

## ОЦЕНКА ЭФФЕКТОВ НЕИЗБИРАТЕЛЬНОЙ ЭЛИМИНАЦИИ В СООБЩЕСТВЕ ГРЫЗУНОВ МЕТОДАМИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

© 2016 г. А. Г. Васильев, В. Н. Большаков, И. А. Васильева, Н. Г. Евдокимов, Н. В. Синева

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

e-mail: vag@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 17.12.2015 г.

Методами геометрической морфометрии и популяционной феногенетики оценены морфогенетические перестройки у двух симпатрических видов лесных полевок (*Myodes glareolus* Schreb., 1780 и *M. rutilus* Pall., 1779) при восстановлении их синтопных ценопопуляций после создания локального “экологического вакуума” за счет дератизации в очаге геморрагической лихорадки в южной тайге Республики Удмуртия. Модель имитирует ситуацию, возникающую при весенней неизбирательной элиминации популяций и сообществ грызунов и их последующем восстановлении. При анализе изменчивости размеров и формы нижней челюсти, а также комплекса 30 неметрических признаков черепа в процессе восстановления локального населения грызунов выявлены сходные параллельные и видоспецифичные морфогенетические и эпигенетические изменения. Обнаружены видовые различия в изменении показателя внутригруппового морфоразнообразия (*MNND*) формы нижней челюсти у вида-доминанта – рыжей полевки (*M. glareolus*) и конкурирующего за территорию вида субдоминанта – красной полевки (*M. rutilus*). Разная реакция близких видов лесных полевок при заполнении “экологического вакуума” рассматривается как результат снижения уровня конкурентных отношений для вида-субдоминанта и эффект компенсаторного повышения морфоразнообразия вида-доминанта в условиях низкой плотности и неполноты состава сообщества в соответствии с экологическим “принципом компенсации” Ю.И. Чернова.

**Ключевые слова:** неизбирательная элиминация, грызуны, изменчивость, принцип компенсации Ю.И. Чернова, геометрическая морфометрия.

**DOI:** 10.7868/S0367059716040156

Роль неизбирательной элиминации как эволюционно-экологического и популяционно-генетического фактора, потенциально приводящего к быстрой перестройке локальных популяционных группировок на основе действия механизмов “бутылочного горлышка” или “принципа основателя” Э. Майра (1968), широко обсуждалась с позиций синтетической теории эволюции (СТЭ) в 70-е годы XX в. (Шварц, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Nei et al., 1975; Большаков, Васильев, 1976). С развитием в XXI в. молекулярно-генетических методов филогеографии эта аргументация становится вновь актуальной (Lee et al., 2015). Тем не менее в последние годы с открытием трансгенерационного наследования измененных под действием разных стресс-факторов эпигенетических профилей ДНК и связанных с ними морфогенетических изменений (Jablonka, Raz, 2009; Ledón-Rettig, 2013) возможен пересмотр этих концепций в русле эпигенетических представлений (Duncan et al., 2014).

Изучение последствий неизбирательной элиминации и механизмов восстановления популяций

и сообществ в последние годы стало актуальным в условиях быстрой фрагментации биотического покрова планеты при усилении антропогенного воздействия (Salamon et al., 2010; Saul et al., 2013). Есть основания предполагать, что фактор неизбирательной элиминации потенциально влияет и на судьбу вновь формирующихся локальных биотических сообществ (Saul, Jeschke, 2015). Тем не менее морфогенетические эффекты, вызываемые неизбирательной элиминацией даже на уровне фрагмента сообщества – таксоцена, т.е. таксономически близких симпатрических видов со сходной биоценотической функцией (Hutchinson, 1967; Николаев, 1977; Васильев и др., 2013), до настоящего времени практически не изучены. Методы геометрической морфометрии (Rohlf, Slice, 1990; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011) допускают возможность морфогенетической интерпретации проявлений межгрупповой изменчивости (Klingenberg, 2011; Sheets, Zelditch, 2013) и позволяют приблизиться к решению данной проблемы. В свою очередь феногенетические подходы, ос-

нованные на оценке встречаемости неметрических пороговых признаков скелета, допускают эпигенетическую и феногенетическую интерпретацию морфологических различий (Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2009).

В этой связи особое значение приобретает изучение популяционно-ценотической реакции модельных симпатрических видов на неизбирательную элиминацию, включая оценку их эпигенетических и морфогенетических перестроек и изменения морфологического разнообразия при последующем восстановлении локальных сообществ/таксоценов. В качестве адекватной модели для решения данной задачи нами выбраны музейные краниологические серии двух фоновых видов лесных полевок, полученные при отлове зверьков на двух последовательных сезонных этапах восстановления их популяций, и исходного таксоценоза грызунов после весенней неизбирательной элиминации.

Цель исследования — изучение методами геометрической морфометрии и популяционной феногенетики морфогенетических и эпигенетических последствий локальной неизбирательной элиминации на примере восстановления ценопопуляций двух модельных симпатрических видов грызунов — рыжей (*Myodes glareolus* Schreb.) и красной (*M. rutilus* Pall.) полевок — после весенней неизбирательной дератизации в очаге геморрагической лихорадки на территории Республики Удмуртия.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили краниологические коллекции Зоологического музея Института экологии растений и животных УрО РАН, представленные выборками из синтопных ценопопуляций двух модельных симпатрических видов лесных полевок — рыжей и красной полевок, собранные в однородных южно-таежных биотопах в июле и сентябре 1974 г. в Кизнерском районе Республики Удмуртия. Для снижения риска заболевания при заготовке леса в очаге геморрагической лихорадки военнослужащие предварительно провели в мае—начале июня 1974 г. дератизационные работы с помощью приманок, содержащих фосфид цинка. После тотальной дератизации на некоторое время на территории возникал “экологический вакуум” (Евдокимов, 1979), который заполнялся за счет притока грызунов с окружающих территорий и их дальнейшего размножения. Последующий отлов грызунов летом и осенью провел Н.Г. Евдокимов в контрольных и подвергшихся дератизации — импактных — участках в сходных южно-таежных лесных биотопах. Выборки представлены относительно однородными в возрастном отношении сеголетками (ювенильные и сенильные особи исключены). Сеголетки рыжей и красной полевок летних выборок из контрольного участка (110 и 18 экз. соответственно) не

