

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Животный мир горных территорий



Москва ❖ 2009

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт экологии горных территорий
Кабардино-Балкарского научного центра
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Териологическое общество
Программа Отделения биологических наук РАН
«Биологические ресурсы России: фундаментальные основы
рационального использования»



Животный мир горных территорий

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2009

Животный мир горных территорий. М.: Т-во научных изданий КМК. 2009. 528 с.

В сборнике представлены материалы докладов, заслушанных на международной конференции, которая состоялась 24–29 августа 2009 г. в Институте экологии горных территорий Кабардино-Балкарского научного центра РАН (г. Нальчик) при участии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН и Териологического общества при РАН. Представленные работы отражают различные аспекты экологии, морфологии, систематики, эволюции, охраны и рационального использования животного мира горных территорий.

Для зоологов, почвоведов, экологов, специалистов по охране природы.

Ответственные редакторы:

В.В. Рожнов, Ф.А. Темботова, В.И. Ланцов, К.Г. Михайлов

Конференция поддержана ОБН РАН,
Программой ОБН РАН «Биологические ресурсы России:
фундаментальные основы рационального использования»
и Российским фондом фундаментальных исследований
(грант № 09-04-06071 г)

УДК 575.21 : 574.472 : 599.323.4

Динамика морфопространства и морфологического разнообразия таксоценов грызунов в зоне влияния восточно-уральского радиоактивного следа на Южном Урале

А.Г. Васильев, И.А. Васильева, Ю.В. Городилова, М.В. Чибиряк

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург
vag@ipae.uran.ru*

Dynamics of morphospace and morphological disparity of rodent taxocenes from the east-ural radioactive trace impact zone in the South Urals

В последнее десятилетие широко обсуждается проблема соотношения таксономического (diversity) и морфологического (disparity) проявлений биологического разнообразия (Foote, 1993, 1997; Cimpaglio et al., 2001; Navarro, 2003; Moyné, Neige, 2007). Палеонтологи и палеоэкологи убедительно продемонстрировали, что в периоды глобальных биоценологических кризисов, неоднократно наблюдавшихся в истории Земли, происходит резкое снижение таксономического разнообразия сообществ (TD – taxonomic diversity) при вымирании таксонов, но при этом у оставшихся таксонов (в основном за счет формообразования) возрастает морфологическое (MD – morphological disparity) разнообразие (Moyné, Neige, 2007). В неонтологической экологии таких работ почти нет (Neige, 2003; Шварц, 2004), хотя очевидна актуальность их проведения в свете высказанного В.В. Жерихиным (2003) предостережения о том, что отчетливые признаки наступления глобального биоценологического кризиса видны и в наши дни на фоне усиления техногенного воздействия на биоту. В этой связи крайне перспективным нам представляется приложение концепции морфопространства для изучения частей сообществ в форме таксоценов – групп таксономически близких видов, входящих в сообщество, которые выполняют в нем сходные экологические функции (например, таксоцен грызунов, включающий полевок и мышей). Некоторый первоначальный скепсис, высказанный по отношению к термину «таксоценоз» (Арнольди, Арнольди, 1963; Жерихин, 1994) отчасти оправдан. Он был вызван тем, что таксоценозом первоначально назывались формальные списки видов, относящихся к определенным отрядам, семействам или подсемействам насекомых, которым без дополнительного анализа придавали неоправданное цено-

логическое толкование. Однако, поскольку экологическая гильдия обычно включает и таксономически неродственные виды, потребляющие один и тот же биотический ресурс в сообществе, то требуется ввести обозначение особого рода гильдий, которые представлены исключительно близкородственными видами того или иного таксона, выполняющими в сообществе сходную роль по утилизации определенного спектра ресурсов. В качестве такого понятия вполне пригоден «таксоцен», интерес к которому, как к единой функциональной группе сообщества, постепенно растет (Нестеренко, 2000; Сергеев, 2003). При такой трактовке термина «таксоцен» он становится операциональным и может быть использован для описания части сообщества как объекта для изучения морфологического разнообразия.

Дж. Макги (McGhee, 1999) было введено понятие морфопространства (morphospace) – многомерного пространства, оси которого соответствуют морфологическим признакам. Каждый организм при этом представлен точкой в данном пространстве. Различия между разными группами организмов – формы групповой изменчивости. Каждая группа, занимая какую-то часть общего морфопространства, «берет на себя» некоторую долю общего разнообразия, которая может быть оценена количественно. Для оценки объема и структуры морфопространства и способов измерения морфоразнообразия в настоящее время предложено много разных методов, включая дистантные и дисперсионные (Zelditch et al., 2004; Navarro, 2003; Павлинов, 2008; Лисовский, Павлинов, 2008).

