РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Уральское отделение
Институт экологии растений и животных

ЭКОЛОГИЯ В МЕНЯЮЩЕМСЯ МИРЕ

МАТЕРИАЛЫ КОНФЕРЕНЦИИ МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ

24–28 апреля 2006 г.

Издательство «Академкнига»
Екатеринбург, 2006

УДК 574 (061.3)
ББК 28.081
Э 40

Конференция проводилась при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (проект 06-04-58032),
Президиума УрО РАН и
Министерства природных ресурсов Свердловской области

Материалы конференции изданы при финансовой поддержке
Министерства природных ресурсов Свердловской области

Э 40
Экология в меняющемся мире: Материалы конф. молодых ученых, 24–28 апреля 2006 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. — Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2006. — 312 с.

ISBN 5–93472–094–5

В сборнике представлены материалы Всероссийской конференции молодых ученых «Экология в меняющемся мире», которая проходила с 24 по 28 апреля 2006 г. в Институте экологии растений и животных Уро РАН. Работы молодых ученых направлены на изучение широкого круга вопросов: закономерностей биологического разнообразия, проблем эволюции и исторической динамики биоты, структуры и динамики естественных и антропогенно преобразованных экосистем и проблем рационального природопользования и охраны природы.

Табл. 47, Илл. 86.

ISBN 5-93472-094-5

© Коллектив авторов, 2006
© Оформление. Издательство «Академкнига», 2006

При изучении естественных построек медоносных пчел получены следующие данные: диаметр вписанной окружности в верхней части пчелиных ячеек составляет 4,95±0,02 мм при размахе колебаний от 4,60 до 5,60 мм; в нижней части тех же ячеек — 5,37±0,012 мм (размах 5,00–5,70 мм); диаметр вписанной окружности трутневых ячеек в их верхней части — 6,62±0,05 мм (размах 5,00 до 5,70 мм), в нижней — 6,98±0,04 мм (размах 6,75–7,25 мм). Наши оценки размеров сот отличаются от оценок, приводимых Е.К. Еськовым (2005).

Экспедиционные исследования позволили выявить места обитания пчел. Пчелиные семьи, обитающие на территории заказника, встречаются в дуплах лиственных деревьев, чаще всего липах. Заселение искусственных жилищ составило 70%.

Медоносные пчелы прикамской популяции как уникальная природная составляющая биологического разнообразия Прикамья требуют изучения. Исчезновение пчел приведет к нарушению устойчивости биоценозов и понижению продуктивности энтомофильных культур природных ландшафтов. Охрана естественной части популяции *Apis mellifera m.* позволяет поддерживать их генетическое разнообразие на территории Пермского края.

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ФОРМЫ M^3 КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ НА УРАЛЕ МЕТОДАМИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

А.В. Лунев*, А.Г. Васильев**

**Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия,*
***Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург*

Изменчивость третьего верхнего щечного зуба M^3 у красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall, 1846) по сравнению с другими близкими представителями рода *Clethrionomys* выражена в меньшей степени (Смирнов и др., 1986). Вид широко распространен и на востоке ареала встречается в самых разнообразных биотопах, но на Урале от Приполярного до Южного Урала является петрофилом и обычно встречается в горных биотопах, предпочитая зону каменистых россыпей (курумов) на границе леса (Большаков, Бердюгин, 2002). Ранее Р. Гатри (Guthrie, 1965, 1971) высказал гипотезу, согласно которой, чем более насыщены конкурентами биотопы, в которых обитают грызуны, тем менее изменчивы их зубы, что может быть связано со специализацией форм. На островах, где конкурентов мало или они отсутствуют, изменчивость зубов грызунов была выше, чем в многокомпонентных сообществах на материке. В свете гипо-