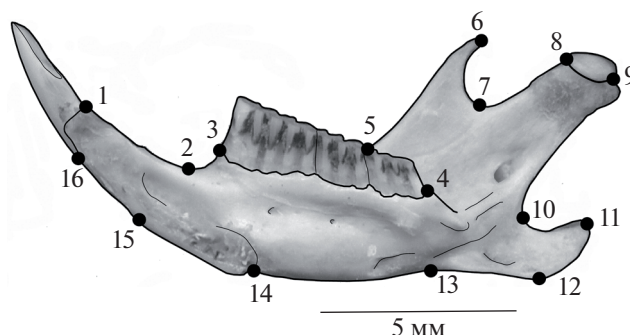
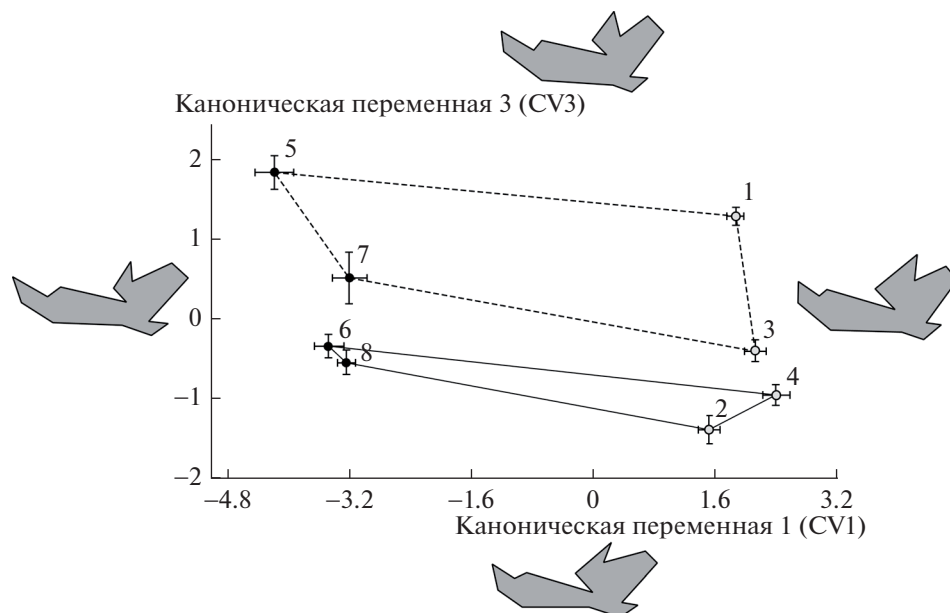


Рис. 1. Схема размещения меток-ландмарков (1–16) на лингвальном изображении нижней челюсти рыжей полевки.

испытывали воздействия весной, тогда как зверьки выборки импактного участка (36 и 30 экз.) представляли население восстановленного естественным образом таксоценоза грызунов. Осенний отлов рыжей и красной полевок на контрольном (36 и 12 экз. соответственно) и импактном (46 и 58 экз.) участках проведен с территориальным смещением на 400–500 м для исключения возможного влияния летнего отлова зверьков на результаты осенних сравнений. Судя по численности зверьков обоих видов, на контрольном участке летом и осенью видом-доминантом являлась рыжая полевка, а красная — субдоминантом. На импактном участке летом при восстановлении сообщества оба вида проявляют себя сначала как кодоминанты, а осенью наблюдается ситуация, близкая к смене вида-доминанта, которым фактически становится красная полевка.

Методами геометрической морфометрии изучали изменчивость формы и размеров нижней челюсти как структуры, непосредственно связанной с кормодобывающей функцией и ценотической ролью видов. Оцифровку электронных фотографий правых ветвей нижней челюсти с лингвальной стороны при разрешении 1200 dpi провели на основе программ TPS Ф. Дж. Рольфа (Rohlf, 2013a, б). Для описания изменчивости формы нижней челюсти у обоих видов использовали конфигурацию 16 гомологичных меток-ландмарков (рис. 1). Оценку изменчивости общих размеров челюстей косвенно проводили по размерам центроида (CS) в пикселях, представляющего собой квадратный корень из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой из меток (Rohlf, Slice, 1990). Процедуру суперимпозиции выполнили методом генерализованного Прокрустова анализа с использованием наименьших квадратов (Generalized orthogonal least-squares Procrustes — GPA). Полученные прокрустовы координаты (Procrustes coordinates), характеризующие изменчивость формы объектов, использовали для дальнейшего межгруппового сравнения с применением канонического анализа. Для оценки иерархии различий сравниваемых выборок по ито-



**Рис. 2.** Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти в контрольных (нечетные номера) и импактных (четные номера) выборках рыжей (1–4) и красной (5–8) полевок летом (1, 2, 5, 6) и осенью (3, 4, 7, 8) вдоль первой и третьей канонических переменных (CV1, CV3). Теневые конфигурации мандибул соответствуют максимальным и минимальным значениям ординат вдоль канонических осей. Штриховой линией оконтурен полигон межгрупповой изменчивости для центроидов контрольных выборок (с учетом стандартных ошибок – SE), а сплошной – для импактных.

