

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
НИЖНЕТАГИЛЬСКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ
СОЦИАЛЬНО-ПЕДАГОГИЧЕСКАЯ АКАДЕМИЯ



Экологические системы: фундаментальные и прикладные исследования

Сборник материалов
II Всероссийской научно-практической конференции
24–27 марта 2008

Часть I



Нижний Тагил
2008

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное агентство по образованию
Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия

**Экологические системы:
фундаментальные и прикладные
исследования**

Сборник материалов
II Всероссийской научно-практической конференции
Нижний Тагил
24–27 марта 2008 г.

Часть I

НИЖНИЙ ТАГИЛ
2008

УДК 504

37.01:504

ББК 20.1

Э40

Печатается по решению Ученого совета НТГСПА (протокол № 4 от 28.12.07)

Э40 Экологические системы: фундаментальные и прикладные исследования. Ч. 1 : сб. материалов II Всерос. науч.-практ. конф., Нижний Тагил, 24–27 марта 2008 г. / отв. ред. Т. В. Жукова, О. А. Тимохина ; Нижнетагильская гос. соц.-пед. акад. – Нижний Тагил, 2008. – 192 с.

ISBN 978-5-8299-0107-3

Рецензенты:

Н. В. Глотов, д-р биол. наук, профессор, член РАН, Марийский государственный университет;

В. С. Безель, д-р биол. наук, профессор, Институт экологии растений и животных УрО РАН

В сборнике представлены материалы II Всероссийской научно-практической конференции, проходившей на базе Нижнетагильской государственной социально-педагогической академии 24–27 марта 2008 г. Работы посвящены изучению экологических систем природных и антропогенно нарушенных территорий, а также вопросам организации исследовательской работы школьников и студентов по экологической проблематике.

Сборник предназначен для биологов, экологов, географов и химиков широкого профиля, аспирантов и студентов естественнонаучных факультетов университетов и академий, учителей школ.

Редактор *Е. С. Шарипова*

Оформление *Н. В. Буткевич*

Компьютерная верстка *С. В. Горбуновой*

Подписано в печать 14.03.08. Формат 60Ч84 1/16. Бумага для множительных

аппаратов. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная (на ризографе).

Усл. печ. л. 11,16. Уч.-изд. л. 13,44. Тираж 200 экз. Заказ № 36

Оригинал-макет изготовлен в РИО НТГСПА.

Отдел издательских и множительных систем НТГСПА.

Адрес: 622031, Нижний Тагил, ул. Красногвардейская, 57.

ISBN 978-5-8299-0107-3

© Нижнетагильская государственная
социально-педагогическая академия, 2008

A. Г. Васильев, И. А. Васильева

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Россия, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
vag@ipae.uran.ru*

НОВЫЕ МЕТОДЫ ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА ИМПАКТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Методы феногенетического мониторинга импактных популяций растений и животных основаны главным образом на изучении эпигенетических и феногенетических особенностей сравниваемых групп, индивидуальных и групповых характеристик морфогенеза (Васильев и др., 2003; Васильев, 2005), поэтому наряду с задачами практического характера они могут быть нацелены и на решение фундаментальных проблем. В первую очередь это касается изучения факторов, относительных скоростей, направлений и масштабов эпигенетических перестроек, а также механизмов морфогенетической устойчивости и толерантности популяций и ценозов к естественным и техногенным воздействиям. Со многими техногенными воздействиями и поллютантами популяции,

виды и экосистемы ранее в эволюционной истории еще не сталкивались, поэтому важно не только оценить на фоне таких нетипичных средовых воздействий адаптивный потенциал и пределы толерантности вида или популяции, но и использовать эти новые условия как естественный полигон, позволяющий экспериментально «нагружать» морфогенетический процесс и изучать закономерности развития. При этом можно выявить, например, проявления эпигенетической изменчивости – вероятностного осуществления имеющегося в пределах групповой нормы реакции популяции инвариантного набора устойчивых онтогенетических (эпигенетических) траекторий, приводящих к реализации допустимого пространства дискретных состояний (фенов) морфологических структур.

