
ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ДЕСТАБИЛИЗАЦИИ СРЕДЫ СПЛОШНЫХ ВЫРУБОК НА ОНТОГЕНЕЗ ЛЕСНЫХ ВИДОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

А.В. Истомин

Псковский государственный педагогический университет
пл. Ленина, Псков, Россия, 180017

Показано, что по сравнению с коренными лесами в популяциях рыжей полевки вырубок возрастают показатели флуктуирующей асимметрии и уменьшается скоррелированность развития признаков. Это указывает на снижение стабильности онтогенеза и совершенства его регуляторных процессов в условиях экологически дестабилизированной среды вырубок.

Ключевые слова: экологическая дестабилизация среды, коренные леса, сплошные вырубки, онтогенез, популяции рыжей полевки, фенетические методы, флуктуирующая асимметрия, корреляция признаков.

В настоящее время число факторов, вызывающих экологическую дестабилизацию среды, достаточно велико. Нарушающие факторы имеют как естественное, так и антропогенное происхождение. Дестабилизированные среды естественного генезиса возникают периодически в результате кратковременных природных пертурбаций (пожары, ветровалы, засухи, наводнения и др.). Множество антропогенных форм воздействия в еще большей степени приводит к формированию неравновесных, неустойчивых условий существования экосистем. Дестабилизированные среды отличаются повышенной экологической дифференцированностью, сверхдинамичностью многих процессов, нарушениями механизмов организованности и функционирования биологических систем разного уровня [4; 14]. В сильно дестабилизированных средах многие организмы вынуждены существовать в предельных режимах своих биологических возможностей, что смещает их биологические ритмы [4]. Это обстоятельство определяет актуальность исследований по оценке ответных реакций организмов на различные формы и масштабы экологической дестабилизации среды.

Леса являются наиболее сложными многоуровневыми природными системами, роль которых в поддержании глобального цикла биогенных веществ биосферы чрезвычайно велика. Масштабные антропогенные воздействия на лесные экосистемы прежде всего связаны с их активным вырубанием. Серийные экосистемы возобновляющихся вырубок занимают огромные площади по всей лесной зоне. Ранние стадии вырубок — типичный вариант экологически дестабилизированных сред с очень высокой дифференцированностью и динамичностью процессов.

В данной статье на примере мелких млекопитающих рассматривается влияние неравновесной среды сплошных вырубок на особенности онтогенеза лесных видов.

Материал и методы. Фактологической основой для работы послужили многолетние материалы и краниологические коллекции, собранные автором

в 1984—1988, 1991 г. при выполнении раздела плановой темы Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника «Динамика популяций и сообществ животных как показатель состояния экосистем южной тайги». Заповедник располагается в центре Каспийско-Балтийского водораздела (Тверская область) и представляет собой эталон естественных процессов южно-таежных экосистем Русской равнины [17]. В настоящее время на территориях, окружающих заповедник, первостепенное значение приобрели разновозрастные производные экосистемы, которые сформировались на месте вырубок. Исследованы ранние стадии зарастания сплошных лесосек, выполненных на месте неморальных ельников, с различным по интенсивности и способам послерубочным уходом. На отдельных участках вырубок возникает достаточно сильная нарушенность исходного почвенного и растительного покровов, которые представляют собой комплекс контрастных комбинаций, в том числе техногенного происхождения [16].

Основным модельным объектом изучения на организменном и популяционном уровнях служит рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreb.), которая имеет западно-палеарктическое (неморальное) происхождение и принадлежит к фоновым видам лесов умеренного климата, где чрезвычайно широко распространена. Рыжая полевка по своей экологии является типичным лесным обитателем, избегающим открытых местообитаний.

