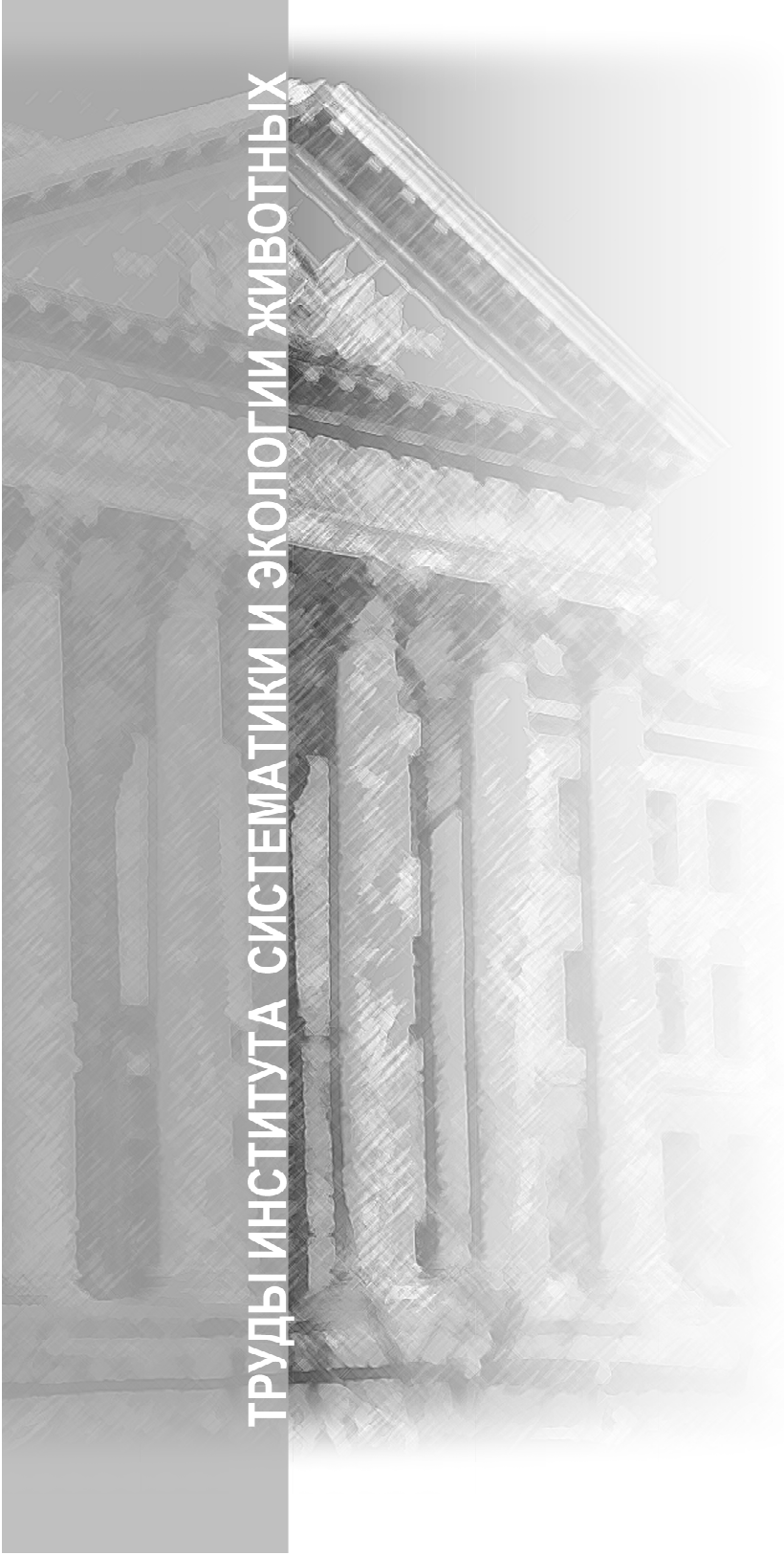




# ТРУДЫ ИНСТИТУТА СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

**ТРУДЫ ИНСТИТУТА СИСТЕМАТИКИ  
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ СО РАН**

Серия основана в 1956 г.

*Редактор выпуска:*

д.б.н. Ю.Н. Литвинов

*Редакционная коллегия:*

д.б.н. Л.Г. Вартапетов

д.б.н. А.В. Баркалов

д.б.н., проф. В.Д. Гуляев

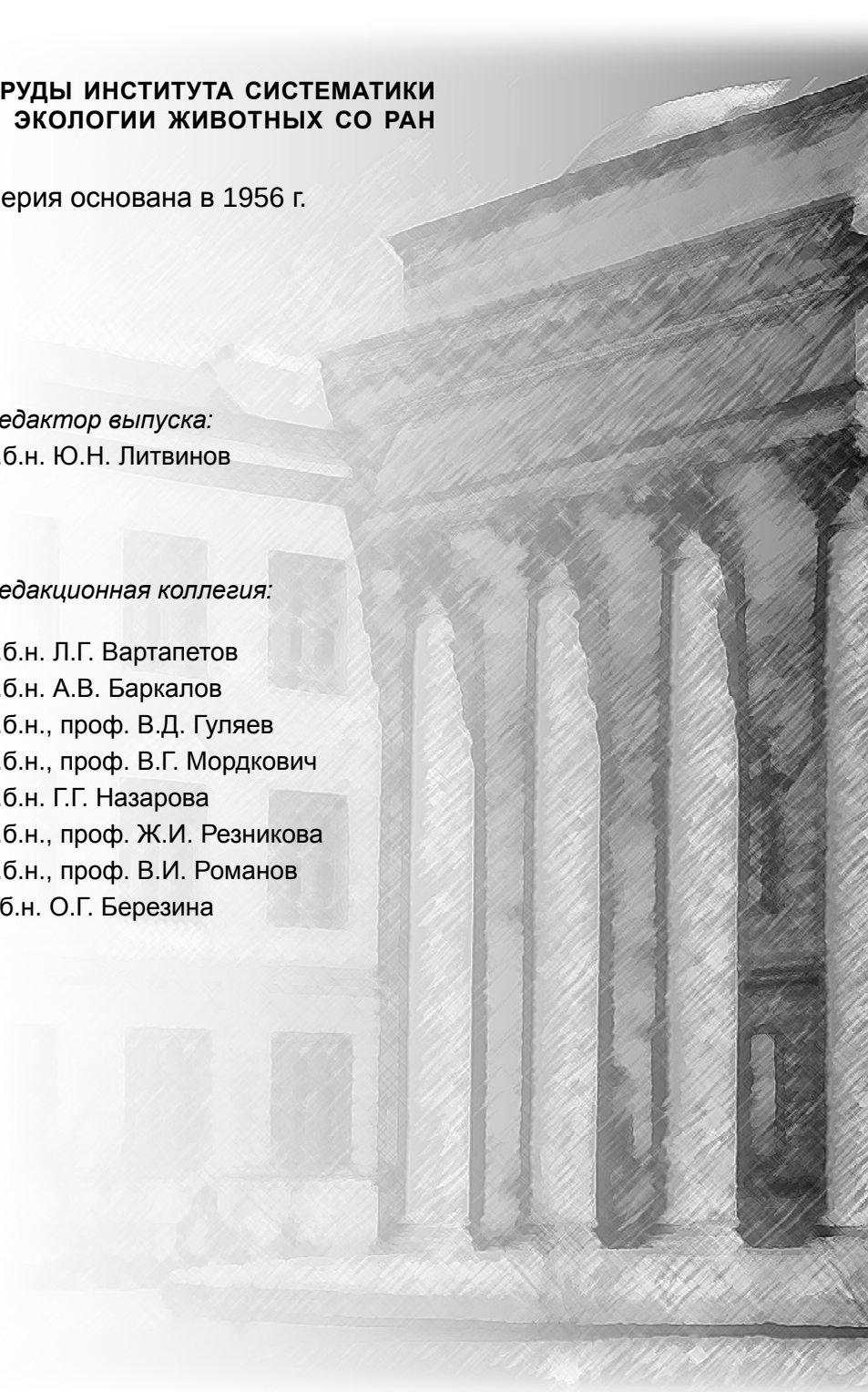
д.б.н., проф. В.Г. Мордкович

д.б.н. Г.Г. Назарова

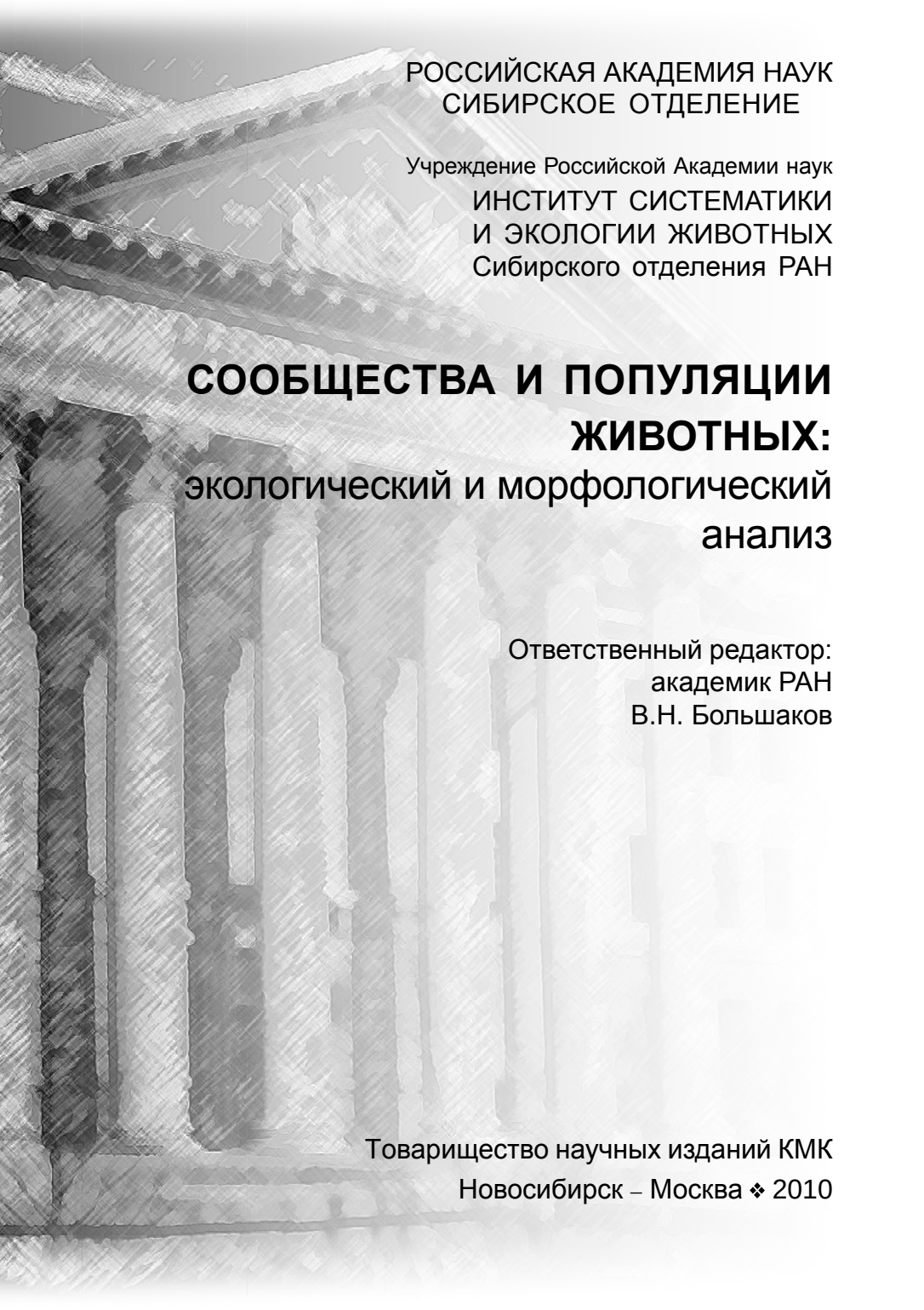
д.б.н., проф. Ж.И. Резникова

д.б.н., проф. В.И. Романов

к.б.н. О.Г. Березина







РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Учреждение Российской Академии наук  
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ  
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ  
Сибирского отделения РАН

**СООБЩЕСТВА И ПОПУЛЯЦИИ  
ЖИВОТНЫХ:**  
экологический и морфологический  
анализ

Ответственный редактор:  
академик РАН  
В.Н. Большаков

Товарищество научных изданий КМК  
Новосибирск – Москва ♦ 2010

УДК 599(571.15):591.15  
ББК Е681  
С63

*Ответственный редактор:* академик РАН В.Н. Большаков  
*Рецензенты:* д.б.н., проф. Г.А. Соколов, д.б.н., проф. Л.Н. Ердаков,  
к.б.н. В.С. Жуков

**С63** **Сообщества** и популяции животных: морфологический и экологический анализ / Ю.Н. Литвинов и др. – Новосибирск–Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 258 с. – (Труды Института систематики и экологии животных СО РАН, вып. 46).

ISBN 978-5-87317-663-2

В книге представлены работы сотрудников, работающих в области изучения экологии популяций и сообществ позвоночных животных ИСиЭЖ СО РАН. Первый раздел посвящен изучению сообществ мелких млекопитающих в ландшафтно-географическом и временном аспектах и обсуждению особенностей организации населения мелких млекопитающих Сибири, проблем стабильности и устойчивости сообществ. Анализируются структурные перестройки сообществ грызунов в связи с изменением климата в период с позднего плейстоцена до современности. Во втором разделе представлены работы по экологии, внутри- и межвидовой изменчивости животных разных таксономических групп. Представлены статьи по оценке взаимоотношений разных форм морфологической изменчивости млекопитающих и рыб.

Книга представляет интерес для зоологов, экологов, преподавателей и студентов биологических факультетов университетов.

**Утверждено к печати Ученым советом ИСиЭЖ СО РАН**

*Исследования выполнены при поддержке РФФИ (гранты № 06-04-49232, № 08-04-00037) и интеграционного проекта, выполняемого совместно с УрО РАН, № 63.*

**УДК 599(571.15):591.15**  
**ББК Е681**

© Авторы, 2010  
© ИСиЭЖ СО РАН, 2010  
© Товарищество научных изданий КМК, 2010

**ISBN 978-5-87317-663-2**

**Ю.Н. Литвинов**

**ИСТОРИЯ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ  
ИЗУЧЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВ  
И ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ В ЭКОСИСТЕМАХ  
СИБИРИ**

*Человеческая цивилизация накопила силу сравнимую со стихиями природы, и способна причинить существенный ущерб Биосфере, ведущий к катастрофическим переменам климата, необратимой деградации биотеносов и массовому вымиранию. Шкала вымирания биологических видов к середине XX века оценивается различными учёными от 30 до 50 процентов от общего количества видов, населяющих планету. Сегодня мы можем констатировать, что упомянутые предсказания учёных сбываются*

*Майкл Новачек, вице-президент Американского  
музея естествознания, Нью-Йорк  
Из интервью газете «Вашингтон Пост», 2008*

В монографию включены результаты, полученные в последние годы исследователями Института систематики и экологии животных СО РАН, работающими в области изучения экологии популяций и сообществ позвоночных животных. Анализ научных материалов основан на многолетних исследованиях фауны и экологии позвоночных животных, проводимых в лаборатории Териологии, а в последствии Экологических основ охраны генофонда животных (ныне лаборатория Экологии сообществ позвоночных животных).

Основная концепция исследований заключается во всестороннем изучении биологического разнообразия животного населения Сибири. Первоначально исследования были сосредоточены на инвентаризации, или, как принято говорить, оценке состояния биологического разнообразия. Под этим подразумевались таксономические исследования, описания новых видов и других таксонов, составление фаунистических списков, номенклатура и классификация форм биогеографической и биотенотической организации жизни и т.д. Эти сведения являются необходимой основой для разработки принципов и технологий сохранения, восстановления различных форм организации жизни во всем их многообразии, а так-

же эксплуатации компонентов живого покрова Земли в условиях развивающихся систем природопользования (Чернов, 2004). Понятие биологического разнообразия, как любого разнообразия в живой природе, базируется на изучении систематики и обязательно, в конечном итоге, связано с ее потребностями (Кержнер, Коротяев, 2004)

В более поздних исследованиях рассматриваются эволюционно-экологические механизмы изменений устойчивости биоты и составляющих ее экосистем, в основе которых лежат популяционные процессы, происходящие в животных сообществах (Шварц, 1980; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Васильев, Большаков, 1994; Букварева, Алещенко, 2005). Они, в свою очередь, представляют собой отражение потенциальных регуляторных возможностей надорганизменных систем на уровне использования эволюционно возникших адаптивных морфогенетических программ (Alberch, 1980; Шишкин, 1988; Васильев, 2005; Гродницкий, 2002), формирующих морфологическое разнообразие.

Широкомасштабные работы по изучению фауны Сибири были проведены в прошлом столетии, их пик пришелся на 70–80-е годы (рис. 1). Эти исследования имели своей целью инвентаризацию фауны млекопитающих огромного региона. Наряду с изучением фауны и географии, в задачу исследований входило изучение состава фаунистических комплексов мелких млекопитающих, формы и структуры ареалов отдельных видов, структуры и динамики сообществ мелких млекопитающих Сибирского региона. Это публикации по экологии сообществ грызунов и насекомоядных млекопитающих Западно-Сибирской равнины, Алтае-Саянской горной страны, Прибайкалья и Забайкалья, севера Дальнего Востока и Средней Сибири.

Вышеупомянутые исследования возглавлял Борис Степанович Юдин, их участниками и руководителями отдельных направлений были Юрий

Геннадьевич Щвецов, Лиана

Ивановна Галкина и другие

сотрудники лаборатории. Эти

ми исследователями были за

ложены основы изучения био

логического разнообразия на

селения млекопитающих Си

бири, которые были продол

жены их учениками и после

дователями. Исследованиями

были охвачены обширные тер

ритории Западной, Средней и

Восточной Сибири включая

районы Крайнего Севера, Яку

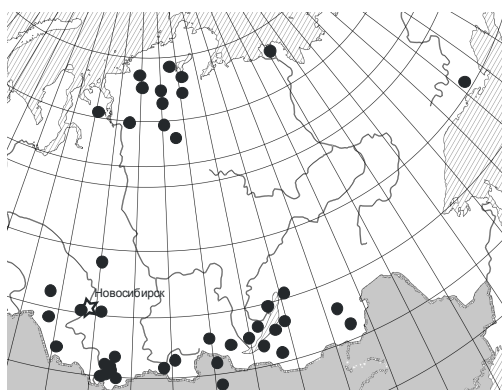


Рис.1. Места проведения исследований.

тии, Магаданской области, Дальнего Востока, Монголии.

Основное место в научных исследованиях **Бориса Степановича Юдина** занимали насекомоядные млекопитающие. Детальное изучение больших серийных коллекций, многие из которых были собраны при его непосредственном участии, позволило пересмотреть и уточнить систематический статус ряда видов. Он показал видовую самостоятельность дальневосточной бурозубки, описал новый вид – берингийскую бурозубку, выделил особый подвид рода *Sorex*. Б. С. Юдин стремился к тому, чтобы возможность определять видовую принадлежность внутри таксономически трудной группы была доступна широкому кругу зоологов и натуралистов. Для этого он создал определитель «Насекомоядные млекопитающие Сибири» (Юдин, 1971). Исследование морфологической изменчивости насекомоядных в различных ландшафтах и регионах Сибири способствовало пониманию генезиса териофауны. В частности, Борис Степанович высказал предположение, что род *Asioscalops* формировался в районах Алтае-Саянской горной страны, откуда проник на юг Средней и Восточной Сибири, в сопредельные районы Монголии. В ряде монографий – «Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны» (Юдин и др., 1979), «Экология бурозубок Западной Сибири» (Юдин, 1962), «Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока» (Юдин и др., 1976), «Насекомоядные млекопитающие Сибири» (Юдин, 1989) – он приводит новые сведения по фауне и экологии различных видов. Созданный и возглавляемый Б. С. Юдиным научный коллектив долгие годы собирал материалы по фауне и экологии сообществ млекопитающих Сибири. Результаты этих исследований опубликованы в тематических сборниках «Фауна Сибири», в серии «Позвоночные животные», бессменным редактором которой был сам Б.С. Юдин. На основе материалов многочисленных экспедиций Борис Степанович с соавторами опубликовали цикл статей, в которых дан анализ организации структуры и динамики сообществ мелких млекопитающих Сибири. Это публикации по экологии сообществ грызунов и насекомоядных млекопитающих Алтае-Саянской горной страны, Прибайкалья и Забайкалья, севера Дальнего Востока и севера Средней Сибири. Широта



Б.С. Юдин



Ю.Г. Швецов

научных интересов Бориса Степановича Юдина позволила ему внести важный вклад в развитие сибирской и отечественной териологии.

**Юрий Геннадьевич Швецов** – специалист главным образом по фаунистике, зоогеографии, экологии мелких млекопитающих, свою научную деятельность начал в Восточной Сибири. Его первые публикации посвящены распространению и численности основных видов грызунов в степях юго-западного Забайкалья и зоологической характеристике природного туляремийного очага в дельте р. Селенга. Результаты исследований Юрий Геннадьевич опубликованы в 10 монографиях по мелким млекопитающим

Сибири и Монголии, автором и соавтором которых он был, таких как «Мелкие млекопитающие Байкальской котловины» (Шветцов, 1977), «Мелкие млекопитающие лесов МНР» (Соколов и др., 1985) и др., а также в выпусках «Фауны Сибири». В 2001 г. Ю.Г. Швецов защитил докторскую диссертацию по теме «Распределение млекопитающих на переходном водораздельном пространстве между северной, центральной и восточной частями Азии». Это пространство включает горные области Алтай, Монгольский Алтай, Тувы, Саян, Хангай, крупные котловины между ними, Прибайкалье, Хэнтэй. Исследования Ю.Г. Швецова не имеет аналогов и содержит новые сведения по зоогеографии и районированию высокогорных степных сообществ млекопитающих на переходном водораздельном пространстве между северной, центральной и восточной частями Азии. Значительное внимание в работе было уделено изучению структуры ареалов отдельных видов, в том числе и требующих охраны.

**Лиана Ивановна Галкина** большое внимание уделяла в своих исследованиях филогенетическим закономерностям формирования и становления фауны мелких млекопитающих Сибири. Объектами ее изучения были как популяции отдельных видов, так и многовидовые сообщества, появление и существование которых она рассматривала в историческом аспекте. В связи с этим большое внимание Л.И. Галкина уделяла исторической эволюции морфооблика диких грызунов, а исследования по генезису фауны она проводила совместно с палеонтологами и археологами. Активный участник и автор периодических изданий «Фауна Си-



бири», Л.И. Галкина – соавтор монографий «Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны» (Юдин и др., 1979), «Стратиграфия плиоцен-четвертичных толщ Приобского Плато», (1977). Ее труды по изучению генезиса фауны Сибири внесли весомый вклад в развитие териологии.

В конце XX века в институте (тогда Биологический институт СО РАН), издавался ряд монографий и коллективных научных сборников под рубрикой «Фауна Сибири». Это было периодическое издание, в котором публиковались труды сибирских энтомологов, паразитологов и зоологов позвоночных (всего было выпущено 45 номеров). Как говорилось выше, под редакцией Б.С. Юдина в сборниках «Фауна Сибири» были опубликованы многочисленные статьи по зоологии позвоночных, основная тематика которых была связана с фауной, экологией, систематикой млекопитающих Сибири. Необходимо отметить, что количество, объем и качество данных публикаций в 70–80-х годах прошлого века позволили считать исследования сотрудников института приоритетными в данных направлениях, а сами исследования по объему и важности до настоящего времени не имеют аналогов.

В эти годы начали выделяться направления, которые в дальнейшем развивались в лаборатории. Это прежде всего систематика мелких млекопитающих. Результат – ставшие классическими труды Б.С. Юдина по таксономии и экологии насекомоядных млекопитающих, публикации Л.И. Галкиной и Т.А. Дупал по анализу палеонтологических материалов и генезису фауны Сибири.

Исследования, проводимые в 70–80-е годы, были тесно связаны с проблемами создания и существования сети особо охраняемых природных территорий, особенно заповедников. За эти годы и позже проведены научно-исследовательские работы в существующих, вновь открытых и планируемых заповедниках: Алтайском, Баргузинском, Байкальском, Байкало-Ленском, Путоранском, Таймырском, Даурском, Сохондинском, Катунском, Тигирекском, Убсунурском, Азасском.

Работы в данных направлениях продолжались в 90-х годах и позднее. Вместе с тем в эти годы развивалось направление изучения форм



Л.И. Галкниа

морфологической изменчивости под руководством В.И. Фалеева. Это направление относилось в основном к изучению внутривидовой изменчивости, предполагающей анализ определенных этапов дивергенции форм. Обычно сравнивались группировки животных, отличающиеся степенью их пространственной и морфологической дифференциации, включая таксономический уровень (сравнение подвидов). Внутри популяции фенотипические различия изучались на выборках, взятых в разные моменты времени, например, в разные фазы популяционного цикла численности. Результаты этих исследований выразились в многочисленных публикациях в рецензируемых журналах, в цикле защищенных кандидатских диссертаций и коллективной монографии (Васильев и др., 2004).

В конце 1990-х начале 2000-х годов усилиями Ю.Г. Швецова и Ю.Н. Литвинова в лаборатории на основе предшествующих эколого-фаунистических исследований начало развиваться направление, анализирующее структуру, организацию и функционирование современных сообществ мелких млекопитающих. Были обобщены исследования по фауне, населению и структуре сообществ мелких млекопитающих различных широтно-зональных ландшафтов Сибири. Основная цель этих исследований заключалась во всестороннем изучении структурно-функциональной организации сообществ мелких млекопитающих разных природных зон Сибири и определение закономерностей общих повторяющихся свойств этих надорганизменных систем. В задачу исследований входило – установить, насколько сходна или различна организация населения мелких млекопитающих в разных ландшафтах Сибири, имеющих разное происхождение, зональное положение, а также видовой и количественный состав. Во многих современных исследованиях показано, что перераспределение вещества и энергии в экосистемах происходит в основном на уровне сообществ, поэтому их изучение выделилось самостоятельное научное направление (Margalef, 1958; Hutchinson, 1965; MacArthur, 1971, 1972; Whittaker, 1975). В нем определены основные понятия структуры сообщества: типы распределения ресурсов; количественное и качественное разнообразие видов, входящих в сообщество; характер их распределения во времени и пространстве; взаимодействия между видами в сообществе, характер распределения их экологических ниш (Одум, 1986; Джиллер, 1988). Под сообществом понимается совокупность популяций разных видов, сосуществующих в пространстве и времени (Бигон и др., 1989). При изучении мелких млекопитающих это понятие обычно суживается и трактуется как совокупность взаимодействующих, населяющих общую территорию популяций филогенетически близких видов живот-

ных (симпатрических ассоциаций), относящихся к одному или смежным трофическим уровням (Роговин, 1999). Исследования по изучению сообществ мелких млекопитающих Сибири обобщены в нескольких публикациях (Литвинов, Швецов, 1995; 2001; Литвинов, 2001; 2004; Швецов, Литвинов, 1996).

В настоящее время для характеристики биологических систем разного уровня организации часто используются понятия разнообразия и сложности, при этом разнообразие элементов нижнего иерархического уровня (популяции) определяет сложность следующего иерархического уровня (сообщества) (Букварева, Алещенко, 2005). Анализ большого количества внутривидовых группировок у животных показывает, что существует отчетливая линия на усложнение организации группировок животных по мере объединения территории отдельных особей. Биологически эта тенденция совершенно очевидна: всякое скопление особей на общей территории может устойчиво сохраняться и функционировать лишь при наличии организованных, структурированных отношений между ними, открывающих возможность «управляемости» группы как системы (Шилов, 1977). Структурированность отдельных популяций, входящих в сообщества, динамика численности популяций разных видов, различные формы популяционной и видовой изменчивости, а также изменчивости на уровне более высоких таксонов – наиболее острые вопросы, стоящие перед современной зоологией.

В настоящей монографии представлены основные направления, развиваемые зоологами позвоночных ИСиЭЖ СО РАН. Первый раздел издания посвящен анализу состояния сообществ мелких млекопитающих в ландшафтно-географическом и временном аспектах. В разделе обсуждаются проблемы организации населения животных крупных географических регионов Сибири, проблемы стабильности и устойчивости сообществ к действию факторов различной природы, устойчивость сообществ мелких млекопитающих в связи с разными природными условиями в процессе многолетней динамики численности составляющих их видов, структурные перестройки сообществ грызунов в процессе динамики климата позднего плейстоцена – современности.

Во втором разделе представлены исследования, в которых анализируются и обсуждаются проблемы разных форм изменчивости у животных, относящихся к разным таксономическим группам. Приводятся данные о генетических факторах краниометрической изменчивости в природных популяциях. В разделе представлены работы по изучению как видовой, популяционной изменчивости, так и изменчивости, касающейся более высоких таксонов (род, семейство).

Настоящее издание продолжает серию Трудов Института систематики и экологии животных СО РАН (ранее Биологический институт СО АН СССР), которая выходила с 1956 года. В этих изданиях помещались статьи по фауне, экологии и систематике различных групп животных. Издание серии прервалось в 1986 году. В 1973 году А.И. Черепанов (1973) подвел итог 25-летнему периоду изучения живой природы Сибири, сделав подробный обзор проводимых в Институте исследований с начала его существования. Последний обзор работ сотрудников Института с анализом различных направлений исследований был проведен А.Ю. Харитоновым (2007). Отсылая специалистов к этим публикациям, авторы надеются, что возобновившаяся серия Трудов Института вызовет интерес у определенной части ученых, интересующихся проблемами зоологии, экологии, систематики и других разделов биологии.

### Литература:

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир. Т. 2. 278 с.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М., 2005. Принцип оптимального разнообразия биосистем // Успехи современной биологии. Т. 125. № 4. С. 337–348.
- Васильев А.Г., 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург. 639 с.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., 1994. Взгляды на эволюционную экологию вчера и сегодня // Экология. № 3. С. 4–15.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др., 2004. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск. 232 с.
- Гродницкий Д.П., 2002. Две теории биологической эволюции. Саратов: Научная книга. 159 с.
- Джиллер П., 1988. Структура сообществ и экологическая ниша М.: Мир. 184 с.
- Кержнер И.М., Коротяев Б.А., 2004. Прошлое, настоящее и будущее таксономии // Фундаментальные зоологические исследования. М., С.-Петербург. С. 10–19.
- Литвинов Ю.Н., 2001. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭРИС. 125 с.
- Литвинов Ю.Н., 2004. Оценка влияния факторов различной природы на показатели разнообразия сообществ мелких млекопитающих // Успехи совр. биол. Т. 124. № 6. С. 612–624.
- Литвинов Ю.Н., Швецов Ю.Г., 1995. Опыт оценки биологического разнообразия сообществ (на примере грызунов Горного Алтая) // Успехи соврем. биол. Т. 115. № 6. С. 669–676.
- Литвинов Ю.Н., Швецов Ю.Г., 2001. Методы изучения сообществ мелких наземных позвоночных животных. Учебно-методическое пособие. Новосибирск: Изд-во НГУ. 52 с.
- Одум Ю., 1986. Экология. М.: Мир. 376 с.
- Роговин К.А., 1999. Экология сообществ родственных видов животных (подходы и методы исследований на примере наземных позвоночных) // Журн. общей биол. Т. 60. № 4. С. 394–413.

- Соколов В.Е., Швецов Ю.Г., Литвинов Н.И., 1985. Мелкие млекопитающие лесов МНР. М.: Наука. 104 с.
- Стратиграфия плиоцен-четвертичных толщ Приобского Плато, 1977. Новосибирск: Наука. 100 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В., 1973. Очерк учения о популяциях. М.: Наука. 278 с.
- Харитонов А.Ю., 2007. Институт систематики и экологии животных СО РАН год рождения 1944 // Природа. № 12. С. 4–10.
- Черепанов А.И., 1973. 25 лет исследований живой природы Сибири // Итоги исследований живой природы Сибири. Труды Биологического института. Вып. 14. С. 3–22.
- Швецов Ю.Г., 1977. Мелкие млекопитающие Байкальской котловины. Новосибирск: Наука. 157 с.
- Швецов Ю.Г., Литвинов Ю.Н., 1996. Районирование Алтае-Саянской горной области по териологическим данным СО РАН // Сиб. экол. журн. № 2. С. 183–186.
- Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ. 262 с.
- Шишкин М.А., 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. Ч. 7. Общие закономерности органического мира. М.: Недра. С. 142–168.
- Чернов Ю.И., 2004. Направления, состояние и перспективы отечественных исследований биологического разнообразия Арктики // Вестник РФФИ. № 1. С. 13–32.
- Юдин Б.С., 1962. Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири // Тр. Биологического ин-та Сиб. отд-ния АН СССР. Вып. 8. С. 33–134.
- Юдин Б.С., 1971. Насекомоядные млекопитающие Сибири (определитель). Новосибирск: Наука. 171 с.
- Юдин Б.С., 1980. Географическая изменчивость видового состава млекопитающих гор юга Сибири // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука. С. 190–203.
- Юдин Б.С., 1989. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука. 360 с.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф., 1979. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука. 296 с.
- Юдин Б.С., Кривошеев В.Г., Беляев В.Г., 1976. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. 260 с.
- Alberch P., 1980. Ontogeny and morphological diversification // Amer. Zool. V. 20. P. 653–667.
- Hutchinson G.E., 1965. The ecological theater and the evolutionary play. New Haven, Conn.: Yale Univ. Press. 139 p.
- Margalef R., 1958. Information theory in ecology // Gen. Syst. № 3. P. 36–71.
- MacArthur R.H., 1971. Patterns of terrestrial bird communities // Avian biology/ Acad. Press., P. 189–221.
- MacArthur R.H., 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. N.Y.: Harper and Row. 269 p.
- Whittaker R.H., 1975. Communities and Ecosystems. N.Y. 327 p.

**Yu. N. Litvinov**

**The history and the basic lines of researches of animal populations and communities in Siberian ecosystems**

In this chapter the history and the basic lines of researches of animal populations and communities in Siberia which were carried out in 70–80 years of last century at the Institute of systematics and ecology of animals are described. The short description of scientific activity of B.S.Yudin, J.G. Shvetsov, L.I.Galkina, leaders of zoological researches, is presented. The characteristic of modern zoological researches conducted at the Institute is given.

## **Раздел I**

### **ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

*В экосистемах сложность может быть выражена числом видов, соответствующим им численностям, а также их взаимодействиями и интеграцией во времени и пространстве.*

*Гипотезы и интерпретации подразумевают определенные закономерности и численные соотношения между обилиями, которые можно проверить.*

*Р. Маргалеф. Облик биосферы, 1992*

**Ю.Н. Литвинов**

### **ЭЛЕМЕНТЫ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СИБИРИ**

#### **Основные взгляды на организацию и свойства сообществ как живых систем**

Сообщества (симпатрические ассоциации) мелких млекопитающих, как территориальные группировки совместно обитающих видов, принадлежащих одному или нескольким трофическим уровням, часто рассматриваются как биологические системы с определенными принципами пространственной и временной организации (Роговин, 1999; Литвинов, 2001). Природные условия разных климатических поясов и принадлежащих им ландшафтов действуют как факторы, изменяющие видовую и количественную структуры сообществ. Реакция сообщества на различные внешние воздействия неоднозначна и напрямую зависит от природных, широтно-зональных условий (климат, рельеф, циклические процессы) обследованного ландшафта. В местах антропогенного воздействия сообщества млекопитающих реагируют на природные изменения, связанные с человеческой деятельностью.

Каждая экосистема включает, по крайней мере, три подсистемы: зеленые растения (подсистема автотрофов), травоядные и плотоядные животные (подсистема гетеротрофов), организмы, разлагающие остатки мертвой органики, и хищники, поедающие эти организмы (подсистема редуцентов). Синтез вторичной продукции в основном происхо-

дит через подсистему травоядных (Андерсон, 1985). Основные и массовые представители травоядных в экосистемах Сибири – дикие грызуны, высокоорганизованные организмы, хорошо приспосабливающиеся к условиям среды и участвующие в процессе преобразования энергии, вещества и информации. Существовая в виде симпатрических популяционных группировок, сообщества грызунов, в зависимости от пространственных и временных условий, имеют различные адаптивные стратегии, касающиеся принципов устойчивости сообществ к действию факторов различной природы.

Другая группа мелких млекопитающих, обитающих в различных ландшафтах Сибири, – насекомоядные. Среди этих мелких хищников наиболее обычны представители семейства землероек. Именно они и играют существенную роль в лесных сообществах мелких млекопитающих Голарктики. Поскольку размеры тела у землероек связаны с размерами жертв (насекомых), это в большой степени определяет присутствие в одном местообитании видов разных размеров, и часто приводит к ограничению количества видов со сходными размерами (Щипанов и др., 2008). Выявление видовых численно-зависимых характеристик сообщества в определенный сезон времени по годам и разным ландшафтам позволяет выявить основные принципы, определяющие структуру и функционирование сообщества как целостной системы.

### **Эмерджентные свойства надорганизменных систем**

Основной характеристикой сообщества любого масштаба является наличие взаимосвязи между составляющими его видами. Кроме того, сообщество (совокупность популяций разных видов) имеет черты, которые не свойственны популяциям отдельных видов. Когда рассматриваются или изучаются сообщества, становится ясным, что такие объединенные крупные функциональные единицы имеют качественно новые экологические свойства, характерные для определенного экологического уровня. Речь идет о том, что виды животных (или растений), объединяясь в сообщества, переплетаясь в пространстве и времени, как невидимые провода, образуют взаимозависимые группировки, изменения в которых происходят по своим обобщенным законам. Такие свойства называются эмерджентными. В случае биологических сообществ, примерами эмерджентных свойств будут видовое разнообразие, пределы сходства конкурирующих видов, структура пищевой сети, биомасса и продуктивность сообщества (Одум, 1986).

«Вместе с тем структура системы отражает не просто разнообразие и интенсивность связей между элементами. Взаимодействие элементов рождает новые свойства системы, и эти свойства складываются в новые



целостные характеристики. Последние невозможно понять только на основании свойств образующих систему элементов. Поэтому системный подход не конкретизирует понятие элементов, рассматривая его в виде некоего наименьшего знаменателя, некой элементарной единицы, влиянием особенностей внутренней организации которой на изучаемое поведение (свойство, целостную характеристику) системы можно пренебречь.

Синтез целостной модели экосистемного уровня открывает перед исследователями широкие возможности для всестороннего и глубокого изучения таких эмерджентных (т.е. возникающих именно в результате взаимодействия компонентов) характеристик экосистемы, как круговорот химических элементов, продуктивность, устойчивость, а также таких аспектов функционирования экосистемы в целом, как динамика (суточная, сезонная, годовая), сукцессия и эволюция» (Федоров, Гильманов, 1980).

Главная цель экологии сообществ – установить, насколько соответствуют такие свойства крупным структурным объединениям, основные характеристики которых часто повторяются, даже в тех случаях, когда сообщества резко отличаются по видовому составу, широтно-зональной или высотно-поясной климатической принадлежности (Бигон и др., 1989).

Изучение эмерджентных свойств многовидовых сообществ, способствует лучшему пониманию эволюционных процессов, происходящих в надорганизменных системах. Эволюционные закономерности, проявляющиеся в надвидовых сообществах, не всегда очевидны в силу слабой интегрированности последних (Чернов, 1996; Шмальгаузен, 1968). Однако их слабая интегрированность как раз и позволяет проводить модельные оценки их структуры с позиций экологического подхода, когда анализ структуры и функционирования систем данного надорганизменного уровня организации живого (популяции, сообщества) базируется на основных задачах исследователя (Митчелл, 2001). Такой подход позволяет получить наиболее реальные экологические результаты и близкие к реальности модели процессов и явлений, ограниченные определенным масштабом.

Вместе с тем в природе достаточное количество примеров высоко интегрированных сообществ (паразитарные системы, сообщества микроорганизмов и т.д.), которые демонстрируют более полное проявление свойств эмерджентности. Анализ большого количества фактов эволюционного развития живых организмов позволяет выдвинуть гипотезу о первичности возникновения высокоорганизованных сообществ (бактериальные сообщества), которые дали начало одно- и многоклеточным организмам (Марков, 2003; Марков, Куликов, 2005). Согласно этой гипотезе в устойчивых и стабильных сообществах сильнее проявляется специализация видов, возникают коадаптации и симбиотические отношения. Большое значение в развитых сообществах имеет путь коэволюции – есте-

ственный путь к объяснению механизмов усложнения живых форм (Рогин, 1991).

В большинстве современных синэкологических исследованиях термин «сообщество» употребляется для обозначения территориальной группировки филогенетически близких видов, относящихся к одному или к смежным трофическим уровням (MacArthur, 1971, 1972; Whittaker, 1975; Pianka, 1986; Brown, 1995). Причина этого хорошо обоснована К.А. Роговиным (1999) и заключается в том, что именно в сообществах на уровне, промежуточном между популяциями и целыми биоценозами, происходит регуляция и горизонтальное перераспределение потоков вещества и энергии в экосистемах. Именно на этом уровне иерархии жизни могут складываться отношения между видами, которые, в конечном счете, ограничивают их разнообразие.

Большое значение имеет изучение конкуренции между видами в сообществах животных, которая показана во многих исследованиях и может быть прямой, пассивной, эксплуатационной и т.д. (Роговин, 1999). Новый вид, появившись в сообществе, должен найти себе место обитания и занять экологическую нишу. Виды с одинаковыми экологическими нишами сосуществуют, занимая различные места обитания по градиенту среды. Концепция о пространственном распределении видов по градиенту среды более реалистична, чем констатация мозаичности распределения популяций в сообществе (Whittaker, Woodwell, 1972).

Вопрос масштабов при практическом исследовании сообществ имеет большое значение для понимания процессов их формирования, факторов, определяющих пространственно-временные отношения видов в разных географических условиях (Kobayashi, 1981; Роговин, 1999; Hellman, Fowler, 1999). Эволюция биологического разнообразия на нашей планете определяется по наблюдаемым в природе или выявляемым в эксперименте структурным закономерностям, при этом очень важен правильный выбор масштаба анализа. Этот масштаб определяется как степенью детализации в исследовании объекта, степенью общности используемых показателей, так и протяженностью экологической шкалы, относительно которой проводится исследование (Роговин, 1999).

### **Оценка устойчивости природных систем, расположенных в разных ландшафтах**

В последние годы под воздействием комплекса биотических и абиотических факторов процесс изменений, происходящих в сообществах диких животных, ускорился. Основные причины этого явления требуют глубокого изучения и систематизации, но несомненно, что из комплекса основных факторов влияющих на изменения в сообществах выделяются

факторы, связанные с результатами влияния человеческой деятельности на природные процессы. На сообщества мелких млекопитающих антропогенные факторы действуют опосредованно в силу того, что они изменяют их среду обитания. Вырубка лесов, промышленные загрязнения, превыпас сельскохозяйственных животных приводят к изменениям в растительных ассоциациях (сообществах) и почвенном покрове (Васильев, 1998; Разумовский, 1981). Диапазон суммарной реакции экосистем на действие различных факторов значителен и зависит от степени их устойчивости и стабильности. В связи с этим представляется важным получение некоторых численных оценок, которые позволяют охарактеризовать степень чувствительности сообществ диких животных к действию экогеографических факторов, связанных с такими явлениями, как суровость природных условий в высокоширотных и горных районах; положение сообщества на разных стадиях природных циклических процессов (сукцессии); антропогенная трансформация ландшафта.

Биологические системы в процессе как онтогенеза, так и филогенеза неравновесны, и лишь в локальных интервалах времени и пространства приближаются к равновесию или стационарности (Пузаченко, 1992). Существует точка зрения, что экосистемы эволюционировали в сторону все большей устойчивости к возможным воздействиям, не разрушающим их структуры и целостности (Экологические системы, 1981). По мнению многих экологов, стабильность живой системы – это заложенное в ней свойство реализовывать в изменчивых условиях внешней среды свою жизненную программу. Такая категория, как устойчивость – это частное свойство живой системы, характеризующие ее способность противостоять неблагоприятным влияниям того или иного экологического фактора (Голубец, Царик, 1992). Ю.Одум (1986) выделяет два типа устойчивости экосистем – резистентную и упругую. Первая предполагает способность оставаться в устойчивом состоянии под нагрузкой, вторая – способность быстро восстанавливаться.

Для сообществ мелких млекопитающих, по данным разных исследователей, можно выделить общие закономерности изменений структурной организации. К ним относятся: годовые колебания численных показателей структурных параметров, которые, циклично изменяясь, возвращаются в исходное состояние; изменения, связанные с сукцессионным развитием экосистемы, ведущие к ее стабилизации (Голубец, 1983), которые также могут быть циклическими (Максимов, 1984; Максимов и др., 1981; Одум, 1986). По своей природе, в отношении растительности, такие процессы можно отнести к ранним стадиям демулационной сукцессии (Разумовский, 1981). В отношении животного населения процессы циклического прохождения сообществом уже пройденного пути, в резуль-

тате которого происходит замещение видов, А.А. Максимов с соавторами (1981) характеризовал как краткосрочную сукцессию, переход всей системы в новое качество на основе коренных изменений одного или нескольких элементов (чаще под влиянием катастрофических, в том числе и антропогенных, факторов).

Процессы, не выводящие систему из стационарного состояния, т. е. процессы циклического характера, к которым относятся первые две группы изменений, В.Ф. Левченко и Я.И. Старобогатов (1990) объединяют в один процесс – сукцессионный. Существует также группа изменений, которая более других имеет отношение к эволюции экологических систем, поскольку сложные преобразования и установление контроля за гомеостазом обусловлены уже эволюционными механизмами (Одум, 1986). Большое число нарушений местообитаний, как сформировавшихся, так и находящихся на разных стадиях экогенеза, изменяют сложившийся ход сукцессий (Разумовский, 1981). Под эволюционными изменениями экосистемы понимаются любые необратимые изменения, меняющие ее макрохарактеристики (Левченко, Старобогатов, 1990).

По нашему мнению, процессы, связанные с системными экологическими изменениями сообществ и экосистем на уровне ландшафтов (кризисы и катастрофы, включающие антропогенную трансформацию), в основном определяют изменения их видового и структурного разнообразия. Поэтому анализ параметров биоразнообразия в разных сообществах целесообразно проводить, учитывая ландшафтную принадлежность определяющих их процессов, которые можно рассматривать как действие одного или нескольких факторов (Симкин, 1995). Представления о том, какие сообщества более устойчивы и стабильны – сложные или простые, неоднозначны и касаются различных групп организмов, существование которых обусловлено действием различных факторов. Классические обзоры по изучению проблемы стабильности и устойчивости различных сообществ приводят к выводу, что, в основном, стабильные условия среды приводят к развитию сложных стабильных сообществ (Джиллер, 1988; Уиттекер, 1980). Главные факторы, которые влияют на формирование, состав и структуру сообщества грызунов можно классифицировать следующим образом: а) географические (зонально-ландшафтные, высотно-поясные); б) временные (сукцессионные циклические с разным периодом циклов); в) факторы, связанные с изменением местообитаний в результате человеческой деятельности (трансформация ландшафтов под влиянием прямых или косвенных воздействий). Последняя группа факторов по своему влиянию на сообщества многопланова и может быть сходна с действием географических (территориальных) природных изменений и с влиянием временных (сукцессионных) изменений, поскольку для многих видов усиливается влияние лимити-

тирующих факторов, схожее или с ужесточением природных условий, или с их резким изменением.

Основные параметры, характеризующие категории стабильности и устойчивости сообществ животных – пространственно-временные соотношения взаимозависимых численных характеристик видов (Федоров, 1978; Федоров и др., 1982; May, 1972). Определено, что переход от устойчивых сообществ к менее устойчивым часто происходит при нехарактерном изменении численности и рангового распределения видов, связанных с действием дестабилизирующих факторов (Федоров, 1978; Экологические системы, 1981; Lloyd, Zar, Karr, 1968; May, 1972).

Уровень стабильности географически разобщенных сообществ мышевидных грызунов можно охарактеризовать параметрами структуры доминирования (Литвинов, 2001). В нашей работе за более стабильные мы принимаем сообщества с равномерными показателями численности и рангового распределения видов, за менее стабильные – те, в которых эти показатели изменяются. Наряду с видовым богатством и выравненностью сообщества немаловажное значение имеет пространственное распределение видов в сообществе (Kobayashis, 1981; Rahel, 1990), зависящее от ландшафтно-экологических условий, в которых находится экосистема.

Каждое сообщество, или точка в экосистеме, имеет свой «спектр разнообразия». Именно такие спектры и должны сравниваться (Margalef, 1958). Под видовым разнообразием сообщества мы понимаем его видовое богатство и выравненность, т.е. количественную характеристику, показывающую, как отдельные особи распределены по видам. В наших исследованиях видовое разнообразие отражает сложность строения и структуру сообщества.

### **Методические вопросы изучения сообществ мелких млекопитающих**

#### *Методы изучения численности и структуры доминирования сообществ*

В наших исследованиях изучались сообщества мелких млекопитающих, а именно диких грызунов и насекомоядных – две наиболее массовые и богатые видами таксономические группы, специфически реагирующие на все изменения, происходящие в экосистемах. Анализируются многолетние материалы (1976–2007 гг.) по населению сообществ мелких млекопитающих, собранные в разных природно-зональных районах Сибири – среднесибирской субарктике (Таймыр), лесостепи Средней и Восточной Сибири, горно-таежных районах Алтая (рис. 1).

При изучении отдельных сообществ мелких млекопитающих (грызунов и насекомоядных) особое внимание уделялось подбору эталонных территорий, на которых выявляются основные закономерности изменения их



Рис. 1. Места проведения исследований.

видового и структурного разнообразия. Такой территорией служил ключевой участок, где присутствовали все характерные для обследуемого зонального ландшафта биотопы в пропорциях, близких к средним. Основным методом учета и отлова зверьков были ловчие канавки. В дно канавки шириной 20–25 и глубиной 10–12 см с вертикальными стенками и ровным горизонтальным дном по всей ее ширине без каких-либо препятствий для передвижения животных вкапывались пять жестяных конусов высотой 45–50 и диаметром 20–25 см на расстоянии 10 м между ними и

по 5 м за крайние конусы. При установке необходимо, чтобы края конусов вплотную соприкасались с вертикальными стенками канавки (Наумов, 1955). Канавки проверяли ежедневно рано утром. Показатель численности (п.ч.) рассчитывался на 100 конусо-суток (к/с). В качестве числовой характеристики видов в сообществе применялся индекс доминирования (процент или доля вида в сообществе). Данные с участков, где проводились многолетние исследования, а также материалы, собранные в разных биотопах одного участка, усреднялись.

#### *Изучение видового разнообразия в сообществах*

В качестве характеристики сообщества большое значение имеет равномерность численного распределения отдельных видов. В сообществах диких животных обычно немногие виды бывают доминирующими. Согласно Ю.Одуму (1986), видовое разнообразие складывается из двух компонентов: 1) видового богатства, или плотности видов, которое характеризуется общим числом имеющихся видов, и 2) выравнинности, основанной на относительном обилии или другом показателе значимости вида и положении его в структуре доминирования. Видовое разнообразие увеличивается при увеличении размеров площади и по мере продвижения от высоких широт к экватору. К настоящему времени в экологии накопилось достаточное количество теоретических и практических исследований, которые подтверждают представление о том, что виды в сообществах подобраны неслучайным образом (May, 1981). Анализ большого

количества статистических распределений, используемых для описания численных соотношений разных видов, позволяет сделать вывод, что за нулевую гипотезу при изучении относительного обилия видов в реальных сообществах следует принимать логнормальное распределение (May, 1981; Гиляров, 1996). Другие модели, используемые для описания пропорций разных видов в сообществе (модель «разломанного» стержня Макартура, геометрический ряд), по сути дела, определены отклонениями от «нормального» распределения, которые вызваны естественными, стрессовыми для сообщества причинами или антропогенным воздействием (MacArthur, 1957; Одум, 1986; Гиляров, 1996). Множество работ посвящено распределению значимости видов в сообществах разных групп организмов (Бигон и др., 1989; Whittaker, 1975). Обычно эмпирические данные плохо согласуются с существующими моделями распределения (Песенко, 1982). Однако *анализ кривых доминирования-разнообразия* позволяет оценить направления изменений в сообществе, которые связаны с изменением формы кривой (Федоров и др., 1982).

Другой подход к изучению гетерогенности параметров, определяющих состав сообщества, связан с *информационными индексами разнообразия* (Одум, 1986; Бигон и др., 1989; Мэггаран, 1992). Одна из основных форм взаимодействия надорганизменных систем – обмен информацией. Экологический подход в анализе систем надорганизменного уровня часто исследует информацию как меру неопределенности в их строении. Информацию очень удобно применять как средство изучения и описания биологических систем. Если рассматривать проблему разнообразия живых организмов, то мера разнообразия или различия в фиксированных значениях того или иного вида разнообразия отображается информацией. Количество информации измеряется числом возможных вариантов соотношений видов в сообществе, т.е. количеством возможных комбинаций из заданного количества значений.

Применение теории информации в экологии позволяет использовать количественные методы там, где ранее ограничивались лишь качественными, описательными методами. Индексы разнообразия призваны отражать различия между местообитаниями разных сообществ, а также быть важным статистическим показателем различий между участками или выборками, которые не очевидны (Taylor, 1978; Мэггаран, 1992). Это свойство очень важно, поскольку главная область применения мер разнообразия – оценка последствий загрязнения или другого средового стресса, или же выбор лучшего среди нескольких схожих местообитаний в природоохранных целях (Мэггаран, 1992). В качестве показателей разнообразия сообществ использовали наиболее часто применяемые в экологии сообществ информационные индексы (Бигон и др., 1989):

$$\text{индекс Симпсона } D = \frac{1}{\sum P_i^2},$$

$$\text{индекс выравненности Симпсона } E = \frac{D}{S},$$

$$\text{индекс Шеннона } H = \sum P_i \ln P_i,$$

$$\text{индекс выравненности Шеннона } J = \frac{H}{\ln S},$$

где  $P_i$  – доля  $i$ -ого вида в суммарной численности,  $S$  – видовое богатство.

Оценивались количественные отношения между видами и уровень видового разнообразия сообществ (Мэгарран, 1992; Литвинов, 2001). Величина индекса разнообразия Симпсона обычно зависит от числа видов в сообществе и их соотношения. Этот индекс обычно сильнее других реагирует на перестройку в структуре доминирования сообществ мелких млекопитающих. Индекс Шеннона также зависит от совокупности значений доли каждого вида в сообществе. Этот индекс не меняется, если число видов и их относительные доли постоянны. Поэтому изменения значений индекса, особенно в сторону уменьшения, указывают на нарушение структуры доминирования сообщества грызунов, выпадения из него отдельных видов, т.е. на утрату устойчивости сообщества (Бигон и др., 1989; Мэгарран, 1992; Литвинов, 2001; Литвинов, Панов, 1998). В известных исследованиях разработаны и приведены многочисленные информационные индексы, применяемые как мера разнообразия сообществ. Они подробно охарактеризованы в книге Э. Мэгарран (1992).

Вместе с показателями выравненности, которые характеризуют равномерность распределения видов в сообществе, рассчитанные индексы, приведенные к одному масштабу, позволяют в сравнении проанализировать варианты соотношений видов в сообществах, выраженные четырьмя различными информационными показателями. Такую возможность дает *метод многомерных пиктографиков*. Главная идея пиктографиков состоит в представлении отдельных единиц наблюдения в виде определенных графических объектов, при этом значения переменных ставятся в соответствие параметрам объектов (в данном случае усредненные значения информационных индексов (Lewicki et al., 1992)). Метод позволяет графически отобразить информационные параметры сообществ, принадлежащих различным ландшафтам разных природно-климатических комплексов (Литвинов, 2004). Форма пиктографиков – как бы качественная характеристика сообщества, выраженная через количественные показатели информации. По-видимому, это один из примеров качественной оцен-



ки информации, о решающем значении которого в биологии писал И.И. Шмальгаузен (1968).

Применяемый в наших исследованиях факторный анализ позволяет распределить совокупные значения индексов разнообразия сообществ обследованных крупных территориальных единиц в пространстве осей *главных компонент*. Каждая точка на графике соответствует сообществу. Распределение информационных характеристик сообществ в факторном пространстве позволяет определить уровень влияния основных природно-климатических факторов на наблюдаемое распределение.

К методам градиентного анализа относится *метод полярной ординации сообществ*. На основе кластерного анализа по количественным показателям построены схемы полярной ординации (упорядоченности) сообществ в плоскости осей, отражающих влияние основных факторных градиентов (Уиттекер, 1980). При ординации сообщества располагаются в пространстве координат так, что наиболее близкие по составу оказываются ближе всего друг к другу (Бигон и др., 1989). Затем выясняются направления действия факторов, которые служат основными осевыми векторами (интерпретация исследователя).

При применении этого метода все показатели численности или структуры доминирования видов, входящих в разные сообщества, сравниваются между собой с помощью коэффициента общности. Два сообщества, которые оказываются крайними в отношении сходства и которые наименее сходны между собой, выбираются как первая пара концевых точек оси. Каждое из оставшихся в выборке значений сопоставляется со значениями концевых точек, таким образом для них определяется место на оси. Подобным образом строятся точки на второй оси, перпендикулярной первой. При вычислениях используется следующее уравнение:  $x = (L_2 + D_{12} - D_{22}) / 2L$ , где  $L$ ,  $D_1$ ,  $D_2$  – выраженное в долях расстояние;  $L$  – расстояние между двумя концевыми точками,  $D_1$  – расстояние до значения, помещенного на оси, считая от одной ее концевой точки, и  $D_2$  – аналогичное расстояние, рассчитанное от второй концевой точки оси. Положение значения на оси равно  $x$  (Уиттекер, 1980).

#### **Оценка экологического состояния сообществ мелких млекопитающих**

*Анализ кривых доминирования–разнообразия сообществ мелких  
млекопитающих относящихся к разным природным зонам Севера  
Средней Сибири*

Сообщества мелких млекопитающих Севера Средней Сибири на территории географических участков значительно различаются по видовому разнообразию и доминирующему составу. Направление изменения ви-

дового разнообразия в сообществах определяется зональной сменой ландшафтов, высотной поясностью, долготными факторами. Внутри географических зон и провинций экологические характеристики разнообразия могут изменяться на фоне динамики численности отдельных видов (например, сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr.) в зоне тундры). Однако, по нашим материалам, географические различия характеристик разнообразия сильнее тех, которые обусловлены популяционными факторами в пределах сообществ (Литвинов, 1995). Сказанное выше позволяет сравнивать различные субарктические участки по характеристикам разнообразия. На рис. 2 представлены следующие компоненты разнообразия: индекс доминирования (ось у в логарифмическом масштабе) и ранжированная последовательность видов от наиболее обильного до наименее обильного (списки видов по участкам приводятся в табл. 1).

Первая кривая доминирования-разнообразия круче других, по форме приближается к прямой, т. е. к геометрическому распределению, и дает представление о значимости видов в тундрах. Прямыми отрезками на графике соединены точки, которые соответствуют средним значениям видовой значимости мелких млекопитающих в трех ключевых участках тундровой зоны субарктики ( $n = 1148$ ), а форма и расположение кривой свидетельствуют о небольшом разнообразии и сильном доминировании одного вида (в данном случае это сибирский лемминг). Подобное распределение часто объясняется жесткой конкуренцией видов, и соответственно, последовательностью захвата определенными видами свободных экологических ниш (Whittaker, 1975). Такое распределение характерно для сообществ в суровых условиях или подвергшихся антропогенной транс-

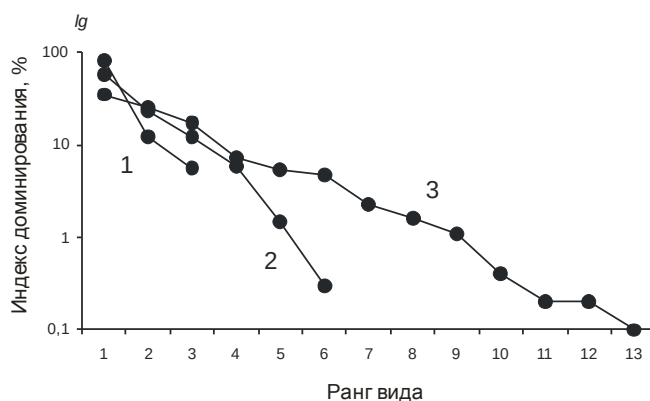


Рис. 2. Усредненные за несколько лет кривые доминирования разнообразия мелких млекопитающих в разных природных подразделениях севера средней Сибири: 1 – тундра; 2 – равнинная лесотундра; 3 – горная лесотундра и тайга.

Таблица 1. Список видов мышевидных грызунов по отдельным участкам Таймыра (номера сообществ – см. рис. 5).

| Виды/№ сообщества    | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|----------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|
| Полевка красная      | - | - | + | - | + | + | + | + | + | +  |
| Полевка красно-серая | - | - | - | - | - | + | + | + | + | +  |
| Полевка Миддендорфа  | - | - | - | + | + | + | + | + | + | +  |
| Полевка-экономка     |   | - | + | - | - | - | + | + | + | +  |
| Полевка водяная      | - | - | + | - | - | - | + | + | - | +  |
| Лемминг сибирский    | + | + | + | + | + | + | + | + | - | +  |
| Лемминг копытный     | + | + | + | + | + | + | - | + | - | -  |
| Лемминг лесной       | - | - | - | - | - | - | - | - | + | +  |
| Пищуха северная      | - | - | - | - | - | - | - | - | + | +  |

формации. Вторая кривая более пологая и представляет распределение видов по значимости в равнинной лесотундре (средние значения получены из четырех ключевых участков,  $n = 700$ ). По форме она приближается к логнормальному распределению. Подобное распределение относительного доминирования характерно для сообществ со сложным характером дифференциации и перекрытия ниш. В сообществе мелких млекопитающих равнинной лесотундры мало видов с очень высокой значимостью и мало редких видов, что можно объяснить промежуточным местоположением лесотундры и соответствующим видовым набором. Третья кривая представляет разнообразие видов в районе плато Путорана (средние значения получены из двух ключевых участков,  $n = 1730$ ). Кривая имеет пологую по сравнению с предыдущими форму, что говорит о меньшем перекрытии ниш в сообществе мелких млекопитающих. Это объясняется большим разнообразием местообитаний и менее суровыми условиями плато Путорана по сравнению с равнинной лесотундрой и тундрой. Известно, что при нарушении природных условий в экосистемах кривая доминирования–разнообразия становится более крутой (Одум, 1986). Наши исследования сообществ мелких млекопитающих различных зонально-ландшафтных подразделений Севера Средней Сибири подтверждают распределение видов по указанным выше характеристикам от суровых, значительно однородных условий тундры до горных районов южной лесотундры.

*Анализ кривых доминирования–разнообразия лесостепных сообществ грызунов*

Был проведен сравнительный анализ состава и организации сообществ диких грызунов эталонных участков лесостепи, расположенных в разных районах Сибири (Литвинов и др., 2006). Обследованы участки зональной лесостепи Северной Кулунды (Новосибирская обл.), участки Ширинской степи с искусственными лесонасаждениями (Хакасия), в Прибайкалье обследовались участки Тажеранской степи (Иркутская обл.) с элементами лесной растительности. Последнюю можно рассматривать как реликтовую территорию, изолированную от Западно-Сибирских степей сотнями километров тайги и отрезанную от зональных монгольских степей озером Байкал. Данные по фауне и структуре доминирования обследованных участков приведены в табл. 2. Анализ кривых доминирования степных сообществ (открытых пространств) разных географических районов показывает (рис. 3), что они имеют крутую форму, с сильным преобладанием доминирующих видов (особенно в Ширинских степях Хакасии, кривая X1) и по форме приближаются к геометрическому распределению. Это распределение характерно для простых сообществ с сильно выраженным доминированием. Кривые сообществ объединенных биотопов (экотонов) имеют более пологую форму, которая ближе к модели «разломанного» стержня Макарура. Самую пологую кривую имеют сообщества объединенных биотопов Северной Кулунды (K2), что можно объяснить тем, что эти ландшафты включают совокупное население степей, лугов, берегов озер, рек и займищ, колков (березовые леса), т.е. ха-

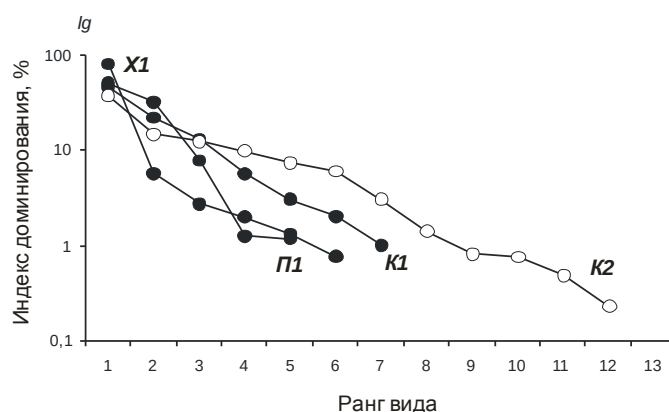


Рис. 3. Кривые доминирования лесостепных сообществ грызунов. Степи: X1 – Хакасия; K1 – Кулунда; P1 – Прибайкалье; K2 – Кулунда, объединенные биотопы.

Таблица 2. Усредненные данные по структуре доминирования грызунов (%) разных лесостепных районов Сибири.

| Вид                | Северная Кулунда |                      | Хакасия |                      | Прибайкалье |                      |
|--------------------|------------------|----------------------|---------|----------------------|-------------|----------------------|
|                    | степи            | объединенные биотопы | степи   | объединенные биотопы | степи       | объединенные биотопы |
| Степная пеструшка  | 50,0             | 15,7                 | 86,7    | 41,1                 | -           | -                    |
| Полевки:           |                  |                      |         |                      |             |                      |
| узкочерепная       | 6,0              | 3,2                  | 2,2     | 8,8                  | 34,6        | 35,9                 |
| обыкновенная       | -                | 1,5                  | 6,1     | 17,3                 |             |                      |
| красная            | 3,2              | 6,4                  | -       | -                    | 1,3         | 8,0                  |
| красно-серая       | -                | -                    | -       | 0,3                  | -           | 1,9                  |
| экономка           | 23,6             | 39,3                 | -       | -                    | -           | 6,5                  |
| водяная            | -                | 7,9                  | -       | -                    | -           | 0,3                  |
| темная             | -                | 0,9                  | -       | -                    |             |                      |
| Мыши:              |                  |                      |         |                      |             |                      |
| полевая            | 1,1              | 0,5                  | 2,9     | 29,6                 | -           | -                    |
| восточно-азиатская | -                | -                    | -       | 0,7                  | 8,3         | 18,5                 |
| малютка            | 2,1              | 13,1                 | 1,4     | 0,3                  | 1,3         | 0,7                  |
| Хомячки:           |                  |                      |         |                      |             |                      |
| джунгарский        | 14,0             | 10,5                 | 0,7     | 0,3                  | -           | -                    |
| барабинский        | -                | -                    | -       | -                    | 54,5        | 28,4                 |
| Мышовки:           |                  |                      |         |                      |             |                      |
| степная            | -                | 0,8                  | -       | 1,6                  | -           | -                    |
| лесная             | -                | 0,2                  | -       | -                    | -           | -                    |

рактерных для этих мест ландшафтных групп. В отдельности виды в сообществах перечисленных элементов ландшафта распределены не столь равномерно.

### Исследование информационных индексов разнообразия сообществ мелких млекопитающих в экосистемах Сибири

#### Анализ информационных индексов методом пиктографиков

Когда были определены четыре усредненных информационных индекса – индексы разнообразия и выравнинности Шеннона (H и J) и Симпсона (D и E) – для сообществ диких грызунов эталонных ключевых участков Сибири, расположенных в разных природных зонах и ландшафтах, стало

очевидно, что сообществу мелких млекопитающих, принадлежащему определенному ландшафту, соответствует определенная форма пиктографика (Литвинов, 2004). В качестве примера можно представить ряд усредненных гипотетических графиков сообществ крупных зональных ландшафтов (рис. 4).

Фигура 1 на этом рисунке характерна для усредненных информационных оценок сообществ мелких млекопитающих, принадлежащих открытым пространствам: лесостепи Западной Сибири, северной лесотундре или горным степям юга Сибири. Речь идет о ненарушенных сообществах с обычной для вышеуказанных ландшафтов структурой доминирования. Уплощенная форма графика по вертикальной оси свидетельствует о более высоких значениях индексов биоразнообразия D и H, чем индексов выравненности E и J (горизонтальные оси) в сообществах. Графики 2 и 3 дают представление об усредненных информационных оценках сообществ мелких млекопитающих лесных и горно-таежных ландшафтов. Величина индексов биоразнообразия, рассчитанных для данных сообществ, обычно меньше, чем индексов выравненности, следовательно, форма графика уплощена в горизонтальном направлении. Это объясняется тем, что лесные и таежные сообщества обычно богаты видами и сильнее выравнены. Ранее показано, что уменьшение средних величин индексов по одной, двум, трем или всем осям свидетельствует о нарушении структуры доминирования в сообществе (Литвинов, 2004).

*Анализ информационных индексов разнообразия сообществ мелких млекопитающих Севера Средней Сибири*

На рис. 5 приведены многолетние усредненные значения четырех индексов видового разнообразия, представленные в форме многомерных пиктографиков и рассчитанные для сообществ мышевидных грызунов, расположенных в разных природно-зональных подразделениях Севера Средней Сибири (Таймыр). Метод позволяет выявить общие различия по четырем рассчитанным индексам, связанные с действием различных фак-

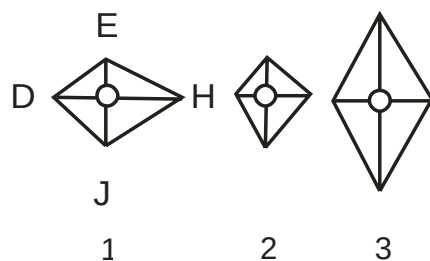


Рис. 4. Наиболее характерные усредненные пиктографики четырех информационных индексов разнообразия сообществ мелких млекопитающих ландшафтов: 1 – открытых пространств; 2 – лесных; 3 – горно-таежных.

