

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ЗАСУХИ И НЕИЗБИРАТЕЛЬНОЙ ЭЛИМИНАЦИИ В ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) В ПОДЗОНЕ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

© 2018 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 14.08.2017 г.

На основе методов геометрической морфометрии оценено соотношение влияния факторов неизбирательной элиминации и засухи на изменчивость формы и размеров нижней челюсти в популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) в подзоне южной тайги. Неизбирательная элиминация населения грызунов в медико-санитарных целях проводилась на лесосеке в очаге геморрагической лихорадки в весеннее время в климатически нормальный и засушливый годы. Сравнивали летние выборки взрослых сеголеток из контрольных и импактных (восстановившихся после дератизации) поселений рыжей полевки смежных годов. Значимые эффекты засухи, неизбирательной элиминации и взаимодействия этих факторов проявились в размерах и форме мандибул. Показано, что изменение формы в условиях засухи во многом обусловлено аллометрией. Установлена высокая повторяемость морфогенетических эффектов неизбирательной элиминации в климатически разные годы. Выявлен значимо более высокий уровень внутригруппового морфоразнообразия (*MNND*) ненарушенной контрольной ценопопуляции в засушливый год, что косвенно указывает на более выраженную дестабилизацию морфогенеза при действии аутоэкологического фактора. Каждый экологический фактор способствует реализации специфичных конфигураций нижней челюсти, т.е. вызывает определенные изменения морфогенеза в ответ на ауто- и синэкологические воздействия и их сочетание.

Ключевые слова: популяция, неизбирательная элиминация, засуха, изменчивость, нижняя челюсть, рыжая полевка, аллометрия, геометрическая морфометрия.

DOI: 10.7868/S0367059718030058

Феномен неизбирательной элиминации как эволюционно-экологического фактора, обуславливающего благодаря прохождению популяции через “бутылочное горлышко” сужение генетического разнообразия и случайный выбор основателей новой популяции [1–3], многие годы дискутируется [4–6], а гипотетический механизм микроэволюционной перестройки популяций широко используется генетиками при трактовке результатов филогеографической реконструкции внутривидовой структуры и видовых ареалов [3, 7, 8]. В то же время экологические и популяционно-морфологические эффекты механизма неизбирательной элиминации изучены недостаточно [4–6].

Поскольку неизбирательная элиминация исходно приводит к резкому падению численности, причем не только популяции конкретного вида, но и всего сообщества (в данном случае ценопопуляций симпатрических видов грызунов), а затем восстановлению за счет иммигрантов и их

размножения на свободной территории, данный фактор действует, скорее, как ценотический, чем как внутривидовой. Поэтому морфогенетические изменения в восстановленных после неизбирательной элиминации локальных импактных поселениях вида должны отражать в первую очередь эффект снятия исходных ценотических ограничений. Другими словами, следует ожидать проявления морфогенетической реакции на чрезвычайно низкую плотность восстанавливающегося сообщества на первых этапах и почти полное отсутствие в ближайшем окружении особей видов-конкурентов. Наряду с этим при межгодовых сравнениях становится возможным оценить проявление хронографической изменчивости [2, 5, 9], обусловленной главным образом климатическими и фенологическими факторами.

Ранее авторы [6] провели сравнение морфогенетической реакции двух близких симпатрических видов – рыжей и красной полевок – на неизбирательную элиминацию в разные сезоны одного

года. Методами геометрической морфометрии было установлено, что у вида-доминанта — рыжей полевки и вида-субдоминанта — красной полевки при попадании на свободную территорию форма нижней челюсти изменялась аналогично, отражая параллельные морфогенетические реакции [6]. Обнаружено, что сезонные изменения формы нижней челюсти у видов также почти параллельны, но эта межгрупповая изменчивость имеет другое направление в морфопространстве, чем та, которая наблюдалась после неизбежной элиминации при сравнении полевых контрольных и импактных поселений. Для того чтобы оценить повторяемость и устойчивость морфогенетического эффекта неизбежной элиминации, необходимо сравнить ее последствия в разные годы и соотнести по размаху и направлению хронографическую (климатогенную) и популяционно-ценотическую компоненты межгрупповой морфологической изменчивости. Представляет интерес оценить вероятное изменение процесса морфогенеза на импактной территории в засушливый год по сравнению с нормальным.