Очевидно, что при развитии в новой, необычной среде должен исчерпываться характерный регуляторный потенциал развитийных систем – «адаптивная норма» (по И. И. Шмальгаузену) и может проявиться латентный (скрытый) спектр инадаптивных морфозов. Чем больше степень техногенного воздействия, тем выше должна быть степень проявления морфозов, отличающихся от адаптивной нормы, больше должен быть и общий уровень дестабилизации развития.

Феногенетический мониторинг (ФМ) предполагает контроль по принципу обратной связи: он дает возможность оценивать состояние окружающей среды в ответ на каждый шаг все возрастающего антропогенного воздействия в региональном и локальном масштабах. ФМ может позволить решить многие актуальные экологические задачи, включая определение эффекта последействия разового влияния того или иного техногенного фактора на последующие поколения организмов, а также установление фактов аккумуляции из поколения в поколение уродств и других неблагоприятных биологических особенностей, снижающих общую жизнеспособность потомков, при хроническом воздействии токсических поллютантов на популяцию. ФМ включает в себя оценку состояния среды как в пространстве (выявление размаха феногенетических различий между населением различных местообитаний), так и во времени (определение изменений в состоянии населения животных в одном местообитании в течение ряда лет).

Ценотический подход при ФМ потенциально позволяет на основе популяционно-феногенетического анализа выявить уровни дестабилизации индивидуального развития в популяциях различных видовых компонентов таксоценов, определить наиболее уязвимые элементы и оценить их состояние в целом. Важно, что такая технология дает возможность выявить негативную реакцию тех или иных компонентов таксоценов на хроническое воздействие определенных поллютантов и их сочетаний в малых дозах. В этих комплексных фенетических исследованиях ключевых элементов региональных таксоценов млекопитающих должны присутствовать разные методические аспекты: 1) анализ частот встречаемости фенов как мелких aberrаций морфогенеза (уклонений от

адаптивной нормы); 2) пространственное соотнесение уровня фенетических различий между парами импактных и контрольных локалитетов на сплошном участке ареала (эффект воздействия подтверждается, если контрольные группировки, взятые на том же удалении, различаются друг от друга меньше, чем от импактных); 3) использование методов многомерной ординации фенетических композиций, позволяющих визуализировать проявление эпигенетической изменчивости (эпигенетический ландшафт популяции); 4) сравнение дисперсий общей асимметричности, флуктуирующей асимметрии и направленной асимметрии, характеризующих проявления дестабилизации развития как на индивидуальном, так и на групповом уровнях изучения, и другие методы (Васильев, 2005). По дискретным нарушениям морфогенеза и проявлениям эпигенетической и реализационной изменчивости фенов неметрических признаков фенетические методы позволяют достаточно эффективно оценивать состояние импактных популяций модельных видов, а по ключевым фоновым видам – и ценотическое состояние.

Многочисленными исследованиями целого ряда авторов на экспериментальном и естественном материале убедительно показано, что флуктуирующая асимметрия (ФА) может рассматриваться в качестве своеобразного группового индикатора неспецифической разбалансировки индивидуального развития, характеризующего состояние популяции как в целом, так и по отдельным функциональным группам (Zakharov, 1992; Klingenberg, 2003). В. М. Захарову (1987) и многим его последователям удалось установить, что повышение флуктуирующей асимметрии на групповом уровне указывает на дестабилизацию процесса развития в популяции. Дестабилизация развития наблюдается обычно уже на относительно низком уровне средовых нарушений, которые еще не связаны с необратимыми изменениями в популяциях (Zakharov, 1992). Это позволяет использовать ФА как неспецифический индикатор даже незначительных отклонений параметров среды от фонового состояния, которые еще не приводят к существенному снижению жизнеспособности особей в популяции.