По аналогии с феноменами неоднократного изменения соотношения таксономического и морфологического разнообразия, проявлявшимися при наступлении глобальных и региональных биоценологичес-

ких кризисов в геологической истории (см. Моупе, Neige, 2007), можно полагать, что и в наши дни при длительных неблагоприятных трендах изменения сообществ, обусловленных усилением техногенного воздействия на биоту, следует ожидать возникновение региональных биоценологических кризисов, приводящих к ускорению микроэволюционных явлений (Жерихин, 2003; Васильев, Васильева, 2005).

В этой связи основную проблему можно сформулировать таким образом: возрастает ли морфологическое разнообразие (disparity) сообществ (таксоценов) при неблагоприятных экологических условиях в техногенно измененной среде, сопровождающихся снижением таксономического разнообразия (diversity)?

Следует заметить, что при оценке морфологического разнообразия можно опираться на развитый академиком С.С. Шварцем и его коллегами (1968) метод морфофизиологических индикаторов. С.С. Шварц рассматривал размеры тела и его органов как основные морфофизиологические индикаторы, и считал, что размеры животного в значительной степени определяют многие его физиологические и экологические свойства. Поэтому имеются все основания оценить изменение морфологического разнообразия в первую очередь по экстермальным (габитуальным) признакам: размерам и массе биологических объектов. Исходя из этого, в качестве рабочей гипотезы в данном исследовании можно принять, что морфологическое разнообразие таксоценов по экстермальным признакам при развитии животных в неблагоприятной среде должно возрастать (как при действии природно-климатических, так и техногенных факторов, включая радиационное загрязнение).

В этой связи цель данной работы заключалась в изучении динамики морфопространства и морфологического разнообразия таксоценов грызунов на фоновой и загрязненной радионуклидами территориях в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) на Южном Урале в разные по природно-климатическим условиям годы.

При этом была сделана попытка решить следующие задачи: 1. оценить влияние пола на характеристики морфологического разнообразия (MD) видов, входящих в состав изучаемого таксоценов; 2. проследить динамику морфопространства и морфологического разнообразия таксоценов грызунов во времени при разных уровнях численности населения и фазах динамики численности; 3. сравнить уровни морфологического разнообразия на фоновой (контрольной) и радиационно загрязненной (импактной) территориях в зоне влияния ВУРСа; 4. изучить зависимость морфологического разнообразия таксоценов от его видового состава и оценить степень сопряженности меж-

ду уровнями морфологического и таксоценологического разнообразия; 5. оценить принципиальную возможность применения показателей морфодиверсификации в эколого-индикационных целях при выявлении дестабилизации сообществ (таксоценов) грызунов в техногенной (радиационной) среде.

Исследовали 1194 экз. 6 видов грызунов (*Sylvaemus uralensis*, *Apodemus agrarius*, *Clethrionomys rutilus*, *Microtus agrestis*, *M. oeconomus*, *M. arvalis*), отловленных в августе-начале сентября в 2003-2008 гг. на фоновой (контрольной) и радиационно загрязненной (импактной) территориях в зоне влияния ВУРСа, возникшего в 1957 г. после Кыштымской аварии на НПО «МАЯК». Импактный участок – «лежневка» – старая лежневая дорога с исходной плотностью радиоактивного загрязнения 750-1000 Ки/км² (Ильенко, Крапивко, 1993, Тарасов, 2000), контроль – окрестности д. Метлино за пределами ВУРСа, где фоновый уровень загрязнения составил 0.2 Ки/км² (Григоркина, Оленев, 2006). Оба участка удалены друг от друга на расстояние 10-12 км. Элементарные выборки представлены зверьками определенного вида, пола, года и локалитета. Всего таких выборок с учетом пола – 98, а без учета – 53.

Относительный возраст мышей определяли по стертости жевательной поверхности щечных зубов (Колчева, 1992), красной полевки – по степени развитости корней (Тупикова и др., 1970), серых полевок – по проявлению общей скульптурированности черепа (Ларина, Лапшов, 1974). Для сравнения по каждому виду использовали относительно однородную в возрастном отношении группу сеголеток (ювенильных зверьков в выборки не включали).