Основное внимание уделялось наиболее универсальным параметрам функционирования организмов. К числу важнейших явлений, которые обладают принципиальным сходством у всех живых существ, принадлежит развитие. Стабильность индивидуального развития определяется сложной системой взаимосвязей, носящих регуляторный характер: развитие по генетической программе соответственно определенным внешним условиям, регуляция или корректировка развития в пределах нормы при возможных нарушениях по различным признакам [12]. Как правило, наблюдаемые незначительные фенотипические различия при нарушении стабильности онтогенеза не являются еще значимыми нарушениями развития и не оказывают ощутимого влияния на жизнеспособность. Однако подобная дестабилизация развития оказывается чувствительным показателем и позволяет улавливать незначительные онтогенетические изменения в ответ на отклонения в условиях среды и нарушения генного баланса, что представляет большую значимость для решения ряда практических задач в области охраны природы [5—7; 10].

В качестве характеристик, позволяющих оценивать стабильность онтогенеза, использовали величину флуктуирующей асимметрии (% асимметричных особей для качественных признаков, дисперсию асимметрии — для количественных) и скоррелированность развития признаков черепа (краниум и мандибулы). Череп является сложным целостным многомерным объектом, обладает чрезвычайно высокой информативностью и хорошо сохраняется в коллекционных сборах. Краниометрические признаки имеют широкий диапазон изменчивости и привлекаются в систематике и филогении многих групп млекопитающих при выяснении внутривидовых и межвидовых различий.

Используя фенетические подходы и методы [19; 20], изучали 16 билатеральных качественных признаков (одонтологические и форма швов краниума) в серии черепов 1991 г. (суммарные объемы выборок по каждому признаку $n = 166$). При выделении и кодировании признаков привлекали каталог основных фенотипов грызунов [13] с дополнениями новых вариаций [8]. В серии черепов за ряд смежных лет (1984—1988 гг.) исследовали два полиморфных комплексных признака: параконид переднего нижнего коренного зуба ($n = 963$), талонус третьего верхнего коренного зуба ($n = 904$). В данном случае морфотипы жевательной поверхности выделяли по имеющимся в литературе описаниям [3]. Исследованы также 17 количественных признаков (с учетом левой и правой сторон семи билатеральных), для которых оценивали скоррелированность развития ($n = 68$ экз., 1156 измерений). Для четырех билатеральных линейных признаков рассчитывали дисперсию флуктуирующей асимметрии.

Результаты и обсуждение. Для 16 качественных признаков всего было отмечено 68 вариаций (фенотипов). Популяции ельников и вырубок существенно различались между собой по уровням флуктуирующей асимметрии качественных признаков (табл. 1). Обобщенные показатели асимметричности по комплексу дискретных признаков достоверно выше в популяционных группировках сплошных вырубок.

Таблица 1

**Флуктуирующая асимметрия (%) качественных признаков
в группировках рыжей полевки из неморальных ельников и сплошных вырубок**

Показатели флуктуирующей асимметрии (FAsm)	Ельники	Вырубки
Пределы значений FAsm по отдельным 16 признакам	0—27,8	4,3—30,4
Накопленная сумма значений FAsm по 16 признакам *	177	293
Среднее значение FAsm по 16 признакам *	11,1	18,3
FAsm параконида первого нижнего коренного зуба *	14,3	25,0
FAsm талонуса третьего верхнего коренного зуба *	12,9	28,6

Примечание: * — различия достоверны.

При сравнении количественных признаков также обнаружен несколько больший диапазон их изменчивости для группировок, населяющих вырубки (рис. 1). Все исследованные признаки имели асимметричные проявления. В ельниках величина дисперсии флуктуирующей асимметрии четырех признаков колебалась в сравнительно узком интервале — 0,013—0,021. В популяционных группировках вырубок, размах колебаний показателя флуктуирующей асимметрии был более широким — 0,015—0,045, причем по двум признакам и по среднему значению величина дисперсии флуктуирующей асимметрии была достоверно выше для популяций вырубок (см. рис. 1).