торов на сообщества мелких млекопитающих. Хорошо видно, что сообщества, находящиеся в зоне тундры (рис. 5: 1, 2, 4) имеют очень низкие значения индексов разнообразия, особенно показателей выравнинности. В среднесибирской субарктике средние значения индексов видового разнообразия и выравнинности по всем участкам убывают по направлению с юга на север. Симметричные формы пиктографиков свидетельствуют о равномерности показателей разнообразия (признак стабильности) лесотундровых сообществ мелких млекопитающих, в которых, в отличие от тундровых, соотношение значений индексов пропорционально. Несколько уплощенная форма графиков показывает сравнительно низкие значения показателей выравнинности сообществ, что в целом характерно для таковых в условиях субарктики (Литвинов, 1995). Сравнение показателей видового богатства и разнообразия мелких млекопитающих северных ландшафтов, в какой-то степени дает представление о современном состоянии арктических экосистем. Показатели структурного разнообразия (численные характеристики рангового распределения видов и информацион-

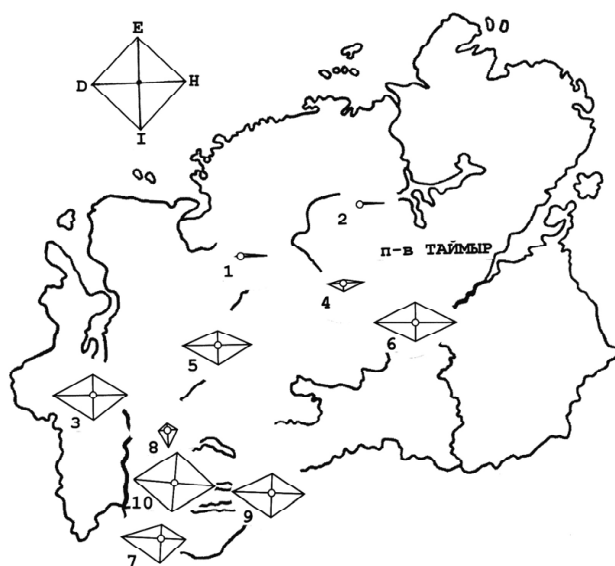


Рис. 5. Усредненные значения индексов разнообразия в сообществах мелких млекопитающих Таймыра, представленные в форме пиктографиков. Индексы: D – Симпсона; E – выравнинности Симпсона; H – Шеннона; I – выравнинности Шеннона. Сообщества (географические названия): 1 – Усть-Торея, 2 – Верхняя Таймыра, 3 – Носок, 4 – Логата, 5 – Пяси, 6 – Ары-Мас, 7 – Турочедо, 8 – Норильск, 9 – Хантайское, 10 – Турмакит.

ные индексы) в сообществах мелких млекопитающих Крайнего Севера демонстрируют резкие зональные различия между таковыми. Особенно четко эти различия проявляются при сравнении сообществ тундры, равнинной лесотундры и горной лесотундры. Вместе с тем известно, что экосистемы с низкими показателями разнообразия и нарушением видовой структуры находятся в основном под влиянием непредсказуемых факторов, к которым относятся и всевозможные загрязнения (Одум, 1986).

Наличие на Севере Средней Сибири развивающихся промышленных центров (Норильск, Дудинка, Хатанга, Диксон) и возрастающее техно- и антропогенное воздействие определяет необходимость исследования динамики биоразнообразия. Наши исследования структуры сообществ мелких млекопитающих юго-западного Таймыра позволили дать оценку параметров видowego разнообразия для сообществ, находящихся в антропогенно-измененных ландшафтах. Нарушения местообитаний мелких млекопитающих в районе Норильска характеризуются частичной вырубкой лиственничных редколесий и воздействием вредных выбросов горно-обогатительного комбината. Так, индексы видowego разнообразия участка Норильск (рис. 5: 8) имеют самое низкое значение.

Факторный анализ позволяет распределить обследованные участки по значениям четырех индексов разнообразия в пространстве осей трех главных компонент (рис. 6). Каждая точка на графике соответствует сообществу. Вклады признаков приводятся в табл. 3. Из рисунка видно, что группировка параметров разнообразия в сообществах грызунов Севера Средней Сибири обусловлена различными факторами. Хорошо выделяются группы с низкими (рис. 6: 1, 2, 4, 8) и средними (рис. 6: 3, 5–7, 9) значениями. Вместе с тем хорошо видно, что расположение сообществ с нарушенной структурой доминирования и сообществ с относительно высокими показателями разнообразия (рис. 6: 8 и 10, соответственно) в пространстве главных компонент обусловлено действием особых, отличных от других групп факторов.

Таблица 3. Вклады признаков в первую, вторую и третью главные компоненты (Таймыр).

| Признак (индекс разнообразия) | Вклад в компоненту |        |        |
|-------------------------------|--------------------|--------|--------|
|                               | 1-ю                | 2-ю    | 3-ю    |
| D                             | - 0,97             | 0,01   | 0,24   |
| E                             | - 0,79             | - 0,61 | - 0,02 |
| H                             | - 0,91             | 0,41   | 0,03   |
| J                             | - 0,96             | 0,1    | - 0,24 |
| Собственное значение (%)      | 33,3               | 5,5    | 1,2    |



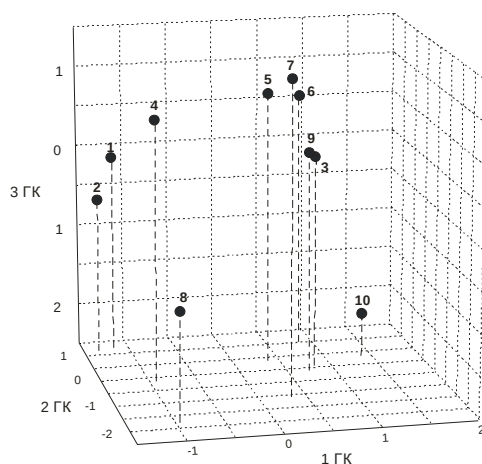


Рис. 6. Расположение сообществ мелких млекопитающих Таймыра по показателям четырех индексов разнообразия в пространстве трех главных компонент (номера сообществ как на рис. 4).

#### *Анализ информационных индексов разнообразия горно-таежных сообществ грызунов*

Географическое положение горных систем Алтае-Саянского региона в центре Азиатского материка, относительно схожая история происхождения и формирования определяет вычленение наиболее общих вопросов оценки экологического состояния и сохранения биологического разнообразия растительных и животных сообществ. Под действием дестабилизирующих факторов, к которым относится и человеческая деятельность, прямо или косвенно влияющая на природу, устойчивость отдельных экосистем Горного Алтая снижается. Этот процесс сопровождается перестройкой видового разнообразия растений и животных, утратой редких видов. В наших исследованиях было показано, что в условиях Горного Алтая изменение такого экологического показателя, как структура доминирования, в сообществах мышевидных грызунов очень сильно зависит от географических градиентов среды. Вместе с тем, суровость условий среды (высотная поясность) и антропогенная трансформация ландшафтов могут значительно изменить показатели структуры сообщества. Это положение демонстрируют индексы видового разнообразия сообществ, вычисленные в отдельных участках разных географических районов Горного Алтая. На Северо-Восточном Алтае материалы учетов за разные годы показывают, что сообщества грызунов имеют ненарушенную структуру (рис. 7: 9, 10, 12, 13; списки видов по участкам приводятся в табл. 4).

На их стабильность указывает также анализ пиктографиков индексов видового разнообразия за разные годы, они постоянны на разных участках. Более низкие показатели на левобережье Телецкого озера (рис. 7: 11), по сравнению с другими участками района, можно объяснить трансформацией кедровой тайги, где проводятся промышленные лесозаготовки. Видовое разнообразие мелких млекопитающих Центрально-Алтайского района имеет высокие показатели разнообразия и выравненности (рис. 7: 6, 7, 14). Здесь в целом сохраняется равномерное численное распределение видов. Отмечена значительная обедненность сообществ грызунов в долине Катунь (рис. 7: 8). В Северо-Алтайском районе имеет место значительная антропогенная трансформация ландшафтов. При сохранении видового богатства сообщества в трансформированных ландшафтах происходит перераспределение видового состава и структуры доминирования грызунов (рис. 7: 15). Выявлена характерная для таежных со-

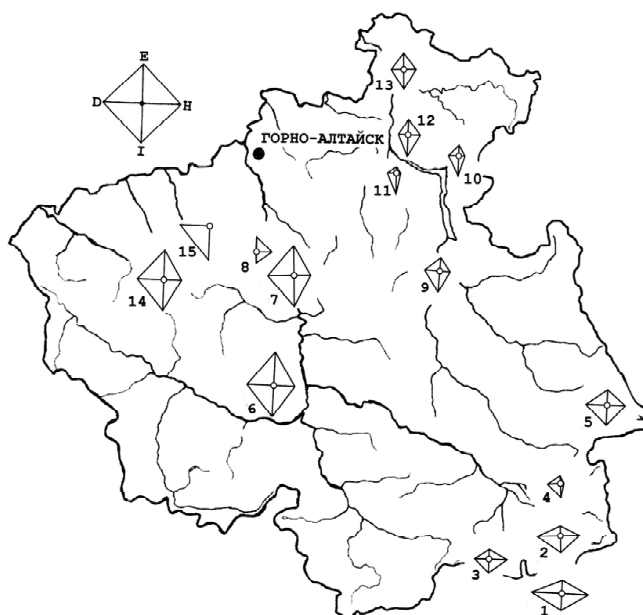


Рис. 7. Усредненные значения индексов разнообразия в сообществах мелких млекопитающих Горного Алтая, представленные в форме многомерных пиктографиков. Сообщества (географические названия): 1 – Монгольский Алтай, 2 – Юстыд, 3 – Сайлюгем, 4 – Чихачева, 5 – Джулукуль, 6 – Терехтинский, 7 – Чемал, 8 – Катунь, 9 – Чулушман, 10 – Яйлю, 11 – Иогач, 12 – Телецкое, 13 – Турочак, 14 – Мухор-Черга, 15 – Черга.

Таблица 4. Список видов мышевидных грызунов по отдельным участкам Горного Алтая (номера сообществ как на рис. 7).

| Виды/№ сообщества      | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 |
|------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|
| Полевка красная        | - | - | - | - | + | + | + | + | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| Полевка красно-серая   | - | - | - | - | + | + | + | + | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| Полевка рыжая          | - | - | - | - | - | + | + | + | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| Полевка эконолка       | - | + | + | + | + | + | + | + | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| Полевка темная         | - | - | - | - | - | + | + | + | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| Полевка обыкновенная   | - | - | - | - | - | + | + | + | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| Полевка узкочерепная   | + | + | + | + | + | - | - | - | - | -  | -  | -  | -  | -  | -  |
| Полевка большешулая    | + | + | + | + | + | - | - | - | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| Полевка плоскочерепная | + | + | + | + | + | + | + | + | - | -  | -  | -  | -  | -  | -  |
| Полевка гоби-алтайская | + | - | - | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | -  | -  | -  |
| Полевка водяная        | - | - | - | - | - | + | + | + | - | -  | -  | +  | +  | +  | +  |
| Мышовка лесная         | + | - | - | - | - | + | + | + | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| Мышовка алтайская      | - | - | - | - | - | - | - | - | - | -  | -  | -  | -  | -  | -  |
| Лемминг лесной         | - | - | - | - | - | - | - | - | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| Мышь-малютка           | - | - | - | - | - | + | + | + | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| Мышь азиатская         | - | - | - | - | - | + | + | + | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| Мышь полевая           | - | - | - | - | - | - | + | + | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| Мышь лесная            | - | - | - | - | - | + | - | + | + | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| Хомячок Кемпбелла      | + | + | + | + | + | - | - | - | - | -  | -  | -  | -  | -  | -  |

обществ вытянутая в вертикальном направлении форма пиктографиков информационных индексов. Это говорит о высокой степени выравненности горно-таежных сообществ мелких млекопитающих. В Юго-Восточном районе Алтая видовой состав мелких млекопитающих беден. Показатели видового разнообразия и выравненности участков схожи и отличаются низкими значениями. Формы пиктографиков и, соответственно, показатели разнообразия, сходны с таковыми сообществ открытых местообитаний высокогорий и высоких широт (рис. 7: 1–4).

На рис. 8 показано распределение усредненных индексов разнообразия грызунов Горного Алтая, которые соответствуют пиктограммам, в факторном пространстве трех главных компонент. Сходные группы факторов обуславливают группировку в пространстве главных компонент сообществ с высокими стабильными показателями разнообразия (рис. 8: б) и более низкими их значениями (рис. 8: а). Вместе с тем, сильное расхождение значений индексов разнообразия сообществ нарушенных ландшафтов в пространстве трех основных факторов (рис. 8: В и г) свидетельствует о различной информационной нагрузке, обусловленной совершенно различными вкладами признаков индексов Е и Н, особенно по второй и третьей главным компонентам (табл. 5). Это указывает на существенные различия в информативности значений индексов нарушенных сообществ грызунов трансформированных лесных ландшафтов Северо-Алтайского района и сильно обедненных участков долины Катунь на Центральном Алтае, которые обусловлены разными факторами (Литвинов, 2004).

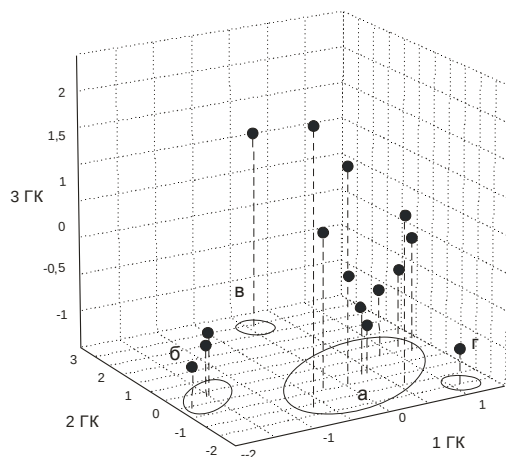


Рис. 8. Расположение сообществ мелких млекопитающих Горного Алтая по показателям четырех индексов разнообразия в пространстве трех главных компонент (пояснения в тексте).

Анализ информационных показателей сообществ мышевидных грызунов горно-таежных ландшафтов прибайкальских горных хребтов дал следующие результаты (рис. 9).

В целом, формы пиктографиков сообществ грызунов лесного пояса сходны с таковыми в условиях Горного Алтая, но сами показатели несколько ниже. Сообщества хорошо выравнены (вытянутость по вертикальной оси, индексы Е и J). Наиболее высокие показатели имеют хребты Приморский и Улан-Бургасы. Они отличаются небольшими абсолютными высотами, пологими склонами и более мягкими по сравнению с другими хребтами мезоклиматическими условиями (Юдин, 1980; Литвинов, 1995; Литвинов и др., 2000). Более низкие показатели имеют хребты Байкальский, Баргузинский и Хамар-Дабан. Это можно объяснить их более суровыми условиями, связанными с географическим положением, более крутыми склонами с хорошо выраженной высотной поясностью.

Низкие показатели информационных индексов видового разнообразия сообществ мышевидных грызунов хребтов Байкальский, Баргузинский и Хамар-Дабан свидетельствуют о меньшей степени устойчивости

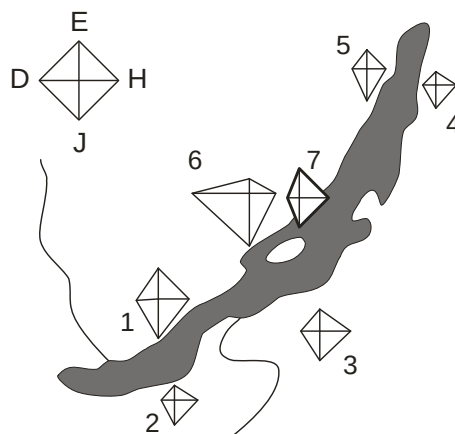


Рис. 9. Пиктографики информационных индексов биоразнообразия сообществ грызунов Прибайкалья. Хребты: 1 – Приморский, 2 – Хамар-Дабан, 3 – Улан-Бургасы, 4 – Баргузинский, 5 – Байкальский, 6 и 7 – сообщества степных и объединенных биотопов Тажеранской лесостепи.

Таблица 5. Вклады признаков в первую, вторую и третью главные компоненты (Горный Алтай).

| Признак (индекс разнообразия) | Вклад в компоненту |        |        |
|-------------------------------|--------------------|--------|--------|
|                               | 1-ю                | 2-ю    | 3-ю    |
| D                             | 0,80               | 0,31   | 0,51   |
| E                             | 0,60               | 0,76   | - 0,23 |
| H                             | 0,71               | - 0,67 | 0,20   |
| J                             | 0,80               | - 0,28 | - 0,52 |
| Собственное значение(%)       | 21,3               | 12,0   | 6,2    |

этих сообществ и значительной степени их уязвимости. Это подтверждается исследованиями, в которых показано, что на участках горных склонов хр. Хамар-Дабан, подвергшихся влиянию Байкальского целлюлозно-бумажного комбината (вредные выбросы), нарушена структура доминирования мелких млекопитающих, исчезли редкие грызуны и появились новые виды, характерные для агроландшафтов (Литвинов, 1985).

*Анализ информационных индексов разнообразия лесостепных сообществ грызунов*

Форма пиктографика позволяет, например, определить различия в информационных характеристиках разнообразия степных сообществ и объединенных сообществ в сибирской лесостепи. В нашей работе сообщества степных биотопов и объединенные показатели по участкам степей, леса, антропогенных ландшафтов и берегов озер анализировались отдельно. На рис. 10. представлены пиктографики информационных индексов разнообразия сообществ степей и объединенных биотопов Северной Кулунды (1 и 2, соответственно), а также степей и объединенных биотопов Прибайкалья (3 и 4 соответственно). Графики индексов сообществ степных участков по форме приближаются к таковым открытым пространств. По некоторым показателям (D и J) сообщество мелких млекопитающих степей Прибайкалья имеет более сбалансированное соотношение.

Более богатые в видовом отношении сообщества объединенных биотопов (рис. 10: 2, 4) имеют похожие графики усредненных индексов разнообразия. График имеют уплощенную в горизонтальном направлении форму, что свидетельствует о высокой выравненности видов в изучаемых сообществах.

Метод главных компонент (рис. 11) демонстрирует различия влияния разных факторов на видовое разнообразие сообществ мелких млеко-

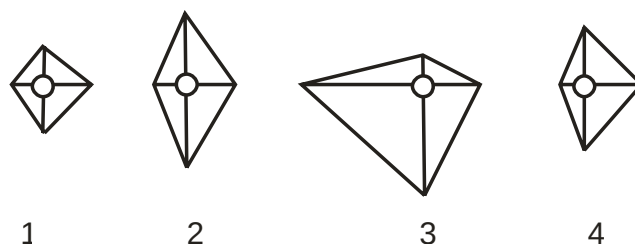


Рис. 10. Усредненные пиктографики информационных индексов разнообразия сообществ мелких млекопитающих: степей (1) и объединенных биотопов (2) Северной Кулунды; степей (3) и объединенных биотопов (4) Прибайкалья.

питающих лесостепных районов. Первая главная компонента, в которую положительные вклады внесли индексы Шеннона (выравненности и номинальный J и H) и менее значимый индекс выравнивания Симпсона E (табл. 6), расположила сообщества тесной группой. Выделяется лишь сообщество Тажеранских степей (П1) с большими средними величинами этих индексов. Это свидетельствует о весомой доле редких видов грызунов в сообществе Прибайкальских степей, что отражает индекс Шеннона (Мэггаран, 1992).

Индексы Симпсона (D и E) и, в значительно меньшей степени, индекс Шеннона H (табл. 6), внесшие наибольший вклад во вторую главную компоненту, показывают нарушенность структуры доминирования в сообществе степей Хакасии (X1) по сравнению с анализируемыми сообществами. Наиболее сбалансированы в отношении структуры доминирования сообщества объединенных биотопов Северной Кулунды (K2) и Прибайкалья (П2). Индексы Симпсона основное внимание уделяют обилию обычных видов. Этот признак (или фактор) выделяет данные сообщества по второй главной компоненте.

В третью главную компоненту наибольший положительный вклад внесли индексы Симпсона и Шеннона (D и H). Сообщества расположены по средним значениям этих признаков в порядке возрастания: степные

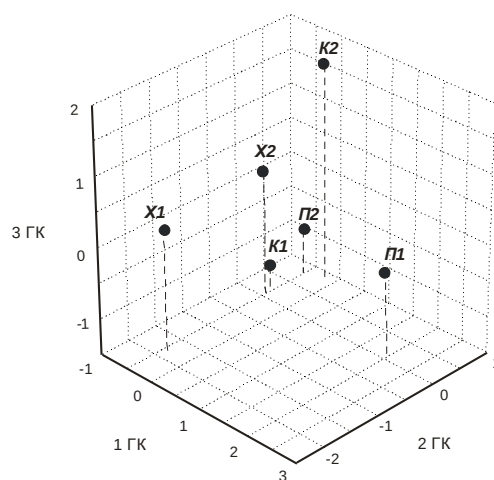


Рис. 11. Расположение значений четырех информационных индексов разнообразия лесостепных и степных сообществ грызунов Сибири в пространстве трех основных групп факторов (ГК – главные компоненты). X1 – Хакасия, степь; X2 – Хакасия, объединенные биотопы; K1 – Кулунда, степь; K2 – Кулунда, объединенные биотопы; П1 – Прибайкалье, степь; П2 – Прибайкалье, объединенные биотопы.

сообщества Северной Кулунды (К1), объединенные сообщества Прибайкалья (П2), степные сообщества Прибайкалья (П1), объединенные и степные сообщества Хакасии (Х1 и Х2), объединенные биотопы Северной Кулунды (К2). Данный порядок учитывает усредненные значения индексов и определяет совместное их факторное влияние, которое не оценено первыми двумя компонентами. Можно предположить, что этими признаками (факторами) служат усредненные показатели видового богатства и разнообразия.

Сильное расхождение в пространстве трех основных факторов значений индексов разнообразия сообществ хакасских степей и степей Прибайкалья (Х1 и П1) свидетельствует о различной информационной нагрузке (особенно по первой и второй главным компонентам), обусловленной совершенно различными вкладами признаков двух пар индексов DE и HJ (табл. 6). Это указывает на существенные различия в информативности значений индексов нарушенных сообществ грызунов Хакасских степей и относительно стабильных сообществ грызунов Прибайкалья.

#### *Пиктографики нарушенных сообществ*

Пиктографики, имеющие малые значения усредненных индексов по одной или нескольким осям, характеризуют нарушенные сообщества, причем нарушенность может быть обусловлена как суровыми условиями в высоких широтах и верхних поясах гор, так и антропогенными нарушениями в различных ландшафтах (рис. 12). График 1 показывает достаточную величину индекса биоразнообразия Симпсона D и выравненности Шеннона J и сравнительно малые значения двух других индексов H и E в сообществе мышевидных грызунов Северного Алтая. Малые значения приведенных индексов показывают нарушенную структуру доминирования, которая заключается в высокой доли в сообществе видов-доминан-

Таблица 6. Вклады признаков в первую, вторую и третью главные компоненты (лесостепные участки).

| Признак (индекс разнообразия) | Вклад в компоненту |        |        |
|-------------------------------|--------------------|--------|--------|
|                               | 1-ю                | 2-ю    | 3-ю    |
| D                             | - 0,97             | 0,01   | 0,24   |
| E                             | - 0,79             | - 0,61 | - 0,02 |
| H                             | - 0,91             | 0,41   | 0,03   |
| J                             | - 0,96             | 0,1    | - 0,24 |
| Собственное значение (%)      | 33,3               | 5,5    | 1,2    |



тов, характерных для трансформированных ландшафтов (полевки – темная (*Microtus agrestis* Pall.), обыкновенная (*Microtus arvalis* Pall.) и полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.)) и сравнительно низких долях всех остальных видов (Литвинов, 2001). График 2 демонстрирует также значения индексов в трансформированном сообществе грызунов Центрального Алтая, где те же виды доминанты, но доля полевой мыши возрастает, выравненность в сообществе увеличивается, а индекс разнообразия Симпсона D становится очень низким. Низкие значения индексов характерны для нарушенного загрязнением сообщества мышевидных грызунов Норильского участка на Таймыре (график 3), по сравнению с сопредельными лесотундровыми участками. Сообщества мелких млекопитающих тундры и северной лесотундры имеют неравномерную структуру доминирования, которая обусловлена высокой долей доминантов (сибирский лемминг), графики 4 и 5 (Литвинов, 2001).

Анализ усредненных информационных характеристик сообществ мелких млекопитающих позволяет говорить о них как о структурно-сложившихся информационных системах, изменения в которых обусловлены различными природно-климатическими, зонально-ландшафтными и антропогенными факторами. Информационные параметры как бы характеризуют эволюционно сложившиеся сообщества в различных территориально-географических условиях. Вместе с тем нарушения структуры сообщества, как обратимые, так и необратимые, на больших и малых территориях, на наш взгляд, служат примером микроэволюционных процессов на экосистемном уровне.

### Градиентный анализ

Вопросу о способности градиентов среды генерировать изменения в сообществах в экологической литературе придается особое значение (Pielou, 1975; Noy-Meir, 1975; Уиттекер, 1980; Бигон и др, 1989). Все со-

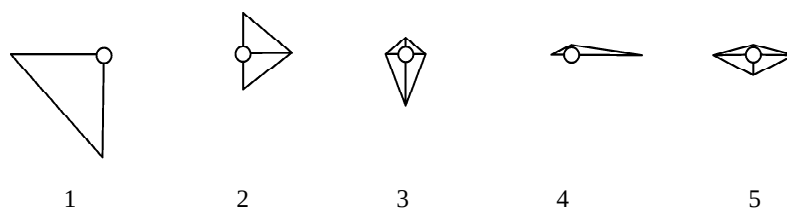


Рис. 12. Пиктограммы информационных индексов разнообразия сообществ мелких млекопитающих с нарушенной структурой доминирования (подробности в тексте).

четания природных факторов (температуры, влажности и т. д.) распределяются по поверхности земли в разных направлениях, образуя непрерывные ряды – континуумы постепенно изменяющихся местообитаний. Экологические условия этих местообитаний варьируют и обусловлены зонально-ландшафтными, высотно-поясными, климатическими и другими градиентами среды (Риклефс, 1979; Уиттекер, 1980). В данном случае термин континуум используется для того, чтобы охарактеризовать свойство сообществ животных и их местообитаний постепенно переходить друг в друга. Определение мер, которые выражают экологическое расстояние, то есть степень несходства качественного и количественного состава сообществ вдоль градиентов среды, позволяет выявить направление основных факторов, влияющих на распределение сообществ в пределах изучаемого региона. В нашем анализе рассматриваются сообщества мелких млекопитающих, которые находятся в разных географических районах. Численные характеристики сообщества включают видовой состав (число видов) и усредненные показатели структуры доминирования, полученные за один сезон исследования на одном ключевом участке.

Ординация (упорядоченность) сообществ мелких млекопитающих определяется на основе кластерного анализа по количественным показателям и воспроизводится в плоскости осей, отражающих влияние основных факторных градиентов (Уиттекер, 1980). Каждая точка в пространстве координат являет собой одно сообщество. Наиболее близкие по составу и численным показателям сообщества оказываются ближе всего друг к другу (Бигон и др., 1989). Из расположения сообществ в пространстве координат интерпретируются направления действия факторов, которые служат основными осевыми векторами.

При применении этого метода все показатели численности или структуры доминирования видов, входящих в разные сообщества, сравниваются между собой с помощью коэффициента общности. Два сообщества, которые оказываются крайними в отношении сходства и которые наименее сходны между собой, выбираются как первая пара концевых точек оси. Каждое из оставшихся в выборке значений сопоставляется со значениями концевых точек, таким образом, для них определяется место на оси. Подобным образом строятся точки на второй оси, перпендикулярной первой.

С помощью метода определения пифагорова расстояния вдоль оси полярной ординации проанализировано сходство сообществ грызунов Горного Алтая по структуре доминирования и ее связи с экогеографическими факторами (рис. 13).

В плоскости осей ординации направление действия основных факторов, влияющих на расположение сообществ грызунов, можно интер-

претировать следующим образом. Расположение вдоль оси абсцисс характеризует изменения в сообществах, связанные с увеличением высоты над уровнем моря в Горном Алтае в направлении с севера на юг.

Расположение сообществ вдоль оси ординат свидетельствует о перестройке в структуре доминирования грызунов, связанной с изменением уровня облесенности территории. Хорошо видно, что таежные сообщества Северо-Восточного Алтая (1–5) образуют тесную группу со сходным видовым составом и структурой доминирования. Диагональная ось Z, проведенная из центра координат, показывает направление изменений в сообществах грызунов Алтая, связанные с увеличением высоты над уровнем моря, понижением средней температуры воздуха и уровня увлажненности, и определяет направление уменьшения видового разнообразия и снижения видового богатства.

С помощью вышеописанного метода рассмотрено сходство сообществ грызунов Севера Средней Сибири по структуре доминирования и ее связи с экогеографическими факторами. На рис. 14 показано размещение сообществ мелких млекопитающих разных районов Таймыра в плоскости двух осей полярной ординации.

Метод позволил выделить основные градиенты изменения структуры сообществ мелких млекопитающих. В плоскости осей ординации направление действия основных факторов, влияющих на расположение сообществ грызунов, можно интерпретировать следующим образом. По оси X сообщества расположены в порядке изменения широтно-зональных условий субарктики по направлению с севера на юг. По оси Y сообще-

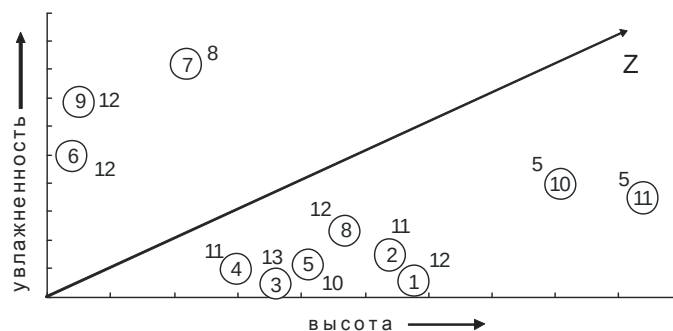


Рис. 13. Положение сообществ мышевидных грызунов из разных районов Горного Алтая вдоль осей полярной ординации. В кружках — номера участков. Одно деление осей X и Y равно 10 % коэффициента сходства. Цифры рядом с кружками — число видов в сообществе.

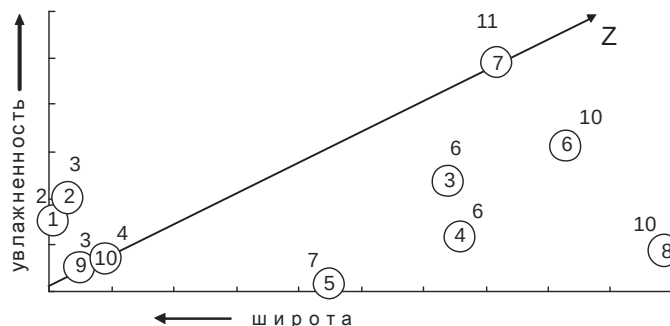


Рис. 14. Положение сообществ мышевидных грызунов из разных районов севера Средней Сибири вдоль осей полярной ординации (обозначения как на рис. 13).

ства расположены в направлении увеличения увлажненности территории. Диагональная ось Z демонстрирует направление увеличения видового богатства и разнообразия сообществ мелких млекопитающих от сообществ тундры (рис. 14: 1, 2, 9, 10), равнинной лесотундры (там же, 3–5), до сообществ предгорий (7) и горной лесотундры (6, 8).

### Литература:

- Андерсон Дж. М., 1985. Экология и науки об окружающей среде: биосфера экосистемы, человек. Л.: Гидрометеоиздат. 165 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир. Т. 2. 278 с.
- Голубец М.А., Царик И.В., 1992. Проблемы устойчивости биологических систем. М.: Наука. С. 32.
- Гилъяров А.М., 1996. Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Успехи совр. биол. Т. 116. № 4. С. 493–506.
- Джиллер П., 1988. Структура сообществ и экологическая ниша М.: Мир. 184 с.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И., 1990. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем // Журн. общ. биол. Т. 51. Вып. 5. С. 619–631.
- Литвинов Ю.Н., 1985. Широтно-зональные и высотно-поясные фаунистические комплексы мелких млекопитающих Таймыра // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. № 13. Вып. 2. С. 84–89.
- Литвинов Ю.Н., 1995. Видовое разнообразие и элементы организации сообществ мелких млекопитающих Севера Средней Сибири // Экология. № 5. С. 385–189.
- Литвинов Ю.Н., 2001. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭРИС. 125 с.
- Литвинов Ю.Н., 2004. Оценка влияния факторов различной природы на показатели разнообразия сообществ мелких млекопитающих // Успехи соврем. биол. Т. 124. №. 6. С.612–624.
- Литвинов Ю.Н., Сенотрусова М.М., Демидович П.А., 2006. Общие параметры лесостепных сообществ грызунов // Зоол. журн. Т. 85. № 11. С. 1362–1369.

- Литвинов Ю.Н., Швецов Ю.Г., Епифанцева Л.Ю., Дупал Т.А., 2000.* Структура сообществ мышевидных грызунов горных хребтов Прибайкалья // Успехи совр. биол. Т. 120 № 2. С. 201–206.
- Максимов А.А., 1984.* Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука. 249 с.
- Максимов А.А., Ердаков Л.Н., Сергеев В.Е., Салтыков В.В., 1981.* Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск: Наука. С. 5.
- Маргалев Р., 1992.* Облик биосферы. М.: Наука. 212 с.
- Марков А.В., 2003.* Проблемы эволюции: <http://www.macroevolution.narod.ru>
- Марков А.В., Куликов А.М., 2005.* Происхождение эукариот как результат интеграционных процессов в микробном сообществе // Международное рабочее совещание «Происхождение и эволюция биосферы». Новосибирск. С. 85–86.
- Митчелл П., 2001.* 101 ключевая идея: Экология. М.: ФАИР-Пресс. 224 с.
- Мэггаран Э., 1992.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 1992. 184 с.
- Наумов Н.П., 1955.* Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. Т. 9. С. 179–202.
- Одум Ю., 1986.* Экология. М.: Мир. 376 с.
- Песенко Ю.А., 1982.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Пузаченко Ю.Г., 1992.* Биологическое разнообразие, устойчивость и функционирование // Проблемы устойчивости биологических систем. М.: Наука. С. 5–32.
- Разумовский С.М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука. 1981. 232 с.
- Риклефс Р., 1979.* Основы общей экологии М.: Мир. 424 с.
- Роговин К.А., 1999.* Экология сообществ родственных видов животных (подходы и методы исследований на примере наземных позвоночных) // Журн. общей биол. Т. 60. № 4. С. 394–413.
- Родин С.Н., 1991.* Идея коэволюции. Новосибирск: Наука. 270 с.
- Симкин Г.Н., 1995.* Системные экологические кризисы и катастрофы // Бюлл. МОИП. Отдел. биол. Т. 100. Вып. 2. С. 3–17.
- Уиттекер Р., 1980.* Сообщества и экосистемы. М. Прогресс. 327 с.
- Федоров В.Д., 1978.* Относительное обилие симпатрических видов и модель экспоненциально разломанного стержня (ЭРС) // Человек и биосфера. М.: Изд-во МГУ. Вып. 2. С. 17–41.
- Федоров В.Д., Сахаров Б.В., Левич А.П., 1982.* Количественные подходы к проблеме оценки нормы и патологии экосистем // Человек и биосфера. М.: Изд. МГУ. Вып. 6. С. 3–42.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г., 1980.* Экология. М.: Изд. МГУ. 464 с.
- Шмальгаузен И.И., 1968.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука. 223 с.
- Щипанов Н.А., Литвинов Ю.Н., Шефтель Б.И., 2008.* Экспресс-метод оценки локального биологического разнообразия сообщества мелких млекопитающих // Сибирский экол. журн. 2008. № 5. С. 783–791.
- Чернов Ю.И., 1996.* Эволюционная экология – сущность и перспективы // Успехи совр. биол. Т. 116. № 3. С. 277–292.
- Экологические системы, 1981.* Адаптивная оценка и управление. М.: Мир. 397 с.
- Юдин Б.С., 1980.* Географическая изменчивость видового состава млекопитающих гор юга Сибири // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука. С. 190–203.

- Brown J.H.*, 1995. Macroecology. Chicago: Univ. of Chicago Press. 269 p.
- Hellman J.J., Fowler G.W.*, 1999. Bias, precision, and accuracy of four measures of species richness // *Ecological Applications*. V. 9. P. 824–834.
- Kobayashi S.*, 1981. Diversity indices: relations to sample size and spatial distribution // *Jap. J. Ecol.* Vol. 31. № 3. P. 231–236.
- Lewicki P., Hill T., & Czyzewska M.*, 1992. Nonconscious acquisition of information. *American Psychologist*. 47. P. 796–801.
- Lloyd M.J., Zar J.H., Karr J.R.*, 1968. On the calculation of information-theoretical measures of diversity // *Amer. Midland. Natur.* V. 79. № 2. P. 257–272.
- Margalef R.*, 1958. Information theory in ecology // *Gen. Syst.* № 3. P. 36–71.
- MacArthur R.H.*, 1957. On the relative abundance of bird species // *Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash.)*. V. 43. № 3. P. 293–295.
- MacArthur R.H.*, 1971. Patterns of terrestrial bird communities // *Avian biology/ Acad. Press*. P. 189–221.
- MacArthur R.H.*, 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. N.Y.: Harper and Row. 269 p.
- May R.M.*, 1975. Patterns of species abundance and diversity // *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press Cambridge. MA. P. 81–120.
- Noy-Meir I.*, 1975. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs // *J. of Ecology*. № 63. P. 459–483.
- Pianka E.R.*, 1986. *Ecology and natural history of desert lizards*. Princeton; N.J.: Princeton Univ. 1986. Press. 202 p.
- Pielou E.C.*, 1975. *Ecological Diversity*, John Wiley and Sons. N.Y.; L.: Wiley-Intersci. 165 p.
- Rahel F.I.*, 1990. The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale // *Amer. Natur.* № 3. P. 328–344.
- Taylor L.R.*, 1978. Bates, Williams, Hutchinson – a variety of diversities // 9th Symposium of the Royal Entomological Society. Blackwell. Oxford. P. 1–18.
- Whittaker R.H.*, 1975. *Communities and Ecosystems*. New York. 327 p.
- Whittaker R. H., Woodwell G. M.*, 1972. Evolution of natural communities // «Ecosystem. Structure and Function. Proc. 31st Annu. Biol. Colloq., 1970». Corvallis, Ore. P. 137–156.

**Yu. N. Litvinov**

### **Elements of the spatial organisation of small mammal communities of Siberia**

This paper shows the results of long-term study of small mammal communities from different landscape zones of Siberia, Russia. The wild murine rodent communities of tundra, forest-tundra, forest-steppe, mountain steppe were analyzed. Principal approaches to the study of stability of the small mammals communities are discussed. Effect of different natural factors are considered. Basic parameters of biodiversity of communities allows to evaluate influence of basic geographical factors, high-altitude condition, short-time successions, anthropogenic transformation of landscapes on the small mammals communities in different geographical regions of Siberia.

**Ю.Н. Литвинов, Л.В. Пожидаева**

## **СООБЩЕСТВА МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ ЛЕСНОГО ПОЯСА АЛТАЙСКИХ ГОР**

Фауна и население мелких млекопитающих крупных горно-таежных областей Сибири сходны по составу и показателям численности, что объясняется природно-климатическими факторами рассматриваемого района. (Юдин и др, 1977). Различия в видовом составе и экологических характеристиках сообществ внутри крупных горных систем связаны с мезоклиматическими условиями и влиянием человеческой деятельности на природные комплексы изучаемых территорий (Литвинов, Швецов, 1995; Литвинов и др., 1999).

Основная цель заключалась в изучении фауны и экологических характеристик сообщества мышевидных грызунов, обитающих на территории Тигирекского хребта (Северо-Западный Алтай). Материал собран на территории заповедника «Тигирекский», охватывающей часть Краснощековского и Змеиногорского районов, а также на территории Чарышского района Алтайского края, где подобные исследования не проводились.

### **Материалы и методы**

Для выяснения принципов структурной организации разных сообществ мышевидных грызунов сравнивались сообщества горных хребтов, находящихся в северной части Алтайской горной системы: Тигирекского (Заповедник), Теректинского (Онгудай), Чергинского (Черга), Куминского (Чемал), Иолго (Каракол) и Абаканского (Телецкое оз.). Они расположены примерно на одной широте и относятся по биогеографическому районированию (Куминова, 1963) к Северо-Западному, Центральному и Северо-Восточному Алтаю. Для сравнения параметров биоразнообразия в анализе использованы материалы из типичных таежно-лесных участков. Общая протяженность обследованной территории около 330 км, поэтому сравнение имеет важное значение для понимания процессов формирования сообществ, а также факторов, определяющих пространственно-временные отношения видов в разных географических масштабах (Hellman, Fowler, 1999).

При изучении грызунов особое внимание уделялось подбору эталонных территорий, на которых при сопоставлении сообществ выявляются основные закономерности изменения видового и структурного разнообразия. Такой территорией служили учетные площадки, на которых присутствовали все характерные для обследуемого зонального ландшафта биотопы. Площадки располагались в четырех районах, характери-

ющих низкогорье (окрестности пос. Тигирек; кордон Белорецк: долина среднего течения р. Белая в районе впадения в нее р. Казачья Слесарка; устье р. Иркутка) и среднегорье (урочище Холодный ключ в окрестностях г. Разработная).

Учеты численности проведены на 14 таких площадках в 2003–2006 гг. Основным методом учета и отлова зверьков были ловчие канавки. Данные с участков, где проводились многолетние исследования (Заповедник, Черга, Телецкое оз.), данные которых усреднялись. Материалы, собранные в разных биотопах одного участка, также усреднялись.

Для сравнительной характеристики фауны, населения и параметров биоразнообразия были привлечены материалы по грызунам лесного пояса Алтайских гор, собранные при помощи ловчих канавок, из архива лаборатории экологических основ охраны генофонда млекопитающих ИСЭЖ СО РАН, частично опубликованные (Юдин и др., 1977; Литвинов, Швецов, 1995), в сборе которых, кроме авторов, принимали участие Б.С. Юдин, Ю.Г. Швецов, Л.И. Галкина, А.Ф. Потапкина, Т.В. Поймуртова.

Для характеристики структуры доминирования сообществ грызунов лесного пояса Алтайских гор была применена балльная оценка на основании индекса доминирования, который отражает соотношение вида в сообществах (и.д., %): при и.д. > 10 вид считается доминирующим, при  $3 < \text{и.д.} < 10$  – обычным, при и.д. < 3 – редким, а при и.д. < 1 – единичным (табл. 1.)

В качестве показателей разнообразия сообществ использовали наиболее часто применяемые в экологии сообществ информационные индексы разнообразия (Бигон и др., 1989), представленные в форме многомерных пиктограмм.

Для определения сходства сообществ грызунов из разных районов применяли кластерный анализ (определение евклидова расстояния методом одиночной связи). Все расчеты произведены с помощью программы «Statistica 6.0». В анализ параметров биоразнообразия (информационные индексы и кластерный анализ) не были включены синантропные виды (домовая мышь), а также виды, численность которых нельзя установить применяемым методом. К ним относятся характерные только для Северо-Западного Алтая обыкновенный хомяк (редкий вид) и алтайский цокор.

### **Фауна и население грызунов Северо-Западного Алтая**

Основные биотопы, на которых располагались площадки с ловчими канавками, относились к трем типам ландшафта. Для лесного типа был характерен злаково-разнотравный, злаково-осоковый и крупнотравный



Таблица 1. Бальная оценка численности грызунов в сообществе лесного пояса Алтайских гор.

| Место исследований | Заповед-<br>ник | Черга | Онгудай | Чемал | Каракол | Телецкое |
|--------------------|-----------------|-------|---------|-------|---------|----------|
| Количество видов   | 14              | 12    | 13      | 12    | 14      | 11       |
| Мышовки:           |                 |       |         |       |         |          |
| алтайская          | 4               | 3     | -       | -     | -       | -        |
| лесная             | -               | 3     | 3       | 1     | 3       | 3        |
| Полевки:           |                 |       |         |       |         |          |
| красная            | 4               | 1     | 4       | 2     | 4       | 4        |
| красно-серая       | 3               | 2     | 4       | 3     | 3       | 3        |
| обыкновенная       | 4               | 4     | 4       | 4     | 4       | -        |
| темная             | 4               | 3     | 4       | 4     | 3       | 3        |
| экономка           | 3               | 3     | 3       | 2     | 4       | 4        |
| узкочерепная       | 1               | -     | -       | -     | -       | -        |
| рыжая              | -               | -     | 2       | 4     | 3       | 2        |
| водяная            | 1               | -     | 3       | 3     | 3       | -        |
| плоскочерепная     | -               | -     | 2       | 2     | -       | -        |
| Мыши:              |                 |       |         |       |         |          |
| восточноазиатская  | 3               | 2     | 3       | 3     | 3       | 3        |
| лесная             | 1               | -     | 3       | -     | 1       | 1        |
| полевая            | 3               | 4     | 1       | 4     | 1       | 1        |
| малютка            | 2               | 1     | 1       | 2     | 1       | 1        |
| Хомяк обыкновенный | 1               | 1     | -       | -     | -       | -        |
| Цокор алтайский    | 1               | 1     | -       | -     | -       | -        |
| Лемминг лесной     | -               | -     | -       | -     | 1       | 1        |

лес. Во второй, экотонный тип ландшафта вошли экотон на границе березового леса и разнотравно-злакового луга, а также субальпийское высокоотравье на склоне. Третий, открытый тип ландшафта включал закустаренную поляну между черневым и пойменным лесом, мезофитные кустарничники разнотравно-злаковые, злаково-разнотравную поляну. Характеристика населения мышевидных грызунов обследованного района приведена на рис. 1.

Во всех типах ландшафта доминирующую группу грызунов составляют лесные полевки (красная, *Clethrionomys rutilus* Pall. и красно-серая, *Cl. rufocanus* Sund.), алтайская мышовка (*Sicista napaea* Holl.) и полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.). Субдоминантами являются темная полевка (*M. agrestis* L.) и восточноазиатская мышь (*Apodemus peninsulae*

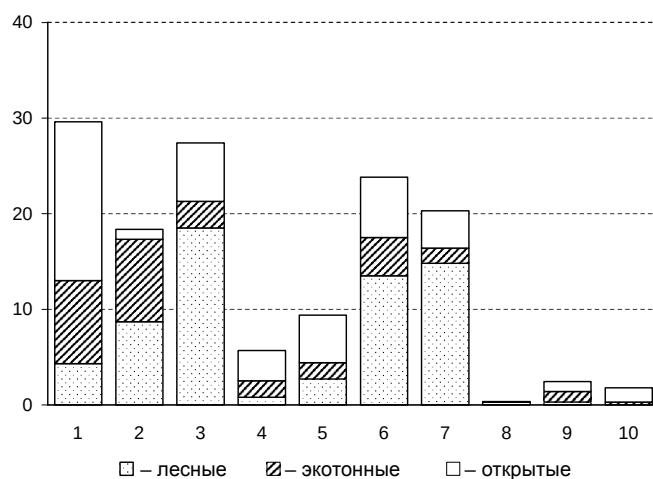


Рис. 1. Многолетние усредненные показатели численности грызунов (на 100 к/с) в группах биотопов лесного пояса Тигирекского хребта (Северо-Западный Алтай). Виды: 1 – мышовка алтайская; полевки: 2 – красная, 3 – красно-серая, 4 – обыкновенная, 5 – темная, 6 – экономка; мыши: 7 – восточноазиатская, 8 – малая лесная, 9 – полевая, 10 – малютка.

Thomas). Алтайская мышовка многочисленна в биотопах с открытым типом ландшафта и обычна в остальных. Многочисленны в лесу полевки красно-серая и экономка, а также восточноазиатская мышь; редки здесь обыкновенная полевка (*M. arvalis* Pall.) и полевая мышь (*A. agrarius* Pall.). В остальных биотопах все эти виды обычны. Темная и красная полевки оказались обычными видами для всех исследованных местообитаний. Численность малой лесной мыши (*A. uralensis* Pall.) очень низка на открытых пространствах, чуть выше в лесу, и совсем не отмечен этот вид в пограничных биотопах. Мышь-малютка (*Micromys minutus* Pall.) в пограничных биотопах редка, обычна на открытых участках, а в лесном массиве не встречается. Алтайский цокор (учитывался отдельно капканами) также не был отмечен в лесу, в остальных биотопах он оказался редким. В литературе отмечено обитание на этой территории узкочерепной (*M. gregalis* Pall.) и водяной полевок (*Arvicola terrestris* L.).

### Сообщества грызунов лесного пояса Алтайских гор

Сообщества грызунов сравниваемых участков имеют сходный состав из 8–14 видов, обычный для таежных районов гор юга Сибири. Для более сухих западных районов (Заповедник, Черга) характерны алтайская мышовка и алтайский цокор (*Myospalax myospalax* Laxmann), обыкновенная полевка и обыкновенная мышь.

новенный хомяк (*Cricetus cricetus* L.), которые не зарегистрированы на других участках.

На обследованной территории участка Черга, самого малочисленного по видовому составу (9 видов, не включая синантропов), в сообществе грызунов доминируют обыкновенная полевка и полевая мышь, субдоминанты – полевки темная, экономка, алтайская и лесная мышовки. Доминирующие виды, выделенные в соответствии с бальной оценкой (табл. 1), многочисленны, редкими являются красная полевка и мышь-малютка. Остальные виды грызунов обычны. В этих районах обитают также обыкновенный хомяк и алтайский цокор.

На участке Онгудай в отрогах Теректинского хребта выделено четыре доминирующих вида: лесные (красная и красно-серая) обыкновенная и темная полевки, и один субдоминант – полевка-экономка. Все эти виды в сообществе многочисленны, полевая мышь и мышь-малютка редки (Юдин и др., 1979), остальные виды обычны.

В сообществе грызунов участка Чемал доминантами являются серые полевки (темная и обыкновенная), субдоминантами рыжая (*Cl. glareolus* Schreber), красно-серая полевки и полевая мышь. Обычные виды – полевки: лесные (красная и красно-серая), экономка, водяная и плоскочерепная (*Alticola strelzowi* Kastsch.); мыши: малютка и восточноазиатская. Редкой в сообществе была лесная мышовка (*Sic. betulina* Pall.).

Урочища хребта Иолго (Каракол) выделяются среди остальных своим видовым богатством: здесь достоверно отмечено обитание 14 видов. Доминируют полевки красная, обыкновенная и экономка, субдоминанты – лесная мышовка и красно-серая полевка. Редки малютка, малая лесная и полевая мыши. Остальные виды обычны.

Сравнительно малочисленное по видовому составу сообщество грызунов участка Телецкое озера. На этой территории достоверно отмечено обитание 11 видов грызунов. Доминанты в сообществе – полевки красная и экономка, субдоминанты – лесная мышовка и восточноазиатская мышь. Обычны красно-серая, темная и рыжая полевки, редки лесной лемминг, мыши: малютка, полевая и малая лесная.

### **Параметры биоразнообразия сообществ грызунов лесного пояса**

Рассчитанные для сравниваемых сообществ грызунов четыре информационных индекса разнообразия и выравненности отображены в форме пиктограмм (рис. 2). Эти фигуры имеют вытянутые в вертикальном направлении формы, характерные для таежно-лесных сообществ грызунов с ненарушенной структурой доминирования и высокой степенью выравненности (Литвинов, 2004).

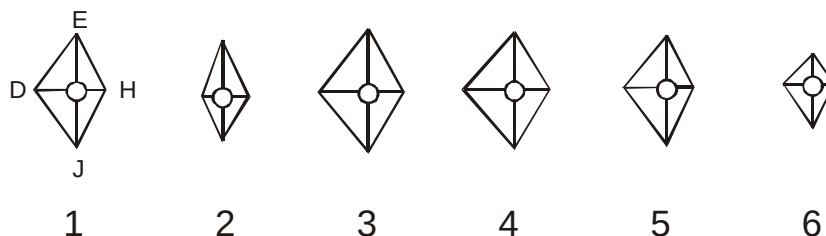


Рис. 2. Пиктографики информационных индексов биоразнообразия сообществ грызунов лесного пояса Алтайских гор.

D, E – индексы Симпсона; H, J – индексы Шеннона.

1 – Заповедник; 2 – Черга; 3 – Онгудай; 4 – Чемал; 5 – Каракол; 6 – оз. Телецкое

Самые низкие значения индексов имеют сообщества участков Черга и Телецкое озеро, что свидетельствует о значительном доминировании нескольких видов в сообществе и меньшей его выравненности. В пределах Чергинского хребта это связано с тем, что многие ландшафты подверглись значительной антропогенной трансформации: здесь широко развиты земледелие и скотоводство, что влечет за собой перераспределение видового состава и структуры доминирования грызунов. В сообществе грызунов в окрестностях Телецкого озера нарушения могут быть объяснены противофазными динамическими колебаниями численности лесных полевков и экономки (происходит смена доминантов сообщества) и трансформацией кедровой тайги левобережья озера, где проводят промышленные лесозаготовки (Литвинов, Швецов, 1995).

Наиболее сходны формы пиктографиков участков Заповедник, Каракол и Онгудай-Чемал. Их вытянутая в вертикальной плоскости форма свидетельствует о равномерности распределения видов и высокой степени выравненности сообществ грызунов.

Сходство сообществ грызунов исследуемых хребтов Алтая, вычисленное с учетом многолетних средних показателей структуры доминирования, продемонстрировано на дендрограмме (рис. 3). Несмотря на сходный видовой состав грызунов, обитающих в разных хребтах Алтая, их сообщества различаются по показателям, определяющим структуру доминирования. Четко выделяются три кластера сообществ с наибольшим сходством. Они расположены на дендрограмме в соответствии с географическим положением участков с востока на запад: Телецкое–Каракол; Чемал–Онгудай; Черга–Заповедник. Уровень сходства сравниваемых сообществ довольно высок: 16 единиц евклидова расстояния, что свидетельствует о сходном процессе формирования фауны лесного пояса в горах Алтая. Сообщества грызунов западных хребтов (Заповедник, Черга) проявляют наи-

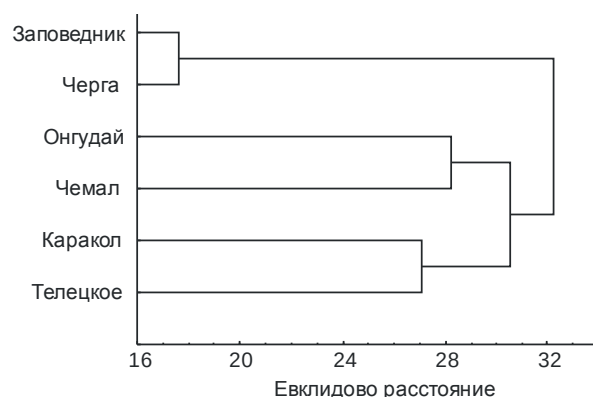


Рис. 3. Сходство сообществ грызунов лесного пояса Алтайских гор по структуре доминирования.

меньшее сходство: менее 2 единиц. В этих сообществах наиболее сходны видовой состав и структура доминирования, отсутствуют или представлены в незначительном количестве виды, характерные для соседних территорий (лесная мышовка, рыжая полевка, мышь-малютка).

Ранее нами было показано, что население мышевидных грызунов Горного Алтая можно характеризовать как некий континуум, имеющий различный уровень изменений в разных географических районах при общем значительном уровне сходства. Было определено, что различия в показателях структуры доминирования в сравниваемых сообществах, обусловленное экогеографическими факторами (пространственный аспект), значительно сильнее, чем многолетние изменения этой структуры в каждом сообществе, связанное с динамикой численности (временной аспект) (Литвинов, Швецов, 1995). Установлено, что показатели видового разнообразия сообществ мелких млекопитающих Горного Алтая существенно различаются в условиях типичной горной тайги и высокогорных степей. Вырубка лесов и чрезмерное развитие скотоводства заметно нарушают структуру сообществ грызунов и снижают их разнообразие. Результаты этих изменений, выраженные информационными показателями, не согласуются с подобными показателями, измененными природно-зональным влиянием (Литвинов, 2004).

Вместе с тем, сравнительный анализ фауны и населения сообществ грызунов лесного пояса Алтайских гор, находящихся в северной части Алтайской горной системы и расположенных примерно на одной широте, выявил незначительные изменения их фаунистического состава и показателей численности по направлению с запада на восток. Сравнение пара-

метров биоразнообразия сообществ указывает на сходство видового состава, структуры доминирования и информационных показателей. Это свидетельствует о том, что существуют общие принципы формирования горно-таежных сообществ.

### Литература:

- Кумина А.В., 1963. Алтай-Саянское нагорье // Западная Сибирь. М.: Изд-во АН СССР. С. 417–449.
- Литвинов Ю.Н., 2004. Оценка влияния факторов различной природы на показатели разнообразия сообществ мелких млекопитающих // Успехи соврем. биол. Т. 124. № 6. С. 612–624.
- Литвинов Ю.Н., Швецов Ю.Г., 1995. Опыт оценки биологического разнообразия сообществ (на примере грызунов Горного Алтая) // Успехи соврем. биол. Т. 115. № 6. С. 669–676.
- Юдин Б.С., Потапкина А.Ф., Галкина Л.И., Половинкина Р.А., 1977. Эколого-фаунистический анализ населения мелких млекопитающих (Micromammalia) Центрального Алтая // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука. С. 5–32.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф., 1979. Млекопитающие Алтай-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука. 296 с.
- Hellman J.J., Fowler G.W., 1999. Bias, precision, and accuracy of four measures of species richness // Ecol. Applications. V. 9. P. 824–834.

**Yu.N. Litvinov, L.V. Pozhidaeva**

### **Rodent communities of the forest area of Altai mountains**

We studied fauna and communities of wild rodents from forest area of Tigirekskii ridge (North-West Altai). A comparative analysis of data from places located at the same latitude was performed. Structure of rodent community at any locality depends on microhabitat structure. Parameters of variety and stability of studied communities were similar. As a whole similarity in structure of rodent communities from different sites of forest area of mountain Altai region reflect common principles of formation and functioning of small mammal communities in mountain landscapes.

**Ю.Н. Литвинов, Л.В. Пожидаева**

## **БИОРАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ ЗЕМЛЕРОЕК ГОР АЛТАЯ**

На территории Сибири в разных природных комплексах фауна насекомых млекопитающих представлена сходным набором видов и подразделяется на фаунистические группировки, качественный и количественный состав которых изменяется в зависимости от зонально-ландшафтных, провинциальных, высотно-поясных и других географических условий. В нашем понимании фаунистическая группировка – это набор видов, населяющий обследованный модельный ключевой участок. В горно-таежных ландшафтах состав фаунистических группировок насекомых млекопитающих<sup>1</sup>, основу которых составляют землеройки, наиболее представлен по сравнению с другими типами ландшафтов. Рассматриваемое в наших исследованиях сообщество землероек представляет собой население обследованного ключевого участка. Это эволюционно сложившаяся ассоциация таксономически близких симпатрических видов, имеющих древние родственные связи. Территория, занимаемая сообществом, должна соответствовать определенным требованиям к кормовым, защитным, температурным и другим условиям среды, которые необходимы для существования всех составляющих его видов.

Цель работы заключалась в изучении фауны и экологических характеристик сообществ насекомых млекопитающих, обитающих на территории Горного Алтая. Для выяснения принципов организации разных сообществ и сравнения параметров их биоразнообразия использованы материалы из таежно-лесных и высокогорных участков Алтайских горных хребтов, расположенных в Республике Алтай и прилежащих территориях. Такое сравнение имеет большое значение для понимания процессов формирования сообществ, а также факторов, определяющих пространственно-временные отношения видов в разных географических масштабах (Hellman, 1999).

### **Материалы и методы**

Многолетние стационарные исследования осуществлялись на территории заповедника «Тигирекский» (модельный участок «Заповедник»), в Прителецкой тайге на северо-восточном берегу Телецкого озера (участок «Телецкое»), на Северо-Западном Алтае в окрестностях поселков Черга и Мухор-Черга (участок «Черга»).

---

<sup>1</sup> крупные насекомоядные – ежи и кроты – нами не исследовались.

Для анализа фауны, населения, параметров биоразнообразия использованы собственные и литературные учетные сведения по насекомоядным млекопитающим за разные годы из следующих модельных участков, относящихся к Алтайской горной системе: Западный (хребты Тигирекский, Колыванский), Северо-Западный (отроги хр. Башчелакский, Чергинский), Центральный (хребты Катунский, Куминский, Тонгош, Иолго, северные отроги хр. Теректинский), Северо-Восточный (отроги хребтов Абаканский, Сумультинский) и Юго-Восточный Алтай (Чуйская котловина, хребты Сайлюгем, Чихачева) (Юдин и др., 1977, 1979; Потапкина, 1980; Лукьянова, 1980; Юдин, 1988; Литвинов, Швецов, 1995; Долговых, 2006).

Основные закономерности изменения видового и структурного разнообразия выявляются при сравнении сообществ, обитающих на разных модельных ключевых участках. В пределах каждого участка выделялись учетные площадки, на которых присутствовали все характерные для обследуемого зонального ландшафта биотопы (Литвинов, 2001).

Проанализировано более 4000 экземпляров зверьков 9 видов, относящихся к семейству землеройки (Soricidae), отработано около 27000 конусо-суток (к/с). Показатель численности (п.ч.), характеризующий относительную численность вида, рассчитывался на 100 конусо-суток. За индекс доминирования (и.д.) принимали процент или долю вида в сообществе. Применены информационные индексы видового разнообразия и выравнимости Шеннона (H, J) и Симпсона (D, E) (Литвинов, 2001; Бигон и др., 1989; Мэггарран, 1992) с анализом многомерных пиктографиков.

Из методов многомерной статистики для изучения сходства многовидовых группировок землероек применялся кластерный анализ на основе количественных показателей с определением евклидова расстояния и последующим анализом дендрограммы (Андреев, 1980).

Связь между видами в сообществе определялась попарным сравнением среднегодовых значений численности с применением рангового коэффициента корреляции Спирмена и последующим анализом классификационных построений (Андреев, 1980). Этот метод позволяет судить об экологической структуре сообщества из разных участков с привлечением (если такое возможно) многолетних данных об изменении численности составляющих его видов (Литвинов, Панов, 1998).

### **Видовой состав, районирование, сходство**

Сообщества землероек Алтайских гор представлены девятью видами (рис. 1). Видовой состав и структура доминирования в сравниваемых сообществах изменяется по широтно-долготным и высотно-поясным градиентам среды в пределах Алтайской горной системы. В целом сходный



видовой состав и сходство численных характеристик долевого участия каждого вида обуславливают значительную близость (22 единицы евклидовой дистанции) сообществ четырех основных горных провинций, полученную в результате кластерного анализа данных (рис. 2). Наибольшую близость демонстрируют сообщества Западного и Северо-Восточного Алтая с хорошо выраженным видом-доминантом (обыкновенная бурозубка). Наименьшее сходство с другими имеет обедненное высокогорное сообщество, состоящее из пяти видов с неравномерной структурой доминирования.

В разных географических провинциях в группу доминантов чаще всего входят бурозубки: обыкновенная, средняя, тундряная, малая и равнозубая; остальные виды немногочисленны.

Средние пространственно-временные значения долевого участия каждого вида-доминанта в сообществах землероек лесного пояса Алтайских гор демонстрируют следующее (рис. 3). Основным доминантом в сообществах – обыкновенная бурозубка, доля (или индекс доминирования) этого вида достоверно выше, чем других видов-доминантов по всем участкам за разные годы (кроме Юго-Восточного Алтая, где она отсутствует). Четыре других вида – бурозубки средняя, малая, равнозубая и тундряная – не достигают такой высокой относительной численности и являются содоминантами. Остальные виды землероек обычно немногочисленны.

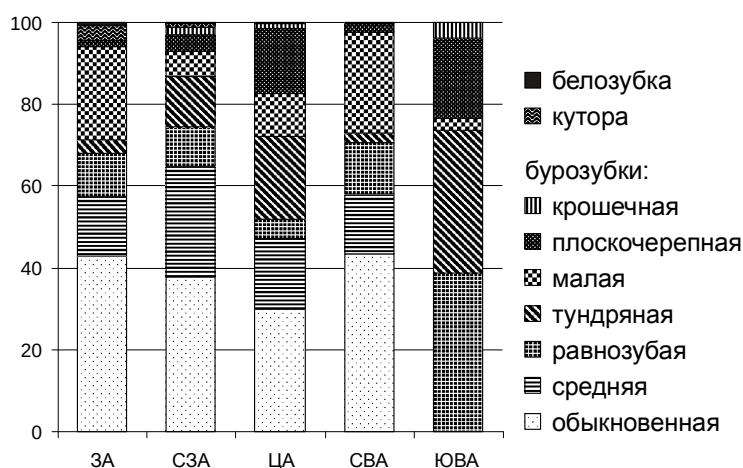


Рис. 1. Структура доминирования сообществ землероек из разных провинций Горного Алтая: ЗА – Западный Алтай, С-ВА – Северо-восточный, ЦА – Центральный, С-ЗА – Северо-западный, Ю-ВА – Юго-восточный.

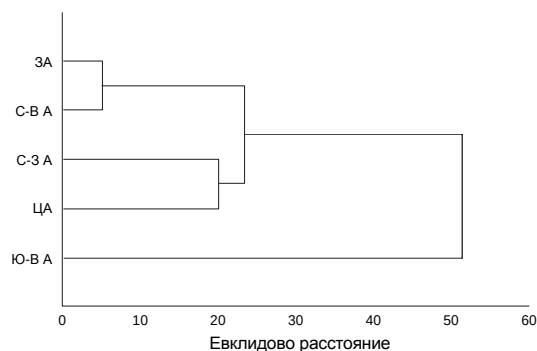


Рис. 2. Сходство структуры доминирования сообществ землероек разных провинций Горного Алтая. Обозначения как на рис. 1.

При рассмотрении изменений видового состава и структуры доминирования сообществ насекомоядных млекопитающих в направлении с севера на юг выявлено, что долевое участие основных доминантов – обыкновенной, средней и малой бурозубок – снижается, в то время как тундряной и плоскочерепной бурозубок – увеличивается. В юго-восточных сообществах также наблюдается резкое повышение доли равнозубой бурозубки, вследствие чего этот вид занимает здесь доминирующее положение. При смене доминантов не наблюдается значительных изменений

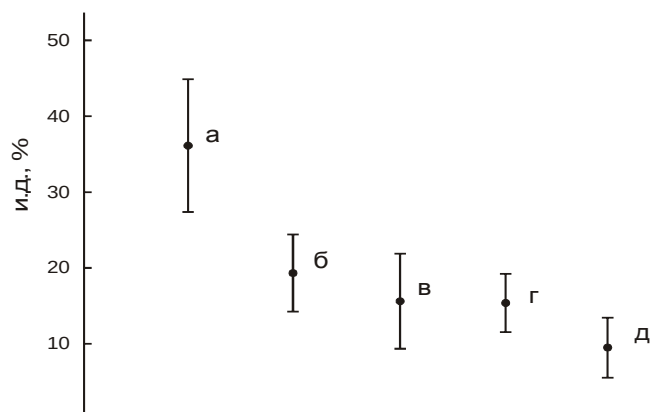


Рис. 3. Многолетние усредненные (за 16 лет) значения индексов доминирования пяти видов-доминантов в сообществах землероек Горного Алтая: а – *Sorex araneus*, б – *S. caecutiens*, в – *S. isodon*, г – *S. minutus*, д – *S. tundrensis*.

в информационных показателях и структуре самих сообществ.

В широтном направлении при продвижении на восток увеличивается доля в сообществах равнозубой и плоскочерепной бурозубок, которые тяготеют к более влажным темнохвойным лесам, приуроченным к восточным районам Алтайских гор. Здесь же отмечена крошечная бурозубка, не встречающаяся в более сухих западных провинциях Алтая. Доля малой бурозубки в структуре сообществ изменяется относительно Центрального Алтая симметрично в разных направлениях и незначительно: она в два раза выше в западных и восточных районах исследования, и ниже в центральном. Для тундряной бурозубки наблюдается обратная ситуация. Также отмечено, что при продвижении в широтном направлении с запада на восток положение доминирующих обыкновенной и средней бурозубок почти не изменяется.

Пространственно-временной анализ корреляционных взаимоотношений видов показывает, что сообщество землероек Алтайских гор представляет собой хорошо связанную пространственно-временную структуру, в которой большинство видов, включая виды-доминанты, имеют положительные корреляционные связи (синхронность) показателей численности как по годам, так и по разным участкам (рис. 4). Выявляется пространственно-временное соответствие и синхронность численных показателей у видов-доминантов в сообществах по всем участкам. Отрицательные корреляционные связи показывают взаимоотношения численных характеристик редких видов с видами-доминантами и между собой.

### Анализ разнообразия

На основании индексов разнообразия и выравненности сообществ землероек модельных участков Горного Алтая, различающихся в пространстве и во времени и расположенных в разных природных ландшафтах были построены 38 пиктограмм. Если за точку отсчета принимать

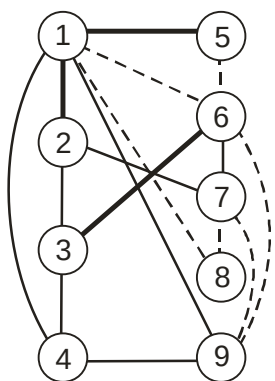


Рис. 4. Корреляционные связи в сообществах землероек Горного Алтая (за 16 лет). Пороги: толстая линия  $R \geq 0,5$  (достоверная корреляция на уровне 5 %); тонкая линия  $R \geq 0,3$ ; штриховая линия  $R \leq -0,2$ . Виды: бурозубки: 1 – обыкновенная, 2 – средняя, 3 – тундряная, 4 – малая, 5 – равнозубая, 6 – крошечная, 7 – плоскочерепная, 8 – сибирская белозубка, 9 – обыкновенная кутора.

