Научные исследования на ООПТ Урала

тезисы докладов Межрегиональной конференции, посвященной 50-летию Висимского государственного природного биосферного заповедника

50 лет

Висимский заповедник

с 1971 храним коренную тайгу Среднего Урала

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ВИСИМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ БИОСФЕРНЫЙ
ЗАПОВЕДНИК»

НАУЧНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ООПТ УРАЛА

Тезисы докладов Межрегиональной конференции,
посвященной 50-летию
Висимского государственного природного
биосферного заповедника

Екатеринбург
2021

УДК 502.5
ББК 20.18
Н34

Н34 **Научные исследования на ООПТ Урала :** тезисы докладов Межрегиональной конференции, посвященной 50-летию Висимского государственного природного биосферного заповедника / Федеральное государственное бюджетное учреждение «Висимский государственый природный биосферный заповедник». – Екатеринбург : Издательство УМЦ УПИ, 2021. – 156 с.

ISBN 978-5-8295-0781-7

В сборнике представлены тезисы докладов участников Межрегиональной конференции «Научные исследования на ООПТ Урала», посвященной 50-летию Висимского государственного природного биосферного заповедника, состоявшейся в Институте экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург) 14–15 октября 2021 года. Тематика тезисов охватывает вопросы изучения биоты особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Урала, в том числе Висимского природного биосферного заповедника. Содержание сборника отражает основные направления и результаты научной деятельности на ООПТ. Тезисы приведены с минимальными редакторскими правками в авторской редактуре с внутритекстовыми библиографическими ссылками без оформленного списка литературы.

УДК 502.5
ББК 20.18

Ответственный редактор: А. В. Хлопотова

ISBN 978-5-8295-0781-7

© Авторы тезисов, 2021

Межгодовая изменчивость формы нижней челюсти рыжей полевки в естественно нарушенных биотопах Висимского заповедника

А. Г. Васильев*, Л. Е. Лукьянова, Ю. В. Городилова
ФГБУН «Институт экологии растений и животных УрО РАН», Екатеринбург,
**e-mail: vag@ipae.uran.ru*

В современной научной литературе широко представлены работы, в которых оцениваются отдаленные последствия различных антропогенных воздействий на изменчивость локальных популяций модельных видов (Захаров, 1987; Zakharov, 1992; Шадрина и др., 2003; Kozlov, 2005; Большаков и др., 2012; Васильев и др., 2013; Коротеева и др., 2015; Kozlov, Zverev, 2018). В то же время проблема отдаленного влияния последствий природных катастрофических явлений на изменчивость изучена недостаточно (Ефимов и др., 1988; Pausas, Verdú, 2008; Васильев и др., 2016). В отличие от антропогенных и техногенных воздействий, с которыми природные популяции за время своего существования практически не сталкивались, природные катастрофы: наводнения, пожары, ураганы, приводящие к катастрофическим ветровалам, и др., напротив, многократно влияли на виды и являются естественными факторами. На многие из них у разных видов животных должны были исторически сформироваться системные адаптивные реакции на ценотическом (Pausas, Verdú, 2008), популяционном (Zakharov, 1992; Васильев и др., 2013) и индивидуальном (Bolnick et al., 2003; Violle et al., 2012) уровнях, в первую очередь, затрагивающие процессы индивидуального развития. Поэтому можно ожидать, что в отличие от антропогенных воздействий, природные катастрофические явления должны вызывать определенные модификационные переключения развития, компенсирующие негативные изменения среды и формирующие адаптивные перестройки морфогенеза.

Известно, что изменение конфигурации нижней челюсти у грызунов тесно связано с ее функциональными нагрузками при обработке кормовых объектов (Воронов, 1982). Последнее позволяет, как было показано ранее (Васильев и др., 2016, 2017; Anderson et al., 2014), оценить морфофункциональные различия между ценопопуляциями, связанные с их трофическими предпочтениями (Васильев и др., 2016).