тезы Гатри можно предполагать, что у красно-серой полевки на Урале изменчивость M^3 может снизиться из-за специализации вида и его узкой биотопической приуроченности. На Среднем Урале в Висимском заповеднике, где перепад высот невелик, красно-серая полевка проникает в лесные биотопы и встречается в более разноообразных стациях, чем в горах Приполярного и Южного Урала. Исходя из этого, можно было ожидать, что в Висимском заповеднике разнообразие морфотипов зубов и их изменчивость должны быть выше по сравнению с крайними северными и южными форпостными популяциями. В этой связи целью работы было изучение изменчивости строения M^3 красно-серой полевки на Урале в свете гипотезы Гатри с использованием методов многомерной геометрической морфометрии. Геометрическая морфометрия позволяет исключать размерную компоненту изменчивости и анализировать изменения формы биологических объектов (Rohlf, 1998; Павлинов, 1999). При этом важно было также соотнести между собой проявления разных составляющих компонент изменчивости зуба: географической, половой и размерной.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили серии правых зубов из коллекций черепов красно-серой полевки, хранящихся в Зоологическом музее ИЭРиЖ УрО РАН и коллекциях лаборатории экологических основ изменчивости и биоразнообразия животных. Сравнивали выборки, собранные в летние месяцы на Приполярном Урале — г. Красный Камень (сборы В.С. Балахонова — 1975–1976 гг., а также К.И. Бердюгина и А.В. Судьбина — 1977 г.), на Южном Урале — г. Иремель (сборы О.Ф. Садыкова — 1978, 1979 гг.) и из Висимского государственного природного биосферного заповедника (сборы К.И. Бердюгина — 1975, 1977 г.). Изучены 249 правых изображений рисунка жевательной поверхности M^3, оцифровку которых проводили фотоаппаратом Nicon CoolPix-4500 через бинокулярный микроскоп МБС-2. Для описания изменчивости формы зубов использовали 30 меток (landmarks), расставленных в узлах гомологичных структур зуба с помощью программы экранного дигитайзера TpsDig (Rohlf, 2004). Для суперимпозиции (наложения объектов) применили метод Прокрустова анализа. При оценке общего размера объекта использовали размер центроида — квадратного корня из суммы квадратов расстояний от центра тяжести объекта до меток. При проецировании многомерных частных ординат объектов на касательную (тангенциальную) плоскость к сфере так называемого Кендаллова пространства (при $\alpha = 0$), вычисляли новые проекции ординат (относительные деформации — relative warps) вдоль главных компонент формы (PCS — principal

component shape). Все расчеты проведены с помощью программ TpsRelw (Rohlf, 2005), а также Statistica 5.5. Предварительно оценили связь относительных деформаций с размерами, возрастом и полом с использованием коэффициентов ранговой корреляции Спирмена. При многомерном сравнении объектов разных групп по вычисленным значениям относительных деформаций применяли метод дискриминантного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По 30 меткам вычислили 56 главных компонент формы (PCS) зуба. Среди них выявили 20 главных компонент, объясняющих 84,4% общей дисперсии, которые по критерию Джолиффа могут рассматриваться как интерпретируемые. Предварительный анализ выявил для первой относительной деформации по компоненте формы RW1:X связь с размерами и возрастом животных (на нее приходится 23,75% общей дисперсии), а для второй относительной деформации по компоненте RW2:X связь с полом (8,12%). Крайние (экстремумные) изображения M^3 для этих двух компонент приведены на рисунке.

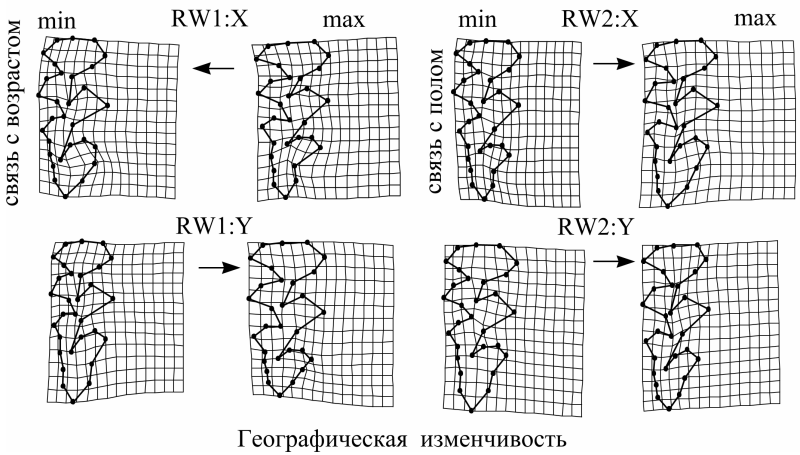

Рисунок. Сравнение крайних (экстремумных) пар конфигураций M^3 для четырех главных компонент формы (RW1:X, RW1:Y, RW2:X, RW2:Y).

Возрастные изменения проявляются в упрощении строения талонуса от конфигурации forma *typica* до f. *simplex* по классификации Рерига и Бернера, удлинении зуба и сужении передней непарной петли с усилением округлости выступающих углов (см. рис., левое верхнее изображение). Половые различия

