

ГОРОДИЛОВА

Юлия Владимировна

**ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ
МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ И СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ
ГРЫЗУНОВ НА УРАЛЕ**

03.02.08 – экология

03.02.04 – зоология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2011

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук
Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Научный руководитель доктор биологических наук
Васильева Ирина Антоновна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Монахов Владимир Генрихович

доктор биологических наук, профессор
Стариков Владимир Павлович

Ведущее учреждение: Учреждение Российской академии наук
Институт систематики и экологии животных
Сибирского отделения РАН

Защита состоится «22» ноября 2011 г. в 11:00 часов на заседании диссертационного
совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных Уральского
отделения РАН по адресу:

620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

Факс: (343) 260-82-56.

E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

Адрес сайта института: <http://www.ipae.uran.ru>

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и
животных УрО РАН.

Автореферат разослан «20» октября 2011 г

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Золотарева Н.В.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. В основе перестроек биоты и эволюционно-экологических механизмов ее устойчивости лежат фундаментальные популяционные процессы, происходящие в биотических сообществах (Шварц, 1980; Чернов, 1984, 2005; Яблоков, 1987; Hansson, 1988; Hanski, 1999; Большаков, 2004; Алещенко, Букварева, 2010). При этом все более актуальным становится и вопрос о возможности быстрых микроэволюционных перестроек в импактных популяциях, подверженных хроническому воздействию тех или иных техногенных поллютантов (Безель, 1987, 2006; Жерихин, 2003; Васильев, Васильева, 2005). Существует большое количество работ, в которых изучается реакция сообществ и популяций на изменение среды, однако вопрос о взаимодействии изменений структуры населения и морфологической изменчивости животных изучен недостаточно. Подбирая серии выборок из контрольных и импактных популяций симпатрических видов, можно соотнести масштабы естественной внутривидовой изменчивости и изменений морфогенеза, являющихся отдаленными последствиями техногенного загрязнения (техногенной изменчивости). Стратегия работы состоит в подборе сценариев для проверки ряда гипотез об устойчивости адаптивной нормы как на популяционно-видовом уровне, так и на уровне биотических сообществ – таксоценов. Таксоцен грызунов в данной работе используется как целостный объект для изучения *морфологического разнообразия*. На популяционно-видовом уровне (отдельных компонентов таксоцена) анализируется *изменчивость* формы и размеров морфоструктур сегментов грызунов, оценивается степень ее сопряженности у разных симпатрических видов.

Цель исследования: Провести эколого-морфологический анализ изменчивости в популяциях малой лесной мыши и симпатрических видов грызунов, а также динамики морфоразнообразия таксоценов грызунов в естественных (контрольных) и техногенных (импактных) местообитаниях на Урале.

Задачи исследования:

1. Провести эколого-морфологический анализ изменчивости хромосомных рас малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) на примере формы нижней челюсти и сопоставить межрасовые различия с размахом разных форм межгрупповой изменчивости в пределах одной расы, включая влияние техногенного загрязнения среды в Уральском регионе.

2. Оценить специфичность проявления морфологической изменчивости формы и размеров нижней челюсти у модельного вида – *S. uralensis* – в условиях хронического воздействия техногенных поллютантов: радионуклидов и фторидов.

3. Изучить сопряженную морфологическую изменчивость симпатрических видов грызунов в пространстве (в долготном и широтном направлениях) и во времени, а также сопряженную биотопическую изменчивость, в том числе и при хрониче-

ском воздействие техногенных факторов, на примере малой лесной мыши, рыжей (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) и красной (*C. rutilus* Pallas, 1779) полевков.

4. Сопоставить динамику численности и биоразнообразия населения грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) в контрольном и импактном таксоценозах и выявить соотношение морфологического и таксоценозического разнообразия.

Научная новизна и теоретическая значимость. В диссертации изложены новые подходы к анализу морфоразнообразия на популяционно-ценозическом уровне и его использованию в синэкологии и эволюционной экологии. Впервые показано, что морфологические различия хорошо согласуются с молекулярно-генетической гипотезой (Карамышева и др., 2010) о конспецифичности трех хромосомных форм малой лесной мыши. Впервые обнаружено, что техногенная изменчивость формы нижней челюсти *S. uralensis*, вызванная последствиями загрязнения среды радионуклидами, фторидами и токсичными нефтепродуктами, может быть сопоставима по уровню с географической изменчивостью вида на Урале. Впервые методами геометрической морфометрии показано, что морфогенетическая реакция видов-доминантов грызунов на резкие флуктуации среды, включая экологически контрастные биотопы, разные природные зоны, разные по климатическим условиям годы, естественные и техногенно загрязненные территории оказывается в значительной степени параллельной. Виды-субдоминанты проявляют в целом большую изменчивость и занимают большой объем в общем морфопространстве таксоценоза. Впервые на рецентном материале подтверждена гипотеза о возрастании морфологического разнообразия при снижении таксоценозического разнообразия сообществ на примере таксоценозов грызунов в техногенной среде в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС).

Практическая значимость результатов и их реализация. Данные по внутривидовой морфологической изменчивости хромосомных рас *S. uralensis* позволяют корректно интерпретировать степень дифференциации природных популяций. Разработаны новые методы оценки экологического состояния таксоценоза грызунов как части сообщества, которые могут быть использованы при разработке регионального экологического мониторинга. Результаты исследования используются при чтении курсов «Териология» и «Экология животных» на биологическом факультете УрФУ.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Проявления техногенной морфологической изменчивости у модельного вида – малой лесной мыши – в результате хронического воздействия различных техногенных поллютантов (радионуклиды, фториды, токсичные нефтепродукты) на импактные популяции могут быть сопоставимы по размаху с географической изменчивостью вида на Урале.

2. Сопряженная морфологическая изменчивость симпатрических видов-кодминантов проявляется в пространстве и во времени как исторически сложившаяся сходная морфогенетическая реакция на естественные ландшафтно-климатические факторы. Виды-субдоминанты проявляют большую изменчивость и занимают больший объем в морфопространстве таксоцена, чем виды-доминанты.

3. Снижение таксоценотического разнообразия грызунов в техногенной среде в зоне влияния ВУРСа сопровождается возрастанием морфологического разнообразия таксоценов. При низкой численности (условно неблагоприятные годы) и на импактном участке морфодиверсификация достоверно возрастает.

Апробация работы. Результаты диссертационной работы были представлены на 6 конференциях молодых ученых ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург, 2005-2011); VIII и IX съездах Териологического общества (Москва, 2007, 2011); Всероссийской научно-практической конференции «Экология в высшей школе: синтез науки и образования» (Челябинск, 2009); Всероссийской конференции «Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих» (Пенза, 2009); III Международной конференции «Горные экосистемы и их компоненты», (Нальчик, 2009); V Международной научной конференции «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах – ZOOCENOSIS-2009» (Украина, Днепропетровск, 2009); Всероссийской конференции молодых ученых «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы» (Улан-Удэ, 2010); Международной конференции «Проблемы экологии: чтения памяти проф. М.М. Кожова» (Иркутск, 2010).

Личный вклад автора. При непосредственном участии автора собран и обработан весь необходимый материал. Автором лично выполнена статистическая обработка данных, проанализированы полученные результаты, сделаны обобщения в виде выводов и осуществлена подготовка к публикации научных работ, освещающих итоги исследований.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 17 работ, включая 1 статью в журнале, рекомендованном в списке ВАК РФ.

Структура и объем работы. Рукопись состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка цитированной литературы и приложения. Диссертация изложена на 201 стр. машинописного текста, содержит 20 табл., 56 рисунков. Список литературы включает 225 работ, в том числе 60 на иностранных языках.