Цель исследования – анализ отдаленного влияния изменений естественных биотопов после двух природных катастрофических явлений – ветровала (1995 г.) и пожара (1998 г.) в Висимском заповеднике на изменчивость формы и размеров нижней челюсти вида-доминанта – рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780). Особое внимание обращено на изучение морфогенетических реакций на контрастные экологические условия двух смежных лет в двух ценопопуляциях вида, населяющих измененные биотопы – зону ветровала и пирогенную зону – гарь.

Краниологический материал для изучения морфогенетических последствий изменения биотопов после ветровала и лесного пожара в популяции рыжей полевки на Среднем Урале представлен выборками сеголеток, собранными в Висимском государственном природном биосферном заповеднике (Средний Урал, Свердловская обл.: 57°28’ с.ш., 60°00’ в.д.) в августе 2003 и 2004 гг. в зоне ветровала, произошедшего в июне 1995 г., и пирогенной зоне, возникшей после лесного пожара в июне 1998 г. Отлов животных проводили стандартным методом ловушко-линий с использованием в трансекте 200 проволочных капканов, расставленных на расстоянии 10 м друг от

друга, с экспозицией на 5 суток. Проверку ловушек осуществляли ежедневно в утренние часы. Оценку относительной численности проводили в пересчете на 100 лов.-сут. Для характеристики погодных условий разных лет использовали данные метеостанции «Висим».

В работе использованы краниологические коллекции, хранящиеся в Музее Института экологии растений и животных УрО РАН. Все изученные выборки представлены сеголетками обоих полов (ювенильные и зимовавшие особи исключены). Общий объем изученного материала составил 70 экз.

Для сравнения формы и размеров нижней челюсти применили методы геометрической морфометрии с использованием 70 фотографий правых ветвей нижней челюсти рыжей полевки с лингвальной стороны, полученных с помощью планшетного сканера при постоянном оптическом разрешении 1200 dpi. На изображениях с помощью программ tpsUtil и tpsDig2 (Rohlf, 2013) разместили конфигурации из 16 гомологичных меток-ландмарок (landmarks), позволяющих характеризовать изменчивость формы нижней челюсти (рис. 1).

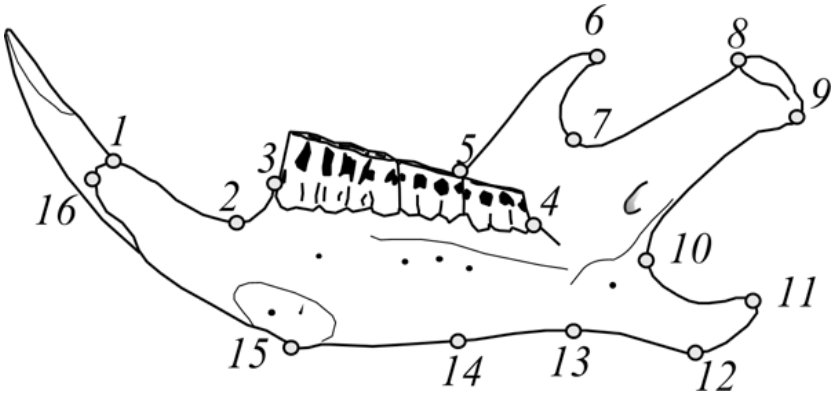

Рисунок 1. Размещение меток-ландмарок (1–16) на лингвальной стороне нижней челюсти рыжей полевки.

Статистические расчеты, включая применение методов геометрической морфометрии, выполняли на основе пакетов прикладных программ TPS (Rohlf, 2013), MorphoJ 1.6d (Klingenberg, 2011) и PAST 4.04 (Hammer et al., 2001). Процедуру Прокрустовой суперимпозиции (Procrustes superimposition) выполнили методом генерализованного Прокрустова анализа – GPA (Rohlf, Slice, 1990) с применением метода наименьших квадратов и вычислением прокрустовых координат (Procrustes coordinates). Центроидный размер (centroid size – CS), косвенно отражающий общий размер объектов, вычисляли как квадратный корень из суммы квадратов расстояний от центра конфигурации до каждой ландмарки (Rohlf, Slice, 1990). При предварительной двукратной повторной расстановке ландмарок не выявлено значимых смещений оценок, вызванных ошибками оператора (Fruciano, 2016). Межгрупповые различия формы нижней челюсти оценили с помощью канонического анализа прокрустовых координат. Мно-