гам канонического анализа провели кластерный анализ матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса ( $D$ ) на основе метода UPGMA – невзвешенного среднего парного связывания.

Для выявления эпигенетических различий между выборками использовали 30 гомологичных неметрических признаков осевого черепа (Васильев, Васильева, 2009). По частотам встречаемости фенотипических признаков провели многомерную ординацию выборок методом главных координат (PCO), а итоги сравнения обобщили на основе кластерного анализа (UPGMA) значений главных координат.

Внутригрупповое морфоразнообразие (morphological disparity) оценили методом анализа паттерна дистанций между ближайшими соседними ординатами полигона изменчивости (Hammer, 2009). Для этого вычисляли средние дистанции ( $MNND$  – mean nearest neighbor distance) между ближайшими соседними ординатами с учетом стандартных ошибок. При оценке значимости парных различий  $MNND$  между контрольными и импактными выборками применили несколько статистических тестов: медианный  $U$ -тест Манна–Уитни и его моделирование методом Монте–Карло при  $n = 10000$ ,  $t$ -тест для неравных выборочных дисперсий и перестановочный  $t$ -тест (Permutation  $t$ -test) при  $n = 10000$ .

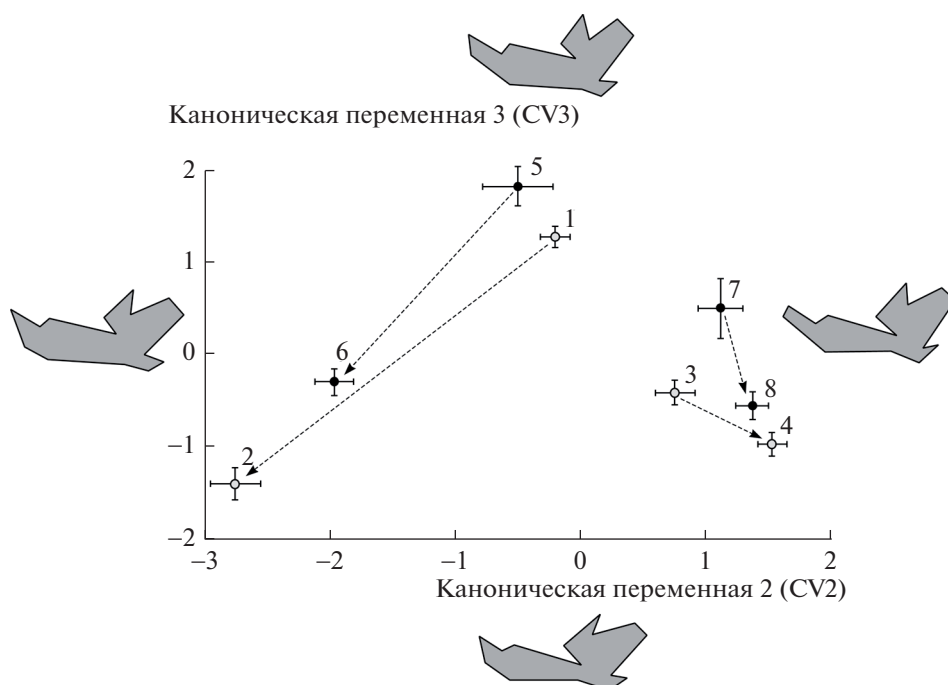
Статистический анализ выполнили с помощью программ PAST 2.17c (Hammer et al., 2001) и MorphoJ 1.6d (Klingenberg, 2011).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительная двукратная повторная расстановка ландмарков на изображениях нижней челюсти позволила оценить возможное смещение оценок, связанное с ошибками оператора, а также влиянием пола: различия в обоих случаях оказались статистически незначимыми. Поэтому мы имели возможность объединить в выборках материал по полу и использовать единичную расстановку ландмарков.

По размерам центроида (CS), косвенно характеризующего размеры нижней челюсти в пикселях, различия между контрольными и экспериментальными выборками обоих видов оказались в большинстве случаев незначимыми. Проявилось лишь достоверное сезонное увеличение размера мандибул у рыжей полевки осенью на импактном участке (летом –  $564.66 \pm 2.14$ , осенью –  $574.59 \pm 1.85$ ;  $t = 3.50$ ; d.f. = 68;  $p < 0.01$ ) в отличие от контрольного ( $564.21 \pm 1.73$  и  $569.63 \pm 2.17$ ;  $t = 1.95$ ; d.f. = 78;  $p > 0.05$ ).

Сравнение формы нижнечелюстных ветвей для всех летних и осенних выборок из синтопных ценопопуляций рыжей и красной полевок контрольного и экспериментального участков провели на основе канонического анализа прокрустовых координат (рис. 2, 3). Различия формы мандибул вдоль пяти первых канонических переменных оказались статистически значимыми, причем на первые три переменные пришлось 90.1% межгрупповой дис-