Благодарности: Автор благодарит научного руководителя д.б.н. И.А. Васильеву за поддержку и критические замечания, д.б.н., профессора А.Г. Васильева за помощь в освоении методов геометрической морфометрии, к.б.н. М.В. Чибиряка за помощь при проведении полевых работ, а также всех сотрудников лаборатории эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН за поддержку и полезные советы. Благодарю к.б.н. Н.Е. Колчеву и Зоомузей МГУ за любезно предоставленные материалы.

Глава 1. ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ И ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Показана актуальность проблемы соотношения масштабов естественной внутривидовой изменчивости и техногенной изменчивости – антропогенно обусловленных морфогенетических изменений популяций и таксоценов. Таксоцен – это группа таксономически близких видов членов одной экологической гильдии, которые выполняют в сообществе сходную роль по утилизации определенного спектра ресурсов (Chodorowski, 1959; Hutchinson, 1967; Николаев, 1977; Чернов, 2005). Приведено описание основного объекта исследования малой лесной мыши и ее внутривидовой дифференциации, показана актуальность изучения ее морфологической изменчивости. Обсуждается проблема соотношения ценотического и внутривидового разнообразия при нарушении условий обитания. Рассмотрены аспекты изучения разных форм межгрупповой изменчивости и проявления морфоразнообразия с использованием методов геометрической морфометрии и дистантного анализа (Rohlf, 1999; Павлинов, 2000, 2008; Zelditch et al., 2004; Лисовский, Павлинов, 2008; и др.).

Глава 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа основана на материалах, собранных при участии автора с 2003 по 2010 г. в Челябинской и Оренбургской областях. Также использовали коллекционные материалы лаборатории эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН, Зоологического музея МГУ, и любезно предоставленные к.б.н. Н.Е. Колчевой. Общий объем материала составил 4003 экз. по 35 различным географическим и временным группам выборок по 12 видам грызунов. Основными объектами являются малая лесная мышь, рыжая и красная полевки. Отлов проводили на контрольном и импактном участках в августе 2003-2010 г. в Каслинском р-не Челябинской обл. в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (головная часть ВУРСа и окрестности п. Метлино) и в июле 2007 г. и 2010 г. в Кувандыкском р-не Оренбургской обл. в окрестностях г. Кувандык (п. Кашук, пойма р. Сакмара, колки, лесопосадки) и вблизи Южно-Уральского криолитового завода (ЮУКЗ). Животных отлавливали стандартным методом ловчих линий по 50-100 ловушек-плашек (Кучерук и др., 1963; Карасева и др., 2008). С животных снимали стандартные промеры тела (Виноградов, Громов, 1952) и внутренних органов (Шварц и др., 1968).

Морфологическую изменчивость изучали на однородных в возрастном отношении сеголетках, исключив ювенильных и зимовавших особей. Определение возраста и выделение возрастных групп проводили стандартными методами (Кошкина, 1955; Ларина, Лапшов, 1974; Тупикова и др., 1970; Колчева, 1992; Клевезаль, 2007).

Для изучения морфологической изменчивости разных хромосомных рас малой лесной мыши использовали 15 выборок (рис. 1). Среди них для анализа воздействия техногенных поллютантов использовали выборки мыши из трех разных по типу загрязнения импактных участков: ВУРС в его головной части с высоким уровнем за-

грязнения радионуклидами; окр. г. Кувандык в зоне ЮУКЗа, где среда загрязнена фторидами; окр. п. Б. Куганак вблизи г. Стерлитамака, где поймы рек Белая и Куганак загрязнены токсическими нефтепродуктами.

Сопряженную географическую изменчивость симпатрических видов-доминантов (малой лесной мыши и рыжей полевки) изучали по музейным материалам лаб. эволюционной экологии ИЭРиЖ в долготном (Оренбургская обл., 1978 г.) и широтном направлениях (Башкортостан, 1986 г.). При рассмотрении межгрупповой биотопической изменчивости симпатрических видов использовали материалы 2010 г. из Оренбургской обл. На материале 2003-2008 гг. из Челябинской обл. в зоне влияния ВУРСа исследовали временной (хронографический) аспект сопряженной изменчивости симпатрических видов (малой лесной мыши и красной полевки), также рассмотрена многолетняя динамика численности и видового разнообразия, описано морфоразнообразие таксоценов грызунов. Плотность радиационного загрязнения почвы в головной части ВУРСа (импактный участок – «Лежневка») по ^{90}Sr составляет 23.9-39.8 МБк/м², а на контрольном участке (Метлино) – 43.7 кБк/м² (Особенности радиационной ... , 2004). Участки удалены друг от друга на 10–12 км.

Морфологическую изменчивость формы нижней челюсти грызунов изучали методами геометрической морфометрии (Rohlf, 1999; Павлинов, 2000; Zelditch et al., 2004). Для ее описания использовали 16 гомологичных меток-ландмарков, размещенных на лингвальной стороне нижней челюсти (рис. 2).

Построение морфопространства таксоценов проводили по трем системам признаков: по габитуальным признакам (длина тела, хвоста и ступни, масса тела и индекс упитанности животных); по морфофизиологическим индикаторам (индексы сердца, печени, почки, надпочечника, ‰); по ряду характеристик формы нижней челюсти при использовании методов геометрической морфометрии (прокрустовы координаты, размер центроида и др.). Показатель морфологического разнообразия вычисляли как средний квадрат евклидовых дистанций соответствующей группы выборок от общего центроида, объем морфопространства вычисляли как среднее геометрическое размаха значений первых пяти главных координат (Foote, 1993, 1997; Navarro, 2003).

При ординации и классификации объектов применяли методы многомерной статистики: главных компонент и главных координат, канонический, дискриминантный и кластерный анализы, а также многомерное неметрическое шкалирование; (Иберла, 1980; Терехина, 1986; Ким и др., 1989; Дэвис, 1990; Clarke, 1993). Статистические расчеты, включая методы ресэмплинга, проводили на основе программ PAST 2.11, TPS, MorphoJ, IMP, Statistica 5.5.

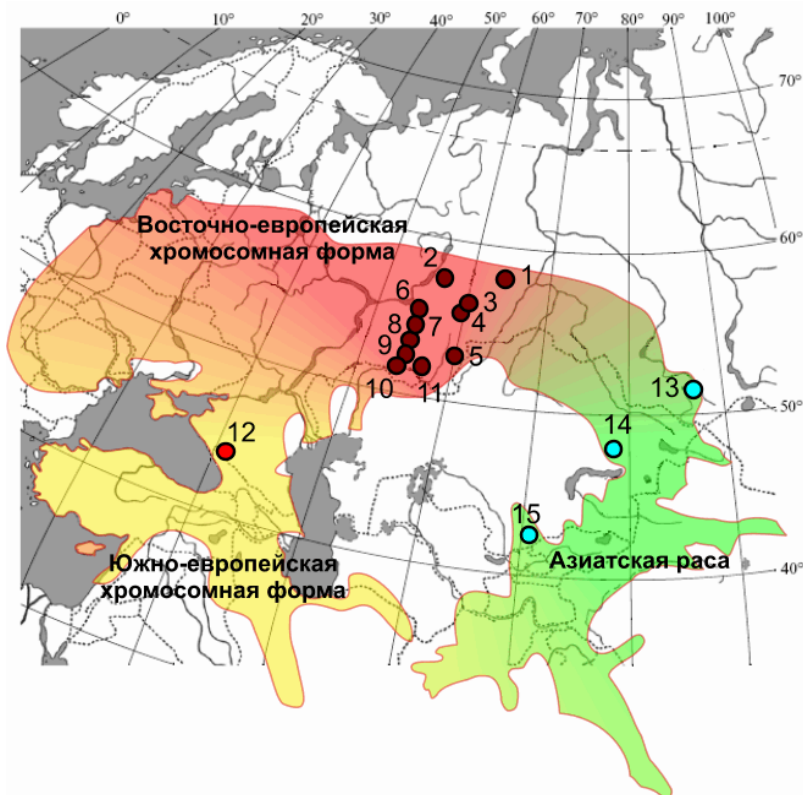


Рисунок 1 – Карта-схема ареала малой лесной мыши (по Пантелееву, 1998) и размещения 15 выборок, относящихся к трем хромосомным группам (по Карамышева и др., 2010), выделенным цветом (в скобках объем выборок)

