РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Уральское отделение
Институт экологии растений и животных

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ, ИСТОРИЧЕСКОЙ И ПРИКЛАДНОЙ ЭКОЛОГИИ

ВЫПУСК 2

МАТЕРИАЛЫ КОНФЕРЕНЦИИ МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ

23–27 апреля 2001 г.

Екатеринбург
2001

ББК 28.0
УДК 574 (061.3)

Материалы конференции изданы при финансовой поддержке

Президиума УрО РАН
Экологического фонда Свердловской области
Программы «Интеграция»

С 568
Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Вып. 2: Материалы конф. молодых ученых, 23–27 апр. 2001 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2001. — 312 с.

ISBN 5-88464-011-0

В сборние представлены материалы конференции молодых ученых-экологов, проходившей в Институте экологии растений и животных УрО РАН 23–27 апреля 2001 г. Работы посвящены изучению состава, структуры и динамики популяций и сообществ живых организмов в современной природной и антропогенной среде, а также истории наземных экосистем в позднем плейстоцене и голоцене.
Табл. 63, Илл. 69.

Редакционная коллегия:

И.Л.Гольдберг, Т.В.Струкова, И.Б.Головачев

Дизайн обложки: ***С.С.Трофимова***

ISBN 5-88464-011-0

© Коллектив авторов, 2001
© Оформление. Издательство «Екатеринбург», 2001

Группа мезофитов представлена так широко вследствие того, что большинство исследованных растительных сообществ характеризуются достаточной степенью увлажнения

ВЫВОДЫ

1. На юге Свердловской области выявлено 126 видов, относящихся к 46 родам и 16 трибам.

2. Самым распространенным широтным геоэлементом является полизональный геоэлемент, а долготным — евроазиатский.

3. Наибольшее число отмеченных злаков на изученной территории являются гемикриптофитами. Самой распространенной жизненной формой злаков является дерновинная форма.

4. Наибольшее распространение на юге Свердловской области имеют злаки, относящиеся к группе мезофитов.

Благодарности. Автор выражает огромную благодарность сотрудникам гербария ИЭРиЖ УрО РАН за предоставленный материал и помощь в организации работы.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОБЫКНОВЕННЫХ ПОЛЕВОК ИЗ РАЦИОНА УШАСТОЙ СОВЫ И ПОЙМАННЫХ ЛОВУШКАМИ

Е.А.Хиревич*, А.Г.Васильев, А.И.Шепель***

**Пермский госуниверситет, **Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург*

Проблема избирательности отлова жертв хищниками всегда вызывала особый интерес у исследователей. Эти взаимоотношения далеко не так однозначны, как кажется на первый взгляд. По мере исследования этой проблемы первоначальное мнение о том, что хищники добывают только больных, ослабленных животных постепенно меняется. В публикациях последних лет (Шепель,1995, 1997; Koivunen et al.,1996) при изучении хищных птиц показано, что не только физическое состояние животного, но и пол, степень зрелости, а также иерархическое положение в группе, играют важную роль в большей вероятности поимки конкретной особи хищником.

Данное исследование посвящено изучению проблемы воздействия хищных птиц на популяцию жертвы на примере ушастой совы (*Asio otis* L., 1758) и ее основного объекта питания — обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall., 1778).

В настоящее время появилась возможность оценить популяционный эффект избирательности поимки совой зверьков с определенными фенотипическими качествами, используя популяционно-морфологические и фенетические подходы (Яблоков, Ларина, 1980; Васильев, 1982, 1988; Захаров, 1987; Васильев и др., 2000).

В этой связи цель работы заключалась в оценке фенотипической избирательности добытых совой обыкновенных полевок на основе применения многомерного краниометрического, морфофизиологического и фенетического анализа.