проявляются в некотором упрощении талонуса и сужении перемычек между дентиновыми полями у самок (см. рис., правое верхнее изображение). Вклад компонент, связанных с полом, составил 12,63% от общей дисперсии. Связь с полом при этом выражена слабо (коэффициенты корреляции Спирмена колеблются от $r_s = 0{,}13$ при $p < 0{,}040$ до $r_s = 0{,}16$ при $p < 0{,}011$). Тем не менее, мы исключили размерно-возрастную и связанные с полом компоненты из анализа. Поэтому оставшиеся 15 главных компонент формы M^3 (48,02% дисперсии) могут быть интерпретированы как изменчивость, не связанная с размерами, возрастом и полом. Из оставшихся компонент наибольший вклад в межгрупповую изменчивость вносят RW1:Y и RW2:Y (см. рис., нижний ряд). Вдоль оси RW1:Y наблюдается вытягивание зуба в длину, сужение передней непарной петли, намечается третий лингвальный входящий угол и наблюдается некоторое заострение талонуса в нижней его части. Такие зубы характерны для северной популяции красно-серой полевки Приполярного Урала (см. рис., левое нижнее изображение). У южных полевок, обитающих на г. Иремель, наблюдаются противоположные черты строения зуба: он имеет укороченный и округлый снизу талонус, расширенную и несколько уплощенную сверху переднюю непарную петлю. Вдоль оси RW2:Y проявляются различия в форме M^3 между северной и более южными — висимской и иремельской популяциями. Если у северных зверьков входящие углы выражены меньше и просветы между треугольниками относительно широки, за счет чего дентиновые поля часто сливаются в общее пространство, то у южных, напротив, входящие углы с лингвальной и буккальной сторон зуба углублены и их вершины сильно смещены вниз, а противолежащие края эмали в области перемычек между треугольниками сближаются, образуя несколько замкнутых дентиновых полей (см. рис., справа внизу).

Сочетание обеих тенденций изменения формы M^3 обеспечивает проявление отчетливой географической изменчивости. При этом наиболее своеобразными по форме жевательной поверхности зуба являются северная популяция с г. Красный Камень и южная иремельская, а промежуточное положение занимает висимская популяция.

Результаты дискриминантного анализа по значениям оставшихся 15 первых главных компонент формы M^3 самцов и самок трех географически удаленных популяций: северной — г. Красный Камень, центральной — Висимский заповедник и южной — г. Иремель приведены в таблице. Сравнивая значения центроидов выборок и учитывая их знаки, легко заметить, что вдоль первой дискриминантной канонической переменной (DCF1) проявляются географические различия: северные выборки имеют положительный знак, а центральные и южные — отрицательный, причем выборки из Висимского заповедника занимают промежуточное положение между северными и южными. Инте-

ресно заметить, что размах половых различий в форме M^3 — половой диморфизм, несмотря на удаление четырех компонент, связанных с полом, проявился вдоль DCF1 в северной популяции; слабее различия между самцами и самками выражены в Висимском заповеднике и не выявлены в южной популяции.

Таблица. Центроиды выборок самцов и самок из северной, центральной и южной популяций красно-серой полевки, вычисленные при дискриминантном анализе значений относительных деформаций (relative warps) M^3 по 15 главным компонентам формы

Выборка	Дискриминантная функция			
	DCF1	DCF2	DCF3	DCF4
Красный Камень, самки	0,798	0,234	-0,497	-0,347
Красный Камень, самцы	1,544	0,425	0,361	0,217
Висимский заповедник, самки	-0,378	-0,807	0,371	-0,365
Висимский заповедник, самцы	-0,176	-1,045	-0,246	0,390
Иремель, самки	-0,930	0,768	-0,111	-0,001
Иремель, самцы	-0,914	0,922	0,137	0,151
Дисперсия	0,7826	0,5931	0,1072	0,0874
Доля дисперсии, %	48,31	36,61	6,62	5,4
Число степеней свободы	75	56	39	24
Уровень значимости	$p < 0{,}001$	$p < 0{,}001$	$p = 0{,}041$	$p = 0{,}142$

Вдоль второй дискриминантной функции (DCF2) резко уклоняются выборки из Висимского заповедника, центроиды которых имеют отрицательный знак (возможно, эти особенности связаны с низкогорьем). Интерпретировать смысл третьей оси нам не удалось, а вдоль четвертой переменной межгрупповые различия оказались статистически недостоверными (судя по чередованию знаков центроидов, вдоль нее проявляются остаточные различия между полами, которые, следует трактовать лишь как тенденцию).

Некоторая специфика формы M^3 красно-серой полевки Висимского заповедника может быть обусловлена более ранним началом размножения в условиях низкогорий Среднего Урала и большей продолжительностью роста и развития соответствующих генераций зверьков (и их зубов) по сравнению с горными северной и южной популяциями вида на Урале. Установлено, что размер центроида M^3 в популяции красно-серой полевки Висимского заповедника оказался достоверно больше ($H = 20{,}13$; $n = 249$; $p < 0{,}001$), чем в северной и южной популяциях, которые по этому параметру были сходными. Ве-

личины сумм дисперсий по 20 первым главным компонентам формы во всех географических точках близки, а в выборке из Висимского заповедника общая изменчивость формы контура M^3 оказалась даже несколько ниже, чем в обеих форпостных популяциях, что на первый взгляд противоречит гипотезе Гатри. В то же время мы провели подсчет числа и частот морфотипов M^3, используя традиционные подходы (Большаков и др., 1980). Оказалось, что число морфотипов и их разнообразие действительно выше в Висимском заповеднике. В Висимском заповеднике встречено 16 морфотипов, а в северной и южной популяциях соответственно 9 и 8. В Висимском заповеднике обнаружено шесть специфичных мофотипов, в иремельской популяции — один, а на Приполярном Урале специфичных морфотипов не было найдено. Индекс разнообразия Шеннона по проявлениям морфотипической изменчивости для Висимского заповедника составил $H = 2{,}222$ и значимо ($p < 0{,}001$) был выше, чем в северной (1,579) и южной (1,624) популяциях, различия между которыми не проявились ($p = 0{,}655$).