В настоящее время известно более 15 индексов для оценки флуктуирующей асимметрии (только в работе Дж. Палмера (Palmer, 1994) перечислено 13 наиболее известных). При этом обычно применяются групповые индексы, характеризующие как отдельные признаки, так и их совокупность для выборки в целом. Д. Б. Гелашвили с соавт. (2004) недавно предложили оригинальный нелинейный метод оценки ФА, при котором нормировка осуществляется одновременно с процедурой свертки. Индивидуальные оценки флуктуирующей асимметрии, позволяющие оценить стабильность развития отдельной особи, применялись редко, хотя один из таких индексов хорошо известен – ЧАПО, или FAnm (Захаров, 1987; Markowski, 1995). Он рассчитывается как доля асимметрично проявившихся билатеральных признаков у особи, выраженная в процентах. Значение этого индекса обычно усредняется для всей выборки (Захаров, Кларк, 1993). Этот индекс используется для неметрических и мерис-

тических признаков и характеризует, по нашим представлениям, величину общей асимметрии особи или группы особей. Следует заметить, что при оценке флуктуирующей асимметрии обычно используют метрические билатеральные признаки, которые отражают неодинаковые скорости роста антимерных частей биологических объектов и связаны главным образом с изменением их формы. При этом часто игнорируются структурные изменения. Иными словами, анализируются размеры и форма, но не структура. По нашим наблюдениям, ростовые процессы очень слабо связаны с флуктуирующей асимметрией структур. Форма объекта может изменяться в весьма широком диапазоне, сохраняя при этом одну и ту же структуру своих частей и их элементов. Поэтому важна параллельная оценка пригодности для целей феногенетического мониторинга индексов флуктуирующей асимметрии как метрических, так и альтернативных структурных признаков.

Основатели «нумерической таксономии» Снит и Сокэл (Sneath, Sokal, 1973) предложили формулы как для качественных, так и для количественных признаков, которые имеют общую метрику и, хотя были разработаны для совершенно иных таксономических целей, очень хорошо подходят для решения нашей задачи и позволяют вычислить дисперсии общей асимметрии, которую мы назовем TA^2 и двух ее компонент: DA^2 – направленной и FA^2 – флуктуирующей асимметрии. Формулы для подсчета представляют собой так называемые формулы сравнения «размеров» и «формы» Пенроуза. Мы предлагаем использовать эти формулы в качестве нового метода для решения задач популяционно-феногенетического мониторинга.

Для метрических и меристических признаков обозначим величины промежуточных или значения числа структурных элементов для признаков левой стороны буквой s (от *sinister* – левый), а для правой – d (от *dexter* – правый). Дисперсию общей асимметрии будем вычислять для каждой особи по формуле:

$$TA^2 = \left[\sum_{i=1}^r (s_i - d_i)^2 \right] / r,$$

где r – число признаков. Первая компонента общей дисперсии асимметрии – дисперсия направленной асимметрии – будет вычислена по формуле:

$$DA^2 = \left[\sum_{i=1}^r (s_i - d_i)^2 \right]^2 / r^2.$$

Вторая компонента, исходя из того что $TA^2 = DA^2 + FA^2$, вычисляется следующим образом: $FA^2 = TA^2 - DA^2$. Эти формулы можно использовать также и по отдельным признакам для получения средних групповых оценок TA^2 , DA^2 и FA^2 .

Для альтернативных вариаций (фенов) неметрических признаков формулы расчета компонент дисперсии общей асимметрии основаны на использовании элементов четырехпольной таблицы частот билатеральных композиций фенов. Четыре билатеральные композиции проявления фена на разных сторонах тела: $+/-$, $+/-$, $-/+$, $-/-$, являются атрибутом проявления пороговых неметрических

