

## ПРИНЦИП КОМПЕНСАЦИИ Ю.И. ЧЕРНОВА И ВЛИЯНИЕ ПОЛНОТЫ СОСТАВА СООБЩЕСТВА ГРЫЗУНОВ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

© 2017 г. А. Г. Васильев, И. А. Васильева, Ю. В. Городилова, Н. Л. Добринский

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202  
e-mail: vag@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 05.05.2016 г.

Методами геометрической морфометрии выявлены значимые различия в проявлении изменчивости и морфоразнообразия аллохронных выборок из популяции модельного вида — рыжей лесной полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb. 1780) на Среднем Урале при разной полноте видового состава сообщества (таксоцена) грызунов в разные годы. Учитывали два состояния таксоцена: олиго- (2 вида) и поливидовое (5 видов), а также уровень относительной численности (высокая, низкая). При сравнении изменчивости размеров и формы нижней челюсти у одновозрастных позднелетних сего-леток обнаружены достоверные морфогенетические различия между зверьками, отловленными при олиго- и поливидовом составе таксоцена грызунов, а также в несколько меньшей степени — при высоком и низком уровнях численности. Наибольшая изменчивость и величина показателя внутригруппового морфоразнообразия (*MNND*) формы нижней челюсти отмечена при обедненном (видовом) составе сообщества, а минимальная — при полном (поливидовом) составе. Выявлен параллелизм проявления морфофункциональных изменений мандибул у полевок разных полов при высокой численности и олиговидовом составе и при низкой численности, но поливидовом составе таксоцена. Разная морфогенетическая реакция популяции на олиго- и поливидовой состав сообщества рассматривается как результат компенсаторного повышения морфоразнообразия вида-доминанта — рыжей полевки в условиях неполноты состава таксоцена, а также при низкой плотности популяции в соответствии с “принципом компенсации” Ю.И. Чернова.

**Ключевые слова:** грызуны, состав сообщества, изменчивость, морфологическое разнообразие, принцип компенсации Ю.И. Чернова, геометрическая морфометрия.

DOI: 10.7868/S0367059717020093

Разная полнота видового состава биотического сообщества теоретически должна влиять на проявление изменчивости его отдельных видов — компонентов [1–6]. Известен принцип компенсации Ю.И. Чернова [7], согласно которому при отсутствии тех или иных близкородственных видов другие должны выполнять за них эти функции, что, как следствие, может приводить к компенсаторному увеличению их численности, изменчивости и морфологического разнообразия. Принцип компенсации обычно проявляется в увеличении численности доминантных видов при резком снижении в неблагоприятные годы видов-субдоминантов, а также в компенсаторной многочисленности отдельных таксономических групп и видов в северных или горных сообществах при уменьшении их видового разнообразия [7]. Поэтому представляет большой интерес изучить в экологически различающиеся годы проявление изменчивости у одного из видов при раз-

ной видовой укомплектованности сообщества, в котором данный вид обычно численно преобладает.

В соответствии с нашей гипотезой, исходя из принципа компенсации Ю.И. Чернова, можно предполагать, что при резком падении численности других видов, приводящем к возникновению почти моно- или олиговидового состояния сообщества, изменчивость и морфологическое разнообразие доминантного вида теоретически должны возрасти. Напротив, при полной видовой укомплектованности сообщества и относительно небольшом численном доминировании данного вида его изменчивость и морфологическое разнообразие должны быть минимальными [6]. В этом случае виды-субдоминанты выполняют в сообществе свои собственные функции и компенсирующее возрастание морфологической изменчивости доминирующего вида “не требуется”.

Поиск таких природных экологических моделей позволяет потенциально решить проблему целостности сообщества близкородственных видов – таксоцена [8]. Если взаимозависимости изменчивости между видовыми компонентами таксоцена не существует, то не проявляется и его функциональная целостность как фрагмента биотического сообщества. Поэтому данная эколого-морфологическая задача носит принципиальный характер, относится к проблематике эволюционной экологии и позволяет также приблизиться к изучению явления диффузных коэволюционных перестроек морфологии видов в сообществе [2, 3].

Многолетнее изучение проявлений изменчивости (*variability*) и морфологического разнообразия (*morphological disparity*) в одной и той же локальной популяции вида-доминанта с учетом изменений ее численности и полноты видового состава близких видов-субдоминантов во многом позволяет приблизиться к решению данной проблемы. Наиболее эффективным методическим инструментом для ее решения представляется геометрическая морфометрия [9–11]. Преимуществом использования геометрической морфометрии в данном случае является еще и то, что она допускает морфогенетическую интерпретацию выявляемых различий [12, 13].

Цель данного исследования состояла в попытке оценить реальность проявления принципа компенсации Ю.И. Чернова при изучении морфологической изменчивости и морфоразнообразия популяции вида-доминанта – рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb. 1780) в годы с разной численностью зверьков и разной полнотой видового состава таксоцена грызунов на Среднем Урале: от выраженного сверхдоминирования одного изучаемого вида (*моно-* или *олиговидовой таксоцен*) до стадии, когда он обитает в окружении многокомпонентного сообщества (*поливидовой таксоцен*), опираясь на методы геометрической морфометрии.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для решения поставленной цели были подобраны коллекционные серии черепов рыжей полевки, хранящиеся в Зоомузее Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург). Проанализированы три аллохронные выборки вида на разных фазах численности и при разной видовой комплектации таксоцена грызунов, взятые в березово-осиновом лесном массиве вблизи д. Шигаево в 5 км к северо-западу от пос. Сыльва (Шалинский район Свердловской области). Данную популяцию условно обозначим как сыльвинская. Первая выборка 1988 г. (48 самцов, 32 самки) была отловлена А.Г. Васильевым при высокой численности рыжей полевки и почти абсолютном ее доминировании, т.е. при состоянии, близком к олигови-

