ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова
(1939-2016)

Йошкар-Ола 2017

Материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Н. В. Глотова

Проблемы популяционной биологии

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИИ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФГБОУ ВО «МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
РОССИЙСКИЙ ФОНД ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Материалы
XII Всероссийского популяционного семинара
памяти Николая Васильевича Глотова (1939–2016)

11–14 апреля 2017 г.

Йошкар-Ола
2017

ББК Е0я431
УДК 574.3
П 781

Редакционная коллегия:
О. Л. Воскресенская, Д. Б. Гелашвили, Ю. Г. Суетина

Мероприятие проведено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований, Проект № 17-04-20070 г.

П 781 **Проблемы популяционной биологии:** материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939–2016), Йошкар-Ола, 11–14 апреля 2017 г. – Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. – 284 с.

ISBN 978-5-906949-03-5

Сборник материалов включает доклады, представленные на XII Всероссийском популяционном семинаре, посвященном памяти известного российского генетика, популяционного биолога, специалиста в области биометрии, доктора биологических наук, профессора Николая Васильевича Глотова (1939–2016).

Материалы докладов охватывают широкий круг проблем популяционной биологии: теоретические и методологические аспекты изучения популяций, структурно-динамические исследования природных и модельных популяций растений, грибов, животных и человека, включая молекулярно-генетические исследования, математические модели и статистические методы в популяционных исследованиях.

Сборник представляет интерес для биологов, медиков, экологов, сотрудников заповедников и национальных парков, преподавателей биологических дисциплин, аспирантов и студентов.

ББК Е0я431
УДК 574.3

ISBN 978-5-906949-03-5

© ФГБОУ ВО «Марийский государственный университет», 2017

ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ И ЭВОЛЮЦИОННОЙ СИНЭКОЛОГИИ

Васильев А. Г., Васильева И. А.

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

Проблемы синэкологии традиционно лежат вне интересов популяционных и эволюционных биологов, хотя эволюционные процессы осуществляются в биотических сообществах и во многом, если не во всех отношениях, ими контролируются и направляются [Шварц, 1973, 1980; Чернов, 2005, 2008; Бигон и др., 1989; Жерихин, 2003]. В последние годы прогнозируется высокая вероятность наступления региональных и глобального биоценотических кризисов на фоне усиления негативных климатических и антропогенных изменений среды обитания растений и животных [Жерихин, 2003; Шварц, 2004; Васильев, Васильева, 2005; Безель, 2006; Moyne, Neige, 2007; Salamin et al., 2010; Sutherland et al., 2013]. Ситуация осложняется еще и расширением проникновения в аборигенные биотические сообщества чужеродных инвазионных видов, связанным с изменением климата и усилением транспортных коммуникаций во всем мире [Saul, Jeschke, 2010]. Поэтому, важнейшей задачей ближайшего будущего следует считать внедрение популяционных представлений и методов исследований в синэкологию, обеспечивающих переход к популяционной и эволюционной синэкологии и нацеленных на разработку популяционно-ценотических методов оценки экологического состояния сообществ в антропогенной среде и прогнозирование наступления кризисных ценотических явлений [Васильев и др., 2010; 2013].

Цель данного сообщения заключается в кратком обсуждении перспектив дальнейшего становления популяционной и эволюционной синэкологии на основе хроно-географического мониторинга ценопопуляций симпатрических близкородственных видов, формирующих локальные таксоцены – двухуровневого популяционо-ценотического мониторинга.