Россия, Свердловская обл.: 1 – Тугулымский р-н, д. Галашово (29), 2 – Шалинский р-н, д. Шигаево (27); **Челябинская обл.:** 3 – Каслинский р-н, ЗАТО Озерск, окр. п. Метлино (30), 4 – г. Миасс, Ильменский зап-к (19), 5 – Брединский р-н, п. Бреды (15); **Респ. Башкортостан:** 6 – Куюргазинский р-н, с. Ира (31), 7 – Стерлитамакский р-н, с. Большой Куганак (31), 8 – г. Уфа (12); **Оренбургская обл.:** 9 – Саракташский р-н, с. Черный отрог (16), 10 – Соль-Илецкий р-н, с. Егинсай (28), 11 – Кувандыкский р-н, г. Кувандык (30); 12 – **Краснодарский кр.**, Кавказский зап-к, с. Красная Поляна (22); 13 – **Респ. Алтай**, Улаганский р-н, Алтайский зап-к, оз. Телецкое (8); **Казахстан:** 14 – Карагандинская обл., Каркаралинский р-н, п. Каркаралинск (4), 15 – Южно-Казахстанская обл., Тoleбийский р-н, зап-к «Аксу-Джабаглы» (10)

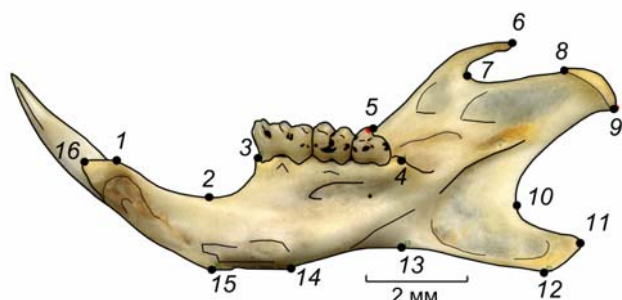


Рисунок 2 – Размещение 16 меток-ландмарок на лингвальной стороне нижней челюсти малой лесной мыши

Анализ ценогических особенностей населения проводили с использованием стандартных индексов разнообразия (Животовский, 1980; Песенко, 1982; Мэгарран, 1992). Сходство вариантов населения мелких млекопитающих на разных участках определяли коэффициенту Чекановского-Съёренсена (I_{cs}) для количественных показателей в форме b (Песенко, 1982), не чувствительному к разным объемам выборок.

Глава 3. АНАЛИЗ СООТНОШЕНИЯ ЕСТЕСТВЕННОЙ И ТЕХНОГЕННОЙ ВНУТРИВИДОВОЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ У МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ

3.1 Морфологическая изменчивость хромосомных рас малой лесной мыши: геометрическая морфометрия нижней челюсти

Исходно вид *Sylviaetmus uralensis* разделяли на три аллопатрические хромосомные расы: восточно-европейская, южно-европейская и азиатская. По Г.Н. Челоминой и Д.М. Атопкину (2010) азиатская раса заслуживает выделения в отдельный вид

S. tokmak. Однако А.С. Богданов (2004) и Т.В. Карамышева с соавт. (2010) выделяют лишь две хромосомные расы: европейскую и азиатскую. Европейская раса подразделяется на восточно- и южно-европейские хромосомные формы. Изученный материал (363 экз.) охватывает все три хромосомные группы (см. рис. 1).

Нами смоделировано филогенетическое дерево с учетом молекулярно-генетических отношений хромосомных групп (по Карамышевой и др., 2010), а его ветви для восточно-европейской хромосомной формы, обитающей на Урале, и азиатской расы построены на основе пространственного размещения выборок. Морфологическое картирование филогении по алгоритму Мэдисона (Klingenberg, 2011) выявило хорошее соответствие морфометрических и филогенетических отношений. Показано, что хромосомные группы *S. uralensis* почти равномерно дифференцированы друг от друга в плоскости первых двух канонических переменных (рис. 3).

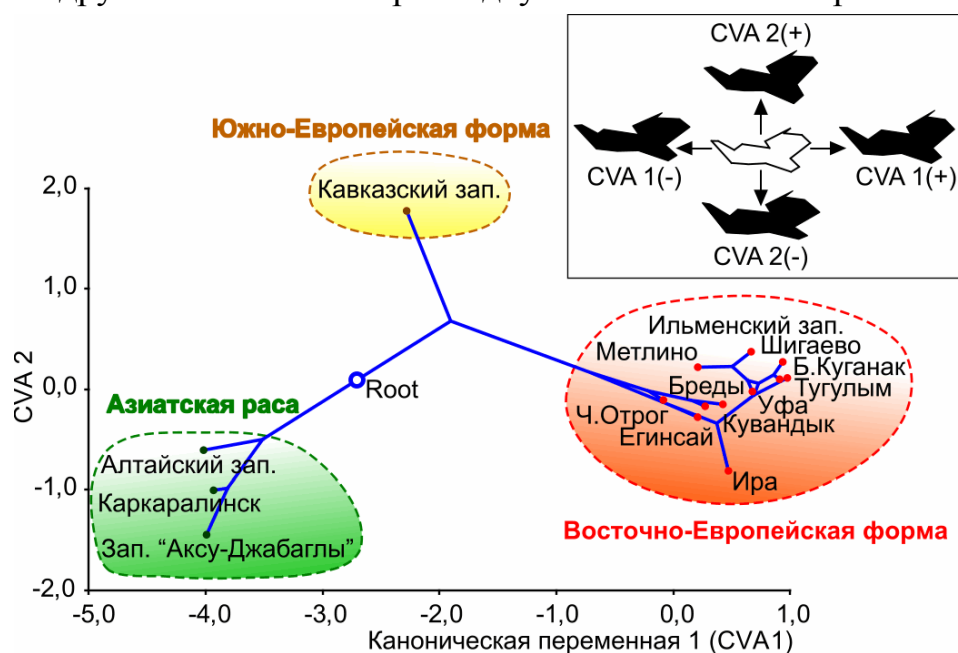


Рисунок 3 – Морфокартирование филогенетического дерева для выборок хромосомных групп *S. uralensis* в плоскости двух канонических переменных (CVA1, CVA2). В рамке показаны направления изменений формы нижней челюсти вдоль осей, центральная конфигурация – консенсус

Проведенный многомерный анализ формы нижней челюсти методами геометрической морфометрии не выявил морфологического хиатуса между азиатской и европейской расами. Таким образом, наши данные согласуются с представлениями о конспецифичности хромосомных рас *S. uralensis*.