В этой связи цель исследования заключалась в проверке гипотезы о возможном сочетанном влиянии неизбежной элиминации и засухи на морфологическую изменчивость модельной популяции доминирующего вида — рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) — в подзоне южной тайги Республики Удмуртии. Особый интерес состоял в том, чтобы соотнести размах и направление межгрупповой изменчивости, связанной с обоими факторами, а также оценить повторяемость морфогенетических эффектов неизбежной элиминации в климатически разные годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве адекватной модели изучали краниологические серии рыжей полевки из Зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН, собранные в южной тайге Республики Удмуртии в июле 1975 г. во время сильной засухи, в том числе охватившей и другие регионы России [10], и выборки нормального в климатическом отношении предыдущего 1974 г. Ситуация была осложнена тем, что весной в оба смежных года на данной территории в очаге геморрагической лихорадки на участке потенциальных лесозаготовок в медико-санитарных целях проводилась плановая тотальная дератизация территории, приводящая к неизбежной элиминации [см. 6]. После этого сообщество грызунов каждый год восстанавливалось за счет притока мигрантов из соседних территорий и их размножения. В июле 1974 и 1975 гг. (через

два месяца после неизбежной элиминации) Н. Г. Евдокимов проводил летние отловы грызунов как на контрольном, так и импактном (восстановившемся после весенней дератизации) участках. Контрольные и импактные участки в 1975 г. были смещены по отношению к прошлогодним на 400–500 м. Отловы осуществлены с помощью линий из 100 деревянных ловушек-плашек в течение 10 сут экспозиции в сходных биотопах южной тайги. В отличие от предыдущего исследования [см. 6] мы использовали необходимый для сравнения материал 1974 г. только по одному виду — рыжей полевке, причем взятый лишь в один летний сезон. Сравнивали выборки взрослых сеголеток обоих полов из контрольных и импактных поселений рыжей полевки смежных годов. Общий объем изученного материала по рыжей полевке в 1974 г. составил 126 экз. (контрольный участок — 98, импактный — 28), а в 1975 г. — 45 экз. (контрольный — 18, импактный — 27).

Изменчивость формы нижней челюсти изучали методами геометрической морфометрии [11–13] на сканированных изображениях левых нижнечелюстных ветвей. Оцифровку фотографий нижней челюсти с лингвальной стороны (разрешение 1200 dpi), провели с помощью программ *tpsUtil* и *tpsDig2* [14, 15]. Для описания изменчивости формы нижней челюсти у обоих видов использовали конфигурацию 15 гомологичных меток-ландмарков (*landmarks*) (рис. 1а). Оценку мандибулярных размеров в выборках полевых провели по величине площади нижнечелюстной ветви (*SM*), вычисленной в пределах ее контура, замкнутого по ландмаркам, с помощью *tpsUtil* [14]. Выбор данного показателя обусловлен тем, что обычно используемый для косвенной оценки — размер центроида (*CS* — *centroid size*) зависит не только от общей величины объекта, но и от степени “изрезанности” его контура [12].

Суперимпозицию конфигураций ландмарков выполнили методом генерализованного Прокрустова анализа — *GPA* [16] с использованием наименьших квадратов и вычислением прокрустовых координат (*Procrustes coordinates*), отражающих изменчивость формы (*shape*). Необходимо отметить, что методы геометрической морфометрии, позволяющие анализировать в чистом виде изменчивость формы оцифрованных объектов, исключив влияние изменчивости их размеров, допускают возможность морфогенетической интерпретации различий [12, 13, 17].

Для выявления возможных смещений оценок, связанных с ошибками оператора и влиянием пола, провели двукратную повторную расстановку