Для характеристики морфопространства и морфологического разнообразия (MD) таксоценов использовали 5 экстермальных признаков общего габитуса зверьков для всех видов: длину тела (L), хвоста (C), ступни (Pl), массу тела (P) и индекс упитанности животных (F) – корень кубический из массы (P), деленный на длину тела (L). Все промеры логарифмировали и стандартизовали на общее среднее значение по каждому признаку. Для оценки объема морфопространства использовали среднее геометрическое размаха (max – min) значений первых пяти главных координат – PCO (Navarro, 2003). Показатель MD, характеризующий уровень морфологического разнообразия, вычисляли по М. Футу (Foote, 1993, 1997) как средний квадрат евклидовых дистанций соответствующей группы выборок от общего центроида.

Предварительно оценили влияние пола на изменение профилей морфологического разнообразия (MD) на фоновой (контрольной) и импактной терри-

ториях в разные годы. На контрольном участке профили выборок самцов и самок практически не различались, а на импактном различия были выражены несколько резче и в отдельные годы достигали уровня значимых. Мы объединили данные по самцам и самкам в контроле и импакте за все годы наблюдений и провели множественное сравнение по четырем субвыборкам. Тест Левене показал, что дисперсии MD во всех выборках однородны ($p = 0.200$), а критерий Уэлша ($F = 1.07$; $d.f. = 51$; $p = 0.369$) не выявил значимых межгрупповых различий. Множественное сравнение, проведенное S-методом Шеффе, при попарном сопоставлении также не выявило значимых контрастов ни в одном случае (величины S-отношений колеблются от 0.21 до 1.51, не превышая стандартного значения 2.84). Следовательно, влиянием пола на оценки морфоразнообразия сравниваемых таксоценов грызунов можно пренебречь. Поэтому в дальнейшем мы не разделяли видовые выборки по полу, за исключением ординации объема видового морфопространства.

На рисунке 1 приведено размещение видовых подпространств в морфопространстве обобщенного таксоценов грызунов в разные годы без подразделения на контрольные и импактные субвыборки. Ординация элементарных выборок проведена методом главных координат (PCO). На первые три главные координаты приходится 97% общей дисперсии. Вдоль первой оси отчетливо выражено различие между полевыми и мышами. Подпространство полевок имеет плотную упаковку, а морфологические подпространства двух

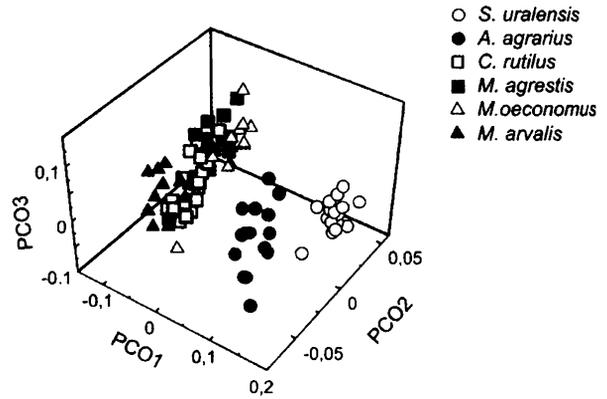


Рис. 1. Размещение шести видовых подпространств в морфопространстве таксоценов грызунов в разные годы (2003–2008) без подразделения на контрольные и импактные субвыборки (элементарные группы представлены выборками самцов и самок разных локалитетов) в пространстве первых трех главных координат (PCO1-PCO3)

видов мышей различаются вдоль второй и третьей осей, причем у полевой мыши (*A. agrarius*) разброс ординат выражен значительно больше, чем у малой лесной мыши (*S. uralensis*) и всех других видов.

Анализ показал, что в разные годы морфопространство заметно изменяется как в контрольном, так и в импактном таксоценозах. Эти изменения, на первый взгляд случайные, оказываются, до некоторой степени, упорядоченными. В годы подъема и пика числен-