жественные межгрупповые сравнения по центроидному размеру и отдельным каноническим переменным провели методом однофакторного дисперсионного анализа (One-Way ANOVA). Значимость межгрупповых различий по факторам «год» и «биотоп» с учетом их взаимодействия (год х биотоп) оценили на основе двухфакторного анализа (Two-Way ANOVA). Для оценки возможных аллометрических эффектов изменения формы мандибул провели анализ главных компонент (Principle component analysis) прокрустовых координат в каждой из четырех выборок и оценили регрессионные зависимости между центроидными размерами и значениями PC1 в соответствующих выборках.

Для оценки вклада канонических переменных в межгрупповые различия, связанные с погодными условиями и принадлежностью к биотопу, провели многомерный непараметрический дисперсионный анализ PERMANOVA. Расчет выполнен в программе PAST с использованием евклидовой метрики и перестановочного теста (Permutation test) на основе 10000 повторных реплик. Влияние каждого экологического фактора на форму мандибул оценили на основе линейного дискриминантного анализа с вычислением его значимости на основе теста T^2 Хотеллинга. Параллельно попарно вычислили прокрустовы дистанции *d* и уровни их значимости. Иерархию межгрупповых различий в итоге канонического анализа выявили методом кластерного анализа (UPGMA) по матрице квадратов обобщенных расстояний Махаланобиса (D^2) с оценкой их значимости, а также вычислением величин поддержек при бутстрэпинге (%) узлов ветвления кластера.

Экологическая специфика модельных лет сравнения обусловлена разной динамикой выпадения осадков весной и летом в 2003 и 2004 г. на фоне сходной среднемесячной динамики температуры. Если в 2003 г. значительное количество осадков наблюдалось в мае и июне, а июль и август были засушливыми, то на следующий год, в мае осадков было в 2 раза меньше, но все летние месяцы были дождливыми. При этом динамика среднемесячных температур в эти годы была практически одинакова.

Центроидные размеры (CS) нижней челюсти у изученных групп сеголеток рыжей полевки на разных участках и в разные годы были близки и статистически не различались (F-критерий Уэлша = 1.86; d.f. = 24,74; p = 0.1063), поэтому факторы аллометрического роста при сравнении выборок не должны были существенно повлиять на результаты межгруппового сравнения формы мандибул. Не выявлены и значимые половые различия по центроидному размеру мандибул (F-критерий Уэлша = 3.07, d.f. = 67,42; p = 0.0843), что позволило объединить выборки по полу при использовании центроидных размеров.

Предварительный дискриминантный анализ прокрустовых координат нижней челюсти самцов и самок рыжей полевки на объединенных выборках разных лет не выявил значимых различий между полами (T^2 Хотеллинга = 67.77; F = 1.15; p = 0.3368), что позволяет проводить дальнейшее исследование на объединенных по полу выборках.

В канонический анализ прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти, включили по две объединенных по полу выборки 2003 и 2004 гг. как из зоны ветровала, так и из пирогенной зоны. Результаты сравнения представлены на рис. 2.