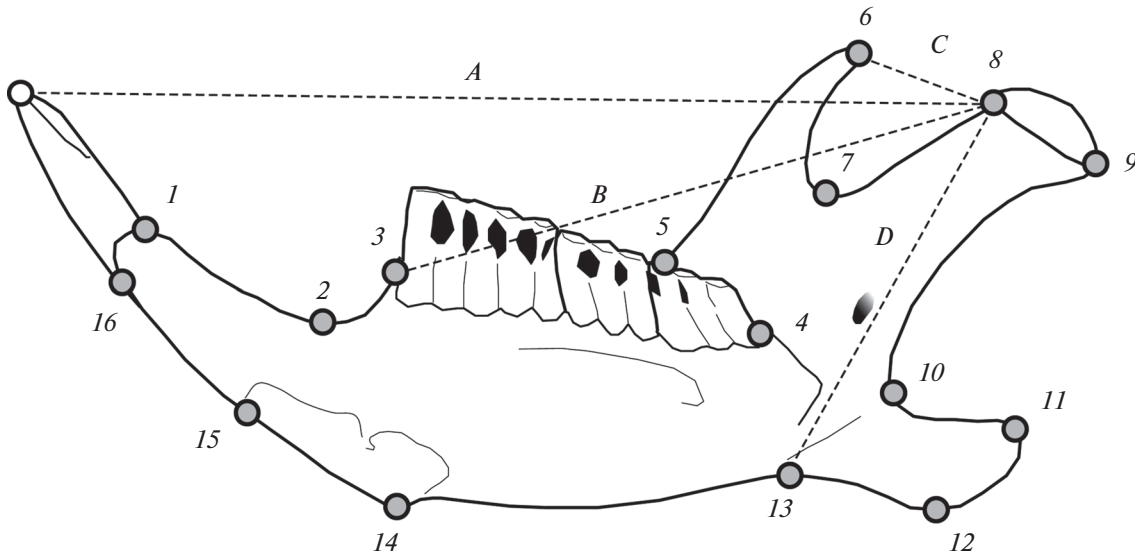
довому составу сообщества (на 200 лов.-сут. отловлены 97 рыжих и 2 красные полевки). Вторая выборка 2003 г. (45 самцов, 39 самок) собрана Н.Л. Добринским при высокой численности и поливидовом составе сообщества грызунов и отловлено 5 видов: рыжая и красная лесные полевки, полевка-экономка, пашенная полевка и малая лесная мышь, причем рыжая полевка при этом была близка по численности к виду-субдоминанту – красной полевке. Третья выборка 2006 г. (16 самцов, 16 самок) взята Н.Л. Добринским при низкой численности, но так же, как и предыдущая, при относительно высоком видовом разнообразии сообщества грызунов. Все выборки собраны в конце летнего периода и представлены однородными в возрастном отношении сеголетками (ювенильные особи были исключены).

В качестве морфологической модели использовали изменчивость конфигурации нижней челюсти, которая тесно связана с трофической функцией вида в сообществе. Предполагалось, что трофическая роль вида в сообществе при разной его видовой укомплектованности должна различаться.

Изменчивость оцифрованных изображений правых нижнечелюстных ветвей анализировали методами геометрической морфометрии [9–11], позволяющими отдельно изучать изменчивость размеров и формы объектов. Геометрическая морфометрия также дает возможность визуализировать изменения формы (*shape*) изучаемых морфологических объектов [14]. Оцифровку изображений провели с помощью пакета программ TPS (*tpsUtil*, *tpsDig2*), разработанных Ф.Дж. Рольфом [15, 16]. Применили систему расстановки 16 меток-ландмарок, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти, а также выполнили промеры для вычисления морфофункциональных индексов (рис. 1), предложенных Андерсоном с соавт. [17].

В ряде работ [17, 18] было показано, что индексы нижней челюсти, полученные на основе четырех характерных промеров – *A*, *B*, *C*, *D* (см. рис. 1), позволяют оценить морфофункциональные особенности ее конфигурации, связанные с различиями в механике обработки пищи. Вычисляли четыре индекса [17]: темпорально-резцовый –  $TI = C/A$ ; темпорально-молярный –  $TM = C/B$ ; массетерно-резцовый –  $MI = D/A$ ; массетерно-молярный –  $MM = D/B$ .

Для косвенной характеристики изменчивости размеров объектов использовали размер центроида (*CS* – *centroid size*) – квадратный корень из суммы квадратов расстояний от центра объекта до каждой из меток-ландмарок. Величины *CS* для оцифрованных изображений объектов измеряли в пикселях. Процедуру суперимпозиции выполнили методом генерализованного Прокрустова анализа [9], основанного на использовании метода наименьших квадратов (*GPA* – *Generalized or-*



**Рис. 1.** Размещение 16 меток-ландмарок, характеризующих изменчивость формы лингвальной стороны нижней челюсти рыжей полевки, и ее промеров: *A* – резцовый, *B* – молярный, *C* – темпоральный, *D* – массетерный (ненумерованная ландмарка использована при измерении как вспомогательная), необходимых для вычисления мандибулярных морфофункциональных индексов (по [17]).

thogonal least-squares Procrustes analysis). При межгрупповом сравнении и классификации объектов применяли метод канонического анализа, используя индивидуальные прокрустовы координаты (Procrustes coordinates), характеризующие изменчивость формы нижней челюсти. Для оценки иерархии межгрупповых отношений использовали кластерный анализ на основе алгоритма UPGMA.