Перед нами стояли следующие задачи: выявить фенетическое своеобразие зверьков, добытых разными способами; по возможности обнаружить маркирующие признаки фенотипа для вероятных жертв совы; в природной популяции полевок на материалах, полученных с использованием давилок, по этим маркирующим признакам выявить группу животных, которые сходны с полевками из питания ушастой совы; для оценки эффекта фенотипической избирательности сравнить зверьков данной группы, являющихся потенциальными жертвами ушастой совы, с другими группами животных в природной популяции по морфофизиологическим и краниометрическим признакам.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для исследования собирали на юго-востоке Пермской области в заказнике «Предуралье» и прилегающих территориях в подзоне южной тайги. Территория заказника представляет собой узкую полосу, расположенную вдоль реки Сылва. Отлов и сбор погадок в 1979–1982 гг. проводили в местах охоты хищных птиц. В 2000 г. отлов зверьков вели в сходных открытых биотопах: как на левом берегу реки Сылва вблизи деревни Камаи (суходольные луга), так и на правом берегу (пойменный луг и суходольный луг с повышенным антропогенным воздействием). Учеты относительной численности зверьков проводили методом ловушко-линий, используя 50 или 100 ловушек (давилок), отстоящих друг от друга на расстоянии 4–5 м, в течение четырех суток непрерывного вылова.

По нашей просьбе в ИЭРиЖ УрО РАН под руководством проф., д.б.н. Э.А. Гилевой было проведено кариотипирование более 60 обыкновенных полевок, отловленных на данной территории. В результате анализа было доказано, что на исследуемой территории обитает только один из видов-двойников — обыкновенная полевка *Microtus arvalis*, причем форма «*obscurus*». Ни одной восточноевропейской полевки, которую потенциально можно было здесь ожидать, не было найдено.

Изучены серии черепов обыкновенной полевки, собранные в ходе отловов, проведенных ловушками, а также из погадок ушастой совы в 1979–1982 гг., добытые А.И. Шепелем и В.В. Демидовым. Наряду с этим исследовали аналогичные материалы, собранные Е.А. Хиревич в 2000 г. Всего изучили более 1000

черепов обыкновенной полевки. При разборе погадок устанавливали возраст и пол добытых обыкновенных полевок (Башенина, 1953; Демидов, Шепель, 1985; Маяков, Шепель, 1987) с использованием эталонных объектов. Определение относительного возраста и выделение возрастных групп зверьков, отловленных в ловушки, проводили по комплексу признаков, учитывая степень развития тимуса, массу и длину тела, состояние генеративной системы, а также скульптурированность черепа. На основании этих признаков у обыкновенных полевок выделили три возрастные группы: 1 — juvenis (неполовозрелые сеголетки), 2 — adultus (половозрелые сеголетки), 3 — senex (перезимовавшие животные).

В 2000 году с июня по сентябрь проводили сбор данных по морфофизиологическим показателям зверьков. Для этой цели отловили около 400 особей обыкновенных полевок. Из морфофизиологических показателей использовали: массу тела (за вычетом массы желудка), абсолютные значения и индексы массы сердца, печени, почки, надпочечников и тимуса (Шварц и др., 1968). Черепа зверьков, добытых в 2000 году, наряду с этим проанализированы по 26 метрическим и меристическим признакам. Для проведения фенетического анализа в качестве фенов — устойчивых дискретных вариаций неметрических признаков выбраны мелкие аберрации в строении черепа: наличие или отсутствие определенных отверстий для прохождения кровеносных сосудов и нервов, а также дополнительные костные структуры или их редукция (Васильев и др., 2000). Всего изучили частоты встречаемости 30 фенов. В общей сложности в работе было использовано более 70 различных показателей.

Статистическая обработка материала включала расчет фенетических дистанций методом Хартмана (Hartman, 1980), многомерное неметрическое шкалирование этих дистанций и расчет главных координат (Rohlf, 1988). Использовали корреляционный анализ Спирмена, непараметрический тест Краскела-Уоллиса, а также методы кластерного и дискриминантного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительная оценка связи встречаемости фенов с полом, возрастом и длиной тела позволила произвести выбраковку 5 признаков, зависящих от этих факторов. В итоге расчет фенетических дистанций (MMD) проводили по 25 признакам. Все фенетические дистанции между сравниваемыми выборками оказались статистически достоверными, за исключением сопоставления проб 1979 и 1982 годов из погадок ушастой совы.