Поскольку число морфотипов зубов и их разнообразие оказались в низкогорье Висимского заповедника значимо выше, чем в других горных группировках, можно заключить, что наши данные в целом не противоречат гипотезе Гатри. Поэтому методы геометрической морфометрии существенно дополняют, но не заменяют методов классического изучения морфотипической изменчивости зубов полевок.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (04–04–48352) и ФЦНТП развития системы ведущих научных школ (2006-РИ-112.0/001/337).

ЛИТЕРАТУРА

Большаков В.Н., Бердюгин К.И. Современные процессы в зоокомпоненте горных экосистем на примере Урала // Экологические проблемы горных территорий. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2002. С. 114–116.

Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.

Павлинов И.Я. Анализ изменчивости формы третьего верхнего коренного зуба у скальных полевок рода *Alticola* (Cricetidae) методами геометрической морфометрии // Зоол. журн. 1999. Т. 78. № 1. С. 78–83.

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 144 с.

Guthrie R.D. Variability in characters undergoing rapid evolution, an analysis of *Microtus* molars // Evolution. 1965. Vol. 19. № 2. P. 214–233.

Guthrie R.D. Factors regulating the evolution of microtine tooth complexity // Z. Saugetierk. 1971. Bd. 36. № 1. S. 37–54.

Rohlf F.J. On application of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny // Syst. Biol. 1998. Vol. 47. № 1. P. 147–158.

Rohlf F.J. TpsDig. Version 1.40. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. 2004 (program).
Rohlf F.J. Relative warps. Version 1.42. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. 2005 (program).

ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВАЯ И ГОЛОЦЕНОВАЯ ФАУНА НАСЕКОМОЯДНЫХ ПЕРМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ (НА ПРИМЕРЕ ГРОТА РАСИК И ПЕЩЕРЫ ВЕРХНЕГУБАХИНСКАЯ)

Е.Г. Максимова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Позднеплейстоценовая и голоценовая фауна мелких млекопитающих Пермского Предуралья изучена подробно (Фадеева, 2003). Однако при анализе фауны мелких млекопитающих обычно не учитывают данные по насекомоядным, ввиду сложности идентификации их остатков. Цель работы: охарактеризовать фауну землероек Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене.

Материалом для исследования послужила коллекция насекомоядных из позднеплейстоценовых и голоценовых отложений пещеры Верхнегубахинская и грота Расик лаборатории исторической экологии ИЭРиЖ УрО РАН. Для грота Расик имеются радиоуглеродные даты: горизонт 21 — 12 680±180 лет назад (ГИН-10569), горизонт 27 — 13 330±120 лет назад (ГИН-10567). Возраст остальных отложений определяли на основании данных по грызунам. Исследовано около 200 нижних челюстей бурозубок (сем. Soricidae) и их фрагментов; 128 определены до вида. Определение землероек проводили по методике М.В. Зайцева (Zaitsev, 1998). В случаях, когда идентификация остатков была затруднена, применяли методы многомерной статистики — факторный и дискриминантный анализы.

В результате анализа остатков насекомоядных из данных местонахождений выявлено 6 видов бурозубок: обыкновенная (*Sorex araneus* L.), равнозубая (*S. isodon* Turov), тундряная (*S. tundrensis* Merr.), средняя (*S. caecutiens* Laxm.), малая (*S. minutus* L.) и обыкновенная кутора (*Neomys fodiens* Pennant), то есть все виды землероек, обитающих на территории Пермского Предуралья в настоящее время.

В позднем плейстоцене (14,0–10,3 тыс. лет назад) среди определенных до вида бурозубок доминирует тундряная бурозубка (около 50%). Доля каждого из остальных видов мала и не превышает 9%. Наряду с современными, присутствуют ископаемые формы *S.* cf. *tundrensis*, *S.* cf. *caecutiens* (по 2%).

В раннеголоценовых (10,2–8,0 тыс. лет назад) отложениях также преобладают остатки тундряной бурозубки (36%). В среднем и позднем голоцене (от 8,0 тыс. лет назад до современности) при доминировании группы крупнораз-