Внутригрупповое морфологическое разнообразие (morphological disparity) оценивали методом анализа паттерна ближайших соседних точек (nearest neighbour point pattern analysis) в пределах полигона изменчивости [19]. В соответствии с этим методом рассчитывали показатель  $R$  – отношение значения наблюдаемой средней дистанции между ближайшими соседними ординатами ( $MNND$  – mean nearest neighbor distance) к величине теоретически ожидаемой средней дистанции ( $\mu$ ), полученной для полигона изменчивости на основе распределения Пуассона. Для проверки нулевой гипотезы о том, что наблюдаемое  $MNND$  равно значению  $\mu$  для случайного рассеивания точек при той же плотности ординат в пределах полигона изменчивости, использовали  $Z$ -критерий ближайшего соседа [19]. Для снятия краевого эффекта рассеивания ординат в пределах ограниченного полигона изменчивости применяли метод Доннелли [20].

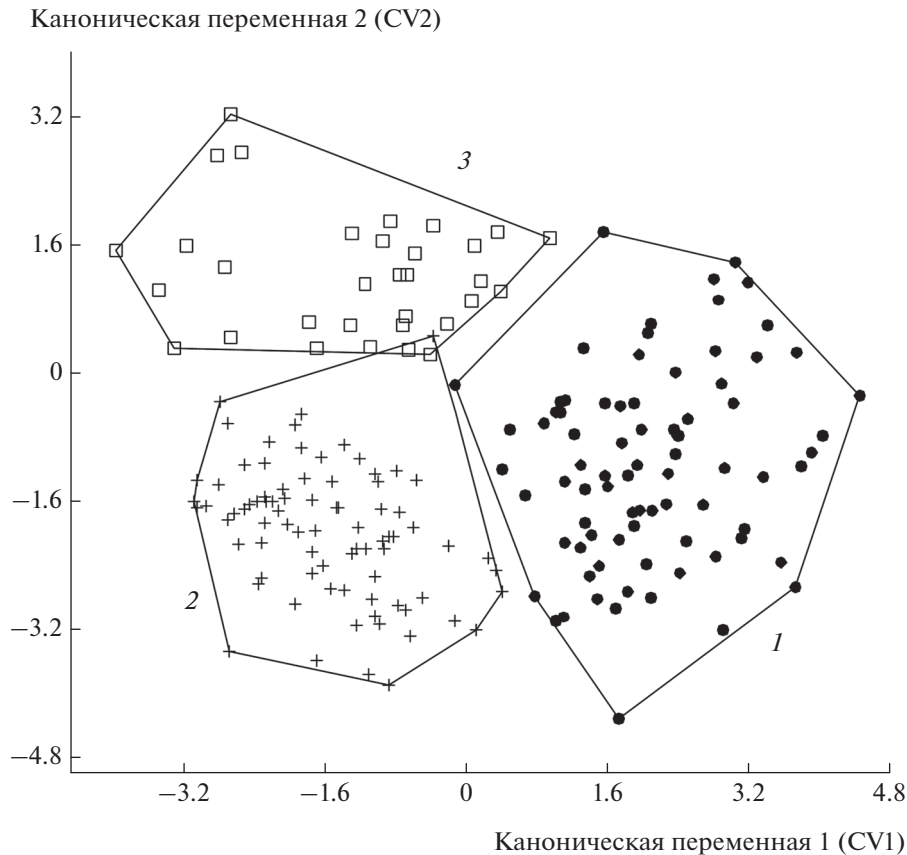
Показатель  $R$  характеризует модель рассеивания ординат: при условии  $R < 1$  проявляется кластеризация ординат, при  $R = 1$  – пуассоновское рассеивание, а если  $R > 1$ , то проявляется эффект

сверхрассеивания (overdispersion). В последнем случае ( $R > 1$ ) увеличение значения  $MNND$  при анализе изменчивости формы объектов можно интерпретировать как возрастание внутригруппового морфоразнообразия [21], а в случае использования методов геометрической морфометрии как увеличение веера траекторий морфогенеза [8, 22, 23].

Все расчеты с использованием методов геометрической морфометрии и других многомерных методов ординации и классификации провели с помощью программ MorphoJ 1.6d [11] и PAST 2.17c [24].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение размера центроида нижней челюсти аллохронных выборок в популяции рыжей полевки выявило значимые различия между выборкой 1988 г., взятой при олиговидовом составе сообщества грызунов, и выборками, соответствующими его поливидовой комплектации (2003 и 2006 гг.). Наименьшие размеры центроида ( $965.34 \pm 2.32$ ;  $n = 80$ ), т.е. наименьшие размеры мандибулы, были обнаружены у зверьков из выборки 1988 г. Наибольшие размеры центроида нижней челюсти имели животные, отловленные в 2003 г. при высокой численности и полноте видового состава ( $977.70 \pm 2.65$ ;  $n = 84$ ). Промежуточное значение  $CS$  ( $974.17 \pm 5.33$ ;  $n = 32$ ) установлено для выборки 2006 г., взятой при низкой численности, но при высокой видовой укомплектованности сообщества грызунов. Тест Манна–Уитни выявил