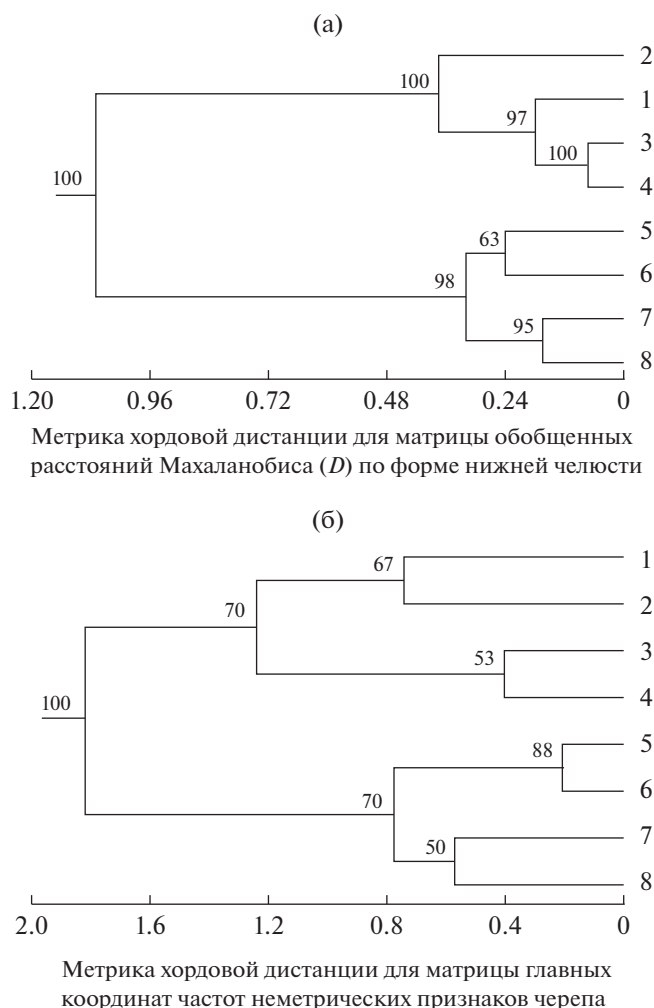
**Рис. 3.** Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти в контрольных и импактных выборках рыжей и красной полевок летом и осенью вдоль второй и третьей канонических переменных (CV2, CV3). Нумерация выборок та же, что на рис. 2. Стрелки – направление изменений формы мандибул в импактных выборках по сравнению с контрольными.

персии, а на первую каноническую ось 61.2% межгрупповых различий (табл. 1). На рис. 2 межгрупповые различия представлены вдоль первой и третьей

канонических переменных, причем вдоль первой оси, судя по размещению центроидов сравниваемых выборок с учетом их стандартных ошибок

**Таблица 1.** Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти рыжей и красной полевок из контрольных и импактных ценопопуляций на летнем и осеннем этапах восстановления сообщества

Выборки и показатели	Канонические переменные		
	CV1	CV2	CV3
Центриды выборок рыжей полевки			
Контроль, лето	1.87 ± 0.09	-0.22 ± 0.11	1.28 ± 0.10
Импакт, лето	1.53 ± 0.14	-2.75 ± 0.19	-1.40 ± 0.17
Контроль, осень	2.13 ± 0.13	0.73 ± 0.16	-0.42 ± 0.13
Импакт, осень	2.40 ± 0.18	1.50 ± 0.125	-0.97 ± 0.13
Центриды выборок красной полевки			
Контроль, лето	-4.17 ± 0.26	-0.53 ± 0.27	1.83 ± 0.21
Импакт, лето	-3.46 ± 0.21	-1.94 ± 0.16	-0.34 ± 0.14
Контроль, осень	-3.19 ± 0.23	1.09 ± 0.17	0.51 ± 0.34
Импакт, осень	-3.23 ± 0.13	1.34 ± 0.12	-0.55 ± 0.15
Собственное число	5.535	1.402	1.212
Доля дисперсии, %	61.2	15.5	13.4
Λ-критерий Уилкса	0.0077	0.0595	0.1729
Критерий χ <sup>2</sup>	1599.9	926.5	576.6
Число степеней свободы	175	144	115
Уровень значимости	<i>p</i> < 0.0001	<i>p</i> < 0.0001	<i>p</i> < 0.0001



**Рис. 4.** Результаты кластерного анализа методом UPGMA матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса по итогам канонического анализа прокрустовых координат формы нижней челюсти (а) и матрицы главных координат (PCO), вычисленной по частотам встречаемости 30 неметрических признаков осевого черепа (б) рыжих и красных полевков из контрольных и импактных ценопопуляций разных сезонов. Нумерацию выборок 1–8 см. на рис. 2.

(SE), проявились межвидовые различия, характеризующие трофическую специализацию рыжей и красной полевков, которые в данном случае заранее ожидалось и носят банальный характер. Вдоль третьей оси (13.4% межгрупповой дисперсии) отчетливо выражены различия между контрольными и импактными выборками, которые оказались близкими по направлению у обоих видов. Об одинаковой направленности различий по форме нижней челюсти между контрольными и импактными зверьками обоих видов полевков вдоль CV3 можно также судить по сходству изменений знаков центроидов выборок (см. табл. 1). В контрольных выборках их значения положительны или близки к нулю, а в импактных всегда отрицательны. Центроиды

контрольных и импактных выборок, независимо от их видовой принадлежности, объединены на рисунке в два полигона межгрупповой изменчивости. В верхней части графика размещается полигон контрольных выборок, а в нижней – импактных. Теневые конфигурации нижней челюсти, размещенные по краям графика, характеризуют крайние состояния ее формы вдоль соответствующих канонических переменных. Форма нижней челюсти зверьков обоих видов на импактном участке как летом, так и осенью имеет характерные отличия от таковой на контрольном участке: у импактных полевков диастемальный промежуток относительно короче, венечный и сочленовный отростки смещены в аборальном направлении, а относительная длина зубного ряда больше; у зверьков контрольного участка эти признаки изменяются в противоположном направлении.

На рис. 3 результаты канонического анализа межгрупповой изменчивости формы нижней челюсти представлены в плоскости второй и третьей канонических переменных (CV2 и CV3). Видно, что вдоль второй канонической оси (15.5% общей дисперсии) проявилась сезонная изменчивость: слева на графике размещены центроиды обоих видов, относящиеся к летним выборкам, а справа – к осенним. При этом различия между контрольными и импактными выборками обоих видов летом выражены в большей степени. Обращает на себя внимание почти параллельное изменение формы нижней челюсти у зверьков летних выборок обоих видов. У рыжей полевки форма мандибулы импактных и контрольных зверьков отличается в большей мере, чем у красной.

