

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
Институт экологии растений и животных

# **ЭКОЛОГИЯ ОТ ЮЖНЫХ ГОР ДО СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ**

МАТЕРИАЛЫ ВСЕРОССИЙСКОЙ  
КОНФЕРЕНЦИИ МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ,  
ПОСВЯЩЕННОЙ 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ  
АКАДЕМИКА *П.Л. ГОРЧАКОВСКОГО*

19 — 23 апреля 2010 г.

ЕКАТЕРИНБУРГ



УДК 574 (061.3)

*Материалы конференции изданы при финансовой поддержке Президиума Уральского отделения РАН и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-06806).*

**Экология** от южных гор до северных морей. Материалы конф. молодых ученых, 19–23 апреля 2010 г. / ИЭРЖ УрО РАН — Екатеринбург: Гощицкий, 2010. — 224 с.

Табл. 47, Рис. 57.

ISBN 978-5-98829-025-4

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 90-летию со дня рождения академика П.Л. Горчаковского «Экология от южных гор до северных морей». Мероприятие проходило в Институте экологии растений и животных УрО РАН с 19 по 23 апреля 2010 г. Работы посвящены проблемам изучения биологического разнообразия на популяционном, видовом и экосистемном уровнях, анализу экологических закономерностей эволюции, поиску механизмов адаптации биологических систем к экстремальным условиям, а также популяционным аспектам экотоксикологии, радиобиологии и радиоэкологии.

ISBN 978-5-98829-025-4

© Авторы, 2010  
© ИЭРЖ УрО РАН, 2010  
© Оформление. Издательство  
«Гощицкий», 2010

Отсутствие различий в строении половой системы у сравниваемых подвидов (Круглов, 2005) также является аргументом в пользу невозможности однозначно выделять подвиды большого прудовика. Эта точка зрения принята в таксономической монографии о семействе Lymnaeidae водоемов Урала (Хохуткин и др., 2009).

Автор признателен сотрудникам научных учреждений, оказавшим содействие в работе с малакологическими коллекциями: д-ру биол. наук И.М. Хохуткину, Н.Г. Ерохину и М.Е. Гребенникову (ИЭ-РиЖ УрО РАН), а также К. Schniebs (Senckenberg Naturhistorische Sammlungen Dresden).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Круглов Н.Д.*. Моллюски семейства прудовиков Европы и Северной Азии. Смоленск: Изд-во СГПУ, 2005. 508 с.

*Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.

*Старобогатов Я.И.* Вид в теории и в природе // Современная систематика: методологические аспекты. М.: Изд-во МГУ, 1996. С. 165–181.

*Хохуткин И.М., Винарский М.В., Гребенников М.Е.* Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейство Прудовиковые Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes). Ч. 1. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2009. 156 с.

*Эйхлер В.* Критерий подвида у эктопаразитов (на примере пухоедов) // Паразитология. 1977. Т. 11, № 6. С. 467–473.

### **ОЦЕНКА СООТНОШЕНИЯ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ И ТЕХНОГЕННО-БИОТОПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ МЕТОДАМИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ**

**Ю.В. Городилова, И.А. Васильева**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург*

*Ключевые слова:* ВУРС, геометрическая морфометрия, морфологическая изменчивость, фториды, *Sylviaetus uralensis*.

Изменчивость — одно из важнейших свойств живых организмов, которое заключается в их способности отвечать морфофизиологическими изменениями на внешние воздействия (Шварц, 1963, 1980; Яблоков, 1966). От изменчивости напрямую зависят другие свойства живого организма, в том числе экологические характеристики видов, приспособляемость, способность к эволюции. При изучении изменчивости животных выделяют ее проявления (временная, весовая, линейная и др.), типы (морфологическая, физиологическая, биохимическая и др.) и формы (возрастная, половая, хронографи-

ческая, географическая и биотопическая) (Яблоков, 1966). В связи с возрастанием степени антропогенного воздействия на окружающую среду можно выделить особую форму изменчивости — техногенно-биотопическую.