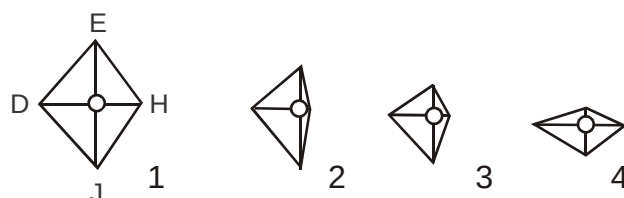


Рис. 5. Наиболее характерные формы пиктографиков для сообществ землероек Горного Алтая.

правильную форму пиктографика с эквивалентными значениями четырех индексов (рис. 5: график 1), такая форма свидетельствует о сбалансированном, ненарушенном, хорошо выровненном сообществе, находящемся в условиях, близких к оптимальным. Сообщество имеет равномерный ранговый состав видов. Такая форма пиктографика характерна для сообщества землероек Центрального Алтая и Северо-Западного Алтая, в котором из 12 лет исследований шесть лет сообщество имело близкие значения всех четырех индексов. Три года из девяти форма графика была другой (рис. 5: график 2) за счет сильного доминирования в эти годы средней бурозубки (40–45 %) и уменьшения доли других видов. В сообществе землероек Западного Алтая за шесть лет наблюдений четыре года характеризовались информационными индексами по типу пиктографика 2 (см. рис. 5: график 2) за счет сильного доминирования (до 68 %) в сообществе обыкновенной бурозубки, и отсутствия или низкой доли редких видов. Равномерная структура доминирования наблюдалась лишь два года.

Многие сообщества землероек Алтайских гор имеют иную форму пиктографика четырех информационных индексов (рис. 5: график 3). Такая форма характерна для сообществ землероек Северо-Восточного Алтая. Так, двенадцатилетние исследования сообщества землероек в Прителецкой тайге показывают, что величины всех индексов невелики по сравнению с другими сообществами, причем особенно мала величина индекса Шеннона. Это объясняется тем, что в данном сообществе почти всегда присутствует два или три вида-доминанта (обыкновенная, средняя и равнозубая бурозубки), а доли редких видов очень малы. Все это характеризует данное сообщество как сообщество средней степени нарушенности, полидоминантное.

Четвертая форма пиктографика (рис. 5: график 4) характеризует высокогорные сообщества землероек Алтая. Уплощенная форма графика по вертикальной оси свидетельствует о более высоких значениях индексов биоразнообразия D и H, чем индексов выравненности E и J (горизонтальные оси) в сообществах. Здесь мало видов землероек, они плохо выровнены и имеют неравномерный ранговый состав. В целом подобная струк-

тура доминирования сходна с таковой у сообществ грызунов открытых пространств.

Для характеристики провинциальных, географических различий в информационных параметрах сообществ землероек Алтайских гор мы представляем карту-схему усредненных пиктографиков разных провинций Алтая (рис. 6).

### Заключение

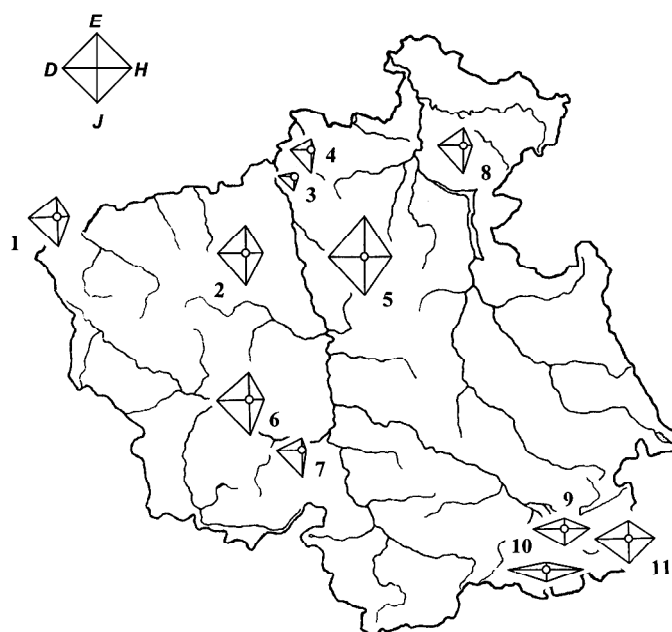


Рис. 6. Усредненные значения индексов разнообразия в сообществах землероек Горного Алтая, представленные в форме пиктографиков.

Индексы: D – Симпсона; E – выравниности Симпсона; H – Шеннона; I – выравниности Шеннона.

Сообщества: *Западный Алтай*: 1 – хребты Тигирекский, Колыванский; *Северо-Западный Алтай*: 2 – хребты Чергинский, Башчелакский;

*Центральный Алтай*: 3, 4 – северные отроги хр. Иолго, 5 – хр. Тонгош, 6 – хр. Теректинский, 7 – хр. Куминский;

*Северо-Восточный Алтай*: 8 – отроги хребтов Абаканский, Сумультинский;

*Юго-Восточный Алтай*: 9 – Чуйская котловина, 10 – хр. Сайлюгем,

11 – хр. Чихачева.

Сообщества землероек горных районов представляют собой ассоциации, включающие в себя от 4 до 9 видов, которые сформированы и организованы по определенным принципам, включающим как пространственные, так и временные характеристики организации и функционирования сообществ.

Сообщества имеют сходный видовой состав и структуру доминирования (особенно в лесном поясе гор). В лесном поясе Алтайских гор доминирует обыкновенная бурозубка, содоминанты – средняя, малая, реже – равнозубая и тундряная бурозубки. Изменение структуры доминирования сообществ происходит с запада на восток в долготном направлении. При продвижении в горы в сообществах происходит смена доминантов и выпадение отдельных видов. Таким образом, сообщества землероек, в отличие от сообщества грызунов, характеризуются наличием нескольких взаимозаменяемых видов-доминантов. В сообществах насекомых по разным градиентам, связанным со сменой географических условий, для разных видов хорошо прослеживается действие закона лимитирующих факторов. Это объясняет смену доминантов без значительного изменения структуры доминирования сообщества.

Сообщество землероек Алтайских гор представляет собой хорошо связанную структуру, в которой большинство видов, а особенно доминанты, имеют положительные корреляционные связи (синхронность) показателей численности как по годам, так и по разным участкам.

Индексы биоразнообразия выделяют четыре основных усредненных информационных характеристики, представленных определенными формой пиктографиков для каждого сообщества. Временные и пространственные различия информационных показателей характеризуются изменением следующих наглядных форм пиктографиков: а) переходом от оптимальной формы к слабонарушенной, монодоминантной и обратно (Западный Алтай, 6 лет; Северо-Западный Алтай, 12 лет), б) от слабонарушенной к средненарушенной, полидоминантной с низкими значениями всех информационных индексов (Северо-Восточный Алтай, 12 лет) и в) к слабовыравненной, с малым количеством видов, неравномерным ранговым составом в суровых условиях высокогорий (Юго-Восточный Алтай, 3 года).

### Литература:

- Андреев В.Л., 1980. Классификационные построения в экологии и систематики. М.: Наука. 151 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир. Т. 2. 278 с.
- Долговых С.В., 2006. Население мелких млекопитающих в Юго-Восточной географической провинции Алтая (Результаты полевых исследований 1997–1998 годов), Томск. 96 с.

- Кучерук В.В., 1963. Новое о методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР. 1963. С. 159–183.
- Литвинов Ю.Н., 2001. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭРИС. 125 с.
- Литвинов Ю.Н., 2004. Оценка влияния факторов различной природы на показатели разнообразия сообществ мелких млекопитающих // Успехи соврем. биол. Т. 124. № 6. С. 612–624.
- Литвинов Ю.Н., Панов В.В., 1998. Структурные связи как элемент биоразнообразия в сообществах грызунов Северной Барабы // Успехи соврем. биол. Т. 118. № 1. С. 101–108.
- Литвинов Ю.Н., Швецов Ю.Г., 1995. Опыт оценки биологического разнообразия сообществ (на примере грызунов Горного Алтая) // Успехи соврем. биол. Т. 115. № 6. С. 669–676.
- Лукьянова И.В., 1980. Количественная характеристика населения мелких млекопитающих Северо-Восточного Алтая // Проблемы зоогеографии и фауны. Новосибирск: Наука. С. 255–273.
- Мэггаран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 184 с.
- Потапкина А.Ф., 1980. Материалы по фауне мелких млекопитающих Алтае-Саянской горной страны // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука. С. 255–273.
- Юдин Б.С., 1988. Закономерности распространения насекомоядных млекопитающих Западной Сибири // Териография. М.: Наука. С. 133–164.
- Юдин Б.С., Потапкина А.Ф., Галкина Л.И., Половинкина Р.А., 1977. Эколого-фаунистический анализ населения мелких млекопитающих (Micromammalia) Центрального Алтая // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука. С. 5–32.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф., 1979. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука. 296 с.
- Hellman J.J., Fowler G.W., 1999. Bias, precision, and accuracy of four measures of species richness // Ecol. Applications. V. 9. P. 824–834.

**Yu. Litvinov, L. Pozhidaeva**

### **Diversity of shrews communities of Altai mountains**

An insectivores communities from different provinces of Gorny Altai consist of 4-9 species. The communities have similar species composition and dominant structure. The common shrew dominates in the mountain forest belt. The co-dominant species are Laxmann's shrew, Eurasian pygmy shrew, small, tundra, and rarely taiga shrews. Dominant structure of communities changes in longitudinal direction. A strong positive correlation of species abandons in different places and different years reflect stability of the communities.

**Ю.Н. Литвинов, С.А. Абрамов, В.В. Панов**

**ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ГРЫЗУНОВ  
МОДЕЛЬНЫХ ЛАНДШАФТОВ В СВЯЗИ  
С ПРОБЛЕМАМИ СТАБИЛЬНОСТИ  
И УСТОЙЧИВОСТИ**

*Единственный очевидный вывод состоит в том, что в рамках математических моделей бесполезно искать однозначную связь между сложностью и устойчивостью, которая в конкретных ситуациях определяется особенностями рассматриваемых структур и спецификой математических постановок задач.*

*Свирижев, Логофет  
Устойчивость биологических сообществ, 1987*

Существуя в виде симпатрических популяционных группировок, сообщества грызунов, в зависимости от пространственных и временных условий, имеют различные адаптационные стратегии. Временные изменения сообществ по годам выражаются в следующих основных процессах: популяционной динамике численности всего сообщества, смене доминантов и перестройке структуры доминирования, изменениях (колебаниях) информационных показателей. Выявление популяционных, численно-зависимых характеристик сообщества в определенный сезон по годам и разным ландшафтам позволяет выявить основные принципы, определяющие структуру и функционирование сообщества как целостной системы (Hansson, 1993; Williams et al., 2002; Yoccoz, Ims, 2004).

Перестройки в видовой (популяционной) структуре сообщества во временном аспекте происходят как последовательные преобразования. Метод «фазовых портретов» или «портретов стабильности» (Федоров, Гильманов, 1980; Экологические системы, 1981) позволяет отобразить размах и плавность реакции сообщества как динамической системы на внешние воздействия за разные годы. Метод дает возможность выявить характер динамики системы при отклонении от стационарного состояния (состояние с нулевой скоростью изменения параметра).

Вместе с тем, анализ временных, межвидовых, численно-зависимых характеристик различных сообществ позволяет с разных сторон оценить различие в динамических процессах и, в конечном итоге, дать оценку степени их устойчивости. В терминах формальных представлений этот



вопрос сводится к установлению преобладания сильных или слабых взаимодействий между образующими сообщество популяциями разных видов, количественным выражением которых служат элементы структурной (в нашем случае корреляционной) матрицы (Федоров, Гильманов, 1980). Конечным выражением, позволяющим оценить степень стабильности и устойчивости сообщества, служит значение его связности (С).

Цель работы – на примере изучения многолетних динамических процессов в сообществах грызунов трех различных по ландшафтным и природно-климатическим условиям ключевых участков оценить стратегии функционирования этих сообществ в плане устойчивости их развития.

### **Материалы и методы**

Грызуны отлавливались в трех различных районах Западной Сибири, отличающихся своими ландшафтно-географическими условиями. Анализировались многолетние материалы из лесостепной зоны Северной Барабы (участок «Бараба», 1978–90 гг.), ленточного бора Правобережья Оби (лесопарковая зона Новосибирского Академгородка – участок «Академгородок», 1992–2007 гг.), кедрово-пихтовой тайги с примесью лиственных пород вблизи Телецкого озера (окрестности Телецкого стационара ИСиЭЖ СО РАН, участок «Телецкое», 1984–2004 гг.).

Отловы грызунов осуществляли методом стандартных ловчих канавок (Наумов, 1955) с начала июня до начала сентября. Всего отработано: в Северной Барабе – 37 000, в окрестностях Академгородка – 27 968, в районе Телецкого озера 25 890 конусо-суток, отловлено и проанализировано около 15 520, 5 400 и 5000 особей грызунов соответственно.

Для числовой характеристики видов в сообществе использовали показатель относительной численности на 100 конусо-суток. Показатели биоразнообразия оценивались с помощью информационных индексов разнообразия Симсона и Шеннона (Одум, 1986; Бигон и др., 1989; Мэгарран, 1992), рассчитанных по долям видов. Доминирующими считали виды, по многолетним средним численным и процентным показателям преобладающие в сообществе. Ключевыми считались виды, численность которых может флуктуировать в значительных пределах, в отдельные годы возрастая до максимума (полное доминирование) и понижаясь до минимума. В среднем, такие виды не являются доминантами сообщества. Эти виды в целом имеют структурообразующую функцию, более значимую, чем у доминантов (Примаков, 2002).

#### *Изучение фазовых портретов*

Наиболее просто фазы популяционной динамики определяются нахождением максимумов и минимумов временного ряда. Однако во мно-

гих случаях, когда нет четко выраженной динамики, выделение таких максимумов (минимумов) бывает затруднительным. Хотя субъективное выделение фаз и является возможным, предпочтительно использовать более объективные методы, такие как анализ методом главных компонент (Ефимов и др., 1988), метод «гусеницы» (Главные компоненты..., 1997) или SSA (Hassani, 2007).

Основная идея метода состоит в преобразовании временного ряда с помощью сдвиговой процедуры в траекторную матрицу и дальнейшем её исследовании с помощью метода главных компонент. В конечном итоге, результатом применения метода является разложение временного ряда на составляющие: систематические (определяемые закономерностью развития процесса во времени) и несистематические («шум») с последующим удалением «шумовой» составляющей. При этом состояние сообщества в определенный год представляется точкой на плоскости, образованной соответствующей парой компонент. Соединяя последовательно эти точки, получим фазовые портреты, дающие возможность визуального изучения траектории ряда в многомерном пространстве его состояний. Метод применим к любому временному ряду, не требует стационарности, как, например, спектральный анализ, выявляет тренды, если они имеются, без каких либо предположений об их природе и форме (Ефимов, Ковалева, 2007). При проведении компонентного анализа данные по численности видов предварительно логарифмировались ( $\ln$ ). Сглаживание траектории в фазовом пространстве проводилось методом кубического сплайна. Этим методом исследовалось движение численности видовых популяций и информационных индексов, характеризующих состояние сообщества в определенные моменты времени.

#### *Факторный анализ*

Многолетние данные по численности также обработаны с помощью метода главных компонент. В последние годы применение этого метода в биологии значительно расширилось в связи с тем, что он позволяет получить информацию, которую трудно извлечь другими способами. Как сказано выше, метод главных компонент успешно применяется при исследовании различных временных рядов с целью анализа, классификации и прогноза (Ефимов и др., 1988). В нашей работе метод применялся также для ординации видов в зависимости от факторов, определяющих их годовую динамику (Уильямсон, 1975). Поскольку в качестве признаков использовались показатели численности в разные годы, то виды, входящие в сообщество, расположились в пространстве факторов согласно сходству или различию динамики численности их популяций.

*Анализ структурных корреляционных матриц сообществ*

Связь между видовыми популяциями в сообществе определяли парным сравнением среднегодовых значений численности с применением рангового коэффициента корреляции Спирмена ( $R_s$ ) и последующим анализом классификационных построений. Этот метод позволяет судить об экологической структуре сообщества на основе многолетних данных об изменении численности составляющих его видов. Ранее показано, что в условиях Барабы некоторое уменьшение сходства динамики численности пары видов грызунов может быть вызвано их конкурентным взаимодействием (Ердаков и др., 1980). При этом значительное численное превосходство одного вида действует подавляюще на партнера вне зависимости от благоприятствующих последнему абиотических условий. Говоря о конкуренции, мы имеем в виду не прямую борьбу за ресурсы и территорию, а сформированную под влиянием комплекса изменяющихся по годам факторов структуру экологических взаимоотношений различных видов, выраженную через корреляцию многолетних показателей численности. Речь идет о косвенно выраженной конкуренции, которая так или иначе присутствует во всех сообществах и играет первоочередную роль в их организации (Джиллер, 1988). Мету связности сообщества определяли как отношение числа хорошо проявленных ( $p \leq 0,05$ ) положительных ( $R_s \geq 0,5$ ) и отрицательных ( $R_s \leq -0,2$ ), т.е. реализованных связей к общему числу возможных связей (Маргалеф, 1992).

### **Результаты и обсуждение**

В сообществах диких грызунов многолетние динамические процессы в структуре доминирования позволяют поддерживать существование всей системы. Вместе с тем наибольшее значение в структуре любого сообщества имеют виды, представленные большим числом особей. Характерный облик ландшафтам придают виды животных (ключевые и доминирующие), которые входят в состав их фоновых элементов, для этих видов комплекс прочих элементов ландшафта создает условия, благоприятные для обитания, успешного размножения, высокой численности, а сами животные, именно в силу способности к повышению численности, существенным образом влияют на прочие элементы, на весь облик ландшафта (Кузякин, 1962). В отличие от доминантов, ключевые виды оказывают большее влияние на структуру сообщества (Примак, 2002).

Схема анализа динамических процессов в сообществах грызунов разных ландшафтов выглядит следующим образом. Сначала обсуждается популяционная динамика численности видов, входящих в сообщества, а также динамика информационных показателей разнообразия. Затем ана-

лизируются фазовые портреты ключевых и доминирующих видов в сообществе, определяющих его основную структуру. Следующий этап – определение суммарной временной траектории динамики параметров разнообразия (информационный индекс Шеннона) модельных участков. С применением факторного анализа (главные компоненты) анализируется распределение популяций видов в пространстве главных компонент годовой динамики численности. В заключение выявляются внутренние корреляционные связи между видами, составляющими сообщество, обсуждается роль доминантов, ключевых, второстепенных и редких видов в структуре сообщества, определяется связность, стабильность и устойчивость сообществ к действию факторов различной природы.

#### *Динамика структуры сообщества грызунов Северной Барабы*

Сообщество грызунов в Северной Барабе представлено девятью видами. При анализе не рассматривались синантропные – домовая мышь (*Mus musculus* L.) и серая крыса (*Rattus norvegicus* Berk.), а также единичный в уловах обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus* L.). Один из важнейших компонентов сообщества – водяная полевка (*Arvicola terrestris* L.). Массовые размножения данного ключевого в сообществе вида происходят примерно через 10 лет и по времени совпадают с «влажной» природной фазой (Пантелеев, 1968; Максимов, 1984). В этот период значительные площади разных угодий заняты поселениями водяной полевки. Во время «сухой» фазы численность вида сокращается до минимума, его локальные поселения редко встречаются в поймах рек и других заболоченных биотопах.

Динамические процессы по годам в сообществе грызунов северной Барабы выглядят следующим образом (рис. 1). Суммарные показатели численности видов в сообществе увеличиваются, в основном, за счет значительного увеличения численности видов-доминантов (рис. 1: *а*) – 1981, 1985, 1986 гг. При средних и низких суммарных показателях численности в популяциях равномерность распределения видов в сообществе возрастает, это выражается в высоких значениях информационных индексов (рис. 1: *б*) – 1978–80, 1984–85, 1988–90 гг. Резкая вспышка численности доминантов (особенно водяной полевки) и последующий год ее спада значительно понижают величину информационных индексов разнообразия (рис. 1: *б*).

Фазовый портрет популяции водяной полевки – ключевого, структурообразующего вида в сообществе грызунов, – представляет собой почти правильную окружность (рис. 2: *а*). Годы – как с высокими показателями численности, так и с низкими – равномерно группируются в разных частях графика. Факторы, которые обуславливают движение численных показателей вида по годам, формируют плавную траекторию и способствуют циклическому ходу системы. Это незатухающие колебания, сви-

детельствующие о стабильных популяционных циклах, известных и ранее (Максимов, 1984).

Доминант в сообществе грызунов Северной Барабы – полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.) – имеет сходный с предыдущим видом фазовый портрет (рис. 2: б). Ранее было показано, что движение численности полевой мыши в Северной Барабе происходит в противофазе движению численности водяной полевки и имеет корреляцию с несколькими видами в сообществе (Литвинов, Панов, 1998). График показывает, что процесс спада и подъема численности в популяции полевой мыши происходит медленно, фаза подъема растянута на 3–4 года. Фазовые портреты второстепенных (например, рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreder) рис. 2: в) и редких видов в сообществе грызунов Северной Барабы имеют

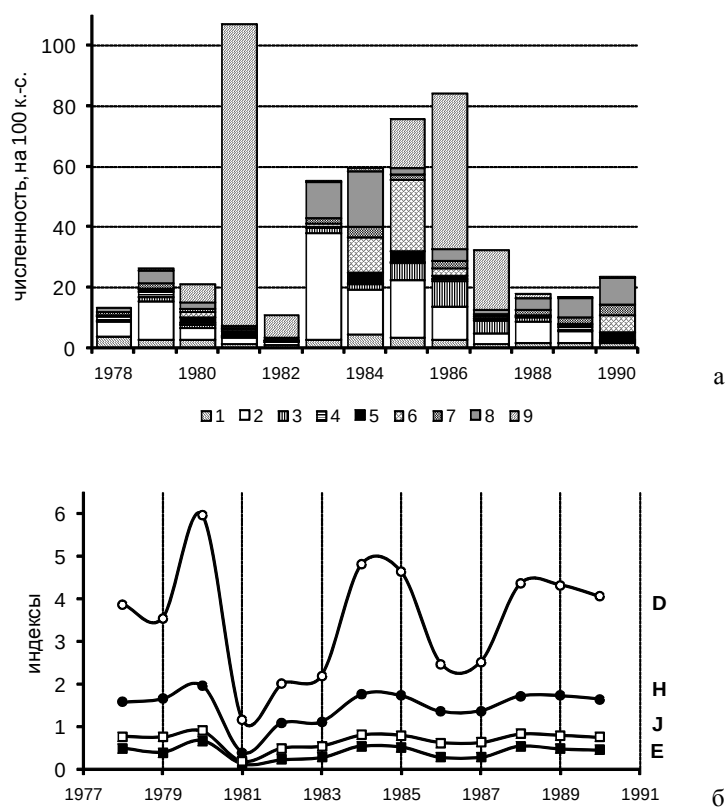


Рис. 1. Годовые средние показатели относительной численности (а) и индексов разнообразия (б) грызунов Северной Барабы (на 100 конусо-суток). Виды: 1 – лесная мышовка, 2 – полевая мышь, 3 – мышь-малютка, полёвки: 4 – узкочерепная, 5 – экономка, 6 – темная, 7 – красная, 8 – рыжая, 9 – водяная.

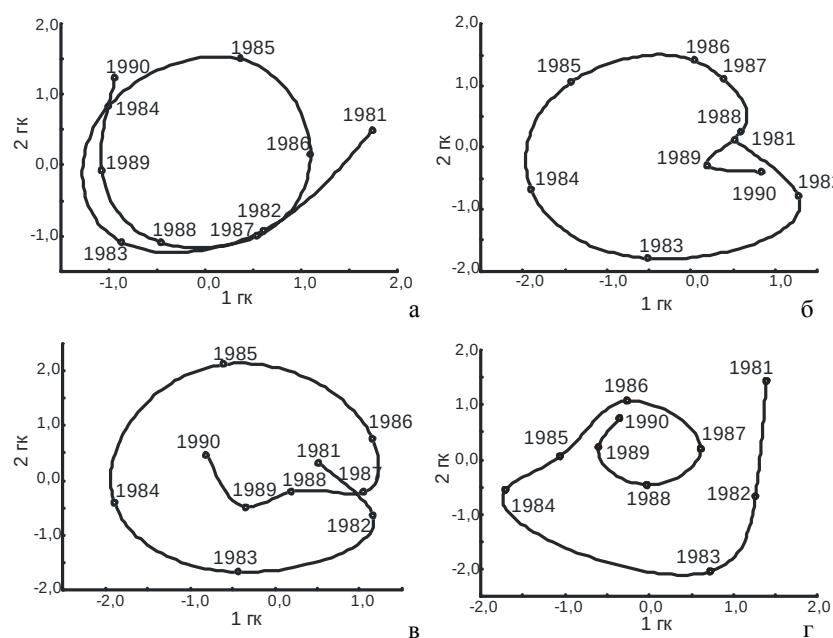


Рис. 2. Фазовые портреты многолетней динамики численности популяций и индекса разнообразия Шеннона (Н) сообщества грызунов Северной Барабы: а – водяная полевка, б – полевая мышь, в – рыжая полевка, г – индекс Шеннона.

сходный с вышеописанными облик. Относительно плавные изменения численности, которые обычно укладывается в 3–5-летний цикл, характерный для многих видов грызунов (Садыков, Бенинсон, 1992). В целом портреты отражают устойчивые незатухающие колебания среднегодовых показателей численности видов, входящих в сообщество. Устойчивость цикла обусловлена устойчивостью амплитуды колебаний (Романовский и др., 1971)

Фазовый портрет информационного параметра разнообразия всего сообщества (индекс Шеннона) представляет собой спираль, закрученную внутрь (рис. 2: г). Для модельных сообществ такой фазовый портрет свидетельствует о перемещении системы по направлению к равновесию с существенным временем возврата. Можно предположить, что временной цикл показателя биоразнообразия сообщества связан с динамикой численности ключевого вида – водяной полевки. Уменьшение размаха колебаний с 1,5 до 0,5 единиц совпадает с высокими и средними пиками численности водяной полевки, которые существенно влияют на показатели разнообразия всего сообщества грызунов Северной Барабы (Литви-

нов, Панов, 1998). В наших исследованиях показано, что наряду с комплексом факторов, приводящих к высокой численности водяной полевки, этот грызун сам служит сильным фактором, формирующим структуру сообщества.

Многолетнее движение численных характеристик грызунов составляющих сообщество в Северной Барабе, взаимосвязано как с динамикой численности отдельных видов, так и с параметрами биоразнообразия всего сообщества. Сообщество характеризуется устойчивостью во времени (незатухающие колебания, которые, отклоняясь от устойчивого цикла, возвращают систему обратно). В то же время резкие изменения структуры биосистемы, позволяют такую категорию, как стабильность сообщества, рассматривать как «импульсную» (Одум, 1986).

Метод главных компонент уточняет и дополняет информацию об облике сообщества грызунов в Северной Барабе в течение 13 лет. При анализе средних по годам показателей численности девяти видов грызунов получены следующие результаты (рис. 3). Положительные вклады в первую главную компоненту внесли годы повышенной увлажненности территории, которые сопровождались подъемом численности водяной полевки (1981, 1982 и 1986, 1987 гг. табл. 1), а наибольшие отрицательные – с низкой численностью. Таким образом, распределение видов вдоль первой главной компоненты обусловлено изменчивостью показателей их обилия в зависимости от увлажненности территории в разные годы. Рас-

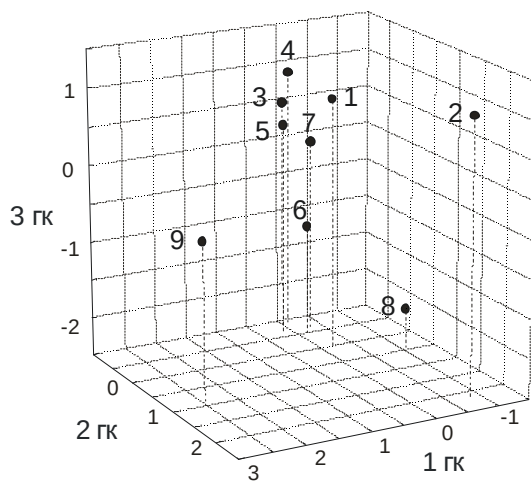


Рис. 3. Распределение видов грызунов Северной Барабы в пространстве 1–3 главных компонент. Номера видов те же, что на рис. 1.

положение видов вдоль первой компоненты соответствует их приуроченности к определенным биотопам по направлению от сухих к более увлажненным. Этот ряд укрупненных биотопов по увеличению степени увлажненности имеет следующий вид: колок (березовый лес) – поле – луг – болото. Расположение видов вдоль оси первой главной компоненты соответствует многолетним средним коэффициентам верности биотопу, рассчитанному для грызунов Барабы (Сообщества ..., 1978). Наибольшая изменчивость численного состава сообщества таким образом связана с «влажной» фазой популяционного цикла. Поэтому наиболее структурированный облик сообщество грызунов имеет в годы повышенной увлажненности территории, что выражается в сильной биотопической приуроченности видов.

Расположение видов вдоль второй главной компоненты (35,4 % учетной дисперсии), не имеющей корреляции с первой, соответствует многолетним средним значениям показателей их численности в сторону увеличения. В эту компоненту все годы (кроме 1990) внесли примерно равные положительные вклады. Третья главная компонента более всего выделяет рыжую полевку (рис. 3: точка 8). Наибольший вклад в эту компоненту внес 1990 год (табл. 1), когда этот вид доминировал в сообществе.

Таким образом, наиболее структурированный облик сообщество грызунов Северной Барабы имеет в годы повышенной увлажненности территории. Это выражается в сильной биотопической приуроченности видов и

отображается распределением средних показателей численности видов в факторном пространстве.

Смена природных условий, связанная с уровнем обводненности территории, влияет на условия существования всех видов сообщества. Сокращение и увеличение площади суши приводит к перестройке в структуре доминирования видов, хотя у доминантов их ранговые положения или статус в сообществе сохраняются. На рис. 4 представлена структура корреляционных отношений в сообществе мышевидных грызунов

|                     | <i>S.betulina</i> | <i>A.agrarius</i> | <i>M.minutus</i> | <i>M.gregalis</i> | <i>M.oecoonomus</i> | <i>M.agrestis</i> | <i>Cl.rutilus</i> | <i>Cl.glareolus</i> | <i>A.terrestris</i> |
|---------------------|-------------------|-------------------|------------------|-------------------|---------------------|-------------------|-------------------|---------------------|---------------------|
| <i>S.betulina</i>   |                   |                   |                  |                   |                     |                   |                   |                     |                     |
| <i>A.agrarius</i>   | 0,73              |                   |                  |                   |                     |                   |                   |                     |                     |
| <i>M.minutus</i>    | 0,37              | 0,65              |                  |                   |                     |                   |                   |                     |                     |
| <i>M.gregalis</i>   | 0,07              | 0,24              | 0,20             |                   |                     |                   |                   |                     |                     |
| <i>M.oecoonomus</i> | 0,48              | 0,07              | 0,20             | 0,06              |                     |                   |                   |                     |                     |
| <i>M.agrestis</i>   | 0,37              | 0,31              | 0,56             | 0,42              | 0,78                |                   |                   |                     |                     |
| <i>Cl.rutilus</i>   | 0,52              | 0,40              | 0,40             | 0,16              | 0,45                | 0,68              |                   |                     |                     |
| <i>Cl.glareolus</i> | 0,36              | 0,48              | 0,30             | 0,18              | 0,15                | 0,47              | 0,85              |                     |                     |
| <i>A.terrestris</i> | 0,27              | 0,11              | 0,46             | 0,19              | 0,15                | 0,20              | 0,32              | 0,52                |                     |

Рис. 4. Корреляционные связи ( $R_s$ ) в сообществе грызунов Северной Барабы.



нов Северной Барабы. Достоверная корреляция отмечена для семи видов, что, на наш взгляд, свидетельствует о частичном совпадении факторов, формирующих численный состав видов и определяющих их годовую динамику. Отрицательные корреляционные связи с другими видами в сообществе характерны для водяной и узкочерепной (*Microtus gregalis* Pall.) полевков – видов, условия обитания которых резко отличаются как друг от друга, так и от всех остальных компонентов сообщества. В данном случае имеет место пассивная конкуренция за ресурсы и территорию (Пантелеев, 1968; Фолитарек, 1959) (водяная полевка) и специфический набор требований к условиям обитания вида (узкочерепная полевка).

Таблица 1. Коэффициенты корреляции показателей численности видов грызунов Северной Барабы в разные годы с главными компонентами.

| Признаки<br>(годы) | Главные компоненты |       |       |
|--------------------|--------------------|-------|-------|
|                    | 1                  | 2     | 3     |
| 1978               | -0,47              | -0,61 | 0,49  |
| 1979               | -0,48              | -0,81 | 0,30  |
| 1980               | 0,62               | -0,74 | -0,03 |
| 1981               | 0,91               | -0,34 | -0,17 |
| 1982               | 0,85               | -0,47 | -0,14 |
| 1983               | -0,47              | -0,84 | 0,17  |
| 1984               | -0,62              | -0,55 | -0,52 |
| 1985               | 0,25               | -0,52 | -0,14 |
| 1986               | 0,87               | -0,46 | -0,11 |
| 1987               | 0,88               | -0,43 | -0,09 |
| 1988               | -0,42              | -0,88 | 0,07  |
| 1989               | -0,64              | -0,49 | -0,40 |
| 1990               | -0,48              | 0,06  | -0,87 |
| Доля дисперсии (%) | 41,7               | 35,4  | 12,6  |

Средние (1978–1990 гг.) ранговые значения видов грызунов Северной Барабы демонстрируют следующее (рис. 5). В доминирующую группу входят виды с небольшими пределами рангового положения и со средними значениями его коэффициента вариации – это полевая мышь, рыжая полевка и лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.). Далее следует вид, положение которого в сообществе резко изменяется по годам (водяная полевка), о чем свидетельствует значительное варьирование его статуса по годам и высокое значение его коэффициента вариации. В данном случае коэффициент вариации рангового положения служит мерой цикличности ранга вида и позволяет выстроить ряд от самого «циклического» – водяной полевки до самого «нециклического» – полевки-экономки

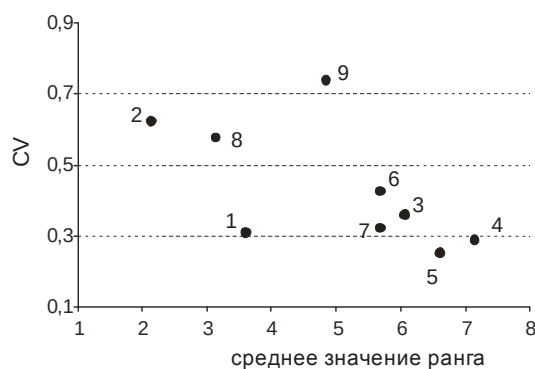


Рис. 5. Средние ранговые значения и коэффициенты вариации ранга (CV) видов грызунов Северной Барабы. Номера видов те же, что на рис. 1.

(*Microtus oeconomus* Pall.). Ранговые положения остальных представленных на рисунке видов довольно постоянны, о чем свидетельствуют показатели их варьирования.

*Динамика структуры сообщества грызунов окрестностей Новосибирского Академгородка*

В сообществе грызунов окрестностей Новосибирского Академгородка не отмечено резких всплеск численности отдельных видов, хотя суммарные показатели численности значительно флуктуируют (рис. 6: а). На фоне сравнительно высокого видового богатства (12 видов, исключая синантропные), перестройки структуры доминирования в сообществе незначительны, о чем свидетельствует ход изменения параметров разнообразия сообщества по годам (рис 6: б). Равномерная структура доминирования, которую лучше всего показывает индекс Симпсона D, совпадает с годами повышения суммарной численности всего сообщества. Сообщество хорошо выровнено, что свидетельствует о его стабильности.

Фазовый портрет доминирующего в сообществе грызунов вида красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sund.) в плоскости первых двух главных компонент характеризуется плавным движением по эллиптическим траекториям разного диаметра (различия в размахе колебаний) (рис. 7: а). Цикл равен примерно трем годам. Периодичность действия групп факторов, приводящих к динамике, сходна по годам и свидетельствует об устойчивости процесса.

По сходной траектории происходит движение численности субдоминанта в сообществе – полевой мыши (рис. 7: б). Фазовый портрет еще одного вида – лесной мышовки, которая входящего в доминирующую груп-

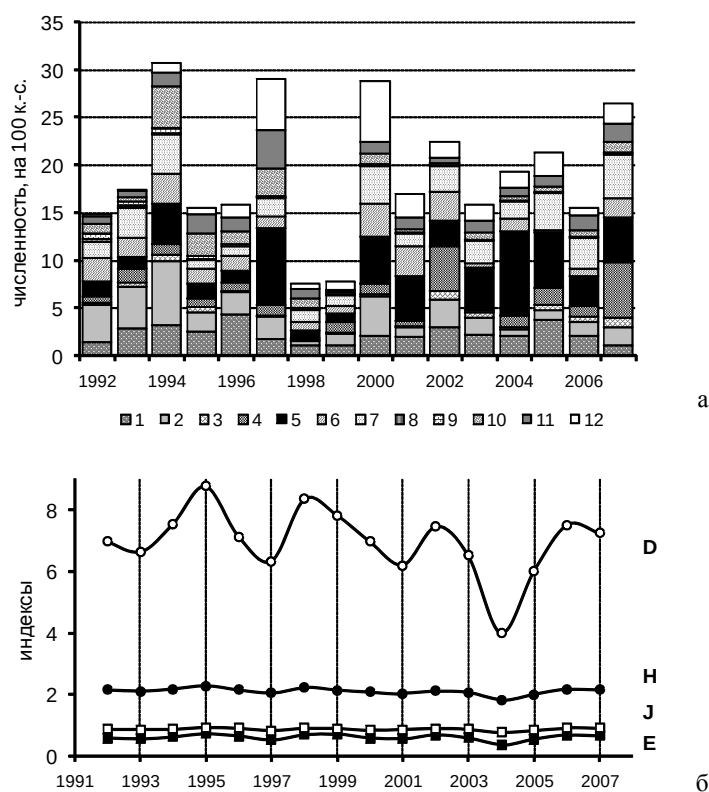


Рис. 6. Годовые показатели относительной численности (на 100 конусо-суток) грызунов лесопарковой зоны Академгородка (а), индексы разнообразия и выравниваемости их сообществ (б). Виды: 1 – лесная мышовка; мыши: 2 – полевая, 3 – восточно-азиатская, 4 – малютка; полёвки: 5 – красно-серая, 6 – рыжая, 7 – красная, 8 – водяная, 9 – узкочерепная, 10 – экономка, 11 – тёмная, 12 – обыкновенная.

пу, – представляет собой практически круговую траекторию с более или менее равномерным распределением точек по ней и размахом колебаний в девять лет (рис. 7: в). В данном случае фазовые портреты выделяют популяции видов с различной многолетней популяционной динамикой.

Многолетний фазовый портрет индекса разнообразия Шеннона всего сообщества в плоскости 2-ой и 3-ей главных компонент (рис. 7: г) характеризуется относительно равномерной спиралью с 4-х летним периодом. В рассматриваемом случае равномерность циклических изменений параметров разнообразия, которые происходят при незначительных перестройках структуры доминирования, свидетельствует о сбалансированных движениях численности всех видов, входящих в сообщество.

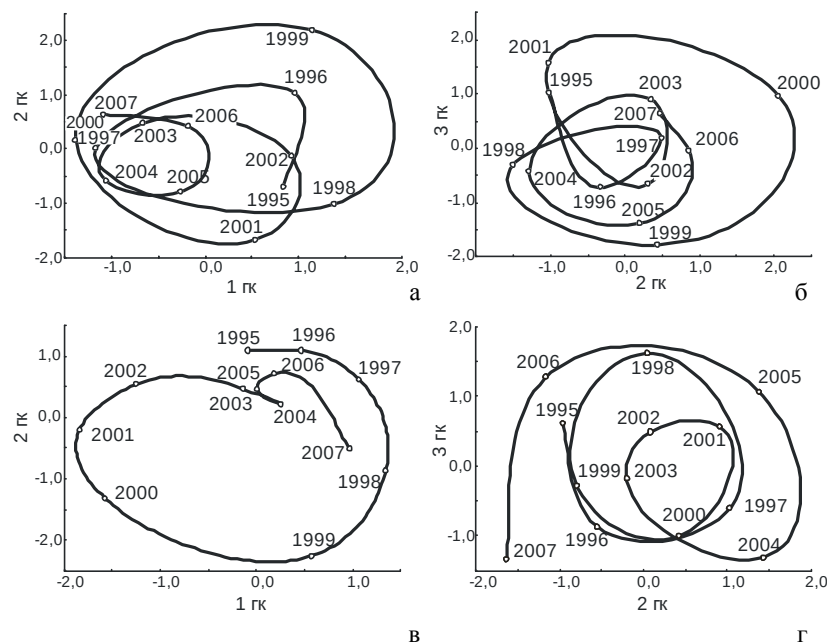


Рис. 7. Фазовые портреты многолетней динамики численности популяций и индекса разнообразия Шеннона (H) сообщества грызунов лесопарковой зоны Академгородка: а – красно-серая полевка, б – полевая мышь, в – лесная мышовка, г – индекс Шеннона.

Компонентный анализ демонстрирует равномерность распределения видов вдоль первой главной компоненты в направлении увеличения показателей их численности (рис. 8, табл. 2). Вторая компонента связана с годами, в которые уменьшаются информационные показатели сообщества за счет снижения показателей численности в популяциях редких видов и изменения структуры доминирования за счет роста численности доминантов (1997, 2001, 2004, 2005 гг.). Эти годы дали наибольший отрицательный вклад во вторую главную компоненту (табл. 2). Третья компонента выделяет годы с высокой численностью мыши-малютки (*Micromys minutus* Pall.) (рис. 6: годы 2002 и 2007). Два этих года внесли наибольший положительный вклад в третью компоненту (табл. 2).

Сбалансированность динамики популяционных параметров подтверждается анализом структурной корреляционной матрицы исследуемого сообщества (рис. 9). В ней велико число как сильных положительных (синхронная динамика численности видов), так и отрицательных корреляци-

онных связей. При большом количестве многолетних структурных связей в сообществе видно, что многие виды имеют синхронное движение численности с доминирующей группой грызунов. В эту группу входят рыжие лесные полевки, мыши и лесная мышовка. Движение численности нескольких видов серых полевок, синхронное между этими видами, не коррелирует с первой группой и объединяет их в другую группу. Можно предположить, что сходство в движении численности у этих видов связано с уровнем увлажненности территории, так как в этой группе преобладают околотовные виды (полевки эконома, темная и водяная). Закономерно, что отрицательные корреляционные связи наблюдаются между видами, относящимися к двум разным вышеобозначенным группам.

Средние ранговые значения видов грызунов окрестностей Академгородка демонстрируют следующее (рис. 10). Группа доминантов и видов со средней численностью равномерно распределены в плоскости, образованной показателем ранга и его коэффициентом вариации. В указанную группу входит девять видов грызунов, численность и ранг которых равномерно убывает в плоскости этих показателей. Ранговые положения трех редких в сообществе видов довольно постоянны, о чем свидетельствуют показатели их варьирования.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции показателей численности видов грызунов лесопарковой зоны Академгородка в разные годы с главными компонентами.

| Признаки<br>(годы) | Главные компоненты |       |       |
|--------------------|--------------------|-------|-------|
|                    | 1                  | 2     | 3     |
| 1992               | 0,60               | 0,64  | 0,05  |
| 1993               | 0,66               | 0,66  | 0,21  |
| 1994               | 0,74               | 0,47  | -0,16 |
| 1995               | 0,56               | 0,44  | -0,57 |
| 1996               | 0,62               | 0,46  | -0,34 |
| 1997               | 0,67               | -0,56 | -0,30 |
| 1998               | 0,69               | 0,14  | -0,39 |
| 1999               | 0,82               | 0,26  | 0,44  |
| 2000               | 0,76               | -0,19 | 0,07  |
| 2001               | 0,76               | -0,39 | -0,12 |
| 2002               | 0,68               | 0,21  | 0,61  |
| 2003               | 0,88               | -0,33 | -0,17 |
| 2004               | 0,72               | -0,58 | -0,05 |
| 2005               | 0,83               | -0,42 | 0,02  |
| 2006               | 0,88               | -0,13 | 0,02  |
| 2007               | 0,64               | -0,26 | 0,58  |
| Доля дисперсии (%) | 52,6               | 17,6  | 10,6  |

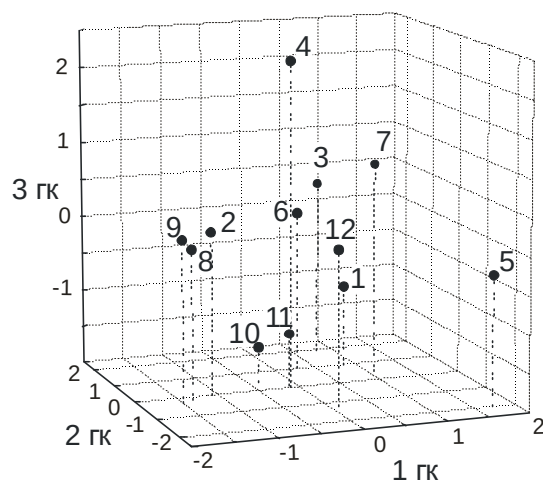


Рис. 8. Распределение видов грызунов лесопарковой зоны Академгородка в пространстве 1–3 главных компонент. Номера видов те же, что на рис. 6.

*Динамика структуры сообщества грызунов Прителецкой тайги (Горный Алтай)*

|                     | <i>S.betulina</i> | <i>A.agrarius</i> | <i>A.peninsulae</i> | <i>M.minutus</i> | <i>Cl.rufocanus</i> | <i>Cl.glareolus</i> | <i>Cl.rutilus</i> | <i>A.terrestris</i> | <i>M.gregalis</i> | <i>M.oecoonomus</i> | <i>M.agrestis</i> | <i>M.arvalis</i> |
|---------------------|-------------------|-------------------|---------------------|------------------|---------------------|---------------------|-------------------|---------------------|-------------------|---------------------|-------------------|------------------|
| <i>S.betulina</i>   |                   |                   |                     |                  |                     |                     |                   |                     |                   |                     |                   |                  |
| <i>A.agrarius</i>   | 0,33              |                   |                     |                  |                     |                     |                   |                     |                   |                     |                   |                  |
| <i>A.peninsulae</i> | 0,53              | 0,31              |                     |                  |                     |                     |                   |                     |                   |                     |                   |                  |
| <i>M.minutus</i>    | 0,19              | 0,15              | 0,50                |                  |                     |                     |                   |                     |                   |                     |                   |                  |
| <i>Cl.rufocanus</i> | 0,11              | 0,09              | 0,25                | 0,31             |                     |                     |                   |                     |                   |                     |                   |                  |
| <i>Cl.glareolus</i> | 0,07              | 0,60              | 0,21                | 0,06             | 0,07                |                     |                   |                     |                   |                     |                   |                  |
| <i>Cl.rutilus</i>   | 0,15              | 0,33              | 0,59                | 0,56             | 0,48                | 0,18                |                   |                     |                   |                     |                   |                  |
| <i>A.terrestris</i> | 0,12              | 0,48              | 0,22                | 0,30             | 0,31                | 0,27                | 0,11              |                     |                   |                     |                   |                  |
| <i>M.gregalis</i>   | 0,22              | 0,46              | 0,12                | 0,26             | 0,19                | 0,28                | 0,04              | 0,63                |                   |                     |                   |                  |
| <i>M.oecoonomus</i> | 0,10              | 0,42              | 0,18                | 0,30             | 0,09                | 0,16                | 0,12              | 0,45                | 0,61              |                     |                   |                  |
| <i>M.agrestis</i>   | 0,08              | 0,11              | 0,35                | 0,19             | 0,36                | 0,02                | 0,13              | 0,03                | 0,34              | 0,78                |                   |                  |
| <i>M.arvalis</i>    | 0,07              | 0,12              | 0,12                | 0,20             | 0,80                | 0,07                | 0,34              | 0,51                | 0,41              | 0,06                | 0,34              |                  |

Рис. 9. Корреляционные связи ( $R_s$ ) в сообществе грызунов лесопарковой зоны Академгородка.

Сообщество грызунов Прителецкой тайги состоит из 11 видов. Доминанты в сообществе – полевка-экономка и красная полевка, остальные виды немногочисленны в отловах (Литвинов и др., 2007). В некоторые сезоны в отдельных биотопах может увеличиваться численность лесной мышовки и восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae* Thomas). Многолетняя динамика показывает, что флуктуация показателей численности по годам у разных видов может происходить синхронно или в противофазе.

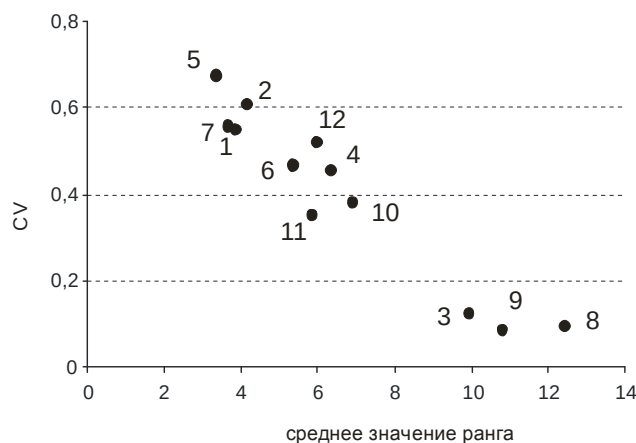


Рис. 10. Средние ранговые значения и коэффициенты вариации ранга (CV) видов грызунов Академгородка. Номера видов те же, что на рис. 6.

В годы подъема численности первостепенную роль играют виды-доминанты (рис. 11).

Многолетняя динамика четырех информационных индексов разнообразия сообщества свидетельствует о том, что их уменьшение или увеличение связано с изменениями структуры доминирования сообществ в большей степени, чем с многолетней динамикой численности видов, входящих в сообщество (Литвинов, 2001). Годы с относительно высокими значениями индексов D и H (рис. 11: б, 1984 и 2002 гг.) различаются по суммарным значениям усредненной за год относительной численности (рис. 11: а), но схожи по структуре доминирования, в которой выделяется около пяти видов-доминантов с равномерно убывающим среднегодовым показателем численности.

Низкие показатели информационных индексов разнообразия характерны для лет с такой структурой доминирования, когда в сообществе значительно преобладают один или два вида грызунов, а доля остальных относительно мала, причем это могут быть годы с общей высокой численностью животных (рис. 11: а, годы 1994, 1997, 2003). График динамики информационных индексов демонстрирует небольшие колебания значений, особенно показателей выровненности, что говорит о стабильности сообщества грызунов Прителецкой тайги. На это же указывает также ряд промежуточных (между высокими и низкими) значений усредненных годовых показателей численности и индексов разнообразия.

Фазовые портреты двух видов-доминантов в сообществе грызунов Прителецкой тайги – полевки-экономки (рис. 12: а) и красной полевки

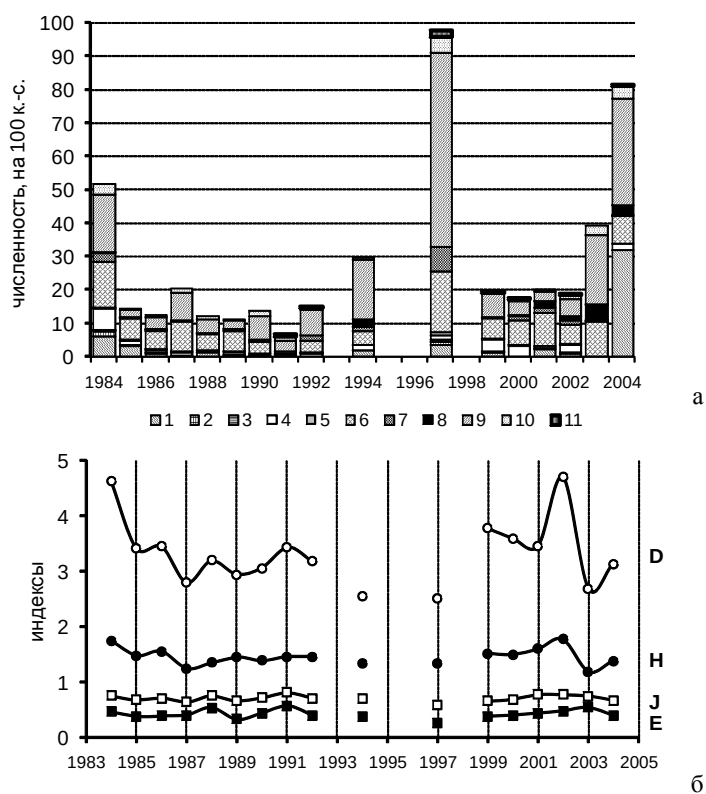


Рис. 11. Годовые показатели относительной численности грызунов прителецкой тайги (на 100 конусо-суток). Виды: 1 – лесная мышовка; мыши: 2 – полевая, 3 – малая лесная, 4 – восточноазиатская, 5 – мышь-малютка; полевки: 6 – красная, 7 – красно-серая, 8 – рыжая, 9 – экономка, 10 – темная, 11 – лесной лемминг.

(рис. 12: б) – свидетельствуют о несогласованной популяционной динамике с 3–4-летним периодом. Значительный размах колебаний на разных витках спирали в пространстве двух основных факторов значителен, что свидетельствует о низкой стабильности системы, способной значительно отклоняться от исходного состояния.

Фазовый портрет индекса разнообразия Шеннона (рис. 12: в) также демонстрирует «неправильную» периодичность, характеризуясь циклами разной длины. Структура доминирования сообщества претерпевает серьезные перестройки по годам с короткими (3 близких по структуре доминирования года) и длинными (структура, значительно различающаяся по годам в течение 5 лет) периодами.



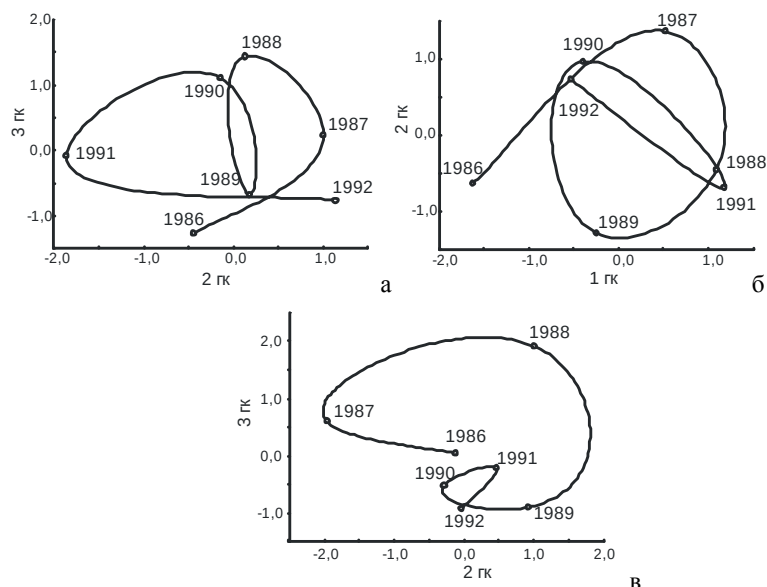


Рис. 12. Фазовые портреты многолетней динамики численности популяций и индекса разнообразия Шеннона (H) сообщества грызунов прителецкой тайги: а – красная полевка, б – полевка-экономка, в – индекс Шеннона.

Интересные данные о структуре изучаемого сообщества грызунов Северо-Восточного Алтая в течение 17 лет дает метод главных компонент. При анализе средних по годам показателей численности одиннадцати видов грызунов (рис. 13) на долю первых трех главных компонент приходится 96,7 % учтенной дисперсии (табл. 3). Распределение видов вдоль первой главной компоненты (78,1 % дисперсии) соответствует многолетним средним значениям показателей их обилия в сторону увеличения. В эту компоненту все годы внесли большие близкие по значению положительные вклады, что отражает сходную реакцию видов на основные факторы формирующие численный состав сообщества. Усредненные многолетние показатели численности объединяют в отдельную группу виды со средней и низкой численностью и выделяют виды-доминанты – полевок экономку и красную.

Наибольший положительный вклад во вторую компоненту внесли годы с высокой численностью доминанта – полевки-экономки – и низкой численности второго доминанта – красной полевки (табл. 3: годы 1991, 1994, 1997, 2004), наибольший отрицательный вклад, наоборот, внесли годы с относительно высокой численностью красной полевки и низкой – полевки-экономки (там же, годы 1985, 1989 и 2001).

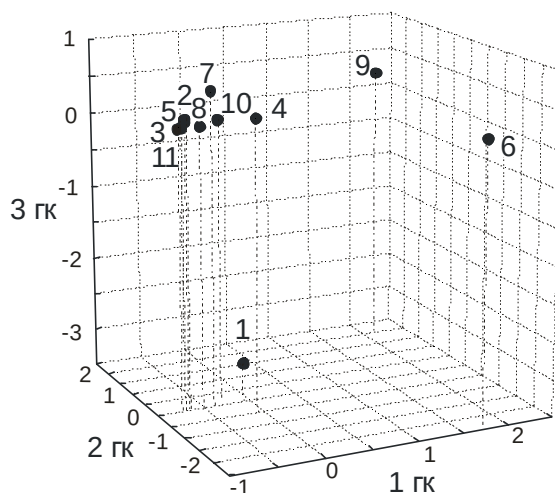


Рис. 13. Распределение видов грызунов прителецкой тайги в пространстве 1–3 главных компонент. Номера видов те же, что на рис. 11.

Расположение видов вдоль оси второй главной компоненты (рис. 13) соответствует их приуроченности к определенным биотопам по направлению от достаточно сухих и облесенных к более увлажненным. Этот ряд укрупненных биотопов по увеличению степени увлажненности имеет следующий вид: густые участки тайги на гривах – редколесные поляны – луга –

увлажненные кустарниковые заболоченные берега рек и ручьев.

|                       | <i>S.betulina</i> | <i>A.agrarius</i> | <i>A.sylvaticus</i> | <i>A.peninsulæ</i> | <i>M.minutus</i> | <i>Cl.rutilus</i> | <i>Cl.rufocanus</i> | <i>Cl.glareolus</i> | <i>M.oeconomus</i> | <i>M.argestis</i> | <i>M.schisticolor</i> |
|-----------------------|-------------------|-------------------|---------------------|--------------------|------------------|-------------------|---------------------|---------------------|--------------------|-------------------|-----------------------|
| <i>S.betulina</i>     |                   |                   |                     |                    |                  |                   |                     |                     |                    |                   |                       |
| <i>A.agrarius</i>     | 0,18              |                   |                     |                    |                  |                   |                     |                     |                    |                   |                       |
| <i>A.sylvaticus</i>   | 0,64              | 0,32              |                     |                    |                  |                   |                     |                     |                    |                   |                       |
| <i>A.peninsulæ</i>    | 0,50              | 0,32              | 0,36                |                    |                  |                   |                     |                     |                    |                   |                       |
| <i>M.minutus</i>      | 0,01              | 0,44              | 0,26                | 0,34               |                  |                   |                     |                     |                    |                   |                       |
| <i>Cl.rutilus</i>     | 0,34              | 0,15              | 0,56                | 0,34               | 0,28             |                   |                     |                     |                    |                   |                       |
| <i>Cl.rufocanus</i>   | 0,16              | 0,39              | 0,43                | 0,37               | 0,34             | 0,32              |                     |                     |                    |                   |                       |
| <i>Cl.glareolus</i>   | 0,13              | 0,24              | 0,09                | 0,20               | 0,40             | 0,37              | 0,16                |                     |                    |                   |                       |
| <i>M.oeconomus</i>    | 0,16              | 0,13              | 0,02                | 0,16               | 0,10             | 0,36              | 0,46                | 0,13                |                    |                   |                       |
| <i>M.argestis</i>     | 0,12              | 0,23              | 0,08                | 0,10               | 0,03             | 0,41              | 0,30                | 0,03                | 0,72               |                   |                       |
| <i>M.schisticolor</i> | 0,12              | 0,03              | 0,05                | 0,17               | 0,19             | 0,05              | 0,18                | 0,21                | 0,30               | 0,33              |                       |

Рис. 14. Корреляционные связи ( $R_s$ ) в сообществе грызунов прителецкой тайги.

Наибольшие различия вдоль второй компоненты проявляют виды-доминанты – красная полевка и полевка-экономка (рис. 13). Остальные виды расположились между ними тесной группой. Таким образом, вторая компонента отражает изменчивость структуры сообщества, главным образом, в зависимости от численности двух видов-доминантов, в соответствии с их разной

биотопической специализацией.

Вдоль оси третьей главной компоненты выделяется еще один вид, способный давать высокую численность и входить в доминирующую группу, – лесная мышовка (рис. 13). Наибольший отрицательный вклад в компоненту внес 2004 г., когда численность данного вида была высока.

Анализ многолетней динамики численности грызунов Прителецкой тайги позволяет выявить структуру корреляционных отношений видов (рис. 14). Достоверная корреляция отмечена для четырех пар видов, что, на наш взгляд, свидетельствует о частичном совпадении факторов, формирующих численный состав видов и определяющих их годовую динамику. Влаголюбивый вид – полевка-экономка, доминант в сообществе, имеет многолетнюю динамику численности, синхронную с темной полевкой. В наших исследованиях тесная многолетняя корреляционная связь пары этих видов уже отмечалась для сообществ грызунов Северной Барабы и Прибайкалья (Литвинов, 2001), причем во всех случаях полевка-экономка по численности преобладает над темной полевкой. Другой доминант – красная полевка – имеет достоверно синхронные колебания численности с малой лесной мышью (*Apodemus uralensis* Pall.), редким в сообществе видом. Лесная мышовка по многолетним показателям численности кор-

Таблица 3. Коэффициенты корреляции показателей численности видов грызунов прителецкой тайги в разные годы с главными компонентами.

| Признаки (годы)   | Главные компоненты |       |       |
|-------------------|--------------------|-------|-------|
|                   | 1                  | 2     | 3     |
| 1984              | 0,98               | 0,04  | -0,08 |
| 1985              | 0,75               | -0,55 | -0,36 |
| 1986              | 0,95               | -0,31 | 0,02  |
| 1987              | 0,98               | -0,12 | 0,10  |
| 1988              | 0,98               | -0,16 | -0,09 |
| 1989              | 0,86               | -0,50 | 0,07  |
| 1990              | 0,93               | 0,31  | 0,17  |
| 1991              | 0,81               | 0,51  | -0,11 |
| 1992              | 0,92               | 0,32  | 0,18  |
| 1994              | 0,84               | 0,52  | 0,03  |
| 1997              | 0,87               | 0,46  | 0,09  |
| 1999              | 0,95               | -0,04 | 0,02  |
| 2000              | 0,88               | -0,39 | 0,20  |
| 2001              | 0,74               | -0,62 | -0,06 |
| 2002              | 0,97               | -0,16 | 0,08  |
| 2003              | 0,92               | 0,29  | 0,15  |
| 2004              | 0,63               | 0,39  | -0,67 |
| Доля дисперсии, % | 78,1               | 14,2  | 4,5   |

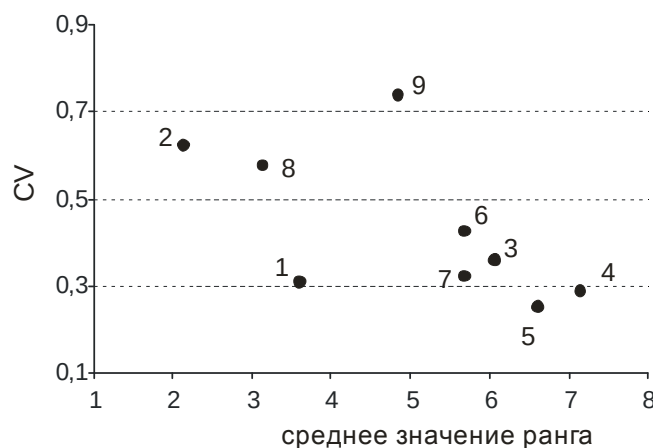


Рис. 15. Средние ранговые значения и коэффициенты вариации ранга (CV) видов грызунов прителецкой тайги. Номера видов те же, что на рис. 11.

релирует с мышами – малой лесной и восточноазиатской. Синхронность показателей численности группы этих видов (рис. 14: 1, 3, 4, 6, 7) можно частично объяснить приверженностью зверьков к питанию семенами. Отрицательные корреляционные связи с другими видами в сообществе характерны для рыжей полевки. Этот вид относительно редок на Алтае, хотя в определенные годы его численность может возрастать (как, например, в 2003 г.). Условия обитания рыжей полевки отличаются от всех остальных видов сообщества.

Изменения природных условий Прителецкой тайги влияют на условия существования всех видов сообщества. Структура доминирования видов изменяется, хотя у доминантов их ранговые положения или статус в сообществе сохраняются (рис. 15). Виды, имеющие самый высокий многолетний ранг в сообществе (полевки – экономка, красная и лесная мышовка) самые «циклические». Виды со средними значениями ранга имеют средний размах многолетних колебаний его значения. Группа видов, немногочисленных в сообществе, имеют самый низкий ранг и многолетний средний коэффициент его вариации.

#### *Связность и устойчивость сообществ*

Достоверные положительные и отрицательные корреляционные связи указывают на взаимоотношения между видами, которые обуславливают их расположение в пространстве местообитаний и численный состав. При определении меры связности в сообществе учитывали только хоро-

Таблица 4. Численные значения основных показателей динамики сообществ грызунов.

| Ключевой участок | Суммарная численность |      | Индекс разнообразия D |      | Компонентный анализ (доля дисперсии, %) |        |        |       | Связность |
|------------------|-----------------------|------|-----------------------|------|-----------------------------------------|--------|--------|-------|-----------|
|                  | ср. год.              | CV   | ср. год.              | CV   | 1 г.к.                                  | 2 г.к. | 3 г.к. | сумма |           |
| Бараба           | 41,98                 | 0,74 | 3,53                  | 0,39 | 41,7                                    | 35,4   | 12,6   | 89,7  | 0,54      |
| Академгородок    | 19,08                 | 0,37 | 6,96                  | 0,16 | 52,6                                    | 17,6   | 10,6   | 80,8  | 0,29      |
| Телецкое         | 28,41                 | 0,91 | 3,32                  | 0,19 | 78,1                                    | 14,2   | 4,5    | 96,8  | 0,18      |

шо проявленные связи. Достоверные положительные ( $R \geq 0,55$ ) и отрицательные ( $R \leq -0,2$ ) корреляционные связи мы рассматриваем как реализованные связи в сообществе, отраженные в структуре корреляционных отношений между видами (см. рис. 4, 9, 14).

В отличие от многочисленных примеров определения связности сообществ с несколькими трофическими уровнями (Бигон и др., 1989; Маргалев, 1992), мы анализировали связность в сообществе мышевидных грызунов – животных одного трофического уровня. Связность в сообществах мышевидных грызунов трех анализируемых участков, рассчитанная как доля всех взаимодействующих пар (C), вместе с другими показателями приведены в табл. 4. Здесь же приведены основные параметры, характеризующие динамику сравниваемых сообществ и отражающие разные аспекты функционирования сообщества. Так, например, индекс видового разнообразия Симпсона D имеет наибольшую амплитуду колебаний и более чувствителен к изменению структуры сообщества. Доля изменчивости, приходящаяся на первую компоненту, в какой то мере характеризует связность сообщества, поскольку отражает однонаправленный ответ сообщества на действие средовых факторов.

В табл. 5 приводится комплексный подход к интерпретации каждого параметра из табл. 4 и делается попытка анализа роли параметров в оценке устойчивости сообществ грызунов сравниваемых участков.

Из множества примеров известно, что с возрастанием сложности (связности) устойчивость сообществ понижается, а сложные сообщества существуют чаще в стабильных условиях, тогда как простые сообщества характерны для непредсказуемой, изменчивой среды (Бигон и др., 1989; Маргалев, 1992). Анализ позволяет сделать заключение об относительно

Таблица 5. Экологическое значение оценки основных показателей динамики сообществ грызунов.

| Показатель: |                                      | Экологическое значение                                                                                                                                                                             | Оценка применительно к сообществам                                                                                                                                                         |                                                                                                                                                                                 |                                                                                                                                                                                         |
|-------------|--------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|             |                                      |                                                                                                                                                                                                    | Бараба                                                                                                                                                                                     | Академгородок                                                                                                                                                                   | Телецкое                                                                                                                                                                                |
| 1           | Суммарная численность и ее дисперсия | Дает оценку многолетней суммарной численности видов в сообществе и показывает разброс ее значений.                                                                                                 | Высокий средний показатель численности сообщества и сильное его варьирование по годам.                                                                                                     | Низкое суммарное значение показателя численности с невысокой амплитудой.                                                                                                        | Средние суммарное значение показателей численности и самый большой разброс его значений.                                                                                                |
| 2           | Индекс разнообразия и его дисперсия  | Информационный показатель равномерности структуры доминирования, выравненности сообщества.                                                                                                         | Средние значения суммарных информационных показателей и сильный их разброс.                                                                                                                | Высокий, постоянный по годам, средний уровень видового разнообразия.                                                                                                            | Среднее значение суммарных информационных показателей и невысокий их разброс.                                                                                                           |
| 3           | Фазовый портрет сообщества           | Метод дает возможность визуального изучения траектории суммарных показателей разнообразия сообщества в многомерном пространстве его состояний, с определением устойчивости по амплитуде колебаний. | Закрученная внутрь спираль с периодом около 4-х лет свидетельствует о перемещении системы по направлению к равновесию с существенным временем возврата. Устойчивость растянута во времени. | Равномерность циклических процессов параметров разнообразия свидетельствует о сбалансированных движениях численных показателей всех видов входящих в сообщество и устойчивости. | Длительные периоды различий показателей разнообразия по годам чередуются с короткими. Это обусловлено нестабильными природными условиями горного региона. Степень устойчивости средняя. |

Таблица 5. Продолжение.

|   |                                             |                                                                                                                                                                                                              |                                                                                                                                                                                            |                                                                                                                                                                                                                                       |                                                                                                                                                         |
|---|---------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 4 | Компонентный анализ                         | Показатель суммарного влияния основных факторов на многолетнюю ординацию видов, составляющих сообщества в факторном пространстве и роль (дисперсия) групп главных факторов (компонент) в этом распределении. | В силу значительных колебаний природных условий по годам, равномерное распределение вкладов признаков по компонентам и хорошо структурированный в факторном пространстве облик сообщества. | Первая ГК распределяет виды в пространстве в порядке увеличения средних показателей численности по годам (фактор равномерности процессов и плотности «упаковки»). Вторая и третья ГК менее значимы и обусловлены погодными факторами. | Численные параметры сообщества объясняются в основном первой главной компонентой (сильное действие погодного фактора). Остальные факторы менее значимы. |
| 5 | Связность на основе корреляционного анализа | Показатель синхронизации движения численности у популяций разных видов по годам и оценка количества хорошо выраженных связей в сообществе.                                                                   | Синхронность и асинхронность движений численности популяций разных видов по годам хорошо выражена. Высокая степень связности.                                                              | Средняя степень связности.                                                                                                                                                                                                            | Сравнительно низкая связанность в сообществе.                                                                                                           |

Таблица 5. Окончание.

|   |                                    |                                                                                                                                         |                                                                                                                                                |                                                                                                                 |                                                                                                                                                            |
|---|------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 6 | Ранговый состав видов в сообществе | Роль доминантов, структурирующих видов, видов со средней численностью и редких в формировании видового и численного состава сообщества. | Основную роль в структурированности сообщества играет ключевой вид водяная полеска и виды со средним и низким значением ранга и его дисперсии. | Группа доминантов и видов со средней численностью равномерно распределены по ранговому составу и его дисперсии. | Видовой и численный состав сообщества определяют три группы видов – доминанты, виды со средней численностью и редкие с равномерно понижающейся дисперсией. |
| 7 | Устойчивость                       | Понятие, которое складывается из анализа основных параметров характеристики сообществ.                                                  | Степень устойчивости низкая.                                                                                                                   | Устойчивое сообщество.                                                                                          | Сообщество со сравнительно средней степенью устойчивости.                                                                                                  |

невысокой степени устойчивости сообщества грызунов Барабы, которое характеризуется сильными колебаниями численности по годам, «импульсной» стабильностью, длительным возвратом системы в равновесное состояние, сильной перестройкой структуры сообщества в разные годы в зависимости от природно-климатических факторов и достаточно высокой связанностью.