Интересно, что вдоль CV2 и CV3 наблюдается взаимодействие факторов “сезон” и “неизбирательная элиминация”: направления межгрупповых различий по форме челюсти между центроидами контрольных и импактных выборок, указанные на графике стрелками, летом и осенью неодинаковы. Если летом стрелки, условно соединяющие центроиды контрольных и импактных выборок у обоих видов, направлены вниз налево, то осенью – вниз направо. К осени различия по форме нижней челюсти вдоль второй и третьей осей между зверьками контрольного и импактного участков у обоих видов уменьшаются. По изменению формы теневых конфигураций вдоль второй оси видно, что у осенних животных обоих видов нижняя челюсть в целом более грацильна, чем у летних зверьков, имеет относительно увеличенный диастемальный промежуток и зубной ряд. Таким образом, у обоих видов наблюдаются сопряженные сезонные изменения формы нижней челюсти и аналогичные изменения, связанные с эффектом неизбирательной элиминации.

Для оценки иерархии межгрупповых различий по форме нижней челюсти на основе матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса ( $D$ ) меж-

ду сравниваемыми выборками рыжей и красной полевок провели кластерный анализ (UPGMA), используя метрику хордовых дистанций (рис. 4а). Выбор этой метрики основан на том, что при кластерном анализе она позволяет получить максимальную кофенетическую корреляцию ( $\text{Coph } R = 0.989$ ) по сравнению с 18 другими наиболее известными метриками, включая евклидову.

Структура полученного кластера позволяет заключить, что по форме нижней челюсти четко разделились выборки обоих видов полевок, формирующие два самостоятельных кластера. Однако если для красной полевки выделяются два вложенных сезонных субкластера: летние (5, 6) и осенние (7, 8), то для рыжей сходным образом выделился только осенний субкластер (3, 4). Летние выборки рыжей полевки задают иную иерархию в структуре видового кластера. Наиболее своеобразной оказалась импактная выборка (2), которая является базальной по отношению к контрольной (1), в свою очередь иерархически связанной с субкластером осенних выборок (3, 4). Уровень межгрупповых различий для импактной выборки рыжей полевки, обусловленный влиянием неизбирательной элиминации, несколько превышает уровень сезонных морфологических различий для красной полевки. Поэтому суммарный морфогенетический эффект неизбирательной элиминации для рыжей полевки выражен в большей степени, чем для красной.

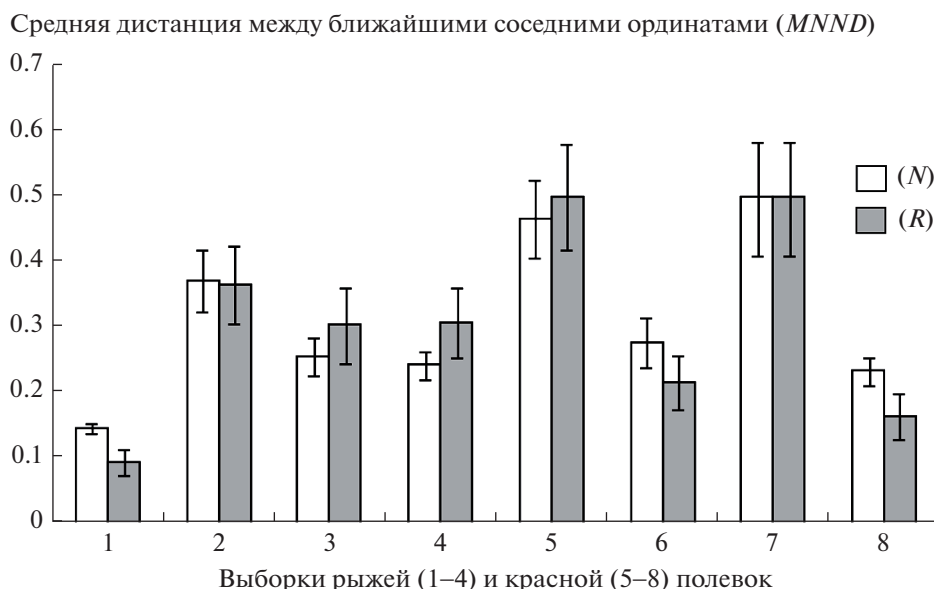
Результаты кластерного анализа (UPGMA) по значениям главных координат (PCO), полученных по частотам встречаемости 30 неметрических пороговых признаков осевого черепа сравниваемых выборок рыжей и красной полевок, представлены на рис. 4б. Выбор метрики хордовой дистанции для построения данного кластера также обусловлен наибольшей кофенетической корреляцией ( $\text{Coph } R = 0.94$ ), полученной при использовании этой метрики по сравнению с 18 другими. В данном случае общая структура кластера более упорядочена по сравнению с рассмотренным выше кластером, построенным по форме нижней челюсти (см. рис. 4а). Аналогичным образом выделяются два видовых кластера, каждый из которых подразделяется на два сезонных субкластера, объединяющих в свою очередь соответствующие контрольные и импактные выборки. Таким образом, только нижний иерархический уровень кластеризации соответствует эффектам, обусловленным неизбирательной элиминацией.

Судя по структуре кластера, уровень морфологических различий между летними контрольной и импактной ценопопуляциями рыжей полевки и в этом случае соответствует уровню сезонных различий у красной полевки. Он также существенно выше, чем степень различий между летними контрольной и импактной выборками этого вида.

