

V Всероссийская
научно-практическая конференция
**Биологические системы:
устойчивость, принципы
и механизмы функционирования**



Министерство образования и науки Российской Федерации
Нижнетагильский государственный
социально-педагогический институт (филиал)
ФГАОУ ВО «Российский государственный
профессионально-педагогический университет»

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ:
УСТОЙЧИВОСТЬ, ПРИНЦИПЫ И МЕХАНИЗМЫ
ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ**

Сборник статей
V Всероссийской научно-практической конференции
1–4 марта 2017 года

Нижний Тагил
2017

УДК 574(063)
ББК 20.1я431
Б633

Печатается по решению Ученого совета НТГСПИ (протокол № 4 от 22.12.2016)

Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования : материалы V Всерос. науч.-практ. конф. Нижний Тагил, 1–4 марта 2017 г. / отв. ред. Т. В. Жуйкова. – Нижний Тагил: Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет», 2017. – 384 с.

ISBN 978-5-8299-0343-5

Рецензенты:

В. С. Безель, д-р биол. наук, профессор, ФГБУН «Институт экологии растений и животных»;

М. М. Ишмуратова, д-р биол. наук, профессор, ФГБОУ ВО «Башкирский государственный университет».

В сборнике представлены материалы V Всероссийской научно-практической конференции, проходившей на базе Нижнетагильского государственного социально-педагогического института (филиала) ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет» 1–4 марта 2017 г. Работы посвящены исследованию биологических систем организменного и надорганизменного уровней, проблемам экологической геохимии, вопросам устойчивости биологических систем к техногенному воздействию, экологическим проблемам антропогенно нарушенных биотопов и особо охраняемых природных территорий, методологическим подходам в исследованиях биологических систем разного уровня и биогеохимического мониторинга, современным проблемам экологии человека.

Материалы сборника представляют интерес для биологов, экологов, географов и химиков широкого профиля, научных сотрудников, молодых исследователей, преподавателей и студентов биологическо-химических и эколого-географических специальностей высшей школы.

ISBN 978-5-8299-0343-5

© Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет», 2017;
© Авторы статей, 2017

ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ПОПУЛЯЦИОННО-ЦЕНОТИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

Представлена новая методология мониторинга сообществ животных и растений, основанная на параллельном изучении сопряженной изменчивости и морфологического разнообразия в ценопопуляциях симпатрических видов, входящих в состав фрагмента сообщества (таксоцена), в антропогенно трансформированной среде.

Ключевые слова: ценопопуляция, симпатрические виды, сообщество, таксоцен, сопряженная изменчивость, мониторинг, биоценотический кризис.

Vasil'ev A. G., Vasil'eva I. A., Kourova T. P.
Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Branch of RAS, Yekaterinburg

PRINCIPLES AND METHODS OF POPULATION-CENOTIC MONITORING

A new methodology of plant and animal communities monitoring is developed based on parallel study of morphological disparity and coupled variability in cenopopulations of sympatric species contained in taxocenes (fragments of communities) at human-transformed environment.

Keywords: cenopopulation, sympatric species, community, taxocene, coupled variability, monitoring, biocenotic crisis.

Долговременный экологический мониторинг устойчивости популяций и сообществ животных и растений в постоянно изменяемых человеком природных ландшафтах представляет особую важность ввиду возможного наступления регионального и глобального биоценологических кризисов по мере усиления негативного техногенного или климатического воздействия на биоту (Шварц, 1980; Жерихин, 2003; Павлов, Букварева, 2007; Чернов, 2008; Васильев, 2009). Опасность быстрой качественной перестройки видовых компонент сообществ обусловлена открытием в последние годы трансгенерационной наследуемой передачи измененных вследствие экологического стресса эпигенетических профилей, обуславливающих определенные морфогенетические изменения (Jablonka, Raz, 2009; Bonduriansky, 2013). Поэтому актуальной экологической задачей является разработка новых принципов и методов долговременного экологического мониторинга,

нацеленных на оценку морфогенетической устойчивости форпостных (краевых) популяций и сообществ и выявление признаков наступления регионального биоценотического кризиса (Соотношение морфологического..., 2010; Васильев, 2012).