Сообщество грызунов Академгородка с низким суммарным значением показателя численности и невысокой его амплитудой, высоким, постоянным по годам уровнем видового разнообразия, равномерностью циклических процессов, средней степенью связности более устойчиво относительно других сообществ.

Анализ основных динамических показателей сообщества грызунов Прителецкой тайги показывает следующее. Сообщество имеет среднее суммарное значение показателей численности и самый большой разброс его значений, среднее значение суммарных информационных показателей. Его фазовый портрет демонстрирует череду-



ющиеся между собой длительные и короткие периоды возврата системы к исходному состоянию. Численные параметры сообщества описываются в основном (78 %) первой главной компонентой, что может быть интерпретировано как сильное действие погодного фактора. Сообщество имеет низкий уровень связности и характеризуется средней степенью устойчивости.

### **Литература:**

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т.2. М.: Мир. 477с.
- Главные компоненты временных рядов: метод «Гусеница», 1997. Ред. Д.Л. Данилов, А.А. Жиглявский. СПб: Пресском. 308 с.
- Джиллер П., 1988. Структура сообществ и экологическая ниша М.: Мир. 184 с.
- Ердаков Л.Н., Максимов А.А., Рябко Б.Н., 1980. Экологическая структура сообществ мышевидных грызунов на примере Западной Сибири // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. № 15. Вып. 3. С. 55–60.
- Ефимов В.М., Галактионов Ю.К., Шушпанова Н.Ф., 1988. Анализ и прогноз временных рядов методом главных компонент. Новосибирск: Наука. 70 с.
- Ефимов В.М., Ковалева В.Ю., 2007. Многомерный анализ биологических данных. Горно-Алтайск. 75 с.
- Кузякин А.П., 1962. Зоогеография СССР // Биогеография. Учен. зап. МОПИ им Н.К. Крупской. М. С. 3–82.
- Литвинов Ю.Н., 2001. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭРИС. 126 с.
- Литвинов Ю.Н., Абрамов С.А., Кривопалов А.В. и др., 2007. Структурно-временная организация сообщества грызунов Прителецкой тайги (Горный Алтай) // Экология. № 6. С. 444–449.
- Литвинов Ю.Н., Панов В.В., 1998. Структурные связи как элемент биоразнообразия в сообществах грызунов Северной Барабы // Успехи соврем. биол. Т. 118. № 1. С. 101–108.
- Максимов А.А., 1984. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 249 с.
- Маргалев Р., 1992. Облик биосферы. М.: Наука. 212 с.
- Мэггаран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 184 с.
- Наумов Н.П., 1955. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. Т. 9. М. С. 179–202.
- Одум Ю., 1986. Экология. М.: Мир. 376 с.
- Пантелеев П.А., 1968. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. М.: Наука. 255 с.
- Примак Р.К., 2002. Основы сохранения биоразнообразия. М.: НУМЦ. 255 с.
- Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С., 1971. Что такое математическая биофизика. М.: Просвещение. 136 с.
- Садыков О.Ф., Бененсон. И.Е., 1992. Динамика численности мелких млекопитающих. М.: Наука. 192 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О., 1987. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 352 с.

- Сообщества мелких млекопитающих Барабы.*, 1978. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение. 230 с.
- Уильямсон М., 1975. Анализ биологических популяций. М.: Мир. С. 271.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г., 1980. Экология. М.: Изд. МГУ. 464 с.
- Фолитарек С.С., 1959. Некоторые данные по физиологии органов чувств, поведению и содержанию водяных крыс // Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск. С. 197–209.
- Экологические системы. Адаптивная оценка и управление.*, 1981. М.: Мир. 397 с.
- Hansson L., 1993. Development and application of landscape approach in mammalian ecology // 6th Int. Theriolog. Congr., Sydney, 4-10 July, 1993: Abstr. Rensington. P. 126.
- Hassani H., 2007. Singular Spectrum Analysis: Methodology and comparison. Journal of Data Science. V. 5. № 2. P. 239–257.
- Williams S.E., Marsh H. A., Winter J.N., 2002. Spatial scale, species diversity, and habitat structure, small mammals in Australian tropical rain forest // Ecology (USA). V. 83. P. 1317–1329.
- Yoccoz N. G., Ims R. A., 2004. Spatial population dynamics of small mammals: Some methodological and practical issues. International Conference EURING 2003 «The Quantitative Study of Marked Individuals in Ecology, Evolution and Conservation Biology», Radolfzell, 2003 // Anim. Biodivers. and Conserv. V. 27. № 1. P. 427–435.

**Yu. N. Litvinov, S. A. Abramov, V. V. Panov**

**The structure dynamics of the rodent communities from sample landscapes concerning their resistance and stability**

The survey of temporal variability of community's structure was given and strategies of their functioning were characterized on the example of communities of mouse-like rodents from three geographically different areas of Western Siberia. The structure of analyzed communities includes many common species. These species depending on landscape and natural conditions have different position in structure of the communities and miscellaneous influence on their structure and dynamics.

**Т.А. Дупал**

## **СТРУКТУРНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ СООБЩЕСТВ ГРЫЗУНОВ В ПРОЦЕССЕ ДИНАМИКИ КЛИМАТА КОНЦА ПЛЕЙСТОЦЕНА – СОВРЕМЕННОСТИ**

Изменения, происходящие в современных экосистемах, целесообразно рассматривать во временном аспекте, при этом их можно трактовать как эволюционные на уровне составляющих их сообществ. Уиттекер считает очевидной эволюцию сообществ и приводит несколько ее характеризующих закономерностей (Уиттекер, 1975). По его мнению, в сообществе, образующем живую компоненту экосистемы, все виды взаимодействуют между собой, и эволюционные изменения видов обязательно сопровождаются эволюцией всего сообщества. Наиболее распространенным представлением о механизме эволюции сообществ является концепция филоценогенеза В.Н. Сухачева (1942), согласно которой эволюционная перестройка сообщества представляет собой результат микроэволюции популяций разных видов, образующих сообщество. В то же время Северцов (1998, стр. 525) считает, что «микроэволюционный процесс, как таковой, не влияя существенно на структуру сообществ (за исключением некогерентной эволюции в периоды экологических кризисов) формирует материал для компоновки экосистем».

Другой подход, основанный на анализе палеонтологических материалов (Жерихин, 1993, 1994), на наш взгляд, справедливо позволяет считать эволюцией сообществ такие процессы, которые приводят к фиксированным, стабильно воспроизводимым изменениям структуры экосистем. Если в результате перестройки состава сообщества возникает новая, ранее не существовавшая структура экологических связей внутри него, и эта структура в дальнейшем сохраняется – это эволюция.

Причинами эволюции экосистем могут быть изменения абиотических условий, внедрение новых видов, не характерных для данного этапа сукцессии, смена доминантов из числа уже существующих в данном биоценозе видов. Кроме того, структурная неоднородность местообитаний представляет собой важный фактор в регуляции видового разнообразия животных (Джиллер, 1988). Следовательно, анализ эволюции экосистем может опираться, главным образом, на данные о структуре и динамике рецентных и ископаемых сообществ, а также данные по механизму микроэволюции входящих в них популяций.

Изменения климата и биоценозов на рубеже плейстоцена и голоцена привели к тому, что вымерла целая серия видов крупных млекопитающих. Для мелких млекопитающих массовое вымирание на рубеже

эпох не характерно. Потепление климата в голоцене способствовало изменениям ландшафтно-климатических условий, исчезновению перигляциального ландшафта, что вызвало структурные перестройки в сообществах мелких млекопитающих и смещение границ ареалов отдельных видов (Смирнов и др., 1990; Дупал, 2004, 2005; Nadachowski et al., 1993; Hadly, 1999; Stafford et al., 1999).

Основное воздействие на флору и фауну горных территорий Алтая оказали плейстоценовые оледенения. Верхнеплейстоценовые (зырянское и сартанское) оледенения отличались меньшими масштабами развития ледникового покрова, чем среднеплейстоценовые, но древесная растительность в связи с резким увеличением сухости и континентальности климата претерпела деградацию (Седельников, 1988). В позднем плейстоцене Северо-Западный Алтай практически не подвергался оледенению; здесь развивались лишь локальные небольшие ледники длиной до 8–10 км, а также происходило смещение границ высотных поясов.

В пещерных отложениях позднего плейстоцена накапливается большое количество определимых остатков позвоночных, выделенные слои и горизонты имеют более или менее точные датировки, что дает возможность исследовать сукцессионные изменения экосистем на небольших временных интервалах (Смирнов, 1992; Оводов и др., 1998; Fernandez-Jalvo, 1995; Rogers and Kidwell, 2000).

Изменения ареалов и численности животных в процессе вековой динамики отражают не только изменчивость среды, но и изменение нормы реакции животных. Действие естественного отбора зависит от размеров популяций, следовательно резкие изменения численности животных в историческом масштабе можно считать пусковым механизмом последующих морфогенетических преобразований.

Цель данной работы – показать в геологическом и историческом масштабе значение ландшафтно-климатических факторов в изменчивости структуры сообществ и экологических свойств мелких млекопитающих, выделить виды-индикаторы палеоэкологических условий, проследить динамику размера их экологической ниши на протяжении конца плейстоцена–современности.

### Материалы и методы

Материал собран на Северо-Западном Алтае. Фоссильные остатки мелких млекопитающих извлечены из позднеплейстоценовых и голоценовых отложений Каминной и Страшной пещер. Пещера Каминная расположена на левом берегу р. Каракол (приток р. Ануй) на высоте около 1100 м над у. м., недалеко от поселка Черный Ануй (Усть-Канский район,

Республика Алтай). Пещера Страшная расположена на левом берегу р. Иня (приток р. Чарыш) на высоте менее 900 м над ур. м. (Чарышский район, Алтайский край, рис. 1). Определено около 12 тысяч верхних и нижних щечных зубов, нижних челюстей, из которых более 85% определены до вида по первому нижнему ( $M_1$ ) и третьему верхнему ( $M^3$ ) коренным зубам. Рисунок жевательной поверхности этих коренных зубов у полевок является диагностическим (Бородин, 2009; Semken, Wallace, 2002). Для сравнения использованы данные о современной фауне. В окрестностях пещеры Каминной грызуны отлавливались с помощью давилок и канавок (73 зверька). Кроме того, были определены остатки черепов и нижних челюстей из погадок филина (107 экземпляров, сборы Ю.Г. Швецова), а также использованы материалы Т.В. Поймуратовой (1532 зверька), из окрестностей п. Черга (80 км северо-восточнее пещеры, лесостепной пояс).

При изучении структуры палеосообществ мелких млекопитающих выделялись следующие градации: очень многочисленные (более 30 %), многочисленные (10–29,9 %), обычные (1–9,9 %), редкие (0,2–0,9 %), очень редкие (менее 0,2 %) (Малеева, 1983; Смирнов и др., 1990).

Для сравнения структуры фауны мелких млекопитающих использованы: индекс Шеннона  $H = -\sum P_i \ln P_i$ , где  $p_i$  – доля  $i$ -го вида; показатель выровненности Пиелу  $e = H/\ln S$ , где  $S$  – число видов; индекс сходства Животовского  $\gamma = \sum \sqrt{p_i q_i}$ , где  $p_i$  и  $q_i$  – частоты минимального количе-

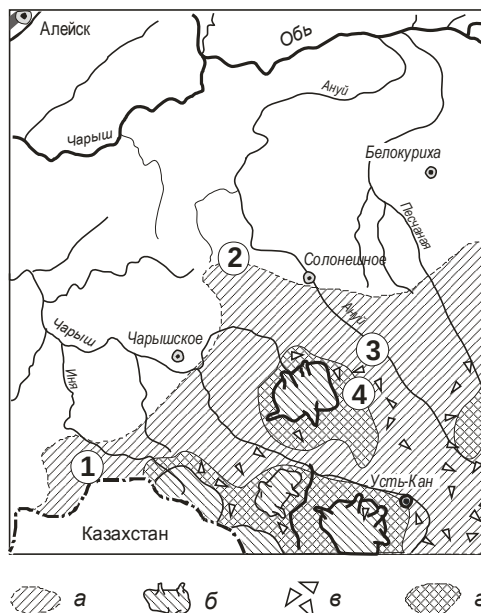


Рис.1. Карта-схема местонахождений остатков мелких млекопитающих и области распространения ледников на территории Северо-Западного Алтая. Пещеры: 1 – Страшная, 2 – Окладникова, 3 – Денисова, 4 – Каминная; а – область тазовского оледенения (средний плейстоцен), б – сартанские ледники, в – перигляциальные области сартанского оледенения, г – область зырянского оледенения (поздний плейстоцен) (Алтайский край, 1978).

ства особей общего вида в сравниваемом местообитании, который принимает значение от единицы (при полном сходстве) до нуля (Животовский, 1979; Бигон и др., 1989; Мэггаран, 1992; Смирнов, Маркова, 1996).

По равномерности распределения долей разных видов в локальных фаунах местонахождения подразделялись на три категории. В качестве критерия для отнесения того или иного местонахождения к одной из этих категорий был использован показатель выровненности Пиелу ( $e$ ). При  $e \geq 0,8$  сообщество относили к категории с относительно равномерным распределением долей ископаемых остатков, при  $0,5 \leq e < 0,79$  распределение считали неравномерным, при  $e < 0,5$  – крайне неравномерным. Эти показатели применяются для различных исследований в области экологии сообществ в тех случаях, когда важно показать степень равномерности распределения элементов по группам и успешно используются в исследованиях как современной, так и ископаемой фауны (Смирнов, 1995; 1996; Смирнов, Маркова, 1996; Наймарк и др., 1998; Литвинов и др., 2000; и др.). Видовые и родовые названия насекомоядных, зайцеобразных и грызунов приводятся по Павлинову и др. (2002).

### Результаты

Возраст отложений Каминной пещеры соответствует второй половине сартанского оледенения и началу голоцена. Как показано в табл. 1 абсолютные датировки слоев показывают временной интервал от 8 до 15 тыс. лет (Деревянко и др., 1998а, 2000).

Каминная фауна включает три рода насекомоядных – *Talpa*, *Sorex* и *Crocidura*, два рода зайцеобразных – *Lepus* и *Ochotona* и четырнадцать родов грызунов – *Tamias*, *Spermophilus*, *Marmota*, *Sicista*, *Apodemus*, *Cricetulus*, *Ellobius*, *Myospalax*, *Clethrionomys* (*Myodes*), *Alticola*, *Lagurus*, *Lemmus-Myopus*, *Arvicola*, *Microtus*. Так как доля грызунов в определенных остатках превышает 95 %, то в дальнейшем анализе в основном использовались только они.

На протяжении более семи тысяч лет позднего плейстоцена и голоцена многочисленными видами были скальные полевки (*Alticola strelzowi* и *A. macrotis*, 10–15 %), степная пеструшка (*Lagurus lagurus*, 19–40 %) и узко-черепная полевка (*Microtus gregalis*, 28–49 %). В группу обычных видов входили суслик (*Spermophilus* sp., 2–9 %), сурок (*Marmota* sp., 1–3 %) и полевка-экономка (*Microtus oeconomus*, 3–8 %). Остальные виды грызунов были редки или очень редки (табл. 2). В раннем голоцене группу обычных видов грызунов входили также лесные полевки рода *Clethrionomys*.

Индексы разнообразия Шеннона и выравненности Пиелу (соответственно  $H$  и  $e$ ) каминной фауны в плейстоцене составили:  $H = 1,79$ ,

Таблица 1. Географическое расположение пещер и возраст позднелейстоценовых и голоценовых отложений.

| Название    | Географическое расположение                             | Высота гор             | Возраст слоев по $C^{14}$                   |
|-------------|---------------------------------------------------------|------------------------|---------------------------------------------|
| Окладникова | Нижнее течение р. Ануй                                  | Около 600 м над ур. м. | 44–28 тысяч лет каргинский горизонт         |
| Денисова    | Среднее течение р. Ануй                                 | 900 м над ур. м.       | 37–30 тысяч лет каргинский горизонт         |
| Каминная    | Левый берег р. Каракол, приток р. Ануй                  | 1100 м над ур. м.      | 15–8 тысяч лет сартанский горизонт, голоцен |
| Страшная    | Левый берег р. Иня, приток р. Чарыш, Тигирекский хребет | Около 900 м над ур. м. | 45–25 тысяч лет каргинский горизонт         |

$e = 0,58$ , распределение считается неравномерным, что указывает на относительно угнетенное существование большинства видов. Для голоценовой фауны отмечено увеличение значений этих показателей ( $H = 2,2$ ,  $e = 0,8$ ), что позволяет отнести данное местонахождение к категории равномерного распределения долей остатков. Следовательно, степень выравнивания долей видов и разнообразие в сообществе грызунов возрастали от конца плейстоцена до первой половины голоцена. Видимо, потепление климата и увеличение влажности в голоцене привели к сокращению обилия узкочерепной и скальных полевок, степной пеструшки и способствовали расширению экологических ниш лесных и околородных видов грызунов.

Каминная фауна имеет большое сходство с позднелейстоценовыми фаунами мелких млекопитающих пещер Окладникова и Денисова (Агаджанян, 1998; Дупал, 1998; Ивлева, 1990), расположенных ниже по течению р. Ануй (табл. 3). Характерным отличием является отсутствие в каминной фауне двух видов белок (*Pteromys volans*, *Sciurus vulgaris*), мышовок (*Sicista* sp.), бобра (*Castor fiber*), тушканчика (*Allactaginae* sp.), обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*), желтой пеструшки (*Eolagurus luteus*) и темной полевки (*Microtus agrestis*). Слои пещер Окладникова и Денисова датируются от 34 до 44 тыс. лет и соответствуют каргинскому потеплению (Деревянко и др., 1998б). Климат в это время был умеренно холодным и бореальным (Архипов, Волкова, 1994). В низкогорных районах (пещера Окладникова) среди грызунов доминировал алтайский цокор (*Myospalax myospalax*), обычными видами были хомяк, водяная (*Arvicola terrestris*), узкочерепная (*Microtus gregalis*) и скальные полевки (*Alticola*

Таблица 2. Видовой состав и соотношение остатков мелких млекопитающих из позднеплейстоценовых отложений пещер Северо-Западного Алтая.

| Отряды, роды, виды                     | Оклад-<br>никова<br>слои<br>1–3, 7* | Денисо-<br>ва,<br>слои<br>9–22* | Камин-<br>ная,<br>слои<br>11–14 | Страш-<br>ная,<br>слои<br>2–5 |
|----------------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|-------------------------------|
| Chiroptera( Рукокрылые)                | 3,4                                 | 3,4                             | -                               | 0,2                           |
| Insectivora (Насекомоядные)            |                                     |                                 |                                 |                               |
| <i>Talpa altaica</i> Nik.              | 2,5                                 | 6,3                             | 1,0                             | 0,1                           |
| <i>Soricidae</i> gen.                  | 1,6                                 | 2,0                             | 0,3                             | 0,9                           |
| <i>Crociodura</i> sp.                  | 1,6                                 | -                               | -                               | 0,3                           |
| Lagomorpha – Зайцеобразные             |                                     |                                 |                                 |                               |
| <i>Lepus</i> sp.                       | 0,5                                 | 3,8                             | 0,2                             | 0,5                           |
| <i>Ochotona</i> sp.                    | 2,4                                 | 3,6                             | 0,4                             | 0,4                           |
| Rodentia – Грызуны                     |                                     |                                 |                                 |                               |
| <i>Pteromys volans</i> L.              | +                                   | +                               | -                               | -                             |
| <i>Sciurus vulgaris</i> L.             | -                                   | +                               | -                               | -                             |
| <i>Tamias sibiricus</i> Laxm.          | +                                   | +                               | 0,1                             | -                             |
| <i>Spermophilus</i> sp.                | 2,8                                 | 3,2                             | 1,4                             | 2,2                           |
| <i>Marmota</i> sp.                     | 0,9                                 | 2,1                             | 0,3                             | 1,9                           |
| <i>Sicista</i> sp.                     | -                                   | +                               | -                               | 0,3                           |
| <i>Castor fiber</i> L.                 | 0,2                                 | +                               | -                               | +                             |
| <i>Allactaginae</i> gen.               | 0,2                                 | 0,3                             | -                               | 0,2                           |
| <i>Apodemus</i> sp.                    | 0,2                                 | +                               | +                               | +                             |
| <i>Cricetulus</i> sp.                  | 2,0                                 | 1,3                             | 1,8                             | 2,3                           |
| <i>Allocricetulus</i> sp.              | -                                   | +                               | -                               | -                             |
| <i>Cricetus cricetus</i> L.            | 6,6                                 | +                               | -                               | 0,4                           |
| <i>Ellobius</i> sp.                    | 1,1                                 | 1,6                             | 0,1                             | 0,4                           |
| <i>Myospalax myospalax</i> Laxm.       | 13,2                                | 9,3                             | 0,4                             | 1,4                           |
| <i>Clethrionomys rutilus</i> Pall.     | 1,5                                 | 2,0                             | 0,1                             | 1,3                           |
| <i>C. rufocanus</i> Sundev.            | 2,1                                 | 3,4                             | 0,3                             | 2,0                           |
| <i>Clethrionomys</i> sp.               | 1,0                                 | 12,9                            | 0,1                             | 0,5                           |
| <i>Alticola strelzowi</i> Kastsch.     | +                                   | 16,1                            | 3,5                             | 13,4                          |
| <i>A. macrotis</i> Radde               | -                                   | +                               | 1,3                             | 3,8                           |
| <i>Alticola</i> sp.                    | 7,6                                 | 0,5                             | 9,1                             | 1,6                           |
| <i>Lagurus lagurus</i> Pall.           | 2,0                                 | 5,0                             | 30,3                            | 8,7                           |
| <i>Eolagurus luteus</i> Eversm.        | 0,8                                 | -                               | -                               | 1,8                           |
| <i>Myopus schisticolor</i> Lill.       | 0,1                                 | 0,2                             | 0,1                             | -                             |
| <i>Arvicola terrestris</i> L.          | 4,8                                 | 1,3                             | 0,1                             | 1,0                           |
| <i>Microtus gregalis</i> Pall.         | 14,8                                | 18,7                            | 44,3                            | 43,5                          |
| <i>M. oeconomus</i> Pall.              | 9,8                                 | 2,9                             | 4,5                             | 9,9                           |
| <i>M. agrestis</i> L.                  | 8,9                                 | +                               | -                               | 0,1                           |
| <i>M. arvalis</i> Pall.                | 7,4                                 | 0,4                             | 0,3                             | 0,9                           |
| Всего: (минимальное количество особей) | 2865                                | 448                             | 3219                            | 1382                          |



*strelzowi* и *A. macrotis*), степная пеструшка (*Lagurus lagurus*), суслик (*Spermophilus* sp.). В более высокогорных пещерных местонахождениях (пещера Денисова) доля цокора остается еще относительно высокой (около 20 %), резко уменьшается доля хомяка и водяной полевки, увеличивается доля узкочерепной полевки и степной пеструшки. Соотношение доминирующих видов грызунов выглядит следующим образом: с уменьшением высоты гор доля узкочерепной полевки и степной пеструшки снижается, доля скальных полевок остается примерно на одном уровне, а доля цокора увеличивается (рис. 2). В каргинское межледниковье экологические условия способствовали увеличению численности цокора, хомяка, водяной полевки, а в сартанское ледниковье – степной пеструшки и узкочерепной полевки (Дупал, 2004).

Индексы относительного обилия видов фауны пещеры Окладникова составили  $H = 2,43$ ,  $e = 0,78$ . Значение  $e < 0,8$  указывает на неравномерное распределение видов. Эти показатели фауны Денисовой пещеры составили  $H = 2,58$ ,  $e = 0,81$ . Последний показатель указывает на относительно равномерное распределение остатков мелких млекопитающих. Скорее всего это свидетельствует о большем разнообразии биотопов и более благоприятных условиях для обитания большинства видов.

Таким образом, позднплейстоценовая фауна мелких млекопитающих долины р. Ануй имела свои структурные особенности, доли видов в сообществе менялись в зависимости от высоты гор и хронологии плейстоцена. В каргинское потепление условия обитания были более благо-

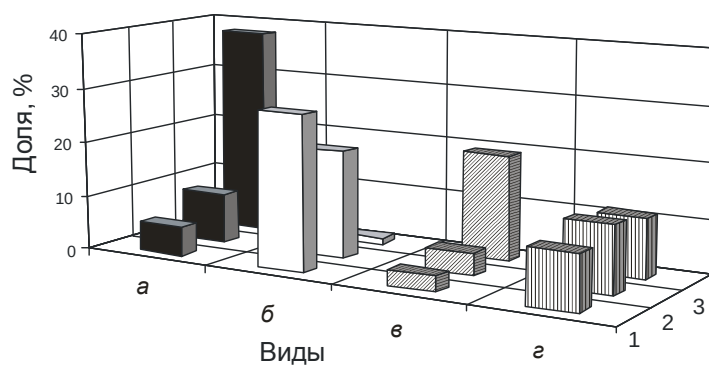


Рис. 2. Соотношение доминирующих видов грызунов в локальных ископаемых фаунах долины р. Ануй (Северо-Западного Алтай). Пещеры: 1 – Окладникова, 2 – Денисова, 3 – Каминная; виды грызунов: а – узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*), б – алтайский цокор (*Myospalax myospalax*), в – степная пеструшка (*Lagurus lagurus*), г – скальные полевки (*Alticola* sp.)

Таблица 3. Оценка степени сходства локальных фаун мелких млекопитающих пещерных местонахождений по критерию Животовского.

| Пещеры      | Окладникова | Денисова | Каминная | Страшная |
|-------------|-------------|----------|----------|----------|
| Окладникова |             | 0,82     | 0,63     | 0,73     |
| Денисова    |             |          | 0,72     | 0,81     |
| Каминная    |             |          |          | 0,83     |
| Страшная    |             |          |          |          |

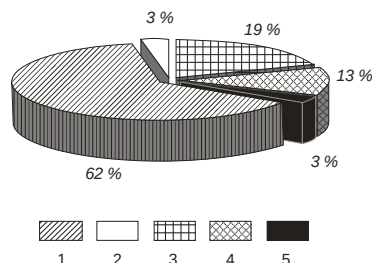
приятными для большинства видов. Сартанское похолодание способствовало ухудшению условий существования грызунов, что вызвало уменьшение разнообразия и сокращение численности некоторых видов.

Возраст отложений Страшной пещеры датируется от 25 до 45 тыс. лет (Галкина, Оводов, 1975). Ископаемая фауна грызунов включает 22 вида. Доминирующая группировка представлена двумя видами полевок – узкочерепной (43,5 % ) и плоскочерепной (*Alticola strelzowi*, 13,4 %). В группировку обычных видов (1–9,9 %) вошли сурок (*Marmota* sp.), суслик (*Spermophilus* sp.), цокор (*Myospalax myospalax*), хомячки (*Cricetulus* sp.), пеструшки (*L. lagurus* и *E. luteus*), полевки (*Alticola macrotis*, *Clethrionomys*, *Microtus oeconomus*). Остальные виды мелких млекопитающих входят в категорию редких или очень редких (табл. 2). Показатели разнообразия страшной фауны мелких млекопитающих составляют:  $H = 2,36$ ,  $e = 0,72$ . Значение последнего указывает на неравномерное распределение долей остатков.

Характерной особенностью страшной фауны является относительно большое количество остатков желтой пеструшки (1,8%), которая вообще не отмечена в отложениях Денисовой и Каминной пещер, а также доминирование узкочерепной и плоскочерепной полевок (рис. 3). Присутствие в фауне желтой пеструшки указывает на существование полупустынных местообитаний, а доминирование плоскочерепной полевки – наличие относительно большого количества валунов и каменистых россыпей на открытых пространствах долины р.Чарыш и на склонах Тигирекского хребта в позднем плейстоцене.

Ископаемые остатки желтой пеструшки известны из позднеплейстоценовых отложений пещеры им. Окладникова (Ивлева, 1990). В доминирующую группировку этой локальной фауны входят цокор и узкочерепная полевка, обычные хомяк, водяная и скальные полевки рода *Alticola*, степная пеструшка и суслик. В сообществе грызунов доля желтой пеструшки составляет менее одного процента (табл. 2). Выше по течению р. Ануй, на высоте 900 м над ур. м. и более желтая пеструшка не встречается (фауна пещер Денисова и Каминная).

Рис.3. Соотношение степных, полупустынных и горно-степных видов грызунов в позднеплейстоценовой фауне из отложений пещеры Страшная: 1 – узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*), 2 – желтая пеструшка (*Eolagurus luteus*), 3 – плоскочерепная полевка (*Alticola strelzowi*), 4 – суслик (*Spermophilus sp.*), 5 – степная пеструшка (*Lagurus lagurus*).



Доля суслика (*Spermophilus sp.*) в локальных фаунах позднего плейстоцена оставалась примерно на одном уровне (4 %–7 %) на протяжении 40 тыс лет, вплоть до середины голоцена и не зависела от высоты гор и изменений климата.

В современной фауне мелких млекопитающих лесостепного пояса Северо-Западного Алтая группа из многочисленных видов состоит из мышовок (*Sicista sp.*, 24–28 %), красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, 6–14 %) и полевки-экономки (*Microtus oeconomus*, 16–21 %). В группу содоминантов входят два вида мышей (*Apodemus peninsulae* и *A. agrarius*), цокор, красно-серая (*Cl. rufocanus*), узкочерепная (*M. gregalis*), темная (*M. agrestis*) и обыкновенная (*M. arvalis*) полевки (табл. 4). В погадках филина наибольшую долю в остатках составляют обыкновенный хомяк, цокор и водяная полевка (*Arvicola terrestris*), мала доля плоскочерепной, узкочерепной, обыкновенной и лесных полевых, мышей и мышовок. При усреднении показателей относительной численности грызунов количество видов-доминантов не изменилось: доминирующая группировка представлена полевкой-экономкой, мышовками и лесными полевками. По сравнению с ископаемой фауной долины р. Ануй видовой состав современной фауны сократился до 15 видов. Из фауны грызунов исчезли степная и желтая пеструшки, хомячки, тушканчики, слепушонка и сурок.

Современная фауна лесного пояса Тигирекского хребта представлена 13 видами грызунов. Во всех типах ландшафта доминируют лесные полевки (красная и красно-серая), алтайская мышовка (*Sicista napaea*) и полевка-экономка (табл. 5). Субдоминантами являются темная полевка (*M. agrestis*) и восточноазиатская мышь (*Apodemus peninsulae*), относительная численность остальных видов невысока – они обычны или редки (Литвинов, Пожидаева, 2008). Сравнение ископаемой и современной фаун Северо-Западного Алтая по критерию Животовского показало низкий уровень сходства ( $r = 0,38$ ).

Таким образом, на протяжении позднего плейстоцена – современности структура сообщества грызунов кардинально изменилась. Доминирующую группировку из степных и горных видов ископаемой фауны

Таблица 4. Соотношение видов (%) в современном сообществе грызунов Северо-Западного Алтая.

| Виды                           | Отловы               |                   | Погадки,<br>доля<br>остатков,<br>% |
|--------------------------------|----------------------|-------------------|------------------------------------|
|                                | Каминная,<br>И.Д., % | Черга,<br>И.Д., % |                                    |
| <i>Tamias sibiricus</i>        | 0                    | 0,6               | 0                                  |
| <i>Spermophilus</i> sp.        | 0                    | 1,1               | 2,8                                |
| <i>Sicista</i> sp.             | 24,6                 | 28,6              | 1,8                                |
| <i>Apodemus agrarius</i>       | 0                    | 4,6               | 0                                  |
| <i>Apodemus peninsulae</i>     | 27,5                 | 3,6               | 0                                  |
| <i>Apodemus</i> sp.            | 0                    | 0                 | 0,9                                |
| <i>Cricetus cricetus</i>       | 0                    | 0                 | 70,2                               |
| <i>Myospalax myospalax</i>     | 0                    | 1,2               | 11,3                               |
| <i>Clethrionomys glareolus</i> | 1,4                  | 0,6               | 0,9                                |
| <i>Clethrionomys rutilus</i>   | 5,8                  | 14,0              | 0,9                                |
| <i>Clethrionomys rufocanus</i> | 10,2                 | 8,9               | 0                                  |
| <i>Alticola strelzowi</i>      | 0                    | 0                 | 1,8                                |
| <i>Arvicola terrestris</i>     | 0                    | 0,1               | 7,6                                |
| <i>Microtus gregalis</i>       | 13,1                 | 7,3               | 0,9                                |
| <i>Microtus oeconomus</i>      | 16,0                 | 20,9              | 0                                  |
| <i>Microtus agrestis</i>       | 0                    | 1,7               | 0                                  |
| <i>Microtus arvalis</i>        | 1,4                  | 6,8               | 0,9                                |
| Общее количество особей:       | 69                   | 1532              | 107                                |

сменила группа рецентных видов таежного комплекса и хвойно-широколиственных лесов. Потепление климата и увеличение влажности в голоцене привели к исчезновению перигляциального ландшафта и сокращению горно-степных местообитаний на Северо-Западном Алтае. В голоцене формировалась фауна переходного типа, в которой менялось соотношение степных и таежных видов. Современная фауна мелких млекопитающих среднегорной части Северо-Западного Алтая относится к лесостепному или таежному комплексу млекопитающих и имеет свои структурные особенности. Расширение лесного пояса в горах Алтая привело к сокращению степных и полупустынных местообитаний, что вызвало изоляцию колоний отдельных видов мелких млекопитающих. В новой среде это привело к исчезновению из фауны степных грызунов. В современном сообществе мелких млекопитающих не встречается степная и желтая пеструшки, слепушонка, тушканчик.

Выявлено значительное сокращение ареала желтой пеструшки в течение позднего плейстоцена (рис. 4). В настоящее время этот вид встре-

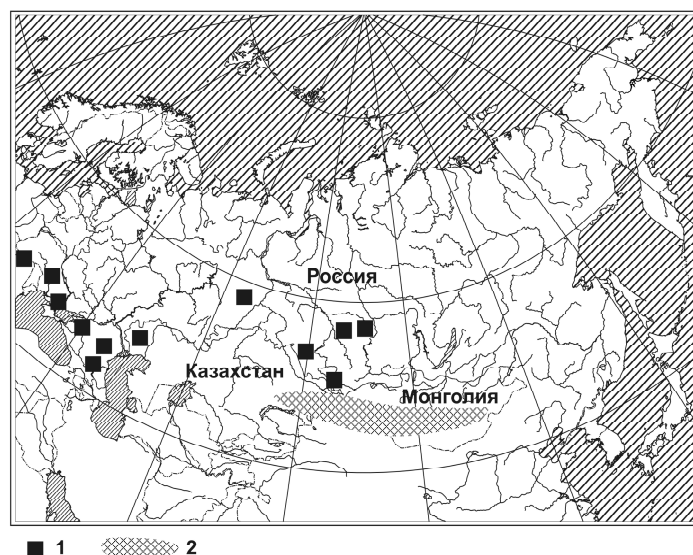


Рис. 4. Распространение желтой пеструшки (*Eolagurus luteus*) в позднем плейстоцене и современный ареал: 1 – места находок ископаемых остатков, 2 – современный ареал.

чается на равнинных, низкогорных пустынях Китая и Монголии, и в северной полупустыне Зайсанской котловины (Громов, Ербаева, 1995; Млекопитающие Казахстана, 1978).

Таблица 5. Усредненные показатели численности грызунов (на 100 конусо-суток) лесного пояса Тигирекского хребта (Северо-Западный Алтай; Литвинов, Пожидаева, 2008).

| Виды                           | Биотопы |           |          |
|--------------------------------|---------|-----------|----------|
|                                | лесные  | экотонные | открытые |
| <i>Sicista napaea</i>          | 4,3     | 8,7       | 16,6     |
| <i>Apodemus peninsulae</i>     | 14,8    | 1,6       | 3,9      |
| <i>Ap. uralensis</i>           | 0,3     | 0         | 0,05     |
| <i>Apodemus agrarius</i>       | 0,3     | 1,1       | 1,05     |
| <i>Micromys minutus</i>        | 0       | 0,3       | 1,5      |
| <i>Clethrionomys rutilus</i>   | 8,7     | 8,6       | 1,05     |
| <i>Clethrionomys rufocanus</i> | 18,5    | 2,8       | 6,1      |
| <i>Microtus arvalis</i>        | 0,8     | 1,7       | 3,2      |
| <i>Microtus agrestis</i>       | 2,7     | 1,7       | 5,0      |
| <i>Microtus oeconomus</i>      | 13,5    | 4,0       | 6,3      |
| Общее количество особей:       | 235     | 217       | 118      |

Присутствие в ископаемой фауне подземных роющих грызунов и насекомоядных, таких как цокор, слепушонка, крот, указывает на то, что по долинам рек Ануй и Чарыш до высоты гор 1100 м над ур. м. не были распространены долинныи ледники, и почва не подвергалась длительно-му промерзанию.

### Литература:

- Агаджанян А.К., 1998. Фауна мелких млекопитающих Денисовой пещеры // Палео-экология плейстоцена и культура каменного века Северной Азии и сопредельных территорий. Материалы международного симпозиума. Новосибирск: Изд-во Института археологии и этнографии СО РАН. Т. 1. С. 34–41.
- Алтайский край: Атлас, 1978. Т. 1. М.-Барнаул: ГУГК. 222 с.
- Архипов С.А., Волкова В.С., 1994. Геологическая история, ландшафты и климаты плейстоцена Западной Сибири. Новосибирск: НИЦ ОИГМ СО РАН. 104 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т. 2. 477 с.
- Бородин А.В., 2009. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен-современность). Екатеринбург: УрО РАН. 98 с.
- Галкина Л.И., Оводов Н.Д., 1975. Антропогенная териофауна пещер Западного Алтая // Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск: Наука. С. 165–180.
- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. Санкт-Петербург. 520 с.
- Деревянко А.П., Агаджанян А.К., Барышников и др., 1998а. Археология, геология и палеогеография плейстоцена и голоцена Горного Алтая. Новосибирск: Изд-во Института археологии и этнографии СО РАН. 176 с.
- Деревянко А.П., Болиховская Н.С., Маркин С.В., Собалев В.М., 2000. Палеогеография финала плейстоцена среднегорной зоны Северо-Западного Алтая // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. Новосибирск: Изд-во Института археологии и этнографии. Вып. 2. С. 147–150.
- Деревянко А.П., Глинский С.В., Дергачева М.И., Дунал Т.А. и др., 1998б. Проблемы палеоэкологии, геологии и археологии палеолита Алтая. Новосибирск: Изд-во Института археологии и этнографии СО РАН. 312 с.
- Джиллер П., 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир. С. 1–184.
- Дунал Т.А., 1998. Палеотериологические исследования пещер Северо-Западного Алтая // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. Новосибирск: Изд-во Института археологии и этнографии. С. 147–150.
- Дунал Т.А., 2004. Перестройка сообществ мелких млекопитающих на рубеже плейстоцена и голоцена Северо-Западного Алтая // Палеонтол. журн. №1. С. 78–84.
- Дунал Т.А., 2005. Возможные причины вымирания желтой пеструшки на большей части плейстоценового ареала // Бюл. МОИП. Отд.биол. Т. 110. Вып. 4. С. 63–69.
- Жерихин В.В., 1993. Природа и история травяных биоценозов// Степи Евразии : проблема сохранения и восстановления . СТБ-М.: Ин-т географии РАН, Ботанич. ин-т РАН, Росс. ботанич.общ-во. С. 29–49.
- Жерихин В.В., 1994. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей // Эко-системные перестройки и эволюция биосферы (под ред. А.Ю. Розанова, М.А. Семихатова). М.: Недра. Вып. 1. С. 13–20.

- Животовский Л.А.*, 1979. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биол. Т. 40. № 4. С. 587–602.
- Ивлева Н.Г.*, 1990. Микротериологические материалы из пещер им. Окладникова и Денисова на Алтае // Комплексные исследования палеолитических объектов бассейна р. Ануй. Новосибирск. ИИФиФ СО АН СССР. С. 82–104.
- Литвинов Ю.Н., Швецов Ю.Г., Епифанцева Л.Ю., Дупал Т.А.*, 2000. Структура сообществ мышевидных грызунов горных хребтов Прибайкалья // Усп. совр. биол. Т. 120. № 2. С. 201–206.
- Литвинов Ю.Н., Пожидаева Л.В.*, 2008. Сравнительная характеристика сообществ мышевидных грызунов Северо-Западного Алтая и лесного пояса Алтайских гор // Зоол. журн. Т. 87. № 6. С. 754–759.
- Малеева А.Г.*, 1983. К методике палеоэкологического анализа териофаун позднего кайнозоя // История и эволюция современной фауны грызунов СССР. М. С. 146–178.
- Млекопитающие Казахстана*, 1978. Ред. А.А. Слудский. Т. 1. Алма-Ата, 491 с.
- Мэгарран Э.*, 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 184 с.
- Наймарк Е.Б., Улитина Л.М., Марков А.В.*, 1998. Количественный анализ биогеографии девонских ругоз // Палеонтол. журн. № 6. С. 16–23.
- Оводов Н.Д., Мартынович Н.Н., Надаховский А.*, 1998. «Филиновые ниши» на Северо-Западном Алтае как тафономический и палеоэкологический индикаторы // Палеоэкология плейстоцена и культура каменного века Северной Азии и сопредельных территорий. Материалы международного симпозиума. Новосибирск: Изд-во Института археологии и этнографии СО РАН. Т. 1. С. 249–255.
- Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Варшавский А.А., Борисенко А.В.*, 2002. Наземные звери России. Справочник-определитель. М.: Изд-во КМК. 298 с.
- Северцов А.С.*, 1998. Эволюция популяций и эволюция биоценозов // Зоол. журн. Т. 77. № 5. С. 517–526.
- Седельников В.П.*, 1988. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. 221 с.
- Смирнов Н.Г.*, 1992. Проблемы исторической экологии млекопитающих Северной Евразии // Вековая динамика биогеоценозов. Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. М.: Наука. С. 17–35.
- Смирнов Н.Г.*, 1995. Материалы к изучению исторической динамики разнообразия грызунов таежных районов Среднего Урала // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала. Сб. научных трудов. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. С. 24–57.
- Смирнов Н.Г.*, 1996. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Сб. научных трудов. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. С. 39–83.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А. и др.*, 1990. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР. 243 с.
- Смирнов Н.Г., Маркова А.К.*, 1996. Методические вопросы оценки таксономического разнообразия млекопитающих на основе остеологических сборов // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Сб. научных трудов. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. С. 3–16.
- Сухачев В.Н.*, 1942. Идея развития в фитоцелологии. М.: Современная ботаника. Т. 1–3. С. 5–17.
- Уиттекер Р.*, 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Изд-во Прогресс. 226 с.

- Fernandez-Jalvo Y.*, 1995. Small mammal taphonomy at La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* V. 114. P. 167–195.
- Hadly E.A.*, 1999. Fidelity of terrestrial vertebrate fossils to a modern ecosystem // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* V. 149. P. 389–409.
- Nadachowski A., Harrison D.L., Szyndlar Z. et al.*, 1993. Late Pleistocene vertebrate fauna from Obtazowa 2 (Carpathians, Poland): palaeoecological reconstruction // *Acta zool. Cracov.* V. 36. № 2. P. 181–190.
- Rogers R.R and Kidwell S.M.*, 2000. Associations of vertebrate skeletal concentrations and discontinuity surfaces in terrestrial and shallow marine records: a test in the cretaceous of Montana // *J. of Geology.* V. 108. № 2. P. 131–154.
- Semken H.A. jr., Wallace S.C.*, 2002. Key to Arvicoline (“Microtine rodents”) and Arvicoline-like lower first molars recover from Late Wisconsinan and Holocene. Archaeological and Paleontological Sites in Eastern North America // *J. of Archaeological Sci.* Vol. 29. P. 23–31.
- Stafford T.W., Semken H.A., Grahnan R.W, et al.*, 1999. First accelerator mass spectrometry <sup>14</sup>C dates documenting contemporaneity of nonanalogue species in late Pleistocene mammal communities // *Geology.* V. 27. № 10. P. 903–906.

### **T. A. Dupal**

#### **Structural transformation of rodent communities at the climate dynamics during the end of Pleistocene-Recent time transition**

The analysis of small mammal communities from the Late Pleistocene, Holocene and Recent time of North-Western Altai has shown that the cold periglacial steppe of the Late Pleistocene was inhabited by a larger number of rodent species. Steppe and mountain species were dominants.

As a result of the climatic warming and an increase of humidity in the Holocene, the forest belt expanded and steppe biotopes were reduced. The population of particular rodent species decreased and their ranges were displaced. The dominant group composed of steppe and mountain species of the fossil fauna was replaced by the group of the species of modern taiga and coniferous-broadleaved forest. *Lagurus lagurus*, *Eolagurus luteus*, *Ellobius talpinus* and *Allactaga* sp. doesn't occur in these modern communities.



**Л.Г. Вартапетов**

**ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ  
И СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ  
В СЕВЕРНОЙ ТАЙГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

Несмотря на наличие обзорных работ (Вартапетов, 1982, Равкин и др. 1996), распространение и зонально-ландшафтное распределение мелких млекопитающих, а также структура их сообществ на Западно-Сибирской равнине выяснены недостаточно. Лучше обследованной оказалась южная часть равнины (Николаев, 1972; Готов и др., 1978; Фомин, 1980; Равкин, Лукьянова, 1976; Литвинов, 2001; Литвинов и др., 2006; Вартапетов и др. 2008), а ее северная таежно-болотная территория оставалась почти не изученной. Именно север Западной Сибири испытывает особенно интенсивное воздействие нефтегазового комплекса, в результате которого экологическое состояние ряда экосистем оценивается как катастрофическое (Седельников и др., 1992). Поэтому изучение северотаежных сообществ мелких млекопитающих становится особенно актуальным. С одной стороны, это определяется массовостью, повсеместным распространением и биоиндикационным значением грызунов и насекомоядных, а с другой – необходимостью зафиксировать современное состояние ландшафтно-биотопических комплексов мелких млекопитающих как важных компонент экосистем с целью проследить их последующие изменения.

**Материалы и методы**

Отловы мелких млекопитающих проводились в 1973, 1976, 1983 и 1987 гг. с 16 июля по 31 августа на широтном разрезе, состоящем из 4-х ключевых участков. Эти участки располагались в Приобье, Прикамые, на Обь-Пуровском междуречье и в долине р. Таз (по одному в каждой ландшафтной провинции) в пределах подзональной полосы типичной северной тайги. Животные отлавливались в 50-метровые 5-цилиндровые канавки и заборчики из полиэтиленовой пленки. Последние устанавливались на болотах. Всего обследовано 43 местообитания, отработано 9800 цилиндро-суток (далее – ц-с) и поймано 2665 особей грызунов и насекомоядных 19 видов. Результаты отловов пересчитаны на 100 ц-с. Видовые названия грызунов и насекомоядных и их последовательность приводятся по Павлинову с соавт. (2002).

## Результаты и обсуждение

### *Численность, ландшафтно-биотопическое распределение и распространение видов*

Рассматриваются общие особенности распространения и ландшафтно-биотопического распределения мелких млекопитающих. Более детально территориальные изменения их обилия охарактеризованы в табл. 1–4.

Крот сибирский (*Talpa altaica* Nicolsky, 1883) в долине р. Таз обычен в приречных берёзово-кедровых и берёзовых лесах и редок в берёзово-лиственнично-сосновых лесах (табл. 1–4). На остальной территории не встречен в связи с переувлажнением почв при заболачивании и длительном половодье, или, наоборот, их сухостью и малым плодородным слоем на песчаных грунтах.

Бурозубка малая (*Sorex minutus* Linnaeus 1766) обитает в различных местообитаниях, предпочитая увлажненные биотопы с относительно развитым травяным ярусом: приболотные участки, низинные облесённые болота и влажные березняки. Избегает сухих ягельниковых сосняков и плоскобугристых болот. Численность снижается в восточном направлении и от долин более крупных рек (Оби и Таза) к междуречьям.

Бурозубка средняя (*Sorex caecutiens* Laxmann 1788) наиболее многочисленна в мохово-кустарничково-таежных лесах со значительным участием тёмнохвойных пород и менее многочисленна в более увлажнённых и заболоченных местообитаниях с развитым кустарничково-моховым ярусом. Это определяется ее способностью, в отличие от других видов, кормиться на поверхности почвенного и мохового покрова (Юдин, 1962). В остальных биотопах, в том числе в сосновых лесах, средняя бурозубка обычна или редка. Избегает пойменные луга, сора и городскую застройку. Встречена во всех провинциях северной тайги, при этом её численность заметно возрастает в восточном направлении. Распространена почти повсеместно и преобладает по численности не только над другими видами землероек-бурозубок, но и над всеми видами мелких млекопитающих и, таким образом, чаще всего доминирует в их сообществах.

Бурозубка плоскочерепная (*Sorex roboratus* Hollister 1913) редка в сосново-лиственнично-кедрово-еловых и берёзово-кедровых приречных лесах, а также в низкорослых сосновых рьях долины р. Таз, и не встречена на всей остальной территории.

Бурозубка равнозубая (*Sorex isodon* Turov 1924) тоже зарегистрирована только в долине р. Таз, где обычна в березово-лиственнично-сосновых лесах.

Бурозубка тундряная (*Sorex tundrensis* Merriam 1900) достигает наиболее высокой численности в приречных лесах долины р. Таз. На остальной территории распространена широко и почти повсеместно, но в долине Оби нами не зарегистрирована. В среднем по районам работ её обилие больше всего в долине р. Таз и несколько меньше – в Прикамые и на Обь-Пуровском междуречье.

Бурозубка обыкновенная (*Sorex araneus* Linnaeus 1758) отдаёт предпочтение высокотравным местообитаниям в долине р. Обь: лугам, ивнякам и низинным болотам высокой поймы, где она многочисленна. В надпойменных и междуречных лиственнично-темнохвойных лесах запада и центра подзоны обычна, но редка в сходных лесах на востоке. Эта бурозубка повсеместно редка на верховых болотах, а в селитебных ландшафтах не зарегистрирована. Встречена во всех ландшафтных провинциях, за исключением Прикамыя, где отсутствуют ее излюбленные местообитания с развитым травяным ярусом. Численность резко уменьшается в восточном направлении.

Бурозубка крошечная (*Sorex minutissimus* Zimmermann 1780) тяготеет к переходным участкам от сырых заболоченных низин к более сухим повышениям рельефа и чаще встречается на облесённых болотах и во влажных лесных местообитаниях. В среднем по территории каждой из обследованных провинций редка.

Бурозубка крупнозубая – (*Sorex daphaenodon* Thomas 1907) встречена только в долине р. Таз, где обычна в березовых приречных лесах и редка на гарях, чередующихся с вырубками.

Кутора обыкновенная (*Neomys fodiens* Pennant 1771) в среднем по обследованным районам повсеместно редка и отмечена только в переувлажнённых или приречных местообитаниях, как правило, вблизи водоёмов.

Мышовка лесная (*Sicista betulina* Pallas 1779) не зарегистрирована только в Приобье, а на остальной территории редка. Чаще обитает в экотонных местообитаниях, в том числе недалеко от лесных опушек и по окраинам верховых болот. Не встречается в глубине обширных лесных и болотных массивов.

Лемминг лесной (*Myopus schisticolor* Lilljeborg 1844) крайне редок и распространен только в долинах рек Обь и Таз на низинных облесённых болотах и в приречных лесах, включая гари и вырубки.

Таблица 1. Обилие мелких млекопитающих в северной тайге Приобья

| Ландшафты, урочища                                             | Бурозубки    |         |       |           |
|----------------------------------------------------------------|--------------|---------|-------|-----------|
|                                                                | обыкновенная | средняя | малая | крошечная |
| Лесной надпойменный ландшафт                                   | 9            | 6       | 4     | 0,7       |
| тайга кедровая                                                 | 11           | 9       | 4     | 2         |
| леса кедрово-сосново-берёзовые                                 | 5            | 4       | 0     | 0         |
| суходольные                                                    | 10           | 6       | 8     | 0         |
| леса кедрово-сосново-берёзовые                                 | 10           | 6       | 8     | 0         |
| полузаболоченные                                               | 16           | 4       | 13    | 0,3       |
| Болотный надпойменный ландшафт                                 | 16           | 4       | 13    | 0,3       |
| болота низинные облесённые                                     | 43           | 5       | 28    | 0         |
| болота переходные открытые                                     | 4            | 1       | 10    | 0         |
| рямы низкорослые сосновые                                      | 0,5          | 5       | 0,5   | 1         |
| Низинно-болотный пойменный ландшафт (болота низинные открытые) | 7            | 1       | 5     | 0,6       |
| Лугово-соровый пойменный ландшафт                              | 2            | 0,15    | 2,5   | 0         |
| леса ивовые, луга                                              | 19           | 0,3     | 2     | 0         |
| луга, соры                                                     | 34           | 0       | 3     | 0         |
| Поселковый надпойменный ландшафт (крупные посёлки)             | 0            | 0,5     | 0,5   | 0         |
| В среднем по Приобью                                           | 13           | 3       | 6     | 0,4       |

Полевка рыжая (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780) встречена только в Приобье в пойменных ивняках и лугах, где она редка.

Полёвка красная (*Clethrionomys rutilus* Pallas 1779) распространена весьма широко и преобладает по численности над всеми другими видами мышевидных грызунов. Многочисленна в лесных долинных таёжных ландшафтах и обычна в заболоченных местообитаниях. Избегает обширных открытых болот и пойм крупных рек. В соответствии с представ-

(особей/100 ц-с).

| Обыкновенная<br>кутора | Домовая мышь | Мышь-<br>малютка | Полёвки |         |         |        |          | Лесной<br>лемминг |
|------------------------|--------------|------------------|---------|---------|---------|--------|----------|-------------------|
|                        |              |                  | рыжая   | красная | водяная | тёмная | экономка |                   |
| 0                      | 0            | 0,2              | 0       | 18      | 0       | 2      | 0,3      | 0                 |
| 0                      | 0            | 0                | 0       | 34      | 0       | 2      | 0        | 0                 |
| 0                      | 0            | 0                | 0       | 14      | 0       | 1      | 1        | 0                 |
| 0                      | 0            | 0,5              | 0       | 7       | 0       | 4      | 0        | 0                 |
| 0,3                    | 0            | 0,3              | 0       | 2       | 0       | 2      | 0,3      | 0,2               |
| 1                      | 0            | 1                | 0       | 4       | 0       | 7      | 0,5      | 0,5               |
| 0                      | 0            | 0                | 0       | 0       |         | 0      | 0        | 0                 |
| 0                      | 0            | 0                | 0       | 2       | 0       | 0      | 0,5      | 0                 |
| 0                      | 0            | 0                | 0       | 0       | 0       | 2      | 1        | 0                 |
| 0                      | 0            | 2                | 0,15    | 0,8     | 0,25    | 1      | 8,5      | 0                 |
| 0                      | 0            | 3                | 0,3     | 0,6     | 0       | 2      | 4        | 0                 |
| 0                      | 0            | 0,3              | 0       | 1       | 0,5     | 0      | 13       | 0                 |
| 0                      | 1            | 0                | 0       | 0       | 0       | 0,5    | 0,5      | 0                 |
| 0,1                    | 0,1          | 0,5              | 0,03    | 6       | 0,05    | 2      | 2        | 0,05              |

ленностью предпочитаемых темнохвойно-лесных биотопов, ее обилие (в среднем по провинциям) больше всего в долине р. Таз и заметно меньше и примерно одинаковое – в остальных обследованных районах.

Полёвка водяная (*Arvicola terrestris* Linnaeus 1758) встречена во всех ландшафтных провинциях, кроме Прикамыя, редка и распространена только в пойменных, приречных и антропогенных местообитаниях с хорошо развитым травяным покровом.

Таблица 2. Обилие мелких млекопитающих в северной тайге Прикамыя (особей/100 ц-с).

| Ландшафты,<br>урочища                                                                                                  | Бурозубки |         |       |           | Кутора обычно-<br>венная | Лесная мышовка | Домовая мышь | Полёвки |        |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|---------|-------|-----------|--------------------------|----------------|--------------|---------|--------|
|                                                                                                                        | тундрная  | средняя | малая | крошечная |                          |                |              | красная | тёмная |
| Сосново-боровой<br>междуречный<br>ландшафт                                                                             | 3         | 2       | 0,3   | 0         | 0                        | 0,2            | 0            | 10      | 1      |
| тайга елово-<br>кедровая долины<br>Казыма                                                                              | 3         | 9       | 1     | 0         | 0                        | 0,7            | 0            | 23      | 1      |
| леса сосновые<br>долины Казыма                                                                                         | 1         | 0       | 0     | 0         | 0                        | 0              | 0            | 4       | 1      |
| вырубки по<br>сосновым лесам<br>долины Казыма                                                                          | 3         | 0,5     | 0     | 0         | 0                        | 0              | 0            | 9       | 1      |
| гари по сосновым<br>лесам долины<br>Казыма                                                                             | 4         | 0,5     | 0     | 0         | 0                        | 0              | 0            | 4       | 0,5    |
| Сосново-болотно-<br>озёрный<br>междуречный<br>ландшафт<br>(леса сосновые-<br>ягельниковые, рямы<br>низкорослые, озёра) | 4         | 4       | 0,5   | 0         | 0                        | 0,5            | 0            | 6       | 2      |
| Болотный<br>междуречный<br>ландшафт                                                                                    | 3         | 2       | 0,3   | 0,3       | 0,1                      | 0,6            | 0            | 0,5     | 0,4    |
| рямы<br>низкорослые,<br>сосновые                                                                                       | 2         | 2       | 0,4   | 0,8       | 0                        | 1              | 0            | 0       | 0,4    |
| болота грядово-<br>мочажинно-<br>озёрные                                                                               | 3         | 4       | 0,4   | 0         | 0                        | 0              | 0            | 1       | 0      |
| болота<br>переходные<br>открытые                                                                                       | 3         | 0,8     | 0     | 0         | 0,4                      | 0,8            | 0            | 0,4     | 0,8    |
| Поселковый<br>ландшафт (малые<br>посёлки)                                                                              | 0         | 1       | 0     | 0         | 0                        | 0              | 1            | 1       | 2      |
| В среднем по<br>Прикамыю                                                                                               | 3         | 2       | 0,3   | 0,09      | 0,04                     | 0,3            | 0,1          | 5       | 1      |

Полёвка-экономка (*Microtus oeconomus* Pallas 1776) многочисленна в пойменных лугах и сорах и обычна в остальных приречных биотопах Приобья. В приречных местообитаниях долины р. Таз редка. Распространена только в долинах Оби и Таза и не зарегистрирована в Приказье и на Обь-Пуровском междуречье.

Полёвка тёмная (*Microtus agrestis* Linnaeus 1761) обычна и широко распространена, встречаясь почти повсеместно. Предпочитает полностью и частично облесенные местообитания с хорошо развитым травяным покровом: преимущественно заболоченные и влажные леса и низинные облесённые болота.

Мышь-малютка (*Micromys minutus* Pallas 1771) обычна в Приобье в пойменных ивовых лесах и на низинных облесённых болотах и редка в кедрово-сосново-березовых полузаболоченных лесах, на лугах и сорах. На остальной территории подзоны, кроме долины Оби, мышь-малютка не зарегистрирована.

Мышь домовая (*Mus musculus* Linnaeus 1758) предпочитает пригородные рудеральные ландшафты (свалки), где она многочисленна, обычна в поселках, реже встречаясь в их окрестностях.

Все зарегистрированные нами виды грызунов и насекомоядных по характеру их распространения в северной тайге подразделяются на 2 группы: широко и более узко распространенные (в долинах крупных рек). В первую группу входят преимущественно виды с транспалеарктическим распространением и сибирского (таежного) фаунистического комплекса с наиболее обширными ареалами в широтно-зональном и долготном отношении. Некоторые из этих видов – самые многочисленные обитатели таежных ландшафтов, они предпочитают также производные от темнохвойных леса, либо прилежащие к ним местообитания (средняя бурозубка и красная полевка). Другие виды занимают более локальные, но повсеместно распространенные в северной тайге Западной Сибири биотопы. Это темная полевка и тундряная бурозубка, предпочитающие гари, вырубки и осветленные леса, включая периферию болот; крошечная бурозубка и лесная мышовка, обитающие в основном в экотонных участках по границам лесных и более открытых местообитаний; водяная полевка и кутора в околотовидных биотопах и домовая мышь в поселках.

Вторая группа представлена в основном видами с относительно более узкими ареалами в пределах Западной Сибири. Это обитающие только или в основном в долине Оби виды европейского (лесного) фаунистического комплекса – обыкновенная бурозубка, рыжая полевка и мышь-малютка. Только на востоке северной тайги Западной Сибири распрост-

Таблица 3. Обилие мелких млекопитающих в северной тайге Обь-

| Ландшафты, урочища                                 | Буро         |          |         |
|----------------------------------------------------|--------------|----------|---------|
|                                                    | обыкновенная | тундрная | средняя |
| Лесной междуречный ландшафт                        | 1,3          | 3        | 17      |
| леса лиственнично-еловые*                          | 2            | 2        | 40      |
| леса лиственничные, гари                           | 3            | 5        | 22      |
| леса сосновые пригородные                          | 0            | 0,5      | 1       |
| леса берёзовые ягельниковые                        | 0,5          | 3        | 1       |
| нефтепромыслы по лиственнично-еловым лесам*        | 1            | 4        | 21      |
| Лесо-болотно-озёрный ландшафт                      | 0,3          | 0,5      | 1       |
| комплексы лесо-болотно-озёрные*                    | 0            | 0,5      | 1       |
| нефтепромыслы по лесо-болотно-озёрным комплексам*  | 0,5          | 0,5      | 0,9     |
| Плоскобугристые болота                             | 0            | 0,7      | 2       |
| болота открытые плоскобугристые*                   | 0            | 0,5      | 2       |
| нефтепромыслы по открытым плоскобугристым болотам* | 0            | 0,9      | 2       |
| Городской ландшафт (районы двухэтажной застройки)  | 0            | 1        | 0       |
| Промышленный ландшафт                              | 0            | 2        | 1       |
| промышленные зоны                                  | 0            | 0,5      | 0       |
| товарные парки нефтепромыслов                      | 0            | 4        | 2       |
| Рудеральный ландшафт (свалки)                      | 0            | 0,9      | 5       |
| В среднем по Обь-Пуровскому междуречью             | 1            | 2        | 8       |

\*местообитания, подверженные воздействию нефтедобычи и их нару-

ранены преимущественно сибирские (таежные) виды: сибирский крот, плоскочерепная, темнозубая и равнозубая бурозубки, расселение которых в этой подзоне к западу ограничено наиболее хорошо дренированной Верхне-Тазовской возвышенностью и ее лесами с хорошо развитой подстилкой, по облику приближающимися к среднетаежным. В тех случаях, когда виды распространены на западе и востоке рассматриваемой подзоны, то есть в долинах обеих рек – Оби и Таза, они чаще всего заселяют местообитания с наиболее развитым травяным покровом (полевка-экономка и



Пуровского междуречья (особей/100 ц-с).

| зубки |           | Обыкновенная<br>кутора | Лесная мышовка | Домовая мышь | Полёвки |         |        |
|-------|-----------|------------------------|----------------|--------------|---------|---------|--------|
| малая | крошечная |                        |                |              | красная | водяная | тёмная |
| 0,3   | 1         | 0,1                    | 0              | 0,1          | 10      | 0,3     | 1      |
| 0,5   | 0,9       | 0,5                    | 0              | 0            | 9       | 0       | 0,9    |
| 1     | 2         | 0                      | 0              | 0            | 23      | 0,5     | 0,5    |
| 0     | 0         | 0                      | 0              | 0,5          | 12      | 0       | 2      |
| 0     | 0,5       | 0                      | 0              | 0            | 4       | 0,5     | 0,5    |
| 0     | 2         | 0                      | 0              | 0            | 4       | 0,5     | 3      |
| 0,5   | 0         | 0                      | 2              | 0            | 0       | 0       | 0,5    |
| 0     | 0         | 0                      | 0,5            | 0            | 0       | 0       | 0      |
| 0,9   | 0         | 0                      | 3              | 0            | 0       | 0       | 0,9    |
| 0,3   | 0         | 0                      | 0,5            | 0            | 0,3     | 0       | 0,5    |
| 0     | 0         | 0                      | 0              | 0            | 0       | 0       | 0,5    |
| 0,5   | 0         | 0                      | 0,9            | 0            | 0,5     | 0       | 0,5    |
| 1     | 0         | 0                      | 0              | 0            | 0       | 0       | 0      |
| 0     | 0         | 0                      | 0              | 0,5          | 4       | 0       | 2      |
| 0     | 0         | 0                      | 0              | 1            | 5       | 0       | 1      |
| 0     | 0         | 0                      | 0              | 0            | 4       | 0       | 2      |
| 0     | 0         | 0                      | 0              | 21           | 6       | 0,5     | 0,5    |
| 0,3   | 0,4       | 0,04                   | 0,3            | 2            | 5       | 0,2     | 1      |

шенные ландшафтные аналоги

малая бурозубка). Аналогичный характер территориального распределения лесного лемминга, возможно, связан с его редкостью и спорадичностью распространения.

Два вида грызунов, обитающих в северной тайге, остались нами не отловленными. Серая крыса (*Rattus norvegicus*), плохо попадаясь в цилиндры, и ранее при массовых отловах, в связи с очаговым характером распространения и малочисленностью, не регистрировалась севернее средней тайги, хотя несомненно здесь обитает (Равкин и др., 1996). Крас-

Таблица 4. Обилие мелких млекопитающих в северной тайге

| Ландшафты, урочища                           | Сибирский крот | Буро         |            |           |                |         |
|----------------------------------------------|----------------|--------------|------------|-----------|----------------|---------|
|                                              |                | обыкновенная | темнозубая | тундряная | плоскочерепная | средняя |
| Лесной междуречный ландшафт                  | 0,2            | 0,5          | 0          | 2         | 0,1            | 27      |
| леса сосново-лиственнично-кедрово-еловые     | 0              | 1            | 0          | 1         | 0,4            | 44      |
| леса берёзово-лиственнично-сосновые          | 0,8            | 0,4          | 0          | 4         | 0              | 48      |
| леса сосновые, беломошно-кустарничковые      | 0              | 0            | 0          | 2         | 0              | 12      |
| гари по сосновым лесам                       | 0              | 0,4          | 0          | 0,4       | 0              | 4       |
| Лесной долинный ландшафт                     | 0,7            | 0,4          | 1          | 7         | 0,1            | 19      |
| леса берёзово-кедровые                       | 2              | 0,9          | 0          | 15        | 0,4            | 37      |
| приречные                                    | 0,8            | 0            | 1          | 8         | 0              | 18      |
| леса берёзовые приречные                     | 0,8            | 0            | 1          | 8         | 0              | 18      |
| гари, вырубки по приречным лесам             | 0              | 0,4          | 1          | 2         | 0              | 9       |
| болота низинные, облесённые берёзой и сосной | 0              | 0,4          | 0          | 4         | 0              | 12      |
| Болотный междуречный ландшафт                | 0              | 0,2          | 0          | 3         | 0,2            | 6       |
| болота верховые                              | 0              | 0,4          | 0          | 2         | 0              | 6       |
| комплексные                                  | 0              | 0,4          | 0          | 2         | 0              | 6       |
| рямы низкорослые сосновые                    | 0              | 0            | 0          | 3         | 0,4            | 6       |
| Поселковый ландшафт (малые посёлки)          | 0              | 0            | 0          | 6         | 0              | 4       |
| В среднем по долине р. Таз                   | 0,3            | 0,4          | 0          | 4         | 0,1            | 18      |

долины реки Таз (особей/100ц-с).

| зубки |           |            | Обыкновенная кутора | Лесная мышовка | Домовая мышь | Полевки |         |        |          | Лесной лемминг |
|-------|-----------|------------|---------------------|----------------|--------------|---------|---------|--------|----------|----------------|
| малая | крошечная | равнозубая |                     |                |              | красная | водяная | тёмная | экономка |                |
| 1     | 0,7       | 0,5        | 0                   | 0              | 0            | 11      | 0,1     | 0,8    | 0,2      | 0              |
| 2     | 1         | 0          | 0                   | 0              | 0            | 19      | 0       | 0      | 0,4      | 0              |
| 0,4   | 0,8       | 2          | 0                   | 0              | 0            | 15      | 0       | 2      | 0        | 0              |
| 0,9   | 0         | 0          | 0                   | 0              | 0            | 5       | 0       | 1      | 0        | 0              |
| 1     | 0,9       | 0          | 0                   | 0              | 0            | 6       | 0,4     | 0      | 0,4      | 0              |
| 5     | 0,3       | 0          | 0,3                 | 0,1            | 0            | 14      | 0,2     | 4      | 0,3      | 0,3            |
| 3     | 0         | 0          | 0                   | 0              | 0            | 20      | 0       | 2      | 0        | 0,4            |
| 13    | 0,8       | 0          | 0,4                 | 0,4            | 0            | 12      | 0,4     | 4      | 0,4      | 0              |
| 2     | 0         | 0          | 0,4                 | 0              | 0            | 15      | 0,4     | 2      | 0,8      | 0,8            |
| 2     | 0,4       | 0          | 0,4                 | 0              | 0            | 9       | 0       | 6      | 0        | 0              |
| 3     | 0,5       | 0          | 0                   | 1              | 0            | 0,7     | 0       | 0,2    | 0        | 0              |
| 5     | 1         | 0          | 0                   | 2              | 0            | 0,4     | 0       | 0      | 0        | 0              |
| 1     | 0         | 0          | 0                   | 0              | 0            | 0,9     | 0       | 0,4    | 0        | 0              |
| 3     | 0,8       | 0          | 0                   | 0,4            | 2            | 2       | 0,4     | 1      | 3        | 0              |
| 3     | 0,5       | 0,2        | 0,1                 | 0,3            | 0,2          | 9       | 0,2     | 2      | 0,5      | 0,1            |

но-серая полевка (*Clethrionomys rufocanus*), по данным тех же авторов, в северной тайге тоже весьма малочисленна и распространена спорадично. Возможно, ее численность выше на более дренированных территориях, в том числе на южной периферии северной тайги в районе Сибирских увалов (Слуту, Стариков, 2008).