Поэтому как по форме нижней челюсти, так и по комплексу неметрических признаков черепа у рыжей полевки размах различий, вызванных влиянием неизбирательной элиминации, проявился более резко, чем у красной. Поскольку встречаемость неметрических пороговых признаков отражает межгрупповые эпигенетические и феногенетические различия (Berry, Searle, 1963; Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2009), можно полагать, что эпигенетическая система рыжей полевки оказалась в большей мере реактивной на действие фактора неизбирательной элиминации и резкую перестройку структуры сообщества.

Другой аспект работы связан с оценкой показателя внутригруппового морфологического разнообразия формы нижней челюсти на основе вычисления *MNND*. Для его расчета использовали значения второй и третьей канонических переменных (CV2 и CV3), которые наиболее связаны с воздействием факторов “сезон” и “неизбирательная элиминация”. Поясним в этой связи, что коэффициент ранговой корреляции Спирмена значений CV3 с фактором “неизбирательная элиминация” для рыжей полевки составил  $R_{Sp} = 0.68$  ( $p < 0.0001$ ), а для красной —  $R_{Sp} = 0.57$  ( $p < 0.0001$ ). Соответственно коэффициент корреляции Спирмена между CV2 и фактором “сезон” для рыжей полевки —  $R_{Sp} = 0.67$  ( $p < 0.0001$ ), а для красной равен  $R_{Sp} = 0.80$  ( $p < 0.0001$ ). Значимая корреляция проявилась также между значениями CV3 и фактором “сезон” для рыжей —  $R_{Sp} = 0.46$  ( $p < 0.0001$ ) и красной —  $R_{Sp} = 0.23$  ( $p < 0.0141$ ) полевок.

Расчет *MNND* для каждой выборки провели двумя способами: по каноническим координатам CV2 и CV3 для всех особей (в разных выборках при этом может быть разное число наблюдений) и на основе процедуры случайной рарификации особей, т.е. при равных минимальных объемах выборок. Итоги обоих вариантов расчетов оказались в значительной мере сходными, но не идентичными (коэффициент корреляции Спирмена  $R_{Sp} = 0.88$ ;  $p = 0.007$ ). Поэтому нами представлены результаты межгруппового сравнения показателя *MNND* как для неодинакового числа наблюдений в разных выборках, так и для выровненных после процедуры рарификации минимальных объемов выборок (рис. 5). Видно, что на первом этапе восстановления сообщества грызунов после неизбирательной элиминации у рыжей полевки в середине лета на импактном участке происходит значимое резкое возрастание показателя морфоразнообразия (*MNND*) по сравнению с контрольным (табл. 2). У красной полевки на этом этапе наблюдается противоположная картина — достоверное снижение значения показателя (см. рис. 5). Специальная проверка значимости парных межгрупповых различий по *MNND*, выполненная на основе разных стати-



**Рис. 5.** Сравнение средних дистанций между ближайшими соседними ординатами ( $MNND$ ) с учетом стандартных ошибок (SE) в выборках рыжей и красной полевков из контрольных и импактных ценопопуляций разных сезонов, вычисленных по полным объемам выборок ( $N$ ) и их равным минимальным объемам ( $R$ ), полученным в итоге процедуры рарефакции. Нумерацию выборок см. на рис. 2.

стических тестов, выявила согласованность полученных с их помощью оценок (см. табл. 2).

Осенью у рыжей полевки уровень  $MNND$  на импактном участке снижается и нивелируется на обоих участках, а у красной полевки величина показателя сохраняется значительно более высокой в контроле, чем на импактном участке (см. рис. 5, табл. 2).

Поскольку показатель  $MNND$  характеризует меру рассеивания ординат объектов в пределах полигона изменчивости, он косвенно отражает степень разнообразия морфогенетических траекторий особей в выборке (Hammer, 2009; Sheets, Zelditch, 2013; Васильев и др., 2013). Возрастание

величины показателя связано с усилением взаимного расхождения ординат в морфопространстве. Поэтому полученные результаты можно интерпретировать следующим образом. На первом этапе восстановления сообщества грызунов в середине лета при возобновлении на свободной территории ценопопуляция рыжей полевки попадает в ситуацию, когда вид-доминант больше не испытывает давления плотности населения сообщества грызунов, что по-прежнему наблюдается на контрольном участке. Вновь сформированная импактная ценопопуляция вида на первом этапе сталкивается с условиями, соответствующими типичному популяционно-экологическому состоянию, которое встречается при крайне низкой численности вида и одновременно

**Таблица 2.** Результаты статистической оценки различий между парами контрольных и импактных выборок рыжей и красной полевков летом (1) и осенью (2) по уровню  $MNND$  (объемы наблюдений выборок выровнены с помощью процедуры случайной рарефакции)

Сравниваемые выборки	Тест Манна–Уитни, $U$	$z$	$p$	Тест Монте-Карло ( $p$ )	$t$ -тест	$p$	Перестановочный $t$ -тест ( $p$ )
Рыжая полевка:							
Контроль(1) – Импакт(1)	85	–2.421	0.016	0.0151	2.04	0.049	0.0486
Контроль(2) – Импакт(2)	152	–0.301	0.764	0.7648	0.05	0.960	0.9606
Красная полевка:							
Контроль(1) – Импакт(1)	88	–2.326	0.020	0.0186	2.23	0.033	0.0323
Контроль(2) – Импакт(2)	45	–2.606	0.009	0.0075	3.01	0.008	0.0028

почти полном отсутствии других видов (моно- или олиговидовое сообщество).