Обычно в природных условиях для конкретной группы организмов характерно сочетанное проявление различных форм изменчивости. В частности, импактные территории характеризуются не только специфическими локально-биотопическими условиями, но и повышенной техногенной нагрузкой. Выявление специфики, соотношения направлений и масштаба различных форм групповой изменчивости составляет одну из приоритетных задач эволюционной экологии (Шварц, 1980).

Цель настоящей работы — анализ соотношения географической и техногенно-биотопической изменчивости на примере малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall. 1811) на Южном Урале на основе методов геометрической морфометрии.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Проанализировать изменчивость формы и размера нижней челюсти малой лесной мыши в контрольных и импактных популяциях в окрестностях Южно-Уральского криолитового завода (ЮУКЗ) в Оренбургской области и в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) в Челябинской области на основе методов геометрической морфометрии.

2. Соотнести размах и направления географической и техногенно-биотопической изменчивости формы нижней челюсти у малой лесной мыши на Южном Урале.

3. Оценить специфику морфогенетической реакции на различные виды техногенного загрязнения окружающей среды в виде определенного изменения формы нижней челюсти малой лесной мыши.

Рабочими гипотезами исследования были предположения о наличии географической и техногенно-биотопической изменчивости размера и формы нижней челюсти малой лесной мыши на Южном Урале и возможной специфичности морфогенетической реакции у животных на воздействие техногенных факторов разной природы (фториды, радиация).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучали четыре однородные по возрасту (сеголетки) группировки животных, две — с контрольных территорий и две — с импактных. Всего проанализировано 68 экз., отловленных в 2001 г. в Оренбургской области и в 2005 г. — в Челябинской (рис. 1). На юге, вблизи Южно-Уральского криолитового завода (г. Кувандык, Оренбургская обл.), воздействие на импактную группировку обусловлено

выбросами фторидов, а на севере (окр. ЗАТО Озерск, Челябинская обл.) – хроническим облучением в зоне ВУРСа. Расстояние между районами отлова в Челябинской и Оренбургской областях составляло более 500 км, а внутри каждой области между контрольными и импактными территориями – около 10 км.

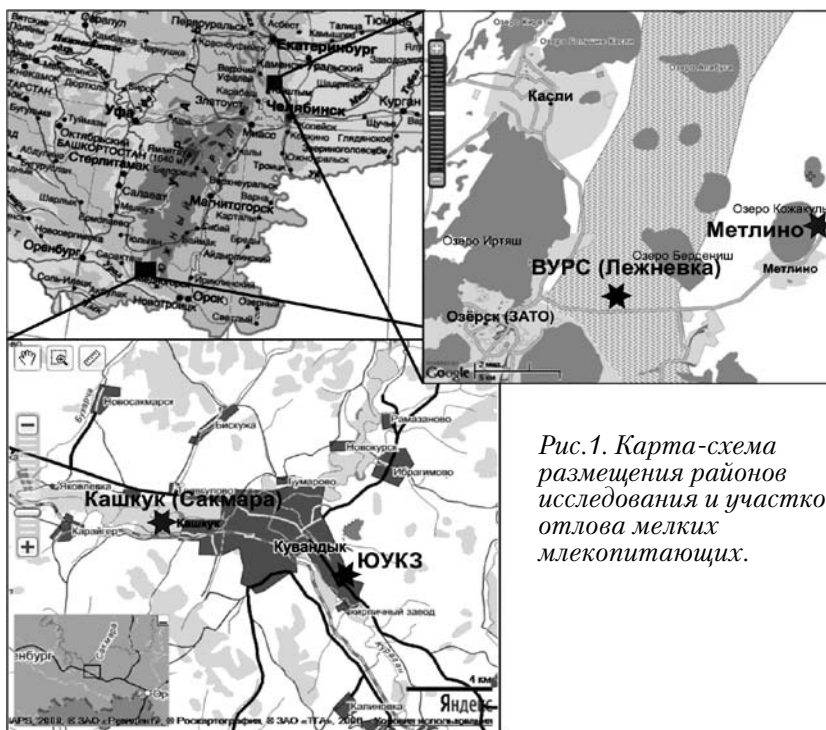


Рис.1. Карта-схема размещения районов исследования и участков отлова мелких млекопитающих.