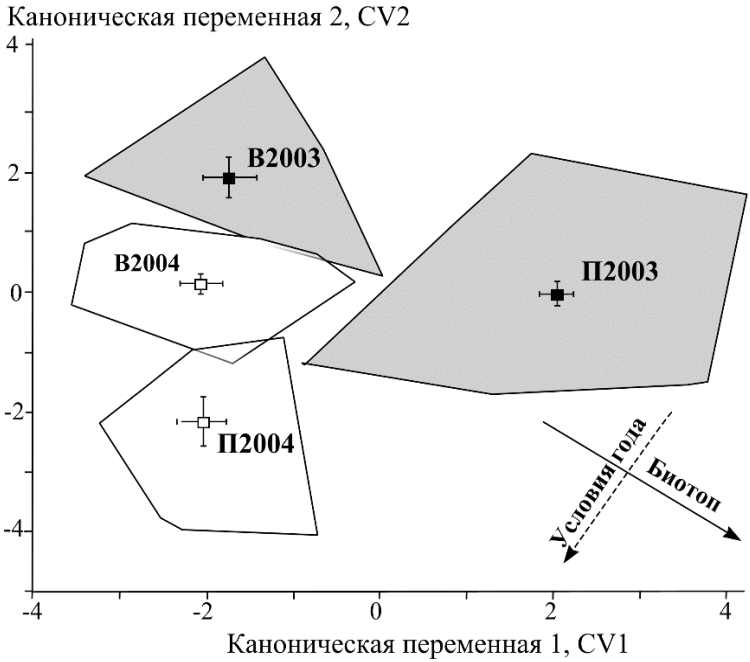

Рисунок 2. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти рыжей полевки в Висимском заповеднике в разные годы (2003–2004 гг.) в зоне ветровала (В2003, В2004) и пирогенной зоне (П2003, П2004).

Значимые различия проявились вдоль первых двух канонических переменных – CV1 и CV2. Различия вдоль третьей канонической оси статистически значимы, но лишь на первом уровне значимости, поэтому являются статистически недостаточно строго обоснованными. Межгрупповая дисперсия вдоль первых двух канонических осей составляет 85.24 % от общей, что позволяет достаточно надежно интерпретировать различия вдоль этих двух переменных. Полигоны изменчивости всех четырех выборок занимают свои собственные области морфопространства вдоль двух первых канонических переменных. Наиболее удалена от других выборка 2003 г. из пирогенной зоны (см. рис. 2). В 2003 г. ценопопуляции из участков ветровала и гари различаются в наибольшей степени. В 2004 г. межгрупповые различия выражены меньше, но полигоны изменчивости выборок из обеих ценопопуляций существенно смещаются в морфопространстве. В большей степени это наблюдается для особей, обитающих на гари. Интересно отметить, что направление смещения полигонов в разные годы и для разных ценопопуляций существенно различается. На рис. 2 стрелками указаны разные направления смещений в зависимости от экологических условий разных лет и для выборок, принадлежащих ценопопуляциям разных биотопов. Так, полигоны из-

менчивости обеих выборок 2003 г. из разных биотопов размещены в верхней и правой областях морфопространства, а выборки 2004 г., напротив, смещены вниз и в левую область. С другой стороны, если провести секущую диагональ из левого нижнего угла в правый верхний, то пары выборок из одних и тех же биотопов, но разных лет сбора, будут размещены на разных сторонах (левой и правой) общего морфопространства.

Многомерный непараметрический дисперсионный анализ PERMANOVA по значениям трех канонических переменных (CV1–CV3) позволил оценить их взаимный вклад в межгрупповые различия с учетом влияния двух экологических факторов: условий года и принадлежности к биотопу. Доли межгрупповой дисперсии, обусловленной влиянием обоих основных факторов, оказались близкими по величине. Так, если на долю влияния условий года приходится 25.6 %, то на долю влияния условий биотопа – 25.2 %. Доля взаимодействия факторов составляет всего 2.5 %, т.е., несмотря на то, что перестановочный тест обеспечил ее высокую значимость (p = 0.0001), этой компонентой изменчивости, в данном случае можно пренебречь. Однако, поскольку взаимодействие факторов почти не выражено, направления межгрупповой изменчивости, обусловленные факторами «год» и «биотоп», почти ортогональны в плоскости морфопространства, т.е. расположены почти под прямым углом друг к другу, как показано стрелками на рис. 2. Это означает, что они влияют на межгрупповую изменчивость почти независимо друг от друга. Прямая оценка межгрупповых различий, связанных с влиянием упомянутых экологических факторов была осуществлена с помощью линейного дискриминантного анализа. В результате установлено, что межгодовые различия проявились в наибольшей степени (Прокрустова дистанция d = 0.0162; обобщенная дистанция Махаланобиса D^2 = 8.940; T^2 Хотеллинга = 146.08; p = 0.0004). Несколько меньше выражены различия между выборками двух контрастных биотопов – ветровала и гари (d = 0.0135; D^2 = 8.845; T^2 = 146.73; p = 0.0004). Межгодовые и биотопические различия формы нижней челюсти носят до некоторой степени противоположный характер по направлению изменений конфигурации мандибул.