В результате кластерного анализа полученной матрицы фенетических дистанций между популяционными пробами разных лет и разного способа добычи материала, было выявлено, что все выборки, полученные из рациона взрослых сов, то есть из погадок, объединились в один общий кластер (рис. 1). Таким образом, все выборки полевок из рациона питания взрослых сов имеют устойчивое своеобразие, отличаясь от выборок, сформированных из отловов ловушками.

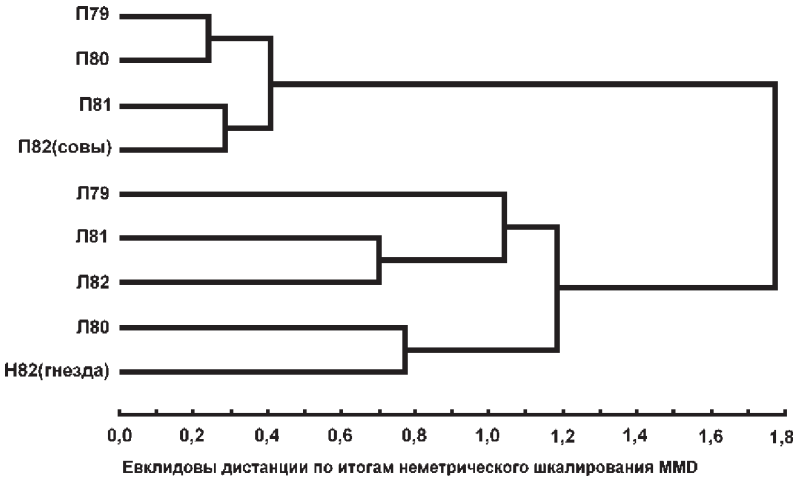

Рис. 1. Кластерный анализ подвергнутой процедуре многомерного неметрического шкалирования матрицы фенетических дистанций (MMD) между изученными выборками полевок. Обозначения: П79–П82 — материал из погадок; Л79–Л82 — выборки, полученные с использованием ловушек; Н82 — материал из накопительного гнездового ящика (питание птенцов сов).

Анализ, проведенный нами методом главных координат по преобразованной в ходе многомерного неметрического шкалирования матрице фенетических дистанций (рис. 2), показал, что наибольшие межгрупповые различия наблюдаются между выборками, полученными из погадок ушастой совы и из ловушек. Примечательно, что проба, накопленная в 1982 году методом гнездового ящика, то есть из пищи птенцов ушастой совы, расположена на плоскости, образованной первыми двумя главными координатами, в левой ее части, и группируется с пробами, добытыми с помощью ловушек. На первую ось, которая объясняет фенетические различия, связанные с избирательностью поимки совами определенной группы зверьков, приходится более 87% от общей дисперсии. Напомним при этом, что влияние возраста почти исключено, так как фены, связанные в своем проявлении с возрастом, заранее выбраковывались. Наблюдается некоторый разброс координат центроидов аллохронных выборок, полученных из ловушек, вдоль второй оси главных координат. Однако вдоль этой оси сосредоточено лишь 12% межгрупповой дисперсии, обусловленной, скорее всего, межгодовыми и случайными факторами.