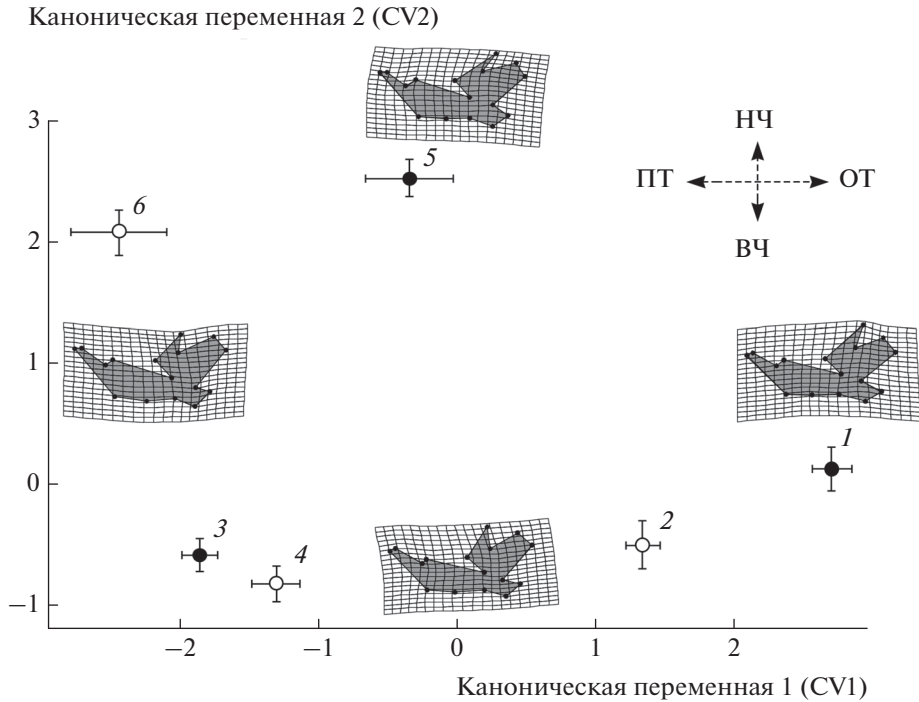
**Рис. 2.** Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти рыжей полевки у зверьков из трех аллохронных выборок из шигаевской популяции на Среднем Урале: 1 – 1988 г., 2 – 2003 г., 3 – 2006 г.

статистически значимые различия (с учетом поправки Бонферрони) между максимальным и минимальным значениями размера центра (  $U = 2441$ ;  $Z = 3.022$ ;  $p = 0.0025$  ). Выборки 2003 и 2006 гг. по величине CS не различаются ( $U = 1302$ ;  $Z = 0.256$ ;  $p = 0.7977$  ), поэтому их можно было объединить как относящиеся к поливидовому состоянию таксоцена. Сравнение выборки 1988 г. с объединенной выборкой 2003 и 2006 гг. подтверждает значимо большие размеры центра мандибул у рыжей полевки при поливидовом состоянии таксоцена ( $U = 3459$ ;  $Z = 3.024$ ;  $p = 0.0025$  ).

Межгрупповое сравнение изменчивости формы нижней челюсти рыжей полевки из трех аллохронных выборок сылвинской популяции проведено на основе канонического анализа прокрустовых координат. Из рис. 2 видно, что полигоны изменчивости выборок в общем морфопространстве почти не перекрываются. Межгрупповые различия вдоль обеих канонических переменных статистически достоверны. Межгрупповая дисперсия вдоль первой канонической оси составляет 75% от общей дисперсии и отражает различия между выборками, соответствующими поливидо-

вому (слева на рисунке) и олиговидовому (справа) состояниям таксоцена. Вдоль второй канонической оси (25% дисперсии) проявились различия, связанные с уровнем численности популяции: сверху на рисунке расположена выборка 2006 г. (низкая численность), а внизу – выборки 1988 и 2003 гг. (высокая численность).

Для учета специфики проявления половых различий в разные годы провели другой вариант канонического анализа, подразделив выборки по полу. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти рыжей полевки в аллохронных выборках самцов и самок сылвинской популяции, приведены на рис. 3 и в табл. 1. Доля межгрупповой дисперсии вдоль первых четырех канонических переменных оказалась статистически значимой и составила 96.6%. На долю межгрупповых различий вдоль первой канонической переменной пришлось 56.74% дисперсии. На рис. 3 видно, что, как и в первом варианте расчетов, вдоль первой канонической переменной (CV1) проявились различия по форме нижнечелюстных ветвей между выборками рыжей полев-



**Рис. 3.** Канонический анализ прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти рыжей полевки у самцов (нечетные номера) и самок (четные номера) трех аллохронных выборок (1988 г. — 1, 2; 2003 г. — 3, 4; 2006 г. — 5, 6) из сыльвинской популяции Среднего Урала (для центроидов выборок указаны стандартные ошибки —  $\pm SE$ ). Стрелки указывают направления межгрупповой изменчивости: ПТ — поливидовой таксоцен; ОТ — олиговидовой таксоцен; НЧ — низкая численность; ВЧ — высокая численность.

ки при поливидовом (центроиды выборок 2003 и 2006 гг.) и олиговидовом (1988 г.) состояниях таксоцена, которые сопровождаются существенными морфогенетическими различиями зверьков аллохронных выборок: слева расположены центроиды выборок, характеризующие форму челюсти при поливидовом состоянии, а справа — при олиговидовом.