Анализируя полученные нами в ходе проведенного исследования результаты можно предположить, что относительно сухое лето 2003 г. и дождливое лето 2004 г. привели к различиям в сезонной динамике растительного покрова в эти годы в Висимском заповеднике. Соответственно эти обстоятельства должны были проявиться и на динамике численности вида в сравниваемые годы. Если в 2003 г. популяция в целом была на пике численности, то в 2004 г. в относительно неблагоприятных для вида условиях начался спад численности (Лукьянова, 2020). В 2003 г. пик численности вида наблюдался на Среднем Урале и в лесах Шалинского района Свердловской области (окрестности д. Шигаево вблизи пос. Сылва) (Васильев и др., 2017).

При расчете линейной регрессии первой главной компоненты (PC1), вычисленной по прокрустовым координатам, по отношению к логарифмам значений центроидных размеров (CS), между этими переменными не была выявлена значимая зависимость для выборки из зоны ветровала (доля предсказанной изменчивости 5.48 % при p = 0.2250). Однако была обнаружена регрессионная зависимость в выборках пирогенной зоны (доля предсказанной изменчивости 45.62 % при $p < 0.0001$). Полученные результаты прямо указывают на отсутствие существенного влияния аллометрии на изменчивость формы мандибул в зоне ветровала, но наличие такового в пирогенной зоне. Возможно, этот аллометрический ростовой механизм, влияющий на характер-

ное нелинейное изменение формы нижней челюсти при увеличении ее размеров, связан с повышенной миграцией группы быстро созревающих и растущих сеголеток на участок восстанавливающейся гари. Подобный экологический эффект биотопической фильтрации (habitat filtering) (Mayfield et al., 2009) вполне вероятен, но для подтверждения требует дальнейших исследований.

Ранее в предыдущих исследованиях на рыжей полевке, проведенных в сходном биотопе вблизи дер. Шигаево Шалинского района Свердловской области, было установлено, что полигоны изменчивости формы нижней челюсти практически не перекрываются в морфопространстве при разных уровнях численности и при полном и неполном составе сообщества грызунов (Васильев и др., 2017). Последнее согласуется с полученными данными для Висимского заповедника. И в этом случае полигоны изменчивости настолько разобщены друг от друга в морфопространстве, что позволяют говорить о возможности разного модификационного переключения морфогенеза нижней челюсти для полевок из обеих ценопопуляций.

В пирогенной зоне преобладает грацильный вариант строения нижней челюсти со смещенным кпереди венечным отростком. Ранее такой вариант был отмечен для импактных поселений данного вида, а также для малой лесной мыши на техногенно измененной территории (Большаков и др., 2012; Васильев и др., 2016). Оба рассмотренных выше варианта строения мандибулы и в зоне ветровала, и в пирогенной зоне могут быть интерпретированы как характерные биотопические модификации морфогенеза нижней челюсти у рыжей полевки. Другими словами, в локальных поселениях вида в разных биотопах и в годы с разными погодными условиями происходят определенные переключения морфогенеза, реализующие определенные фенотипические черты мандибул.

Поскольку и ветровалы и последующие за ними лесные пожары – характерные природные катастрофические явления и являются естественными экологическими факторами, с которыми этот лесной вид за время своего существования многократно встречался, рыжая полевка, по-видимому, обладает возможностью переключать морфогенез на ранних этапах онтогенеза, используя исторически сложившийся пул модификаций, наиболее адекватных возникающей констелляции условий.