Представляется, что для Уральского региона это особенно актуально, поскольку сочетанное негативное климатическое и техногенное воздействие на биоценозы горных и равнинных ландшафтов здесь носит длительный и хронический характер. Поэтому, не дожидаясь наступления регионального биоценотического кризиса, который может затронуть живую природу на больших территориях, крайне важно оценить дальнейшие возможные перспективы его возникновения.

Наиболее перспективным подходом к решению данной фундаментальной и одновременно прикладной задачи является двухуровневый популяционно-ценотический анализ проявлений сопряженной морфологической изменчивости симпатрических видов, образующих таксономически близкородственные группы в составе сообществ – таксоцены (Чернов, 2008; Буварева, Алещенко, 2013; Vasil'ev et al., 2015).

В качестве наиболее адекватных моделей могут быть проанализированы многолетние колебания и изменения морфологического разнообразия, происходящие в локальных ценопопуляциях симпатрических видов растений, беспозвоночных и позвоночных животных, обитающих в естественных ненарушенных и антропогенно трансформированных ландшафтах Урала.

Цель исследования заключалась в разработке новых принципов и методов экологического мониторинга, основанного на двухуровневом популяционно-ценотическом подходе к оценке устойчивости форпостных популяций и сообществ (таксоценов) как естественной, так и техногенной природы, опираясь на проявления внутри- и межгрупповой фенотипической пластичности, феногенетической изменчивости и морфологического разнообразия симпатрических видов.

Введены три принципа осуществления экологического мониторинга состояния локальных и региональных биотических сообществ: 1 – необходимость осуществления синтопного и синхронного анализа форпостных ценопопуляций и сообществ (таксоценов); 2 – обязательность применения популяционно-ценотического подхода, включающего сопряженный анализ изменчивости симпатрических видов; 3 – учет соотношения внутри- и межгрупповой фенотипической пластичности и морфологического разнообразия (disparity) модельных симпатрических видов. Сочетание этих принципов позволяет количественно оценить степень морфогенетической реакции локальных и региональных ценопопуляций и таксоценов на негативные экологические воздействия, т. е. меру их морфогенетической устойчивости. Ранее мы определили (Васильев, 2012), что форпостными считаются как периферические (краевые) группировки, так и те, которые фор-

мируются и длительно существуют в техногенно нарушенных (загрязненных, поврежденных и измененных) природных ландшафтах. Поэтому форпостные группировки (ФГ) следует разделить на три группы: естественные (маргинальные), техногенные (импактные) и смешанные (маргинально-импактные), населяющие граничные для жизни экологические условия, отягченные влиянием антропогенного фактора. Среди них следует выделить факультативные (временные, сезонные) и облигатные (присутствующие постоянно) форпостные группировки (Васильев, 2012).

Основным подходом к выявлению степени устойчивости таких форпостных популяций и сообществ может быть длительный феногенетический и морфогенетический мониторинг, включающий использование методов популяционной феногенетики и фенетики, а также геометрической морфометрии. В последнем случае речь действительно идет об изучении проявлений морфогенетической изменчивости, поскольку применение методов геометрической морфометрии, описывающей варьирование формы объектов, исключая влияние их размеров, допускает прямую морфогенетическую интерпретацию выявляемых различий (Sheets, Zelditch, 2013). При этом сравнение формы производится с приведением объектов к одним и тем же размерам, что дает возможность совмещать изображения морфоструктур разных видов по гомологичным меткам (landmarks) и изучать их изменчивость и морфоразнообразие (disparity) в общем морфопространстве.

Закономерности сопряженной изменчивости одних и тех же гомологичных морфологических структур у разных симпатрических видов, формирующих ценозы, изучены пока еще недостаточно (Соотношение морфологического..., 2010). Данный аспект крайне важен при решении ряда проблем экологии, поскольку позволяет подняться с популяционного уровня изучения на ценотический уровень, т. е. рассматривать популяционно-ценотические проявления изменчивости (Violle et al., 2012; Букварева, Алещенко, 2013; Vasil'ev et al., 2015).

Система организации популяционно-ценотического мониторинга для оценки состояния ценопопуляций симпатрических видов и локального таксоцена в целом представлена на рис. 1.

В качестве примера применения нашего подхода рассмотрим популяционно-ценотический анализ трех симпатрических видов землероек-бурозубок рода *Sorex* (*araneus* – обыкновенная; *caecutiens* – средняя; *minutus* – малая). Проанализировали материалы по трем таксоценам землероек, локализованным на Северном (окрестности п. Кытлым), Среднем (Висимский заповедник) и Южном (гора Ирмель) Урале с целью выявления закономерностей сопряженной географической изменчивости у трех совместно обитающих симпатрических видов в широтном направлении.