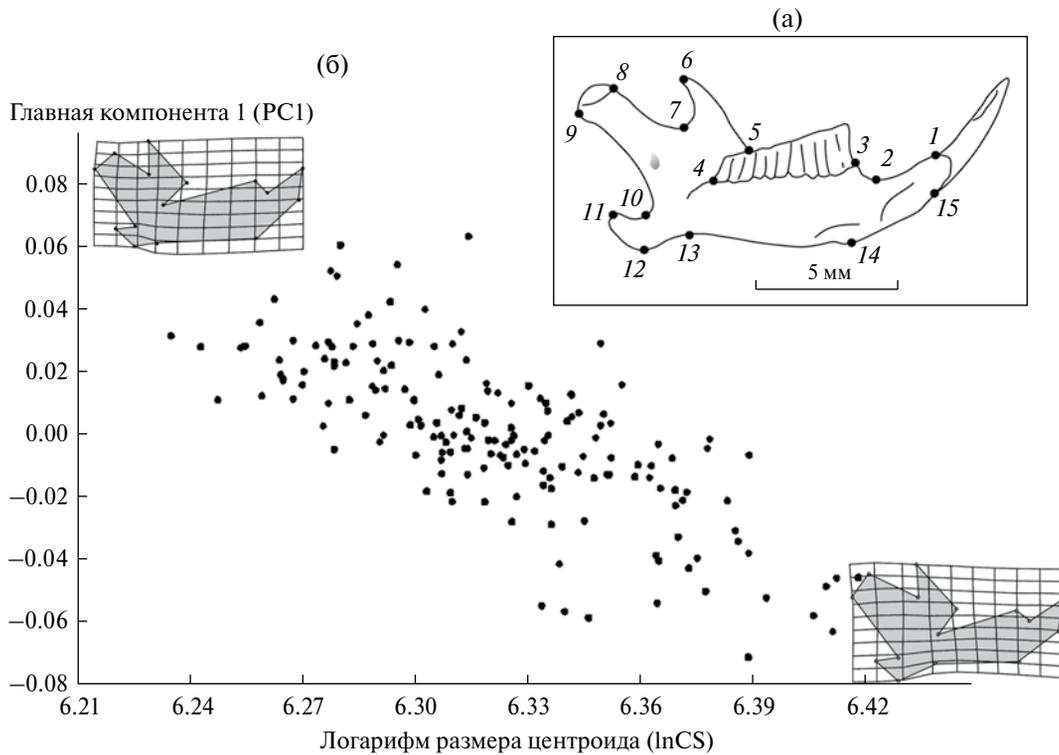


Рис. 1. Схема размещения меток-ландмарок (1–15) на лингвальной стороне нижней челюсти рыжей полевки (а) и регрессионная зависимость значений первой главной компоненты (PC1), характеризующих изменчивость формы мандибулы, от величин натуральных логарифмов размера центроида – lnCS (б). Слева сверху и справа внизу – теневые конфигурации мандибул, вписанные в деформационные решетки и соответствующие минимальным и максимальным значениям PC1.

ландмарок и двухфакторный дисперсионный анализ. Поскольку в обоих случаях различия оказались статистически незначимыми, мы объединили выборки по полу и в основных расчетах использовали итоги однократной расстановки ландмарок.

Для выявления возможной аллометрической зависимости [18], т.е. зависимости изменения формы от размеров, оценили регрессию значений первой главной компоненты формы PC1 от величин натуральных логарифмов размера центроида – lnCS (рис. 1б). На рисунке хорошо видно, что наблюдается отрицательная форма зависимости между значениями PC1 и lnCS, сопровождающаяся характерными изменениями конфигураций нижней челюсти, изображенными в виде теневых контуров, вписанных в деформационные решетки. На основе однофакторного дисперсионного анализа при этом установлено, что доля дисперсии объясненной регрессии для PC1 составила 54.71% от общей дисперсии. Данный регрессионный эффект оказался статистически значимым, поскольку вероятность поддержки нулевой гипотезы об отсутствии регрессионной зависимости, оцененная с помощью перестановочного теста (Permutation test) для 10 000 повторных реплик, была пренебрежимо мала

($p < 0.0001$). Таким образом было показано, что при дальнейшем анализе материала и интерпретации выявляемых различий необходимо учитывать аллометрические изменения формы нижней челюсти, обусловленные разной относительной скоростью роста ее отдельных частей. Поэтому для снятия ожидаемого аллометрического эффекта [18] провели регрессионную стандартизацию прокрустовых координат на натуральный логарифм размера центроида (lnCS) с помощью программного модуля Standard7 из пакета программ IMP [12].

Межгрупповые различия формы нижней челюсти оценивали с помощью канонического анализа как нестандартизованных, так и стандартизованных прокрустовых координат. По матрице неквадратированных обобщенных расстояний Махаланобиса (D) с помощью кластерного анализа (UPGMA) определили иерархию межгрупповых различий.

С применением программного модуля *mapboard*, входящего в состав пакета программ IMP [12], провели двухфакторный дисперсионный анализ прокрустовых координат для оценки доли дисперсии и значимости влияния факторов засухи, неизбирательной элиминации и их взаимодействия.

Уровни внутригруппового морфозразнообразия оценили методом анализа паттерна дистанций между ближайшими соседними ординатами полигона изменчивости [19, 20], для чего вычислили средние дистанции между ближайшими соседними ординатами (*MNND* – mean nearest neighbor distance) с учетом их стандартных ошибок. Краевые эффекты рассеивания ординат нивелировали по методу К. П. Доннелли [21]. Значимость различий *MNND* между контрольными и импактными выборками оценили с помощью однофакторного дисперсионного анализа, а также апостериорного теста по Q-критерию Тьюки.

Основные расчеты и статистический анализ материала выполнены с помощью программ TPS [14, 15], PAST 2.17c [22], IMP [12] и MorphoJ 1.6d [13].