В «Летописи природы Висимского государственного природного биосферного заповедника за 2003 год» отмечено, что в зоне ветровала в этом году наблюдался высокий урожай ели, рябины и шиповника. В то же время, на ранних этапах зарастания гари после пожара 1998 г. (1998–2002 гг.) в заповеднике на гари наблюдалось увеличение общего покрытия травянистой растительности до 70–80 % (Сибгатуллин, 2011). В 2003-2004 гг. ее площадь не снижалась, а в составе травостоя в разные годы доминировали иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium*) и вейники тупочешуйный (*Calamagrostis obtusata*) и Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*), т.е. на гари в оба года преобладал густой травянистый покров (в основном представленный злаками) и отсутствовал древесный ярус (взрослые деревья). Можно предположить, что отмеченные различия в форме нижней челюсти у рыжей полевки в разные годы на участках ветровала и гари. Плотный травянистый покров за счет двух видов вейников тупочешуйного и Лангсдорфа при отсутствии развитого древостоя в эти годы привели к высокой обеспеченности рыжей полевки убежищами и защитными ремизами на сравнительно открытой безлесной территории пирогенной зоны. Возможно, именно это

дополнительное обстоятельство способствовало повышению относительной численности вида на данном участке, выполняя функцию положительного экологического фильтра (ecological filtering) (Mayfield et al., 2009) и усиливая иммиграцию сеголеток в этот биотоп при расселении из сопредельных территорий. Также можно заключить, что на восстанавливающейся гари с плотным травянистым покрытием экологические условия оказываются не только привлекательными для расселяющихся сеголеток, но и сравнительно более благоприятными для протекания их морфогенеза, что также косвенно подтверждает эффект экологической фильтрации в данный биотоп расселяющихся полевок.

Проведенное исследование показало, что возникшие в Висимском заповеднике после ветровала и последующего пожара биотопы вполне пригодны для нормального существования рыжей полевки. Установлено, что на морфогенетическую изменчивость нижней челюсти рыжей полевки почти в равной степени влияют как климатогенные факторы, так и экологические особенности вновь возникших биотопов. Показано, что морфогенез нижней челюсти данного вида лабилен и способен переключаться на ранних стадиях развития в ответ на складывающиеся условия обитания. Есть основания предполагать, что в силу обычности таких природных явлений как лесные ветровалы и пожары модельный вид с момента своего возникновения накопил пул потенциально доступных модификаций развития (допустимых траекторий морфогенеза), которые адекватны формирующимся естественным экологическим условиям как после природных катастрофических явлений, так и при последующей демутационной сукцессии локальных сообществ. Исходя из полученных оценок, условия в зоне ветровала в целом менее благоприятны для рыжей полевки по сравнению с восстанавливающейся гарью (пирогенной зоной). При обитании вида в обоих биотопах формируются характерные конфигурации нижней челюсти, во многом связанные с разной морфофункциональной нагрузкой при питании неодинаковым спектром кормов, различным для данных биотопов. Выявленные быстрые изменения морфогенеза, возможно, обусловлены определенными направленными перестройками функционирования популяционной эпигенетической системы (Jablonka, Raz, 2009; Duncan et al., 2014; Burggren, 2016).

Таким образом, высокая фенотипическая пластичность, лабильность морфогенеза и исторически запасенный спектр потенциально доступных модификаций развития обеспечивают высокую устойчивость и быструю адаптацию ценопопуляций рыжей полевки к биотопам, сформированным при воздействии природных катастрофических явлений – ветровалов и лесных пожаров на территории Висимского заповедника. Проведенные исследования выявили на примере модельного вида грызунов тесную связь между изменением локальных климатогенных и биотопических условий и изменчивостью формы мандибул, а также морфофункциональными адаптивными перестройками постнатального морфогенеза. Все это доказывает перспективность использования эколого-морфологических подходов в сочетании с методами геометрической морфометрии для получения дополнительных мониторинговых оценок устойчивости, приспособленности и экологического состояния ценопопуляций модельных видов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН АААА19-119031890087-7.