признаков. Для каждой особи можно подсчитать по всем использованным признакам частоту билатеральных сочетаний (композиций) фенов и, заполнив четырехпольную таблицу частот, вычислить индивидуальные характеристики TA^2 , DA^2 и FA^2 . Для удобства обозначим частоты соответствующих полей четырехпольной таблицы следующим образом: $+/+ - a$, $+/ - b$, $-/+ - c$ и $-/- - d$. Дисперсии направленной и флуктуирующей асимметрии, как уже отмечалось, аддитивны и в сумме составляют дисперсию общей асимметрии: $TA^2 = DA^2 + FA^2$. Величина $TA^2 = (b + c)^2/N^2$, где N – общее число изученных билатеральных признаков у особи – $N = a + b + c + d$. Соответственно вычислим дисперсии направленной асимметрии по формуле $DA^2 = (b - c)^2/N^2$ и дисперсии флуктуирующей асимметрии: $FA^2 = 4bc/N^2$. Эти формулы могут быть использованы для вычисления соответствующих показателей TA^2 , DA^2 и FA^2 как для отдельных особей, так и для выборок в целом. Соотношения DA^2/TA^2 и FA^2/TA^2 показывают, как соотносятся между собой величины дисперсий направленной и флуктуирующей асимметрии. Обычно доля дисперсии направленной асимметрии от общей дисперсии асимметрии не превышает 4–5 %, а соответственно и доля флуктуирующей асимметрии составляет 95–96 %. Важным преимуществом такого подхода является возможность получать индивидуальные оценки флуктуирующей и направленной асимметрии и их соотношения, а следовательно, оценивать стабильность развития не только группы, но и отдельных особей.

Предложенный нами метод оценки проявлений реализационной изменчивости (например, индивидуальной и групповой дисперсий флуктуирующей асимметрии – FA^2) – это лишь первый шаг в проведении биомониторинга, поскольку важно оценить еще и различные аспекты эпигенетической изменчивости: устойчивость эпигенетических порогов (частот встречаемости фенов) и эпигенетических ландшафтов (многомерная ординация индивидуальных фенетических композиций), степень реализации теоретически возможных композиций фенов при разных условиях среды, сочетанности индивидуальной реализации фенов-антимеров на разных сторонах тела, а также групповых закономерностей внутрииндивидуальной изменчивости и многие другие. Изучение двух взаимосвязанных форм феногенетической изменчивости: эпигенетической и реализационной – при мониторинге нарушений морфогенеза у особей разных внутрипопуляционных группировок и популяций в «определенных» контрастно различающихся условиях среды позволяет оценить эволюционный потенциал их эпигенетических систем и выявить латентные (скрытые адаптивной нормой) пути развития.

Таким образом, феногенетический мониторинг популяций представляет собой один из эффективных инструментов экспериментального тестирования развитий систем у сравниваемых форм. В то же время мониторинг, основанный на оценке групповых проявлений феногенетической изменчивости, позволяет обнаруживать дестабилизацию развития, скрытый морфогенетический резерв в виде инадаптивных морфозов и выявлять границы адаптивной нормы развития. Последнее обстоятельство весьма важно как при решении

теоретических проблем эволюционной и популяционной биологии, так и при поиске естественных критериев экологического нормирования.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 07-04-96096 р_урал_а.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига? 2005. 640 с.

Васильев А. Г., Васильева И. А., Любашевский Н. М. Популяционная феногенетика малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Вопр. радиац. безопасности. 2003. № 4. С. 14–29.

Гелашвили Д. Б., Якимов В. Н., Логинов В. В., Епланова Г. В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Тольятти, 2004. Вып. 7. С. 45–59.

Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 213 с.

Захаров В. М., Кларк Д. М. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Московское отдел. Международного фонда «Биотест», 1993. 68 с.

Klingenberg C. P. Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration // Developmental Instability: Causes and Consequences / M. Polak (ed.). New York: Oxford University Press, 2003. P. 427–442.

Markowski J. Fluctuating asymmetry as an indicator for differentiation among roe deer *Capreolus capreolus* populations // Acta theriol. 1993. V. 38. Suppl. 2. P. 19–31.

Palmer A. R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // Developmental Instability: Its Origins and Implications / T. A. Markow (ed.). Dordrecht, The Netherlands: Kluwer, 1994. P. 335–364.

Sneath P. H. A., Sokal R. R. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. San Francisco: W. H. Freeman and Company, 1973. 573 p.

Zakharov V. M. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // Acta Zool. Fenn. 1992. V. 191. P. 7–30.