Популяционно-ценотический мониторинг

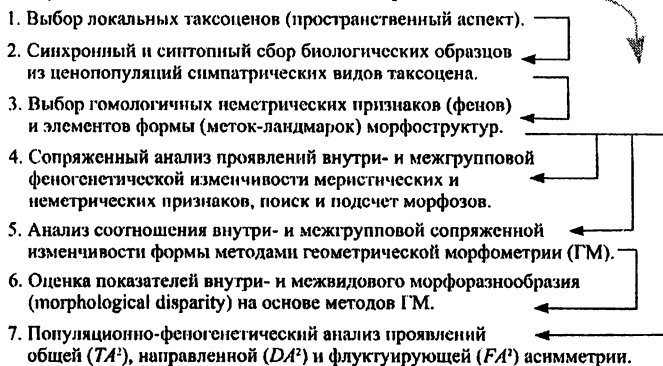


Рис. 1. Система популяционно-ценотического мониторинга

Материалом послужили краниологические коллекции, включающие 315 экз. В качестве объекта исследований использовали фотографии буккальной стороны правых ветвей нижней челюсти бурозубок (рис. 2). Выбор данного объекта обусловлен тем, что ранее нами и другими коллегами была показана связь формы нижней челюсти с условиями обитания животных. Цифровые фотографии объектов получены с помощью планшетного сканера при разрешении (1200 dpi). Для характеристики изменчивости формы нижней челюсти использовали 20 меток-ландмарков (рис. 2). После процедуры генерализованного Прокрустова анализа по прокрустовым координатам, характеризующим изменчивость формы нижней челюсти, провели канонический анализ 9 ценопопуляций 3 симпатрических видов, с учетом их принадлежности к трем географически удаленным таксоценам (см. рис. 2). В данном случае видовые границы были условно сняты и изучались объединенные выборки из ценопопуляций симпатрических видов рода *Sorex*, т. е. рассматривали и сравнивали изменчивость и морфоразнообразие таксоценов как таковых.

Из приведенного рисунка следует, что вдоль первой канонической переменной проявились географические различия между таксоценами: слева расположены центроиды выборок северного кытлымского таксоцена, справа – наиболее южного иремельского таксоцена, а промежуточное положение занимают выборки ценопопуляций висимского таксоцена. При этом следует заметить, что вдоль первой оси различия между висимским и иремельским таксоценами выражены слабо. В то же время вдоль второй канонической переменной представители висимского таксоцена существенно удалены в морфопространстве от двух остальных.

Каноническая переменная 2 (CV2)

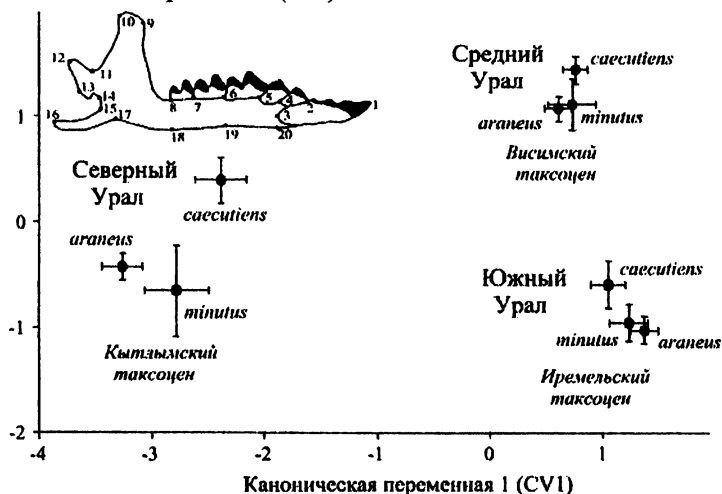


Рис. 2. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы буккальной стороны нижней челюсти на основе 20 меток-ландмарков в трех таксоценах бурозубок, представленных тремя ценопопуляциями симпатрических видов *S. araneus*, *S. caesutiens* и *S. minutus* (центроиды выборок приведены с учетом стандартных ошибок)

Наибольший разброс между ценопопуляциями проявился в кытлымском таксоцене, что отражает повышение морφοразнообразия северных ценопопуляций в общем морфопространстве по сравнению с более южными. Можно связать этот эффект с более суровыми условиями обитания землероек в горах Северного Урала. Наибольшее сходство в форме нижней челюсти проявляется между ценопопуляциями висимского таксоцена, расположенного в низкогорье Среднего Урала, где условия обитания, по-видимому, наиболее благоприятны.