Известно, что такие техногенные поллютанты, как  $^{90}\text{Sr}$  и F, являются остеотропными химическими элементами (Стариченко и др., 1993). Содержание фторидов в костях импактных животных достигает 6000 мг/кг (окрестности ЮУКЗа), тогда как у контрольных – не более 500 мг/кг (п. Кашук) (по неопубликованным данным Ю.В. Городиловой и М.В. Чибирияка). Концентрация  $^{90}\text{Sr}$  в костной ткани зверьков с территории ВУРСа составляет 600–700 Бк/г, в контроле этот показатель в среднем не превышает 100 Бк/г (по неопубликованным данным О.В. Тарасова и М.В. Чибирияка). Плотность радиоактивного загрязнения почвы в головной части ВУРСа (Лежневка) по  $^{90}\text{Sr}$  составляет

23900–39800 кБк/м<sup>2</sup>, тогда как на контрольном участке (Метлино) – 43.7 кБк/м<sup>2</sup> (Позолотина и др., 2008).

В работе использовали метод геометрической морфометрии (Павлинов, 2000; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004). Изображения челюстей зверьков были получены с помощью планшетного сканера. Расстановку 16 меток (landmarks) проводили по отработанной схеме в программе tpsDig (Rohlf, 2010). Статистическую обработку данных выполнили с помощью пакета программ IMP (Zelditch et al., 2004) и PAST 2.00 (Hammer et al., 2001).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для уточнения и коррекции выборок животных предварительно была проведена оценка эффекта повторности расстановки меток на устойчивость характеристик формы нижней челюсти малой лесной мыши. Оценивали также вероятную связь изменчивости формы нижней челюсти с полом животных. Установлено, что данные факторы не оказывают значимого воздействия на проявления мандибулярной изменчивости, поэтому в дальнейшем материал анализировали на основе однократной расстановки меток и по объединенным выборкам самцов и самок.

Описание размерной изменчивости проводили по размеру центроида (centroid size) с учетом конфигурации 16 меток (рис. 2). Установлено, что животные из северной (челябинской) группировки достоверно крупнее, чем из южной (оренбургской) (критерий Краскела-Уоллиса  $H_c = 17.4$ ;  $p << 0.0001$ ). Этот факт, в частности, согласуется с эколого-географическим правилом Бергмана.

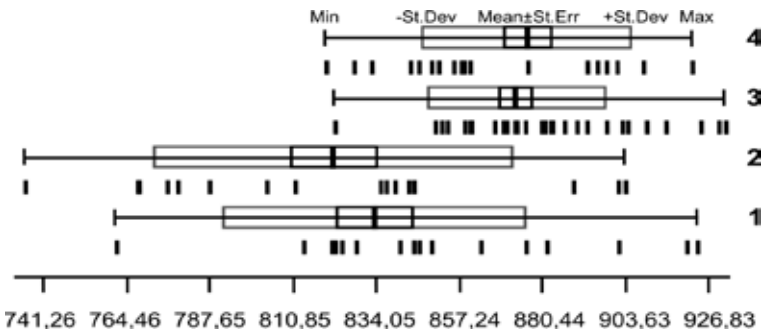


Рис. 2. Изменчивость размера центроида нижней челюсти *Sylvaemus uralensis* челябинской и оренбургской популяционных группировок: 1, 2 – контроль и импакт в Оренбургской области; 3, 4 – контроль и импакт в Челябинской области.

Изменения формы нижней челюсти мыши изучали на основе канонического анализа относительных деформаций (RW), полученных по прокрустовым остаткам. Показано (рис. 3), что географическая изменчивость формы нижней челюсти малой лесной мыши в широтном направлении в популяциях Оренбургской и Челябинской областей проявляется вдоль первой канонической оси (CVA1 — около 80% дисперсии). Вдоль второй канонической оси (CVA2 — около 15% дисперсии) выражены межгрупповые различия по форме челюсти между контрольными и импактными группировками животных — техногенно-биотопическая изменчивость. Различия вдоль третьей канонической оси статистически недостоверны (табл. 1).