Локальные сообщества таксономически близких симпатрических видов, приуроченные к определенному биотопу и пространственно размещенные в пределах фации или урочища, следуя терминологии Г. Е. Хатчинсона, называются *таксоценами*, т. е. таксономически близкими видовыми компонентами ценозов, выполняющими в них определенные сходные экологические, главным образом трофические, функции (=таксоцен это экологическая гильдия филогенетически близкородственных видов). Синтопные поселения каждого из симпатрических видов таксоцена, населяющие локальный биотоп для относительно оседлых видов (например, моллюсков или землероек), представляют собой *ценопопуляции*, которые неизбежно экологически взаимодействуют друг с другом, поскольку обитают на одной и той же территории, а их представители питаются сходными объектами. Термин «ценопопуляция» [Работнов, 1969; Уранов, 1975; Любарский, 1976] широко используется ботаниками, и означает территориальное видовое население (часто временное) того или иного вида, приуроченное к определенному биоценозу и, соответственно, биотопу. В зоологии такие небольшие территориальные группировки вида, потенциально или реально связанные друг с другом через поток мигрантов, т. е. формирующие единую популяцию (=метапопуляцию), обычно предпочитают называть «*микропопуляциями*» [Шварц, 1980]. Однако микропопуляции характеризуют только территориальный фрагмент популяции вида и не привязаны к ценозу. При оперировании выборками из синтопных поселений сразу нескольких симпатрических видов, которые в биотопическом и территориальном отношениях совмещены, термин «ценопопуляция» представляется рациональным и адекватным, а применение термина «микропопуляция» теряет смысл. Таким образом, понятие ценопопуляция оправдано не только для растений, но и для видов относительно оседлых животных, которые территориально привязаны к определенным биотопам.

Синхронный внутри- и межгрупповой анализ синтопных ценопопуляций симпатрических видов, входящих в состав таксоцена, позволяет в русле *популяционной синэкологии* сопоставить их реакции в виде изменения характера изменчивости морфологических, морфофизиологических и/или этологических признаков в ответ на неблагоприятные природные ситуации. Это дает возможность оценить сопряженность (параллелизм или независимость) проявления внутри- и межгрупповой изменчивости морфогенетических, физиологических и поведенческих реакций, т. е. коэволюционный потенциал симпатрических видов [Vasil'ev et al., 2015; Большаков и др., 2015]. Противоположные реакции могут указывать на антагонизм экологических требований видов. Параллелизм ответов у разных видов будет отражать их высокий коадаптивный потенциал, т. е. исторически выработанную видами общую адаптивную морфогенетическую реакцию на изменение условий. Анализ внутригруппового разнообразия позволяет оценить устойчивость ценопопуляции конкретного вида к тем или иным констелляциям условий среды в разные сезоны и годы, возникающим в результате природных и техногенных воздействий. Для нескольких синтопных и синхронно оцениваемых ценопопуляций симпатрических видов локального таксоцена тем же способом можно оценить изменение общего таксоценотического разнообразия во времени. В случае параллельного сравнения нескольких таксоценов, включающих

ценопопуляции одних и тех же симпатрических видов в географически удаленных локалитетах, т. е. экологически различных условиях, проводится аналогичное сравнение, но в этом случае уже не аллохронных, а аллотопных выборок из ценопопуляций нескольких видов. Наконец, совмещение этих задач, т. е. параллельное сравнение синтопных, но географически удаленных ценопопуляций нескольких симпатрических видов во времени и в пространстве относится уже к проблематике *эволюционной синэкологии* и/или эволюционной экологии. При таком комплексном сопряженном анализе изменчивости свойств фенома в его самом широком толковании (от морфологических признаков до особенностей поведения особи на разных этапах онтогенеза) появляется возможность оценить, какой из видов-симпатриантов лучше адаптирован к условиям локального биотопа по проявлению изменчивости и разнообразия изученных признаков. Действительно, в неблагоприятных для вида условиях его изменчивость по отдельным признакам или внутригрупповое разнообразие, оцененное по их совокупности, будут возрастать, а в благоприятных, напротив, – уменьшаться.

Феномен увеличения веера изменчивости признаков в неблагоприятной среде, который мы предлагаем назвать «*принцип провокационного фона*» или «*принцип Н. В. Глотова*», был экспериментально установлен и описан Николаем Васильевичем в его докторской диссертации [Глотов, 1983]. Используя этот принцип, по морфогенетической реакции повышения уровня рассеивания ординат в многомерном морфопространстве, например, применив методы геометрической морфометрии, после процедуры рарефакции (случайного выравнивания выборок по объему) можно определить у ценопопуляции какого из симпатрических видов таксоцена в большей степени возросло морфоразнообразие (morphological disparity). Соответственно, меньший уровень взаимного рассеивания (дисперсии) ординат и меньший объем морфопространства будут указывать на большую степень морфогенетической устойчивости и экологической толерантности вида.