3.2 Анализ соотношения географической и техногенной изменчивости формы нижней челюсти в пределах европейской хромосомной расы *S. uralensis* на Среднем и Южном Урале

Изучение соотношения географической и техногенной форм изменчивости в пределах восточно-европейской хромосомной формы европейской расы *S. uralensis* провели по 11 выборкам, в том числе с техногенно загрязненных территорий: ВУРС, п. Б. Куганак и ЮУКЗ. Был проведен канонический анализ формы нижней челюсти мышцы. Показано, что широтная географическая изменчивость проявилась вдоль второй канонической оси, а вдоль первой оси выявились неспецифические изменения,

связанные с влиянием техногенного загрязнения разной природы (рис. 4). Вдоль третьей оси наблюдается уклонение куганакской выборки из Башкортостана, которое, вероятно, связано с хроническим влиянием на морфогенез токсических нефтепродуктов. По четвертой переменной проявилась параллельная неспецифическая реакция на воздействие остеотропных поллютантов (фторидов и радиостронция).

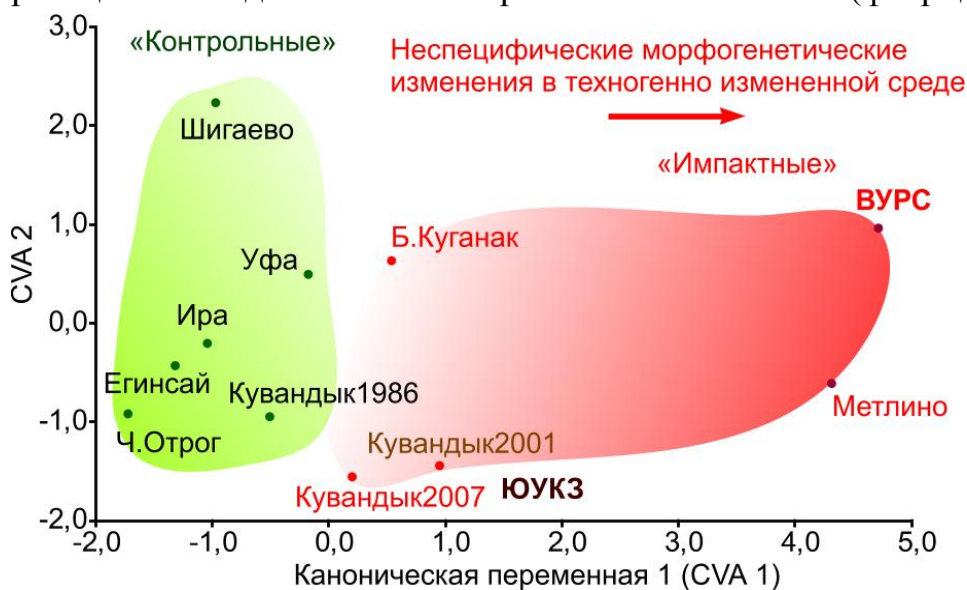
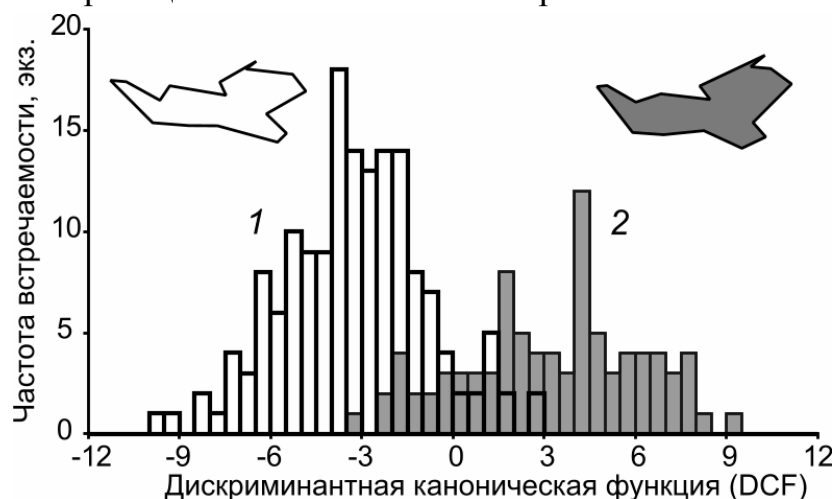


Рисунок 4 – Канонический анализ изменчивости формы нижней челюсти малой лесной мыши в контрольных и импактных популяционных группировках Урала и Приуралья (восточно-европейская хромосомная раса)

Дискриминантный анализ обобщенных контрольных и импактных выборок выявил устойчивые различия между ними (рис. 5), что подтвердил перекрестный проверочный тест. Форма челюсти в импактных выборках отличается от контрольных более вытянутой в дорзальном направлении венечно-сочленовной частью и относительно укороченным угловым отростком. Эти фенотипические черты связаны с неспецифической морфогенетической реакцией на техногенное загрязнение.

Рисунок 5 – Результаты обобщенного дискриминантного анализа формы нижней челюсти контрольных (1) и импактных (2) популяционных группировок малой лесной мыши Южного и Среднего Урала



Таким образом, техногенная изменчивость формы нижней челюсти малой лесной мыши, вызванная отдаленными последствиями загрязнения среды, может быть сопоставима по уровню с естественной географической изменчивостью вида на Урале. Размах морфологических различий между хромосомными расами *S. uralensis* существенно превышает различия внутри одной расы на Урале, в том числе вызванные хроническим техногенным загрязнением (см. рис. 3).

3.3 Морфологическая изменчивость малой лесной мыши на двух территориях Южного Урала с разным типом загрязнения

На материалах 2001 (33 экз.) и 2007 (34 экз.) годов в Оренбургской и 2005 г. в Челябинской области (35 экз.) методами геометрической морфометрии изучали морфогенетическую реакцию малой лесной мыши на два вида техногенного загрязнения. В районе ЮУКЗа содержание фторидов в костях животных достигает 6000 мг/кг, у контрольных (п. Кашук) – менее 500 мг/кг. На территории ВУРСа концентрация ^{90}Sr в костной ткани зверьков достигает 600-700 Бк/г, в контроле – до 100 Бк/г. При каноническом анализе показано, что наряду с проявлением вдоль первой оси географической изменчивости вдоль второй оси у оренбургских и челябинских животных из импактных участков наблюдается однонаправленное изменение формы нижней челюсти, т.е. независимо от природы загрязнения проявляется неспецифическая морфогенетическая реакция. Эффект радиоактивного воздействия на морфогенез оказался сопоставим с влиянием высокого содержания фторидов.

Дополнительно показана возможность разделения влияния условий года, биотопа и прямого техногенного загрязнения среды фторидами на изменчивость нижней челюсти малой лесной мыши в Оренбургской области с помощью дискриминантного канонического анализа. Интерпретация осей основана на результатах рангового корреляционного анализа Спирмена (таблица). Обнаружено, что хронографическая, ландшафтно-биотопическая и техногенная компоненты изменчивости вносят разный вклад в морфогенез нижней челюсти.