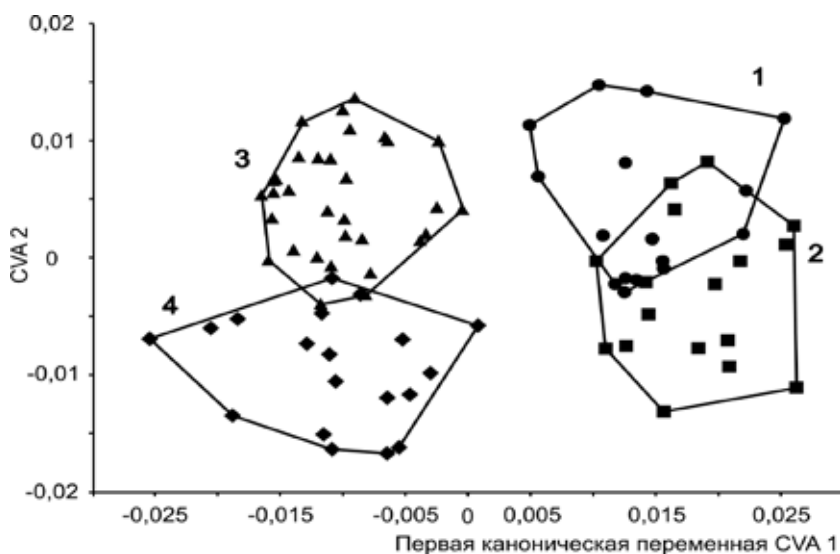


Рис. 3. Результаты канонического анализа формы нижней челюсти *Svalaetus uralensis* (CVA1–CVA2). Обозначения выборок см. на рис. 2.

Таблица 1. Межгрупповая дисперсия вдоль канонических переменных (CVA1–CVA3)

Каноническая переменная	Собственное значение	Доля дисперсии, %	Накопленная дисперсия, %	Уровень значимости, <i>p</i>
CVA1	9.188	79.32	79.32	< 0.001
CVA2	1.724	14.89	94.21	< 0.001
CVA3	0.671	5.79	100	ns

Таким образом, вопреки нашей гипотезе, в северной и южной импактных популяционных группировках малой лесной мыши проявилась неспецифическая морфогенетическая реакция на техногенное загрязнение разной природы, которая представляет собой однонаправленные параллельные изменения формы нижней челюсти. При этом географическая составляющая существенно больше, чем техногенно-биотопическая. Это отражает относительно высокий уровень внутривидовой дифференциации *S. uralensis* на Южном Урале.

Эффект хронического радиоактивного воздействия на морфогенез животных в зоне влияния ВУРСа сопоставим по масштабу с влиянием высокого содержания фторидов в костной ткани, как опосредованного воздействия ЮУКЗа. Это было показано при помощи кластерного анализа обобщенных расстояний Махаланобиса ( $D^2$ ) методом средней связи UPGMA (рис. 4).

При проведении многомерного двухфакторного рангового анализа сходства (Two-way ANOSIM) по 26 относительным деформациям (RW) на основе хордовых дистанций (как наиболее соответствующих геометрической морфометрии) выявлено достоверное влияние на межгрупповые различия факторов географического положения (север, юг) и техногенного загрязнения (радиация, фториды). Установлено, что величина рангового показателя межгрупповых различий  $R$  для первого фактора вдвое больше, чем для второго (табл. 2). При выборе других метрик дистанций (евклидовы и манхеттеновские расстояния) соотношение показателей  $R$  остается сходным.