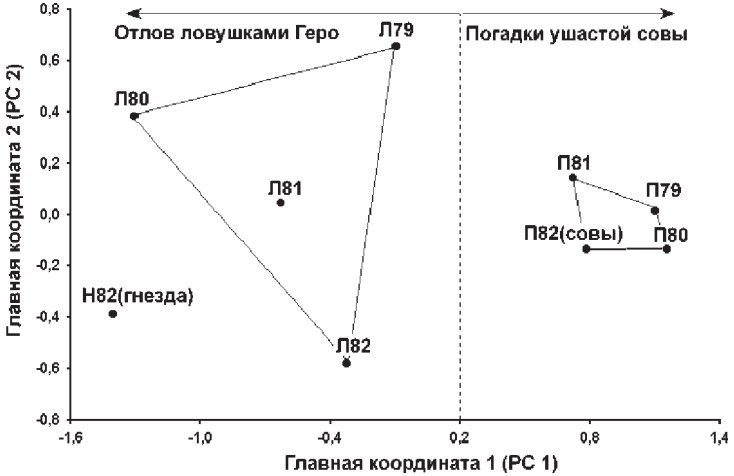

Рис. 2. Результаты анализа главных координат по преобразованной при многомерном неметрическом шкалировании матрице фенетических дистанций. Обозначения выборок те же, что и на рисунке 1.

Сравнение зверьков, взятых из погадок и из ловушек, по уровню флуктуирующей асимметрии проявления фенов на черепе с использованием теста Краскела-Уоллиса показало, что уровень индекса нестабильности развития FA_{nm} — средней доли асимметрично проявившихся у особи фенов неметрических признаков, достоверно выше у полевок из погадок ушастой совы ($H = 8,22$; $p = 0,004$): FA_{nm} составил, соответственно, для выборок из погадок $15,16 \pm 0,62$, для проб из ловушек $13,19 \pm 0,48$. Таким образом, общая асимметричность черепа, существенно выше у зверьков из погадок. Согласно представлениям В.М. Захарова (1987) и его последователей, чем выше уровень флуктуирующей асимметрии, тем больше выражена нестабильность развития особей.

Мы использовали данное явление для того, чтобы косвенно маркировать потенциальных жертв совы в природной популяции и изучить их специфику по морфофизиологическим показателям. Для этого зверьков, отловленных в 2000 году в давилки и живоловки, ранжировали по проявлению асимметричности черепа, зная, что сова чаще отлавливает более асимметричных особей.

Всех особей разделили на две группы: первая — зверьки с асимметричным проявлением фенов, а вторая — особи с симметричным или диссимметричным их проявлением. При этом для надежности небольшую группу промежуточных по рангу асимметричности зверьков исключили из анализа. Было проведено сравнение асимметричных и симметричных полевок одних и тех же возрастных групп:

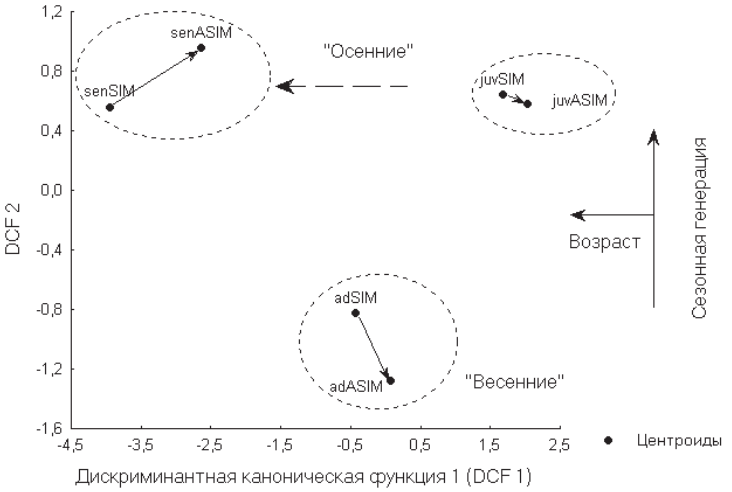

Рис. 3. Дискриминантный анализ морфофизиологических особенностей «асимметричных» и «симметричных» полевок разных возрастных групп. Проекции центроидов в плоскости первой и второй дискриминантных канонических функций. Пояснения в тексте.

неполовозрелых сеголеток, половозрелых сеголеток и перезимовавших животных по комплексу краниометрических и морфофизиологических признаков.