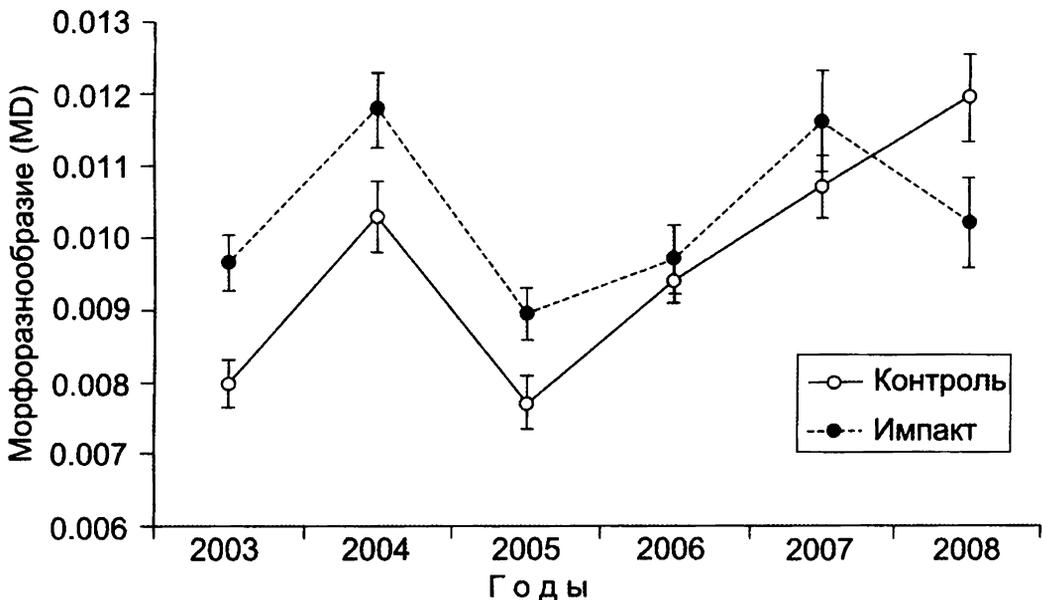


Рис. 2. Межгодовая динамика значений показателя морфоразнообразия (MD) в контрольном и импактном таксоценозах грызунов (в узлах отложены стандартные ошибки)

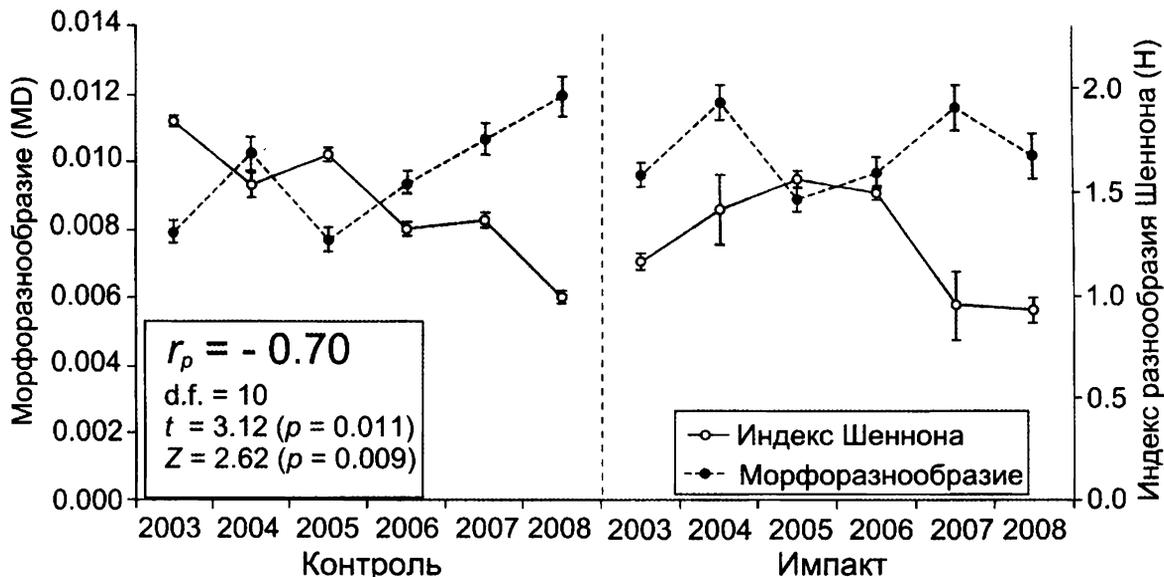


Рис. 3. Динамика соотношения показателей морфологического (MD) и таксоценотического (TD = H) разнообразия на контрольном и импактном участках в разные годы (указаны величины стандартных ошибок). Теневые зоны указывают области дискордантности (разнонаправленности) изменений MD и TD

ности морфопространство таксоценоза отличается от лет на фазе спада и депрессии.

