групп (более 10% сменяется за месяц), высокие темпы размножения, независимые от плотности, и в результате быстрая репарация локальной плотности (менее 0,5 репродуктивного интервала). При выполнении контролирующей функции эти признаки альтернативны (Щипанов, 2016). По возможности выполнения одной из этих функций, лабильности и механизму смены функции в локальных популяциях виды могут быть распределены в три группы, из которых первая имеет две подгруппы (табл.). Использование этой классификации позволит прогнозировать ряд осложнений, возникающих при контроле численности, и дифференцировано подходить к выбору тактики обработки, с учетом специфики видов, относящихся к определенным группам (Щипанов, 2001).

Список использованной литературы References

- 1. Беклемишев В. Н.** 1960. Пространственная и функциональная структура популяций. Бюллетень МОИП, отд. Биол. Т. 65 (2). С. 41–50.
- 2. Википедия.** Теория управления <https://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/58209>.
- 3. Наумов Н. П.** 1971. Уровни организации живой материи и популяционная биология. Журнал общей биологии. Т. 32. №6. С. 651–666.
- 4. Наумов Н. П.** 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значения для животных. Журнал общей биологии. Т. 34. №6. С. 808–817.
- 5. Наумов Н. П.** 1977. Биологические сигнальные поля и их значение в жизни млекопитающих. Успехи современной териологии. М.: Наука, С. 93–110.
- 6. Шаффер М.** 1989. Минимальные жизнеспособные популяции: как быть с неопределенностью? С. 93–118, в кн.: Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. Ред. М. Сулей. М., Мир.
- 7. Шварц С. С.** 1961. Принципы и методы современной экологии животных. Тр. ин-та биологии УФ АН СССР. В. 1. С. 1–51.
- 8. Шилов И. А.** 1967. О механизмах популяционного гомеостаза у животных. Успехи совр. Биологии. Т. 64 (2). С. 333–351.
- 9. Шилов И. А.** 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., МГУ.
- 10. Шилова С. А.** 1993. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М., Наука.
- 11. Щипанов Н. А.** 2000. Некоторые аспекты устойчивости мелких млекопитающих. Успехи современной биологии. Т. 1. С. 73–87.
- 12. Щипанов Н. А.** 2001. Экологические основы управления численностью мелких млекопитающих. Избранные лекции. М.: Гриф и К. 182 с.
- 13. Щипанов Н. А.** 2002. Функциональная организация популяций: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладные аспекты (на примере мелких млекопитающих). Зоологический журнал. Т. 81 (9). С. 1048–1077.
- 14. Щипанов Н. А.** 2003. Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие // Зоол. журнал. Т. 82. №4. С. 450–469.
- 15. Щипанов Н. А.** 2016. Функциональная структура популяции и видовое разнообразие. Мелкие млекопитающие. С. 478–513, в сборнике: Аспекты биоразнообразия. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Москва.
- 16. Chitty D.** 1967. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. Proceedings of the Ecological Society of Australia. 2: 51–78.
- 17. Dickman C.** 1999. Rodent-ecosystem relationships: a review. P. 113–133, in Ecologically-based management of rodent pests. G. R. Singleton, H. Leirs, L. A. Hinds and Z. Zhang Eds. Australian Centre for International Agricultural Research: Canberra.
- 18. Hanski I.** 1999. Metapopulation Ecology. Oxford ser. Ecology and Evolution: OUP Oxford.
- 19. Hein S., Jacob J.** 2014. Recovery of small rodent populations after population collapse. – Wildlife Research <http://dx.doi.org/10.1071/WR14165>.
- 20. Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M.** 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos, 69: 373–386.
- 21. Koshev Y. S.** 2008. Distribution and status of the European Ground Squirrel (*Spermophilus citellus*) in Bulgaria. Lynx (Praha), 39(2): 251–261.
- 22. Levins, R.** 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental

heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15(3): 237–240.

23. Lidicker W. Z. Jr. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. P. 103–128 in: *Small mammals their production and population dynamics*. Golley F. B., Petruszewicz K., Ryszkowski L. eds. London: Cambridge University Press.

24. Lidicker W. Z. Jr. 1989. Introduction. P. iii-1, in: *Rodents. A World Survey of Species of Conservation Concern*. W. Z. Jr. Lidicker ed. Occasional Papers of the IUCN Species Survival Commission (SSC) No.4.

25. MacArthur R. H., Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton, N. Y., Princeton Univ. Press.

26. Meerburg G. M., Singleton G. R., Kijlstra, A. 2009. Rodent-borne diseases and their risks for public health. *Critical Reviews in Microbiology* 35, 221–270 doi:10.1080/10408410902989837.

27. Merritt J. F. 2010. *The Biology of Small Mammals*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

28. Morris D. W. 1984. Rodent population cycles: life history adjustments to age-specific dispersal strategies and intrinsic time lags. *Oecologia* (Berlin). 64: 8–13.

29. Pianka E. R. 1970. On r- and K-selection. *American Naturalist*, 104: 592–597.

30. Pucek Z. A Preliminary report on threatened rodents in Europe P. 26–33, in: *Rodents. A World Survey of Species of Conservation Concern*. W. Z. Jr. Lidicker ed. Occasional Papers of the IUCN Species Survival Commission (SSC) No.4.

31. Shilova S. A., Thchabovsky A. V. 2009. Population response of rodents to control with rodenticides. – *Current Zoology*. 55: 81–91.

32. Singleton G. R., Belmain S. R., Brown P. R., Aplin K. P., Htwe N. M. 2010. Impacts of rodent outbreaks on food security in Asia. *Wildlife Research* 37, 355–359 doi:10.1071/WR10084.

33. Singleton G. R., Leirs H., Hinds L. A., Zhang Z. 1999. Ecologically-based management of rodent pests. Re-evaluating our approach to an old problem. P. 17–29, in *Ecologically-based management of rodent pests*. Singleton G. R., Leirs H., Hinds L. A. and Zhang Z. Eds. Australian Centre for International Agricultural Research: Canberra.

34. Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.

35. Surov A., Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., Monecke S. 2016. Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus*. *Endangered species research*. 31: 119–145.

36. Turchin P. 2001. Does population ecology have general laws? *OIKOS* 94: 17–26.

Population bases for management of small mammals

Shchipanov N. A.

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow

An overview of the main approaches to the description and modeling of population process is given. The functioning of local populations is considered as an alternative: control vs. recovery. Taking into account the possibilities and mechanisms for changing the function, species can be combined into three groups with expected demographic patterns, predictable negative consequences of control, with prognoses of resistance to impacts and the rates of recovery of populations.

Key words: small mammals, population, functional structure.