Пошаговый дискриминантный анализ выявил морфофизиологическую специфику этих двух групп животных разных возрастных групп (рис. 3). На рисунке 3 центроиды выборок зверьков трех возрастных групп обозначены следующим образом: juv — молодые, ad — взрослые сеголетки и sen — зимовавшие животные; SIM означает подгруппу симметричных, а ASIM — асимметричных зверьков по проявлению фенов на черепе. Статистически значимыми оказались три первые дискриминантные функции. Вдоль первой дискриминантной оси проявляются, как это хорошо видно, возрастные различия. Слева центроиды перезимовавших зверьков, а справа — молодых. Взрослые сеголетки занимают промежуточное положение. Следовательно, справа налево в направлении от молодых к старым увеличиваются общие размеры животных и масса их внутренних органов.

На эту ось приходится около 70% общей дисперсии. Хорошо понятно, что это размерная ось. Если спроецировать центроиды на первую дискриминантную ось, то будет заметно, что асимметричные зверьки во всех возрастных группах

несколько мельче. Вдоль второй оси наблюдаются резко выраженные различия между представителями «весенней» и «осенней» генераций животных. Молодые сеголетки, родившиеся в середине и в конце лета, фактически являются представителями «осенней сезонной генерации». Из данной группы в основном и формируются перезимовавшие зверьки. Можно считать, что неполовозрелые сеголетки и перезимовавшие животные — это представители одной и той же сезонной генерации, но на разных ее возрастных этапах. Видно, что проекции центроидов на вторую ось для групп перезимовавших и молодых зверьков практически совпадают. Следовательно, и после зимовки данная группа зверьков сохраняет свои характерные морфофизиологические особенности. Однако эти животные отличаются от зверьков, рожденных в начале лета, для которых характерно быстрое развитие и созревание (Оленев, 1991). На рис. 4 показаны координаты центроидов вдоль второй и третьей осей.

Хорошо видно, что вдоль третьей оси наблюдаются различия между симметричными или диссимметричными (их центроиды расположены в верхней части графика) и асимметричными животными (их центроиды лежат в нижней части). Для наглядности мы соединили пунктиром центроиды разных возрастных групп. Дисперсия межгрупповых различий в этом случае составила более 7%, то есть масштаб этих морфофизиологических различий оказался на порядок меньше уровня возрастных различий. Межгрупповые различия вдоль третьей оси статистически достоверны на втором уровне значимости ($p < 0,01$).

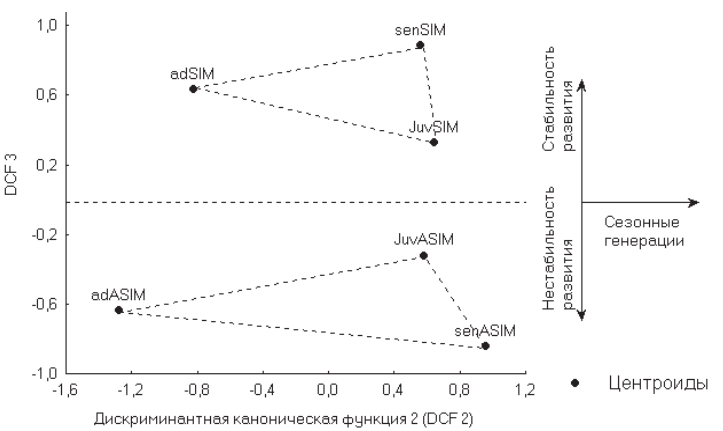

Рис. 4. Дискриминантный анализ морфофизиологических особенностей «асимметричных» и «симметричных» полевок разных возрастных групп. Проекции центроидов в плоскости второй и третьей дискриминантных канонических функций. Пояснения в тексте.

Таким образом, асимметричные животные всех трех возрастов отличаются общими устойчивыми морфофизиологическими чертами. Они имеют большие абсолютные размеры сердца, больший индекс печени при меньшем размере надпочечника и длины тела. Интересно, что индекс, предложенный Н.В. Башениной, отношение массы почки к массе сердца, у них также несколько выше. Этот индекс обычно выше у обитателей открытых пространств и при загрязнении среды тяжелыми металлами.