В целом уровень численности импактного таксоценоза ниже, чем контрольного, однако кривая динамики численности в обеих группировках изменяется относительно синхронно. Поэтому мы разделили наш материал на годы с высокой (2003, 2005, 2006, 2008) и низкой (2004, 2007) численностью и оценили различия между ними по величине и дисперсии показателя морфоразнообразия (MD). Было установлено, что дисперсия MD в годы низкой численности в соответствии с тестом Левене достоверно выше ($p = 0.0002$). В то же время критерий Уэлша ($F = 38.68$; $d.f. = 1182$; $p << 0.0001$) и перестановочный (permutation) тест ($N = 10000$ реплик; $p << 0.0001$) выявили значимые различия между этими выборками по величине MD. Иными словами, при низкой численности (условно неблагоприятные годы) морфоразнообразие достоверно возрастает, а при высокой – снижается. Важно заметить, что морфоразнообразие на импактной территории в целом выше как на разных фазах динамики численности, так и при сравнении выборок разных лет за исключением 2008 года, когда контрольная и импактная группы поменялись местами (рис. 2).

Обобщенное сравнение морфологического разнообразия таксоценозов контрольного и импактного участка выявило более высокий уровень как самого показателя MD (критерий Уэлша $F = 9.456$; $d.f. = 2656$; $p = 0.0021$ и перестановочный (permutation) тест при $N = 10000$ реплик; $p = 0.0025$), так и его дисперсии (тест Левене: $p = 0.0006$) на импактной территории. Можно

полагать, что хроническое радиационное воздействие достоверно приводит к повышению общего морфоразнообразия импактного таксоценоза, и может косвенно указывать на неблагоприятный характер условий обитания на радиационной территории для таксоценоза гризунов в целом.

Выявлена достоверная отрицательная корреляция между показателями морфоразнообразия (MD) и индекса таксоценотического разнообразия (TD), которое оценивали по Шеннону (индекс информационного разнообразия H). Коэффициент корреляции Пирсона равен $r = -0.70$, а t-критерий, Z-статистика и перестановочный тест выявили значимость данной связи. При высоком таксоценотическом разнообразии показатель морфологического разнообразия снижается, и, наоборот, при низком таксоценотическом морфологическое разнообразие возрастает (рис. 3).

Представляло интерес проследить динамику соотношения показателей морфологического (MD) и таксоценотического (TD = H индекс информационного разнообразия Шеннона) разнообразия на контрольном и импактном участках в разные годы (см. рис. 3). В этом случае стандартные ошибки MD и H вычислены на основе ресэмплинга методом бутстрепа при 100 репликах. Теневые зоны на рисунке указывают области дискордантности, т.е. разнонаправленности изменения значений этих показателей. При снижении таксономического разнообразия в «неблагоприятные» годы нарастает морфологическое, и, наоборот, в «благоприятных» условиях TD возрастает, а MD снижается. Такое соотношение изменений

указывает на формирование неблагоприятной обстановки для процессов индивидуального развития и, косвенно, на общий «морфогенетический стресс» для видовых компонентов таксоцены.

Заключение

В итоге проведенной работы выявлен феномен межгодовой динамики морфопространства таксоцены грызунов по экстермальным признакам, характеризующим габитус зверьков, и ее связь с общей численностью населения. Относительно больший объем морфопространства для отдельных видов может косвенно указывать на их меньшую морфогенетическую устойчивость и приспособленность к колеблющимся условиям среды в разные годы, а также, возможно, отражать степень их фенотипической пластичности. Так, у полевой мыши (*Apodemus agrarius*) – вида субдоминанта, который встречается в отловах не каждый год, объем морфопространства значительно больше, чем у вида-доминанта – малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis*).

Обнаружены статистически значимые различия по величине MD в таксоценологических выборках в годы с высокой (2003, 2005, 2006, 2008) и низкой (2004, 2007) численностью. При низкой численности (в условно неблагоприятные годы) показатель морфоразнообразия (MD) и его дисперсия оказались достоверно выше, чем при высокой численности. На импактном участке в зоне ВУРСа MD достоверно выше, чем на фоновой (контрольной) территории, что проявляется на разных фазах динамики численности, а также в целом по объединенным данным и в отдельные годы сравнения (исключение составляет 2008 г.). Выявлена значимая отрицательная корреляция между уровнями морфологического (MD) и таксоценологического (TD: индекс Шеннона) разнообразия. Показано также, что дискордантность (разнонаправленность) годовых изменений этих показателей, когда снижается TD и возрастает MD, наблюдается в неблагоприятные годы с низкой численностью и косвенно указывает на проявление в эти годы «морфогенетического стресса» в целом для всех видовых компонентов таксоцены.