Таким образом, в северной тайге зарегистрирован 21 вид мелких млекопитающих, что составляет около половины их общего числа (43) на Западно-Сибирской равнине. Почти все виды мелких грызунов и насекомых, обитающие в северотаежной подзоне, распространены южнее с более высокой численностью, особенно в лесной зоне. Некоторые из них отмечены как значительно севернее, так и южнее северной тайги, до тундровой и степной зон включительно. Поэтому, по ландшафтно-зональному распределению на всей равнине, охарактеризованному ранее (Равкин и др., 1996), все встреченные в северной тайге виды мелких млекопитающих подразделяются на 2 группы. Первая из них – 7 видов, тяготеющих к не лесным, а зональным и интразональным ландшафтам: пойменным, болотным, селитебным (малая бурозубка, обыкновенная кутора, водяная полевка, полевка-экономка, мышь-малютка, домовая мышь и серая крыса). Они распространены полизонально от степей до тундр, реже до лесотундровых редколесий, их численность снижается в северном направлении и становится незначительной в северной тайге, где они распространены локально или спорадично. Вторая группа – остальные 14 видов, предпочитающие таежные, лугово-лесные, экотонные и лесоболотные местообитания лесной зоны (сибирский крот, средняя, плоскочерепная, равнозубая, тундряная, обыкновенная, крошечная и крупнозубая бурозубки, лесная мышовка, лесной лемминг, рыжая, красная, красно-серая и темная полевки). Почти все эти виды достигают самой высокой численности в лесной зоне (от средней тайги до подтаежных лесов), и их распространение к северу и югу ограничивается лесотундрой и лесостепью. Только два вида – средняя и тундряная бурозубка – распространены также в тундровой зоне, причем последняя здесь наиболее многочисленна.

Судя по имеющимся данным (Равкин и др., 1996) и полученным нами результатам, северная тайга служит определенным зональным рубежом в распространении мелких млекопитающих. Так, граница средней и северной тайги является пределом распространения к северу европейского крота, обыкновенной полевки и полевой мыши. Переход от северной тайги к лесотундре близок к северным границам ареалов сибирского крота, крупнозубой и равнозубой бурозубок и рыжей полевки и к южным – сибирского и копытного леммингов и полевки Миддендорфа.

*Территориальные изменения обобщающих характеристик сообществ*

Суммарное обилие грызунов и насекомоядных наиболее велико в темнохвойно-лесных ландшафтах (38–77 особей/100 ц-с) и несколько меньше в пойменных лугово-соровых (42 особи/100 ц-с), ещё меньше – в сосново-боровых ландшафтах, на низинных и комплексных верховых болотах (6–17 особей/100 ц-с) и минимально – на плоскобугристых болотах, в городах и посёлках (3–6 особей/100 ц-с). Биомасса мелких млекопитающих максимальна в приречных лесах (747–1038 г/100 ц-с), на лугах и сорах (965 г/100 ц-с), в кедровой тайге (585–934 г/100 ц-с), на низинных облесённых болотах (847 г/100 ц-с), меньше – в остальных лесных междуречных и надпойменных ландшафтах (428–593 г/100 ц-с), на свалках (462 г/100 ц-с) и минимальна – на верховых комплексных болотах, в низкорослых сосновых рядах и посёлках (39–96 г/100 ц-с), а также в городском ландшафте (9 г/100 ц-с). Число встреченных видов уменьшается примерно в том же направлении: в темнохвойно-лесных ландшафтах зарегистрировано – 8–15 видов, в пойменных и болотных – 6–10, в сосново-боровых – 3–8, в селитебных – 2–6.

В среднем по ландшафтно-географическим провинциям высокое максимальное суммарное обилие мелких млекопитающих отмечено в долинах крупных рек – Таза и Оби (40 и 34 особи/100 ц-с), – и низкое – на наиболее заболоченных территориях: в Прикамые и на Обь-Пуровском междуречье (12 и 20 особей/100 ц-с, соответственно). Наибольшее число видов тоже встречено в долинах Оби и Таза (13 и 17, соответственно) и меньшее – в Прикамые и на Обь-Пуровском междуречье (9 и 11, соответственно). По составу доминантов население мелких млекопитающих подразделяется на следующие группы: 1) обыкновенная, средняя бурозубка и красная полёвка в надпойменных лесах Приобья; 2) красная полёвка, тундряная и средняя бурозубка в незаболоченных лесах Обь-Енисейского междуречья; 3) обыкновенная, малая и средняя бурозубка, тёмная и красная полёвки на низинных болотах и в заболоченных лесах; 4) тундряная и средняя бурозубка на комплексных верховых и плоскобугристых болотах междуречий; 5) обыкновенная бурозубка, мышь-малютка и полёвка-экономка в пойме Оби.

*Воздействие нефтедобычи на население мелких млекопитающих*

В последнее время всё большее влияние на экосистемы северной тайги оказывает нефтегазодобыча, которая из локального стала региональным комплексным экологическим фактором. В результате возрастает отрицательное воздействие нефтегазового комплекса на сообщества животных, в том числе мелких млекопитающих. Это негативное влияние сво-

дится ко всем видам загрязнений, нарушению трофических цепей и репродуктивных циклов животных (Пономарев, 1990), нарушению целостности природных ландшафтов и антропогенной трансформации их сохранившихся фрагментов, гибели животных в «нефтяных ловушках».

На нефтепромыслах и в ненарушенных ландшафтах зарегистрировано примерно сходное обилие обыкновенной, малой и крошечной бурозубки (табл. 5). Предпочтение местообитаниям на территории нефтепромыслов по сравнению с ненарушенными ландшафтами отдают тундряная бурозубка, численность которой возрастает в нарушенных лесных биотопах; лесная мышовка, предпочитающая экотоны лесных опушек; окраин болот и техногенных элементов ландшафта, а также тёмная полёвка, обитающая вблизи песчаных отсыпок там, где имеется осоково-злаковая растительность. Ненарушенные ландшафты предпочитают средняя бурозубка и красная полёвка, выбирающие таёжные местообитания. Таким образом, виды бурозубок, не связанные тесно с таёжными биотопами, не реагируют на появление нефтепромыслов, а таёжные виды бурозубок и полёвок при частичной вырубке лесов снижают свою численность. Обыкновенная кутора встречается исключительно вблизи незагрязнённых водоемов на территории ненарушенных ландшафтов, а водяная полёвка, наоборот, зарегистрирована только на нефтепромыслах, поскольку предпочитает прибрежную растительность – заросли осок и рогоза по берегам техногенных водоёмов.

Суммарное обилие зверьков несколько уменьшается на нефтепромыслах по сравнению с ненарушенными ландшафтами (табл. 5). Видовое богатство на сравниваемых территориях одинаково – по 9 видов. Средняя бурозубка и красная полёвка доминируют по обилию в населении мелких млекопитающих природных ландшафтов (71 и 15 %). На нефтепромыслах преобладают средняя и тундряная бурозубки (50 и 11 %).

Южнее обследованной нами территории, по данным С.Н. Гашева (1992), в среднетаёжном Приобье смены доминантов при воздействии нефтедобычи не отмечено. Практически во всех нарушенных ландшафтах, как и в ненарушенных, доминировали красная полёвка и обыкновенная бурозубка. При этом численность мелких млекопитающих, особенно насекомоядных, на нарушенных участках по сравнению с контрольными заметно уменьшилась. На нефтепромыслах отмечено появление домовый мыши, что вызвано наличием более или менее длительных поселений людей. Севернее района наших работ, в подзональной полосе северотаёжных редкостойных лесов на нефтепромыслах по сравнению с ненарушенными ландшафтами тоже отмечено достоверное снижение обилия доминантных видов: красной полёвки и средней бурозубки (Сорокина, 2003). Во всех случаях это обусловлено снижением количества и качества кор-

Таблица 5. Обилие мелких млекопитающих в ненарушенных ландшафтах и на нефтепромыслах (особей/100 ц-с).

| Ландшафты,<br>урочища                | Бурозубки    |           |         |       |           | Обыкновенная кутора | Лесная мышовка | Полевки |         |        | Всего  |       |
|--------------------------------------|--------------|-----------|---------|-------|-----------|---------------------|----------------|---------|---------|--------|--------|-------|
|                                      | обыкновенная | тундряная | средняя | малая | крошечная |                     |                | красная | водяная | темная | особей | видов |
| В среднем по ненарушенным ландшафтам | 0,7          | 1         | 14      | 0,2   | 0,3       | 0,2                 | 0,2            | 3       | 0       | 0,5    | 20     | 9     |
| В среднем по нефтепромыслам          | 0,5          | 2         | 8       | 0,5   | 0,7       | 0                   | 1              | 1       | 0,2     | 2      | 16     | 9     |

мов для красной полёвки и изменением среды обитания (снижение доли мхов, лишайников и проективного покрытия мохово-лишайникового покрова, а также ухудшение качества лесной подстилки) для средней бурозубки. Последняя в качестве доминанта сменяется тундряной бурозубкой. Такие изменения в сообществах мелких млекопитающих аналогичны с полученными нами результатами в подзональной полосе типичной северной тайги. Н.В. Сорокиной (2003) впервые вне долины Оби была отловлена в северной тайге мышь-малютка, что свидетельствует о расселении по техногенным ландшафтам к северу видов с более южным распространением.

### Заключение

В северной тайге Западной Сибири зарегистрирован 21 вид грызунов и насекомых. Виды, имеющие наиболее обширные ареалы (транспалеаркты и сибирские), распространены во всех ландшафтных провинциях. Виды с более узкими ареалами в пределах Западной Сибири (европейские и сибирские) зарегистрированы только в долинах крупных рек – Оби и Таза. К первой группе (широко распространенные виды) относятся средняя, тундряная, крошечная бурозубки, обыкновенная кутора, красная, темная, водяная полевки, лесная мышовка и домовая мышь. Эти виды предпочитают зональные темнохвойные и смешанные леса, включая производные от них ландшафтные урочища или более локальные, но также широко распространенные местообитания (пирогенные, экотонные, водно-околоводные и селитеб-

ные). Вторая группа (виды с более узким распространением) представлена сибирским кротом, обыкновенной, малой, плоскочерепной, темнозубой, равнозубой бурозубками, полевками рыжей и эконошкой, мышью-малюткой и лесным леммингом. Эти виды обитают в наиболее продуктивных биоценозах в долинах крупных рек с хорошо развитым травяным покровом и более мощными почвенным слоем и лесной подстилкой.

Суммарное обилие грызунов и насекомоядных наиболее велико в темнохвойно-лесных и пойменных лугово-соровых ландшафтах, значительно меньше в сосново-боровых ландшафтах, на низинных и комплексных верховых болотах и минимально – на плоскобугристых болотах и в селитебных ландшафтах. Число встреченных видов и биомасса мелких млекопитающих уменьшаются примерно в том же направлении. В доминирующем составе сообществ мелких млекопитающих характерно преобладание средней бурозубки и красной полевки почти повсеместно; обыкновенной бурозубки, мыши-малютки и полевки-эконошки в долине, особенно в пойме Оби; тундряной бурозубки на верховых, плоскобугристых болотах и в лесных ландшафтах Обь-Енисейского междуречья, малой бурозубки и темной полевки в заболоченных лесах и на низинных болотах.

В результате охарактеризованного территориального распределения видов и сообществ грызунов и насекомоядных, наиболее богатое население мелких млекопитающих (по суммарному обилию, биомассе и видовому богатству) формируется в долинах крупных рек – Оби и Таза. В долине Оби это определяется отепляющим воздействием речных вод, текущих с юга и соответствующим повышением уровня продуктивности экосистем, в том числе появлением фитоценозов с высоким и густым травостоем. В долине Таза – хорошей дренированностью территории с преобладанием темнохвойно-лесных ландшафтов с развитыми почвенным слоем и лесной подстилкой.

По составу и соотношению видов, а также по суммарному обилию мелких млекопитающих их северотаежные сообщества наиболее близки к среднетаежным, отличаясь от последних некоторым обеднением при более высокой численности тундряной бурозубки и снижении обилия обыкновенной бурозубки. При сравнении наших результатов с опубликованными ранее (Равкин и др, 1996, 1997) установлено, что ни для одного из обитающих на Западно-Сибирской равнине видов мелких грызунов и насекомоядных северная тайга не является наиболее предпочитаемой подзоной. При этом именно в северной тайге происходит «выравнивание» пойменных и внепойменных сообществ мелких млекопитающих по числу видов и особей. Южнее северной тайги более богатые сообщества формируются во внепойменных лесных ландшафтах, а севернее – в поймах. Вместе с тем северная тайга служит зональным рубежом в распространении евро-



пейских (лесных) и некоторых сибирских (таежных) видов к северу и лесотундрово-тундровых (автохтонных) видов к югу.

### Литература:

- Вартапетов Л.Г.*, 1982. Сообщества мелких млекопитающих таежных междуречий Западной Сибири // Размещение и численность позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука. С. 237–253.
- Вартапетов Л.Г., Панов В.В., Богомолова и др.*, 2008. Зонально-ландшафтное распределение насекомоядных млекопитающих (Insectivora, Mammalia) Верхнего Приобья // Сиб. экол. журн. № 5. С. 386–395.
- Гашиев С.Н.*, 1992. Влияние нефтяных разливов на фауну и экологию мелких млекопитающих Среднего Приобья // Экология. № 2. С. 40–48.
- Глотов И.Н., Ердаков Л.Н., Кузякин В.А. и др.*, 1978. Сообщества мелких млекопитающих Барабы. Новосибирск: Наука. 231 с.
- Литвинов Ю.Н.*, 2001. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: Изд-во Цэрис. 126 с.
- Литвинов Ю.Н., Сенотрусова М.М., Демидович П.А.*, 2006. Общие параметры лесостепных сообществ грызунов // Зоол. журн. Т. 85. № 11. С. 1362–1369.
- Николаев А.С.*, 1972. Мелкие млекопитающие поймы Оби в ландшафтно-географических зонах Западной Сибири // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск: Наука. С. 60–121.
- Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Варшавский А.А. и др.*, 2002. Наземные звери России. Справочник-определитель. М.: Изд-во КМК. 298 с.
- Пономарев Г.В.*, 1990. Эколого-географические аспекты использования промысловых животных. Иркутск. 132 с.
- Равкин Ю.С., Лукьянова И.В.*, 1976. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 338 с.
- Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Ердаков Л.Н. и др.*, 1996. Особенности распределения мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины. // Сиб. экол. журн. № 3–4. С. 307–317.
- Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Ердаков Л.Н. и др.*, 1997. Пространственно-типологическая структура и организация населения мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины. // Успехи совр. биол. Т. 117. Вып. 6. С. 738–754.
- Седельников В.П., Намзалов Б.Б., Еришова Э.А. и др.*, 1992. Антропогенная трансформация растительного покрова Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 152 с.
- Слуту И.М., Стариков В.П.*, 2008. Динамика и территориальное распределение популяций лесных полевок (*Clethrionomys*) природного парка «Сибирские увалы» // Сборник научных трудов биологического факультета. Вып. 4. Сургут: Изд-во СурГУ. С. 74–81.
- Сорокина Н.В.*, 2003. Антропогенные изменения северо-таежных экосистем Западной Сибири (на примере Надымского района) // Вопросы биогеографии. М.: Изд-во МГУ. С. 121–132.
- Фомин Б.Н.*, 1980. К характеристике ландшафтно-экологической структуры населения мелких млекопитающих Верхнего Приобья // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука. С. 273–286.
- Юдин Б.С.*, 1962. Экология бурозубок (р. *Sorex*) Западной Сибири // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. С. 33–134.

**L. G. Vartapetov**

**Spatial distribution of species and small mammal communities  
in northern taiga of Western Siberia**

Long-term studies of small mammal communities on latitudinal transect from bottomland of the Ob river to the bottomland of the Taz river have shown the basic features of their dispersion and landscape-ecological distribution. The most abundant population of rodents and insectivorous (total abundance and specific riches) is formed in bottomland of the large rivers – the Ob and the Taz. Northern taiga serves as zone boundary in expansion of forest European and some Siberian species to the north and autochthonic forest-tundra species to the south.

**В.В. Панов**

## **ГОДОВОЙ ЦИКЛ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (НА ПРИМЕРЕ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ)**

В популяции животных, обитающих в умеренных и высоких широтах, с четкой сменой сезонов, происходят эволюционно сложившиеся сезонные изменения популяционных параметров, таких как численность, демографический состав популяции и т.д. Размножение также сезонно, и приурочено к наиболее благоприятному времени года. Сезонная динамика популяций животных, в частности мелких млекопитающих, достаточно хорошо изучена, однако подавляющая часть работ выполняется в весенне-летне-осенний период. Не смотря на то, что в наших широтах зима длится почти полгода, зимние исследования единичны и как правило, не охватывают всех параметров популяционной динамики (Зонов, Машковский, 1974; Софронов 1983; Панов, 1990, 1998, 2001, 2006).

Разные виды мелких млекопитающих по-разному приспосабливаются к перенесению неблагоприятных условий в зимний период. Некоторые (гибернирующие) сводят к минимуму либо прекращают всякую активность (бурундук, лесная мышовка). Другие виды большую (или значительную) часть года проводят под землей, в норах, где воздействие неблагоприятных условий гораздо менее выражены (крот, слепушонка). Однако, большинство видов мелких млекопитающих активны круглый год на поверхности почвы, в толще и на поверхности снега, используя несложные норы лишь под гнезда (Новиков, 1981). К таким видам относится красная полевка, которая достаточно многочисленна в районе исследований. Экология этого вида неплохо изучена, что делает его хорошей моделью для популяционных исследований.

### **Материалы и методы**

Работа выполнена на экспедиционной базе «ННЦ» в пригородной зоне г. Новосибирска. Материал собирался в 1991–2008 гг. в течение всего года. Учет численности проводился с применением методики ловушко-линий (Новиков, 1953). Зимой применялся метод ловушко-линий, адаптированный к зимним условиям (Панов, 2001). Демографическая структура популяции оценивалась по результатам отловов в ловушко-линии, поскольку известно, что половозрастной состав выборки, полученных с помощью ловушек и канавок, значительно различается (Щипанов и др., 2003). Всего за время работ исследовано 5340 экземпляров *Clethrionomys rutilus*. Животные обрабатывались по стандартным полевым зоологическим

ким методикам. Данные группировались по месяцам и анализировались с помощью традиционных статистических методов.

## Результаты и обсуждение

### *Численность*

Проследивая многолетнюю динамику численности, можно отметить, что при разном уровне численности картина годовых изменений остается неизменной (рис. 1). За невысокой зимней численностью следует значительный рост с пиком в августе-сентябре, затем осенью наблюдается резкий спад, и зимой численность вновь оказывается на низком уровне.

При усреднении многолетних данных картина становится более четкой (рис. 2). Зимой численность низка, относительно стабильна и мало различается год от года. В апреле отмечен некоторый подъем, который может быть интерпретирован как повышение активности в период полового созревания и гона (поскольку зимнего размножения не отмечено – см. ниже), либо связан со сменой биотопов. На фазе сезонного подъема и пика численности межгодовые различия гораздо выше, на что указывает большая величина ошибки средней.

### *Возрастная структура*

Столь же закономерно, как и численность, в течение года меняется возрастной состав популяции (рис. 3). Зимой основная часть популяции представлена неполовозрелыми особями. Это зверьки, родившиеся во

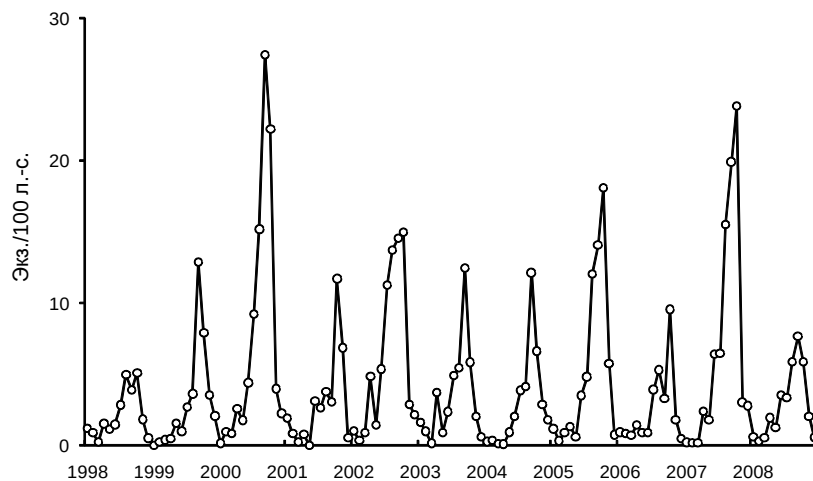


Рис. 1. Многолетняя динамика численности красной полевки.

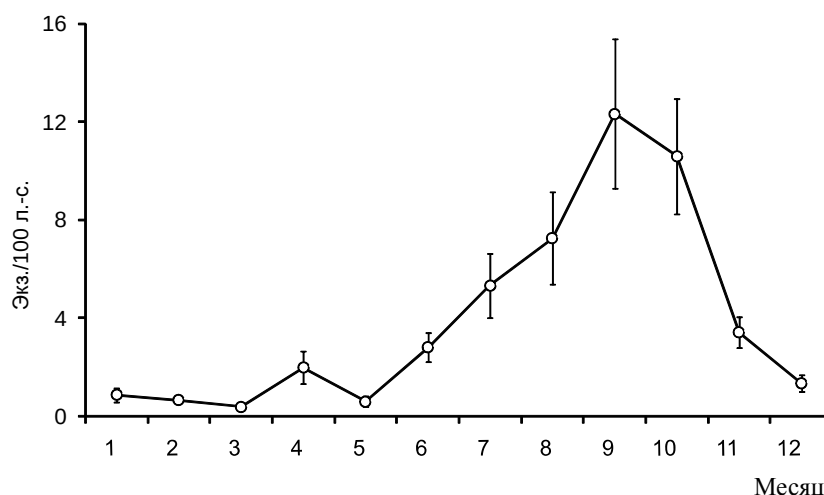


Рис. 2. Усредненная годовая динамика численности красной полевки.

второй половине лета и в начале осени, не принимавшие участия в размножении в лето своего рождения. Лишь незначительная часть популяции (около 5 %) — это сеголетки ранних выводков, участвовавших в размножении. В середине апреля начинается половое созревание полевков, сопровождаемое скачком роста. В результате, в мае вся популяция состоит из зимовавших особей, но уже во второй половине этого месяца появляются детеныши первого выводка, а затем и последующих. С июня начинается увеличение доли сеголеток, причем зверьки, рожденные весной и в начале лета быстро созревают и практически все вступают в размножение. Эта возрастная группа к июлю составляет большую часть популяции, но затем ее доля снижается, так как зверьки позднелетних выводков в год рождения не созревают. К осени происходит элиминация зимовавших особей и значительной части размножавшихся сеголеток, причем последние отмирают несколько позже.

#### Размножение

В литературе имеются упоминания об отдельных случаях зимнего размножения мелких млекопитающих в умеренных широтах (Штильмарк, 1965; Москвитинна, Сучкова, 1974; Шубин, Сучкова, 1973), наблюдавшихся в особо благоприятных условиях (скирды не обмолоченных хлебных злаков, обильный урожай кедровых орехов и т.п.). Однако происходит это крайне редко. Синантропные грызуны (домовая мышь, пасюк) могут размножаться круглый год, но и у них в зимние месяцы размножение идет менее интенсивно, чем летом (Серая крыса, 1990). Известны

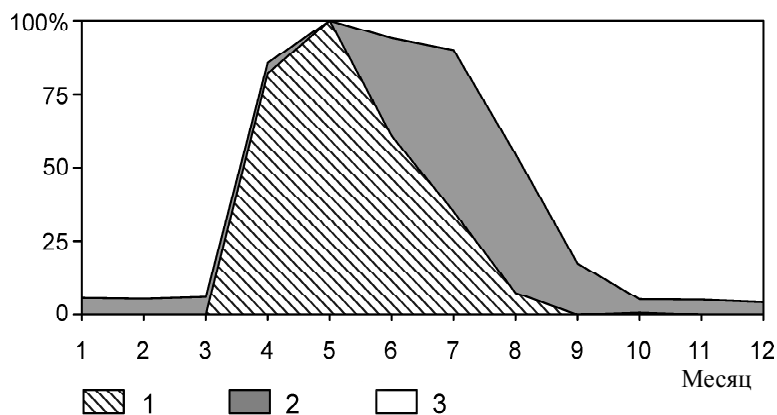


Рис. 3. Изменение доли разных возрастных групп в популяции красной полевки: 1 – зимовавшие особи, 2 – размножавшиеся сеголетки, 3 – неполовозрелые сеголетки.

случаи зимнего размножения несинантропных видов, когда они поселяются в жилых или подсобных помещениях (Млекопитающие Якутии, 1971). Это позволяет предположить, что у некоторых видов (либо у части популяций вида или отдельных особей) потенциально возможно зимнее размножение. Последнее указывает на возможную неоднородность популяций (Штайнлехнер, Пухальский, 1999). Однако в целом зимнее размножение для мелких млекопитающих в норме не характерно, что подтверждается и нашими материалами.

Как уже упоминалось, половое созревание полевок начинается в середине апреля. По нашим данным, возможно из-за небольшого объема выборки, не отмечается той связи между характером весны (ранняя или поздняя) и началом гона, на которую указывают другие исследователи (Кошкина, 1965; Ивантер, 1975, и др.) Скорее можно предположить связь начала размножения с фотопериодом, так как первые самки на одинаковых стадиях беременности фиксировались практически в одни и те же сроки (последняя декада апреля) в разные годы; в середине мая находили гнезда красных полевок с детенышами. Вторая беременность у зимовавших зверьков отмечена в конце мая, причем часто она наступала во время выкармливания самками первого выводка. У зимовавших самок отмечено 2–3 выводка за лето, и лишь отдельные самки приносят четвертый помет. Первые беременные сеголетки отмечены во второй половине июня, а за лето отдельные сеголетки могли принести до трех выводков. В целом за сезон от 20 до 50 % сеголетков могут участвовать в размножении. Интенсивность размножения, определяемая по доле беременных

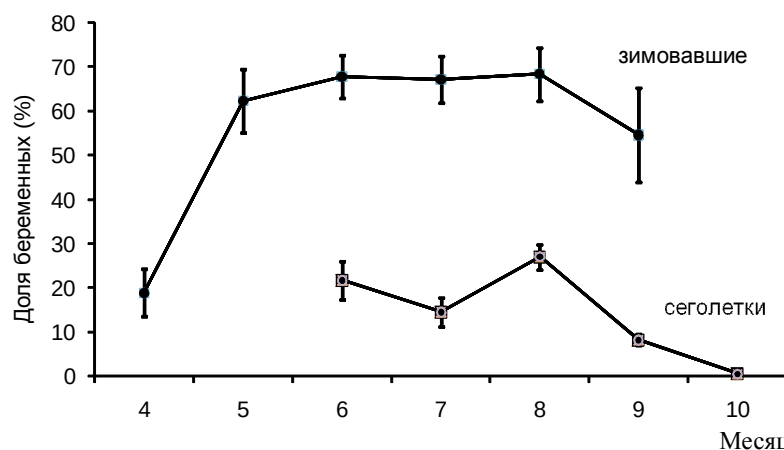


Рис. 4. Изменение доли беременных самок красной полевки в течение репродуктивного сезона.

самок, возрастает вплоть до августа (рис. 4). Следует отметить, что максимальная интенсивность размножения отмечена у зимовавших самок, причем она почти не меняется на протяжении лета. У сеголеток размножение начинается в июне, но продолжается дольше, и плодовитость несколько ниже, чем у зимовавших самок. Последние беременные самки красной полевки отмечены в самом начале октября. Таким образом, репродуктивный сезон у красной полевки в наших условиях продолжается около пяти с половиной месяцев (с конца апреля до начала октября).

#### Осеннее снижение численности

После достижения сезонного пика численности популяции происходит резкое ее снижение, в результате которого в готовящейся к зимовке популяции остается очень мало особей (всего около 5 %), принимавших участие в размножении.

У разных демографических групп животных (зимовавшие, размножавшиеся сеголетки и неразмножавшиеся сеголетки) проведено исследование ряда параметров, которые могут влиять на успех выживания в зимний период. Это величина иммунного ответа, «упитанность» (масса тела/длина тела<sup>3</sup>), характеризующее физиологическое состояние особи, а также запасы бурого жира, играющие важную роль в терморегуляции (Панов, Мак, 2006). Отмечено, что у молодых, неполовозрелых особей иммунный ответ значительно выше, чем у зверьков, принимавших участие в размножении, как зимовавших, так и сеголетков (Мошкин и др., 1995; Dobrotvorsky et al., 1997), причем эти различия осенью увеличива-

ются. Показатели упитанности в течение лета не различаются у всех выделенных демографических групп, однако, начиная с августа, этот показатель у размножавшихся особей заметно снижается. У неполовозрелых это снижение достоверно меньше, и отмечается лишь в ноябре. Аналогичные изменения зафиксированы и для запасов бурого жира. Таким образом, осенью у неполовозрелых сеголетков все изученные показатели выше, чем у размножавшихся, как зимовавших, так и сеголетков. Вероятно это (наряду с другими параметрами, оставшимися вне нашего рассмотрения) и обуславливает успешный переход к зимовке неполовозрелых особей (Панов, Мак, 2006). Следует отметить, что данная демографическая группа характеризуется мелкими размерами, то есть им требуется меньше корма для поддержания жизнедеятельности, что немаловажно в зимний период, когда запасы кормов ограничены. Кроме того, снижение численности популяции в зимний период за счет размножавшихся особей может быть эволюционно обусловленным процессом, поскольку эти зверьки уже внесли свой вклад в генофонд популяции, и их элиминация облегчает оставшейся на зимовку части популяции легче пережить неблагоприятные условия зимы с недостатком кормов и убежищ.

### Заключение

Результаты наших исследований показали, что в годовом цикле популяции красной полевки выделяются несколько достаточно своеобразных периодов разной продолжительности, которые условно можно обозначить как весенний, летний, осенний и зимний.

В весенний период (вторая половина апреля – начало мая) происходит половое созревание переживших зиму зверьков, сопровождающееся увеличением их размеров и массы тела. Этот процесс протекает довольно быстро и занимает 2–3 недели. Численность популяции, невысокая после зимовки, еще сильнее снижается во время гона. В это время отмечается сезонный минимум численности популяции. Возрастная структура очень проста – популяция представлена перезимовавшими зверьками, в основном позднелетнего рождения. Лишь незначительная доля зверьков относится к выводкам более раннего времени рождения, участвовавшим в размножении в год своего рождения.

Летний период (май–сентябрь) характеризуется интенсивным размножением и, соответственно, ростом численности популяции, который сопровождается интенсивным расселением. В этот период отмечен сезонный максимум численности. Возрастная структура популяции усложняется, сеголетки весенних и раннелетних выводков вступают в размножение. В разные годы в размножении участвуют от 20 до 50 % сеголетков.



Осенний период (конец сентября — октябрь) характеризуется завершением репродукции и резким снижением численности популяции. Вначале элиминируются зимовавшие особи (этот процесс начинается еще в предыдущем периоде), затем отмирает большая часть сеголетков ранних выводков, принимавших участие в размножении в лето своего рождения. Это приводит к упрощению возрастной структуры популяции.

Зимний период (ноябрь — первая половина апреля) характеризуется невысокой, но относительно стабильной численностью, отсутствием размножения и довольно простой возрастной структурой популяции, на 95 % состоящей из неполовозрелых сеголетков, родившимся во второй половине лета.

Годовой цикл других негебернирующих видов мелких млекопитающих принципиально не отличается от такового красной полевки (Рапов, 2005).

### Литература:

- Зонов Г. В., Машковский И. К., 1974. Методы зимнего учета мелких млекопитающих в лесной зоне Восточной Сибири // Зоол. журн. Т. 53. Вып. 8. С. 1245–1247.
- Ивантер Э. В., 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 244 с.
- Кошкина Т. В., 1971. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки // Бюллетень МОИП, отделение биологии. Т. 70. Вып. 1. С. 5–20.
- Млекопитающие Якутии, 1971. М.: Наука. 660 с.
- Москвитина Н. С., Сучкова Н. Г., 1974. О некоторых популяционных особенностях размножения красной полевки в условиях Западно-Сибирской равнины // Труды НИИ биологии и биофизики. Томск. Изд-во ТГУ. Т. 4. С. 51–55.
- Мошкин М. П., Добротворский А. К., Мак В. В. и др., 1995. Иммунореактивность полевок рода *Clethrionomys* на разных фазах популяционного цикла // Доклады Академии наук. Т. 345. № 2. С. 280–282.
- Новиков Г. А., 1953. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.-Л.: Советская наука. 502 с.
- Новиков Г. А., 1981. Жизнь на снегу и под снегом. Л.: Изд-во Ленинградского университета. 178 с.
- Панов В. В., 1998. Зимний период в сезонных циклах красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) и обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) лесопарковой зоны г. Новосибирска // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск. С. 212.
- Панов В. В., 1990. Влияние условий зимовки на численность насекомоядных Северной Барабы // V съезд Всесоюзного териологического общества АН СССР. Тезисы докладов. Т. 2. М. С. 101–102.
- Панов В. В., 2001. Зимний период в жизни мелких млекопитающих юга Западной Сибири // Сибирский экол. журн. Т. 6. С. 777–784.
- Панов В. В., 2006. Годовой цикл популяций мелких млекопитающих юга Западной Сибири // Популяционная экология животных. Материалы Международной конфе-

- ренции «Проблемы популяционной экологии животных», посвященной памяти академика И. А. Шилова. Томск, ТГУ. С. 90–91.
- Панов В.В., Мак В.В., 2006. Демографическая структура популяции красной полевки и осеннее снижение численности // Популяционная экология животных. Материалы Международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных», посвященной памяти академика И.А. Шилова. Томск, ТГУ. С. 334–335.
- Серая крыса, 1990. Систематика, экология, регуляция численности. М.: Наука. 453 с.
- Сафронов В.М., 1983. Зимняя экология лесных полевков в Центральной Якутии. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. 158 с.
- Штайнлехнер С., Пухальский В., 1999. Сезонная регуляция размножения мелких млекопитающих. Сибирский экологический журнал. Т. 6. № 1. С. 23–36.
- Штильмарк Ф.Р., 1965. Основные черты мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна // Фауна кедровых лесов Сибири и их использование. М. С. 5–52.
- Шубин Н.Г., Сучкова Н.Г., 1973. Зимнее размножение грызунов в Западной Сибири // Зоол. журн. Т. 52. Вып. 5. С. 790–791.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., 2003. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae). // Зоол. журн. Т. 82. № 10. С. 1258–1265.
- Dobrotvorsky A.K., Moshkin M.P., Panov V.V., Mak V.V., 1997. Influence of the Taiga Tick *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (Acari: Ixodidae) on Humoral Immune Responsiveness of Red Voles *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779 and Field Mice *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 (Rodentia: Cricetidae and Muridae) in Natural Populations // Acarina. 5 (1–2). P. 91–98.
- Panov V., 2005. The annual cycle of the common shrew population in Western Siberia // Evolution in the *Sorex araneus* group. Cytogenetics and molecular aspects. Seventh Meeting of the ISACC, St.-Petersburg, Russia, August 28–September 1. P. 52.

## V. V. Panov

### Annual cycle of of small mammal populations (on the example of northern red-backed vole)

In the article long-term investigations of dynamics of abundance, demographic structure and reproductive parameters in annual cycle of red vole were analysed. The basic periods of annual cycle of small mammals in the conditions of Siberia are characterised.

## **Раздел II**

### **МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИВОТНЫХ (МЕТОДЫ, РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ НА ПРИМЕРЕ РАЗНЫХ ТАКСОНОВ)**

**А.А. Поздняков**

#### **МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ: ХАРАКТЕРИСТИКА, СТРУКТУРА, АНАЛИЗ**

В настоящее время разнообразие рассматривается как характерное свойство биоты. В соответствии с доминирующими эволюционными представлениями преувеличенное значение придавалось исследованию видового разнообразия, которое фигурировало в качестве таксономической компоненты биоразнообразия. Однако кладистическое направление в систематике в значительной степени стимулировало интерес к исследованию надвидовых таксонов. Популяционный подход с акцентированием внимания на генофонде, изменении частот генов, репродуктивной изоляции практически бесполезен при изучении разнообразия на надвидовом уровне. В данном случае основной массив данных дает изучение морфологии. Таким образом, морфологическое разнообразие фактически можно рассматривать в качестве отдельной компоненты биоразнообразия наряду с таксономической, экосистемной и генетической компонентами.

В общем разнообразие рассматривается как «состояние комплекса элементов, который определяется их содержанием относительно наличия элементов, отличающихся от других элементов в данном аспекте» (Kolasa, Biesiadka, 1984, p. 147). Как правило, морфологическое разнообразие берется в отношении к таксономическому разнообразию и рассматривается как «некоторая количественная оценка эмпирического распределения таксонов в многомерном пространстве (морфопространстве), в котором оси представляют морфологические параметры (measures of morphology)» (Roy, Foote, 1997, p. 277). Таким образом, морфологическое разнообразие рассматривается как метрика, отражающая пространственную структуру таксономического разнообразия (Roy, Foote, 1997), хотя описание морфологического разнообразия в некоторых аспектах (Saw et al., 2003) может представлять самостоятельный интерес. Так как количество морфологических признаков достаточно велико и не может быть исследовано полностью, то морфологическое разнообразие оценивается не в целом, а в отношении к определенному (изученному) комплексу признаков.

Различные параметры, характеризующие морфологическое разнообразие, в большинстве случаев используются при сопоставлении их с оценкой таксономического разнообразия, причем могут решаться разные задачи (Foote, 1997), в частности, сравнение морфоразнообразия с диверсификацией и вымиранием таксонов (Valentine, Jablonski, 2003). Сопоставление трендов морфологического и таксономического разнообразия показывает неоднозначность результатов. Так, в одних случаях обнаружена позитивная связь между видовым богатством и морфологическим разнообразием (Shepherd, Kelt, 1999; Latiolaris et al., 2006), либо положительная корреляция между количеством таксонов и морфологическим разнообразием (Harper, Gallagher, 2001; McClain, 2005). Но в других случаях обнаружено несоответствие между таксономическим и морфологическим разнообразием (Roy, 1994; Smith, Bunje, 1998; Neige, 2003; Chakrabarty, 2005), которое объясняется разными причинами, в том числе и как результат диффузии через морфопространство (Holliday, Steppan, 2004). В качестве другой причины несоответствия указывается наличие связи морфологического разнообразия со степенью специализации (Holliday, Steppan 2004). Выявлено также несоответствие между морфологическим разнообразием и функциональной ролью морфологических структур (Collar, Wainwright, 2006).

Не менее важной задачей является сопоставление морфологического разнообразия и скорости морфологической эволюции (Collar et al., 2005). Выявлено отсутствие связи между временем (филогенией) и различием в морфологическом разнообразии двух линий центрахидных рыб (Collar et al., 2005), а также между распределением размеров тела и эволюционным паттерном (Orme et al., 2002) или средовыми градиентами (Roy et al., 2000). Приведенные данные демонстрируют неоднозначность результатов сопоставления морфологического разнообразия с другими компонентами разнообразия (таксономической, филогенетической), что говорит в пользу определенной специфики явлений, исследуемых в рамках морфологического разнообразия. Соответственно, морфологическое разнообразие может представлять собой самостоятельный предмет исследования (Павлинов, 2008).

Существуют два основных подхода к оценке морфологического разнообразия. Один из них обусловлен филогенетическим направлением в систематике, и оценка морфологического разнообразия основывается на измерении попарных различий между таксонами (Foote, 1992; Roy, Foote, 1997). В рамках этого подхода предложено даже особое название для обозначения морфологического разнообразия: «термин *disparity* был в общем (но не исключительно) использован для обозначения меры морфологического разнообразия, основанной на средних морфологических различиях между таксонами» (Roy, Foote, 1997, p. 278). Полученная тем или иным способом матрица морфологических дистанций между таксонами

кластеризуется, а затем полученные кластеры интерпретируются с точки зрения различных гипотез, предлагающих способы объяснения разнообразия (Erwin, 2007).

В основе второго подхода лежит распределение модальностей отдельного признака или комплекса признаков в рамках определенного таксона, которое отражает, в первую очередь, структуру данного таксона и представляет собой пространство его морфологических состояний (Гродницкий, 2002). Для обозначения этой структуры предложен термин *морфопространство*. Количество используемых признаков задает метрику морфопространства, и если использовано  $n$  признаков, то пространство будет  $n$ -мерным.

### Характеристика морфоразнообразия

Оценка морфологического разнообразия должна учитывать характер выражения признаков, которые могут быть метрическими, меристическими (счетными) и дискретными (фенотипическими, неметрическими)<sup>1</sup>. Естественно, какие-то методики оценки подходят для всех категорий признаков, но какие-то пригодны лишь для отдельной категории. Методики оценки морфологической разнородности (disparity), основанные на измерении попарных различий между таксонами, представляют меньший интерес. Во-первых, при данном подходе невозможно выявить тенденции или прогнозировать потенциальные формы. Во-вторых, получаемые при кластеризации дендрограммы можно интерпретировать с помощью ограниченного количества гипотез. Поэтому наибольший интерес при описании морфоразнообразия связан с представлениями о морфопространстве.

Дискретные признаки, по сравнению с другими категориями признаков, несут намного больше информации, которую, правда, не всегда удается формализовать. Вычисляют следующие характеристики данной категории признаков.

**Количество модусов** (модальностей, вариантов) данного признака. Этот показатель аналогичен видовому богатству (Purvis, Hector, 2000). Часто применяется бинарная кодировка признаков (Roy, 1994), что суще-

---

<sup>1</sup> Представление о дискретном характере этой группы признаков было создано в рамках фенетики, причем под дискретностью понималась дальнейшая неподразделимость признака без потери качества и предполагалось, что фенетическая структура популяции отражает ее генетическую структуру (Яблоков, 1980). В данном случае более точными эпитетами могли бы быть *элементарный*, *неделимый*, но не *дискретный* признак, так как *дискретность* противопоставляется *непрерывности*. С этой точки зрения форма жевательной поверхности коренных зубов не рассматривалась в качестве отдельного признака, а предполагалось искать на этой поверхности участки, соответствующие требованиям фенетики, ко-

ственно снижает информативность этого показателя. При определенных целях лучше применять стандартизированный показатель:

$$D_m = \frac{N_m - 1}{\log_e n},$$

где  $n$  – величина выборки,  $N_m$  – количество вариантов.

В случае использования нескольких признаков следует подсчитать количество комбинаций модусов данных признаков.

**Частоты модусов** или комбинаций модусов применяют для более детальной оценки распространения разных вариантов в географическом аспекте, главным образом, в фенетических исследованиях (Васильева, 1978; Большаков и др., 1980; Яблоков, 1980; Баранов, 1982; Васильев, 1982, 2005; Голуб, Лихман, 2003).

**Индексы разнообразия** Шеннона и Симпсона характеризуют общее количество компонентов разнообразия и их применяют, главным образом, для оценки таксономического разнообразия (Ricotta, 2005, 2007), но их можно использовать также и для измерения фенотипического разнообразия (Поздняков, 1993).

**Индексы выравненности** (evenness) основаны на относительной характеристике разнообразия, в частности, на основе индексов разнообразия Шеннона и Симпсона возможно вычисление индексов выравненности Шеннона и Симпсона.

**Сложность** в качестве меры разнообразия очень редко используется и непросто вычисляется. В случае биоразнообразия мерой сложности могут служить количество видов и их относительная представленность (Пузаченко, Пузаченко, 1996). В случае морфологического разнообразия варианты морфологического признака можно представить как различные по степени сложности, причем часто эти различия можно легко отразить в количественной форме (Поздняков, 1993).

В настоящей работе различные характеристики морфоразнообразия иллюстрируются результатами моих исследований морфотипического разнообразия полевок, о методике исследования которого следует сказать подробнее.

которые и должны были называть фенами (Ларина, Еремина, 1988). Таким образом, с фенетических позиций жевательная поверхность коренных зубов представляет собой композицию нескольких фенов (Васильев, 2005).

В моих исследованиях жевательная поверхность коренных зубов рассматривается как целостный признак, характеризуемый определенной геометрической формой и отображаемый схематическим рисунком. С этой точки зрения рисунок жевательной поверхности можно противопоставить метрическим признакам как *непрерывным*. Поэтому в терминологическом отношении этот признак следует рассматривать как *дискретный*, а также как *фенотипический*, как отражающий определенные свойства целостной формы.

Жевательная поверхность коренных зубов полевок является плоской и легко может быть описана с геометрических позиций. Структурно на ней можно выделить замкнутые дентиновые поля – участки жевательной поверхности, ограниченные репаративным дентином. Большая часть таких замкнутых полей имеет овальную или треугольную форму, но передняя непарная петля (ПНП) первого нижнего ( $M_1$ ) и задняя непарная петля третьего верхнего ( $M^3$ ) коренного зуба имеют сложную изменчивую форму, на разнообразие очертаний которых было впервые обращено внимание Г. Рёригом и К. Бернером в 1905 г. Морфологи непохожие варианты рисунка жевательной поверхности описывали как отдельные формы, типы (в настоящее время употребляется термин *морфотип*), зарисовывали и приводили либо без названия, либо давали названия вроде «depressa», «inflexa», «gregaloides», «arvaloides» и т.д. (Rorig, Borner, 1905; Hinton, 1926; Огнев, 1950; Heller, 1958; Chaline, 1972; Зажигин, 1980). Иногда морфотипы обозначали римскими цифрами (Малеева, 1976; Большаков и др., 1980). Встречаются также работы, в которых морфотипы обозначаются дробью, отражающей количество выступающих углов с лингвальной и лабиальной сторон: 4/3, 4/4, 5/4 и т.д. (Мейер, 1978; Голенищев, 1982; Воронцов и др., 1988). В наиболее продвинутых способах упорядочивания морфотипической изменчивости учитывалось два признака: количество замкнутых полей и складчатость (количество выступающих или входящих углов). Очевидно, что в плоскости двух признаков наиболее естественна комбинативная классификация, изображаемая в форме таблицы (Васильева, 1978; Большаков и др., 1980). Комбинативный способ для описания изменчивости передней непарной петли  $M_1$  был использован А.А. Круковым (1989). Такая методика удобна для анализа изменчивости отдельной выборки. Она дает возможность прогноза, так как в построенных таблицах остаются незаполненные ячейки, однако крайне затрудняет сравнение изменчивости разных выборок и без существенной переделки не дает возможности провести статистический анализ.

Такая существенная переработка комбинативного способа описания изменчивости рисунка жевательной поверхности полевок была проделана мной (Поздняков, 1993). Основные моменты принятой методики классификации морфотипов заключаются в следующем. Каждый морфотип получает буквенно-цифровое обозначение (это вызвано чисто техническими причинами, так как одно только цифровое обозначение гораздо труднее воспринимается), причем морфотипы можно классифицировать на разных уровнях детализации. На первом уровне морфотипы распределяются в классы по количеству замкнутых треугольников, классы обозначаются буквами. Для  $M^3$ : один замкнутый треугольник – У, два – А, три – В, четыре – С, пять – D, два замкнутых поля (передняя непарная петля плюс слитые треугольники и задняя непарная петля) – I, одно замкнутое поле – J. Треугольники нумеруются римскими цифрами, начиная от пере-

дней непарной петли в случае  $M^3$  или задней непарной петли в случае  $M_1$ . Слияние треугольников обозначается следующим образом: (I-II), (II-III) и так далее. Морфотипы со слитыми треугольниками можно рассматривать как отдельные варианты; в этом случае цифры, обозначающие слитые треугольники, ставятся после обозначения морфотипа. Если такие варианты встречаются достаточно часто, то имеет смысл дать им отдельное обозначение. Например, у некоторых видов серых полевок морфотип со слитыми четвертым и пятым треугольниками встречается достаточно часто и имеет отдельное обозначение – E; у некоторых серых полевок часто встречаются морфотипы со слитыми I и II треугольниками и такие варианты обозначаются строчной буквой (a, b); у полевок рода *Alticola* передняя непарная петля в большинстве случаев слита с первым треугольником и в обозначении таких морфотипов добавляется буква «a». Для  $M_1$ : с двумя треугольниками – W, тремя – H, четырьмя – K, пятью – M, шестью – T, семью – X, питимисный вариант (со слитым четвертым и пятым треугольниками) – P, вариант «maskii» (со слитыми шестым и седьмым треугольниками) – Ma.

На следующем уровне рассматривается строение задней непарной петли  $M^3$  и передней непарной петли  $M_1$ , лабиальная и лингвальная стороны которых обозначаются цифрами соответственно степени сложности (слева и справа от буквы соответственно). Обозначение имеет такой вид: 1B2, 0B1, 1B2(I-II) = 1b2, 2K5, 3M3(I-II, III-IV), 0D1(IV-V) = 0E1, 1A2(P-I) = 1Aa2 и т.п.

Вполне очевидно, что разные морфотипы можно оценить по степени сложности. В основу методики оценки сложности морфотипов легло соображение, что при элементарном (минимальном) усложнении морфотипа число, выражающее его сложность, должно увеличиться на единицу. Исходя из этого положения, была разработана схема соответствий букв из обозначения морфотипа определенным числам: W – 12, H – 15, K – 18, M – 21, T – 24, I – 1, Ya – 5, Y – 6, Aa – 7, A – 8, Ba – 9, B – 10, C – 12, E – 13, D – 14 и т.д. Сложность морфотипа вычисляли путем суммирования этого числа с числами, обозначающими сложность строения лингвальной и лабиальной сторон зубов. Например, сложности следующих морфотипов выражаются такими числами: 2K4 – 24, 3K4 – 25, 1Aa1 – 9, 0Ba1 – 10 и т.д. Показатель сложности выборки можно вычислить либо путем суммирования произведений долей морфотипов на их сложность, либо путем вычисления среднего значения. В последнем случае можно вычислить и основные статистические характеристики этого показателя.

Морфотипы левой и правой сторон особи могут быть представлены как одинаковыми, так и разными вариантами, что позволяет говорить о симметричных и асимметричных парах (или сочетаниях) морфотипов. Общую долю асимметричных пар в выборке отражает показатель асимметрии. Изменчивость каждой выборки может быть охарактеризована



также общим количеством разных пар морфотипов и их частотой. На этой основе можно вычислить индекс разнообразия Симпсона.

Показатели билатеральной асимметрии можно использовать в качестве средства оценки нестабильности развития (Захаров, 1987; Graham et al., 1998; Leamy et al., 2001; Поздняков, 2004). В случае асимметрии морфотипов разница между показателем сложности морфотипа правой и левой стороны рассматривается мной как *относительная* (*signed* или *relative* англоязычных авторов) асимметрия. Относительную асимметрию можно вычислить и для ископаемых выборок путем вычисления разницы между средними показателями сложности морфотипов правой и левой сторон. Абсолютное значение разницы между показателем сложности морфотипа правой и левой стороны рассматривается мной как *флуктуирующая* (*fluctuated*) асимметрия.

Термин *флуктуирующая асимметрия* используется для обозначения таких случаев нарушения симметрии, при которых распределение разницы в выражении признака на разных сторонах относительно нуля является нормальным (Palmer, Strobeck, 1986; Захаров, 1987; Palmer, 1994). В идеальном случае при флуктуирующей асимметрии среднее значение разницы в выражении признака на разных сторонах должно быть равно нулю (Palmer, 1994). Незначительное отклонение этого значения от нуля можно объяснить случайными факторами. Если отклонения среднего значения относительной асимметрии от нуля являются значимыми, то такие случаи трактуются как проявления *направленной асимметрии* (Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, 1994).

В качестве примера описательных характеристик морфоразнообразия на рис. 1 показаны различные варианты жевательной поверхности  $M_1$ , выявленные в выборке степной пеструшки *Lagurus lagurus* (Pallas, 1773) из Хакасии (Поздняков, Сенотрусова, 2006). Как видно из рис. 2, доля восьми морфотипов из двенадцати незначительна. В табл. 1 приведены такие параметры, как индекс разнообразия Симпсона, сложность, показатели относительной и флуктуирующей асимметрии, характеризующие изменчивость современной и ископаемой выборок степной пеструшки. Как видно из этой таблицы, современная выборка отличается более низким индексом разнообразия Симпсона, как в случае  $M_1$ , так и в случае  $M^3$ . Ископаемая выборка является более сложной. В случае  $M_1$  более сложной является правая сторона, а в случае  $M^3$  – левая, причем эти соотношения характерны как для современной, так и для ископаемой выборок.

Так как морфологическое разнообразие оценивается с помощью конкретных признаков, то выбор тех или иных признаков для анализа требует обоснования. В первую очередь следует учитывать иерархический ранг исследуемых таксонов, так как признаки оказываются с ним скоррелированы (Васильева, 1990, 1998; Любарский, 1991), поэтому для измерения

морфологического разнообразия на разных уровнях не применим единый набор признаков (Пузаченко, 2003).

### Структура морфоразнообразия

Структура морфологического разнообразия, трактуемая как совокупность соотношений между модальностями данных признаков конкретного таксона, отражается в модели морфопространства. Наиболее простая модель представляет собой распределение значений признаков вдоль осей (рис. 3). В этом случае можно использовать все типы признаков. Для снижения размерности при использовании большого количества признаков применяются многомерные методы, которые пригодны для анализа метрических и меристических признаков, но в случае дискретных признаков их возможности крайне ограничены, особенно если применена бинарная кодировка признаков. В последнем случае рекомендуется использовать метод неметрического многомерного шкалирования (Roy, 1994).

Одной из основных задач в исследовании морфологического разнообразия является оценка степени заполненности морфопространства (McClain et al., 2004). Например, оценивается заполненность морфопространства, исходя из представленного распределением всех исследованных таксонов по объему, в частных вариантах: видами, присутствующими в данном конкретном биоценозе (Neige, 2003), либо в данном временном интервале (Foote, 1991). Обнаружено, что общий паттерн морфологического пространства оказывается сходным для разных временных интервалов, представленных различными таксонами (Korn, 2004). Показано также, что летающие тетраподы по размерам конечностей занимают непересекающиеся участки в морфопространстве (McGowan, Dyke, 2007).

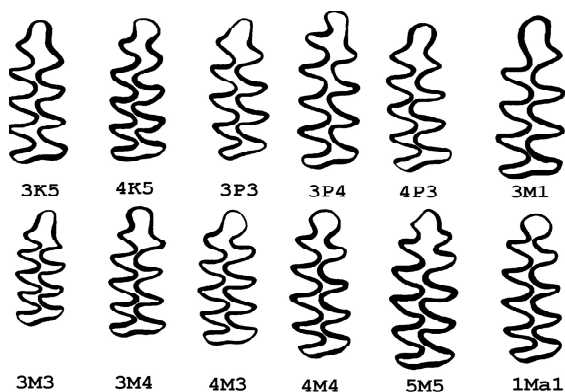


Рис. 1. Морфотипы рисунка жевательной поверхности  $M_1$  степной пеструшки.

В теоретическом отношении объяснение степени заполненности морфологического пространства возможно с точки зрения двух основных подходов. В первом случае в основу кладутся случайные процессы (Pie, Weitz, 2005). Во втором случае предполагается, что потенциально морфопространство может быть заполнено полностью, а отсутствие ка-

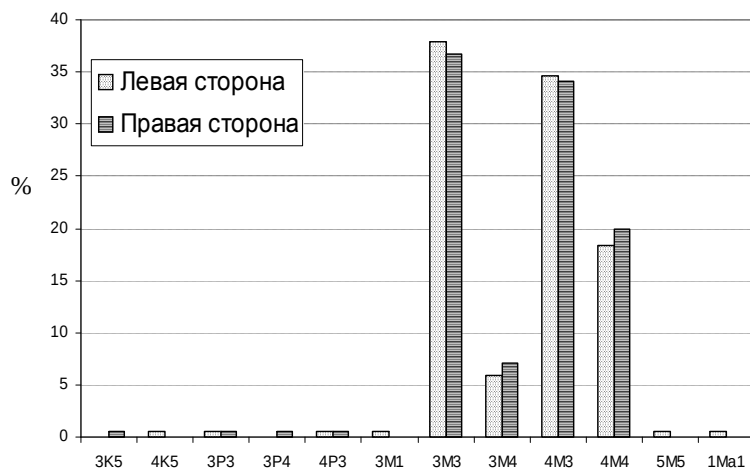


Рис. 2. Частоты морфотипов (см. рис. 1) на левой и правой сторонах.

ких-либо вариантов обусловлено факторами, ограничивающими спектр изменчивости (Заварзин, 1969; Беклемишев, 1974; Гродницкий, 2002; Tyszk, 2006).

Надо заметить, что для разных видов полевок установлено наличие сходных вариантов жевательной поверхности коренных зубов (Ангерманн, 1973). Это явление трактуется с позиции закона гомологических рядов

Таблица 1. Общая характеристика морфотипической изменчивости оверменной (Хакасия) и ископаемой (верхний плейстоцен) выборки степной пеструшки.

| Пара-<br>метр   | Хакасия        |             |                |             | Верхний плейстоцен |             |                |             |
|-----------------|----------------|-------------|----------------|-------------|--------------------|-------------|----------------|-------------|
|                 | M <sub>1</sub> |             | M <sup>3</sup> |             | M <sub>1</sub>     |             | M <sup>3</sup> |             |
|                 | левый          | пра-<br>вый | левый          | пра-<br>вый | левый              | пра-<br>вый | левый          | пра-<br>вый |
| D               | 3,330          | 3,377       | 2,365          | 2,192       | 3,482              | 3,582       | 3,317          | 3,360       |
| R               | 27,784         | 27,800      | 12,735         | 12,683      | 28,212             | 28,228      | 12,811         | 12,780      |
| $\sigma^2_R$    | 0,649          | 0,585       | 0,430          | 0,399       | 0,616              | 0,558       | 0,583          | 0,584       |
| RA              | 0,016          |             | -0,053         |             | 0,016              |             | -0,031         |             |
| $\sigma^2_{RA}$ | 0,386          |             | 0,274          |             |                    |             |                |             |
| FA              | 0,319          |             | 0,254          |             |                    |             |                |             |
| $\sigma^2_{FA}$ | 0,284          |             | 0,212          |             |                    |             |                |             |

Условные обозначения: D – индекс разнообразия Симпсона; R – индекс сложности; RA – показатель относительной асимметрии; FA – показатель флуктуирующей асимметрии.

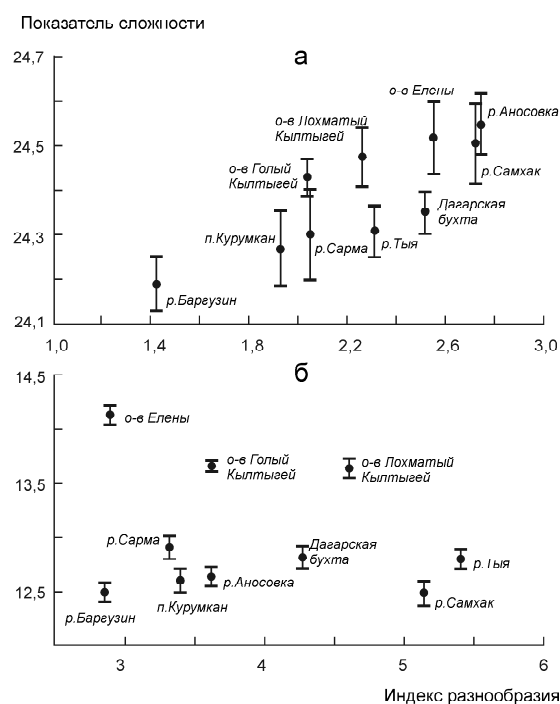


Рис. 3. Соотношение индекса разнообразия и показателя сложности для выборок полевки-экономки: а –  $M_1$ , б –  $M_3$  (по Поздняков и др., 2006).

которых вариантов у сопоставляемых видов? На основе двух указанных подходов, объясняющих степень заполнения морфопространства, можно сформировать две модели, акцентирующие внимание как раз на этих двух сторонах.

В соответствии с моделью случайности реализации форм полного проявления гомологических рядов следует ожидать либо при длительности времени, отпущенного на реализацию разнообразия, либо при достаточно большом объеме выборки. Соответственно, следует предположить наличие положительной корреляции между объемом выборки и количеством зафиксированных вариантов, что будет свидетельствовать в пользу данной модели.

В соответствии со второй моделью ведется поиск функциональных или экологических факторов, ограничивающих изменчивость (Заварзин, 1974; Гродницкий, 2002). Так, функциональное значение жевательной поверхности заключается в перетирании пищи, причем совокупность эмалистых гребней представляет очень эффективный механизм (Воронцов,

(Вавилов, 1987). Так как спектр изменчивости разных видов полностью не совпадает, т.е. образно говоря, гомологические ряды оказываются разной длины, то возникает проблема объяснения различия спектров изменчивости. В рамках закона гомологических рядов делается отсылка на разное происхождение сопоставляемых видов, а в практическом отношении стремления направлены на поиск отсутствующих вариантов. Однако эту проблему можно сформулировать с двух сторон: во-первых, от чего зависит полнота проявления изменчивости, во-вторых, чем обусловлено отсутствие не-

1967, 1982; Абрамсон, 1986; Дзержинский, 2005). Однако в данном случае проблема заключается не в функциональном значении самого жевательного аппарата в целом, а в сравнительной эффективности разных вариантов жевательной поверхности, у которых есть небольшие различия в суммарной длине режущей поверхности. Имеются разные взгляды на объяснение повышенной изменчивости некоторых коренных зубов мышевидных грызунов. В частности, в отношении третьего верхнего коренного зуба считается, что повышенная изменчивость связана с пониженной функциональной нагрузкой (Воронцов, 1982), хотя у копытных леммингов повышенной изменчивостью характеризуется второй верхний коренной зуб. По другой версии предполагается примерно одинаковая нагрузка для всех коренных зубов полевок, так как считается, что уменьшение функциональной нагрузки должно вести к редукции соответствующих отделов коренных зубов, чего в действительности не наблюдается (Котляров, 1987). Вполне очевидно, что существующие объяснения повышенной изменчивости жевательной поверхности моляров не поддерживают версию адаптивной значимости различий в длине режущей поверхности. В самом деле, если бы незначительные различия в длине режущей поверхности имели существенное адаптивное значение, то следовало бы ожидать наличие форм с примерно одинаковой формой жевательной поверхности. Тогда как в действительности имеются как виды полевок со значительно различающейся жевательной поверхностью, так и в рамках отдельного вида встречаются значительно различающиеся варианты. Поэтому факторы, ограничивающие морфотипическую изменчивость, должны быть не функциональной, а иной природы.

Для верификации выдвинутых моделей исследован материал по изменчивости двенадцати видов серых полевок из Сибирского зоологического музея, Зоологического музея МГУ и Зоологического института, совокупная выборка по которым превысила 100 экземпляров (Поздняков, in litt.).

Как показал анализ структур изменчивости, для части видов, а именно восточной, пашенной, узкочерепной, северосибирской полевок и полевок Миддендорфа, выявляются лингвальные гомологические серии, в которых каждый следующий член серии имеет более сложное строение лингвальной стороны зуба (рис. 4). Структуры изменчивости указанных видов образованы двумя сериями, причем одна серия встречается у всех пяти видов. Вторая гомологическая серия представлена у восточной и узкочерепной полевок более простыми морфотипами, а у пашенной, северосибирской и полевок Миддендорфа – более сложными.

Для других видов, а именно обыкновенной, муйской, монгольской полевок и полевок Максимовича, выявляются лабиальные гомологические серии, в которых каждый следующий член серии имеет более сложное строение лабиальной стороны зуба (рис. 5). Структуры изменчивости указанных видов образованы двумя-тремя сериями, причем у трех близ-

ких видов (муйская, монгольская полевки и полевка Максимовича) они очень сходны.

В целом основу структуры изменчивости большинства изученных видов формируют морфотипы одного класса складчатости. Морфотипы другого класса складчатости, как правило, образуют систему переходов между гомологическими сериями и при значительной представленности начинают формировать свои гомологические ряды, образующие вторую плоскость, и схема приобретает трехмерный вид. Примером этого может быть полевка Максимовича.

Статистический анализ показывает, что корреляция между количеством выявленных вариантов (морфотипов) и объемом выборки незначи-

ма ( $r_s = 0,509$ ;  $t = 1,687$ ;  $P = 0,0915$ ), что говорит против случайного формирования спектра морфотипической изменчивости. Однако корреляция между объемом выборки и количеством сочетаний морфотипов оказалась значимой ( $r_s = 0,758$ ;  $t = 2,514$ ;  $P = 0,0119$ ), причем корреляция между показателем асимметрии и количеством сочетаний морфотипов незначима ( $r_s = 0,488$ ;  $t = 1,618$ ;  $P = 0,1058$ ).

Полученный результат можно объяснить тем, что рисунок жевательной поверхности моляров представляет собой эпигенетическую систему (Шишкин, 1988), имеющую целостный характер, а появление билатерально асимметричных особей зависит от влияния случайных причин в ходе онтогенезе (Астауров, 1974).

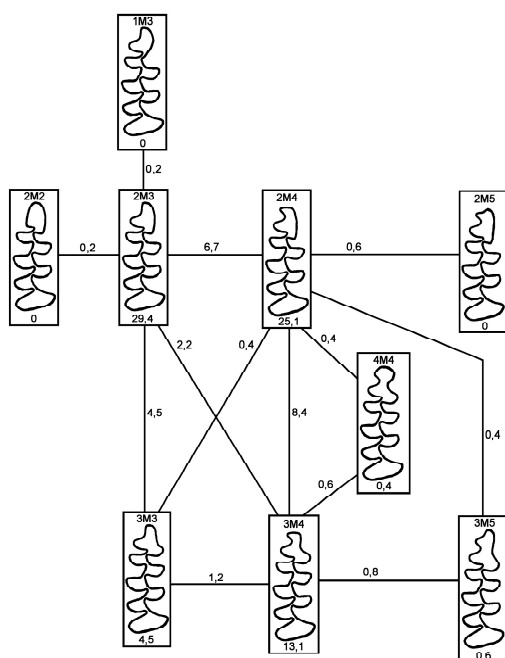


Рис. 4. Структура морфотипической изменчивости большой полевки. На рис. 4–5 числа под изображением морфотипа в рамке показывают долю особей с симметричным сочетанием данного морфотипа на левой и правой сторонах, числа над линиями, соединяющими разные морфотипы, показывают долю особей с асимметричными сочетаниями данных морфотипов. Пример структуры морфотипической изменчивости с усложнением лингвальной стороны параконида.

В самом деле, генотип обеих половинок одного организма одинаков, внешние условия для разных половинок подвижных наземных животных не могут существенно различаться, поэтому наличие билатеральной асимметрии не может обуславливаться ни генетическими, ни средовыми причинами, а только реализационными причинами (Струнников, Вышинский, 1991), обеспечивающими существование эпигенетической системы, которая и порождает билатеральную изменчивость (Васильев, 2005). Слу-

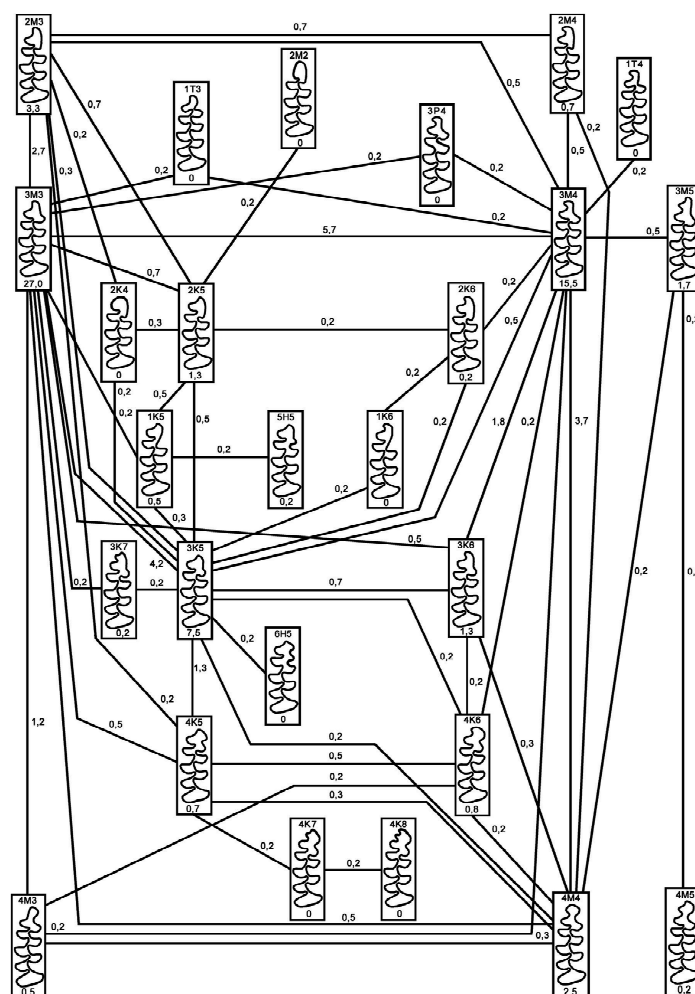


Рис. 5. Структура морфотипической изменчивости полевки Максимовича. Пример структуры морфотипической изменчивости с усложнением лабиальной стороны параконида.