РЕЗУЛЬТАТЫ

При сравнении площади лингвальной проекции нижнечелюстных ветвей (*SM*) в выборках двух контрастных в климатическом отношении лет у полевков импактных участков выявлены сходные изменения по отношению к контрольным (табл. 1). На основе теста Левене (Levene's test) установлена однородность выборочных дисперсий площади нижней челюсти ($p = 0.341$), что позволило при множественном сравнении выборок применить однофакторный дисперсионный анализ, который выявил значимые межгрупповые различия по этому показателю ($F = 17.96$; $d.f.1 = 3$. $d.f.2 = 167$; $p \ll 0.0001$). Статистическую значимость различий средней площади нижнечелюстных ветвей между выборками оценили с помощью апостериорного теста по Q-критерию Тьюки. У зверьков импактных групп площадь нижней челюсти между годами статистически не различается ($Q = 0.13$, $p = 0.9997$), но при этом каждый год она была значимо больше, чем в группах контрольных (1974 г. – $Q = 5.27$, $p = 0.0011$; 1975 г. – $Q = 9.38$, $p \ll 0.0001$). Интересно отметить, что в контрольной группе в засушливом году данный показатель был значимо меньше по величине, чем в климатически нормальном

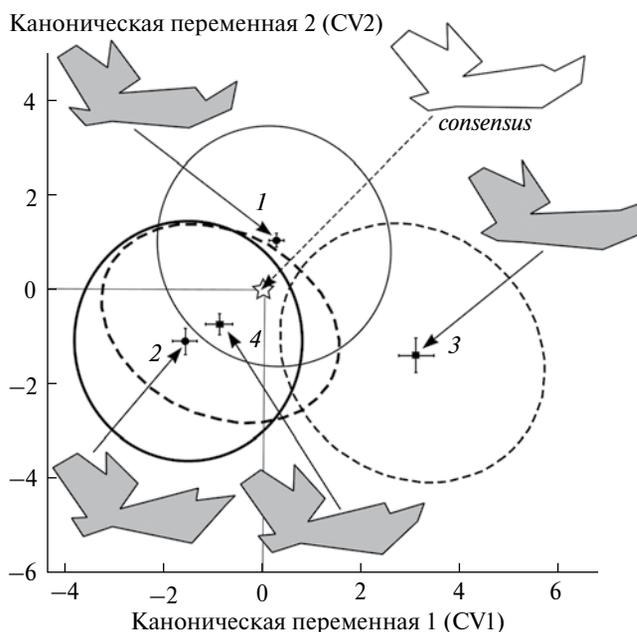


Рис. 2. Результаты канонического анализа стандартизованных прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти рыжей полевки, в контрольных (1, 3) и импактных (2, 4) выборках климатически нормального (1, 2) и засушливого (3, 4) годов в южной тайге Республики Удмуртии. Центроиды выборок представлены с учетом их стандартных ошибок (*SE*). Эллипсоиды рассеивания объединяют 95% дисперсии ординат. Схематичные теньевые конфигурации мандибул соответствуют центроидам; звездочка – местоположение консенсусной (*consensus*) конфигурации.

($Q = 4.25$, $p = 0.014$), что косвенно указывает на некоторое угнетение роста сеголеток контрольного участка в засушливый период времени.

В результате канонического анализа стандартизованных прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы, установлено, что конфигурация нижней челюсти контрольных групп полевков в 1974 и 1975 гг. существенно различается, тогда как представители импактных групп проявляют значительное сходство (рис. 2, табл. 2).

Таблица 1. Сравнение площади нижнечелюстной ветви (*SM*), оконтуренной ландрмарками, с учетом стандартных ошибок (*SE*) между выборками рыжей полевки контрольных и импактных участков в климатически нормальном (1974) и засушливом (1975) годах.

Показатель	Сравниваемые выборки			
	1974 г.		1975 г.	
Участок	Контрольный	Импактный	Контрольный	Импактный
Число особей, <i>n</i>	98	28	18	27
<i>SM</i> ± <i>SE</i>	35985.3 ± 191.5	37844.2 ± 290.9	34486.5 ± 520.3	37798.2 ± 389.2

Таблица 2. Результаты канонического анализа стандартизованных прокрустовых координат нижней челюсти рыжей полевки и значения центроидов контрольных и импактных ценопопуляций в климатически нормальный (1974) и засушливый (1975) годы