Таблица – Корреляция индивидуальных значений координат первых трех дискриминантных канонических функций с годовой и биотопической приуроченностью и содержанием фтора в кости малых лесных мышей (коэф. корреляции r_s , Спирмена)

	Год	Биотоп	Фтор, мг/кг
DCF1	0.83*	-0.11	0.08
DCF2	0.08	0.75*	0.21
DCF3	0.19	0.16	0.41*

Примечание – * – уровень значимости, $p < 0.001$

Глава 4. ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ СОПРЯЖЕННОЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ В ПРОСТРАНСТВЕННОМ И ВРЕМЕННОМ АСПЕКТАХ

4.1 Сравнение ареалов симпатрических видов, формирующих сообщества (таксоцены) грызунов на Южном Урале

Величина, структура и расположение ареала могут косвенно отражать видовой экологический преферендум и свойства экологической ниши видов (Одум, 1986; Джиллер, 1988). Исходя из правила Гаузе, чем больше совмещены ареалы видов

(полнее выражена симпатрия), тем меньше должна быть экологическая конкуренция между ними. Используя карты-схемы П.А. Пантелеева (1998), оцифровали ареалы 8 видов грызунов, формирующих таксоцены Южного Урала. С помощью программы TPSdig2 (Rohlf, 2010) вычислили площадь и периметры в пикселах, а также степень трансгрессии ареалов (симпатрии). Степень трансгрессии оценивали как отношение площади наложения ареалов видов к их общей площади. Определяли также нелинейный индекс изрезанности ареала как отношение площади круга, вычисленной из длины периметра (контура) ареала, к его реальной площади. Виды-доминанты, формирующие ядро таксоценов грызунов Южного Урала – *S. uralensis* и *C. glareolus*, имеют близкие по величине значения индексов изрезанности ареала. Остальные виды, у которых значения индексов в целом выше, были избирательны к местообитаниям и встречались лишь в отдельных таксоценах. Анализ степени взаимного перекрывания ареалов у видов, формирующих сообщества грызунов Южного Урала, позволил характеризовать структуру взаимных таксоценологических связей видов, обусловленных их потенциально низкой конкуренцией.

4.2 Сопряженная географическая изменчивость малой лесной мыши и рыжей полевки на Южном Урале

По коллекционным материалам исследовали сопряженную географическую изменчивость формы нижней челюсти малой лесной мыши и рыжей полевки методами геометрической морфометрии в долготном направлении в Оренбургской области в 1978 г. (69 и 74 экз. соответственно) и в широтном направлении на территории Башкирии в 1986 г. (60 и 78 экз.). В каждом варианте сравнивали по три пары синтопных выборок обоих видов. Получены сходные картины взаимного расположения пар центроидов одноименных выборок у двух симпатрических видов как в Башкирии, так и в Оренбургской области. После снятия межвидовых различий, связанных с таксономическими особенностями и трофической специализацией, которые проявляются вдоль первой канонической переменной или первой главной компоненты, вдоль последующих осей в обоих вариантах сравнений наблюдалась высокая степень сопряженной географической изменчивости мышей и полевок.

В выборках малой лесной мыши и рыжей полевки из окр. п. Б. Куганак в Башкирии выявилась сходная сопряженная морфогенетическая реакция в ответ на хроническое воздействие токсичных продуктов нефтехимической промышленности.

4.3 Изучение сопряженной хронографической изменчивости аллохронных выборок малой лесной мыши и красной полевки в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа

Хронографический аспект сопряженной изменчивости изучали на выборках из популяций малой лесной мыши (187 экз.) и красной полевки (184 экз.) из зоны ВУРСа в Челябинской обл. (2003-2008 гг.). Выявлена сопряженность хронографиче-

ских последовательных изменений формы нижней челюсти в аллохронных выборках обоих видов (рис. 6). Ординаты центроидов пар синхронных выборок *S. uralensis* и *C. rutilus* разных лет достаточно согласованно смещаются в плоскости второй и третьей канонических переменных. Наименьшие межвидовые различия вдоль этих осей проявились в 2005 году при пике численности животных, а наибольшее расхождение – в 2004 году при депрессии численности. Коэффициент корреляции Пирсона при оценке связи значений ординат выборок вдоль второй канонической переменной (CVA 2) для малой лесной мыши и красной полевки составил $r = 0.93$ ($Z = 2.87$; $p = 0.004$), что указывает на высокую сопряженность хронографической изменчивости у симпатрических видов-доминантов.

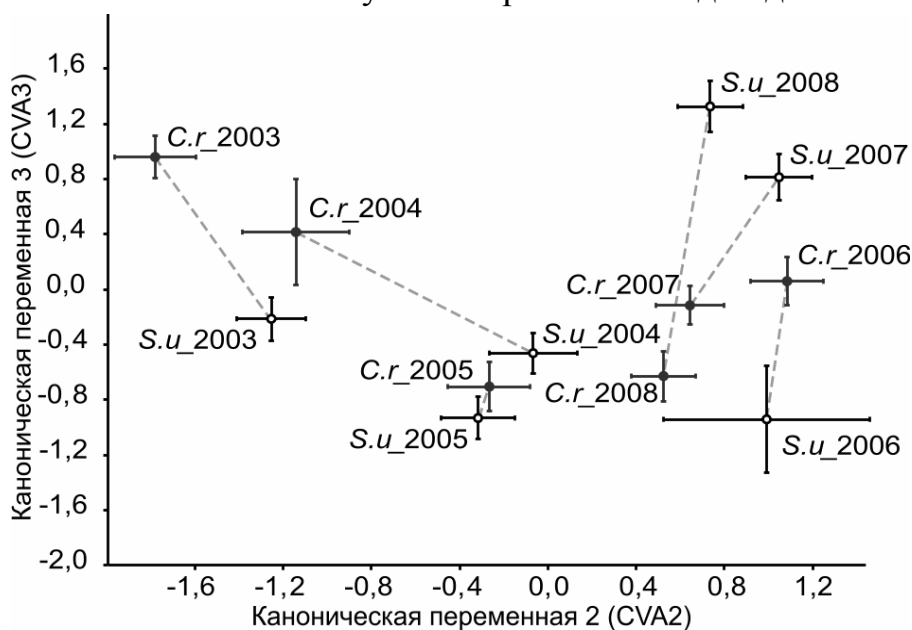


Рисунок 6 – Хронографическая изменчивость формы нижней челюсти у аллохронных (2003-2008 гг.) пар выборок малой лесной мыши (*S.u.*) и красной полевки (*C.r.*) в зоне влияния ВУРСа вдоль второй и третьей канонических осей (CVA2 и CVA3). Указаны величины стандартных ошибок

4.4 Анализ сопряженной биотопической изменчивости симпатрических видов на примере малой лесной мыши и рыжей полевки в Оренбургской области

Для изучения сопряженной биотопической изменчивости выбрали три локальных поселения (микрораспуляции) двух симпатрических видов – малой лесной мыши (75 экз.) и рыжей полевки (69 экз.) из окр. г. Кувандык (июль 2010 г.). Изученные биотопы являются экологически контрастными: пойменный лес р. Сакмары, ветрозащитная лесополоса и колки на вершинах холмов Губерлинского мелкосопочника. В направлении колков выражены градиенты высоты местности над уровнем моря (перепад высот около 100 метров), снижения влажности и увеличения температуры. Летом 2010 г. наблюдалась аномально жаркая погода (до 44°C), что способствовало усилению контрастности биотопических условий. Всего было отловлено 7 видов грызунов в пойме реки (372 экз.), лесополосе (103 экз.) и колках (130 экз.). Наибольшее обилие проявилось в лесополосе и составило 35.3 ± 2.8 , а наименьшее – в колках – 22.3 ± 1.7 экз. на 100 ловушко-суток. В пойменном лесу и колках доминирует рыжая полевка, а в лесополосе – малая лесная мышь.

Показано, что размер центроида нижней челюсти (соответственно и размер черепа) рыжих полевок увеличивается в направлении от колков к пойме, а у малой лесной мыши – наоборот, от поймы к колкам. Каноническим анализом формы нижней челюсти установлено, что сопряженные параллельные проявления биотопической изменчивости двух симпатрических видов наблюдались только при сравнении животных из поймы и лесополосы. Рыжая полевка из колков по форме нижней челюсти оказалась близка к таковой в лесополосе. У малой лесной мыши проявилось отклонение выборки из колков. Дополнительная проверка показала, что по сравнению с двумя другими эта выборка по форме нижней челюсти несколько сближается с казахстанской выборкой из аридной зоны (окр. г. Каркаралинска). Это можно трактовать как проявление модификационной изменчивости у мыши в колках под влиянием аномальной жары. Ареал мыши охватывает южные аридные территории Средней Азии и смещен на юг по сравнению с рыжей полевкой, и можно предполагать, что морфогенетическая реакция мыши в колках может быть обусловлена пороговым эффектом запуска подпрограммы развития, исторически сложившейся при обитании вида в засушливых условиях. В более влажных биотопах сохраняется параллелизм биотопической изменчивости у мыши и полевки.