Вдоль второй канонической оси, как и в предыдущем варианте расчетов, проявились межгрупповые различия, связанные с фазами высокой (нижние центроиды) и низкой (верхние центроиды) численности. На эту переменную приходится 19.19% межгрупповой изменчивости. Вдоль третьей канонической переменной выявлены противоположные направления половых различий для выборки 2003 г. и выборок 1988 и 2006 гг., имеющих в свою очередь одинаковое направление различий (знаки центроидов) между самцами и самками по форме нижней челюсти (см. табл. 1). Доля межгрупповой дисперсии вдоль третьей канонической оси составила 12.5%. Половые различия в основном приходятся на четвертую каноническую переменную ( $r_{sp} = 0.54$ ;  $p < 0.0001$ ), вдоль которой доля межгрупповой дисперсии составила 8.22%. Из табл. 1 следует, что у самцов вдоль данной канонической оси (CV4) центроиды имеют отрицательные значения, а у самок — положительные.

Межгрупповая изменчивость вдоль пятой канонической оси статистически недостоверна (см. табл. 1).

На рис. 3 приведены схематические теневые контуры нижнечелюстных ветвей, характеризующие крайние конфигурации, соответствующие минимальному и максимальному значениям вдоль канонических осей CV1 и CV2. Видно, что различия в форме нижней челюсти у животных, развивавшихся как при разной полноте видового состава, так и при разных уровнях численности, четко выражены. В частности, при олиговидовой комплектации сообщества у рыжей полевки относительно увеличены венечный и угловой отростки, а также относительно длиннее нижний зубной ряд. Противоположная конфигурация наблюдается при поливидовом составе сообщества: происходит укорочение венечного отростка и смещение его кпереди, а относительные длины зубного ряда и углового отростка уменьшаются. Разный уровень численности популяции также отражается на изменчивости формы челюсти: при высокой численности венечный отросток смещается кпереди, а корпус нижней челюсти становится тоньше и грацильнее; при низкой численности высота тела нижней челюсти заметно больше, а венечный отросток резко смещается кзади. Необходимо, однако, подчеркнуть, что результаты визуализации

**Таблица 1.** Канонический анализ прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти самцов и самок трех аллохронных выборок сылвинской популяции рыжей полевки на Среднем Урале

Выборка (год, пол) и оценка различий	Канонические переменные				
	CV1	CV2	CV3	CV4	CV5
	Центроиды выборок				
1988, самцы	2.531	-0.076	-0.127	-0.417	0.417
1988, самки	1.425	-0.325	0.763	1.010	-0.619
2003, самцы	-1.914	-0.367	1.074	-0.619	0.071
2003, самки	-1.338	-1.124	-1.296	0.237	-0.045
2006, самцы	-0.136	2.431	-0.867	-1.025	-0.859
2006, самки	-1.702	2.267	0.007	1.365	0.762
	Оценка межгрупповых различий				
Собственные числа	3.3834	1.1442	0.7437	0.4903	0.2018
Доля дисперсии, %	56.74	19.19	12.47	8.22	3.38
Λ-критерий Уилкса	0.034	0.149	0.320	0.558	0.832
Критерий $\chi^2$	601.53	338.47	202.70	103.73	32.72
Число степеней свободы	140	108	78	50	24
Уровень значимости	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p = 0.1101$

изменчивости формы мандибулы в данном случае не следует воспринимать буквально, поскольку они отражают лишь общие тенденции варьирования конфигурации лантмарок [14]. При сравнении между собой аллохронных выборок все парные межгрупповые различия по форме мандибул были статистически достоверными ( $p < 0.001$ ).

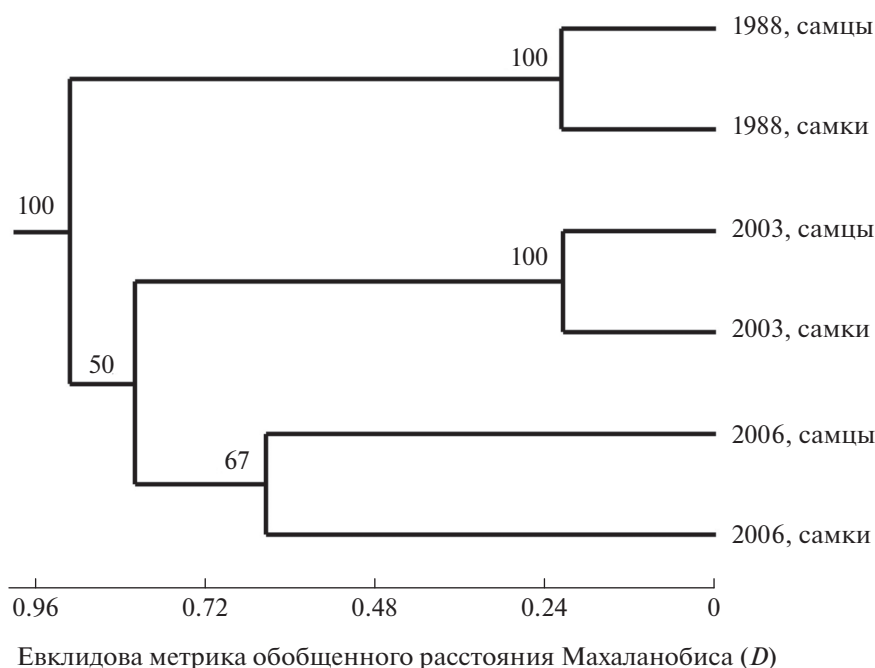
Кластерный анализ (UPGMA), проведенный на основе матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса ( $D$ ) между выборками самцов и самок трех разных лет сравнения, выявил своеобразие выборки 1988 г., причем для зверьков обоих полов (рис. 4). Выборки 2003 и 2006 гг. выделились в самостоятельный кластер и подразделились на соответствующие субкластеры, объединяющие выборки самцов и самок соответствующего года. Интересно отметить, что в 1988 и 2003 гг. при высокой численности различия между полами относительно невелики и почти вдвое меньше, чем при низкой численности в 2006 г.