Центроиды выборок и оценка значимости межгрупповых различий	Канонические переменные		
	CV1	CV2	CV3
Контрольная, 1974 г.	0.000509	0.003336	0.000195
Импактная, 1974 г.	-0.00625	-0.00478	0.002415
Контрольная, 1975 г.	0.01229	-0.00593	0.000366
Импактная, 1975 г.	-0.00356	-0.0032	-0.00346
Собственные числа	1.5718	0.8768	0.2204
Λ-критерий Уилкса	0.1950	0.4864	0.8689
Число степеней свободы	78	50	24
Доля дисперсии, %	58.91	32.84	8.25
Уровень значимости	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p = 0.0047$

На рис. 2, где представлены эллипсоиды, включающие 95% ординат особей, а также центроиды выборок с учетом величин стандартных ошибок вдоль каждой канонической оси, отчетливо видно, что межгрупповые различия между контрольными выборками в основном выражены вдоль первой оси – CV1 (58.91% общей дисперсии). Поскольку контрольные группы взяты в контрастные по погодным условиям годы, можно полагать, что данные межгрупповые различия во многом обусловлены прямым или косвенным влиянием засушливого 1975 г. на морфогенез полевок. Если представленные на рисунке теневые конфигурации, характеризующие деформации нижней челюсти каждого группового центроида по отношению к ее консенсусной (consensus) конфигурации, у контрольных групп действительно существенно различаются, то у обеих импактных выборок они почти идентичны. Кроме того, эллипсоиды изменчивости обеих импактных выборок в значительной степени накладываются друг на друга, трансгрессируя в плоскости первой (CV1) и второй (CV2) канонических осей (на которые приходится 91.75% межгрупповой дисперсии).

Кластерный анализ (UPGMA) матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (D) между центроидами сравниваемых выборок подтвердил сходство импактных, но своеобразие контрольных групп разных лет (рис. 3). Примечательно, что обобщенное неквадратированное расстояние Махаланобиса между импактными выборками разных лет было минимальным ($D = 1.712$) и существенно меньше (в 2.2 раза) расстояния между контрольными группами ($D = 3.774$). Другими словами, эффект засухи на изменение формы мандибул

двукратно превысил таковой для неизбирательной элиминации.

Поскольку ранее нами была показана регрессионная зависимость изменений формы мандибул по значениям PC1 от размеров их центроидов (lnCS), т.е. эффект аллометрии, провели сравнение результатов канонического анализа, выполненного по стандартизованным и нестандартизованным прокрустовым координатам. Результаты оценок межгрупповых различий оказались при этом почти идентичными, а коэффициент корреляции между двумя матрицами обобщенных расстояний Махаланобиса методом Мантеля составил $R = 0.9987$ ($p = 0.038$). Поэтому межгрупповые различия по форме мандибул, выявленные с помощью канонического анализа, высоко устойчивы и, на первый взгляд, прямо не связаны с эффектом аллометрии.

Дополнительно для оценки долей дисперсии и значимости влияния факторов неизбирательной элиминации и засухи провели двухфакторный

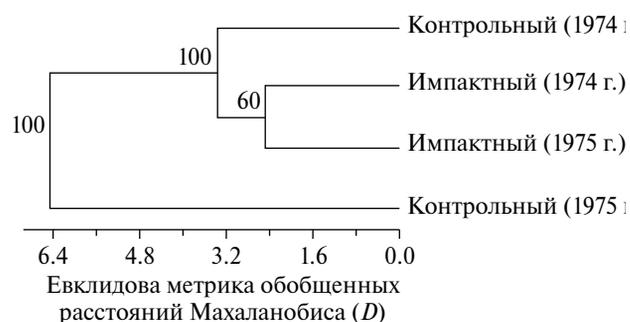


Рис. 3. Результаты кластерного анализа (UPGMA) матрицы неквадратированных обобщенных расстояний Махаланобиса (D) между центроидами контрольных и импактных выборок в климатически нормальный (1974) и засушливый (1975) годы.

Таблица 3. Сравнение уровней внутригруппового морфознообразия – *MNND* (с учетом стандартных ошибок – *SE*) по значениям первой и второй канонических переменных (*CV1*, *CV2*), характеризующих межгрупповую изменчивость формы нижней челюсти рыжей полевки на контрольных и импактных участках в климатически нормальный (1974) и засушливый (1975) годы

Сравниваемые выборки, год	Исходные наблюдения	После рарефикации
	<i>MNND</i> ± <i>SE</i>	<i>MNND</i> ± <i>SE</i>
Контрольная, 1974	0.1713 ± 0.0099 (<i>n</i> = 98)	0.1943 ± 0.0302 (<i>n</i> = 18)
Импактная, 1974	0.2753 ± 0.0336 (<i>n</i> = 28)	0.2413 ± 0.0336 (<i>n</i> = 18)
Контрольная, 1975	0.3607 ± 0.0356 (<i>n</i> = 18)	0.3604 ± 0.0355 (<i>n</i> = 18)
Импактная, 1975	0.2456 ± 0.0204 (<i>n</i> = 27)	0.2436 ± 0.0267 (<i>n</i> = 18)