Итак, вопреки нашему исходному представлению, мы приходим к заключению, что животные с асимметрично проявляющимися на черепе фенами выглядят физиологически более благополучными, чем «диссимметричные», хотя и несколько меньшими по размерам тела. Эти свойства сохраняются у зверьков разных генераций. Интересно отметить, что «асимметричные» животные отличаются и по шести краниометрическим признакам. У них в группах молодых и зимовавших зверьков достоверно меньше длина овального отверстия, коронарная длина зубного ряда, а у взрослых сеголеток значимо больше общее число шовных выростов в области лобно-предчелюстного и переднего лобно-скулового швов черепа.

Таким образом, полученные данные ставят еще больше вопросов, чем дают ясных ответов. Возможно, привлечение дополнительных данных по поведению обыкновенных полевок (поведение в тесте типа «открытого поля», реакция на хищника и др.) позволит выяснить, каковы причины повышенной вероятности попадания в корм взрослым птицам полевок с более асимметричным строением черепа.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–49571 и гранта в системе Минобразования № Е-00–6–40.

ЛИТЕРАТУРА

Башенина Н.В. К вопросу об определении возраста обыкновенной полевки // Зоол. ж. 1953. Т. 32, вып.4. С. 730–743.

Васильев А.Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций. М., 1982. С. 15–24.

Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М., 1988. С. 158–169.

Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург, 2000. 132 с.

Демидов В.В., Шепель А.И. Определитель пола и возраста мелких млекопитающих Прикамья. Пермь, 1985. 42 с.

Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.

Маяков А.А., Шепель А.И. Определение вида и пола некоторых млекопитающих по костям таза, голени и бедра // Зоол. ж. 1987. Т. 66, вып. 2. С. 288–294.

Оленев Г.В. Роль структурно-функциональных группировок грызунов в динамике ведущих популяционных параметров // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии. М., 1991. С. 77–108.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 387 с.

Шепель А.И. Воздействие ушастой совы на популяционную структуру обыкновенной полевки // Вестник Перм. ун-та. Биология. 1995. Вып.1. С. 168–178.

Шепель А.И. Хищные птицы и совы в экосистемах лесной зоны: Автореф. дис... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 40 с.

Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. М.: Высш. шк., 1985. 160 с.

Hartman S.E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // J. Mammal.1980. V.61, N3. P. 436–448.

Koivunen V., Korpimaki E., Hakkarainen H. Differential avian predation on sex and size classes of small mammals: doomed surplus or dominant individuals? // Ann.Zool. Fenn.1996. V. 33 P. 293–301.

Rohlf F.J. NTSYS-pc; numerical taxonomy and system of multivariate statistical analyses programs (Version.1.1–1.40/440). Applied Biostatistics Inc., Department of Ecology and Evolution, State University of New York. NY: Exeter Publishing LTD, 1988. 34 p.

ПРОБЛЕМЫ ИНТЕРПРЕТАЦИИ ОСТАТКОВ ЖИВОТНЫХ ИЗ АРХЕОЛОГИЧЕСКИХ ПАМЯТНИКОВ

Брайан К. Хэнкс (Bryan K. Hanks)

Кембридж (University of Cambridge), Великобритания

Цель настоящей работы — составить краткий обзор некоторых проблем, которые традиционно возникают при взаимодействии археологов и зоологов. За последние несколько лет это сотрудничество стало более тесным. На Западе археозоология стала общепризнанной самостоятельной научной дисциплиной. Однако до сих пор остаются нерешенными проблемы фундаментального плана, связанные со сбором остатков животных на археологических памятниках, проведением различных типов анализа и заключительной интерпретацией материала в публикациях. Многие авторы (Brain, 1981; Meadow, 1981; Hesse, Wapnish, 1985; Lyman, 1994) пытались проиллюстрировать потерю информации, связанную с