Таким образом, при разной видовой комплектации таксоцена и различном уровне численности входящего в его состав модельного вида – рыжей полевки, у зверьков аллохронных выборок наблюдаются разнонаправленные морфогенетические изменения. Подобные переключения морфогенеза в ответ на сложившуюся на данный период времени популяционно-ценотическую ситуацию можно рассматривать как исторически выработанные компенсаторные модификации развития. Они могут быть связаны с различными морфофункциональными требованиями к строению нижней челюсти как кормодобывающего и перерабатывающего

пищевые объекты органа в разных экологических условиях. Аналогичные компенсаторные модификации в строении нижней челюсти мы наблюдали на импактном участке при естественном восстановлении популяции рыжей полевки в Удмуртии после тотальных дератизационных работ в очаге геморрагической лихорадки на фоне высокой численности и укомплектованности видами таксоцена грызунов контрольного участка [23].

Для проверки возможной функциональной природы этих морфогенетических изменений мы вычислили четыре морфофункциональных индекса (табл. 2), позволяющих косвенно оценить по пропорциям мандибул индивидуальный потенциал зверьков в отношении возможностей перетирания и дробления кормовых объектов (см. [17]). У сравниваемых аллохронных выборок обоих полов наибольшие межгрупповые различия были выявлены по значениям темпорально-резцового ( $TI$ ), темпорально-молярного ( $TM$ ) и массетерно-молярного ( $MM$ ) индексов.

На рис. 5 представлены сопряженные межгрупповые различия по темпорально-резцовому ( $TI$ ) и массетерно-молярному ( $MM$ ) индексам. Минимальные средние значения индексов обнаружены у самцов и самок в выборке 2003 г., которая была взята при высокой численности популяции и максимальной видовой комплектации таксоцена. Различия между полами по средним значениям индексов в этом случае оказались статистически недостоверными. В выборках 1988 и 2006 гг., напротив, половые различия хорошо выражены, причем если у самцов в обоих случаях



**Рис. 4.** Результаты кластерного анализа (UPGMA) матрицы обобщенных дистанций Махаланобиса ( $D$ ) между выборками самцов и самок трех аллохронных выборок рыжей полевки.

наблюдаются максимальные значения индекса  $TI$ , то у самок, особенно в выборке 2006 г., возрастает средняя величина индекса  $MM$ . Наибольшие половые различия по мандибулярным морфофункциональным индексам проявились в выборке 2006 г., взятой при низкой численности популяции, но поливидовом составе таксоцены грызунов. При этом если у самцов проявляется характерная конфигурация нижней челюсти, типичная при интенсивной горизонтальной обработке кормовых объектов, которая сопровождается возрастанием индекса  $TI$  (см. [17]), то у самок, напротив, формируется структура мандибулы, которая типична при интенсивном вертикальном давлении (дроблении) корма и сопровождается увеличением индекса  $MM$ .

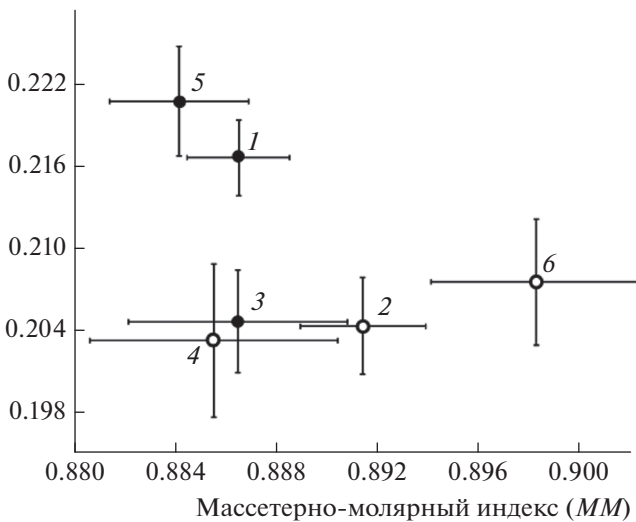
В итоге сравнения средних значений индексов можно заключить, что при низкой численности популяции полевки и поливидовом составе сообщества, как и при ее высокой численности, но почти полном отсутствии в составе таксоцены других видов, проявляется сходная морфогенетическая реакция, приводящая к однонаправленному возрастанию половых различий по форме мандибул и их морфофункциональных особенностей.

Сравнение выборок по средней дистанции до ближайших соседних ординат ( $MNND$ ), вычисленных по  $CV1$  и  $CV2$  (см. рис. 2), а также величине дисперсии этих дистанций показало (табл. 3), что в 1988 г. при олиговидовом состоянии таксоцены в популяции вида-доминанта — рыжей полевки, резко возрастают показатель внутривидового разнообразия и его изменчивость.