чайный характер реализационных причин подтверждает наличие значимой корреляции между объемом выборки и количеством выявленных пар морфотипов.

В пользу этого объяснения можно привести данные по частотам особей, у которых различия между морфотипами левой и правой стороны оценены в количестве элементарных преобразований, необходимых для трансформации одного морфотипа в другой (рис. 6). Как видно из приведенных данных, чем больше таких преобразований следует сделать, соответственно, чем больше различий между морфотипами, тем меньше доля таких асимметричных особей. Не обнаружены особи, у которых различия между морфотипами превысили бы три элементарных преобразования, необходимых для трансформации морфотипов друг в друга. Следует заметить также, что максимальные различия между морфотипами для изученных видов колеблются от трех (северосибирская полевка) до шести (узкочерепная, монгольская полевки и полевка Максимовича) элементарных преобразований.

### **Анализ морфоразнообразия**

Анализ пространственного распределения морфологического разнообразия занимает значительное место в научных исследованиях (Roy et al., 2001; Viguier, 2002; Stevens et al., 2006). В таких случаях пространство рассматривается как дифференцированное по экологическим или климатическим характеристикам. Выявлена связь морфологического разнообразия с условиями обитания (Поздняков, Литвинов, 1994; Viguier, 2002; Chakrabarty, 2005), в частности, с температурой внешней среды (Holbrook, 1982; Owen, 1989; Ковалева, Фалеев, 1994; Ковалева и др., 1996; Renaud, Millien, 2001; Поздняков, 2003б).

Другая группа задач связана с анализом изменчивости формы. Исторически первоначально сравнение форм проводилось с таксономическими (классификационными) целями, причем начало таких исследований возводится к работам Аристотеля. В основу аристотелевского подхода был положен категориальный анализ (Бозций, 1990; Порфирий, 1996), который в общих чертах был применен К. Линнеем к анализу разнообразия организмов (Поздняков, 2007а).

С решением собственно морфологических проблем связано возникновение морфологии как научной дисциплины, причем ее появление было обусловлено созданием типологического метода. Первой задачей, решенной в рамках новой науки, было создание основы для корректного сравнения форм, т.е. выявления тождественных морфологических структур. Результат был получен с помощью представления о гомологии и ее критериях. В настоящее время эти представления получили обоснование в рамках системного подхода и вылились в особое направление, получив-



шее название *мерономия* (Мейен, 1977, 1978, 1984). Другой проблемой, разрабатываемой морфологами, является представление о плане (типе) строения. Жорж Кювье обосновал наличие четырех таких типов, несводимых друг к другу, причем животные, объединяемые этими планами строения, образуют четыре группы. Для отражения их ранга в иерархии был использован термин *тип* в качестве названия таксономической категории; соответственно была обоснована возможность гомологизации лишь в пределах одного типа. Надо сказать, что анализ планов строения актуален вплоть до настоящего времени (Schierwater, Desalle, 2001; Fitch, Sudhaus, 2002; Angelini, Kaufman, 2005; Hughes, 2007). Типологический подход разнообразен (Шаталкин, 1994; Поздняков, 2003а), с его помощью решаются многие проблемы, в частности, выявление закономерностей в морфологической изменчивости.

В отношении формализации сравнения форм можно выделить два основных направления.

Первое направление можно обозначить как *геометрическое*. Основы этого направления были заложены еще Альбрехтом Дюрером в трактате о пропорциях человеческого тела. В начале XX века подход был усовершенствован В. Д'Арси Томпсоном, предложившим координатный метод для сравнения или узнавания в одной форме другой формы, деформированной каким-либо способом (D'Arcy Thompson, 1942). В настоящее время это направление под названием *геометрическая морфометрия* переживает расцвет, обусловленный распространением компьютеров, сильно облегчивших вычисления (Rohlf, 1998; Adams et al., 2004; Zelditch et al., 2004). Получены разнообразные результаты, касающиеся дифференциации форм близких видов, влияния на форму различных факторов,

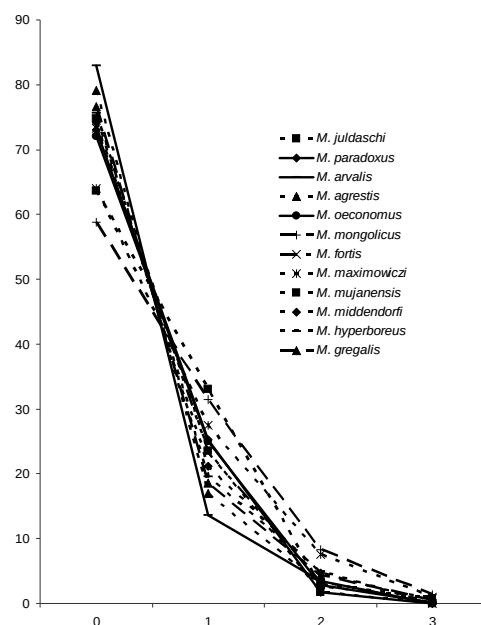


Рис. 6. Частоты особей, у которых различия между морфотипами левой и правой стороны составляют определенное количество элементарных преобразований (0, 1, 2, 3), необходимых для трансформации одного морфотипа в другой (%).

изменения формы в онтогенезе (Loy et al., 1998; Cavalcanti et al., 1999; Павлинов, 2000; Douglas et al., 2001; Aiello et al., 2007; Adams et al., 2007; Arif et al., 2007; Aytekin et al., 2007).

Второе направление можно обозначить как *морфогенетическое*. В общем смысле под морфогенезом понимается возникновение новых форм и структур, как в онтогенезе, так и в филогенезе. В настоящее время в исследовании морфогенеза преобладает описательный подход, хотя имеется возможность математизации. Так, анализ изменчивости формы листовой пластинки позволил математически выразить упорядоченность рядов расчленения пластинки, в том числе получить и выводы прогностического характера (Кренке, 1933–1935), хотя возможность такого анализа предвидел еще И. В. Гете (1957). Позже С.В. Мейен (1974) показал, что преобразование формы листовой пластинки осуществляется ограниченным количеством способов, причем независимым от таксономической принадлежности. Различные алгоритмы для построения формы листовой пластинки, основанные на механизме деления клеток, были предложены В.В. Короной (Корона, 1987, Корона, Васильев, 2000).

Наличие разных морфогенетических рядов в изменчивости серых полевок выявлено на основе анализа частоты встречаемости морфотипов первого нижнего коренного зуба (Поздняков, 1995). Обнаружено два способа замыкания лопастей параконида. Один из них – питимисный способ, когда в результате поперечной перетяжки параконида впереди задних лопастей образуются широко слитые четвертый и пятый треугольники. Он характерен для полевок подродов *Blanfordimys*, *Terricola*, *Pedomys* и *Stenocranius*. Другой способ – раттицепоидный, когда в результате передне-задней перетяжки параконида обособляется четвертый треугольник с лабиальной стороны. Он характерен для полевок родов *Lasiopodomys* и *Chionomys*, а в роде *Microtus* – для серых полевок подродов *Pallasiinus*, *Alexandromys*, *Chilotus*, *Volemys*.

Также анализ билатеральной асимметрии морфотипов  $M_1$  полевки-экономки с помощью метода главных компонент показал наличие двух основных рядов, различающихся наличием или отсутствием дополнительного зубца на лингвальной стороне передней непарной петли (Ковалева и др., 2002). Усложнение параконида в этих двух рядах происходит одинаково – сначала образуется входящий угол на лабиальной стороне зуба, а затем происходит обособление еще одного треугольника с лингвальной стороны, и число замкнутых полей увеличивается на единицу. С точки зрения динамики – это единый процесс, а морфотипы 2К5 и 2К6 являются промежуточной стадией при обособлении пятого треугольника (рис. 7).

В качестве теоретической основы, описывающей существование разнообразия форм в рамках определенного таксона, можно принять представления К. Уоддингтона (1944, 1970), выраженные в модели эпигенетического ландшафта. Надо заметить, что исходно эта модель предназна-

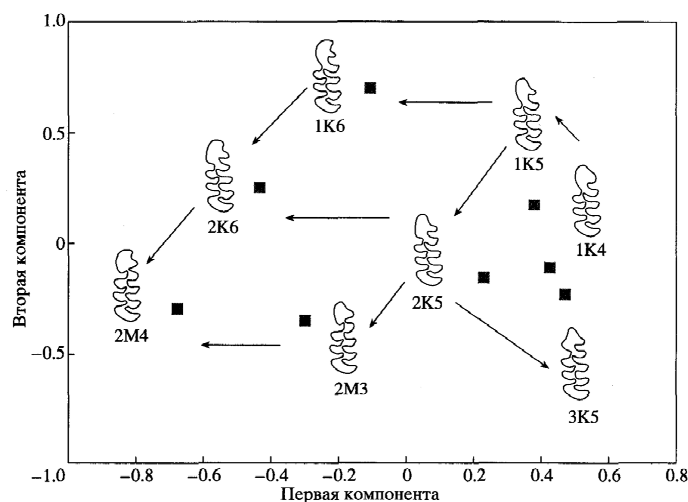


Рис. 7. Положение морфотипов  $M_1$  полевки-экономки в плоскости первых двух главных компонент.

чалась для описания морфогенеза особи, так как в ней представляется, что каждая долина ведет к формированию того или иного органа или части организма. Чтобы применить эту модель к организму, необходимо детально описать его онтогенез, что представляет значительную техническую сложность и по сему реконструкция эпигенетического ландшафта конкретных организмов нереальна.

Однако эту модель можно использовать также для описания закономерностей морфогенеза, если рассматривать как в рамках вида или таксона более высокого ранга происходит развитие разных модусов (вариантов) отдельного признака. Терминологически такую модификацию модели можно обозначить как *морфогенетический ландшафт*. Фактически именно в этом смысле следует интерпретировать модель эпигенетического ландшафта, применяемую М.А. Шишкиным (1984а, рис. 4; 1987, рис. 7; 1988, рис. 26; Shishkin, 1992, fig. 1) для описания перестройки системы развития. В этом случае возможна реконструкция проекции эпигенетических связей на пространство морфогенетического спектра. Важнее то, что для анализа пригодны выборки особей дефинитивных стадий онтогенеза, причем имеется опыт такой реконструкции (Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2005; Поздняков, 2005).

Подробная методика построения морфогенетического паттерна путем анализа встречаемости разных вариантов билатерального признака предложена мной (Поздняков, 2007б). Основная идея методического подхода заключается в том, что проявления признака на правой и левой сторонах обусловлены одним генотипом. Наличие разных вариантов била-

терального признака для одной особи означает, что они сформировались в процессе развития и их появление обусловлено исключительно эпигенетическими причинами. Это очень важный момент, позволяющий проигнорировать генетическую компоненту. На этой основе можно построить проекцию эпигенетических связей между вариантами на структуру модификационного спектра. Полученную схему можно обозначить термином *эпигенетический паттерн*.

Следует учесть, что модификационный спектр можно структурировать, исходя из тривиальной модели морфопространства, понимаемого как распределение модальностей признака вдоль его осей. С этой точки зрения структура спектра морфотипической изменчивости упорядочивается в трехмерном морфопространстве (Поздняков, 2007б). Однако эпигенетический паттерн лишь в нескольких случаях отражает именно такое расположение вариантов. В большинстве случаев структура эпигенетического паттерна оказывается двухмерной, причем, если упорядочивать положение вариантов экономным способом, то их расположение во многих случаях отличается от такового, полученного при упорядочивании морфопространства. Объяснять такую ситуацию можно по-разному.

С одной стороны, степень заполненности морфотипического пространства различна для разных видов. Естественно, чем больше заполнено морфопространство, тем ближе структура эпигенетического паттерна к структуре морфопространства. Чем меньше заполнено морфопространство, тем больше вариантов отсутствует, соответственно, структура эпигенетического паттерна изменяется, отражая связи между выявленным количеством морфотипов. Таким образом, различие между структурой морфотипического пространства и эпигенетического паттерна можно объяснить уменьшением количества морфотипов, однако в некоторых случаях структура эпигенетического паттерна явно двухмерная, хотя выявлено достаточно много морфотипов (Поздняков, 2005, 2007б). Поэтому данное положение не в состоянии объяснить все схемы.

С другой стороны, морфотипическое морфопространство и эпигенетический паттерн представляют собой результаты разных способов упорядочивания. Их совпадение возможно лишь в случае, когда присутствуют все возможные варианты, между которыми имеются все возможные асимметричные сочетания. Собственно говоря, эпигенетический паттерн отражает не структуру морфопространства при его частичной заполненности, а структуру связей между морфотипами, обусловленную единой эпигенетической системой (Шишкин, 1987). Именно это обстоятельство дает возможность сравнить эпигенетические паттерны разных видов и, тем самым, на эмпирическом материале проверить положения эпигенетической теории эволюции (Шишкин, 1984б, 1988; Гродницкий, 2002).

### Литература:

- Абрамсон Н.И., 1986. Особенности строения и работы челюстного аппарата у настоящих (Lemmini) и копытных (Dicrostonyxini) леммингов (Rodentia, Cricetidae) // Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя. Ред. И.М. Громов и Г.И. Баранова. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 156. С. 98–117.
- Ангерманн Р., 1973. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae) // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука. С. 104–118.
- Астауров Б.Л., 1974. Наследственность и развитие. М.: Наука. 359 с.
- Баранов А.С., 1982. Феногеография и реконструкция истории вида // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 201–214.
- Беклемишев К.В., 1974. О возможных и осуществленных направлениях эволюции беспозвоночных // Журн. общ. биологии. Т. 35. № 2. С. 209–222.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г., 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.
- Бозций, 1990. «Утешение философией» и другие трактаты. М.: Наука. 414 с.
- Вавилов Н.И., 1987. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука. 256 с.
- Васильев А.Г., 1982. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 15–24.
- Васильев А.Г., 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., 2005. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценотического кризиса // Вестн. Нижегородского ун-та, сер. биол. № 1. С. 27–38.
- Васильева И.А., 1978. Изучение изменчивости рисунка жевательной поверхности М<sup>3</sup> у некоторых представителей рода *Microtus* Schrank при их гибридизации // Физиологическая и популяционная экология животных. Вып. 5 (7). Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 96–101.
- Васильева Л.Н., 1990. Философия систематики // Философские исследования эволюции живой природы и человека. Владивосток: Изд-во ДВУ. С. 127–161.
- Васильева Л.Н., 1998. Иерархическая модель эволюции // Журн. общ. биологии. Т. 59. № 1. С. 5–23.
- Воронцов Н.Н., 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов. Новосибирск: Наука. 232 с.
- Воронцов Н.Н., 1982. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Часть I. Морфология и экология // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 6. Л.: Наука. 451 с.
- Воронцов Н.Н., Боевский Г.Г., Ляпунова Е.А., Ревин Ю.В., 1988. Новая хромосомная форма и изменчивость коренных зубов у полевки *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 2. С. 205–213.
- Гёте И.В., 1957. Избранные сочинения по естествознанию. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 553 с.
- Голенищев Ф.Н., 1982. Морфологические особенности и распространение близких видов полевок рода *Microtus*: *M. mujanensis* Orlov et Kovalskaja, 1975 и *M. maximowiczii* Schrenk, 1858 // Морфология и систематика млекопитающих. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 73–84.

- Голуб В.Б., Лихман Н.С., 2003. Фенетический анализ группировок клопа *Lygus rugulipennis* Poppr. (Heteroptera, Miridae), населяющих г. Воронеж и его окрестности // Вестн. ВГУ, сер. химия, биология, фармация. № 1. С. 41–45.
- Гродницкий Д.Л., 2002. Две теории биологической эволюции. Саратов: Научная книга. 160 с.
- Дзержинский Ф.Я., 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М.: Аспект-Пресс. 304 с.
- Заварзин Г.А., 1969. Несовместимость признаков и теория биологической системы // Журн. общ. биологии. Т. 30. № 1. С. 33–41.
- Заварзин Г.А., 1974. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. М.: Наука. 142 с.
- Зажигин В.С., 1980. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М.: Наука. 156 с.
- Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М.: Наука. 216 с.
- Ковалева В.Ю., Ефимов В.М., Фалеев В.И., 1996. Краниометрическая изменчивость сеголеток водяной полевки *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae) в связи с факторами среды // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 10. С. 1551–1559.
- Ковалева В.Ю., Поздняков А.А., Ефимов В.М., 2002. Изучение структуры изменчивости морфотипов коренных зубов полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) через билатеральную асимметрию их проявления // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 1. С. 111–117.
- Ковалева В.Ю., Фалеев В.И., 1994. Морфологическая изменчивость полевки-экономки *Microtus oeconomus* (Rodentia, Cricetidae) в различных температурных условиях среды // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 9. С. 139–145.
- Котляров О.Н., 1987. Функциональные особенности и изменчивость коренных зубов полевок (Microtinae, Rodentia) // Хомяковые фауны Украины (экологическая и функциональная морфология). Ч. 1. Киев: Ин-т зоологии АН УССР. С. 16–23.
- Корона В.В., 1987. Основы структурного анализа в морфологии растений. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та. 272 с.
- Корона В.В., Васильев А.Г., 2000. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург». 224 с.
- Кренке Н.П., 1933–1935. Феногенетическая изменчивость. М.: Издание Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева. Т. 1. 755 с.
- Круковер А.А., 1989. Строение и морфотипическая изменчивость жевательной поверхности зубов некорнезубых полевок. Новосибирск. 38 с. (Препр. ИГиГ СО АН СССР; № 12).
- Ларина Н.И., Еремина И.В., 1988. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 8–52.
- Любарский Г.Ю., 19916. Объективация категории таксономического ранга // Журн. общ. биологии. Т. 52. № 5. С. 613–626.
- Малеева А.Г., 1976. Об изменчивости зубов у полевок (Microtinae) // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 48–57.
- Мейен С.В., 1974. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биологии. Т. 35. № 3. С. 353–364.
- Мейен С.В., 1977. Таксономия и мерономия // Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наукова думка. С. 25–33.
- Мейен С.В., 1978. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. Т. 39. № 4. С. 495–508.

- Мейен С.В., 1984. Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. М.: Наука. С. 7–32.
- Мейер М.Н., 1978. Систематика и внутривидовая изменчивость полевков Дальнего Востока (Rodentia, Cricetidae) // Систематика и морфология млекопитающих. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. Т. 75. С. 3–62.
- Огнев С.И., 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны (продолжение). М., Л.: Изд-во АН СССР. 706 с.
- Павлинов И.Я., 2000. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журн. общ. биологии. Т. 61. № 6. С. 583–600.
- Павлинов И.Я., 2008. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики // Зоологические исследования / Под ред. И.Я. Павлинова и М.В. Калякина. Сб. труд. Зоол. муз. МГУ. Т. 49. М.: Изд-во МГУ. С. 343–388.
- Поздняков А.А., 1993. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевков группы «*maximoviczi*» (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 11. С. 114–125.
- Поздняков А.А., 1995. Таксономическая интерпретация морфологической изменчивости на примере серых полевков (*Microtus sensu lato*, Rodentia) // Журн. общ. биологии. Т. 56. № 2. С. 172–178.
- Поздняков А.А., 2003а. Проблема индивидуности в таксономии // Журн. общ. биологии. Т. 64. № 1. С. 55–64.
- Поздняков А.А., 2003б. Морфотипическая изменчивость серых полевков (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) в связи с температурными условиями среды // Успехи соврем. биологии. Т. 123. № 2. С. 187–194.
- Поздняков А.А., 2004. Билатеральная асимметрия морфотипов жевательной поверхности коренных зубов полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae) // Успехи соврем. биологии. Т. 124. № 4. С. 371–377.
- Поздняков А.А., 2005. Структура морфотипической изменчивости М<sup>3</sup> серых полевков (*Microtus* Schrank, 1798) // Систематика, палеонтология и филогения грызунов. Ред. Абрамсон Н.И., Аверьянов А.О. Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 306. СПб.: Зоол. ин-т РАН. С. 102–115.
- Поздняков А.А., 2007а. Онтологический статус таксонов с традиционной точки зрения // Линнеевский сборник. Ред. Павлинов И.Я. Сб. труд. Зоол. муз. МГУ. Т. 48. М.: Изд-во МГУ. С. 261–304.
- Поздняков А.А., 2007б. Структура морфотипической изменчивости серых полевков (*Microtus*: Rodentia, Arvicolidae) с точки зрения эпигенетической теории эволюции // Успехи соврем. биологии. Т. 127. № 4. С. 416–424.
- Поздняков А.А., in litt. Структура морфотипической изменчивости серых полевков // Журн. общ. биологии. (В печати).
- Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н., 1994. Экогеографическая интерпретация морфотипической изменчивости жевательной поверхности коренных зубов полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae) // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 2. С. 151–157.
- Поздняков А.А., Литвинов Ю.Н., Литвинов Н.И. и др., 2006. Морфологическая изменчивость полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pallas (Rodentia, Arvicolidae) байкальского региона // Известия РАН, сер. биол. 2006. № 6. С. 704–711.

- Поздняков А.А., Сенотрусова М.М., 2006. Анализ морфотипической изменчивости степной пеструшки // Бюл. МОИП, отд. биол. Т. 111. Вып. 3. С. 18–23.
- Порфирий, 1996. Введение к «Категориям» Аристотеля // Плотин. Эннеады, II. Киев: УЦИММ-ПРЕСС. С. 176–201.
- Пузаченко А.Ю., 2003. Энтропия как мера морфологического разнообразия // Териологические исследования. Вып. 3. СПб: Зоол. ин-т РАН. С. 60–81.
- Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю., 1996. Семантические аспекты биоразнообразия // Журн. общ. биологии. Т. 57. № 1. С. 5–43.
- Струнников В.А., Вышинский И.М., 1991. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука. С. 99–114.
- Уоддингтон К.Х., 1944. Канализация развития и наследование приобретенных признаков // Успехи соврем. биологии. Т. 18. № 3. С. 393–396.
- Уоддингтон К.Х., 1970. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. М.: Мир. С. 11–38.
- Шаталкин А.И., 1994. Типологический подход в систематике // Журн. общ. биологии. Т. 55. № 6. С. 661–672.
- Шишкин М.А., 1984а. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. Т. 15. № 2. С. 115–136.
- Шишкин М.А., 1984б. Фенотипические реакции и эволюционный процесс (еще раз об эволюционной роли модификаций) // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука. С. 196–216.
- Шишкин М.А., 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С. 76–124.
- Шишкин М.А., 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 142–169.
- Яблоков А.В., 1980. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука. 135 с.
- Adams D.C., Rohlf F.J., Slice D.E., 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution' // Ital. J. Zool. V. 71. P. 5–16.
- Adams D.C., West M.E., Collyer M.L., 2007. Location-specific sympatric morphological divergence as a possible response to species interactions in West Virginia *Plethodon* salamander communities // J. Anim. Ecol. V. 76. P. 289–295.
- Aiello G., Barattolo F., Barra D., et al., 2007. Fractal analysis of ostracod shell variability: a comparison with geometric and classic morphometrics // Acta Palaeontol. Polonica. V. 52. № 3. P. 563–573.
- Angelini D.R., Kaufman Th.C., 2005. Comparative developmental genetics and the evolution of arthropod body plans // Annu. Rev. Genet. V. 39. P. 95–119.
- Arif S., Adams D.C., Wicknick J.A., 2007. Bioclimatic modelling, morphology, and behaviour reveal alternative mechanisms regulating the distributions of two parapatric salamander species // Evol. Ecol. Res. V. 9. P. 843–854.
- Aytekin A.M., Terzo M., Rasmont P., et al., 2007. Landmark based geometric morphometric analysis of wing shape in *Sibiricobombus* Vogt (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* Latreille) // Ann. soc. entomol. Fr. (n.s.). V. 43. № 1. P. 95–102.
- Cavalcanti M.J., Monteiro L.R., Lopes P.R.D., 1999. Landmark-based morphometric analysis in selected species of serranid fishes (Perciformes: Teleostei) // Zool. Stud. V. 38. № 3. P. 287–294.
- Chakrabarty P., 2005. Testing conjectures about morphological diversity in cichlids of lakes Malawi and Tanganyika // Copeia. № 2. P. 359–373.



- Chaline J., 1972. Les Rongeurs du Pleistocene moyen et superieur de France. Paris. 410 p.
- Collar D.C., Near Th.J., Wainwright P.C., 2005. Comparative analysis of morphological diversity: does disparity accumulate at the same rate in two lineages of centrarchid fishes? // *Evolution*. V. 59. № 8. P. 1783–1794.
- Collar D.C., Wainwright P.C., 2006. Discordance between morphological and mechanical diversity in the feeding mechanism of centrarchid fishes // *Evolution*. V. 60. № 12. P. 2575–2584.
- D'Arcy Thompson W., 1942. On growth and form. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1116 p.
- Douglas M.E., Douglas M.R., Lynch J.M., et al., 2001. Use of geometric morphometrics to differentiate *Gila* (Cyprinidae) within the Upper Colorado river basin // *Copeia*. № 2. P. 389–400.
- Erwin D.H., 2007. Disparity: morphological pattern and developmental context // *Paleontology*. V. 50. Pt 1. P. 57–73.
- Fitch D.H.A., Sudhaus W., 2002. One small step for worms, one giant leap for «Bauplan»? // *Evol. Developm.* V. 4. P. 243–246.
- Foote M., 1991. Morphological and taxonomic diversity in a clade's history: the blastoid record and stochastic simulations // *Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Michigan*. V. 28. № 6. P. 101–140.
- Foote M., 1992. Paleozoic record of morphological diversity in blastozoan echinoderms // *PNAS*. V. 89. P. 7325–7329.
- Foote M., 1997. The evolution of morphological diversity // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V. 28. P. 129–152.
- Graham J.H., Emlen J.M., Freeman D.C., et al., 1998. Directional asymmetry and the measurement of developmental instability // *Biol. J. Lin. Soc.* V. 64. P. 1–16.
- Harper D.T., Gallagher E., 2001. Diversity, disparity and distributional patterns amongst the orthide brachiopod groups // *J. Czech Geol. Soc.* V. 46. № 3–4. P. 87–93.
- Heller F., 1958. Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwabische Alb.) // *N. Jb. Geol. Paläontol. Bd. 107. H. 1. S.* 1–102.
- Hinton M.A.C., 1926. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. London British Mus. (Nat. Hist.). 488 p.
- Holbrook S.J., 1982. Ecological inferences from mandibular morphology of *Peromyscus maniculatus* // *J. Mamm.* V. 63. № 3. P. 399–408.
- Holliday J.A., Stepan S.J., 2004. Evolution of hypercarnivory: the effect of specialization on morphological and taxonomic diversity // *Paleobiology*. V. 30. № 1. P. 108–128.
- Hughes N.C., 2007. The evolution of trilobite body patterning // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* V. 35. P. 401–434.
- Kolasa J., Biesiadka E., 1984. Diversity concept in ecology // *Acta Biotheor.* V. 33. P. 145–162.
- Korn D., 2004. The mid-Famennian ammonoid succession in the Rhenish Mountains: the «annulata Event» reconsidered // *Geol. Quart.* V. 48. № 3. P. 245–252.
- Latiolaris J.M., Taylor M.S., Roy K. et al., 2006. A molecular phylogenetic analysis of strombid gastropod morphological diversity // *Mol. Phyl. Evol.* V. 41. P. 436–444.
- Leamy L.J., Meagher S., Taylor S., Carroll L. et al., 2001. Size and fluctuating asymmetry of morphometric characters in mice: their associations with inbreeding and t-haplotype // *Evolution*. 2001. V. 55. № 11. P. 2333–2341.
- Loy A., Mariani L., Bertelletti M. et al., 1998. Visualizing allometry: geometric morphometrics in the study of shape changes in the early stages of the two-banded sea bream, *Diplodus vulgaris* (Perciformes, Sparidae) // *J. Morph.* V. 237. P. 137–146.
- McClain C.R., 2005. Bathymetric patterns of morphological disparity in deep-sea gastropods from the Western North Atlantic basin // *Evolution*. V. 59. № 7. P. 1492–1499.

- McClain C.R., Johnson N.A., Rex M.A., 2004. Morphological disparity as a biodiversity metric in lower bathyal and abyssal gastropod assemblages // *Evolution*. V. 58. № 2. P. 338–348.
- McGowan A.J., Dyke G.J., 2007. A morphospace-based test for competitive exclusion among flying vertebrates: did birds, bats and pterosaurs get in each other's space? // *J. Evol. Biol.* V. 20. № 3. P. 1230–1236.
- Neige P., 2003. Spatial patterns of disparity and diversity of the recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the Old World // *J. Biogeogr.* V. 30. P. 1125–1137.
- Orme C.D.L., Isaac N.J.B., Purvis A., 2002. Are most species small? Not within species-level phylogenies // *Proc. R. Soc. Lond. B*. V. 269. P. 1279–1287.
- Owen J.G., 1989. Population and geographic variation of *Peromyscus leucopus* in relation to climatic factors // *J. Mamm.* V. 70 N 1. P. 98–109.
- Palmer A.R., 1994. Fluctuating asymmetry analyses: A primer // *Developmental instability: Its origins and evolutionary implications*. Kluwer, Dordrecht. P. 335–364.
- Palmer A.R., Strobeck C., 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 17. P. 391–421.
- Pie M.R., Weitz J.S., 2005. A null model of morphospace occupation // *Am. Nat.* V. 166. № 1. P. E1–E13.
- Purvis A., Hector A., 2000. Getting the measure of biodiversity // *Nature*. V. 405. P. 212–219.
- Renaud S., Millien V., 2001. Intra- and interspecific morphological variation in the field mouse species *Apodemus argenteus* and *A. speciosus* in the Japanese archipelago: the role of insular isolation and biogeographic gradients // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 74. P. 557–569.
- Ricotta C. Through the jungle of biological diversity // *Acta Biotheor.* 2005. V. 53. P. 29–38.
- Ricotta C., 2007. A semantic taxonomy for diversity measures // *Acta Biotheor.* V. 55. P. 23–33.
- Rohlf F.J., 1998. On applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny // *Syst. Biol.* V. 47. № 1. P. 147–158.
- Rorig G., Borner C., 1905. Studien uber das Gebiss mitteleuropaischer rezenter Mause // *Arb. Kais. biol. Inst. Hand. Forstwirtschaft. Bb.* 5. H. 2. S. 37–89.
- Roy K., 1994. Effects of the Mesozoic marine revolution on the taxonomic, morphologic, and biogeographic evolution of a group: aporrhaid gastropods during the Mesozoic // *Paleobiology*. V. 20. № 3. P. 274–296.
- Roy K., Balch D.P., Hellberg M.E., 2001. Spatial patterns of morphological diversity across the Indo-Pacific: analyses using strombid gastropods // *Proc. R. Soc. Lond. B*. V. 268. P. 2503–2508.
- Roy K., Foote M., 1997. Morphological approaches to measuring biodiversity // *Trends Ecol. Evol.* V. 12. № 7. P. 277–281.
- Roy K., Jablonski D., Martien K.K., 2000. Invariant size-frequency distributions along a latitudinal gradient in marine bivalves // *PNAS*. V. 97. № 24. P. 13150–13155.
- Saw L.G., Dransfield J., Keith-Lucas D.M., 2003. Morphological diversity of the genus *Licuala* (Palmae) // *Telopea*. V. 10. № 1. P. 187–206.
- Schierwater B., Desalle R., 2001. Current problems with the zootype and the early evolution of Hox genes // *J. Exp. Zool.* V. 291. P. 169–174.
- Shepherd U.L., Kelt D.A., 1999. Mammalian species richness and morphological complexity along an elevational gradient in the arid south-west // *J. Biogeogr.* V. 26. P. 843–855.
- Shishkin M.A., 1992. Evolution as a maintenance of ontogenetic stability // *Acta Zool. Fennica*. V. 191. P. 37–42.

- Smith L.H., Bunje P.M., 1999. Morphologic diversity of inarticulate brachiopods through the Phanerozoic // *Paleobiology*. V. 25. № 3. P. 396–408.
- Stevens R.D., Willig M.R., Strauss R.E., 2006. Latitudinal gradients in the phenetic diversity of New World bat communities // *Oikos*. V. 112. P. 41–50.
- Tyszka J., 2006. Morphospace of foraminiferal shells: results from the moving reference model // *Lethaia*. V. 39. P. 1–12.
- Valentine J.W., Jablonski D., 2003. Morphological and developmental macroevolution: a paleontological perspective // *Int. J. Dev. Biol.* V. 47. P. 517–522.
- Viguier B., 2002. Is the morphological disparity of lemur skulls (Primates) controlled by phylogeny and/or environmental constraints? // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 76. P. 577–590.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. et al., 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. London: Elsevier Academic Press. 443 p.

### A.A.Pozdnyakov

#### Morphological diversity: characteristic, structure, analysis

The general idea about a morphological diversity and its place in biodiversity structure is analysed. Presence of two approaches to an estimation morphological diversity, fixed in terms *disparity* and *morphospace* is shown. Discontinuous (phenotypical, non-metric) features can be characterised by number of variants, their frequency, indexes of a diversity, evenness, complexity. One of the primary goals in morphospace research are an estimation of its degree of occupation. The analysis of variability of the form is carry out within the limits of two directions. The *geometrical* direction is based on form decomposition on set metric features which is analyzed by multidimensional statistical methods. The *morphogenetical* direction is based on the analysis of rows of variability of the form.

В.Ю. Ковалева, В.М. Ефимов

## ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ КРАНИОМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Краниометрическая изменчивость мелких млекопитающих в природе – традиционный объект зоологических исследований. Краниометрические признаки обладают рядом несомненных преимуществ. Черепа могут храниться десятки лет, и в любое время измерения можно провести заново для увеличения точности или под новым углом зрения. Костные структуры консервативны, их изменения в организме происходят намного медленнее, чем изменения во внутренних органах или параметрах внутренней среды, и причины этих изменений должны быть достаточно вескими. Во многих случаях (например, в палеонтологических исследованиях) это вообще единственная информация, доступная для изучения. Промеры черепа используются, во-первых, для целей систематики. Любой определитель обязательно содержит схему краниометрических промеров и описание различий каждой таксономической категории от остальных. Во-вторых, как только в биологической науке сформировалось понятие популяции, краниометрическая изменчивость, наряду с другими формами, немедленно стала использоваться в популяционных исследованиях.

Зоологов-популяционистов всегда интересовала генетическая подоплека происходящих в популяциях процессов. Однако краниометрическая изменчивость относится к количественным признакам, а с ними всегда были сложности и в генетике и, тем более, в популяционной генетике. Это положение сохраняется до сих пор – достаточно посмотреть любой современный учебник по генетике, например, И.Ф. Жимулева (Жимулев, 2007). В нем раздел «генетика количественных признаков» занимает полторы страницы, причем основное внимание уделяется генетике дискретных признаков. Такая ситуация сложилась исторически: генетика дискретных признаков идет от Иоганна Менделя, а генетика количественных признаков – от Френсиса Гальтона. Мендель рассматривал схему скрещивания двух чистых линий, Гальтон – наследование от генетически гетерогенной популяции родителей. Начали они почти в одно и то же время – Мендель опубликовал свою работу о горохе в 1866 г., Гальтон – о наследовании длины и веса семян душистого горошка – в 1877. Более известна его работа 1886 года о зависимости среднего роста потомков от среднего роста родителей у человека (Galton, 1886).

Гальтон нашел, что характеристики потомков в среднем ближе к средней по популяции, чем у родителей, то есть дети низкорослых родителей в среднем выше, чем их родители, а дети высоких родителей – ниже. Он назвал это явление «регрессией» и, тем самым, заложил основы биометрии – будущей математической статистики. Потом переоткрыли Менделя, и возник конфликт между этими двум направлениями в науке о наследственности. Некоторое время считалось, что наследование дискретных признаков подчиняется законам Менделя, а количественных – нет.

Но вскоре в схеме со скрещиванием чистых линий дело тоже дошло до количественных признаков (Emerson, East, 1913). В 1918 году была опубликована работа Фишера, в которой было показано, что наследование количественных признаков также можно интерпретировать в духе законов Менделя, если считать, что количественные признаки – результат одновременного действия многих генов (Fisher, 1918). Схема та же: в  $F_1$  однородные гетерозиготы, генетические различия между которыми отсутствуют, в  $F_2$  начинается расщепление и дисперсия признака возрастает. Разницу можно интерпретировать как появление генетической изменчивости среди особей второго поколения.

В 1937 году Лэш (Lush, 1937) предложил рассчитывать коэффициент наследуемости как долю генетически обусловленной изменчивости в общей фенотипической изменчивости признака следующим образом:

$$h^2 = \frac{S_F^2 - S_E^2}{S_F^2} = \frac{S_G^2}{S_F^2}$$

В случае скрещивания двух чистых линий эта формула превращается в:

$$h^2 = \frac{S_{F_2}^2 - S_{F_1}^2}{S_{F_2}^2}$$

и, для случая корреляции «родитель–потомок», в

$$h^2 = 2r \quad (\text{один родитель}),$$

$$h^2 = \sqrt{2}r \quad (\text{средний родитель}).$$

Все это относится к одному количественному признаку. Даже если признаков несколько, все равно каждый из них обрабатывался отдельно. В первую очередь, анализировались, конечно, хозяйственно ценные при-

знаки домашних животных. Чем больше коэффициент наследуемости, тем сильнее ответ на отбор. Однако оказалось, что результативному отбору очень сильно мешают эффекты доминирования. Ситуация, когда первое поколение расположено примерно посередине между родительскими, встречается не так уж часто. В этом случае отсутствует доминирование и наследование определяется аддитивными эффектами. Поэтому можно просто отбирать крайние варианты в желаемую сторону.

Но обычно ситуация выглядит по-другому. Вследствие гетерозиготности и проявления доминирования первое поколение сильно смещается в сторону одного из родителей и даже может превзойти его. Последний вариант называется гетерозисом. Во втором поколении начинается расщепление, половина гетерозиготности пропадает и в результате центр второго поколения смещается к середине между родителями ровно на половину смещения первого поколения. К пятому-шестому поколению расщепление практически заканчивается, все особи становятся гомозиготными, и только тогда можно начинать вести отбор.

Для изучения природных популяций, в частности, краниометрической изменчивости, от всего этого проку почти никакого. На лабораторных животных мы можем оценить только наследуемость того или иного признака. Влияние среды в виварии совершенно несравнимо с природой, поэтому средовая изменчивость в природе будет больше, соответственно, доля генетической – меньше. С другой стороны, в природе, безусловно, осуществляется более жесткий отбор на выживание, поэтому генетическая изменчивость будет еще меньше. На разных признаках эти соотношения могут быть совершенно различными, поэтому мы не можем даже утверждать, что более наследуемые в виварии признаки будут более наследуемыми в природе. Скорее всего, это так, но это невозможно проверить. Как правило, мы не знаем родственных отношений в выборках из природных популяций, поэтому не имеем возможности вычислить коэффициенты наследуемости.

Ситуация меняется, если мы используем многомерный подход. Разница заключается в том, что, кроме самих признаков, мы можем использовать их линейные комбинации, которые фактически тоже являются признаками. В многомерном пространстве каждой линейной комбинации отвечает определенное направление, и мы можем изучать многомерную изменчивость объектов в проекции на это направление. Но, в отличие от обычной одномерной ситуации, мы можем выбирать направления с нужными нам свойствами.

Отцом многомерного подхода является Роналд Фишер. Он первым рассмотрел задачу, когда даны несколько групп объектов в многомерном пространстве и требуется найти направление, в проекции на которое груп-

пы максимально разделяются (Fisher, 1936). В случае, когда группами являются клоны, сорта, породы и т.д., задача автоматически превращается в поиск направления, вдоль которого максимизируется коэффициент наследуемости в широком смысле (хотя сам Фишер так вопрос не ставил).

В том же номере журнала, где появилась статья Фишера, была опубликована статья его ученика Смита, в которой он решил следующую задачу: известны координаты гетерогенных родителей и потомков в многомерном пространстве и отношения родства между ними, нужно найти направление в многомерном пространстве – селекционный индекс, отбор по которому в максимальной степени сдвинет потомков в другом, желательном для селекционера направлении (Smith, 1936). Хотя эта работа Смита очень широко цитируется в мировой литературе, у нас она практически неизвестна даже среди генетиков и селекционеров. Фактически это обобщение задачи Гальтона на многомерный случай. Очень существенная разница заключается в том, что в многомерном пространстве направления селекции и результата отбора могут не совпадать. Косвенный отбор может быть эффективнее прямого, если вести его по более наследуемым признакам.

Из результатов Смита как частный случай вытекает алгоритм нахождения направления, вдоль которого максимизируется коэффициент наследуемости (в узком смысле, вследствие линейности регрессии). Однако сам он такую задачу не поставил, скорее всего, она была ему не нужна.

Ланде (Lande, 1979) перевел эти задачи на язык матриц, поскольку у Смита они были изложены в виде громоздких систем уравнений. В работе Ланде была введена генетическая матрица  $G$  – многомерный аналог коэффициента корреляции между родителями и потомками. В матричном виде были записаны многомерный аналог коэффициента наследуемости – матрица  $H = GP^{-1}$ , где  $P$  – фенотипическая матрица корреляций между признаками, и так называемое «уравнение селекционера» –  $\Delta\mu = GP^{-1}s$ , где  $s$  – селекционный дифференциал, т.е. средняя разность между родителями до отбора и после, но до репродукции,  $\Delta\mu$  – ответ на отбор. Матрицы  $G$  и  $P$  оцениваются по подходящим выборкам. Например, в случае скрещивания двух чистых линий для оценки матрицы  $P$  приходится использовать  $F_3$ , а для оценки матрицы  $G$  – корреляции между  $F_3$  и  $F_4$  (Lynch, Walsh, 1998).

Леми и Эчли с соавторами (Leamy, 1974; Atchley et al., 1981) вычислили наследуемости главных компонент генетической и фенотипической матриц корреляции краниометрических признаков лабораторных мышей и крыс. Наследуемость получилась порядка 0,4–0,6, как и у отдельных признаков. Хайес и Хилл (Hayes, Hill, 1980, 1981), а также Отт и Рабинович (Ott, Rabinowitz, 1999) предложили анализировать собственные век-

тора матрицы **H** – направления с максимальной аддитивной наследуемостью. Однако направленный поиск компонент с максимальной аддитивной наследуемостью был проведен лишь недавно Клингенбергом и Леми (Klingenberg, Leamy, 2001) на промерах нижней челюсти лабораторных мышей. Максимальная наследуемость оказалась равна 0,73, то есть, существенно выше, чем наследуемость тех признаков, из которых получена сама компонента.

Таким образом, для схемы Гальтона было построено обобщение через многомерную регрессию «родитель–потомок». Но для схемы Менделя в приложении к количественным признакам все осталось на уровне 1913 года. Более того, если все-таки использовали скрещивание чистых линий, то доводили его до третьего и четвертого поколения, чтобы опять-таки применить многомерную регрессию «родитель–потомок». Нет нужды говорить, что это очень затратное дело и по материальным и трудовым ресурсам, и по времени. Ситуацию удалось исправить в 2005 году, когда мы опубликовали в «Heredity» многомерное обобщение схемы Менделя в приложении к количественным признакам (Efimov et al., 2005) для аддитивно-доминантной модели без эпистаза и с эпистазом. В многомерном случае по расположению центроидов выборок можно определить оси аддитивной наследуемости, гетерозиготности, эпистаза и вычислить вклады признаков, что мы и сделали на лабораторных крысах. Максимальная аддитивная наследуемость оказалась равной 0,92, то есть значительно выше, чем у исходных признаков.

Дальше работа состояла в следующем. На черепях природных грызунов промерялся тот же набор признаков, что и на лабораторных. Так как мы знаем вклады признаков, то для каждого природного черепа можно вычислить его координаты на генетических осях.

Материал по краниометрической изменчивости полевки-экономки собран в 1981–1992 и 1994–2005 гг. на Телецком стационаре ИСиЭЖ СО РАН (Республика Алтай, Турочакский р-н). Животных отлавливали в ловчие конуса по стандартной методике (Юдин и др. 1979). Отлов проводился в характерных для полевки-экономки биотопах: сырых или умеренно влажных участках, поросших осоками, злаками, разнотравьем, по краям болот, в долинах ручьев, в осиново-пихтовых лесах по склонам, на высокотравных лугах. Одновременно использовали не менее трех ловчих канавок в разных биотопах. Анализировались только взрослые животные. Общее количество исследованных животных составило 484 экз.

Относительная численность полевки-экономки в прителецкой популяции регистрировалась с 1982 г. и менялась от 2,6 до 50,1 особей на 100 конусо-суток. При этом было отмечено семь пиков численности – в 1984, 1987, 1990, 1994, 1997, 2000 и 2004 гг. Таким образом, для популя-



ций полевки-экономки окрестностей Телецкого стационара характерны 3–4-летние колебания численности (Ковалева, 1999), типичные для большинства видов полевок.

При анализе краниометрической изменчивости полевок использован общепринятый набор признаков черепа (Виноградов, Громов, 1952; Atchley, Rutledge, Cowley, 1981; Егоров, 1983; Thorpe, Leamy, 1983; Васильев и др., 2004). Выбрано 17 наиболее употребимых признаков: 1) высота черепа в области барабанных камер; 2) общая длина черепа; 3) кондильобазальная длина черепа; 4) длина лицевой части; 5) длина мозговой части; 6) межглазничная ширина; 7) длина верхней диастемы; 8) длина верхнего ряда коренных зубов; 9) скуловая ширина; 10) наибольшая ширина черепа; 11) ширина мозговой камеры; 12) высота мозговой части; 13) высота от верхнего края затылочного отверстия до затылочных гребней; 14) основная длина черепа; 15) длина носовых костей; 16) длина твердого неба; 17) ширина между верхними рядами коренных зубов. Для устранения полового диморфизма выборка для каждого признака выровнена по полу вычитанием соответствующих средних – отдельно для самцов и самок. После этого все признаки нормировались, и по ним для каждого черепа вычислялись значения генетических компонент.

Оказалось, что генетические компоненты краниометрической изменчивости на выборке полевок-экономок коррелируют между собой. Поэтому провели канонический анализ двух совокупностей: исходных признаков и генетических компонент. Кроме того, всю выборку обработали методом главных компонент (табл. 1).

Наша интерпретация первой главной компоненты (60,8 % общей изменчивости), учитывая положительные вклады в нее всех признаков, достаточно традиционна – общие размеры черепа (Васильев и др., 2004). Однако обращает на себя внимание практически полное совпадение ( $r=0,99$ ;  $p<10^{-6}$ ) направления этой компоненты с направлением Н-компоненты «гетерозиготности». Хорошо известно, что скрещивание двух чистых линий в первом поколении часто приводит к гетерозису, который, как правило, выражается в повышенной жизнеспособности, плодовитости и продуктивности, включая увеличение веса и размеров. Учтем, что главные компоненты определяются по выборке из природной популяции, а генетические компоненты – из результатов лабораторного эксперимента по гибридизации чистых линий, т.е., и исходный материал и постановка задачи в обоих случаях достаточно далеки друг от друга. Поэтому такое однозначное совпадение, конечно же, никак не может быть случайным и позволяет предполагать вполне определенный и связанный именно с гетерозиготностью характер вклада генетических факторов в изменчивость природной популяции грызунов по общим размерам. Не удивляет поэто-

Таблица 1. Корреляции генетических и главных компонент краниометрической изменчивости полевки-экономки с исходными признаками и между собой.

| Номера признаков | Главные компоненты |           |            | Канонические оси |           |            |
|------------------|--------------------|-----------|------------|------------------|-----------|------------|
|                  | PC1                | PC2       | PC3        | CA1              | CA2       | CA3        |
| 1                | <b>52</b>          | <b>59</b> | <b>34</b>  | <b>-52</b>       | <b>41</b> | 03         |
| 2                | <b>97</b>          | -19       | 02         | <b>96</b>        | -17       | -06        |
| 3                | <b>98</b>          | -16       | 01         | <b>97</b>        | -15       | -07        |
| 4                | <b>95</b>          | -21       | -08        | <b>94</b>        | -18       | 15         |
| 5                | <b>90</b>          | -15       | 12         | <b>89</b>        | -14       | <b>-30</b> |
| 6                | 16                 | <b>61</b> | <b>-57</b> | 19               | <b>82</b> | -15        |
| 7                | <b>88</b>          | -14       | 03         | <b>87</b>        | -20       | 03         |
| 8                | <b>71</b>          | -17       | <b>-23</b> | <b>71</b>        | -02       | <b>51</b>  |
| 9                | <b>91</b>          | 00        | -07        | <b>91</b>        | 02        | -13        |
| 10               | <b>88</b>          | 06        | 01         | <b>88</b>        | 07        | -01        |
| 11               | <b>40</b>          | <b>70</b> | -16        | <b>41</b>        | <b>70</b> | 04         |
| 12               | <b>67</b>          | <b>33</b> | <b>32</b>  | <b>66</b>        | 11        | 06         |
| 13               | <b>39</b>          | <b>57</b> | <b>43</b>  | <b>40</b>        | <b>26</b> | -12        |
| 14               | <b>97</b>          | -17       | 02         | <b>96</b>        | -17       | -07        |
| 15               | <b>85</b>          | -21       | -10        | <b>85</b>        | -16       | -00        |
| 16               | <b>92</b>          | -15       | -02        | <b>92</b>        | -17       | 09         |
| 17               | <b>53</b>          | <b>39</b> | <b>-35</b> | <b>57</b>        | <b>24</b> | 16         |
| Н                | <b>99</b>          | 07        | -04        | <b>99</b>        | 05        | -02        |
| I                | <b>43</b>          | <b>49</b> | -36        | <b>43</b>        | <b>60</b> | <b>67</b>  |
| A                | <b>-52</b>         | <b>70</b> | -27        | <b>-50</b>       | <b>83</b> | <b>-23</b> |
| CA1              | <b>99</b>          | 03        | -03        | 100              | 0         | 0          |
| CA2              | -02                | <b>84</b> | <b>-39</b> | 0                | 100       | 0          |
| CA3              | 01                 | -04       | -17        | 0                | 0         | 100        |
| $\sigma^2$       | 10,34              | 2,08      | 0,97       | 10,32            | 1,70      | 0,48       |
| $\sigma^2, \%$   | 60,8               | 12,2      | 5,72       | 60,6             | 10,0      | 2,84       |

(выделены корреляции с  $p < 10^{-6}$ )

му и такая же высокая корреляция с ними обеими первой канонической компоненты ( $r=0,99$ ;  $p<10^{-6}$ ).

Вторая главная компонента (12,2 % общей изменчивости), учитывая значительные вклады межглазничной ширины и ширины мозговой камеры, противоположные по знаку большинству вкладов других признаков, тоже достаточно традиционно интерпретируется нами как скорость роста (Васильев и др., 2004). По мнению С.С. Шварца (1980), одним из существенных факторов, определяющих различия в пропорциях черепа, является скорость роста животных, маркером которой является межглазничная ширина. Эта компонента по построению не коррелирует с первой главной компонентой и поэтому, естественно, не коррелирует с Н-компонентой, но корреляции с «эпистатической» I-компонентой ( $r=0,49$ ;  $p<10^{-6}$ ) и, особенно, с «аддитивной» А-компонентой ( $r=0,70$ ;  $p<10^{-6}$ ) ощутимо высоки. Коэффициент множественной корреляции R между второй главной и двумя генетическими компонентами равен 0,81 ( $p<10^{-6}$ ). Доля учтенной дисперсии измеряется квадратом коэффициента множественной корреляции и равна 65,2 %. Из таблицы видно, что вторая каноническая компонента хорошо соответствует второй главной компоненте ( $r=0,84$ ;  $p<10^{-6}$ ). Вклад межглазничной ширины в нее еще выше, а корреляция с общими размерами практически отсутствует, поэтому есть все основания полагать, что изменчивость по второй главной компоненте и, тем более, по второй канонической компоненте, в значительной мере связана с наследственно обусловленными различиями между особями по скорости роста.

Вклады признаков в третью главную компоненту (5,7 % общей изменчивости) отражают, на наш взгляд, начало становления дефинитивного облика черепа полевок. Положительный вклад в третью главную компоненту высоты черепа от верхнего края затылочного отверстия до затылочного гребня и отрицательный вклад межглазничной ширины указывают на стадию морфогенеза полевок, связанную, в частности, с формированием затылочного и межглазничного гребней, что сопровождается, соответственно, относительным уменьшением межглазничной ширины и увеличением высоты черепа в области формирования затылочного гребня.

Коэффициент множественной корреляции R между третьей главной и генетическими компонентами равен 0,42 ( $p<10^{-6}$ ;  $R^2=17,8$  %). По сравнению с предыдущими компонентами вклад генетических компонент существенно меньше и ему можно не уделять особого внимания. Для остальных главных компонент коэффициент множественной корреляции с генетическими компонентами не превышает 0,4.

Таким образом, получилось, что основная доля изменчивости в одной популяции полевки-экономки, обусловленная генетическими фак-

торами, сосредоточена в первых двух главных компонентах. Причем первая компонента – общие размеры, обусловлена, в основном, гетерозиготностью, вторая – скорость роста – аддитивными эффектами, то есть, в популяции всегда имеется генетическое разнообразие по скорости роста.

Когда мы начинали эту работу, то предполагали, что одни компоненты будут иметь высокую наследуемость, другие – реагировать на среду. Оказалось, что это не так. Компонента с наибольшей аддитивной наследуемостью – это компонента скорости роста. Ранее нами было показано влияние ранневесенних температур на компоненту скорости роста в популяциях полевки-экономки и водяной полевки, опосредованное через сдвиг сроков начала размножения. Таким образом, получается, что по одним и тем же признакам популяция может иметь значительную долю генотипического разнообразия, и в то же время чутко реагировать на изменения условий внешней среды. По-видимому, для важных адаптивных признаков так и должно быть. Популяция имеет двойной резерв – на уровне отдельной особи в пределах ее нормы реакции и на уровне популяции в пределах ее генотипического разнообразия.

### Литература:

- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др., 2004. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Издательство СО РАН. 232с.
- Виноградов Б.С., Громов И.М., 1952. Грызуны фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 297 с.
- Егоров Ю.Е., 1983. Механизмы дивергенции. М.: Наука. 173 с.
- Жимулев И.Ф., 2007. Общая и молекулярная генетика, 4-е изд., стер. –Новосибирск: Сиб. унив. изд-во. 479 с.
- Ковалева В.Ю., 1999. Краниоодонтологическая изменчивость в популяциях полевок. Дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 157 с.
- Шварц С.С., 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 277 с.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф., 1979. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние. 296 с.
- Atchley W.R., Rutledge J.J., Cowley D.E., 1981. Genetic components of size and shape. II. Multivariate covariance patterns in the rat and mouse skull. *Evolution* 35. P. 1037–1055.
- Efimov V.M., Kovaleva V.Y., Markel A.L., 2005. A new approach to the study of genetic variability of complex characters // *Heredity*. V. 94. P. 101–107.
- Emerson R. A., East E. M., 1913. The inheritance of quantitative characters in maize. *Bull. Agric. Exp. Stn Nebr.* 2, 1–120.
- Fisher R.A., 1918. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, 52: 399–433.
- Fisher R.A., 1936. The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Ann. Eugen.*, V. 7; P. 179–188.
- Galton F., 1886. Regression Towards Mediocrity in Hereditary Stature. *Journal of the Anthropological Institute* 15: 246–263.

- Hayes J.F., Hill W.G., 1980. A reparameterization of a genetic selection index to locate its sampling properties. *Biometrics* 36:237–248.
- Hayes J.F., Hill W.G., 1981. Modification of estimates of parameters in the construction of genetic selection indices (“bending”). *Biometrics* 37:483–493.
- Klingenberg C.P., Leamy L., 2001. Quantitative genetics of geometric shape in the mouse mandible. *Evolution* 55(11): 2342–2352.
- Lande R., 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution applied to brain:body size allometry. *Evolution* 33:402–416.
- Leamy L., 1974. Heritability of osteometric traits in a random bred population of mice. *J Hered* 65: 109–120.
- Lush. I. L., 1937. *Animal Breeding Plans*. Collegiate Press, Inc., Ames, IA.
- Lynch M., Walsh B., 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Ott J., Rabinowitz D., 1999. A principal-components approach based on heritability for combining phenotype information. *Hum Hered* 49: 106–111.
- Smith H.F., 1936. A discriminant function for plant selection. *Ann. Eugen.* 7: 240–250.
- Thorpe R.S., Leamy L., 1983. Morphometric studies in inbred and hybrid house mice: Multivariate analysis of size and shape. *Journal of Zoology*, 199: 421–432.

**V. Yu. Kovaleva, V. M. Efimov**

**Genetic factors of craniometric variability in natural populations of mammals**

The new method of research of genetic variability in natural populations of mammals is suggested. The direction with the maximum additive heritability was defined in multidimensional space of characteristics on laboratory animals. This direction is an integrated characteristic which variability is mostly defined by genetic factors at minimal influence of environment. Then the variability of natural population is studied on this characteristic. The method was tested on the root vole (*Microtus oeconomus*) population from Altai Mountains.

С.А. Абрамов

## ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАЗНЫМИ ФОРМАМИ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НА ПРИМЕРЕ КОПЫТНЫХ

Изучение соответствия между фенотипом и средой важно для понимания механизмов существования в пространстве и во времени популяций, видов и отдельных особей. Характер фенотипической реализации наследственной информации играет решающую роль в эволюционном (в широком смысле) процессе.

Изменчивость в природных популяциях в конечном итоге имеет в своем основании генетическое разнообразие, хотя влияние среды не менее значимо, поскольку она определяет путь, каким эта генетическая информация реализуется на уровне фенотипа. Общепринятым считается, что наследуются не признаки, а норма реакции. Значит, одно и то же наследственное изменение вызывает различное фенотипическое действие, в зависимости от того, в какой среде развивается животное. И, наоборот, один и тот же фенотип может сформироваться на основе разной генетической информации в результате действия тех или иных факторов (Васильев и др., 2003). Поэтому важно разобраться, каков диапазон фенотипической изменчивости в разных группах организмов, какова доля участия разных форм изменчивости в общем разнообразии.

Как правило при исследовании морфометрической (краниометрической) изменчивости выделяется возрастная, половая, географическая или межпопуляционная. Анализируются различия между разными систематическими группами (например, видами и подвидами). Кроме того, рассматриваются различия, связанные с экологическими условиями обитания или, например, фазами численности. При этом разные формы изменчивости анализируются изолировано от других форм. Крайне мало работ посвящено изучению соотношения и взаимосвязи между разными формами изменчивости. Отчасти это объясняется отсутствием адекватных методов исследования.

Очевидно, что в основе большинства форм изменчивости лежат онтогенетические процессы. Параметры роста (скорость, продолжительность) на разных этапах онтогенеза играют существенную (а во многих случаях определяющую) роль в формировании морфологического разнообразия млекопитающих (Паавер, 1976; Шварц, 1977, 1980; Рэф, Кофман, 1986; Грант, 1991).

Ранее, на основе анализа общих размеров и формы черепа северных оленей из разных популяций, было показано, что скорость и продолжи-

тельность роста оказывают существенное влияние на проявление других форм изменчивости, хотя их развитие осуществляется на основе сходной онтогенетической программы (Абрамов и др., 2000). Однако взаимодействию и количественному соотношению факторов изменчивости было уделено недостаточное внимание.

Главной целью настоящей работы является исследование взаимосвязи между разными формами краниометрической изменчивости на основе представлений об общей онтогенетической природе морфологической реакции организма.

Такое исследование может быть полезно для понимания причинно-следственных связей при формировании структуры биологического разнообразия, для оценки степени морфогенетической пластичности и устойчивости популяций в условиях флуктуирующей среды, понимания того, каким образом при чрезвычайно высоком разнообразии ответов на отбор (Левонтин, 1978) организмы могут развиваться в достаточно ограниченном числе направлений (Беляев, Трут, 1989; Belousov, 1993; Goodwin, 1993, цит. по: Гродницкий, 2001).

### **Материал и методы**

Основным материалом для данной работы послужила коллекция черепов северного оленя из Сибирского зоологического музея Института систематики и экологии животных СО РАН. Кроме того, дополнительно использовались материалы Вениамина Иосифовича Цалкина по промерам черепов горных баранов, опубликованные в его монографии «Горные бараны Европы и Азии» (Цалкин, 1951). Всего проанализировано 323 черепа северных оленей разного возраста из четырех популяций (таймырской, томской, якутской, эвенкийской) и 120 черепов горных баранов разных систематических групп.

При анализе краниометрической изменчивости копытных использованы стандартные схемы промеров черепа (Цалкин, 1951; Banfield, 1961; Марков и др., 1994; Абрамов и др., 2000). Определение возраста северных оленей с точностью до года выполнено на основе гистологического анализа продольных срезов резцов, окрашенных гематоксилином (Клевезаль, Клейненберг, 1967).

Для статистической обработки данных использовали общепринятые методы одномерной и многомерной статистики: t-критерий Стьюдента, коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена, метод главных компонент, канонический дискриминантный и кластерный анализ (Плохинский, 1961; Закс, 1976; Ким и др., 1989; Statistica, 2001).

Для описания структуры возрастной изменчивости матрицы признаков обрабатывались методом главных компонент. Все распределения были

стандартизованы к среднему значению, равному 0, и дисперсии, равной 1, в пределах выборки особей одного пола из одной популяции. Эта процедура применяется из-за различий в средних и дисперсиях между выборками. Первые главные компоненты всех четырех географических выборок использовались для вычисления Евклидова расстояния между признаками. Эти расстояния были подвергнуты иерархическому кластерному анализу (метод Уорда), чтобы оценить отношения между признаками.

Межгрупповая изменчивость анализировалась с применением стандартного дисперсионного анализа (модель III для несбалансированных комплексов; см. руководство для Statistica 6.1). Формы изменчивости – половая, возрастная и географическая – рассматривались как факторы. Все переменные (морфологические признаки) имели приблизительно нормальное распределение. Для оценки соотношения факторов в изменчивости отдельных признаков анализировалось распределение долей дисперсии (в %), связанных с соответствующими формами изменчивости. Связь между формами изменчивости характеризовали с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена ( $R_s$ ).

Все вычисления выполнены в пакете статистического анализа данных Statistica 6.1.

## Результаты и обсуждение

### *Возрастная изменчивость*

Метод главных компонент позволяет выделять различные тренды на основе корреляций и хорошо зарекомендовал себя при исследовании разных типов морфологической изменчивости (Фалеев, 1982; Фалеев, Галактионов, 1997; Галактионов и др., 1995; Фалеев, Елифанцева, 2000). При анализе разновозрастных выборок северного оленя первая компонента описывает увеличение размеров с возрастом (Абрамов и др., 2000). Большая часть дисперсии (табл. 1) описывается первыми компонентами, что свидетельствует о сильной структурированности возрастной изменчивости. Все признаки черепа имеют высокие коэффициенты корреляции с первой компонентой, что отражает сильную степень интеграции между структурами черепа в процессе роста. Под ростом в данном случае понимается увеличение линейных размеров отдельных структур и всего черепа в целом.

На основе коэффициентов корреляции признаков с первой компонентой (табл. 1) можно выделить группы признаков, отражающие структуру возрастной изменчивости. Для этого вклады признаков в первую компоненту были обработаны иерархическим кластерным анализом (рис. 1). Все признаки распались на три основных кластера. Такие признаки,



Таблица 1. Коэффициенты корреляции признаков с первой главной компонентой возрастной изменчивости северного оленя разных популяций.

| Признаки                       | Самцы      |          |         |             | Самки      |          |         |             |
|--------------------------------|------------|----------|---------|-------------|------------|----------|---------|-------------|
|                                | таймырская | якутская | томская | эвенкийская | таймырская | якутская | томская | эвенкийская |
| 1. Ширина носовых костей       | 0,76       | 0,87     | 0,76    | 0,49        | 0,59       | 0,76     | 0,53    | 0,42        |
| 2. Высота затылочной кости     | 0,84       | 0,92     | 0,84    | 0,69        | 0,93       | 0,88     | 0,71    | 0,33        |
| 3. Длина мозговой части        | 0,88       | 0,87     | 0,73    | 0,51        | 0,80       | 0,87     | 0,63    | 0,68        |
| 4. Длина нижн. зубного ряда    | 0,87       | 0,88     | 0,66    | 0,75        | 0,82       | 0,92     | 0,79    | 0,62        |
| 5. Длина верх. зубного ряда    | 0,88       | 0,87     | 0,67    | 0,74        | 0,80       | 0,93     | 0,82    | 0,82        |
| 6. Диаметр резцового отверстия | 0,87       | 0,90     | 0,82    | 0,80        | 0,84       | 0,90     | 0,65    | 0,70        |
| 7. Длина носовых костей        | 0,91       | 0,95     | 0,81    | 0,73        | 0,84       | 0,94     | 0,68    | 0,68        |
| 8. Межглазничная ширина        | 0,96       | 0,96     | 0,87    | 0,86        | 0,93       | 0,94     | 0,79    | 0,63        |
| 9. Длина нижн. диастемы        | 0,93       | 0,95     | 0,95    | 0,88        | 0,95       | 0,95     | 0,88    | 0,66        |
| 10. Роstralная высота          | 0,96       | 0,97     | 0,94    | 0,87        | 0,96       | 0,96     | 0,87    | 0,69        |
| 11. Высота нижн. челюсти       | 0,94       | 0,96     | 0,93    | 0,78        | 0,88       | 0,97     | 0,83    | 0,85        |
| 12. Мастоидная ширина          | 0,91       | 0,95     | 0,92    | 0,90        | 0,84       | 0,93     | 0,86    | 0,77        |
| 13. Скуловая ширина            | 0,91       | 0,96     | 0,93    | 0,89        | 0,94       | 0,90     | 0,80    | 0,77        |
| 14. Длина верхн. диастемы      | 0,96       | 0,97     | 0,94    | 0,90        | 0,96       | 0,97     | 0,95    | 0,82        |
| 15. Ширина лицевой части       | 0,93       | 0,97     | 0,91    | 0,93        | 0,95       | 0,96     | 0,87    | 0,80        |
| 16. Наибольшая ширина          | 0,97       | 0,98     | 0,95    | 0,88        | 0,96       | 0,97     | 0,87    | 0,77        |
| 17. Наибольшая длина           | 0,99       | 0,99     | 0,97    | 0,97        | 0,99       | 0,98     | 0,97    | 0,89        |
| 18. Длина нижн. челюсти        | 0,99       | 0,98     | 0,96    | 0,95        | 0,97       | 0,98     | 0,98    | 0,88        |
| 19. Длина лицевой части        | 0,98       | 0,99     | 0,96    | 0,94        | 0,99       | 0,98     | 0,96    | 0,90        |
| 20. Основная длина             | 0,99       | 0,99     | 0,97    | 0,93        | 0,99       | 0,98     | 0,96    | 0,91        |
| Собственное число, %           | 85,4       | 89,2     | 77,5    | 69,0        | 81,5       | 87,6     | 68,8    | 55,5        |

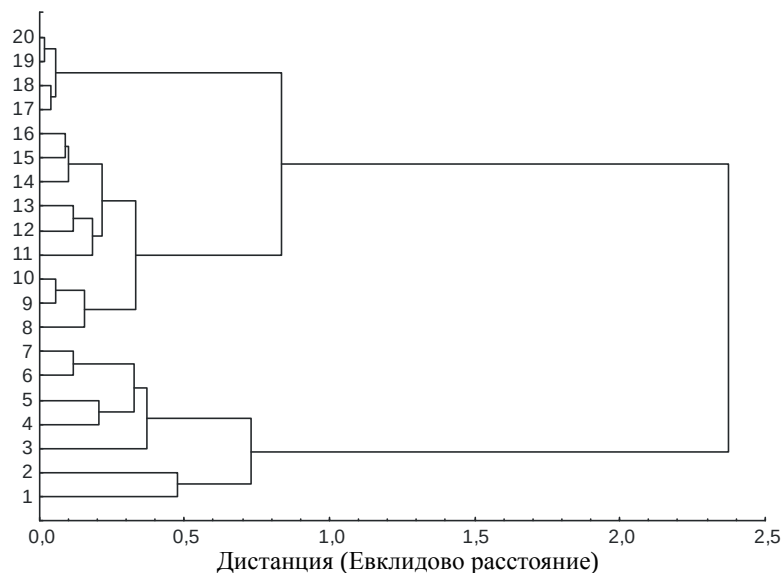


Рис. 1. Отношения между признаками черепа северного оленя на основе их вкладов в первые главные компоненты возрастной изменчивости в разных популяциях (названия признаков: см. табл. 1).

как наибольшая, основная длина, длина лицевой части, длина нижней челюсти, проявляют наибольшую изменчивость с возрастом, образуя наиболее плотный кластер, а длины зубных рядов и признаки тесно связанные с размерами мозговой коробки – наименьшую.

Относительно меньшая связь признаков с компонентой как правило объясняется их более ранним становлением в онтогенезе (Абрамов и др., 2000). Так, например, увеличение мозговой части в основном заканчивается к 2 годам, в то время как большинство признаков, в том числе длина лицевой части, продолжают расти на протяжении практически всей жизни животного.