дисперсионный анализ нестандартизованных и стандартизованных прокрустовых координат нижней челюсти для четырех сравниваемых выборок рыжей полевки с применением программного модуля *mapovaboard* из пакета программ *IMP* [12]. Напомним, что в данных случаях расчеты проводили с учетом двух повторных расстановок ландмарков, необходимых для оценки значимости влияния каждого фактора с учетом случайной ошибки оператора. В результате объем сравниваемых выборок был удвоен. Оценку значимости групповых дисперсий выполнили с помощью перестановочного теста (*Permutation test*) на основе 100 повторных реплик. Показано, что в целом влияние оператора пренебрежимо мало и статистически незначимо ($F = 0.14$; *d.f.* = 26.8866; $p = 1.000$).

В обоих вариантах расчетов было установлено, что факторы засухи (*Y*), неизбирательной элиминации (*E*) и их взаимодействие ($Y \times E$) статистически значимо влияют на изменчивость формы нижней челюсти. При анализе нестандартизованных данных на долю групповой дисперсии, объясненной влиянием засухи (*Y*), приходится 50.15% ($F = 18.93$; *d.f.* = 26.8866; $p < 0.01$), для стандартизованных данных – 29.48% ($F = 9.28$; *d.f.* = 26.8866; $p < 0.01$). Аналогично для нестандартизованных данных на долю дисперсии, объясненной неизбирательной элиминацией (*E*), пришлось 33.69% ($F = 12.69$; *d.f.* = 26.8866; $p < 0.01$), для стандартизованных – 36.08% ($F = 11.37$; *d.f.* = 26.866; $p < 0.01$). Наконец, при оценке эффекта взаимодействия факторов ($Y \times E$) для нестандартизованных данных доля дисперсии составила 16.16% ($F = 6.08$; *d.f.* = 26.8866; $p < 0.01$), а стандартизованных – 34.43% ($F = 10.81$; *d.f.* = 26.8866; $p < 0.01$).

Если интерпретировать исходные нестандартизованные данные, то можно заключить, что фактор засухи оказывает на морфогенез относительно большее воздействие, чем фактор неизбирательной

элиминации. В свою очередь анализ стандартизованных данных позволяет дополнить этот вывод тем, что основным механизмом морфогенетических изменений является эффект аллометрии (см. табл. 1). Неизбирательная элиминация, напротив, приводит к фиксации определенного пути морфогенеза, связанного с увеличением размера мандибул (см. табл. 1) и отражающего узкий диапазон возможных нижнечелюстных пропорций в спектре потенциально возможных аллометрических состояний формы. Поэтому если доля дисперсии, обусловленной фактором засухи, снизилась после стандартизации с 50 до 29%, то доля дисперсии, связанной с неизбирательной элиминацией, осталась почти на прежнем уровне – 33 и 36% соответственно. Обращает на себя внимание резкое возрастание после стандартизации доли дисперсии, объясненной взаимодействием факторов, – от 16 до 34%. Последнее прямо свидетельствует о том, что аллометрические эффекты частично компенсируют проявление взаимодействия, скрывая реальные перестройки развития, связанные с разной морфогенетической реакцией контрольных и импактных группировок на воздействие засушливого года.

Ранее нами [5, 23] было показано, что в неблагоприятных условиях наблюдается значимое возрастание величины показателя *MNND*, что отражает усиление рассеивания ординат в морфопространстве выборки и может интерпретироваться как дестабилизация морфогенеза. Поэтому мы применили данный метод для оценки внутригруппового морфознообразия для всех четырех сравниваемых выборок рыжей полевки как по исходным объемам наблюдений, так и после случайного выравнивая выборок по минимальному объему, т.е. после процедуры рарефикации (табл. 3). Сравнение показало, что обе контрольные выборки рыжей полевки по данному показателю значимо различаются (после рарефикации *Q*-критерий Тьюки = 5.365, $p = 0.0009$), причем

уровень *MNND* в засушливом году достигает максимума, а в климатически нормальном — минимума значений. Величина показателя *MNND* импактных выборок в эти годы оказалась почти одинаковой, а различия статистически незначимы (после рарефакции *Q*-критерий Тьюки = 0.074, $p = 0.9999$).

При сравнении величин *MNND* в контрольной и импактной выборках в засушливом году было установлено меньшее значение показателя у импактной группы (после рарефакции *Q*-критерий Тьюки = 3.776, $p = 0.0381$). Поскольку импактные выборки по данному показателю не различались, можно полагать, что морфогенетическая реакция у полевок этой группы на засуху не проявилась в отличие от контрольной.