**Таблица 2.** Морфофункциональные мандибулярные индексы самцов и самок трех аллохронных выборок из сылвинской популяции рыжей полевки на Среднем Урале

Выборка (год, пол)	Морфофункциональные мандибулярные индексы				Число экз., $n$
	$TI$	$TM$	$MI$	$MM$	
1988, самцы	$0.217 \pm 0.003$	$0.278 \pm 0.003$	$0.691 \pm 0.002$	$0.886 \pm 0.002$	48
1988, самки	$0.204 \pm 0.003$	$0.263 \pm 0.004$	$0.692 \pm 0.003$	$0.891 \pm 0.002$	32
2003, самцы	$0.205 \pm 0.004$	$0.262 \pm 0.005$	$0.692 \pm 0.004$	$0.886 \pm 0.004$	44
2003, самки	$0.203 \pm 0.006$	$0.259 \pm 0.007$	$0.693 \pm 0.004$	$0.885 \pm 0.005$	40
2006, самцы	$0.221 \pm 0.004$	$0.283 \pm 0.005$	$0.691 \pm 0.003$	$0.884 \pm 0.003$	16
2006, самки	$0.207 \pm 0.005$	$0.269 \pm 0.005$	$0.692 \pm 0.005$	$0.898 \pm 0.004$	16

Темпорально-резцовый индекс (*TI*)



**Рис. 5.** Сопряженное сравнение средних значений (с учетом стандартных ошибок — *SE*) массетерно-мандибулярного и темпорально-резцового морфофункциональных индексов нижней челюсти самцов (нечетные номера) и самок (четные номера) в трех аллохронных выборках (1988 г. — 1, 2; 2003 г. — 3, 4; 2006 г. — 5, 6) из сылвинской популяции рыжей полевки на Среднем Урале.

В 2003 г. при поливидовом состоянии сообщества и высокой численности популяции показатель *MNND* и дисперсия величин ближайших дистанций между соседними ординатами резко снижаются. При низкой численности и поливидовом составе сообщества в выборке 2006 г. показатель *MNND* значимо выше, чем при той же укомплектованности видами таксоцены, но высокой численности рыжей полевки в 2003 г., однако дисперсия ближайших дистанций такая же низкая. Следовательно, можно заключить, что самый вы-

сокий уровень морфогенетического разнообразия наблюдается в сылвинской популяции при ее высокой численности, но олиговидовом составе таксоцены (1988 г.), промежуточный — при поливидовом составе, но низкой численности популяции (2006 г.), а самый низкий — при поливидовом таксоцене, но высокой численности рыжей полевки (2003 г.). Примечательно, что дисперсия ближайших дистанций между соседними ординатами максимальна при олиговидовом составе таксоцены, но относительно невелика при поливидовом составе в годы с разной численностью популяции вида-доминанта, т.е. данный показатель с определенной осторожностью может рассматриваться как потенциальный индикатор нестабильности функционирования таксоцены грызунов.

Сопоставление эмпирических и теоретических средних дистанций между ближайшими соседними ординатами позволило установить, что в выборке 1988 г. проявилось сверхрассеивание (*overdispersion*) ординат ( $Z = 3.872$ ;  $p < 0.0001$ ) в отличие от выборок 2003 и 2006 гг., в которых наблюдается пуассоновское распределение (см. табл. 3). Для выборки 1988 г. показатель  $R = 1.396$ , т.е. также отражает данный эффект, поскольку он значимо выше 1.0, а в выборках 2003 и 2006 гг. показатель  $R$  близок к 1.0. Таким образом, и эти результаты согласуются с тем, что при резком снижении видового разнообразия сообщества, но высокой численности вида-доминанта, указывающей на относительно благоприятные для этого вида условия, в популяции резко возрастает морфогенетическое разнообразие. При низкой численности, но полноценном составе сообщества морфоразнообразии в популяции вида-доминанта также возрастает, причем остается стабильно высоким (ближайшие дистанции между соседними ординатами стабильно велики). Наконец, при

**Таблица 3.** Сравнение показателей внутригруппового морфоразнообразия (*morphological disparity*) формы нижней челюсти по значениям первых двух канонических переменных в аллохронных выборках из сылвинской популяции рыжей полевки на Среднем Урале

Показатель	Аллохронные выборки рыжей полевки		
	1988 г.	2003 г.	2006 г.
<i>MNND</i> — эмпирическая средняя дистанция между ближайшими соседними ординатами	0.50 ± 0.05	0.28 ± 0.03	0.37 ± 0.03
$\mu$ — теоретическая средняя дистанция при пуассоновском распределении ординат	0.36 ± 0.05	0.25 ± 0.06	0.32 ± 0.05
Дисперсия дистанций между ближайшими соседними ординатами	0.089 ± 0.011	0.036 ± 0.004	0.030 ± 0.004
$Z$ — критерий ближайшего соседа	3.872	1.421	1.496
Вероятность случайного расцеивания, $p$	0.0001	0.1553	0.1346
$R$ — индекс паттерна расцеивания ординат	1.396	1.146	1.154
Число особей (после рарефакции), $n$	32	32	32



поливидовом составе таксоцены и высокой численности вида-доминанта в соответствии с нашей гипотезой наблюдаются низкий уровень морφοразнообразия и его малая дисперсия (ближайшие дистанции между соседними точками в этом случае стабильно малы).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В своей классической работе Яблонски и Сепкоски [4] метафорически сформулировали представления о существовании тесной взаимосвязи между видами внутри сообществ, определяя ее как “экологическое сцепление” (“ecological locking”). По представлениям Дж. Кавендер-Барес с соавт. [25], степень изменчивости совместно живущих в сообществе видов зависит от их взаимного влияния друг на друга. Полученные нами результаты согласуются с этими представлениями. При обедненном видовом составе сообщества грызунов размеры нижней челюсти у рыжей полевки достоверно меньше, чем при поливидовом составе. Установлено, что при разной видовой комплектации таксоцены и различном уровне численности входящего в его состав модельного вида – рыжей полевки, у зверьков аллохронных выборок наблюдаются разнонаправленные морфогенетические изменения. Показано также, что веер морфогенетического разнообразия в популяции возрастает как при нарушении видового состава таксоцены, так и при низкой численности популяции (в последнем случае в несколько меньшей степени), т.е. в неблагоприятной или неоптимальной для сообщества экологической ситуации. При благоприятной экологической ситуации, т.е. при высоких видовом разнообразии таксоцены и численности популяции вида-доминанта, морфогенетическое разнообразие остается невысоким. Поэтому показатель *MNND* может служить косвенным индикатором неблагоприятной экологической обстановки как для популяции вида-доминанта, так и для таксоцены в целом [26].