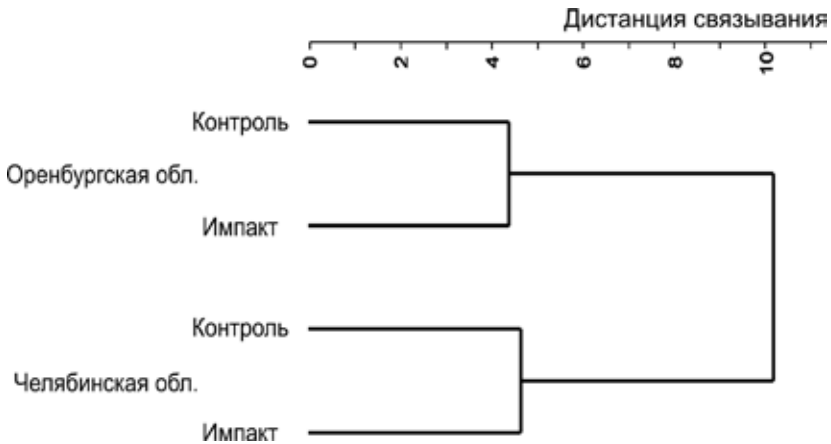


Рис. 4. Результаты кластерного анализа сравниваемых выборок *S. uralensis* по обобщенным расстояниям Махаланобиса ( $D^2$ ) методом UPGMA.



Таблица 2. Результат многомерного двухфакторного рангового анализа сходства (Two-way ANOSIM)

Фактор	Показатель R	Уровень значимости, p
«География»	0.296	< 0.0001
«Импакт»	0.153	< 0.001

Для выявления конкретных преобразований формы нижней челюсти малой лесной мыши были построены деформационные решетки вдоль первой и второй канонических переменных (рис. 5). Северные животные, ординаты которых расположены в зоне отрицательных значений первой канонической переменной – CVA1(–), отличаются укороченной резцовой частью челюсти, укороченным зубным рядом, более мощными венечным и угловым отростками, причем венечный отросток более изогнут в дорзальном направлении. Южные зверьки, ординаты которых смещены в зону положительных значений CVA1(+), напротив, имеют удлиненные резцовую часть и зубной ряд, а также тонкий направленный назад венечный отросток и более массивный сочленовный отросток.

Все импактные животные (зона CVA2(–)) отличаются относительно укороченным зубным рядом и более расширенной в дорзо-вентральном направлении нижней челюстью, причем венечный отросток у них смещен кпереди. Эти деформации можно рассматривать как неспецифическую морфогенетическую реакцию животных, обитающих в условиях техногенной нагрузки, поскольку направление изменений формы нижней челюсти сходно в зонах влияния ВУРСа и ЮУКЗа.

Межгрупповые различия, оцененные с помощью коэффициента  $Q_{st}$  по размерам центроида и нелинейным переменным формы нижней челюсти, оказались значимыми для размера центроида и первых шести относительных деформаций (табл. 3). Это было подтверждено двумя методами ресэмплинга (перестановочный тест, бутстреп-тест). Коэффициент  $Q_{st}$  показывает соотношение внутри- и межгрупповой дисперсии и является эквивалентом коэффициента  $F_{st}$ , используемым в генетических исследованиях. Он рассчитывается по следующей формуле:  $Q_{st} = V_a / (V_a + 2 V_w)$ , где  $V_a$  – межгрупповая дисперсия, а  $V_w$  – внутригрупповая.

Для того чтобы выяснить, с какими факторами связаны переменные, характеризующие размер и форму нижней челюсти, провели ранговый корреляционный анализ Спирмена (табл. 4).

Фактор географического положения достоверно коррелирует с размером центроида, аффинными (линейными) деформациями, а