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на отсутствие смещений оценок, при сравнении результатов канонического анализа по нестандартизованным и стандартизованным прокрустовым координатам, два использованных варианта двухфакторного дисперсионного анализа дополнили общую картину изменчивости формы нижней челюсти, выявив существенную роль аллометрических эффектов в межгрупповых различиях. Следовательно, стандартизацию данных можно рассматривать не только как способ исключения аллометрических эффектов в качестве некой помехи [18], но и как полезную альтернативную информацию, позволяющую дополнить общее понимание реальных морфогенетических изменений при действии тех или иных экологических факторов.

Итоги канонического анализа прямо указывают на то, что, несмотря на влияние засухи, в обеих импактных группировках, вновь формирующихся при локальном восстановлении (своеобразной “перезагрузке”) сообщества грызунов, происходит специфичное для таких синэкологических процессов и одинаково направленное переключение морфогенеза. Принципиальная возможность характерных переключений морфогенеза у грызунов при изменении ценотической обстановки (полноты видового состава сообщества) и уровня численности была недавно установлена нами на примере популяции рыжей полевки на Среднем Урале [17].

Особый интерес представляет анализ результатов сравнения показателя *MNND*, независимо характеризующего внутригрупповое морфологическое разнообразие. Полученные оценки указывают на то, что на контрольном участке внутригрупповое морфоразнообразие в условиях засухи значительно возросло. Другими словами, здесь повысилось

рассеивание ординат, сопровождающееся увеличением средних дистанций между ближайшими ординатами, что косвенно свидетельствует об усилении дестабилизации морфогенеза сеголеток данной группы [17]. Сходный уровень значений *MNND* у импактных групп, несмотря на фактор засухи, подчеркивает, скорее, повторяемость морфогенетической реакции сеголеток в ответ на повторение синэкологических условий, ежегодно складывающихся как комплекс популяционно-ценотических последствий неизбирательной элиминации. Поэтому подобные характерные направленные переключения морфогенеза в ответ на определенную популяционно-ценотическую ситуацию вполне можно рассматривать как исторически выработанные компенсаторные модификации развития, которые потенциально могут быть реализованы в пределах “нормы реакции” вида и/или его локальной популяции [17]. В свою очередь в ненарушенных контрольных группах резкое климатическое отклонение в виде засухи также оказывается мощным стрессирующим фактором развития, влияющим на протекание морфогенеза и способствующим его переключению в направлении, исторически предусмотренном видовой “нормой реакции” для засушливых лет.

В целом проведенный анализ морфологической изменчивости нижней челюсти рыжей полевки показал, что на примере контрольной группы полевок действие аутэкологического фактора — засухи — приводит к некоторому замедлению ростовых процессов, а также существенным изменениям формы, имеющим во многом аллометрическую природу, и способствует возрастанию внутригруппового морфоразнообразия, т.е. вызывает дестабилизацию морфогенеза. Другими словами, происходят характерное переключение морфогенетической программы и расширение “веера” морфогенетических траекторий. Влияние засухи как аутэкологического фактора на изменчивость формы мандибул в целом выражено в большей степени, чем синэкологического фактора неизбирательной элиминации. В то же время популяционно-ценотические последствия неизбирательной элиминации в большей мере оказываются организующим, ограничивающим и направляющим фактором, который приводит к повторяемости перестройки морфогенеза, ускорению роста мандибул, а также быстрому созреванию зверьков импактных группировок [24], несмотря на воздействие засухи. Необходимость восстановления локальной популяции вида-доминанта — рыжей полевки — после неизбирательной элиминации в условиях возникшего “экологического вакуума” и параллельного восстановления других видовых компонент сообщества грызунов

является более важным стимулом, приводящим к однонаправленному переключению морфогенетической программы, чем фактор засухи, оказавший влияние только на морфогенез рыжей полевки в ненарушенном сообществе грызунов на контрольной территории.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное сравнение показало, что размеры нижней челюсти в большей степени изменяются (увеличиваются) под влиянием фактора неизбирательной элиминации, т.е. при изменении ценотических отношений в ходе восстановления сообщества грызунов, а не аутэкологического климатического фактора – засухи. Можно полагать, что ускорение роста и созревания полевок, а также направленное переключение их морфогенеза на импактной территории обусловлены компенсаторным популяционно-экологическим механизмом аварийного восстановления ценопопуляций и сообщества. При этом установлено значимое сочетанное взаимодействие факторов засухи и неизбирательной элиминации, отраженное в изменчивости формы мандибул, которое частично было компенсировано аллометрическими эффектами и проявилось как существенный самостоятельный фактор только после их предварительного исключения. В данном случае взаимодействие факторов означает проявление разных направлений изменчивости формы нижней челюсти в контрольных и импактных группах полевок в контрастных условиях смежных лет. Таким образом, выявлена высокая чувствительность морфогенеза ненарушенных контрольных ценопопуляций к аутэкологическому фактору – засухе и низкая чувствительность к ней морфогенеза импактных ценопопуляций, которые реагируют сходством протекания морфогенеза на эффект неизбирательной элиминации.