Таким образом, отмечено достоверное увеличение показателей флуктуирующей асимметрии по качественным и количественным признакам для популяционных группировок типично лесного вида грызунов, населяющих ранние стадии возобновления сплошных вырубок. Это свидетельствует о снижении стабильности онтогенеза и совершенства его регуляторных процессов в дестабилизированных сплошными рубками экосистемах южной тайги по сравнению с климаксными равновесными ельниками.

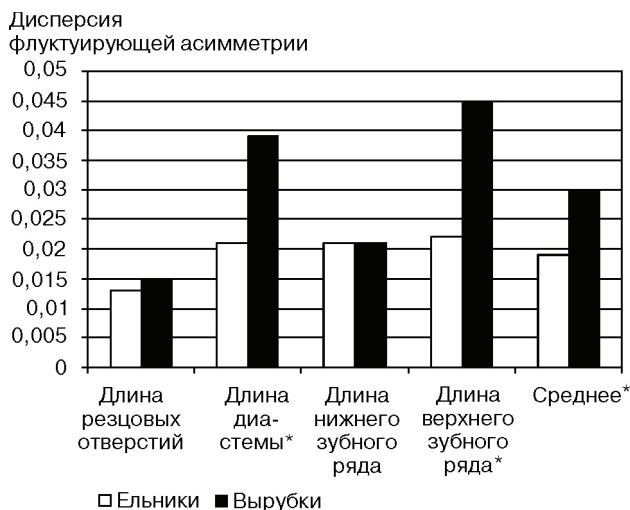


Рис. 1. Дисперсия флуктуирующей асимметрии количественных признаков черепа
* — признаки различаются достоверно

При изучении различных аспектов фенотипической изменчивости чаще всего используются линейные размеры. Разные органы или структуры организма, выполняющие одну и ту же функцию, должны определенным образом взаимодействовать друг с другом. Это может проявляться в форме скоррелированных изменений их элементов. Вопросы согласованности развития органов или отдельных признаков организмов рассматриваются в достаточно большом количестве работ. В некоторых исследованиях особое внимание уделяется отклонениям от корреляций, общее количество и качественный спектр которых предлагается использовать для характеристики популяций и оценки межпопуляционных различий [1. С. 4—10]. Подробный обзор исследований, а также сравнительный анализ структуры и закономерностей изменчивости системы корреляций на различных объектах из числа растений и животных выполнен Н.С. Ростовской [15]. Нами показано, что корреляции между морфологическими признаками могут изменяться под воздействием среды, что подчеркивает их потенциальную биоиндикационную значимость.

Результаты выполненного нами корреляционного анализа линейных признаков представлены графически (рис. 2). Для этого матрицу корреляций из ельников, принятую за эталон, преобразовывали в ранжированный ряд значений коэффициентов и к нему достраивали в соответствии с получившейся последовательностью аналогичные корреляции популяционной серии с участков сплошных вырубок.

Обнаружено, что у особей из ельников корреляции варьируют от совсем незначительных отрицательных до очень высоких положительных. Для популяционных группировок, населяющих вырубки, отмечено некоторое количество достоверных отрицательных коэффициентов корреляций. В целом, положительная скоррелированность признаков в серии черепов с вырубок менее выражена по сравнению с ельниками. Число положительных достоверных коэффициентов корреляции в ельниках — 87 (64% от общего числа парных корреляций) гораздо

выше, чем на вырубках — 51 (38%). Аналогичные результаты получены и при сравнении средних величин коэффициентов корреляций всего комплекса признаков: для ельника $R_{cp} = 0,43$ и значительно ниже для вырубки — $R_{cp} = 0,23$.



Рис. 2. Коэффициенты корреляции между 17 краниологическими признаками рыжей полевки в ельниках (ранжированы) и на вырубках (серия 1990 г.)