Таким образом, полученные результаты не противоречат предложенной нами гипотезе, а также хорошо согласуются с обнаруженным палеоэкологами феноменом дискордантности TD и MD таксоценов во время наступления глобальных и региональных биоценологических кризисов в геологической истории Земли, т.е. процессов с совершенно иными, значительно превышающими характерными временами. Можно поэтому полагать, что при использовании рассмотренного нами подхода в экологии современных сообществ животных, возникает потенциальная

возможность выявления признаков наступления регионального биоценологического кризиса, вызванного усилением техногенного воздействия на биоту, о возможности возникновения которого предостерегал в своих работах В.В. Жерихин (2003).

Благодарности: Авторы признательны д.б.н. И.Я. Павлинову за обсуждение общих подходов к решению проблемы. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 07-04-96096-р_урал, программы Президиума УрО РАН по поддержке сотрудничества ученых УрО, СО и ДВО РАН, а также гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ НШ-1022.2008.4.

Литература

- Арнольди К.В., Арнольди Л.В. 1963. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоол. журнал. Т. 42. Вып. 2. С. 161-183.
- Васильев А.Г., Васильева И.А. 2005. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценологического кризиса // Вестник Нижегород. гос. ун-та им. Н.М. Лобачевского. Сер. Биол. № 1(9). С. 27-38.
- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. 2006. Репродуктивная стратегия мышевидных грызунов в радиоактивно загрязненном биоценозе // Известия Челябинского научного центра. Вып. 4 (34). С. 101-105.
- Жерихин В.В. 1994. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра. С. 13-20.
- Жерихин В.В. 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: КМК. 542 с.
- Ильенко А.И., Крапивко Т.П. 1993. Экологические последствия радиоактивного загрязнения для популяций мелких млекопитающих - стронциефоров // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале / Ред. В.Е. Соколов, Д.А. Криволуцкий. М.: Наука. С. 171-180.
- Колчева Н.Е. 1992. Динамика экологической структуры лесной мыши на Южном Урале: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 24 с.
- Ларина Н.И., Лапинов В.А. 1974. К методике выделения возрастных групп у некорнезубых полевок // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, Вып. 2 (4). С. 92-97.
- Лисовский А.А., Павлинов И.Я. 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 2. Скалярные и векторные характеристики форм групповой изменчивости // Журн. общей биологии Т. 69. № 6. С. 428-433.

- Нестеренко В.А.* 2000. Землеройки юга Дальнего Востока России и организация их таксоценов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток. 46 с.
- Павлинов И.Я.* 2008. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики // Зоологические исследования. М.: Изд-во МГУ. С. 343-388. (Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 49).
- Сергеев В.Е.* 2003. Эколого-эволюционные факторы организации сообществ бурозубок Северной Евразии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск. 33 с.
- Тарасов О.В.* 2000. Радиоэкология наземных позвоночных головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Озерск. 16 с.
- Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.А.* 1970. Определитель возраста лесных полевок // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. М., Вып. 45 (60). С. 160-167.
- Шварц Е.А.* 2004. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: Тов. науч. изд. КМК. 112 с.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н.* 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: УФАН СССР. 387 с.
- Ciampaglio C.N., Kemp M., McShea D.W.* 2001. Detecting changes in morphospace occupation patterns in the fossil record: characterization and analysis of measures of disparity // *Paleobiology*. V. 27. № 4. P. 695-715.
- Foote M.* 1993. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity // *Paleobiology*. V. 19. P. 403-419.
- Foote M.* 1997. The evolution of morphological diversity // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V. 28. P. 129-152.
- McGhee G.R.* 1999. *Theoretical Morphology. The concept and its applications*. N. Y.: Columbia Univ. Press. 316 p.
- Moyné S., Neige P.* 2007. The space-time relationship of taxonomic diversity and morphological disparity in the Middle Jurassic ammonite radiation // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 248. P. 82-95.
- Navarro N.* 2003. MDA: a MATLAB-based program for morphospace-disparity analysis // *Computers & Geosciences*. V. 29. P. 655-664.
- Neige P.* 2003. Spatial patterns of disparity and diversity of the recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the Old World // *J. Biogeogr.* V. 30. P. 1125-1137.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. et al.* 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier: Acad. Press. 443 p.