Сравнение направлений первой возрастной компоненты у самцов и самок из одной популяции, а так же из разных популяций, показало высокое сходство, о чем свидетельствуют высокие коэффициенты корреляции между ними (табл. 2). Это позволяет говорить об относительно слабой специфичности возрастной изменчивости в отношении пола и географического фактора.

#### *Половые различия*

Половой диморфизм один из основных источников изменчивости между взрослыми животными одного вида. Различия между самцами и

Таблица 2. Коэффициенты корреляции ( $R_s$ ) между 1 главными компонентами краниометрической изменчивости выборок северного оленя.

|       |             |   | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    |
|-------|-------------|---|------|------|------|------|------|------|------|
| самцы | таймырская  | 1 |      |      |      |      |      |      |      |
|       | якутская    | 2 | 0,92 |      |      |      |      |      |      |
|       | томская     | 3 | 0,87 | 0,94 |      |      |      |      |      |
|       | эвенкийская | 4 | 0,82 | 0,85 | 0,83 |      |      |      |      |
| самки | таймырская  | 5 | 0,87 | 0,95 | 0,93 | 0,83 |      |      |      |
|       | якутская    | 6 | 0,93 | 0,89 | 0,83 | 0,79 | 0,86 |      |      |
|       | томская     | 7 | 0,88 | 0,86 | 0,87 | 0,91 | 0,86 | 0,90 |      |
|       | эвенкийская | 8 | 0,75 | 0,72 | 0,68 | 0,75 | 0,63 | 0,77 | 0,76 |

самками в меньшей степени проявляются в строении мозговой части черепа, в большей – лицевой части. Большинство исследований также сходится в том, что половой диморфизм у животных с асимптотическим ростом происходит путем «онтогенетического масштабирования» в силу того, что и самцы, и самки следуют сходной онтогенетической траектории с остановкой в разных ее точках (Stamps, 1993). Наверное, у большинства видов млекопитающих половой диморфизм, если он обнаруживается, связан с более крупными размерами самцов (Ralls, 1977), хотя есть масса примеров больших размеров самок по сравнению с самцами, например, у шиншиллы (Lammers et al., 2001) или в некоторых популяциях бурундуков (Schulte-Hostedde, Millar, 2000). Встречаются и более сложные случаи. Например, у коротконосого крылана (*Cynopterus sphinx*) самцы крупнее на севере ареала, а самки – на юге (Storz et al., 2001). Показано, что выраженность половых различий может меняться как в разных популяциях одного вида, так и в одной популяции, например, на разных фазах динамики численности (Фалеев и др., 2002).

Традиционно, исследования диморфизма сосредоточены на рассмотрении варьирования полового диморфизма в строении черепа между видами. Вариации в параметрах роста (скорости и сроках) самцов и самок создают видовые особенности полового диморфизма. Как правило, выраженность размерных половых различий рассматривается как эволюционный феномен. При этом адаптивность регистрируемых различий самцов и самок часто принимается *a priori*. Вместе с тем, половые различия

в росте и конечных размерах некоторых костей могут быть адаптивными, но могут быть лишь следствием действия генов, контролирующих развитие как целое (Lammers et al, 2001).

Выше уже говорилось о слабой специфичности возрастной краниометрической изменчивости северного оленя в отношении пола. Вместе с тем, были отмечены различия между самцами и самками: во всех анализируемых выборках на первую возрастную главную компоненту у самцов приходится большая, по сравнению с самками той же популяции, доля изменчивости (см. табл. 1), что свидетельствует о более выраженном росте у самцов.

Ранее было показано, что изменение структур (размеров) черепа с возрастом у самцов и самок северного оленя происходит сходным образом до наступления половой зрелости (Абрамов и др., 2000), а после ее достижения различия накапливаются. Значимые различия по отдельным признакам обнаруживаются у полувзрослых (3 года) и взрослых особей, что связано с торможением активного роста самок. В таком случае различия в росте (скорости роста) на этапе после наступления полового созревания в наибольшей степени сказываются на выраженности половых различий. Поэтому для сопоставления половой и возрастной изменчивости имеет смысл рассматривать именно этот этап онтогенеза.

Анализ связи возрастной и половой изменчивости выполнен для наиболее многочисленной выборки оленей якутской популяции. Для оценки направлений межгрупповой изменчивости использовался канонический дискриминантный анализ. Определялись направления изменчивости между взрослыми самцами и взрослыми самками (половой диморфизм), а также между полувзрослыми (2–3 года) и взрослыми самцами (возрастная изменчивость). Сопоставление этих направлений (табл. 3) показало высокое соответствие между ними – коэффициент корреляции Спирмена равен 0,8.

Для оценки доли разных факторов в варьировании тех или иных признаков и соотношения разных форм межгрупповой изменчивости может быть полезен дисперсионный анализ (Павлинов, Нанова, 2008). При сравнении половой и возрастной изменчивости их доли в изменчивости большинства признаков черепа оленей якутской популяции сопоставимы (рис. 2). Доля полового и возрастного факторов в изменчивости зубных рядов верхней и нижней челюсти близка к нулю, поскольку их формирование завершается до того, как проявляются различия в скорости роста между самцами и самками.

Таким образом, половая и возрастная изменчивость северного оленя сходны по направлению и сопоставимы по величине, что позволяет говорить о высокой степени преобладания половой изменчивости в

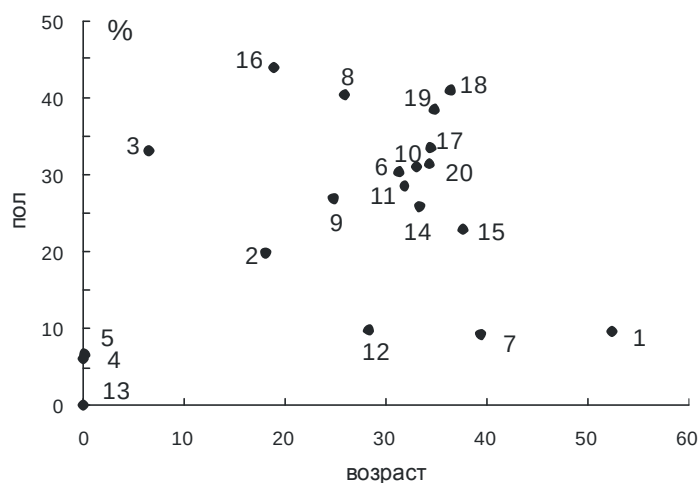


Рис.2. Соотношение между долями дисперсии признаков, связанными с половой и возрастной изменчивостью в якутской популяции северного оленя (названия признаков: см. табл. 1).

отношении возрастной, что, в свою очередь, свидетельствует о слабой специфике механизмов формирования половых различий у северного оленя.

#### Межпопуляционная изменчивость

Другая форма изменчивости – межпопуляционная (географическая) – одна из наиболее обсуждаемых в литературе, поскольку она тесно связана с вопросами эволюции. Изменчивость (вариация, разнообразие) в природных популяциях может определяться как генетически, так и средовыми факторами. Известно, что изменения в длине светового дня влияют на соматический рост, рост рогов (Suttie, Webster, 1995) и потребление пищи у копытных (Eriksson et al., 1981). Эксперименты с содержанием в неволе диких северных оленей показали, что рост пойманных оленей опережает рост оленей в природе, что выявляется при сравнении как веса тела, так и промеров скелета (McEwan, Wood, 1966). Это связано с увеличением потребления кормов и меньшими энергетическими тратами содержащихся в неволе оленей по сравнению с дикими.

Ранее на основе анализа общих размеров и формы было показано, что северные олени из разных географических популяций имеют разную скорость роста, что приводит к формированию межпопуляционных различий (Абрамов и др., 2000). Довольно часто в природе можно наблю-

Таблица 3. Коэффициенты корреляции признаков черепа северного оленя якутской популяции с дискриминантными осями.

| Признаки                      | 1 ДО (пол) | 1 ДО (возраст) |
|-------------------------------|------------|----------------|
| 1 Ширина носовых костей       | 0,51       | 0,74           |
| 2 Высота затылочной кости     | 0,82       | 0,72           |
| 3 Длина мозговой части        | 0,75       | 0,53           |
| 4 Длина нижн. зубного ряда    | 0,09       | -0,26          |
| 5 Длина верхн. зубного ряда   | 0,11       | -0,07          |
| 6 Диаметр резцового отверстия | 0,68       | 0,61           |
| 7 Длина носовых костей        | 0,78       | 0,84           |
| 8 Межглазничная ширина        | 0,67       | 0,50           |
| 9 Длина нижн. диастемы        | 0,80       | 0,67           |
| 10 Ростральная высота         | 0,84       | 0,78           |
| 11 Высота нижн. челюсти       | 0,72       | 0,66           |
| 12 Мастоидная ширина          | 0,92       | 0,88           |
| 13 Скуловая ширина            | 0,73       | 0,77           |
| 14 Длина верхн. диастемы      | 0,87       | 0,75           |
| 15 Ширина лицевой части       | 0,80       | 0,77           |
| 16 Наибольшая ширина          | 0,87       | 0,70           |
| 17 Наибольшая длина           | 0,90       | 0,82           |
| 18 Длина нижн. челюсти        | 0,93       | 0,84           |
| 19 Длина лицевой части        | 0,90       | 0,81           |
| 20 Основная длина             | 0,93       | 0,86           |
| $\chi^2$                      | 73,5       | 62,4           |
| $df$                          | 20         | 20             |
| $p$                           | <0,001     | <0,001         |

дать, что более крупные особи являются своего рода пропорционально увеличенной копией более мелких (Рэф, Кофман, 1986). При таком механизме формирования межпопуляционных различий должна наблюдаться высокая степень преемственности межпопуляционной изменчивости в от-

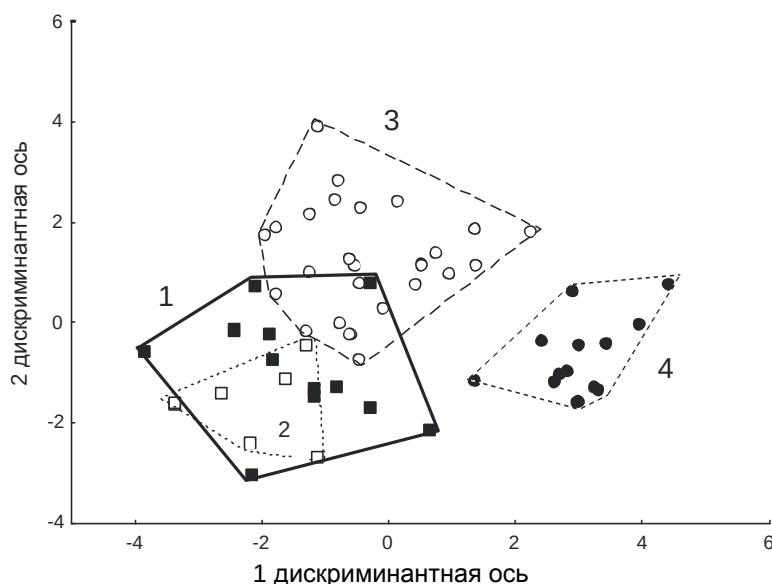


Рис. 3. Распределение выборок серного оленя в дискриминантном пространстве. Выборки: 1 – таймырская, 2 – томская, 3 – якутская, 4 – эвенкийская.

ношении возрастной. Как показал дискриминантный анализ взрослых животных (самцов) из разных популяций, достоверна дискриминация только вдоль первых двух осей (рис. 3, табл. 4). В дискриминантном пространстве наилучшим образом обособлены выборки из Эвенкии и Якутии, характеризующиеся наибольшими размерами черепа. Основные различия по всем выборкам проявляются именно вдоль первой дискриминантной оси, на которую приходится основная доля изменчивости (более 64 %). По второй оси (26 %) выявляются только отличия выборки якутской популяции от остальных, связанные главным образом с диаметром резцового отверстия. Таким образом, первая дискриминантная ось может рассматриваться как основное направление межгрупповой изменчивости исследованных выборок.

Коэффициенты корреляции между возрастными главными компонентами (см. табл. 1) и дискриминантными осями (табл. 4) незначимы, что свидетельствует о разнонаправленном характере этих двух форм изменчивости.

Сравнение долей дисперсии, связанных с возрастной и межпопуляционной изменчивостью, не показывает какой-либо определенной зависимости. Можно отметить только, что доля возрастной изменчивости зна-

Таблица 4. Коэффициенты корреляции признаков черепа с дискриминантными функциями, характеризующими межпопуляционную изменчивость северного оленя.

| Признаки |                             | 1 ДО   | 2 ДО  |
|----------|-----------------------------|--------|-------|
| 1        | Ширина носовых костей       | 0,59   | 0,32  |
| 2        | Высота затылочной кости     | 0,40   | 0,23  |
| 3        | Длина мозговой части        | 0,29   | 0,09  |
| 4        | Длина нижн. зубного ряда    | 0,57   | 0,24  |
| 5        | Длина верхн. зубного ряда   | 0,53   | 0,12  |
| 6        | Диаметр резцового отверстия | 0,19   | 0,70  |
| 7        | Длина носовых костей        | 0,26   | 0,18  |
| 8        | Межглазничная ширина        | 0,49   | 0,23  |
| 9        | Длина нижн. диастемы        | 0,46   | 0,11  |
| 10       | Ростральная высота          | 0,57   | 0,06  |
| 11       | Высота нижн. челюсти        | 0,54   | 0,06  |
| 12       | Мастоидная ширина           | 0,41   | 0,15  |
| 13       | Скуловая ширина             | 0,50   | 0,32  |
| 14       | Длина верхн. диастемы       | 0,47   | 0,19  |
| 15       | Ширина лицевой части        | 0,47   | 0,23  |
| 16       | Наибольшая ширина           | 0,43   | 0,34  |
| 17       | Наибольшая длина            | 0,73   | 0,05  |
| 18       | Длина нижн. челюсти         | 0,40   | 0,43  |
| 19       | Длина лицевой части         | 0,53   | 0,19  |
| 20       | Основная длина              | 0,56   | 0,24  |
| $\chi^2$ |                             | 128,29 | 59,72 |
| df       |                             | 60     | 38    |
| p        |                             | <0,001 | 0,01  |

чительно больше доли межпопуляционной. Однако если исключить из рассмотрения ширину и длину носовых костей (рис. 4), то появляется вполне отчетливая отрицательная зависимость ( $R_s = -0,74$ ,  $p < 0,001$ ) меж-



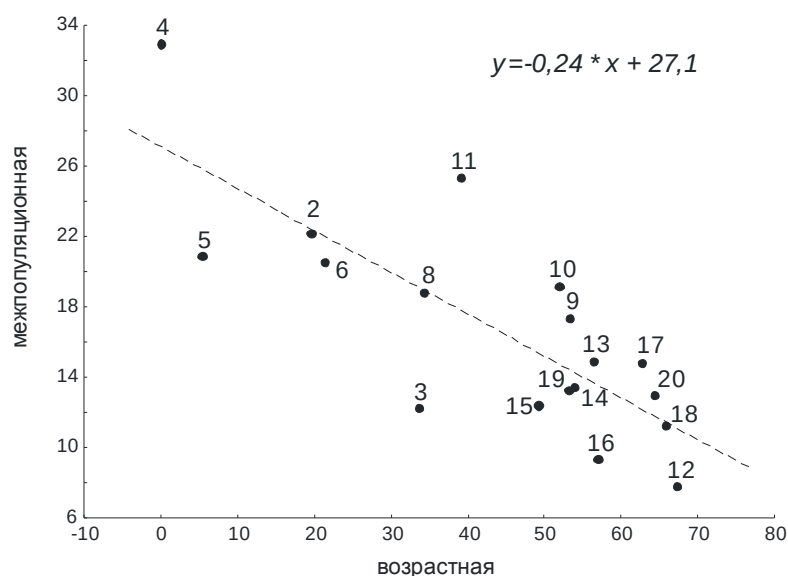


Рис. 4. Соотношение между долями дисперсии признаков, связанными с межпопуляционной и возрастной изменчивостью самцов северного оленя якутской популяции (названия признаков: см. табл. 1).

ду долями дисперсии. Т.е., географическая изменчивость проявляется в большей степени по признакам, меньше связанным с возрастом особей: длине верхнего и нижнего зубных рядов, высоте мозговой части черепа, межглазничной ширине, диаметру резцового отверстия, что также указывает на разнонаправленный характер возрастной и межпопуляционной (географической) изменчивости.

#### *Межвидовая и географическая изменчивость горных баранов*

Географическая изменчивость часто обсуждается в контексте эволюционных преобразований, считаясь исходной базой при формировании новых видов. При таком подходе географическую и межвидовую изменчивость можно рассматривать как отражение разных фаз микроэволюционного процесса.

Горные бараны, имея широкое распространение в разных частях Европы и Азии, характеризуются большим разнообразием географических форм (Цалкин, 1951; Громов и др., 1963). По мнению В.И. Цалкина, размах географической изменчивости горных баранов не имеет себе равных среди млекопитающих или даже среди позвоночных (Цалкин, 1951). Это делает их удобным объектом для исследования географической изменчивости.

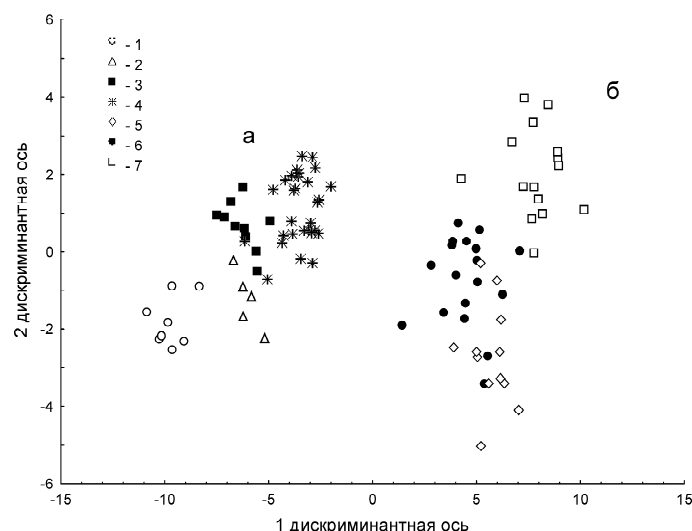


Рис. 5. Распределение выборок горных баранов в дискриминантном пространстве: а – *Ovis orientalis*: 1 – *O. o. musimon*, 2 – *O. o. gmelini*, 3 – *O. o. bochariensis*, 4 – *O. o. cycloceros*; б – *Ovis ammon*: 5 – *O. a. polii*, 6 – *O. a. karelini*, 7 – *O. a. ammon*.

Не вдаваясь в дискуссию о таксономическом статусе горных баранов в исследуемых выборках, можно сказать, что по краниометрическим признакам все они распадаются в дискриминантном пространстве на две основные группы уровня разных видов – муфлонов и архаров (рис. 5, табл. 5). Первая ось отражает межвидовую изменчивость, вторая – различия между разными географическими формами, которые имеют подвиговой статус (Громов и др., 1963). Причем, судя по распределению выборок в пространстве первых двух дискриминантных осей, направление географической изменчивости у обоих видов сходно: географические выборки каждого вида расположились приблизительно параллельно друг другу в направлении второй оси.

Различия между архарами и муфлонами (1 дискриминантная ось) связаны практически со всеми признаками черепа, поскольку все признаки имеют высокие положительные коэффициенты корреляции с осью (табл. 5). Географические различия (вторая дискриминантная ось) касаются в основном соотношения ряда признаков ширины и высоты черепа, а также длины зубного ряда.

Сопоставление направлений дискриминантных осей (табл. 5) с направлением первой возрастной компоненты (табл. 6) копетдагского муф-

Таблица 5. Коэффициенты корреляции признаков черепа горных баранов с дискриминантными функциями.

| Признаки                                       | Дискриминантные оси |        |
|------------------------------------------------|---------------------|--------|
|                                                | 1                   | 2      |
| 1. Общая длина                                 | 0,98                | -0,02  |
| 2. Кондило-базальная длина                     | 0,98                | -0,04  |
| 3. Базилярная длина                            | 0,98                | -0,03  |
| 4. Длина лицевой части                         | 0,98                | -0,05  |
| 5. Длина морды                                 | 0,98                | 0      |
| 6. Длина мозговой части                        | 0,97                | 0      |
| 7. Длина носовых костей                        | 0,91                | 0      |
| 8. Длина лобно-носового профиля                | 0,92                | 0,09   |
| 9. Длина предальвеолярной части верхн. челюсти | 0,95                | 0      |
| 10. Длина верхн. ряда ложных коренных зубов    | 0,74                | 0,26   |
| 11. Длина верхн. ряда коренных зубов           | 0,96                | -0,07  |
| 12. Высота черепа                              | 0,86                | 0,16   |
| 13. Длина межчелюстной кости                   | 0,91                | -0,13  |
| 14. Ширина морды 1                             | 0,89                | -0,18  |
| 15. Ширина морды 2                             | 0,95                | -0,05  |
| 16. Межглазничная ширина                       | 0,97                | 0      |
| 17. Ширина по задним стенкам орбит             | 0,98                | -0,01  |
| 18. Ширина в области слуховых барабанов        | 0,94                | 0,14   |
| 19. Ширина мозговой части                      | 0,97                | 0,05   |
| 20. Ширина носовых костей                      | 0,85                | -0,21  |
| 21. Диаметр глазницы                           | 0,93                | -0,05  |
| 22. Длина переднего носового отверстия         | 0,95                | -0,04  |
| 23. Ширина переднего носового отверстия        | 0,89                | -0,24  |
| $\chi^2$                                       | 625,1               | 325,9  |
| df                                             | 138                 | 110    |
| p                                              | <0,001              | <0,001 |

лона (*O. o. cycloceros*) показало, что эти направления мало связаны. Коэффициенты корреляции между возрастной компонентой и дискриминантными осями не значимы, т.е. географическая и межвидовая изменчивость не являются продолжением возрастной изменчивости.

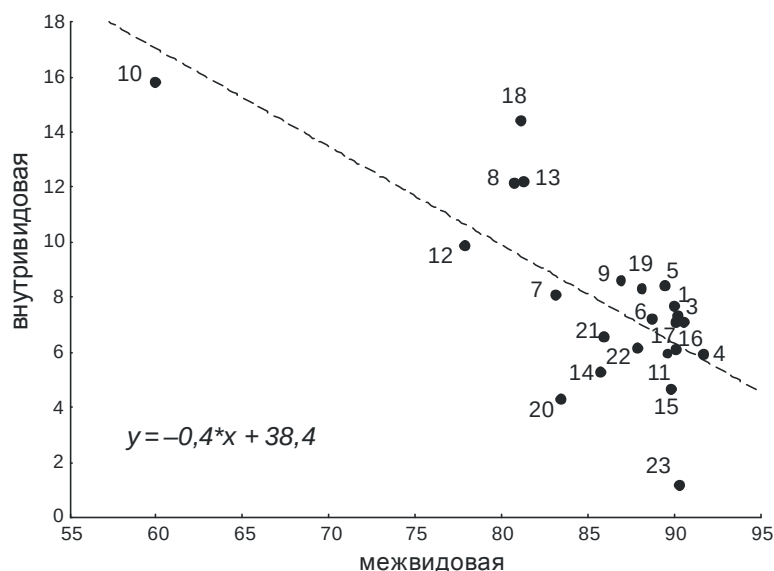


Рис. 6. Соотношение между долями дисперсии признаков, связанными с разными формами изменчивости горных баранов (названия признаков: см. табл. 5).

Был проведен дисперсионный анализ по двум факторам – географическому и видовому (рис. 6). Использовался иерархический дизайн, при этом видовой фактор был отнесен к высшему порядку. Между долями дисперсии по каждому фактору наблюдается отрицательная корреляция ( $R_s = -0,6$ ), что позволяет говорить о слабой преемственности межвидовой изменчивости относительно внутривидовой и отражает разнонаправленное влияние факторов, определяющих межвидовую и внутривидовую изменчивость.

### Заключение

Характер соотношения между формами изменчивости косвенно определяется тем, как те или иные факторы влияют на рост различных отделов черепа на разных отрезках онтогенеза. Преемственность между формами изменчивости означает, что существенная часть какой либо из форм изменчивости является следствием (продолжением) другой (Павлинов, Нанова, 2008). В случае же, когда такой преемственности не наблюдается, очевидно, что формирование морфологических различий связано с какими-либо другими факторами.

Поскольку речь идет о размерных признаках, подверженных росту, основной структурирования морфологического разнообразия является возрастная изменчивость. Проведенный анализ возрастной изменчивости на основе

Таблица 6. Коэффициенты корреляции признаков черепа *O.o.cycloceros* с 1 главной компонентой возрастной изменчивости.

| Признаки             |                                             | 1 главная компонента |
|----------------------|---------------------------------------------|----------------------|
| 1                    | Общая длина                                 | 0,94                 |
| 2                    | Кондило-базальная длина                     | 0,92                 |
| 3                    | Базиллярная длина                           | 0,93                 |
| 4                    | Длина лицевой части                         | 0,91                 |
| 5                    | Длина морды                                 | 0,90                 |
| 6                    | Длина мозговой части                        | 0,80                 |
| 7                    | Длина носовых костей                        | 0,70                 |
| 8                    | Длина лобно-носового профиля                | 0,82                 |
| 9                    | Длина предальвеолярной части верхн. челюсти | 0,77                 |
| 10                   | Длина верхн. ряда ложных коренных зубов     | -0,48                |
| 11                   | Длина верхн. ряда коренных зубов            | 0,46                 |
| 12                   | Высота черепа                               | 0,81                 |
| 13                   | Длина межчелюстной кости                    | 0,20                 |
| 14                   | Ширина морды 1                              | 0,74                 |
| 15                   | Ширина морды 2                              | 0,78                 |
| 16                   | Межглазничная ширина                        | 0,78                 |
| 17                   | Ширина по задним стенкам орбит              | 0,86                 |
| 18                   | Ширина в области слуховых барабанов         | 0,89                 |
| 19                   | Ширина мозговой части                       | 0,77                 |
| 20                   | Ширина носовых костей                       | 0,69                 |
| 21                   | Диаметр глазницы                            | 0,30                 |
| 22                   | Длина переднего носового отверстия          | 0,47                 |
| 23                   | Ширина переднего носового отверстия         | 0,67                 |
| Собственное число, % |                                             | 55,90                |

корреляций позволяет выделять комплексы взаимосвязанных признаков. Очевидно, что такие комплексы формируются как следствие сходного поведения признаков в онтогенезе. Структура возрастной изменчивости северного оленя сходна у самцов и самок, а так же в разных популяциях, что объясняется тесной интеграцией морфологических структур в процессе роста.

Высокая степень преемственности половой изменчивости в отношении возрастной свидетельствует о слабой специфике механизмов формирования половых различий северного оленя. Возрастная и межпопуляционная изменчивость имеют разнонаправленный характер. Межпопуляционная изменчивость имеет тенденцию проявляться больше на признаках, которые раньше формируются в онтогенезе, и, следовательно, меньше подвержены возрастной изменчивости. Это свидетельствует в пользу того, что межпопуляционная изменчивость северного оленя определяется иными факторами, чем возрастная.

Разнонаправленность географической (подвидовой) и видовой краниометрической изменчивости горных баранов согласуется с таксономическим правилом, по которому для разделения таксонов разного уровня используются разные морфологические признаки (Майр, 1971). Такая структура краниометрической изменчивости, по видимому, может иметь под собой вполне определенную молекулярно-генетическую основу, поскольку известно, что таксоны разного уровня различаются по разному набору нуклеотидных замен (Челомина и др., 1998; Kocher et al., 1989).

### Литература:

- Абрамов С.А., Белов С.Н., Фалеев В.И., 2000. Краниометрическая изменчивость дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*) в связи с особенностями роста // Зоол. журн. Т. 79. № 7. С. 844–850.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н., 1989. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука. С. 155–169.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др., 2003. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих/ Новосибирск: Изд-во СО РАН. 232 с.
- Галактионов Ю.К., Ефимов В.М., Пикулик М.М. и др., 1995. Онтогенетические механизмы морфологической адаптации остроухой лягушки (*Anura*, *Ranidae*) к физико-географическим градиентам среды // Вестн. зоологии. № 1. С. 55–61.
- Грант В., 1991. Эволюционный процесс (Критический обзор эволюционной теории). М.: Мир. 486 с.
- Гродницкий Д.Л., 2001. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового эволюционного синтеза // Журн. общ. биол. Т. 62. № 2. С. 99–109.
- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А. и др., 1963. Млекопитающие фауны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 2. С. 639–2002.
- Закс Л., 1976. Статистическое оценивание. М.: Статистика. 598 с.
- Ким Дж.-О., Мьюллер Ч.У., Клекка У.Р. и др., 1989. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика. 215 с.
- Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е., 1967. Определение возраста млекопитающих. М.: Наука. 144 с.
- Левонтин Р., 1978. Генетические основы эволюции. М.: Мир. 351 с.
- Майр Э., 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.

- Марков Г.Г., Саблин М.В., Данилкин А.А., 1994. Половой диморфизм и географическая изменчивость северного оленя (*Rangifer tarandus* L., 1758) Палеарктики (краниометрическая характеристика) // Изв. Акад. наук, сер. биол. № 3. С. 503–507.
- Паавер К.Л., 1976. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин: Валгус. 256 с.
- Павлинов И. Я., Нанова О. Г., Спасская Н. Н., 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. Соотношение разных форм групповой изменчивости // Журн. общ. биол. Т. 69. № 5. С. 344–354.
- Плохинский Н.А., 1961. Биометрия. Новосибирск: Изд-во СОАН СССР. 364 с.
- Рэфф Р., Кофмен Т., 1986. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир. 402 с.
- Фалеев В.И., 1982. К изучению географической изменчивости краниометрических показателей водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) методом главных компонент // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. наук. Вып. 3. С. 92–96.
- Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., 1997. Репродуктивный успех перезимовавших самок водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) различных типов конституции // Доклады АН СССР. Т. 356. № 2. С. 282–284.
- Фалеев В.И., Дунал Т.А., Абрамов С.А., 2002. Изменчивость величины половых различий в популяциях полевок (Rodentia, Cricetidae) // Сибирский экол. журн. № 6. С. 819–826.
- Фалеев В.И., Епифанцева Л.Ю., 2000. Согласованная с популяционным циклом численности морфологическая изменчивость широкораспространенного (водяная полевка – *Arvicola terrestris* L.) и горного (большеухая полевка – *Alticola macrotis* Radde) видов полевок // Известия РАН. № 2. С. 213–220.
- Цалкин В.И., 1951. Горные бараны Европы и Азии. М.: МОИП. 343 с.
- Челомина Г.Н., Сузуки Х., Сучия К. и др., 1988. Секвенирование гена цитохрома b мтДНК и реконструкция матриархальных связей лесных и полевых мышей рода *Apodemus* (Muridae, Rodentia) // Генетика. Т. 34, № 5, С. 650–661.
- Шварц С.С., 1977. Внутривидовая изменчивость и видообразование. Эволюционный и генетический аспекты проблемы // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 279–290.
- Шварц С.С., 1981. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 277 с.
- Banfield A.W.F. A revision of the reindeer and caribou, genus *Rangifer* // Nat. Mus. Can. Bul. 1961. V. 177. 137 p.
- Eriksson L.O., Källqwist M.L., Mossing T., 1981. Seasonal development of circadian and short-term activity in captive reindeer, *Rangifer tarandus* L. // Oecologia. V. 48. P. 64–70.
- Goodwin B.C., 1993. Development as a robust natural process // Thinking about Biology. Eds Stein W.D., Varela F. Reading (MA): Addison-Wesley. P. 123–148.
- Kocher T.D., Thomas W.K., Meyer A., et al., 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers // Proc Natl Acad Sci U S A. 86 (16). P. 196–200.
- Lammers A.R., Dziech H.A., German R.Z., 2001. Ontogeny of sexual dimorphism in *Chinchilla lanigera* (Rodentia: Chinchillidae) // J. Mammal. V. 82. № 1. P. 179–189.
- McEwan, E.H., A.J. Wood., 1966. Growth and development of the barren ground caribou. // Can. J. Zool. 44. P. 401–411.
- Ralls K., 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions // Amer. Natur. V. 111. P. 917–938.

- Schulte-Hostedde A.I., Millar J.S., 2000.* Measuring sexual size dimorphism in the yellow-pine chipmunk (*Tamias amoenus*) // Can. J. Zool. V. 78. P. 728–733.
- Stamps J.A., 1993.* Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity // Biol. J. Linn. Soc. V. 50. № 2. P. 123–145.
- Statistica StatSoft, Inc., 2001.* Электронный учебник по статистике. Москва, StatSoft. WEB: <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>.
- Storz Y.F., Balasingh J., Bhat H.R., et al., 2001.* Clinal variation in body size and sexual dimorphism in an Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) // Biol. J. Linn. V. 72. P. 17–31.
- Suttie J.M., Webster J.M., 1995.* Extreme seasonal growth in arctic deer: comparisons and control mechanisms // Amer. Zool. V. 35. P. 215–221.

**S. A. Abramov**

**Interrelations between different forms  
of morphological variability (on the example of hoofed animals)**

Interrelations between different forms of morphological variability were studied on the example of some species of hoofed animals. Principal components, canonical discriminant function, cluster analysis and ANOVA were used to analyze 23 craniometrical measurements. The continuity between variability forms means that the essential part of one form of variability is a consequence of another form. The strong bond between age and sexual variability and absence of such bond between age and other forms of intrapopulation variability was shown. Geographical and interspecific variability (as shown for mountain sheep) are connected with different groups of craniometrical measurements.



Н.А. Бочкарев, Е.И. Зуйкова

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА  
СИГА-ПЫЖЬЯНА (*COREGONUS LAVARETUS PIDSCHIAN*,  
*COREGONIDAE*) ИЗ ОЗ. КАРАКУЛЬ  
И Р. БОЛЬНОЙ АБАКАН – К ВОПРОСУ О ВТОРИЧНОЙ  
ИНТЕРГРАДАЦИИ СИГОВ В БАССЕЙНЕ ВЕРХНЕГО  
И СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. ЕНИСЕЙ**

Сиг-пыжьян из оз. Каракуль бассейна р. Большой Абакан впервые описан в публикации Б.Г. Иоганзена и В.П. Моисеева «Каракольский сиг из Восточного Алтая» в журнале «Заметки по фауне и флоре Сибири» (Иоганзен, Моисеев, 1955). В данной работе авторы делают описание внешнего облика, рассматривают пластические и меристические признаки сегов, приводят возрастной и половой состав, скорость линейного и весового роста. На основании полученных данных авторы выделяют каракольского сига в отдельное «племя» *Coregonus lavaretus pidschian natio karakolensis* Johansen et Moisejev. nat. nov. Данная публикация оказалась малоизвестной, и в 1959 году А.А. Лобовикова в журнале «Вопросы ихтиологии» опубликовала статью «О нахождении телецкого сига (*Coregonus lavaretus pidschian natio smitti Warpachowski*) в озере Черном бассейна среднего Енисея». Автор также приводит морфологическое описание, темп роста, плодовитость, анализирует питание сегов. На основании морфологических данных автор относит сига-пыжьяна из оз. Черное (оно же Караколь, на современных картах – Каракуль) к телецкому сигу – *Coregonus lavaretus pidschian natio smitti Warpachowski*. Следует признать, что у автора имелись все основания для такого вывода. По существующей на данный момент классификации сига-пыжьяна из оз. Каракуль можно было отнести к телецкому сигу на основании близкого значения числа жаберных тычинок на первой жаберной дуге и числа прободенных чешуй в боковой линии (Правдин, 1954; Гундризер и др. 1981). В дальнейшем дополнительных исследований по данному сигу не проводилось. В то же время, популяция сига-пыжьяна из оз. Каракуль характеризуется некоторыми особенностями, выделяющими его из ряда енисейских популяций сегов. В первую очередь, она отличается по малому числу прободенных чешуй в боковой линии, тогда как в верхнем и среднем течении Енисея обычны сего с большим числом прободенных чешуй. Кроме того, несмотря на суровые условия горного озера, сиг из оз. Каракуль в теплый период года питается планктоном (Гундризер, 1978, Бочкарев, Зуйкова, 2009). В левобережье Енисея популяции сегов обнаружены только в системе р. Абакан. Это озерная популяция сига из оз. Каракуль и обнаруженная нами популяция речного сига из р. Большой Абакан.

Цель данной работы заключается в анализе современных морфологических данных популяций сига-пыжьяна из оз. Каракуль и р. Большой Абакан и их сравнительная характеристика. Как и предыдущие авторы, в качестве аутгруппы мы использовали собственную выборку сига-пыжьяна из Телецкого озера. По мере необходимости мы использовали также собственные однообразно обработанные выборки сига Правдина (*Coregonus pradinellus*) Телецкого озера, сига-пыжьяна из р. Хамсара, оз. Кадыш, оз. Тоджа (бассейн р. Большой Енисей), баунтовской ряпушки и сига-пыжьяна оз. Баунт (Ципо-Ципиканская система озер). В основу данной работы положена гипотеза А.Н. Гундризера (1978) о многократном расселении сига-пыжьяна в водоемах Сибири. Ключевым признаком данной гипотезы является число прободенных чешуй в боковой линии, который, на наш взгляд, в большей степени отражает динамику расселения сигов, чем такой адаптивный признак, как число жаберных тычинок. На основании числа прободенных чешуй в боковой линии мы попытались провести реконструкцию расселения сига-пыжьяна в водоемах Алтае-Саянского региона.

### Материал и методы

Исследование популяции сига-пыжьяна из оз. Каракуль проводили в августе 2007 г. При обследовании озера измеряли температуру поверхностного слоя воды, электропроводность, прозрачность и величину рН. Прозрачность воды определяли по белому диску Секки. Сига отлавливали сетями с ячеей от 10 до 30 мм на глубинах от 2 до 30 метров. Выборка сига-пыжьяна из оз. Каракуль состояла из 137 половозрелых особей. Для анализа возраста и темпа роста использовали 141 экз., плодовитости – 43 экз. сига-пыжьяна. В р. Большой Абакан сига ловили сетями с ячеей от 20 до 40 мм на плесах с замедленным течением. Выборка состояла из 26 половозрелых особей, которых использовали для анализа морфологии, возраста и роста. Сига-пыжьяна из Телецкого озера (49 экз.) ловили в 2007 году на плесе вблизи с. Артыбаш на глубине 2–15 м. Возраст и рост телецких сигов анализировали по 80 экз., плодовитость – по 55 экз. В других случаях используемые выборки всегда составляли не менее 30 экземпляров. Для морфологического анализа всех сигов фотографировали с помощью цифрового фотоаппарата Olympus sp-510 uz. Полное измерение по методике И.Ф. Правдина с точностью до 0,01 мм проводили в программе AxioVision 3.1 (Правдин 1954; Бочкарев, Зуйкова, 2007). Всех рыб исследовали по 2 меристическим и 34 пластическим признакам, а именно: *ll* – число прободенных чешуй в боковой линии; *sp.br.* – число жаберных тычинок на первой жаберной дуге; *Sm* – длина тела по Смиту; *L* – длина тела; *H* – наибольшая высота тела, *h* – высота хвостового стебля; *aA*, *aV*, *aD*, *aP* – антеанальное, анте-

вентральное, антедорсальное, антепектральное расстояния; *DC*, *VC*, *AC* – дорсокаудальное, вентрокаудальное и анальнокаудальное расстояния; *PA*, *PV*, *VA* – пектроанальное, пектровентральное, вентроанальное расстояния; *pA* – длина хвостового стебля; *pD* – постдорсальное расстояние; *ID*, *IA*, *IV*, *IP* – длина спинного, анального, брюшного и грудного плавников, соответственно; *hD*, *hA* – высота спинного и анального плавников, соответственно; *C* – длина головы; *a* – наклон рыльной площадки; *hrp* – высота рыльной площадки; *r* – длина рыла; *o* – диаметр глаза; *b* – диаметр зрачка; *po* – заглазничное расстояние; *Ch<sub>1</sub>* и *Ch<sub>2</sub>* – высота головы на уровне глаза и затылка; *lmax* и *hmax* – длина и высота верхней челюсти, *lmd* – длина нижней челюсти. Подсчет жаберных тычинок, прободенных чешуй в боковой линии, взвешивание и отбор чешуи проводили сразу после лова. Возраст рыб определяли по чешуе (Чугунова, 1959), которую при необходимости просветляли в глицерине и фотографировали с помощью цифрового фотоаппарата Nikon COOLPIX 4500 под биноклем Micros. Далее цифровое изображение обрабатывали в программе Photoshop CS и подсчитывали годовые кольца. Темп роста сигов характеризовали по наблюдаемым данным. Плодовитость сигов определяли счетно-весовым методом после фиксирования икры в растворе формалина (4 %).

Для выявления особенностей питания сигов их желудочно-кишечные тракты фиксировали в растворе формалина (10 %). Было вскрыто 24 желудка сигов из оз. Каракуль и 26 желудков – из р. Большой Абакан. Содержимое желудков сигов рассортировывали по таксономическим группам, в каждой группе определяли число жертв и долю каждой группы от суммарного числа жертв (Методическое пособие..., 1974). При этом процентное соотношение кормовых объектов в питании сига-пыжьяна определяли как по количеству, так и по массе. Те кормовые объекты, доля которых в содержимом желудков была незначительной, объединяли в группу «прочие». В

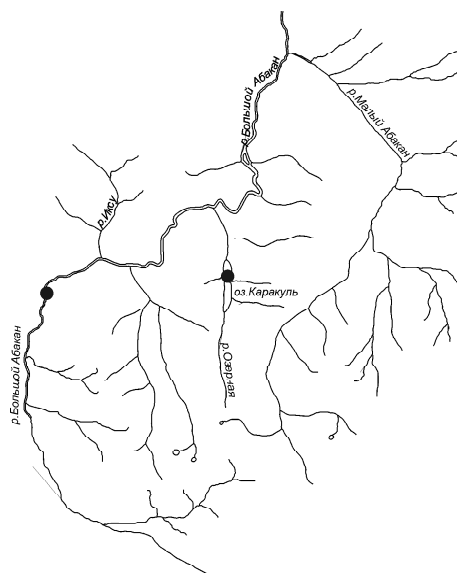


Рис. 1. Карта-схема бассейна р. Абакан, оз. Каракуль. 1, 2 – места лова рыб.

Для выявления особенностей питания сигов их желудочно-кишечные тракты фиксировали в растворе формалина (10 %). Было вскрыто 24 желудка сигов из оз. Каракуль и 26 желудков – из р. Большой Абакан. Содержимое желудков сигов рассортировывали по таксономическим группам, в каждой группе определяли число жертв и долю каждой группы от суммарного числа жертв (Методическое пособие..., 1974). При этом процентное соотношение кормовых объектов в питании сига-пыжьяна определяли как по количеству, так и по массе. Те кормовые объекты, доля которых в содержимом желудков была незначительной, объединяли в группу «прочие». В

нее входили водяные клещи *Hydrocarina*, ракообразные подкласса *Ostracoda*, родов *Alona*, *Cyclops*, *Diaptomus*, виды *Polyphemus pediculus* и *Leptodora kindtii* Focke. Зоопланктон из желудков сига определяли до рода или вида, бентос – до рода, семейства, отряда или класса по следующим определителям: Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (1977) и Определитель пресноводных беспозвоночных России (1995).

Сравнение выборок проводили по относительным величинам значений признаков с помощью *t*-критерия Стьюдента, а также с помощью дискриминантного анализа и метода главных компонент. Перед использованием методов многомерной статистики абсолютные значения признаков преобразовывали в натуральные логарифмы. Полученные значения нормировали и центрировали, а главные компоненты в дальнейшем рассматривали как новые признаки, и для каждой выборки рассчитывали среднее значение и среднеквадратическое отклонение (Животовский, 1984; Реализация..., 2004). В связи с тем, что первая компонента аккумулирует размерную изменчивость, выборки сига анализировали по второй, третьей и последующим главным компонентам, которые отражают изменчивость общей формы. Мету и направление изменчивости признака определяли по знаку и величине его вклада (Thorpe, 1976; Gibson et al., 1984; Трут и др., 1991; Фалеев, Галактионов, 1997; Реализация..., 2004). При обработке цифрового материала использовали статистический пакет программ Statistica 6.0, Snedecor v5.

### Характеристика района работ

Озеро Каракуль (бассейн р. Большой Абакан) находится на высоте 800 м над уровнем моря, несколько выше слияния рек Большой и Малый Абакан. Озеро вытянуто с севера на юг и расположено в отрогах хребта Карлыган с наивысшей отметкой 2207 м над уровнем моря (рис. 1: точка 1). Длина озера составляет 6–7 км, оно окружено горами и делится мысом на две примерно равные части. Верхний плес озера глубокий (до 74 м), нижний – более мелкий. Глубины везде нарастают быстро, дно песчано-галечное, заиленные участки по площади незначительны. По устьям впадающих ручьев есть заросли рдеста (*Potamogeton* sp.). Прозрачность воды в августе равна 5 м по белому диску Секки. Минерализация низкая и равна 35,1 мкСм/см при температуре поверхностного слоя воды 22,6 °С. В озеро впадает несколько небольших ручьев, вытекает р. Озерная длиной около 6 км. В истоке реки расположена большая отмель, заросшая рдестом. Кроме сига в озере обитают таймень *Hucho taimen* (Pallas), острорылый ленок *Brachymystax lenok* (Pallas), хариус *Thymallus arcticus* (Pallas), сиг-пыжьян (рис. 2: а), голянь *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus), окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, щука *Esox lucius* (Linnaeus), налим *Lota lota* (Linnaeus).

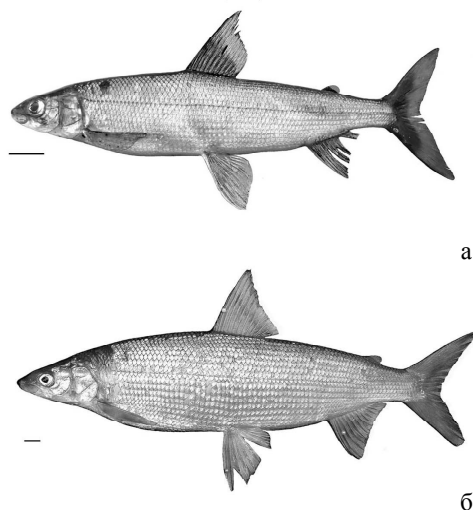


Рис. 2. Внешний облик сига-пыжьяна из озера Каракуль (а) и р. Б. Абакан (б). Масштаб – 1 см.

Река Большой Абакан – широкая и глубокая, проходима для маломерных судов в нижнем и среднем течении с мая по сентябрь (рис. 1: точка 2). Недалеко от устья р. Озерная, несколько выше впадения в р. Большой Абакан ее притока – р. Иксу, имеется довольно протяженный участок с замедленным течением, где обитает речной сиг (рис. 2: б). Главным образом, рыбы концентрируются в ямах с песчаным и заиленным грунтом и глубиной 4–5 м. В реке обитают те же виды рыб, что и в озере. Кроме того, в реке был обнаружен сибирский подкаменщик *Cottus sibiricus* Warpachowski.

В Телецком озере сиг-пыжьян обитает по всей акватории озера. В июле и августе он образует скопления в западной мелководной части озера. Сравнительная морфология и экология сига достаточно полно описана в многочисленных литературных источниках (Гундризер и др., 1981; Бочкарев, Гафина, 1993, 1996; Журавлев, 2003; Бочкарев, Зуйкова, 2006; Голубцов, Малков, 2007; и др.).

## Результаты

### Морфологическая характеристика

Сиг-пыжьян оз. Каракуль хорошо отличается от сига из р. Абакан по пластическим признакам. Из 34 исследованных признаков достоверно отличается 30, что составляет 88 %. По некоторым признакам ( $H$ ,  $h$ ,  $aO$ ,

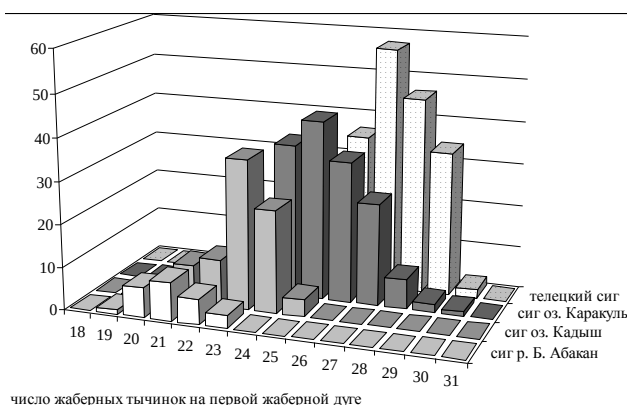


Рис. 3. Распределение числа жаберных тычинок у сига-пыжьяна из р. Б. Абакан, оз. Кадыш, оз. Каракуль и Телецкого озера.

О, а) различия достигают подвидового уровня по критерию Майра (табл. 1) (Майр, 1971). По меристическим признакам между популяциями также обнаружены достоверные различия, в частности, по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге ( $P \leq 0,001$ ) (рис. 3, табл. 1).

Сходные различия выявлены при сравнении выборок сига-пыжьяна из оз. Каракуль и Телецкого озера. Из 34 исследованных признаков достоверно отличается 28, что составляет 82 %. Различия по некоторым признакам ( $H, h, aA, PA, VA, hA, hr, aO, O, b, lmd$ ) достигают подвидового уровня по критерию Майра. Различия по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге также достоверны ( $P \leq 0,001$ ).

Несколько меньше различаются выборки сига-пыжьяна из р. Большой Абакан и из Телецкого озера. Из 34 исследованных признаков достоверно отличается 27 ( $CC, aP, PA, VA, C, hr, pO$ ), что составляет 79 % исследованных признаков. Число прободенных чешуй в боковой линии имеет близкое значение в обеих выборках (рис. 4, табл. 1), однако число жаберных тычинок на первой жаберной дуге у телецкого сига-пыжьяна достоверно выше ( $P \leq 0,001$ ).

Дискриминантный анализ, проведенный по централизованным и нормированным признакам вышеперечисленных популяций, дискриминировал выборки на 100 %, при этом различия между ними достоверны. На рис. 5: а показано, что выборки сигов из озер Каракуль и Телецкого равноудалены от выборки из р. Большой Абакан, главным образом, за счет более крупных речных сигов.

Этот же анализ, выполненный по средним значениям второй-восьмой главных компонент, демонстрирует несколько иные результаты (рис. 5:

Таблица 1. Сравнительная характеристика сига-пыжьяна из озера Каракуль, реки Б. Абакан, Телецкого озера по морфологичес-

| Признак                              | Сиг-пыжьян оз. Каракуль<br>(n=137) |       |       | Сиг-пыжьян р. Б. Абакан<br>(n=26) |       |       | Сиг-пыжьян оз. Телецкое<br>(n=49) |       |        | P            |              |              |
|--------------------------------------|------------------------------------|-------|-------|-----------------------------------|-------|-------|-----------------------------------|-------|--------|--------------|--------------|--------------|
|                                      | X                                  | s     | C     | X                                 | s     | C     | X                                 | s     | C      | 1-2          | 1-3          | 2-3          |
| Меристические признаки               |                                    |       |       |                                   |       |       |                                   |       |        |              |              |              |
| <i>Ll</i>                            | 82,84±0,30                         | 3,54  | 4,27% | 82,83±0,57                        | 3,12  | 3,77% | 82,67±0,18                        | 2,89  | 3,49%  | -            | -            | -            |
| <i>sp.br</i>                         | 25,34±0,11                         | 1,44  | 5,70% | 21,67±0,21                        | 1,15  | 5,33% | 27,24±0,08                        | 1,25  | 4,60%  | 0,001        | 0,001        | 0,001        |
| В процентах длины тела ( <i>Sm</i> ) |                                    |       |       |                                   |       |       |                                   |       |        |              |              |              |
| <i>Sm</i>                            | 220,87±1,39                        | 16,31 | 7,39% | 390,91±12,38                      | 63,12 | 16,2% | 159,58±2,57                       | 18,02 | 11,30% | 0,001        | 0,001        | 0,001        |
| <i>L</i>                             | 94,61±0,06                         | 0,69  | 0,73% | 95,47±0,23                        | 1,17  | 1,2%  | 94,29±0,08                        | 0,58  | 0,62%  | 0,001        | 0,001        | 0,01         |
| <i>CC</i>                            | 77,76±0,09                         | 1,00  | 1,29% | 76,91±0,24                        | 1,24  | 1,6%  | 74,79±0,13                        | 0,91  | 1,22%  | 0,001        | 0,001        | <b>0,001</b> |
| <i>H</i>                             | 21,43±0,07                         | 0,86  | 4,00% | 25,72±0,27                        | 1,40  | 5,4%  | 20,28±0,16                        | 1,14  | 5,63%  | <b>0,001</b> | <b>0,001</b> | 0,001        |
| <i>pA</i>                            | 12,45±0,07                         | 0,77  | 6,18% | 11,09±0,18                        | 0,90  | 8,1%  | 12,64±0,12                        | 0,86  | 6,80%  | 0,001        | 0,001        | -            |
| <i>h</i>                             | 6,73±0,02                          | 0,26  | 3,87% | 7,89±0,07                         | 0,38  | 4,8%  | 6,95±0,04                         | 0,27  | 3,81%  | <b>0,001</b> | <b>0,001</b> | 0,001        |
| <i>aA</i>                            | 72,96±0,08                         | 0,98  | 1,35% | 74,97±0,29                        | 1,47  | 2,0%  | 71,86±0,11                        | 0,77  | 1,07%  | 0,001        | <b>0,001</b> | 0,001        |
| <i>aV</i>                            | 48,45±0,10                         | 1,19  | 2,46% | 51,05±0,28                        | 1,43  | 2,8%  | 49,67±0,14                        | 0,95  | 1,91%  | 0,001        | 0,001        | 0,001        |
| <i>aD</i>                            | 43,19±0,09                         | 1,05  | 2,44% | 46,69±0,25                        | 1,29  | 2,8%  | 44,81±0,13                        | 0,93  | 2,08%  | 0,001        | 0,001        | 0,001        |

Таблица 1, продолжение.

|           |            |      |       |            |      |      |            |      |       |       |              |              |
|-----------|------------|------|-------|------------|------|------|------------|------|-------|-------|--------------|--------------|
| <i>aP</i> | 18,37±0,06 | 0,75 | 4,06% | 19,56±0,16 | 0,80 | 4,1% | 20,49±0,08 | 0,58 | 2,85% | 0,001 | 0,001        | <b>0,001</b> |
| <i>DC</i> | 53,22±0,09 | 1,08 | 2,04% | 52,07±0,19 | 0,99 | 1,9% | 51,53±0,17 | 1,17 | 2,26% | 0,001 | -            | 0,001        |
| <i>PC</i> | 49,40±0,11 | 1,25 | 2,53% | 47,91±0,23 | 1,19 | 2,5% | 46,97±0,17 | 1,18 | 2,51% | 0,001 | 0,001        | 0,001        |
| <i>AC</i> | 23,80±0,08 | 0,96 | 4,02% | 23,17±0,18 | 0,90 | 3,9% | 24,20±0,16 | 1,15 | 4,76% | 0,01  | 0,001        | *            |
| <i>PA</i> | 55,28±0,08 | 1,00 | 1,80% | 55,86±0,31 | 1,60 | 2,9% | 51,86±0,13 | 0,93 | 1,79% | *     | <b>0,001</b> | <b>0,001</b> |
| <i>PV</i> | 30,27±0,09 | 1,04 | 3,42% | 31,57±0,28 | 1,41 | 4,5% | 29,28±0,13 | 0,89 | 3,04% | 0,001 | 0,001        | 0,001        |
| <i>VA</i> | 25,96±0,08 | 0,92 | 3,55% | 25,28±0,15 | 0,79 | 3,1% | 23,16±0,14 | 0,98 | 4,24% | 0,001 | <b>0,001</b> | <b>0,001</b> |
| <i>pD</i> | 40,77±0,13 | 1,58 | 3,86% | 38,34±0,24 | 1,23 | 3,2% | 39,02±0,16 | 1,16 | 2,97% | 0,001 | *            | 0,001        |
| <i>ID</i> | 11,58±0,06 | 0,73 | 6,30% | 12,31±0,08 | 0,39 | 3,2% | 11,60±0,10 | 0,71 | 6,15% | 0,001 | 0,001        | -            |
| <i>hD</i> | 18,11±0,09 | 1,09 | 6,04% | 18,12±0,20 | 1,00 | 5,5% | 18,18±0,10 | 0,70 | 3,86% | -     | -            | -            |
| <i>IA</i> | 10,95±0,05 | 0,61 | 5,59% | 11,31±0,12 | 0,60 | 5,3% | 10,52±0,10 | 0,75 | 7,12% | 0,01  | 0,001        | 0,001        |
| <i>hA</i> | 11,05±0,07 | 0,80 | 7,27% | 11,66±0,11 | 0,57 | 4,9% | 10,17±0,11 | 0,77 | 7,55% | 0,001 | <b>0,001</b> | 0,001        |
| <i>IP</i> | 16,32±0,08 | 0,95 | 5,85% | 15,35±0,16 | 0,80 | 5,2% | 14,91±0,13 | 0,89 | 5,97% | 0,001 | *            | 0,001        |
| <i>IV</i> | 14,39±0,08 | 0,99 | 6,84% | 14,67±0,21 | 1,10 | 7,5% | 13,69±0,11 | 0,77 | 5,62% | -     | 0,001        | 0,001        |
| <i>C</i>  | 17,49±0,07 | 0,80 | 4,55% | 18,67±0,19 | 0,95 | 5,1% | 20,02±0,10 | 0,74 | 3,71% | 0,001 | 0,001        | <b>0,001</b> |
| <i>a</i>  | 16,92±0,07 | 0,78 | 4,58% | 17,66±0,19 | 0,95 | 5,4% | 19,31±0,10 | 0,68 | 3,51% | 0,001 | <b>0,001</b> | <b>0,001</b> |



Таблица 1, окончание.

|            | В % длины головы (C) |      |       |            |      |       |            |      |       |              |
|------------|----------------------|------|-------|------------|------|-------|------------|------|-------|--------------|
| <i>hrp</i> | 11,32±0,09           | 1,06 | 9,39% | 12,14±0,25 | 1,26 | 10,4% | 10,210,14  | 0,99 | 9,68% | 0,001        |
| <i>aO</i>  | 23,33±0,12           | 1,44 | 6,15% | 26,88±0,26 | 1,33 | 5,0%  | 23,42±0,20 | 1,40 | 5,97% | <b>0,001</b> |
| <i>O</i>   | 24,57±0,11           | 1,31 | 5,32% | 18,69±0,25 | 1,26 | 6,8%  | 25,69±0,18 | 1,29 | 5,02% | <b>0,001</b> |
| <i>b</i>   | 12,62±0,07           | 0,80 | 6,32% | 8,52±0,13  | 0,67 | 7,8%  | 12,44±0,14 | 0,96 | 7,74% | <b>0,001</b> |
| <i>pO</i>  | 12,05±0,05           | 0,64 | 5,34% | 13,48±0,16 | 0,82 | 6,1%  | 13,86±0,08 | 0,57 | 4,13% | <b>0,001</b> |
| <i>Ch1</i> | 46,81±0,16           | 1,91 | 4,08% | 45,15±0,47 | 2,42 | 5,4%  | 47,14±0,28 | 1,99 | 4,23% | 0,001        |
| <i>Ch2</i> | 72,45±0,29           | 3,36 | 4,63% | 70,94±0,92 | 4,68 | 6,6%  | 70,22±0,60 | 4,21 | 6,00% | -            |
| <i>lmx</i> | 30,36±0,16           | 1,92 | 6,31% | 28,71±0,33 | 1,68 | 5,8%  | 30,72±0,27 | 1,96 | 6,37% | 0,001        |
| <i>hmx</i> | 11,22±0,09           | 1,08 | 9,58% | 11,290,22  | 1,10 | 9,8%  | 9,93±0,12  | 0,85 | 8,58% | -            |
| <i>lmd</i> | 38,52±0,20           | 2,32 | 6,02% | 36,62±0,43 | 2,18 | 5,9%  | 40,74±0,26 | 1,85 | 4,53% | <b>0,001</b> |

б). Согласно полученным результатам, выборка из оз. Каракуль верно определяется на 94 %, выборка из р. Большой Абакан – на 58 % и выборка из Телецкого озера – на 65 %. Наибольшую схожесть по пластическим признакам проявляют выборки сига-пыжьяна из р. Большой Абакан и Телецкого озера. Наибольший вклад в дискриминантный анализ внесли вторая, третья и шестая ГК. Распределение в пространстве первой и второй дискриминантных осей в значительной степени отражает результат анализа ГК (рис. 6).

Основной положительный вклад во вторую ГК внесли следующие признаки: длина рыла (*aO*) длина головы (*C*), наклон рыльной площадки (*a*), высота головы на уровне глаза (*Ch1*), длина верхней челюсти (*lm*), длина нижней челюсти (*lmd*). Отрицательный вклад – длина хвостового стебля (*pA*), вентроанальное расстояние (*VA*), постдорсальное расстояние (*pD*), длина грудного плавника (*IP*), диаметр зрачка глаза (*v*) (табл. 2). Третья ГК сформирована положительными вкладами признаков

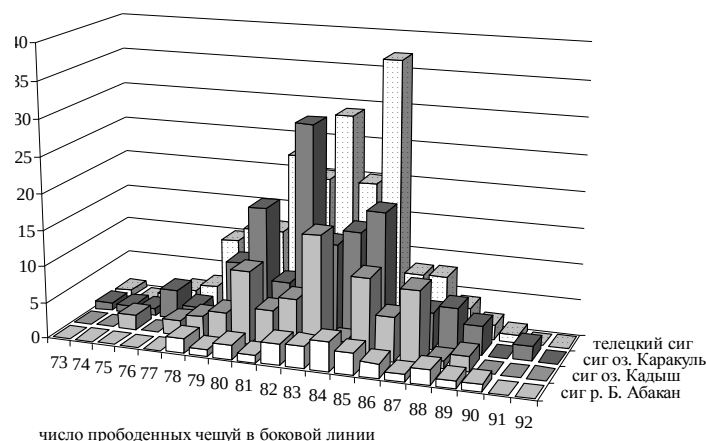


Рис. 4. Распределение прободенных чешуй в боковой линии у сига-пыжьяна из р. Б. Абакан, оз. Кадыш, оз. Каракуль и Телецкого озера.

глаза (О, б). Достоверные различия по второй ГК ( $P \leq 0,001$ ) обнаружены между выборками из оз. Каракуль и р. Большой Абакан, а также между выборками из оз. Каракуль и из Телецкого озера. По третьей ГК различия обнаружены только между выборками из оз. Каракуль и р. Большой Абакан ( $P \leq 0,001$ ).

#### Темп роста, размерно-возрастная структура популяции сигов

Согласно полученным данным, популяция сига-пыжьяна из оз. Каракуль представлена 13-ю возрастными группами. Озерный сиг характеризуется низкой скоростью как линейного, так и весового роста (рис. 7: а, б). Половозрелым каракульский сиг становится в 4-летнем возрасте. Нерестующая часть популяции представлена рыбами от 4-х до 13-летних. Сиг из р. Большой Абакан также представлен 13-ю возрастными группами, но имеет высокий линейный и весовой темпы роста. Из трех рассматриваемых нами группировок это наиболее быстрорастущий сиг.

#### Плодовитость

Абсолютная и относительная плодовитость рыб невысокая, но в целом характерная для малотычинковых пыжьяновидных сигов. По сравнению с телецким сигом, абсолютная плодовитость сига-пыжьяна из оз. Каракуль несколько выше в младших и значительно ниже в старших возрастных группах.

Относительная плодовитость сига из оз. Каракуль выше, чем у телецкого сига-пыжьяна. Возможно, это связано с тем, что были проанали-

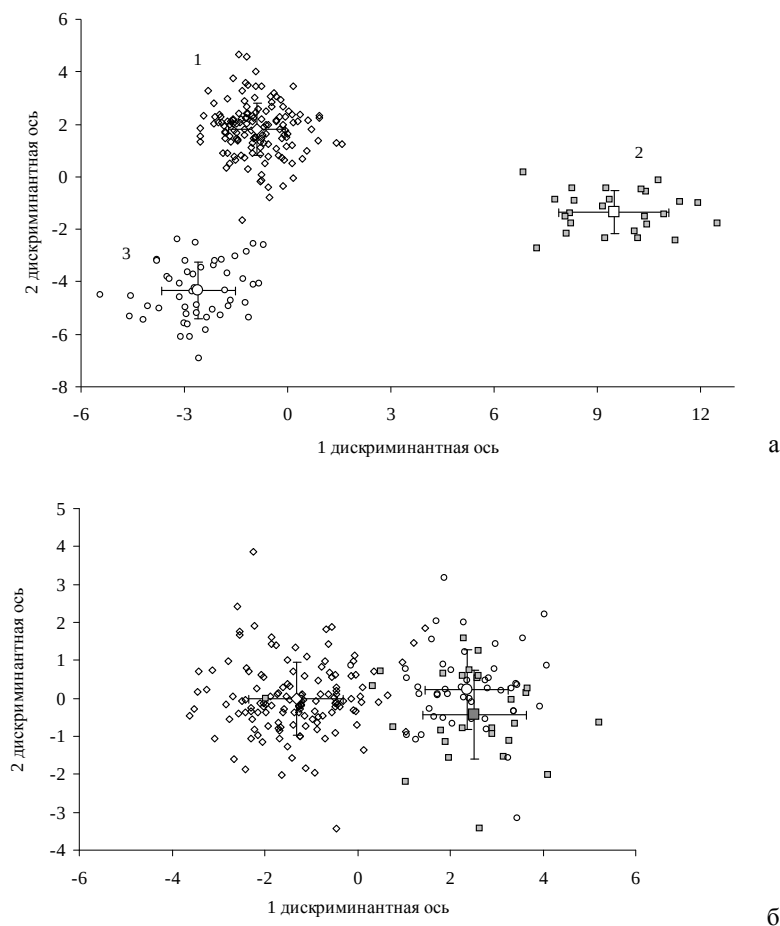


Рис. 5. Расположение центроидов и выборки сигов в пространстве дискриминантных осей по пластическим признакам (1 – озерный сиг-пыжьян из оз. Каракуль, 2 – речной сиг-пыжьян из р. Б. Абакан, 3 – озерный сиг-пыжьян из Телецкого озера: а – по логарифмированным выборкам, б – по результатам анализа главных компонент (2–8 ГК).

зированы самки более низкой стадией зрелости, чем из популяции телецкого сига-пыжьяна. В старших возрастных группах различия достоверны. Кривые распределения обычны для пыжьяновидных сигов, и в целом относительная плодовитость несколько повышается от младших к старшим возрастным группам (рис. 8: а, б). Плодовитость сига-пыжьяна из р. Большой Абакан не изучали. Тем не менее, можно утверждать, что она довольно высокая, например, самка сига в возрасте 10+ имела абсолют-

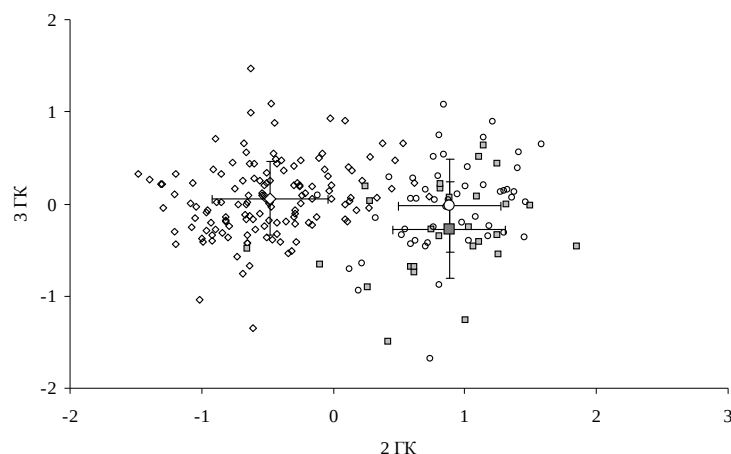


Рис. 6. Расположение центроидов выборок сигов в пространстве 2-3 главных компонент по пластическим признакам. Обозначения: см. рис. 5.

ную плодовитость 12200 икринок при относительной плодовитости 26 икринки на один грамм тела без внутренностей.

### Особенности питания сигов

Изучение содержимого желудков сигов из оз. Каракуль показало их значительное отличие по характеру питания от телецкого сига-пыжьяна. Взрослые особи сига из этого водоема в течение лета питались планктоном, преимущественно дафнией, доля которой в питании достигала 99,4 %. По весу она составляла 88,4 %, а доля личинок и куколок сем. Chironomidae – только 1,3 и 9,7 %, соответственно (рис. 9: а). По сравнению с каракульским сигом, сиг-пыжьян из Телецкого озера – типичный бентофаг, и хотя в его питании встречались планктонные беспозвоночные, доля их была незначительной (Бочкарев, Зуйкова, 2006). В желудках телецкого сига преобладали личинки и куколки комаров сем. Chironomidae и моллюски рода *Lymnaea*. Большая часть от общего числа всех кормовых объектов приходилась на долю куколок хирономид – 21,7 % (рис. 9: б). Примерно одинаковой была доля личинок хирономид (14,8 %), моллюсков родов *Lymnaea* (16,4 %) и *Planorbis* (13,4 %), рачка *Eurycercus lamellatus* (14,2 %). Личинки насекомых сем. Trichoptera составляли 6,7 % от общего числа жертв. По массе в питании сига из Телецкого озера доминировали моллюски р. *Lymnaea* – 62,4 % (рис. 9: в).