Предложенный подход, основанный на применении методов геометрической морфометрии, позволяет дополнить популяционно-экологический и ценотический аспекты анализа информацией об изменениях в протекании морфогенеза тех или иных ценопопуляций в ответ на действие аутэкологических и синэкологических факторов, а также их сочетание. Такой анализ может быть перспективен для изучения морфогенетических последствий влияния негативных климатогенных аут- и синэкологических факторов на уровне популяций и сообществ.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИЭРиЖ УрО РАН при частичной поддержке Комплексной программы УрО РАН (№ 18-4-4-28) и РФФИ (№ 16-04-01831).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
2. Шварц С.С. Эволюционная экология животных: экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: УФАН СССР, 1969. 199 с.
3. Nei M., Maruyama T., Chakraborty R. The bottleneck effect and variability in populations // *Evolution*. 1975. V. 29. P. 1–10.
4. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
5. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Изд-во “Академкнига”, 2005. 640 с.
6. Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А. и др. Оценка эффектов неизбирательной элиминации в сообществе грызунов методами геометрической морфометрии // *Экология*. 2016. № 4. С. 265–271. [Vasil'ev A.G., Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A. et al. Assessment of nonselective elimination effects in rodent communities by methods of geometric morphometrics // *Rus. J. of Ecology*. 2016. V. 47. № 4. P. 383–391.]
7. Semerikov V.L., Semerikova S.A., Polezhaeva M.A. et al. Southern montane populations did not contribute to the recolonization of West Siberian Plain by Siberian larch (*Larix sibirica*): a range-wide analysis of cytoplasmic markers // *Molecular Ecology*. 2013. V. 22. P. 4958–4971.
8. Lee Y.S., Markov N., Voloshina I. et al. Genetic diversity and genetic structure of the Siberian roe deer (*Capreolus pygargus*) populations from Asia // *BMC Genetics*. 2015. V. 16. № 100. P. 1–15.
9. Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 364 с.
10. Оленев Г.В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды (на примере рыжей полевки) // *Журн. общей биол.* 1981. № 4. С. 506–511.
11. 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.
12. 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.
13. Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Resour.* 2011. V. 11. P. 353–357.
14. Rohlf F.J. TpsUtil. Version 1.60. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, 2013a (program).
15. 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).

16. Rohlf F.J. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // *Journal of Classification*. 1999. V. 16. P. 197–223.
17. Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Добринский Н.Л. Принцип компенсации Ю.И. Чернова и влияние полноты состава сообщества грызунов на изменчивость популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на Среднем Урале // *Экология*. 2017. № 2. С. 116–125. [Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Dobrinskii N.L. Chernov's compensation principle and the effect of rodent community completeness on the variability of Bank Vole (*Clethrionomys glareolus*) population in the Middle Urals // *Rus. J. of Ecology*. 2017. V. 48. № 2, P. 161–169.]
18. Mitteroecker P., Gunz P., Windhage S., Schaefer K. A brief review of shape, form, and allometry in geometric morphometrics, with applications to human facial morphology // *Hystrix, the Italian J. of Mammalogy*. 2013. V. 24. P. 59–66.
19. Дэвис Д.С. Статистический анализ данных в геологии. Кн. 2. М.: Недра, 1990. 427 с.
20. Hammer Ø. New methods for the statistical analysis of point alignments // *Computers and Geosciences*. 2009. V. 35. P. 659–666.
21. Donnelly K.P. Simulations to determine the variance and edge effect of total nearest neighbor distance // *Simulation studies to archeology* / Ed. by Hodder I. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1978. P. 91–95.
22. 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.
23. Vasil'ev A.G., Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A., Sineva N.V. Aftereffects of Muskrat introduction in Western Siberia: morphological and functional Aspects // *Rus. J. of Biological Invasions*. 2017. V. 8. № 1. P. 1–9.
24. Евдокимов Н.Г. Исследование механизмов восстановления численности в искусственно разреженной популяции грызунов лесного биоценоза // *Популяционная экология и изменчивость животных*. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 84–95.