Для оценки внутригруппового разнообразия (disparity) и характера рассеивания ординат применили метод анализа паттерна ближайших соседних точек (nearest neighbour point pattern analysis) в пределах полигона изменчивости. Оценку внутригруппового морφοразнообразия (*MNND* – mean nearest neighbor distance) проводили по значениям первых двух канонических переменных, используя программу PAST (Hammer et al., 2001). Установлено, что наименьший уровень морфологического разнообразия наблюдается в висимском таксоцене, а максимальный – в северном кытлымском (рис. 3).

Мера внутригруппового разнообразия – средняя ближайшая дистанция между соседними ординатами (*MNND*)

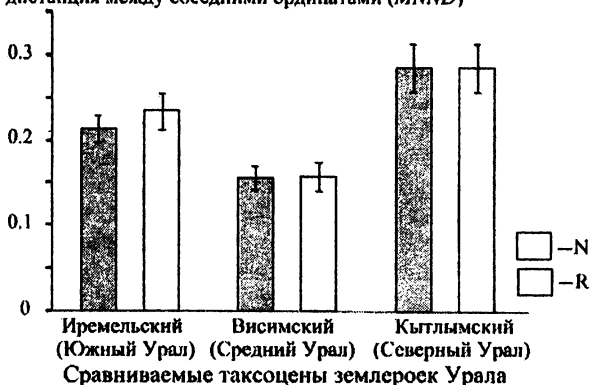


Рис. 3. Сравнение уровня внутригруппового морфоразнообразия ($MNND \pm SE$) в трех таксоценах землероек рода *Sorex* на Южном, Среднем и Северном Урале. (N – по реальному числу наблюдений, R – по равному числу наблюдений после процедуры случайной рарефакции выборок).

Поскольку показатель *MNND* отражает внутригрупповой разброс по форме объектов, т. е. характеризует веер реализованных морфогенетических траекторий (Vasil'ev et al., 2015), можно заключить, что наибольшая нестабильность развития наблюдается именно у землероек кытлымского таксоцена. Соответственно в висимском таксоцене условия развития наиболее благоприятны, поскольку здесь стабильность морфогенетических процессов выше, чем в других таксоценах. Иремельский южный таксоцен характеризуется промежуточным уровнем *MNND*, т. е. здесь в горах Южного Урала по сравнению с висимским таксоценом низкогорий Среднего Урала также наблюдается повышение нестабильности развития: в более южном иремельском таксоцене гор Южного Урала межвидовое и таксоценологическое морфоразнообразие выражено в большей степени, чем в низкогорье Среднего Урала в висимском таксоцене.

Ранее нами было показано (Vasil'ev et al., 2015), что представители разных локальных таксоценов землероек эффективно различаются, независимо от их видовой принадлежности (до 95 % корректной дискриминации объектов). Другими словами, по форме нижней челюсти любого представителя из нескольких видов, формирующих таксоцен, с точностью до 95 % можно определить его таксоценологическую принадлежность. Видно, что и в данном случае внутри каждого таксоцена наблюдается высокое сходство ценопопуляций разных видов, а различия между географически удаленными таксоценами выражены в значительно большей степени.

Таким образом, используя данный комплекс оценок, можно оценить экологическое состояние таксоценов в целом. Можно заключить, что северный форпостный таксоцен, обитающий в горах Северного Урала, испытывает наибольшее экологическое напряжение. Интересно, что каждый таксоцен проявляет себя как единое целое, поскольку наблюдаются общие тенденции изменений фенооблика животных, характерные для особей всех симпатрических видов представителей данного фрагмента сообщества.