Помимо величины корреляций под воздействием экологической дестабилизации среды определенным образом меняется и их структура (см. рис. 2). При этом небольшое число признаков продолжают сохранять очень высокий уровень связей. Большинство признаков в условиях нарушений, как уже указывалось, заметно снижают скоррелированность. Однако отдельные связи между признаками, наоборот, становятся на вырубках несколько более высокими. В целом, рассчитанная степень сходства между матрицами $R = 0,61$. Согласно имеющимся представлениям об использовании коэффициента корреляции для сравнения матриц расстояний, величина $R < 0,70$ свидетельствует о слабом соответствии между матрицами [15]. Уровень детерминированности большинства признаков, суммы накопленных значений коэффициентов детерминации и средняя величина их комплексов заметно выше в популяционных группировках рыжей полевки, населяющих зрелые ельники (табл. 2).

Таблица 2

Коэффициенты детерминации (R^2) исследованных краниологических признаков рыжей полевки в ельниках и на вырубках (серия черепов 1990 г.)

Показатели коэффициентов детерминации (R^2)	Ельники	Вырубки
Пределы значений R^2 по 17 признакам	0,025—0,357	0,018—0,233
Накопленная сумма значений R^2 по 17 признакам *	4,091	2,921
Среднее значение R^2 по 17 признакам *	0,241	0,172

Таким образом, структура и уровень корреляций линейных краниологических признаков различаются в сравниваемых типах местообитаний. Это указывает на чрезвычайную пластичность системы взаимосвязей между признаками черепа. Зарегистрировано некоторое уменьшение детерминированности линейных признаков черепа для популяционных группировок, населяющих ранние стадии возобновления сплошных вырубок по сравнению с климаксными равновесными ельниками. Однако многими авторами как для растений, так и для животных, наоборот, отмечаются более высокие уровни изменчивости и жесткие связи в менее благоприятных и экстремальных условиях [2; 18; 15]. Несовпадение результатов, по-видимому, указывает на неодинаковый характер направленности и масштабов изменений, размаха варьирования и преобразования корреляций различных признаков под влиянием условий среды. Детерминированность каждого признака должна существенно зависеть от состава всего комплекса исследуемых показателей. Поэтому полностью сопоставимыми могут быть результаты, полученные для одного и того же набора признаков. Специфика краниума как объекта изучения согласованности варьирования признаков заключается в чрезвычайной целостности его структуры. Такие же целостные многомерные структуры представляют собой и нижние челюсти. В выполненном исследовании также подтвердилась обнаруженная нами ранее на примере изучения 12 признаков мандибулы рыжей полевки особенность гораздо большего проявления отрицательных корреляций признаков в менее благоприятных условиях [9; 11]. В целом, уменьшение уровня положительной скоррелированности линейных признаков целостной структуры организма, на наш взгляд, также вполне корректно связывать со снижением стабильности индивидуального развития особей в неравновесных экосистемах открытых вырубок, условия которых для типично лесного вида являются менее благоприятными.