Глава 5. АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ТАКСОЦЕНОВ ГРЫЗУНОВ НА ПРИМЕРЕ ВУРСА

5.1 Динамика численности и биоразнообразия населения мелких млекопитающих в зоне влияния ВУРСа

Стационарные исследования мелких млекопитающих проводились в зоне влияния ВУРСа в Челябинской области на контрольной и импактной территориях в 2003-2008 гг. Динамика численности населения и численности отдельных видов по годам совпадает на контрольной и импактной территориях, однако общая численность регулярно была ниже на импактном участке. Годы 2003 и 2006 были годами пика численности, 2004 и 2007 – годами депрессии, 2005 и 2008 – годами подъема общей численности животных (рис. 7).

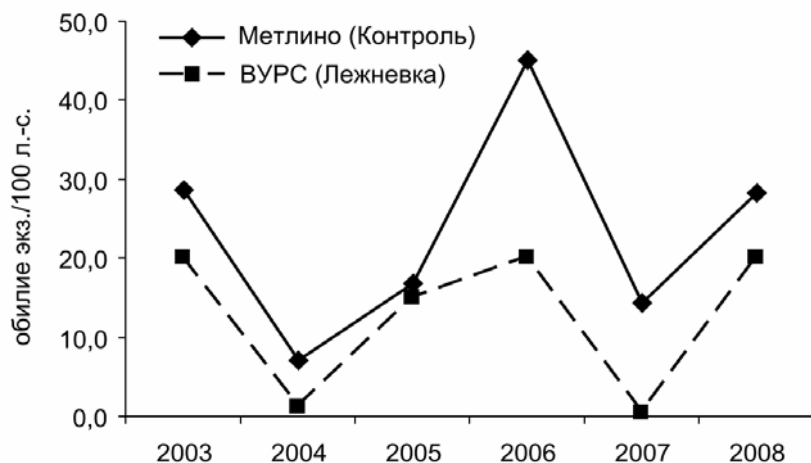


Рисунок 7 – Динамика относительной численности мелких млекопитающих на контрольной и импактной территориях в зоне ВУРСа

Индексы разнообразия, выравненности и доминирования в контроле и на ВУРСе различаются только в годы с низкой численностью, но в целом, за исследуемый период, довольно близки. Среднее значение показателя асимметрии по этим индексам (Щипанов, Литвинов, Шефтель, 2008) для контрольного и импактного участков также близки, причем различия между ними недостоверны, что свидетельствует об устойчивости структуры их таксоценов. С помощью индекса Чекановско-го-Съёренсена показано, что сообщества мелких млекопитающих на контрольной и импактной территориях хорошо различаются в благоприятные периоды, характеризующиеся высокой численностью животных, но имеют высокое сходство в периоды депрессии численности (2004, 2007 гг.).

5.2 Анализ морфоразнообразия таксоценов грызунов по разным системам признаков

Описание морфоразнообразия в таксоценох грызунов проводили в рамках концепции морфопространства по трем системам признаков: габитуальным параметрам, морфофизиологическим показателям и по форме нижней челюсти. Использовали материал 2003-2008 гг. из зоны влияния ВУРСа по 6 видам грызунов двух семейств (*Sylvaemus uralensis*, *Apodemus agrarius*, *Clethrionomys rutilus*, *Microtus agrestis*, *M. oeconomus*, *M. arvalis*). По габитуальным признакам элементарная выборка представлена зверьками одного возраста определенного вида, пола, года и локалитета (всего 1194 экз.). Количество выборок с учетом пола – 98, а без учета – 53.

Многомерная ординация логарифмированных и стандартизованных на общее среднее элементарных выборочных средних для каждого вида грызунов позволила выявить области ординат видовых подпространств в общем морфопространстве таксоценов (рис. 8). На первые три главные координаты приходится 97% общей дисперсии. Вдоль первой оси отчетливо выражено различие между полевыми и мышами. Подпространство полевок имеет плотную упаковку, а морфологические подпро-

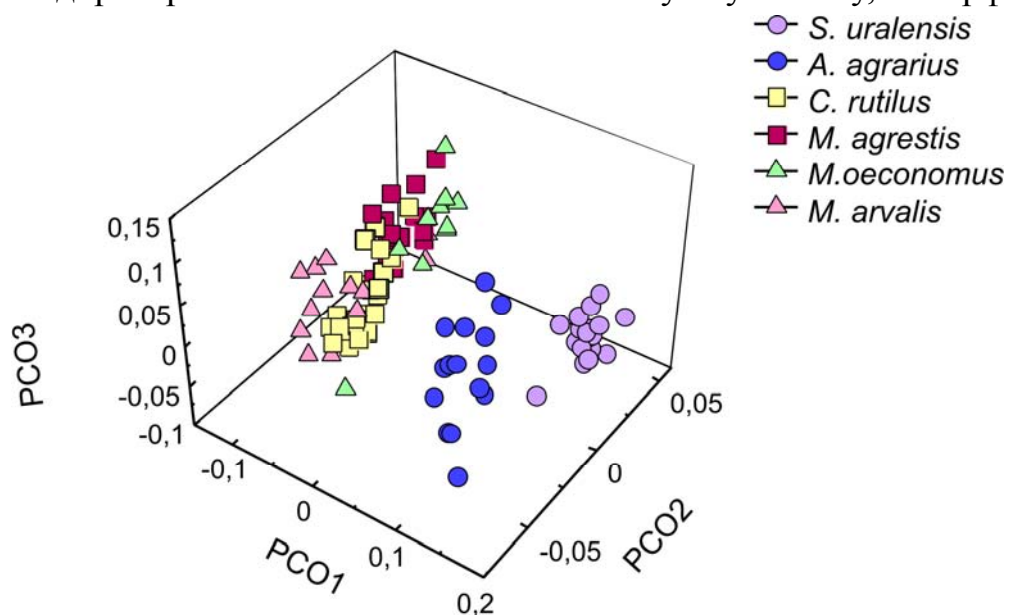


Рисунок 8 – Размещение шести видовых подпространств в морфопространстве таксоценов грызунов (элементарные группы – выборки самцов и самок разных локалитетов) по габитуальным признакам в пространстве первых трех главных координат (PCO1-PCO3)

странства двух видов мышей различаются вдоль второй и третьей осей, причем у полевой мыши разброс ординат выражен значительно больше, чем у малой лесной мыши и всех других видов.

Аналогично была проведена ординация популяционно-видовых подпространств в общем морфопространстве по морфофизиологическим признакам (рис. 9), используя канонический анализ индексов внутренних органов, стандартизованных тем же способом, как по габитуальным. По гомологичным характеристикам формы нижней челюсти видовые подпространства в морфопространстве таксоцены грызунов построены по прокрустовым координатам с помощью геометрической морфометрии.