Рассмотрим другой пример, связанный с изучением отдаленных морфогенетических последствий интродукции ондатры в новые для нее биоценозы на севере (п-ов Ямал) и юге (Курганская область) Западной Сибири. По имеющимся музейным коллекциям проанализировали изменение формы и уровня морфоразнообразия нижней челюсти в обеих популяциях ондатры на двух этапах ее интродукции: в середине и в конце XX в. (рис. 4). Ранее методами геометрической морфометрии установлено, что за полувекковой период интродукции ондатры в северной и южной популяциях произошли параллельные изменения формы (Васильев и др., 2014). Эти параллельные хронографические перестройки морфогенеза в обеих популяциях можно связать лишь с постепенным встраиванием ондатры в новые ценозы.



Рис. 4. Сравнение средних дистанций между ближайшими соседними ординатами ($MNND \pm SE$), полученных внутри полигонов изменчивости северных (1, 2) и южных (3, 4) популяций ондатры на двух этапах интродукции вида в Западной Сибири (этап 1 – нечетные номера выборок, этап 2 – четные).

Результаты расчетов, представленные на рисунке, показывают, что на первом этапе интродукции в северной и южной популяциях показатель внутригруппового морфоразнообразия (*MNND*) достоверно выше, чем на

втором. Это означает, что на первом этапе интродукции резкое возрастание веера морфогенетических траекторий в обеих популяциях ондатры косвенно указывает на недостаточную регуляцию развития и, вероятно, недостаточную адаптацию животных к локальным условиям. Во всяком случае, судя по высокому уровню морфоразнообразия, зверьки обеих популяций исходно отличались нестабильностью индивидуального развития.

Поэтому адаптация к локальным условиям, сопровождающаяся встраиванием популяций в локальные ценозы, вероятно, возникла на втором этапе, так как морфогенез нижней челюсти в это время и на севере, и на юге оказывается зарегулированным в узком диапазоне. Об этом можно косвенно судить по значимому уменьшению величин средних дистанций между ближайшими соседними ординатами ($MNND$) в пределах групповых полигонов изменчивости формы.

В заключение приведем еще один пример популяционно-ценотического мониторинга, при параллельном сопоставлении показателей дисперсии общей асимметричности у синтопных ценопопуляций двух симпатрических видов рода *Fragaria*: клубники – *F. viridis* и земляники – *F. vesca* в 6 локалитетах, расположенных в зоне влияния ВУРСа и имеющих разный уровень загрязнения радионуклидами (рис. 5).

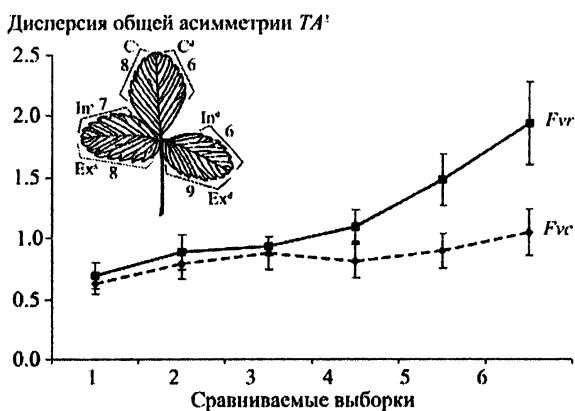


Рис. 5. Сравнение величин дисперсии общей асимметричности TA^2 (с учетом стандартных ошибок) двеллярной структуры листьев (схема подсчета двелов показана слева сверху) в ценопопуляциях клубники (F_{vr}) и земляники (F_{vc}), произрастающих на контрольных (1 – д. Грязнуха, 2 – д. Пирогово, 3 – п. Метлино) и импактных (4 – оз. Тыгиш, 5 – оз. Б. Игиш, 6 – Лежневка) территориях в зоне влияния ВУРСа (Челябинская область)

Оценку проводили по меристическим признакам – числу зубчиков (двелов – дентально-венальных элементов, по терминологии В. В. Короны) ле-

вого и правого краев центрального и боковых листочков на третьих по расположению на побеге листовых пластинках. Расчет показателей провели по формулам Снита и Сокэла (Sneath, Sokal, 1973), которые мы предложили использовать для расчета дисперсий общей (TA^2), направленной (DA^2) и флуктуирующей (FA^2) асимметрии (Васильев, Васильева, 2007). Здесь мы приводим только результаты сравнения значений дисперсии общей асимметрии TA^2 в 6 локалитетах, расположенных на графике (см. рис. 5) в порядке возрастания градиента загрязнения радионуклидами (^{90}Sr , ^{137}Cs).