Соответствие в нашем случае реакций качественных и количественных признаков в ответ на трансформацию среды сплошными рубками указывает на достаточно общий характер выявленных тенденций. Изменение уровня скоррелированности развития целостной многомерной структуры организма и флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков косвенно указывает на существующую связь стабильности индивидуального развития особей со степенью равновесности экологической среды. В свою очередь, это свидетельствует о снижении совершенства регуляторных процессов онтогенеза в условиях дестабилизации среды лесных экосистем сплошными рубками по сравнению с естественными природными комплексами. Следовательно, скоррелированность признаков многомерных объектов (таких, например, как краниум и мандибулы для млекопитающих) и флуктуирующая асимметрия, вполне могут быть использованы при диагностике степени оптимальности условий для существования популяций вида, а также при оценке состояния среды в комплексных программах биологического мониторинга.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] *Викторов Л.В.* Использование отклонений от корреляций между линейными признаками в популяционных исследованиях // Фауна и экология животных. — Тверь, 1990.
- [2] *Горбань А.Н., Петушкова Е.В.* Корреляционная адаптометрия как метод сравнительного изучения адаптирующихся популяций // Матем. моделирование в проблемах рационального природопользования. — Ростов-на-Дону, 1987. — С. 240—241.
- [3] Европейская рыжая полевка. — М.: Наука, 1981.
- [4] *Залетаев В.С.* Экологически дестабилизированная среда: Экосистемы аридных зон в изменяющемся гидрологическом режиме. — М.: Наука, 1989.
- [5] *Захаров В.М.* Асимметрия животных. — М.: Наука, 1987.
- [6] *Захаров В.М., Кларк Д.М.* Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. — М., 1993.
- [7] *Истомин А.В.* Стабильность индивидуального развития и возможность использования показателя флуктуирующей асимметрии при оценке устойчивости экосистем // Проблемы устойчивости экосистем: Тез докл. Всесоюз. школы. — Харьков, 1990. — С. 82—84.
- [8] *Истомин А.В.* Фенотипическое разнообразие континуальной и дискретной популяций на примере рыжей полевки в условиях южной тайги // Журн. общ. биол. — Т. 55. — № 4—5. — 1994. — С. 471—488.
- [9] *Истомин А.В.* Комплексный анализ морфологической изменчивости популяций в целях биомониторинга охраняемых территорий (на примере грызунов) // Исследования на охраняемых природных территориях Северо-запада России. Матер. регион. науч. конф., посвящ. 10-летию Валдайского Национального парка. — Великий Новгород, 2000. — С. 306—307.
- [10] *Истомин А.В.* Стабильность онтогенеза лесных видов в естественных и нарушенных экосистемах южной тайги // Проблемы изучения и охраны биоразнообразия и природных ландшафтов Европы. Материалы Международного симпозиума. — Пенза, 2001. — С. 176—179.
- [11] *Истомин А.В.* Использование корреляционного анализа признаков многомерных объектов в мониторинге популяций // Материалы региональной Общественно-научной конференции с международным участием «Северо-Западная Россия: Проблемы экологии и социально-экономического развития». — Псков, 2004. — С. 193—198.
- [12] *Константинов А.В.* Биология индивидуального развития. — Минск: Изд-во БГУ, 1978.
- [13] *Ларина Н.И., Еремина И.В.* Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. — М.: Наука, 1988.
- [14] *Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А.* Экологически дестабилизированная среда: влияние на население мелких млекопитающих // Экология. — 2004. — № 3. — С. 210—217.
- [15] *Ростова Н.С.* Корреляции: структура и изменчивость // Труды С.-Петерб. о-ва естествоиспытателей, сер. 1. Т. 94. — СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2002.
- [16] *Уланова Н.Г., Тощева Г.П.* Связь растительности микрогруппировок вейниковой вырубki с почвами // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1989. — Т. 94. — Вып. 4. — С. 73—84.
- [17] Факторы регуляции экосистем еловых лесов. — Л.: Наука, 1983.
- [18] *Шакин В.В.* Биосистемы в экстремальных условиях // Журн. общ. биол. — 1991. — Т. 52. — № 6. — С. 784—792.
- [19] *Яблоков А.В.* Фенетика: эволюция, популяция, признак. — М.: Наука, 1980.
- [20] *Яблоков А.В., Ларина Н.И.* Введение в фенетику популяций: Новый подход к изучению природных популяций. — М.: Высшая школа, 1985.

INFLUENCE OF ECOLOGICAL DESTABILIZATION OF CLEAR CUTTINGS ENVIRONMENT ON ONTOGENESIS OF FOREST SMALL MAMMALS SPECIES

A.V. Istomin

Pskov State Pedagogical University
Lenin Sq., Pskov, Russia, 180017

The results of comparison show that in clear cutting populations of a bank vole fluctuating asymmetry is higher and correlations of signs development is lower than virgin forest populations. It indicates that stability and regulation of ontogenesis decreases in the ecological disturbed ecosystems of clear cuttings.

Key words: ecological destabilization of environment, virgin forests, clear cuttings, ontogenesis, populations of a bank vole, fenetical methods, fluctuating asymmetry, correlations of signs.