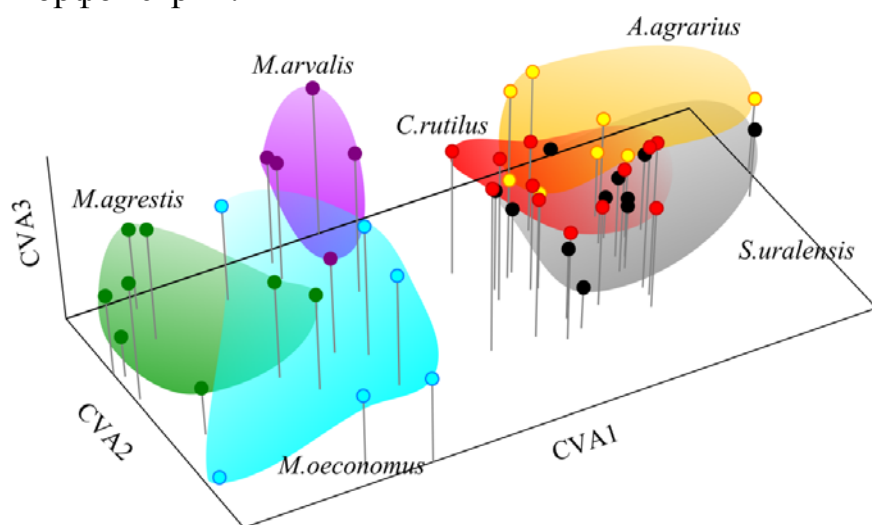


Рисунок 9 – Области популяционно-видовых подпространств в морфофизиологическом пространстве таксоцены грызунов ВУРСа на Южном Урале, образованном тремя каноническими осями (CVA1-CVA3)

По трем разным системам признаков проявилось разное положение видового подпространства красной полевки. При сопоставлении морфофизиологических показателей красная полевка сближается с мышами, по габитуальным признакам тяготеет к серым полевым, а по форме нижней челюсти (пищедобывающего органа) занимает обособленное положение. Последнее косвенно указывает на специфичность трофической экологической ниши красной полевки (по Хатчинсону). Виды серых полевок (зеленояды) и мышей (зернояды) стабильно занимают противоположные области морфопространства. Установлено, что виды-субдоминанты проявляют существенно большую изменчивость и занимают больший объем в морфопространстве таксоцены, чем виды-доминанты, что указывает на меньшую их толерантность к годовым изменениям среды.

5.3 Соотношение морфологического и таксоценотического разнообразия сообществ грызунов на Южном Урале

По габитуальным признакам изучили хронографическую динамику морфопространства таксоцены грызунов и взаимосвязь его с таксоценотическим разнообразием на том же материале, что и в предыдущем разделе. Провели проверку гипотезы о возможном снижении таксоценотического и возрастании морфологического разнообразия (morphological disparity – MD) в неблагоприятных условиях обитания (тех-

ногенная радиационная среда, климатические флуктуации, приводящие к депрессии численности). В совместных исследованиях (Городилова, Васильева, 2009; Васильев и др., 2010) нами показано, что уровень морфоразнообразия импактного таксоценоза достоверно выше, чем контрольного. Установлено, что в годы низкой численности уровень MD значительно выше, чем при высокой. Прослежена динамика (рис. 10) соотношения показателей морфологического (MD) и таксоценозического (индекс Шеннона H) разнообразия на контрольном и импактном участках в зоне влияния ВУРСа в разные годы. Выявлена значимая отрицательная корреляция между этими показателями ($r = -0.70$), что подтверждает нашу гипотезу. Теневые зоны на рисунке представляют области «отрицательной» дискордантности (разнонаправленности), когда в последующие («неблагоприятные») годы при снижении таксоценозического разнообразия возрастает морфологическое разнообразие. Обнаруженное явление позволяет применять показатели морфоразнообразия в эколого-индикационных целях для выявления дестабилизации сообществ (таксоценозов) грызунов в техногенно нарушенной среде.

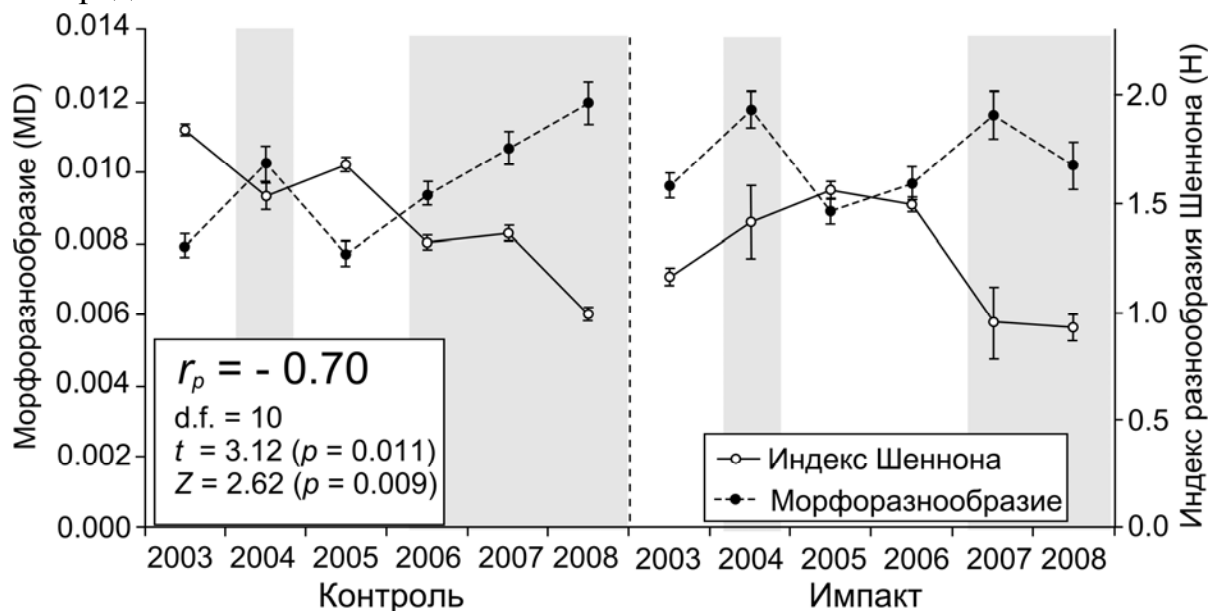


Рисунок 9 – Динамика соотношения показателей морфологического (MD) и таксоценозического (H) разнообразия на контрольном и импактном участках в разные годы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование выполнено на трех тесно взаимосвязанных уровнях рассмотрения морфологической изменчивости и разнообразия мелких млекопитающих: популяционном, видовом и ценозическом. На популяционном уровне на примере малой лесной мыши показано, что проявление техногенной морфологической изменчивости может быть сопоставимо по размаху с величиной географической изменчивости в пределах Уральского региона. При изучении соотношения морфологической изменчивости симпатрических видов грызунов были обнаружены проявления параллельной сопряженной морфологической изменчивости: географической, хроногра-

фической, биотопической, а также техногенной. Показано, что популяционно-ценотический подход к изучению изменчивости и морфоразнообразия позволяет обнаруживать в природных условиях изменения морфогенеза как популяций отдельных видов, так и таксоценов в целом. Проведение многолетнего трехуровневого эколого-морфологического анализа, одновременно использующего многомерные методы популяционного, видового и таксоценотического сравнения одних и тех же синтопных и синхронно добытых выборок симпатрических видов, позволяет приблизиться к обнаружению дестабилизации структуры биотических сообществ в техногенно измененных условиях среды.

ВЫВОДЫ

1. Морфологические различия между тремя хромосомными формами малой лесной мыши согласуются с гипотезой конспецифичности, а их размах существенно превышает внутривидовые различия в пределах восточно-европейской формы на Урале, вызванные хроническим воздействием изученных техногенных поллютантов.