Из рисунка следует, что у сравниваемых видов наблюдается разная фенотипическая реакция на усиление загрязнения среды радионуклидами. Если у земляники (*F. vesca*) уровень дисперсии общей асимметричности почти не изменяется в градиенте загрязнения, то у клубники (*F. viridis*) на участках с повышенным уровнем загрязнения (оз. Тыгиш, оз. Б. Игиш, Лежневка) дисперсия общей асимметричности листовых пластинок значительно возрастает. Поэтому можно заключить, что клубника по сравнению с земляникой оказалась в фенотипическом отношении более реактивной на загрязнение территории радионуклидами.

Таким образом, используя предложенные принципы и методы популяционно-ценотического мониторинга близкородственных симпатрических видов растений и животных, можно получить новую важную информацию об экологическом состоянии сравниваемых представителей таксоценоза. Появляется также возможность получения интегральной оценки экологического состояния сравниваемых локальных таксоценозов. При этом можно оценивать и состояние отдельных ценопопуляций.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 16-04-01831) и Программы комплексных фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 15-12-4-25).

ПРИМЕЧАНИЯ

Букварева Е. Н., Алещенко Г. М. Принцип оптимального разнообразия биосистем. М.: Товарищество научн. изд. КМК, 2013. 522 с.

Васильев А. Г. Быстрые эпигенетические перестройки популяций как один из вероятных механизмов глобального биоценотического кризиса // Биосфера: междисциплинар. науч. и прикл. журнал. 2009. Т. 1. № 2. С. 166–177.

Васильев А. Г. Проблема устойчивости форпостных популяций и сообществ: от теории к методам оценки // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: материалы IV Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. [Нижний Тагил], 26–29 марта 2012 г. / отв. ред. Т. В. Жуйкова и др.; Нижнетагил. гос. соц.-пед. акад. Нижний Тагил: НТГСПА, 2012. Ч. 1. С. 76–80.

Васильев А. Г., Большаков В. Н., Синева Н. В. Отдаленные морфогенетические последствия акклиматизации ондатры в Западной Сибири // Доклады Академии наук. 2014. Т. 455, № 4. С. 478–480.

Васильев А. Г., Васильева И. А. Феногенетический мониторинг березы повислой (*Betula pendula*) на Среднем Урале: юстировка метода // Строе-ние и изменчивость листьев растений: основы модульной теории / В. В. Корона, А. Г. Васильев. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. С. 224–232.

Жерихин В. В. Избранные труды по палеоэкологии и филоцено-генетике. М.: Товарищество научн. изд. КМК, 2003. 542 с.

Соотношение морфологического и таксономического разнообразия со-обществ грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале / А. Г. Васильев, И. А. Васильева, Ю. В. Городило-ва, М. В. Чибиряк // Экология. 2010. № 2. С. 119–125.

Павлов Д. С., Букварева Е. Н. Биоразнообразие, экосистемные функции и жизнеобеспечение человечества // Вестник РАН. 2007. Т. 77, № 11. С. 974–986.

Чернов Ю. И. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Товарищество научн. изд. КМК, 2008. 580 с.

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

Bonduriansky R. Nongenetic inheritance for behavioral ecologists / R. Bonduriansky // Behav. Ecol. 2013. Vol. 24. P. 326–327.

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Pack-age for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electroni-ca. 2001. Vol. 4, № 1. P. 1–9.

Jablonka E., Raz G. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // Quart. Rev. Biol. 2009. Vol. 84. P. 131–176.

Sneath P. H. A., Sokal R. R. Numerical taxonomy. The principles and prac-tice of numerical classification. San Francisco: W. H. Freeman and Company, 1973. 573 p.

Sheets H. D., Zelditch M. L. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy. 2013. Vol. 24. № 1. P. 67–73.

Vasil'ev A. G., Vasil'eva I. A., Kourova T. P. Analysis of coupled geographic variation of three shrew species from southern and northern Ural taxocenes // Russian Journal of Ecology. 2015. Vol. 46. №. 6. P. 552–558.

Violle C., Enquist B. J., McGill B. J. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology // Trends in Ecology and Evolution. 2012. Vol. 27, №. 4. P. 244–252.

Zelditch M. L., Sheets H. D., Fink W. L. The ontogenetic dynamics of shape disparity // Paleobiology. 2003. Vol. 29. P. 139–156.