Согласно экологическому принципу “компенсации” Ю.И. Чернова (2005), при низкой численности и обедненном составе членов таксоцена/сообщества у отдельных наиболее приспособленных его видовых компонентов должны компенсаторно возрастать численность, а также изменчивость, что позволяет таксоцену обеспечить свою ценотическую функцию и устойчивость за счет немногих отдельных видов. Как было выше отмечено, у зверьков рыжей полевки на импактной территории действительно не только резко изменилась форма нижней челюсти, но одновременно резко возросло ее разнообразие.

Такая морфогенетическая реакция вида-доминанта может рассматриваться как компенсаторное явление, связанное с необходимостью изменения трофических функций в нарушенном и неукomплектованном видами сообществе и возрастанием изменчивости формы кормодобывающего органа — нижней челюсти, позволяющим обеспечить выполнение видом своей биоценотической роли. Другими словами, в сложившихся новых условиях происходит направленное компенсаторное изменение морфогенеза, являющееся модификацией развития, характерной для данной природной ситуации и исторически выработанной видом за время его существования при ее многократном повторении. Возрастание разнообразия морфогенетических траекторий у рыжей полевки на первом этапе восстановления ценопопуляции, маркируемое высоким значением *MNND*, указывает на своеобразный стресс морфогенеза при переходе зверьков-мигрантов от одного популяционного состояния, которое наблюдается на контрольном участке (низкое морфоразнообразие вида-доминанта в укomплектованном видами сообществе) к другому, характерному для свободной импактной территории. Осенью морфоразнообразие вида на обоих участках снижается и нивелируется, косвенно указывая на снижение морфогенетического стресса, связанное с нормализацией условий развития. Тем не менее осенью на контрольном участке значение показателя *MNND* значимо выше, чем летом ( $t = 3.76$ ;  $d.f. = 144$ ;  $p < 0.01$ ) и близко к таковому на осеннем импактном участке ( $t = 0.41$ ;  $d.f. = 80$ ;  $p > 0.05$ ). Данное явление можно объяснить направленной сезонной перестройкой морфогенеза и репродуктивной системы сеголеток рыжей полевки и связанным с этим усилением стресса индивидуального развития.

Красная полевка на контрольном участке является типичным видом-субдоминантом, имеющим при укomплектованном и ненарушенном сообществе значительно более низкую численность, чем рыжая полевка, и испытывает здесь явное угнетение со стороны вида-доминанта. Аналогичная ситуация

конкурентных территориальных отношений этих видов лесных полевок при высокой численности одного из них ранее была описана Т.В. Кошкиной с соавт. (1972) на другой территории. Поэтому существенно более высокое морфоразнообразие, проявившееся у красной полевки в летней контрольной выборке (см. рис. 5), следует связать со стрессом морфогенеза зверьков, вызванным конкурентными отношениями с доминирующей рыжей полевкой. На этом же этапе восстановления сообщества, но на свободной импактной территории морфоразнообразие красной полевки, напротив, резко падает (см. рис. 5), что в свою очередь можно связать со снижением уровня конкурентных отношений по сравнению с контрольной территорией.

Эффект достоверного снижения значения показателя *MNND* на импактном участке сохраняется у красной полевки и на втором осеннем этапе восстановления сообщества при обоих вариантах расчета (см. рис. 5). Следовательно, с большой вероятностью можно заключить, что уменьшение показателя *MNND* в импактной ценопопуляции красной полевки связано со снятием морфогенетического стресса в условиях относительно свободной территории и снижением территориальной конкуренции с рыжей полевкой. Откликом на сложившуюся ситуацию явилось резкое возрастание численности красной полевки на импактном участке, где, как уже отмечалось, красная полевка осенью формально становится видом-доминантом.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования показали, что симпатрические виды лесных полевок — рыжая и красная — в южной тайге Республики Удмуртия в ответ на действие фактора неизбирательной элиминации при восстановлении ценопопуляций на импактной территории проявляют сходные морфогенетические и эпигенетические изменения. Форма нижней челюсти у обоих видов в импактных выборках на первом этапе восстановления сообщества изменяется приблизительно в одном и том же направлении и почти параллельно. По своему размаху морфологические различия, связанные с фактором неизбирательной элиминации, сопоставимы с действием фактора сезонных изменений, но имеют другую направленность. На втором этапе восстановления в осенний период у обоих видов также наблюдается почти одностороннее сезонное изменение формы мандибулы и происходит уменьшение морфологических различий между зверьками контрольных и импактных ценопопуляций. Сходным образом происходит изменение эпигенетической системы, маркируемой частотами встречаемости 30 неметрических признаков черепа, приводящее к сходной иерархии межвидовых, сезонных и постдерегизационных эффек-



тов. Таким образом, изменение формы нижней челюсти и частот неметрических признаков черепа у обоих симпатрических видов, связанное с влиянием неизбирательной элиминации и сезона, во многом носит сходный и однонаправленный характер, что отражает, как нам представляется, их высокий коэволюционный потенциал (Васильев и др., 2013; Большаков и др., 2015).