2. Техногенная изменчивость формы нижней челюсти малой лесной мыши, вызванная отдаленными последствиями загрязнения среды радионуклидами, фторидами и токсичными нефтепродуктами, может быть сопоставима или превосходить по уровню широтную географическую изменчивость в пределах одной хромосомной формы на Урале.

3. Межгрупповые различия формы нижней челюсти малой лесной мыши по своему размаху иерархически выстраиваются в виде убывающей последовательности: межрасовые (филетические) > внутривидовые между хромосомными формами > географическая изменчивость \geq техногенная изменчивость (влияние радионуклидов, фторидов и токсичных отходов нефтехимической промышленности).

4. Впервые обнаружена параллельная сопряженная географическая, хронографическая и биотопическая морфологическая изменчивость у видов-доминантов, образующих ядро сообществ грызунов, которая прослежена в парах симпатрических видов: малая лесная мышь – рыжая полевка и малая лесная мышь – красная полевка.

5. Эколого-морфологический анализ изменчивости симпатрических видов грызунов, формирующих таксоцен, показал, что виды-субдоминанты характеризуются большей внутри- и межгрупповой изменчивостью и морфоразнообразием, чем доминанты. Это указывает на меньшую их толерантность к межгодовым изменениям среды.

6. Впервые на рецентном материале подтверждена гипотеза о возрастании морфологического разнообразия при снижении таксоценотического разнообразия сообществ грызунов в техногенной среде в зоне влияния ВУРСа. Выявлена отрицательная корреляция между уровнями морфологического и таксоценотического раз-

нообразия. Уровень морфоразнообразия импактного таксоценоза значительно выше, чем контрольного.

7. Показано, что дискордантность (разнонаправленность) годовых изменений, когда снижается таксоценозическое и растет морфологическое разнообразие, наблюдается в годы с низкой численностью (условно неблагоприятные) и косвенно указывает на проявление «морфогенетической дестабилизации» в целом для видовых компонентов таксоценоза.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В издании, рекомендованном ВАК РФ:

1. Васильев А.Г., Васильева И.А., **Городилова Ю.В.**, Чибиряк М.В. Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообществ грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале // Экология. 2010. № 2. С. 119–125.

В других изданиях:

2. **Крашанинина Ю.В.**, Чибиряк М.В., Шалагина Е.А. Сравнение биоразнообразия и популяционной структуры грызунов, обитающих в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа. // Экология: от генов до экосистем: материалы конф. молодых ученых, 25-29 апр. 2005 г. Екатеринбург: Академкнига, 2005. С. 130-134.

3. **Крашанинина Ю.В.**, Чибиряк М.В. Исследование особенностей нижней челюсти малой лесной мыши, обитающей в зоне ВУРСа, методами геометрической морфометрии. // Экология в меняющемся мире: Материалы конф. молодых ученых, 24-28 апр. 2006 г. Екатеринбург: Академкнига, 2006. С. 103-109.

4. Чибиряк М.В., **Крашанинина Ю.В.** Биоразнообразие и популяционная структура грызунов, обитающих в зоне Восточно-уральского радиоактивного следа. // Териофауна России и сопредельных территорий: материалы междунар. совещ., 31 янв.-2 февр. 2007 г. Москва: КМК, 2007. С. 545.

5. Чибиряк М.В., **Крашанинина Ю.В.** Геометрическая морфометрия нижней челюсти малой лесной мыши, обитающей в зоне Восточно-уральского радиоактивного следа. // Териофауна России и сопредельных территорий: материалы междунар. совещ., 31 янв.-2 февр. 2007 г. Москва: КМК, 2007. С. 546.

6. **Крашанинина Ю.В.**, Чибиряк М.В. Анализ структуры и динамики населения грызунов в условиях радиоактивно-загрязненной среды // От Арктики до Антарктики: Материалы конф. молодых ученых, 16-20 апр. 2007 г. Екатеринбург: Академкнига, 2007. С. 149-154.

7. **Крашанинина Ю.В.**, Чибиряк М.В. Структура населения мелких млекопитающих Восточно-уральского радиоактивного следа // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее: материалы конф. молодых ученых, 21-25 апр. 2008 г. Екатеринбург, 2008. С. 106-118.

8. Чибирик М.В., **Городилова Ю.В.** Трансформация популяционной структуры мелких млекопитающих, обитающих в градиенте длительного радиоактивного загрязнения // Экология в высшей школе: синтез науки и образования: материалы всеросс. науч.-практ. конф., 30 марта – 1 апр. 2009 г. Челябинск, 2009. С. 299-303.
9. **Городилова Ю.В.**, Васильева И.А. Динамика морфопространства и морфологического разнообразия таксоценов грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Эволюционная и популяционная экология: Материалы конф. молодых ученых, 30 марта – 3 апр. 2009 г. Екатеринбург, 2009. С. 41-51.
10. Васильев А.Г., Васильева А.В., **Городилова Ю.В.** Анализ сопряженной изменчивости двух симпатрических видов грызунов в Оренбургской области методами геометрической морфометрии // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих: материалы конф., 15-20 мая 2009 г. Пенза, 2009. С. 21.
11. Васильев А.Г., Васильева И.А., **Городилова Ю.В.**, Чибирик М.В. Динамика морфопространства и морфологического разнообразия таксоценов грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале // Животный мир горных территорий. М.: КМК, 2009. С. 234-239.
12. **Городилова Ю.В.** Оценка биоразнообразия таксоценов грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Zoocenosis-2009: Биоразнообразие и роль животных в экосистемах: материалы V междунар. науч. конф., 12-16 окт. 2009 г. Днепропетровск, 2009. С. 324-325.
13. **Городилова Ю.В.**, Васильева И.А. Оценка соотношения географической и техногенно-биотопической изменчивости малой лесной мыши на Южном Урале методами геометрической морфометрии // Экология от южных гор до северных морей: материалы всерос. конф. молодых ученых, 19 – 23 апр. 2010 г. Екатеринбург, 2010. С. 44-54.
14. **Городилова Ю.В.**, Васильева И.А. Изучение морфологической изменчивости малой лесной мыши при загрязнении среды фторидами методами геометрической морфометрии // Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы: материалы всерос. конф. молодых ученых, 14-17 сент. 2010 г. Улан-Удэ: Бурятский госуниверситет, 2010. С. 85-87.
15. **Городилова Ю.В.**, Васильева И.А., Чибирик М.В. Морфологическое разнообразие малой лесной мыши в техногенно загрязненной среде обитания // Проблемы экологии: чтения памяти проф. М.М. Кожова: материалы междунар. конф., 20-25 сент. 2010 г. Иркутск: Иркутский госуниверситет, 2010. С. 277.
16. Васильев А.Г., Васильева И.А., **Городилова Ю.В.** Эволюционно-экологический анализ морфоразнообразия таксоценов мелких млекопитающих // Териофауна России и сопредельных территорий: материалы междунар. совещ., 1-4 февр. 2011 г. М.: КМК, 2011. С. 85.
17. **Городилова Ю.В.**, Васильев А.Г., Васильева И.А., Чибирик М.В. Закономерности морфологической изменчивости малой лесной мыши на Южном Урале: Геометрическая морфометрия // Териофауна России и сопредельных территорий: материалы междунар. совещ., 1-4 февраля 2011 г. М.: КМК, 2011. С. 120.

Подписано в печать 06.10.2011. Формат 60x84 1/16

Бумага офсетная. Усл. печ. л. 1,0

Тираж 100 экз. Заказ № _____

Отпечатано в типографии ИПЦ УрФУ

620083, Екатеринбург, ул. Тургенева, 4, тел. +7 (343) 350-56-64