Поскольку основная нагрузка по утилизации ресурсов ценоза при олиговидовом составе ложится на вид-доминант, которым в данном случае является рыжая полевка, то при обедненном видовом составе таксоцены у нее не только компенсаторно переключается морфогенез, что проявляется в изменении формы нижней челюсти и ее функциональных свойств и у самцов, и у самок, но также резко повышается уровень морфо-разнообразия, при котором реализуется веер нетипичных для других экологических условий траекторий морфогенеза. При низкой численности и/или неполном видовом составе таксоцены (неблагоприятные и/или неоптимальные условия) в популяции данного вида наблюдается изменение морфогенеза, приводящее к изменению формы нижней челюсти, а также появлению резких по-

ловых различий в ее строении, имеющих определенное морфофункциональное значение. Фактически при такой констелляции популяционно-ценотических условий самцы и самки в популяции начинают проявлять себя почти как биотипы или морфы, специализированные к питанию разными пищевыми ресурсами.

Поэтому полученные нами результаты можно прямо истолковать как пример компенсационного эффекта у вида-доминанта [7, 23], который начинает выполнять в сообществе функции других видов при их отсутствии или низкой численности популяции.

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
2. *Thompson J.N.* The Coevolutionary Process. Chicago: University of Chicago Press, 1994. 376 p.
3. *Thompson J.N.* Rapid evolution as an ecological process // Trends Ecol. and Evol. 1998. V. 13. P. 329–332.
4. *Jablonski D., Sepkoski J.J.* Paleobiology, community ecology, and scales of ecological pattern // Ecology. 1996. V. 77. P. 1367–1378.
5. *Johnson M.T.J., Stinchcombe J.R.* An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology // Trends Ecol. Evol. 2007. V. 22. P. 250–257.
6. *Букварева Е.Н., Алещенко Г.М.* Принцип оптимального разнообразия биосистем. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2013. 522 с.
7. *Чернов Ю.И.* Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
8. *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 taxocenoses // Rus. J. of Ecology. 2015. V. 46. № 6. P. 552–558.
9. *Rohlf F.J., Slice D.* Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of land-marks // Syst. Zool. 1990. V. 39. № 1. P. 40–59.
10. *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.
11. *Klingenberg C.P.* MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Mol. Ecol. Resour. 2011. V. 11. P. 353–357.
12. *Zelditch M.L., Sheets H.D., Fink W.L.* The ontogenetic dynamics of shape disparity // Paleobiology. 2003. V. 29. P. 139–156.
13. *Sheets H.D., Zelditch M.L.* Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // Histrix. The Italian J. of Mammalogy. 2013. V. 24. № 1. P. 67–74.
14. *Klingenberg C.P.* Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing

- shape changes // *Hystrix. The Italian J. of Mammalogy*. 2013. V. 24. № 1. P. 15–24.
15. Rohlf F.J. TpsUtil. Version 1.60. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, 2013a (program).
16. 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).
17. Anderson Ph.S.L., Renaud S., Rayfield E.J. Adaptive plasticity in the mouse mandible // *BMC Evolutionary Biology*. 2014. V. 14. P. 85–93.
18. Hiiemae K.M. The structure and function of the jaw muscles in the rat (*Rattus norvegicus* L.). III. The mechanics of the muscles // *Zoological Journal of Linnean Society*. 1971. V. 50. P. 111–132.
19. Дэвис Д.С. Статистический анализ данных в геологии. Кн. 2. М.: Недра, 1990. 427 с.
20. 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.
21. Hammer Ø. New methods for the statistical analysis of point alignments // *Computers and Geosciences*. 2009. V. 35. P. 659–666.
22. 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. [Bol'shakov V.N., Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Chibiryak M.V. Coupled biotopic variation in populations of sympatric rodent species in the Southern Urals // *Rus. J. of Ecology*. 2015. V. 46. № 4. P. 339–344].
23. Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Евдокимов Н.Г., Синева Н.В. 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., Evdokimov N.G., Sineva N.V. Assessment of nonselective elimination effects in rodent communities by methods of geometric morphometrics // *Rus. J. of Ecology*. 2016. V. 47. № 4. P. 383–391].
24. 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. P. 1–9.
25. Cavender-Bares J., Kozak K.H., Fine P.V.A., Kembel S.W. The merging of community ecology and phylogenetic biology // *Ecology Letters*. 2009. V. 12. P. 693–715.
26. Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В. Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообществ грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале // *Экология*. 2010. № 2. С. 119–125. [Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Chibiryak M.V. Relationship between morphological disparity and taxonomic diversity in rodent communities in the zone of influence from the Eastern Ural radioactive trace in the Southern Urals // *Rus. J. of Ecology*. 2010. V. 41. № 2. P. 153–158].