Однако видовая динамика изменения морфо-разнообразия мандибул различается как на первом, так и на втором этапах восстановления таксоценоза импактной территории. У рыжей полевки как вида-доминанта на освобожденной от других видов грызунов импактной территории возникает стресс, вызванный необходимостью перехода от морфогенетического состояния, соответствующего эпигенетической настройке процесса развития в условиях высокой плотности населения и полноты состава таксоценоза грызунов, к состоянию нарушенного сообщества с его крайне низкой плотностью и моно- или олиговидовой структурой. Нам представляется, что вид-доминант — рыжая полевка — в соответствии с экологическим принципом “компенсации” Ю.И. Чернова (2005) повышает численность и морфоразнообразие на импактной территории для обеспечения популяционной и ценогической устойчивости, выполняя в биотическом сообществе функции других видов и компенсируя их отсутствие. В то же время в импактной ценопопуляции красной полевки — вида-субдоминанта — при заселении освобожденной территории и снятии угнетения со стороны рыжей полевки условия развития становятся более благоприятными. В ответ на это компенсаторно резко возрастает численность, а уменьшение общего уровня стресса вида в новой благоприятной среде приводит к снижению проявления его морфологического разнообразия. Скорость восстановления импактной ценопопуляции красной полевки оказывается больше, и к осени она проявляет себя уже как вид-доминант. В контрольной ценопопуляции этого вида, где стрессующее давление со стороны доминирующей рыжей полевки сохраняется, в оба сезона уровень морфоразнообразия сохраняется высоким. Поэтому последствием неизбирательной элиминации в данном сообществе грызунов является не только локальная смена вида-доминанта в осенний период, но и нормализация его морфогенеза.

Таким образом, разная морфогенетическая реакция близких видов лесных полевок при заполнении “экологического вакуума” рассматривается нами как результат снятия конкурентных отношений у вида-субдоминанта — красной полевки, — и эффект компенсаторного повышения морфоразнообразия при низкой плотности у вида-доминанта — рыжей полевки.

Предложенный нами новый популяционно-ценотический подход к изучению сопряженной морфологической изменчивости и разнообразия ценопопуляций симпатрических видов, основанный на сочетании методов геометрической морфометрии и популяционной феногенетики, позволяет расширить возможности интерпретации популяционных явлений за счет анализа морфогенетических и эпигенетических изменений при проведении исследований в русле популяционной и эволюционной экологии.

Авторы благодарят Зоологический музей ИЭРиЖ УрО РАН за предоставление коллекционного материала для исследований. Работа выполнена при поддержке Программы УрО РАН “Живая природа” № 12 (проект № 15-12-4-25) и гранта РФФИ (№ 16-04-01831а).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большаков В.Н., Васильев А.Г. Сравнительное изучение островной и материковой популяций красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pall.: возможная роль “принципа основателя” // Журн. общ. биол. 1976. Т. 37. № 3. С. 378–385.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В. Сопряженная биотопическая изменчивость ценопопуляций симпатрических видов грызунов на Южном Урале // Экология. 2015. № 4. С. 265–271.
- Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Изд-во “Академкнига”, 2005. 640 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2009. 511 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В. Сопряженная техногенная морфологическая изменчивость двух симпатрических видов грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Вопросы радиационной безопасности. 2013. № 4. С. 4–13.
- Евдокимов Н.Г. Исследования механизмов восстановления численности искусственно разреженной популяции грызунов лесного биоценоза // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 84–95.
- Кошкина Т.В., Окулова Н.М., Аристова В.А. Территориальные отношения у грызунов и роль их в регуляции плотности населения // Основные проблемы териологии: Тр. МОИП. Отд. биол. Вып. 48. М.: Наука, 1972. С. 215–237.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Николаев И.И. Таксоцен как экологическая категория // Экология. 1977. № 5. С. 50–55.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 408 с.

- Чернов Ю.И.* Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
- Шварц С.С.* Эволюционная экология животных: экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: УФАН СССР, 1969. 199 с.
- Berry R.J., Searle A.G.* Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. Lond. 1963. V. 140. P. 557–615.
- Duncan E.J., Gluckman P.D., Dearden P.K.* Epigenetics, plasticity and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype? // J. Exp. Zool. Part B. Molecular and Developmental Evolution. 2014. 322 B. P. 208–220.
- Hammer Ø.* New methods for the statistical analysis of point alignments // Computers and Geosciences. 2009. V. 35. P. 659–666.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. № 1. 9 p.
- Hutchinson G.E.* A treatise on Limnology. New York: J. Wiley, 1967. V. 2. Introduction to lake biology and the limnoplankton. 1115 p.
- Jablonka E., Raz G.* Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // Quart. Rev. Biol. 2009. V. 84. P. 131–176.
- Klingenberg C.P.* MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Mol. Ecol. Resour. 2011. V. 11. P. 353–357.
- Ledón-Rettig C.C.* Ecological Epigenetics: An Introduction to the Symposium // Integrative and Comparative Biology. 2013. V. 53. № 2. P. 307–318.
- Lee Y.S., Markov N., Voloshina I., Argunov A.* Genetic diversity and genetic structure of the Siberian roe deer (*Capreolus pygargus*) populations from Asia // BMC Genetics. 2015. V. 16. № 100. P. 1–15.
- Nei M., Maruyama T., Chakraborty R.* The bottleneck effect and variability in populations // Evolution. 1975. V. 29. P. 1–10.
- Rohlf F.J.* TpsUtil, file utility program. version 1.60. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013a (program).
- Rohlf F.J.* TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.17. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013b (program).
- Rohlf F.J., Slice D.* Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // Syst. Zool. 1990. V. 39. № 1. P. 40–59.
- Salamin N., Wüest R.O., Lavergne S. et al.* Assessing rapid evolution in a changing environment // Trends in Ecology and Evolution. 2010. V. 25. № 12. P. 692–698.
- Saul W.-C., Jeschke J.M., Heger T.* The role of eco-evolutionary experience in invasion success // NeoBiota. 2013. V. 17. P. 57–74.
- Saul W.-C., Jeschke J.M.* Eco-evolutionary experience in novel species interactions // Ecology Letters. 2015. V. 18. P. 236–245.
- Sheets H.D., Zelditch M.L.* Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // Hystrix. The Italian Journal of Mammalogy. 2013. V. 24(1). P. 67–74.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L.* Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. New York: Elsevier Academic Press, 2004. 437 p.