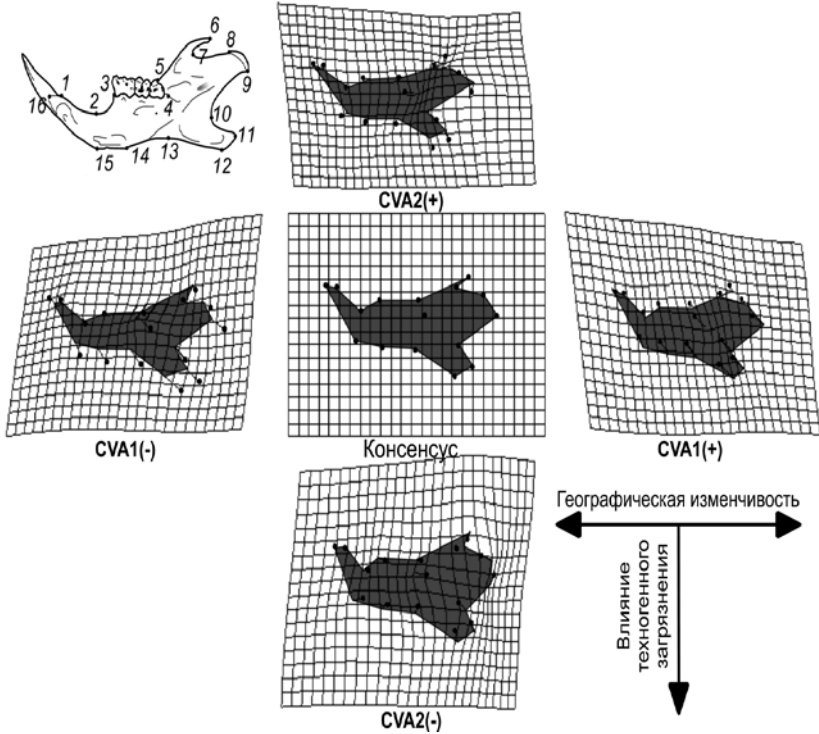


Рис. 5. Деформационные решетки, характеризующие изменения формы нижней челюсти вдоль CVA1 и CVA2. В верхнем левом углу показана схема расстановки меток, в нижнем правом — направления географической и техногенно-биотопической изменчивости.

также с относительными деформациями RW2, RW3, RW4 и первой канонической переменной CVA1. Фактор присутствия в среде техногенного загрязнения высоко коррелирует со второй канонической переменной CVA2, а также с RW4 и RW6.

Таким образом, в ходе исследования подтвердилась гипотеза о наличии географической и техногенно-биотопической изменчивости и было опровергнуто предположение о специфичности направления морфологической изменчивости мелких млекопитающих на Южном Урале. Для разделения биотопической и техногенной составляющих групповой изменчивости необходимы дальнейшие исследования.

## ВЫВОДЫ

Установлено, что южная (оренбургская) и северная (челябинская) популяции малой лесной мыши различаются по размерам и

Таблица 3. Коэффициент  $Qst$  для размера центроида (CS) и относительных деформаций (RW1–RW6)

Переменная	Значение $Qst$	Уровень значимости, $p$
CS	0.86	< 0.001
RW 1	0.92	< 0.001
RW 2	0.87	< 0.001
RW 3	0.61	< 0.05
RW 4	0.62	< 0.05
RW 5	0.64	< 0.05
RW 6	0.80	< 0.001

Таблица 4. Корреляция переменных, характеризующих размер и форму нижней челюсти, с факторами географического положения, техногенного загрязнения и половой принадлежности ( $r$  Спирмена)

Переменная	Факторы		
	«География»	«Импакт»	Пол
Размер центроида	0.46***	- 0.31*	- 0.07
Аффинные (линейные) деформации			
UnifX	0.80***	- 0.09	- 0.07
UnifY	- 0.40**	- 0.07	0.12
Относительные (нелинейные) деформации			
RW1	- 0.21	0.24*	0.15
RW2	0.47***	- 0.16	- 0.08
RW3	0.46***	0.18	0.09
RW4	0.37**	- 0.38**	- 0.04
RW5	0.09	0.13	- 0.19
RW6	0.22*	0.35**	- 0.21
Канонические переменные			
CVA1	0.84***	- 0.26	- 0.16
CVA2	- 0.14	0.73***	- 0.07
CVA3	- 0.27	- 0.18	- 0.09

Примечание: \* –  $p < 0.05$ ; \*\* –  $p < 0.01$ ; \*\*\* –  $p << 0.001$ .

форме нижней челюсти, что свидетельствует о проявлении географической изменчивости вида в пределах Южного Урала. Нижняя

челюсть зверьков челябинской популяции по сравнению с оренбургской имеет большие размеры и вытянутую в переднезаднем направлении продолговатую форму.