Методами геометрической морфометрии нами было показано, что морфоразнообразие видов-доминантов значимо меньше, чем у видов-субдоминантов [Васильев и др., 2010; 2016]. Было установлено, что при естественном восстановлении сообщества грызунов после весенней неизбирательной элиминации, на освобожденной территории у вида, бывшего в контроле малочисленным субдоминантом, летом на импактном участке значимо снизился уровень внутригруппового морфоразнообразия, что отражает снижение стрессированности морфогенеза, а осенью за счет этого вида на импактном участке произошла смена вида-доминаната в сообществе. В другом исследовании при сравнении сопряженной географической изменчивости трех симпатрических видов землероек рода *Sorex* на Урале у них проявился параллелизм трансформаций морфогенеза, позволивший с вероятностью выше 95 % дискриминировать представителей разных таксоценов независимо от их видовой принадлежности [Vasilyev et al., 2015]. Выявлено также снижение морфоразнообразия видовых компонентов при наибольшей возможной полноте состава таксоцена и значимое возрастание этого показателя при его неполноте. Все эти факты указывают на сложные взаимодействия между симпатрическими видами в сообществе, влияющие на процессы морфогенеза и экологическое состояние как самих ценопопуляций, так и всего таксоцена.

Таким образом, предложенные нами подходы позволяют с помощью применения методов из арсенала популяционной биологии к задачам популяционной и эволюционной синэкологии оценить экологическое состояние как отдельных ценопопуляций симпатрических видов, так и локальных таксоценов. Развивая эту методологию на базе популяционной феногенетики и геометрической морфометрии можно приблизиться к выявлению и прогнозированию региональных биоценотических кризисов, которые могут возникнуть в сообществах в XXI в. по мере усиления воздействия антропогенного фактора.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-04-01831-а) и Программы комплексных исследований УрО РАН (проект № 15-12-4-25).

ЛИТЕРАТУРА

Безель В. С. Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспекты. Екатеринбург: Гощицкий, 2006. 280 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества: в 2 т.: пер. с англ. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.

Большаков В. Н., Васильев А. Г., Васильева И. А. и др. Сопряженная биотопическая изменчивость ценопопуляций симпатрических видов грызунов на Южном Урале // Экология. 2015. № 4. С. 265–271.

Васильев А. Г., Васильева И. А. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценотического кризиса // Вестн. Нижегород. гос. ун-та им. Н. М. Лобачевского. Сер. Биол. 2005. № 1(9). С. 27–38.

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.

Васильев А. Г., Большаков В. Н., Васильева И. А. и др. Оценка эффектов неизбирательной элиминации в сообществе грызунов методами геометрической морфометрии // Экология. 2016. № 4. С. 265–271.

Глотов Н. В. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / АН СССР. ЛГУ. Ленинград, 1983. 33 с.

Жерихин В. В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Т-во научных изданий КМК. 2003. 542 с.

Любарский Е. Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. 157 с.

Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 141–149.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
Чернов Ю. И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 10. С. 1221–1238.
Чернов Ю. И. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 580 с.
Шварц Е. А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: КМК, 2004. 112 с.
Шварц С. С. Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 213–228.
Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
Moyne S., ***Neige P.*** The space-time relationship of taxonomic diversity and morphological disparity in the Middle Jurassic ammonite radiation // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2007. Vol. 248. P. 82–95.
Salamin N., Wüest R. O., Lavergne S. et al. Assessing rapid evolution in a changing environment // Trends in Ecology and Evolution. 2010. Vol. 25, № 12. P. 692–698.
Saul W.-C., Jeschke J. M. Eco-evolutionary experience in novel species interactions // Ecology Letters. 2015. Vol. 18. P. 236–245.
Sutherland W. J., ***Freckleton R. P.***, ***Godfray H. Ch. J. et al.*** Identification of 100 fundamental ecological questions // Journal of Ecology. 2013. Vol. 101. P. 58–67.
Vasil'ev A. G., Vasil'eva I. A., Kourova T. P. Analysis of coupled geographic variation of three shrew species from Southern and Northern Ural taxocenes // Russian Journal of Ecology. 2015. Vol. 46, № 6. P. 552–558.

НАСЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ГОРАХ ВЕРХОЯНЬЯ (ДОЛИНА Р. АРКАЧАН)

Васильева В. К., Охлопков И. М.

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, 677980, г. Якутск, пр. Ленина, 41
vasvekim@yandex.ru; imokhlopkov@yandex.ru

Материалом для данной статьи послужили результаты полевых исследований, проведенных в 2005 и 2015 годах в летний период – июль и август месяцы. Для установления видового состава и численности мелких млекопитающих применялись стандартные общепринятые методики [Новиков, 1953]. Всего отработано 690 давилко/суток, 124 конусо/суток, добыто и вскрыто по общепринятой зоологической методике 131 особь мелких млекопитающих.

Для определения видового статуса мелких млекопитающих использовался справочник-определитель И. Я. Павлинова с соавторами «Наземные звери России» [2002] и научное пособие М. В. Попова «Определитель млекопитающих Якутии» [1977].

Верхоянская горная гряда тянется по правобережью рек Лена и Алдан от горных систем Охотии до Северного Ледовитого океана, в ее систему входят многие горные образования. В данной работе представлены материалы исследований, проведенных в центральной части Верхоянья (северный макросклон) в районе Аркачанского плато (65°43' с.ш., 130°10' в.д.). Высоты разных частей Верхоянской горной системы сильно отличаются, если на севере они составляют 200–400 м н.у.м., то в районе исследований достигают высоты 1 600 – 1 700 м н.у.м. Здесь по абсолютным высотам господствуют среднегорные участки, свойственно мозаичное сочетание горных хребтов с типично альпийскими формами рельефа и горных массивов с плоскими выровненными вершинами. Согласно К. В. Станюковичу [1973], горная растительность района исследования входит в Северо-Восточно-Сибирский (Якутский) тип поясности, свойственный горным территориям Северо-Восточной Якутии. Четко выделяются лесной пояс, образованный лиственницей Каяндера, пояс подгольцовых кустарников и горный тундровый пояс. Пояс эпилитно-лишайниковых сообществ представлен слабо. В условиях развития узких врезанных долин рек хорошо выделяется в ранге пояса комплекс долинной растительности, четко отличающийся от лесного пояса.

В зоогеографическом отношении район исследований относится к Янскому округу Берингийской северотаежной провинции [Мордосов, Винокуров, 1980]. Фауна наземных позвоночных обеднена. В значительной степени это связано с экстремальными климатическими условиями существования для видов таежной зоны, осложненными особенностями горного рельефа.

В итоге полевых исследований отловлены следующие виды мелких млекопитающих: средняя бурозубка (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788), тундряная бурозубка (*Sorex tundrensis* Merriam, 1900), сибирская красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) полевка Миддендорфа (*Microtus middendorffi* Poljakov, 1881), леммингoвая полевка (*Alticola lemminus* Miller, 1889), лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1844), северная пищуха (*Ochotona hyperborea* Pallas, 1811), бурундук азиатский (*Tamias sibiricus* Laxmann, 1769).

Средняя бурозубка, палеарктический таежный вид, широко распространена по всей Сибири от Урала до побережья и островов Тихого океана и от южных границ до 70° с.ш. В Якутии известны ее находки севернее этой параллели на побережье морей Лаптевых и Восточно-Сибирского [Млекопитающие Якутии, 1971; Попов, 1977]. На исследованном участке отловлена только в долинном комплек-