Выявлены однонаправленные и совпадающие по размаху изменения формы нижней челюсти в импактных группировках малой лесной мыши как в челябинской популяции при радиоактивном воздействии (ВУРС), так и в оренбургской при загрязнении фторидами (ЮУКЗ). Это косвенно указывает на неспецифический характер воздействия техногенных факторов разной природы на морфогенез. Зверьки импактных участков отличаются более массивной челюстью, относительно расширенной в дорзо-вентральном направлении.

Географическая изменчивость размеров и формы нижней челюсти зверьков по размаху превышает величину техногенно-биотопической изменчивости и не совпадает с ней по направлению морфологических изменений.

Авторы благодарны д-ру биол. наук А.Г. Васильеву за неоценимую помощь в освоении методов геометрической морфометрии и обсуждение полученных результатов, а также канд. биол. наук М.В. Чибиряку за большую помощь и поддержку в полевом сборе материала.

Исследования выполнены при поддержке программы развития ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279), а также программы Президиума УрО РАН по совместным проектам УрО, СО (№ 09-С-4-1004) и ДВО РАН (№ 09-С-4-1005).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Павлинов И.Я.* Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61. № 6. С. 583–600.

*Павлинов И.Я., Микешина Н.Г.* Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 473–493.

*Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Михайловская Л.Н., Антонова Е.В.* Современное состояние наземных экосистем зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа. Екатеринбург: Изд-во «Голицинский», 2008. 204 с.

*Стариченко В.И., Любашевский Н.М., Попов Б.В.* Индивидуальная изменчивость метаболизма остеотропных токсических веществ. Екатеринбург: Наука, 1993. 164 с.

*Шварц С.С.* Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоол. журн. 1963. Т. 42. Вып. 3. С. 417–433.

*Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.

*Яблоков А.В.* Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 364 с.

*Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis [Электронный ресурс] // Palae-

ontologia electronica. 2001. Vol. 4(1). 9 p. Режим доступа: <http://folk.uio.no/ohammer/past/>.

Rohlf F.J. TpsDig version 2.15. Ecology & Evolution. N.Y.: SUNY at Stony Brook., 2010. (program).

Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier: Acad. Press. 2004. 443 p.

## CH<sub>4</sub>-ЭМИССИОННАЯ АКТИВНОСТЬ ПРИ МИКОГЕННОМ РАЗЛОЖЕНИИ ДРЕВЕСИНЫ

Д.К. Диярова

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

*Ключевые слова:* дереворазрушающие грибы, древесина, метан, углеродный цикл.

Традиционно считалось, что при микогенном разложении древесины единственное выделяющееся газообразное соединение углерода — диоксид углерода, или CO<sub>2</sub>. Однако В.А. Мухин и П.Ю. Воронин (2007) показали, что при микогенном разложении древесины выделяется также и метан. Авторы объясняют данный феномен тем, что метан является продуктом бактериально-грибной симбиотической ассоциации. Предварительные оценки возможного объёма эмиссии CH<sub>4</sub> при микогенном разложении древесины, выполненные В.А. Мухиным и П.Ю. Ворониным (2009), позволили прийти к выводу, что разлагаемый грибами древесный дебрис является новым источником биогенного метана имеющим глобальное значение. Это вызвало интерес к детальному изучению феномена метаногенной активности древесного дебриса и роли грибов в данном процессе.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены с образцами древесины *Betula pendula* Roth и *Pinus sylvestris* L., разрушаемыми *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst., *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Kickx и *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Karst. Образцы были заготовлены в июне–августе 2009 г. в сосново-березовых лесах Среднего Урала и представляли собой отрезки валежных и сухостойных стволов длиной 15–17 см и диаметром 4–5 см с плодовыми телами соответствующих видов грибов.

В первой серии экспериментов по изучению динамики эмиссии CH<sub>4</sub>, H<sub>2</sub> и O<sub>2</sub> (в единицах ppm) образцы помещали в герметичные стеклянные камеры объемом 1.68–2.53 л, которые содержали при комнатной температуре (18–20°C). Периодически на протяжении нескольких суток в них проводили оценку концентрации исследуе-