В питании сига из р. Большой Абакан основную долю от общего количества жертв составляли личинки комаров сем. Chironomidae (34,9 %),

Таблица 2. Вклады пластических признаков сига-пыжьяна из оз. Каракуль, р. Б. Абакан, Телецкого озера в главные компоненты (1–4).

| Признак                 | Главные компоненты |              |             |              |
|-------------------------|--------------------|--------------|-------------|--------------|
|                         | 1                  | 2            | 3           | 4            |
| <i>Sm</i>               | 0,17               | -0,07        | -0,06       | 0,00         |
| <i>L</i>                | 0,17               | -0,07        | -0,06       | 0,03         |
| <i>CC</i>               | 0,17               | -0,14        | -0,07       | 0,04         |
| <i>H</i>                | 0,17               | -0,03        | -0,14       | -0,03        |
| <i>pA</i>               | 0,17               | <b>-0,19</b> | -0,15       | <b>0,49</b>  |
| <i>h</i>                | 0,17               | 0,05         | -0,10       | -0,04        |
| <i>aA</i>               | 0,17               | -0,06        | -0,06       | -0,03        |
| <i>aV</i>               | 0,17               | 0,02         | -0,04       | -0,04        |
| <i>aD</i>               | 0,17               | 0,06         | -0,07       | -0,02        |
| <i>aP</i>               | 0,17               | 0,18         | -0,04       | 0,00         |
| <i>DC</i>               | 0,17               | -0,15        | -0,07       | 0,07         |
| <i>VC</i>               | 0,17               | -0,18        | -0,09       | 0,07         |
| <i>AC</i>               | 0,17               | -0,10        | -0,08       | <b>0,19</b>  |
| <i>PA</i>               | 0,17               | -0,15        | -0,06       | -0,04        |
| <i>PV</i>               | 0,17               | -0,08        | -0,05       | -0,05        |
| <i>VA</i>               | 0,17               | <b>-0,24</b> | -0,08       | -0,02        |
| <i>pD</i>               | 0,17               | <b>-0,20</b> | -0,08       | 0,17         |
| <i>lD</i>               | 0,17               | -0,04        | -0,03       | <b>-0,20</b> |
| <i>hD</i>               | 0,17               | -0,09        | -0,03       | <b>-0,24</b> |
| <i>lA</i>               | 0,17               | -0,10        | -0,01       | -0,10        |
| <i>hA</i>               | 0,17               | -0,15        | 0,03        | <b>-0,24</b> |
| <i>lP</i>               | 0,17               | <b>-0,21</b> | 0,13        | <b>-0,20</b> |
| <i>lV</i>               | 0,17               | -0,14        | 0,02        | <b>-0,30</b> |
| <i>hrp</i>              | 0,17               | 0,10         | -0,08       | <b>0,52</b>  |
| <i>aO</i>               | 0,16               | <b>0,36</b>  | -0,02       | 0,01         |
| <i>O</i>                | 0,16               | 0,16         | <b>0,43</b> | 0,08         |
| <i>b</i>                | 0,16               | <b>-0,19</b> | <b>0,81</b> | 0,18         |
| <i>pO</i>               | 0,17               | 0,18         | -0,07       | -0,06        |
| <i>C</i>                | 0,17               | <b>0,25</b>  | -0,01       | -0,01        |
| <i>a</i>                | 0,17               | <b>0,23</b>  | 0,01        | -0,06        |
| <i>Ch1</i>              | 0,17               | <b>0,22</b>  | 0,05        | -0,04        |
| <i>Ch2</i>              | 0,17               | 0,13         | 0,00        | -0,02        |
| <i>lmx</i>              | 0,17               | <b>0,26</b>  | 0,03        | 0,15         |
| <i>hmx</i>              | 0,17               | 0,06         | 0,14        | -0,18        |
| <i>lmd</i>              | 0,16               | <b>0,33</b>  | 0,01        | -0,05        |
| Собственное значение, % | 94,18              | 1,74         | 0,69        | 0,37         |

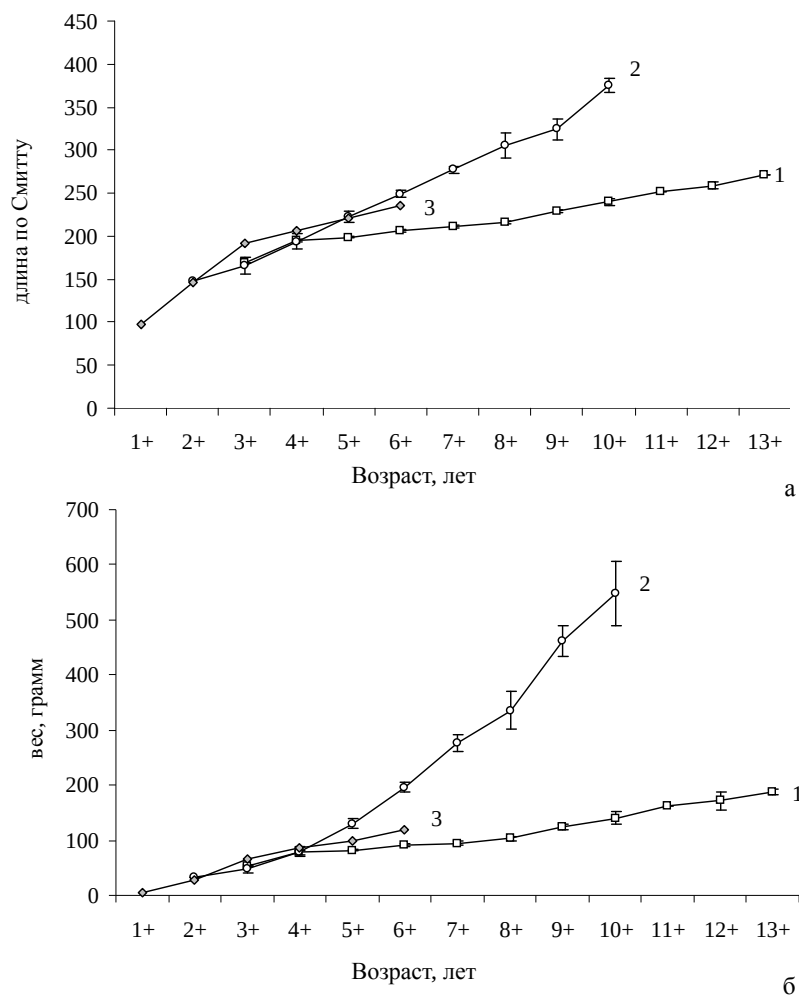


Рис. 7. Кривые линейного роста (а) и роста массы тела (б) сига-пыжьяна: 1 – оз. Каракуль; 2 – Телецкое озеро. 3 – р. Б. Абакан.

личинки насекомых сем. Ephemeroptera и Trichoptera (26,1 и 19,8 %, соответственно), двусторчатые моллюски класса Bivalvia (15,1 %) (рис. 9: з). По массе преобладали личинки насекомых сем. Ephemeroptera и Trichoptera – 36,4 и 34,8 %, соответственно (рис. 9: д). Таким образом, в питании сига-пыжьяна из р. Большой Абакан доминирует бентос, что характерно для рыб, обитающих в условиях реки, как было показано ранее на сиге из р. Большой Енисей (Бочкарев, Зуйкова, 2009).

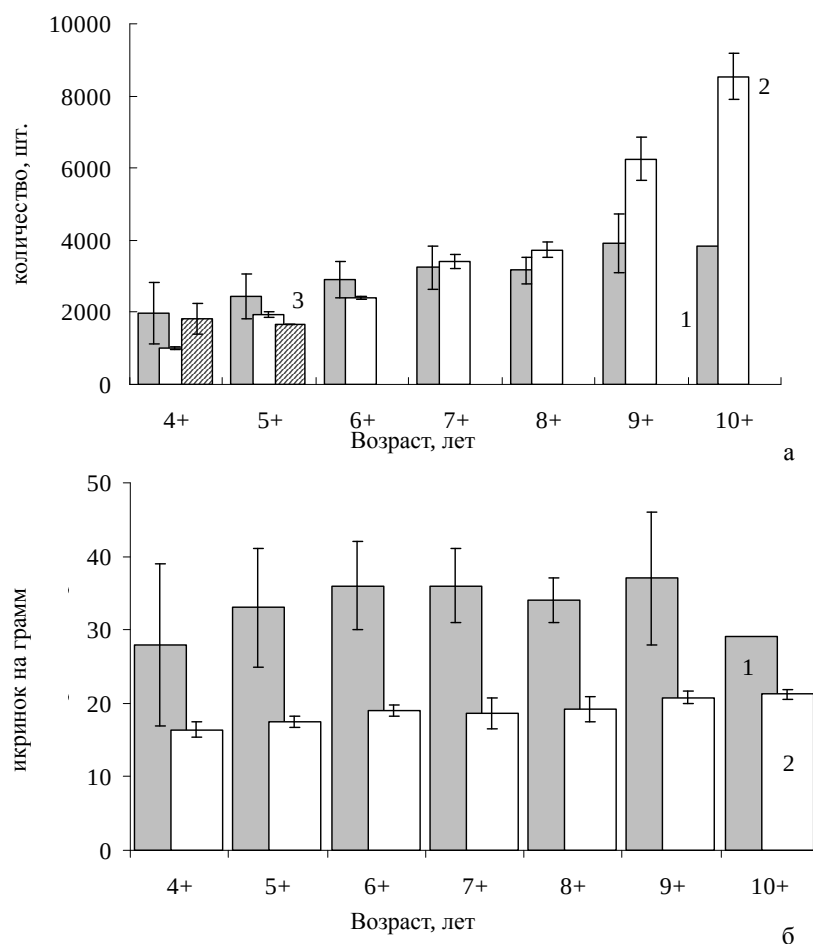


Рис. 8. Абсолютная (а) и относительная (б) плодовитость сигов из оз. Каракуль и Телецкого озера: 1 – плодовитость сига оз. Каракуль, 2 – плодовитость сига из Телецкого озера, 3 – плодовитость сига оз. Каракуль (Лобовикова, 1959).

### Обсуждение

Результаты морфологического и биологического анализов указывают на разнокачественность популяций сига-пыжьяна из оз. Каракуль, р. Большой Абакан и Телецкого озера. Популяции достоверно различаются по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге. По многим морфологическим признакам различия превышают подвидовой уровень ( $CD \leq 1,28$ ). При сравнении выборок методом главных компонент также выявлены разли-

чия, превышающие подвидовой уровень значимости. Дискриминантный анализ, проведенный по средним значениям главных компонент, хорошо дискриминирует только выборку из оз. Каракуль, тогда как выборки сига из Телецкого озера и р. Большой Абакан значительно перекрываются друг с другом. Данный характер различий, вероятно, объясняется индивидуальным ответом организма на турбулентность водных масс в процессе онтогенеза, или на наличие у популяции сигов относительно протяженных нагульно-нерестовых миграций (как у телецкого сига).

Анализ речных (озерно-речных) и озерных популяций показывает, что при увеличении скорости течения или при повышенной миграционной активности сигов, длина и высота хвостового стебля ( $pA$ ,  $h$ ) заметно изменяются (рис. 10). При увеличении «озерности» средние значения относительных признаков изменяются в противофазе ( $P \leq 0,01$ ). Анализ этих признаков по литературным данным (Скрябин, 1979) демонстрирует сходный результат, хотя достоверность корреляции несколько ниже по сравнению с нашими данными. Зависимость между длиной и высотой хвостового стебля описывается линейным уравнением  $Y = 12,22 - 0,40x$  ( $F = 7,19$  и  $R^2 = 0,53$ ,  $P \leq 0,05$ ). По-видимому, меньшая достоверность, полученная на основе литературных данных, является результатом различий в схеме промеров у разных авторов (Мина и др., 2005). Речные и озерно-речные популяции сигов имеют, как правило, более короткий и высокий хвостовой стебель, чем озерные. Сходная зависимость наблюдается и в процессе роста рыб – с увеличением размеров рыбы хвостовой стебель становится относительно короче и выше (Канеп, 1971).

В данной работе все исследованные популяции сигов представлены выборками 4–7 лет. Исключением является выборка из р. Большой Абакан, в которой представлены сиги более старшего возраста. На графике видно, что речной сиг из р. Большой Абакан имеет более короткий хвостовой стебель (рис. 10). Вероятно, аллометрическая изменчивость признака наложилась на популяционную изменчивость, что привело к несколько завышенному результату. Таким образом, при изучении филогенетических связей у рыб на основе анализа морфологических признаков необходимо учитывать присутствие как генетической, так и средовой компоненты. В случае совпадения различных типов изменчивости, конечный результат может быть в значительной степени искажен.

Сравнение темпов роста выявило, что сиг из оз. Каракуль является медленно растущим, тогда как викарирующий с ним сиг из р. Большой Абакан характеризуется очень высокими темпами линейного и весового роста, значительно превосходя по этим параметрам озерных сигов.

Абсолютная и относительная плодовитости телецкого сига и сига оз. Каракуль носят сходный характер, тогда как абсолютная плодовитость сига



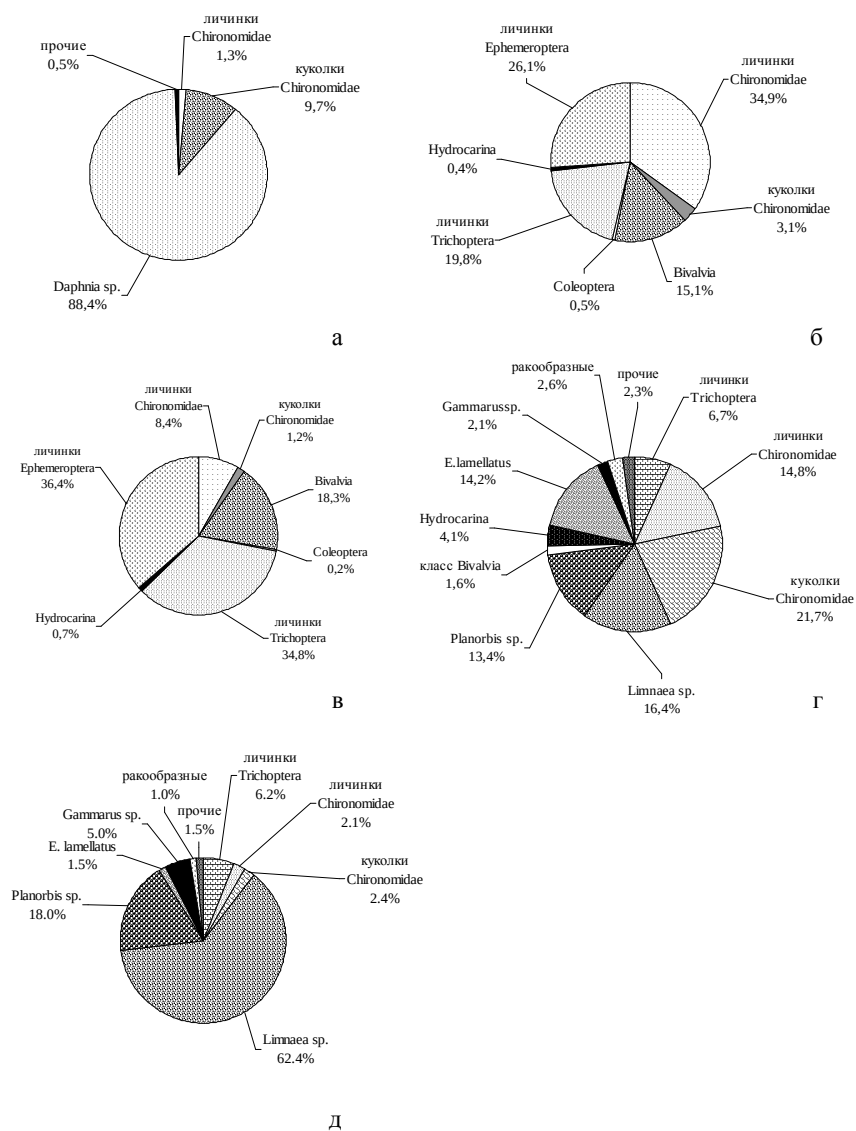


Рис. 9. Спектры питания сига. Условные обозначения: а – оз. Каракуль (в % от общей массы жертв); б – Телецкое озеро (в % от общего числа жертв), в – Телецкое озеро (в % от общей массы жертв); г – р. Большой Абакан (в % от общего числа жертв), д – р. Большой Абакан (в % от общей массы жертв).

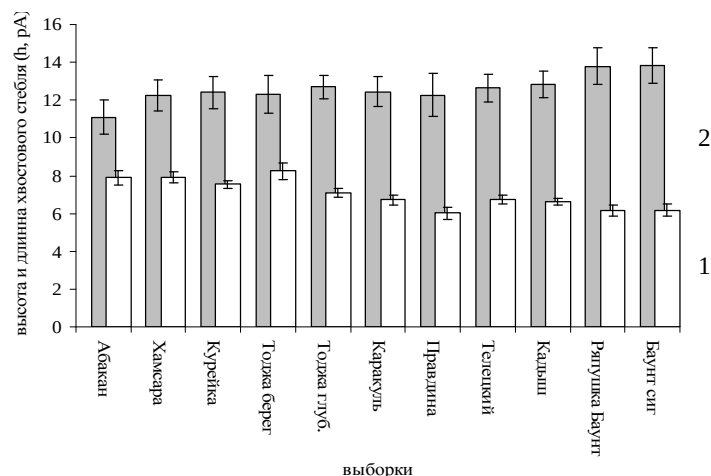


Рис. 10. Популяционная изменчивость признаков хвостового стебля в выборках сига из различных водоемов Сибири: 1 –  $h$ , 2 –  $pA$ .

из р. Большой Абакан значительно выше, чем у озерных сига. Маловероятно, чтобы две викарирующие популяции значительно отличались друг от друга по темпу роста и плодовитости. Поэтому мы считаем, что эти различия в первую очередь обусловлены экологическими факторами, в частности, питанием сига. Незначительные размеры рыб при достаточно большом числе жаберных тычинок на первой жаберной дуге позволяют сигу из оз. Каракуль эффективно питаться планктоном и достигать высокой плодовитости в младших группах. Однако при размерах более 250 мм эффективность питания планктоном падает, что приводит к снижению плодовитости. Абсолютная и относительная плодовитости имеют сходную для пыжьяновидных сига динамику, т.е. некоторое увеличение в процессе роста. В старших возрастных группах проявляется заметное уменьшение этих показателей. Как правило, речные популяции сига (в частности, сиг из р. Большой Абакан) характеризуются высокой плодовитостью, значительно превышающей таковую озерных сига (Скрябин, 1979).

Согласно результатам нашего исследования, спектры питания сига из оз. Каракуль и р. Большой Абакан сильно различаются. Нами было показано, что сига из Телецкого озера и из р. Большой Абакан – бентофаги, тогда как в питании сига из оз. Каракуль летом высока доля планктона. Однако Б.Г. Иоганзен и Моисеев (1955) и А.А. Лобовикова (1959) регистрировали в питании каракульского сига бентос. Низкая доля планктона в питании озерного телецкого сига, возможно, объясняется низкой численностью крупных зоопланктеров в Телецком озере, а также конку-

рентными отношениями с типичным планктофагом – сигом Правдина. Таким образом, сига из оз. Каракуль следует считать эврифагом, который легко переключается с одного типа питания на другой, что характерно и для сигов из других сибирских водоемов (Гундризер, 1978; Кириллов, 1972, 1983; Бочкарев, Зуйкова, 2009).

На основании полученных материалов, все исследованные популяции сигов можно отнести к малочешуйчатым сигам. Сиги, по меристическим признакам сходные с сигами из оз. Каракуль, обитают в больших озерах Тоджинской котловины (бассейн р. Большой Енисей). Это сиг-пыжьян из оз. Кадыш с числом жаберных тычинок на первой жаберной дуге  $23,10 \pm 0,13$  и близким числом прободенных чешуй в боковой линии  $82,90 \pm 0,39$ . Сходные по числу чешуй в боковой линии сиги обитают в озерах верхнего течения р. Малый Енисей (Дулмаа, 1973). В бассейне Телецкого озера сиг-пыжьян имеет в среднем  $x = 82,67 \pm 0,18$  чешуй в боковой линии (Бочкарев, Зуйкова, 2006). Рассматривая в целом изменчивость сигов из водоемов верхнего течения рек Обь и Енисей, мы отмечаем, что все известные группировки сига (за исключением сига Правдина) имеют общий набор характеристик, присущих сигу-пыжьяну. Это эврифагия, близкая морфология (за исключением числа прободенных чешуй в боковой линии) и однотипное изменение скорости роста и плодовитости (Бочкарев, Зуйкова, 2006; Бочкарев, Зуйкова, 2008). Большинство выявленных различий легко объясняются разными экологическими условиями водоемов. Таким образом, на данном этапе исследования всех сигов с небольшим числом жаберных тычинок, обитающих в этих водоемах, можно отнести к популяциям подвида *Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin с различной степенью дифференциации.

При разделении видов и популяций сигов наиболее часто используют число жаберных тычинок на первой жаберной дуге (Himberg, 1970; Lindsey at. all, 1970; Решетников, 1980; Kottelat, Freyhof, 2007; и т.д.). Данный признак считается высоко наследуемым и стабильным в череде поколений. При исследовании викарирующих популяций в системе река–озеро (р. Большой Абакан – оз. Каракуль) выявлено, что по числу чешуй в боковой линии выборки не имеют различий, а число жаберных тычинок у озерных сигов достоверно выше (табл. 1). Отсутствие порогов и перекатов на р. Озерная позволяет сигам из оз. Каракуль мигрировать в р. Большой Абакан (и обратно). То есть популяции должны быть генетически однородными и иметь идентичное или близкое число жаберных тычинок на первой жаберной дуге. Тем не менее, наши исследования показали значительные различия между ними по данному признаку. Этот факт позволяет выдвинуть предположение, что в системе река–озеро происходит гибридизация двух независимых линий сигов.

Сходный характер распределения числа жаберных тычинок и прободенных чешуй в боковой линии наблюдается в озерах бассейнов рек Ий-Хем (Нойон-Холь и Борзу-Холь) и Азас (Кадыш и Тоджа) – притоках р. Большой Енисей. В этих водоемах число жаберных тычинок и число прободенных чешуй в боковой линии у сига существенно меняется по направлению от верхних озер к нижним, несмотря на отсутствие порогов на реках и незначительное расстояние между ними (Бочкарев, Зуйкова, 2009). При исследовании двух симпатрических популяций малотычинкового сига из оз. Додот (бассейн рек Хамсара – Большой Енисей) были обнаружены достоверные различия между ними по числу прободенных чешуй в боковой линии (Бочкарев, Зуйкова, в печати). В связи с тем, что сиги из оз. Додот сходны по пластическим признакам, скорости роста, плодовитости и по типу питания, вряд ли можно придерживаться гипотезы о дифференциации сига по экологическим нишам в данном водоеме. Скорее всего, здесь так же имеет место вторичная интерградация сига различных филогенетических линий.

Данное предположение основано на достоверных различиях по числу жаберных тычинок и числу прободенных чешуй в боковой линии между популяциями. И тот, и другой признак признаны высоко стабильными, и предполагается, что они генетически детерминированы (Решетников, 1980). На разных организмах было показано, что при гибридизации независимых линий (видов) особь чаще имеет облик одной из родительских форм, а не промежуточный, как представлялось ранее (Gießler, 2001; Яхненко, Мамонтов, 2006). Таким образом, при изучении пластических признаков двух гибридизующихся популяций, можно не обнаружить значительных различий между ними. Однако если в водоем с аборигенной популяцией сига вселяется другая популяция, имеющая значительные морфологические и биологические отличия, то, несмотря на гибридизацию, еще длительное время встречаются особи с меристическими признаками предковых форм. Общеизвестным примером такого процесса был результат вселения в оз. Севан чудского и ладожского сига и их последующей гибридизации. Однако родительские формы, хорошо дифференцируемые по числу жаберных тычинок, присутствовали в уловах еще длительный период времени (Шапошникова, 1971). Схожая ситуация происхождения и расселения в послеледниковый период была обнаружена у американских ряпушек. На основе анализа митохондриальной ДНК было выявлено одновременное происхождение и существование по крайней мере двух независимых линий ряпушек, вторичный контакт которых в послеледниковый период привел к значительному перекрытию их ареалов и возникновению вторичной симпатрии (вторичной интерградации) (*Turgeon et al.*, 1999).

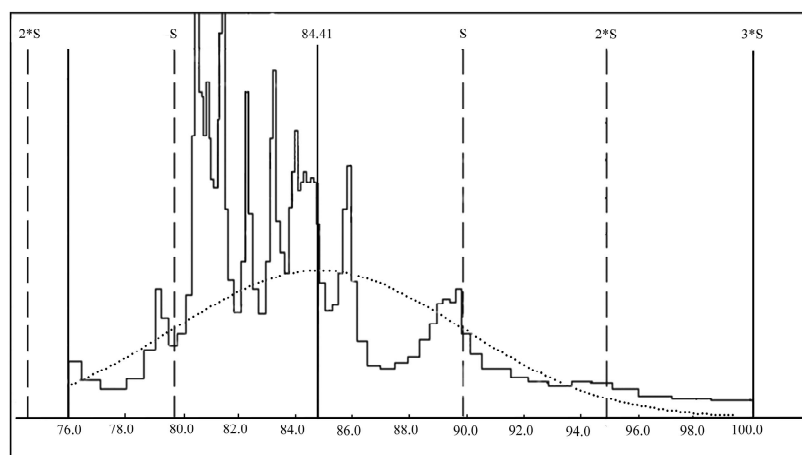


Рис. 11. Распределение чешуй в боковой линии в популяциях сига-пыжьяна Евразии (по Правдин, 1954; Скрябин, 1977, 1979; Калашников, 1968, 1978; Карасев, 1989; Кирилов, 1972; Бочкарев, Зуйкова, 2006, 2009).

Рассматривая различные популяции сига-пыжьяна из бассейна р. Обь мы отмечаем, что как в верхнем, так и в нижнем ее течении обитают сиги только с малым числом прободенных чешуй в боковой линии. В отличие от этого, в верховьях и средней части р. Енисей такие популяции сигов немногочисленны и представлены озерными сигами из озер верхнего течения рек Азас (оз. Кадыш), Большой Абакан (оз. Каракуль), Малый Енисей (реки Шишхид и Тенгис) (Дулмаа, 1973; Гундризер, 1978; Бочкарев, Зуйкова, 2009). Эти водоемы расположены на значительном расстоянии от магистрали расселения сигов (от русла крупных рек) и находятся в труднодоступных районах горной местности. Популяции нижнего течения всех крупных рек Сибири представлены популяциями с низким числом чешуй в боковой линии. Большая часть популяций сигов по данному признаку укладывается в диапазон от 76 (р. Хрома) до 83 (р. Нижний Енисей). Гистограмма (рис. 11) позволяет оценить плотность эмпирического распределения признака в выборках независимо от числа классов. На гистограмме выделяется три пика. В первый, самый большой, вошли все сиги с малым числом чешуй в боковой линии. Это популяции сига из нижнего течения рек Обь и Енисей, рек Большой Абакан, Гыда, Юрибей, Пясины, Яны, Индигирки, Колымы, Оленек, Хатанга, Лены, Вилюй, Анадырь, Чара, Витим, Амур; из Телецкого озера, озер Каракуль, Кадыш, Орон, из озер Дархатской котловины. Второй пик образован популяциями сигов, число прободенных чешуй в боковой линии у которых

варьирует от 83 до 86. Этот пик примыкает к первому и включает шесть популяций – из озер Лыбынкыр, Нойон-Холь, Баунт, Жаровского озера, верхнего течения р. Большой Енисей и популяцию Окунайского речного сига. Третий пик представлен одиннадцатью популяциями сегов с большим количеством прободенных чешуй в боковой линии – от 86 до 98. В данную группу вошли сиги из озер Байкал, Додот, Борзу-Холь, Тоджа, из Братского водохранилища, и рек Ангара, Баргузин, Селенга.

Если совместить распределение популяций с разным числом чешуй с ареалом сегов, то видно, что в Сибири многочешуйчатые сиги тяготеют к Байкальскому региону. На границах и за пределами этого региона обитают малочешуйчатые сиги. Самым массовым представителем р. *Coregonus* с большим числом чешуй в боковой линии в данном регионе является байкальский омуль *C. migratorius*. Однако недавние исследования молекулярно-генетической структуры байкальского омуля подтверждают его обособленность и близость к группе *lavaretus* (Polotov et al., 2000, 2002, 2004; Sukhanova et al., 2004). Это дает основание предположить, что в бассейне р. Енисей происходит расселение гибридных сегов байкальского происхождения. Поскольку многочешуйчатые популяции обитают в основном на магистральных участках ареала, это свидетельствует о незначительном временном интервале расселения многочешуйчатых сегов.

### Заключение

Таким образом, значительные различия между выборками сегов по пластическим признакам объясняются преимущественным влиянием экологической компоненты. Высокая пластичность признаков позволяет пыжьяновидным сигам адаптироваться к условиям конкретного водоема, что заметно изменяет их морфологический облик. Тем не менее, совокупный анализ пластических и меристических признаков позволяет выявить значительную разнокачественность изучаемых популяций и сделать вывод о вторичной интерградации сегов в бассейне р. Большой Абакан.

На основании того, что в соседних водоемах могут обитать как крупно-, так и мелкочешуйчатые сиги, мы предполагаем, что число прободенных чешуй в боковой линии представляет собой признак, близкий к эволюционно нейтральному. По крайней мере, трудно обосновать эволюционное преимущество тех или иных форм. Крупночешуйчатые и мелкочешуйчатые сиги населяют как реки с быстрым течением, так и озера. Поэтому различия по данному признаку нельзя рассматривать как адаптивные к условиям среды, а сам признак можно использовать в качестве маркера при изучении расселения различных линий сегов. Распределение числа прободенных чешуй в боковой линии подтверждает гипотезу о мно-

гократном расселении различных филогенетических линий сигов из района Байкальской рифтовой зоны.

### Литература

- Атлас пресноводных рыб России, 1993. Ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. 379 с.
- Бочкарев Н.А., Гафина Т.Э., 1993. Сравнительная характеристика телецкого сига и сига Правдина Телецкого озера. (Алтайский край) // Сибирск. экологич. журн., № 2. С. 64–69.
- Бочкарев Н.А., Гафина Т.Э., 1996. Морфобиологическая характеристика телецкого сига р. Чулышман // Сибирск. экологич. журн. № 2. С. 175–178.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., 2006. Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из Телецкого озера // Зоол. журн. Т. 85. № 8. С. 950–958.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., 2007. Изменчивость жаберно-челюстного аппарата сигов *Coregonus lavaretus sensu lato* в связи с различным типом питания // Ихтиологические исследования на внутренних водоемах. Ред. А.Б. Ручина. Материалы межд. науч. конф., Саранск: Мордовский госуниверситет. С. 15–16.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., 2009. Популяционная структура сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (республика Тыва) // Зоол. журн. Т. 88. №1. С. 47–60.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Популяционная структура и возможные пути дифференциации сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*) в Додотских озера Тоджинской котловины // Сибирск. экологич. журн., в печати.
- Васильев А.Г., Фалеев В. И., Галактионов Ю.К. и др., 2004. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Издательство СО РАН. 232 с.
- Гундризер А.Н., 1978. К систематике и экологии сигов Тувинской АССР // Вопр. биол. Томск. С. 20–42.
- Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кафанова В.В., Кривошеков Г.М., 1981. Рыбы Телецкого озера. Новосибирск: Наука. 189 с.
- Голубцов А.С., Малков Н.П., 2007. Очерк ихтиофауны Республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 164 с.
- Дулмаа А., 1973. К биологии *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) из озер Дархатской котловины // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья. Тр. Советско-Монгольской комплексн. экспед. Иркутск; Улан-Батор. Вып. 2. С. 439–467.
- Животовский Л.А., 1984. Интеграция полигенных систем в популяциях (проблемы анализа комплекса признаков). М.: Наука. С. 182.
- Журавлев В.Б., 2003. Рыбы бассейна Верхней Оби (Монография). Барнаул: Изд-во Алтайского ун-та. С. 292.
- Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А., 2008. Особенности строения и функционирования жаберно-челюстного аппарата сига Правдина *Coregonus pravdinellus* // Вопр. ихтиол. Т. 48 . № 6. С. 767–776.
- Иоганзен Б.Г., Моисеев В.П., 1955. Каракольский сиг из Восточного Алтая // Заметки по флоре и фауне Сибири. Томск. С. 25–30.
- Канеп С.В., 1971. Некоторые вопросы функциональной морфологии озерной пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) // Вопр. ихтиол. Т. 11. Вып.6. С. 975–986.

- Кириллов Ф.Н., 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука. 360 с.
- Кириллов А.Ф., 1983. Стратегия экологической адаптации сига в экстремальных условиях. Новосибирск: Наука. С. 107.
- Лобовикова А.А., 1959. О нахождении Телецкого сига (*Coregonus lavaretus pidschian* natio Warpachowski) в озере Черном бассейна среднего Енисея // Вопр. ихтиол. Вып. 13. С. 55–58.
- Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 598 с.
- Майр Э., 1971. Принципы зоологической систематики М.: Мир. 454 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях, 1974. М.: Наука. 254 с.
- Мина М.В., Левин Б.А., Мироновский А.Н., 2005. О возможностях использования в морфометрических исследованиях рыб оценок признаков, полученных разными операторами // Вопр. ихтиол. Т. 45. № 3. С. 331–341.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР, 1977. Л.: Гидрометеоздат. 510 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий, 1995. Т. 2. Ракообразные. Ред. С.Я. Цалолихин. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 627 с.
- Правдин И.Ф., 1954. Сиги водоёмов Карело-Финской ССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 324 с.
- Решетников Ю.С., 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 301 с.
- Скрябин А.Г., 1979. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука. 229 с.
- Трут Л.Н., Дзержинский Ф.Я., Никольский В.С., 1991. Компонентный анализ краниологических признаков серебристо-черных лисиц (*Vulpes fulvus* Desm.) и их изменений возникающих при доместикации // Генетика. Т. 27. № 8. С. 1440–1449.
- Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., 1997. Репродуктивный успех перезимовавших самок водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) различных типов конституции // ДАН. Т. 356. № 2. С. 282–284.
- Шапошникова Г.Х., 1971. Сравнительно-морфологическое описание сигов *Coregonus* оз. Севан // Вопр. ихтиол. Т. 17. Вып. 4 (69). С. 575–586.
- Чугунова Н.И., 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М: Изд-во АН СССР. 163 с.
- Яхненко В.М., Мамонтов А.М., 2006. Генетико-биохимический анализ гибридов омуля *Coregonus autumnalis migratorius* и озерно-речного сига *C. lavaretus pidschian* озера Байкал // Вопр. ихтиол. Т. 46. № 4. С. 495–502.
- Gießler S., 2001. Morphological differentiation within the *Daphnia longispina* group // Hydrobiologia V. 442. P. 55–66.
- Gibson A.R., Baker A.J., Moeed A., 1984. Morphometric variation in introduced populations of the common myna (*Acridotheris tristis*): in application of the jackknife to principal component analysis // Syst. Zool. V. 33 (4). P. 408–421
- Himberg K.-J.M., 1970. A systematic and zoogeographic study of some North European Coregonids. Biology of Coregonid fishes, Univ. Manitoba Press, Winnipeg. P. 219–250.
- Kottelat M., Freyhof J., 2007. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany. 646 p.
- Lindsey C.C., Clayton J.W., Franzin W.G., 1970. Zoogeographic problems and protein variation in the *Coregonus clupeaformis* whitefish species complex // Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press. P. 127–146.



- Politov D.V., Gordon N.Y., Afanaiev K.I., et al., 2000. Identification of Palearctic coregonid fish species using mt DNA and allozyme genetic markers // Journal of Fish Biology. V. 57. P. 51–71.
- Politov D.V., Gordon N.Y., Makhrov A.A., 2002. Genetic identification and taxonomic relationships of six Siberian *Coregonus* species // Adv. Limnol. V. 57. P. 21–34.
- Politov D.V., Bickham J.W., Patton J.C., 2004. Molecular phylogeography of Palearctic and Nearctic ciscoes // Ann. Zool. Fennici. V.10. P. 13–23.
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al., 2004. Grouping of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* Georgi within the *C. lavaretus* complex confirmed by using a nuclear DNA marker // Ann. Zool. Fennici. V. 41. P. 41–49.
- Thorpe R.S., 1976. Biometrical analysis of geographical and racial affinities // Biol. Rev. V. 51. P. 407–452.
- Turgeon J., Estoup A., Bernatchez L., 1999. Species flock in the North American Great Lakes: molecular ecology of Lake Nipigon ciscoes (Teleostei: Coregonidae: *Coregonus*) // Evolution. V. 53 (6). P. 1857–1871.

N.A. Bochkarev, E.I. Zuykova

**Comparative analysis of whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) from lake Karakul and the Bolshoi Abakan river (the pattern of secondary intergradation between different lineages of whitefish from the Bolshoi Yenisei river basin)**

Comparative analysis of morphology of *Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae from Karakul Lake and the Bolshoi Abakan River was carried out. Significant differences between the whitefish samples based on plastic characters resulted from the predominant influence of the environmental conditions. High plasticity of these characters allows adapting whitefishes to the waterbodies conditions, and it significantly changes their morphology. The combined analysis of plastic and meristic characters revealed the divergence between studied populations to allow concluding about the secondary intergradation of different whitefish forms in the Bolshoi Abakan River basin. We suppose that the perforated scales number in lateral line is an evolutionarily neutral character. At least, it is difficult to explain the advantage of the various forms inhabiting in same waterbodies. Therefore, the differences on this character can not be seen as adaptive to environmental condition and it can be used as a marker for the study of expansion of different whitefish lineages. Distribution of the perforated scales number in lateral line confirms the hypothesis about the multiple expansions of different phylogenetic whitefish lineages from the area of the Baikal rift zone.

Е.И. Зуйкова, Н.А. Бочкарев

**РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ  
ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ  
РОДА *DAPHNIA***

Проблема идентификации многих видов дафний до настоящего времени остается актуальной. Сложность диагностики заключается в высокой изменчивости особей. В частности, высокая фенотипическая пластичность видов группы *D. longispina* представляет собой область интереса для систематиков, морфологов и гидробиологов, и выделение видов в пределах данной группы считается провизорным (Глаголев, 1995). *Daphnia curvirostris* из комплекса видов *Daphnia pulex* характеризуется меньшей изменчивостью, чем виды группы «*longispina*», и она проявляется только в изменении формы вентрального края головы и рострума. Недавние исследования привели морфологические и молекулярно-генетические доказательства существования дивергентной линии дафний этого вида и ее дифференциации от европейских и северо-американских популяций (Ishida et al., 2006). Авторы отмечают слабую изученность *curvirostris*-подобных популяций и то, что этот вид зачастую путают с *D. pulex* (различия по самцам) или *D. longispina* (различия по вооружению постабдоминального когтя самок).

Изменчивость дафний носит возрастной, индивидуальный, межгодовой и локальный характер и главным образом проявляется в изменении формы раковины (Мануйлова, 1964; Glagolev, 1986; Коровчинский, 1992, 2004; Котов, 1998; Bernott et al., 2004; Lagergren et al., 2007). Широко известно явление цикломорфоза дафний, то есть сезонной изменчивости таких признаков, как головной шлем и хвостовая игла, длина раковины и форма рострума. Было показано, что размеры шлема и хвостовой иглы дафний зависят от температуры воды, турбулентности, количества доступных кормовых ресурсов, плотности популяций (Hebert, Grewe, 1985; Havel, 1985; Sorensen, Sterner, 1992; Burns, 2000; Lajus, Alekseev, 2004), и доказана их изменчивость в присутствии беспозвоночных и позвоночных хищников (Mort, 1989; Polyshchuk, 1995; Barata, Baird, 2001; Doksaeter, Vijverberg, 2001; Lass, Spaak, 2003; Laforsch, Tollrian, 2004; Tanner, Branstrator, 2006). Высокая морфологическая изменчивость дафний приводит к таксономическим трудностям, поскольку исследователи зачастую сталкиваются с непрерывным рядом форм, что приводит к неоправданному выделению большого числа новых видов. К тому же форма тела дафний чаще всего описывается по качественным, а не количественным признакам, а изучение морфологической изменчивости формы тела дафний ограничивается набором

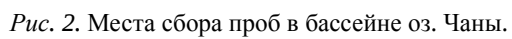
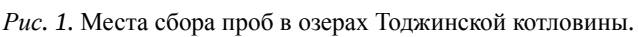
анализируемых морфологических признаков. Однако ввиду высокой фенотипической пластичности многих кладоцер изучение их внутри- и межпопуляционной морфологической изменчивости по качественным признакам в большинстве случаев малоинформативно.

Между тем применение морфологической концепции при выделении видов возможно только при хорошей изученности популяционной структуры и внутривидовой изменчивости (Северцов, 1988). Общие закономерности изменчивости особей в популяциях можно выявить путем анализа больших выборок однотипных животных. Принимая во внимание то, что генеральные совокупности водных беспозвоночных имеют практически необозримые объемы, выборки должны соответствовать по размерам этой совокупности (Лакин, 1980). Поскольку устоявшаяся схема промеров беспозвоночных животных отсутствует, сравнительный статистический анализ популяций по морфологическим признакам используется слабо. Лишь в немногих работах изменчивость кладоцер оценивалась с помощью методов многомерной статистики на основе большого числа пластических, меристических и качественных признаков (Dodson, 1981; Schwartz et al., 1985; Benzie, 1988; Gießler et al., 1999; Gießler, 2001; Duffy, 2004; Микитчак, 2004; Литвинчук, 2007). Однако эти работы ограничены анализом морфологии взрослых особей без учета возрастной, сезонной и других типов изменчивости и проводились в большинстве случаев на незначительных по объему выборках.

Цель данного исследования заключалась в изучении морфологической изменчивости видов *D. galeata*, *D. longispina*, *D. curvirostris* в процессе их онтогенеза из трех различных водоемов – оз. Тоджа, р. Каргат и Телецкого озера – по пластическим признакам, описывающим форму тела.

### Материал и методы

Для изучения возрастной морфологической изменчивости пробы *D. galeata* отбирали 3 и 29 июля 2006 г. в оз. Тоджа (бассейн р. Большой Енисей), 1 и 11 июня 2006 года в устье р. Каргат (бассейн оз. Чаны) (рис. 1, 2); пробы *D. longispina* – 22 июля 2007 г. в придаточном водоеме северо-западного плеса Телецкого озера (рис. 3). Пробы *D. curvirostris* собраны 29 июля 2005 г. из временного водоема, расположенного вблизи оз. Дорог-Холь (бассейн р. Большой Енисей) (в дальнейшем обозначенная как популяция из оз. Дорог-Холь) и 11 июня 2007 г. в тростниковой зоне устья р. Каргат. Кроме того, из природной «каргатской» популяции *D. curvirostris* был выращен лабораторный клон для выявления особенностей изменчивости данного вида в разных условиях среды. Все водоемы характеризуются различными экологическими условиями. Озеро Тоджа – горный водоем, расположен на высоте 944 м



над у. м., максимальная глубина 24 м. Озеро Малые Чаны – равнинный водоем – 106 м над у. м., максимальная глубина 2,0 м. Телецкое озеро расположено в горном районе Алтая на высоте 435 м над у. м. Придаточный водоем, где в массе развиваются дафнии, имеет с ним временную связь только в период высокой воды, обильно зарастает хвощом и рдестом (до 90 %), вся толща воды в нем в летний период прогревается до 20–22 °С, в отличие от самого озера, где температура воды верхнего горизонта в 15–20 м не превышает 18 °С. Озеро Дорог-Холь – горный водоем, расположенный на высоте 500 м над у. м., максимальная глубина 24 м. Небольшие лужи-бочажины, в которых обитает *D. curvirostris*, расположены в 1,5–2 м от уреза воды и обильно зарастают осокой. Возможно, что во время паводка они подпитываются водами озера.

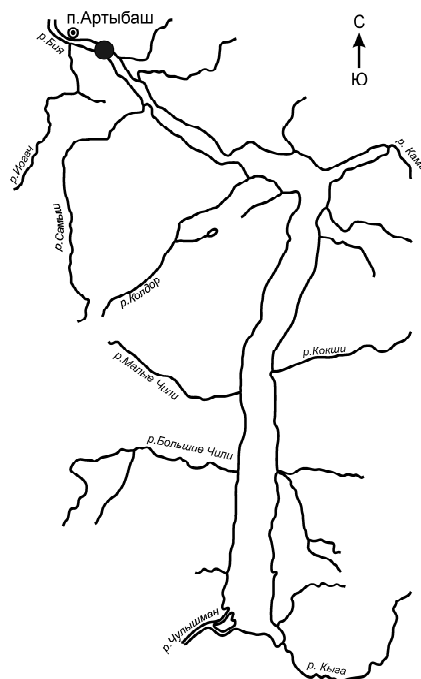


Рис. 3. Места сбора проб в оз. Телецкое.

Для отбора проб в оз. Тоджа использовали сеть Джеди (диаметр входного отверстия 0,27 м, размер ячеей 125 мкм) и облавливали горизонт 0–10 (15) м. В устье р. Каргат, во временном водоеме возле оз. Дорог-Холь и в Телецком озере пробы отбирали с помощью сети Апштейна (размер ячеей 125 мкм), процеживая через нее 100 л воды; все пробы сразу фиксировали 5 % раствором формалина с сахарозой (Haneу, Hall, 1973).

Идентификацию видов проводили по работам С.М. Глаголева (Glagolev, 1986), Д. Флосснера и К. Крауса (Flößner, Kraus, 1989). Для изучения морфологической изменчивости фотографировали от 150 до 250 разноразмерных особей каждого вида в латеральном положении под микроскопом AxioScan при увеличении 50х в глицериновых препаратах. Далее в программе AxioVision с цифровых изображений дафний снимали промеры 22 морфологических признаков для *D. galeata* и 19 признаков для *D. longispina* и *D. curvirostris* (рис. 4: а, б; табл. 1). Признаки выбирались с таким учетом, чтобы максимально описать форму тела, при этом основные вертикальные и горизонтальные оси располагались под углом

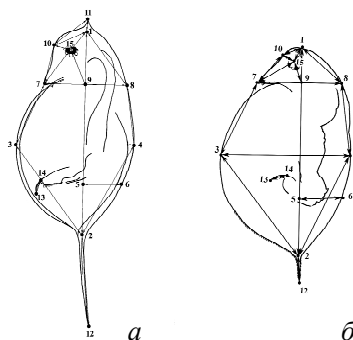


Рис. 4. Схемы промера дафний.

Условные обозначения: а – *D. galeata*, б – *D. curvirostris* (название признаков: см. табл. 5).

90 ° относительно друг друга. При выборе признаков руководствовались работами по изучению морфологической изменчивости кладоцер (Шевелева и др., 1994; Giebler et al., 1999; Duffy et al., 2004; Микитчак, 2004; Коровчинский, 2004). Название такого признака, как «ширина выводковой камеры» носит несколько условный характер и является перпендикуляром от линии длины тела до дорсального края, кото-

рый делит сегмент задне-нижней части раковины пополам. Несмотря на указанную условность, этот признак хорошо отражает изменения в форме тела дафний, которые происходят при созревании партеногенетических яиц и между этим и реальным признаком отмечается высокая корреляция ( $P \leq 0,01$ ). Для популяций *D. galeata* анализ онтогенетической изменчивости формы тела проведен с учетом межпопуляционной и сезонной изменчивости, для *D. curvirostris* – с учетом межпопуляционной изменчивости и изменчивости между природной популяцией и лабораторным клоном. Популяция *D. longispina* представлена единственной выборкой из Телецкого озера.

Для анализа выбран метод главных компонент, позволяющий сосредоточить совокупную морфологическую изменчивость выборки в ограниченное число компонент и выделить наиболее значимые признаки. Кроме того, данный метод позволяет исключить влияние размеров на результаты анализа формы объектов, хотя в некоторых случаях линейные размеры водных беспозвоночных могут быть важным дискриминирующим признаком при анализе межпопуляционной изменчивости. Таким образом, первая главная компонента рассматривается как размерная, а последующие, в силу своей ортогональности, отражают изменчивость общей формы тела (Реализация..., 2004). Анализ выборок проводился по пластическим признакам в их истинном значении. Признаки нормировались и центрировались, а компоненты в дальнейшем рассматривались как новые признаки и для каждой выборки рассчитывались их средние значения, ошибки и доверительные интервалы. Достоверность различий между выборками определялась с помощью *t*-критерия Стьюдента. При изучении размерно-возрастной изменчивости морфологических призна-

Таблица 1. Признаки, описывающие форму тела дафний и используемые в морфологическом анализе популяций (см. рис. 1: а, б).

| №  | Признак                 | Описание признака                                                                                                                                 |
|----|-------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1  | <i>L</i>                | длина тела – расстояние между точкой наибольшей высоты головы и точкой прикрепления хвостовой иглы (1–2)                                          |
| 2  | <i>W</i>                | максимальная ширина раковины (3–4)                                                                                                                |
| 3  | <i>w.br.</i>            | ширина выводковой камеры – перпендикуляр от линии длины тела до дорсального края, который делит сегмент задне-нижней части раковины пополам (5–6) |
| 4  | <i>w.cap.</i>           | ширина головы – расстояние от кончика рострума до точки наибольшей выпуклости головы с дорсальной стороны, параллельное ширине раковины (7–8)     |
| 5  | <i>l.cap.</i>           | длина головы – расстояние от точки наибольшей высоты головы до середины линии ширины головы (1–9)                                                 |
| 6  | <i>l.helm.</i>          | длина шлема – расстояние от точки наибольшей высоты головы до кончика шлема (1–11)                                                                |
| 7  | <i>l.cap. + l.helm.</i> | суммарная длина головы и шлема (9–11)                                                                                                             |
| 8  | <i>l.r.</i>             | длина рострума – расстояние от кончика рострума до точки наибольшей высоты головы (1–7)                                                           |
| 9  | <i>O</i>                | наибольший диаметр глаза                                                                                                                          |
| 10 | <i>O.cap.</i>           | Расстояние от центра глаза до точки наибольшей высоты головы (1–14)                                                                               |
| 11 | <i>O.m.v.</i>           | расстояние от центра глаза до точки наибольшего изгиба головы с вентральной стороны (10–15)                                                       |
| 12 | <i>r.m.v.</i>           | расстояние от кончика рострума до точки наибольшего изгиба головы с вентральной стороны (7–10)                                                    |
| 13 | <i>m.v.cap.</i>         | расстояние от точки наибольшего изгиба головы с вентральной стороны до точки наибольшей высоты головы (1–10)                                      |
| 14 | <i>m.v.helm.</i>        | наклон шлема – расстояние от точки наибольшего изгиба головы с вентральной стороны до кончика шлема (10–11)                                       |
| 15 | <i>Or</i>               | расстояние от центра глаза до кончика рострума (7–15)                                                                                             |
| 16 | <i>O.w.cap.</i>         | расстояние от центра глаза до середины линии ширины головы (9–15)                                                                                 |
| 17 | <i>cap.d.</i>           | расстояние от точки наибольшей высоты головы до линии ширины головы с дорсальной стороны (1–8)                                                    |
| 18 | <i>r.W.v.</i>           | расстояние от кончика рострума до линии ширины раковины с вентральной стороны (3–7)                                                               |

Таблица 1. Окончание.

|    |                  |                                                                                                             |
|----|------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 19 | <i>w.cap.d.</i>  | расстояние от линии ширины головы с дорсальной стороны до линии ширины раковины с дорсальной стороны (4–8)  |
| 20 | <i>l.t.sp.</i>   | длина хвостовой иглы – расстояние от кончика хвостовой иглы до точки прикрепления ее к раковине (2–12)      |
| 21 | <i>d.l.t.sp.</i> | расстояние от точки прикрепления хвостовой иглы к раковине до линии ширины тела с дорсальной стороны (2–4)  |
| 22 | <i>v.l.t.sp.</i> | расстояние от точки прикрепления хвостовой иглы к раковине до линии ширины тела с вентральной стороны (2–3) |
| 23 | <i>l.cl.</i>     | длина анальных коготков (13–14)                                                                             |

ков сравнивали соседние размерно-возрастные группы, что позволило уменьшить влияние аллометрии на конечный результат. В выборке *D. longispina* сравнения с первой размерно-возрастной группой не проводились ввиду ее малочисленности. При общем анализе выборок использовали первые три компонента, аккумулирующие не менее 90,0 % изменчивости. Направление и меру изменчивости признака определяли по знаку и величине его вклада.

## Результаты

### Размерно-возрастная изменчивость *Daphnia galeata*

#### Популяционная изменчивость

В обоих исследуемых водоемах – оз. Тоджа и оз. Малые Чаны (р. Каргат) *Daphnia galeata* является одним из доминирующих видов кладоцер, обитая практически во всех биотопах, но получая преимущественное развитие в пелагической зоне. По внешней форме дафнии из р. Каргат и оз. Тоджа несколько отличались друг от друга, однако основные диагностические признаки этого вида были одинаковыми для обеих популяций (рис. 5).

В результате анализа популяционной морфологической изменчивости *D. galeata* из различных водоемов были выявлены следующие общие закономерности. В пространстве первой и второй ГК каждая выборка разноразмерных дафний из оз. Тоджа и р. Каргат разделилась на шесть размерно-возрастных групп (рис. 6: *a, б*). Первая ГК состоит из примерно равных положительных вкладов всех признаков и полученное распределение особей по этой компоненте показывает, что она отражает размерно-возрастную изменчивость – 84,8 и 86,4 % соответственно (табл. 2).



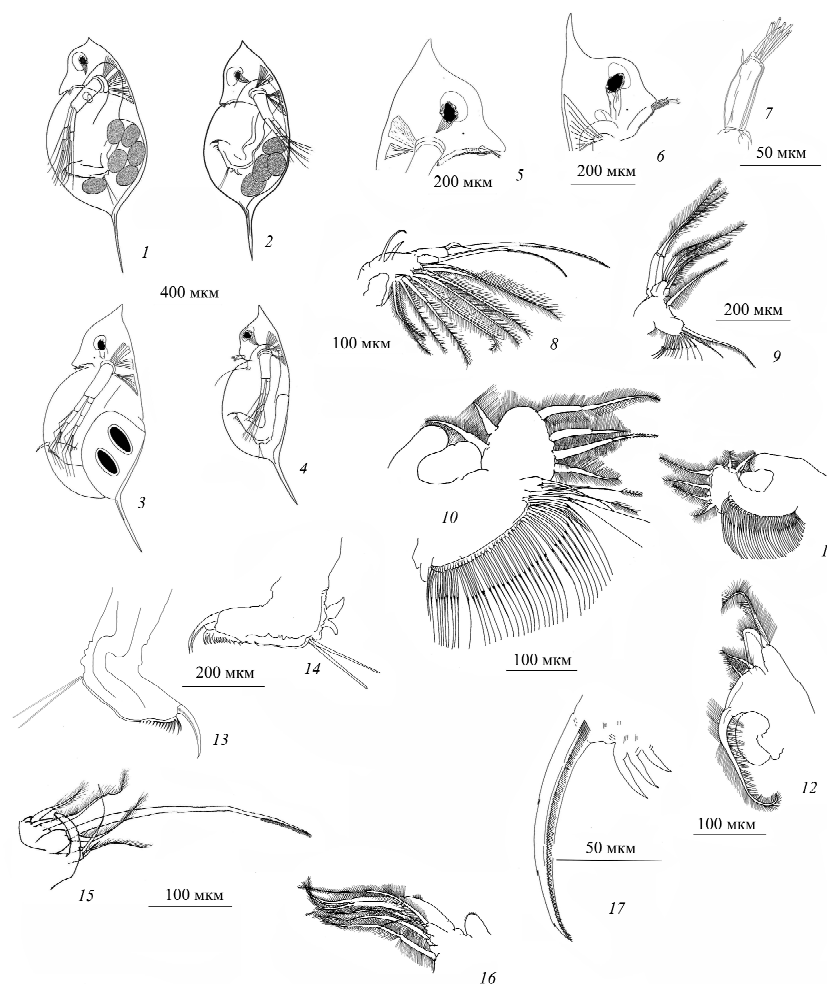


Рис. 5. Внешний вид и диагностические признаки *D. galeata*.

Условные обозначения: 1 – партеногенетическая самка из оз. Тоджа; 2 – партеногенетическая самка из р. Каргат; 3 – эфиппальная самка; 4 – самец; 5 – голова самки; 6 – голова самки; 7 – антенна I самца; 8 – нога I самки; 9 – нога II самки; 10 – нога III самки; 11 – нога IV самки; 12 – нога V самки; 13 – постабдомен самца; 14 – постабдомен самки; 15 – нога I самца; 16 – нога II самца; 17 – постабдоменальный коготок самки.

Вторая ГК характеризует изменчивость формы головы дафний в обоих водоемах (положительные вклады признаков *l.helm.*, *l.cap.*, *l.helm.*, *m.v.helm.*) и хвостовой иглы для популяции из оз. Тоджа (*l.t.sp.*). Отрицательный вклад в эту компоненту вносят признаки верхней части раковины *w.br.*, *r.W.v.* – общие для обеих популяций; *w.cap.d.* – для популяции из р. Каргат и для нее же признак, характеризующий форму и длину ростру-

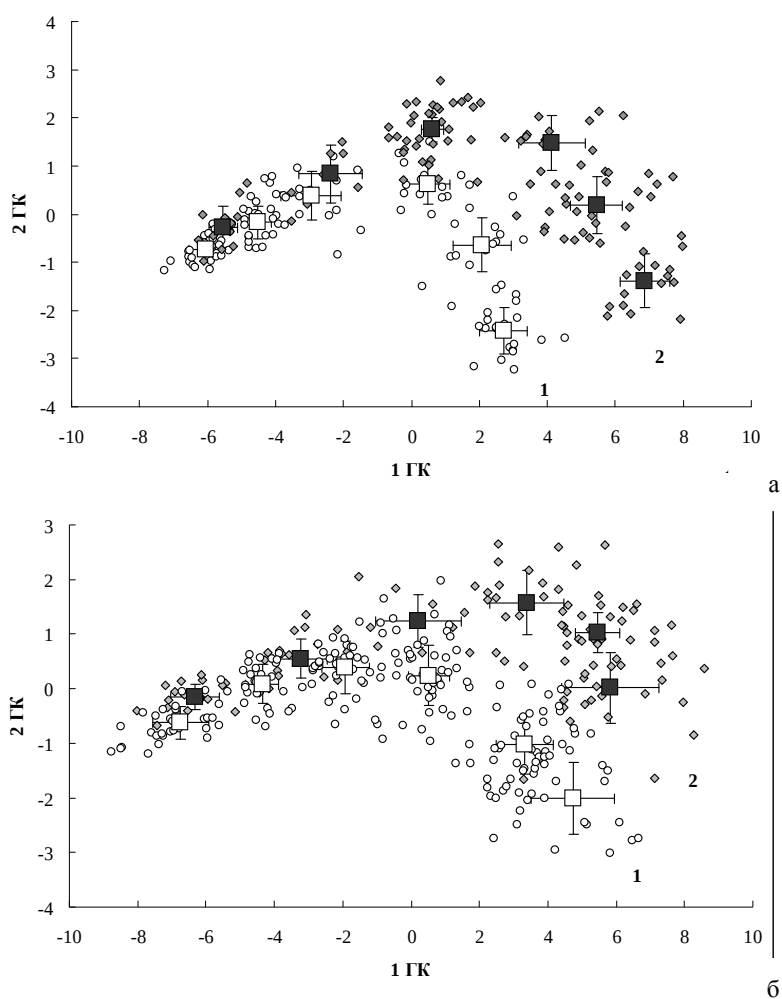


Рис. 6. Облака распределений и центры размерно-возрастных групп выборок *D. galeata* из оз. Тоджа (а) и устья р. Каргат (б) по пластическим признакам в пространстве главных компонент;  $\pm$  среднеквадратичное отклонение. Условные обозначения: (а) 1 – 3 июля, 2 – 29 июля; (б) 1 – 1 июня, 2 – 11 июня.

Таблица 2. Вклады пластических признаков совокупных выборок *D. galeata* в главные компоненты.

| Признак                 | оз. Тоджа,<br>3 и 29 июля |       |       | устье р. Каргат,<br>1 и 11 июня |       |       |
|-------------------------|---------------------------|-------|-------|---------------------------------|-------|-------|
|                         | главные компоненты        |       |       | главные компоненты              |       |       |
|                         | I                         | II    | III   | I                               | II    | III   |
| <i>L</i>                | 0,23                      | -0,12 | -0,03 | 0,23                            | -0,07 | 0,00  |
| <i>W</i>                | 0,22                      | -0,17 | 0,04  | 0,22                            | -0,23 | 0,02  |
| <i>w.br.</i>            | 0,21                      | -0,24 | 0,15  | 0,20                            | -0,43 | -0,03 |
| <i>w.cap.</i>           | 0,23                      | -0,04 | 0,01  | 0,23                            | -0,05 | -0,02 |
| <i>l.cap.</i>           | 0,22                      | 0,10  | -0,30 | 0,22                            | 0,15  | -0,18 |
| <i>l.helm.</i>          | 0,08                      | 0,69  | 0,00  | 0,18                            | 0,50  | 0,21  |
| <i>l.cap.+l.helm.</i>   | 0,21                      | 0,29  | -0,26 | 0,22                            | 0,27  | -0,06 |
| <i>l.r.</i>             | 0,23                      | 0,01  | 0,10  | 0,22                            | -0,04 | 0,04  |
| <i>O</i>                | 0,23                      | 0,01  | -0,05 | 0,22                            | 0,04  | -0,02 |
| <i>O.m.v.</i>           | 0,21                      | 0,12  | 0,20  | 0,20                            | 0,09  | 0,46  |
| <i>r.m.v.</i>           | 0,22                      | -0,02 | -0,25 | 0,22                            | -0,05 | -0,25 |
| <i>m.v.cap.</i>         | 0,22                      | 0,10  | 0,15  | 0,21                            | 0,14  | 0,19  |
| <i>m.v.helm.</i>        | 0,20                      | 0,29  | 0,17  | 0,20                            | 0,39  | 0,24  |
| <i>Or</i>               | 0,23                      | -0,03 | -0,07 | 0,23                            | -0,03 | -0,08 |
| <i>O.w.cap.</i>         | 0,22                      | 0,06  | -0,31 | 0,21                            | 0,06  | -0,42 |
| <i>cap.d.</i>           | 0,22                      | 0,08  | -0,25 | 0,22                            | 0,11  | -0,24 |
| <i>r.W.v.</i>           | 0,21                      | -0,26 | 0,15  | 0,20                            | -0,29 | 0,37  |
| <i>w.cap.d.</i>         | 0,21                      | -0,21 | 0,17  | 0,21                            | -0,27 | 0,33  |
| <i>l.t.sp.</i>          | 0,18                      | 0,23  | 0,65  | 0,20                            | 0,10  | -0,18 |
| <i>d.l.t.sp.</i>        | 0,22                      | -0,17 | 0,01  | 0,22                            | -0,21 | -0,04 |
| <i>v.l.t.sp.</i>        | 0,22                      | -0,10 | -0,08 | 0,22                            | -0,02 | -0,15 |
| <i>l.cl.</i>            | 0,21                      | -0,12 | -0,08 | 0,21                            | -0,09 | -0,04 |
| Собственное<br>число, % | 84,79                     | 7,34  | 1,84  | 86,43                           | 4,88  | 1,90  |

ма (*r.m.v.*).

Для каждой полученной размерно-возрастной группы были рассчитаны средние размеры тела и доверительный интервал, и по полученным данным построены графики скорости роста (рис. 7: *a*, *b*). Кри-

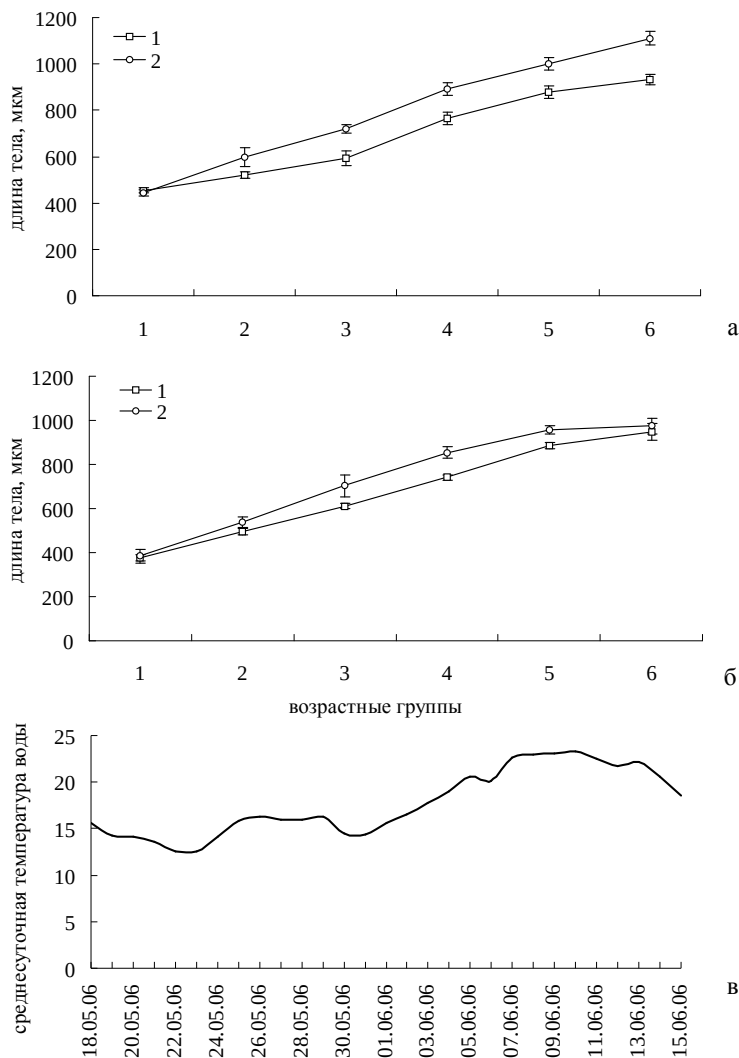


Рис. 7. Кривые линейного роста *D. galeata* из оз. Тоджа (а) и устья р. Каргат (б);  $\pm 1\%$  доверительный интервал. Сезонный ход температуры воды в устье р. Каргат (в). Условные обозначения: см. рис. 6.

вые роста для популяции из оз. Тоджа достоверно различаются между датами наблюдений (в начале и конце июля), однако размеры тела первых размерно-возрастных групп дафний практически одинаковы. Незначительное увеличение скорости роста отмечено между третьей и четвертой размерно-возрастными группами. Скорость роста *D. galeata*

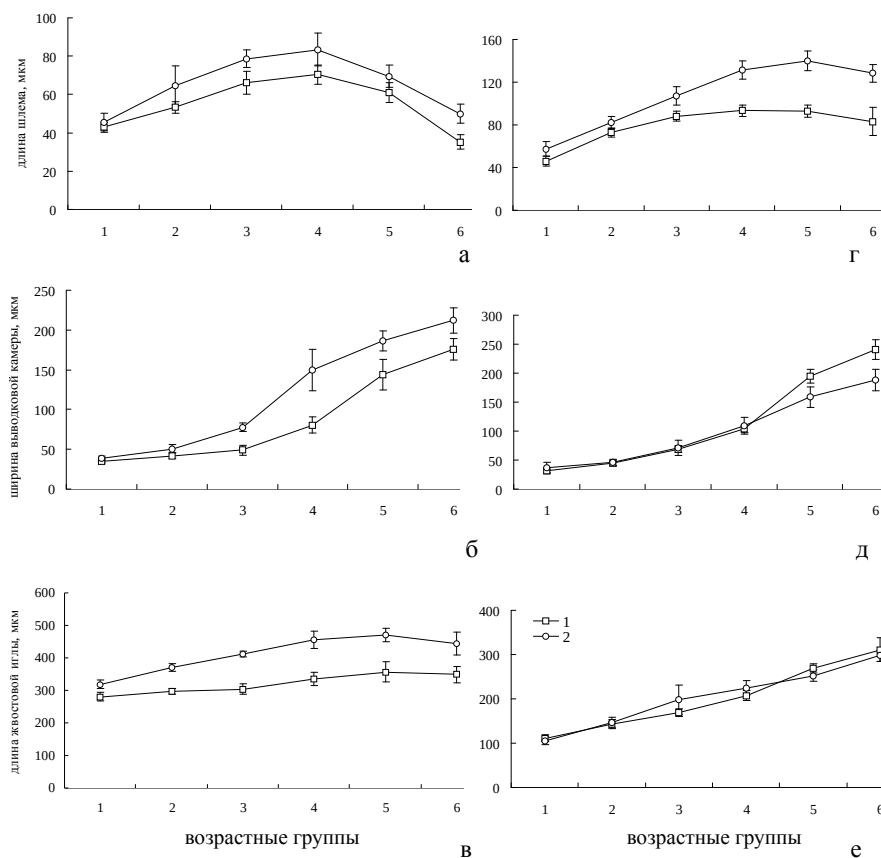


Рис. 8. Размерно-возрастные изменения длины шлема, ширины выводковой камеры и длины хвостовой иглы: а, б, в – *D. galeata* из оз. Тоджа; г, д, е – *D. galeata* из устья р. Каргат;  $\pm 1\%$  доверительный интервал. Условные обозначения: см. рис. 6.

из р. Каргат была достоверно выше 11 июня по сравнению с 1 июня. Дафнии из обеих выборок характеризуются равномерным ростом, несколько замедляющимся к шестой размерно-возрастной группе (рис. 7). При попарном сравнении размерно-возрастных групп между первыми и шестыми группами не обнаружено различий по линейным размерам в разные даты наблюдений.

Для дафний из обеих популяций отмечен аллометрический рост таких признаков, как размеры выводковой камеры, шлема и хвостовой иглы

(рис. 8).

### **Размерно-возрастная изменчивость**

При анализе изменчивости формы тела дафний в процессе роста сравнение проводили между размерно-возрастными группами в каждую дату наблюдений отдельно.

Первые три ГК объясняли до 66,3 % совокупной изменчивости дафний в оз. Тоджа и до 64,0 % в р. Каргат (табл. 3).

При последовательном сравнении – первой со второй, второй с третьей, и так далее – размерно-возрастных групп *D. galeata* из «тоджинской» выборки от 3 июля не обнаружено достоверных различий между средними значениями второй-третьей ГК. Незначительные различия по второй ГК выявлены между четвертой и пятой размерно-возрастными группами ( $P \leq 0,05$ ). Между пятой и шестой группами достоверные различия наблюдались по второй ( $P \leq 0,01$ ) и по третьей ( $P \leq 0,05$ ) ГК. Вторая ГК сформирована положительными вкладами признаков головы *l.cap.*, *l.helm.*, *l.cap. + l.helm.*, *r.m.v.*, *Or*, *O.w.cap.*, *cap.d.*, и отрицательными вкладами признаков, описывающих изменчивость формы верхней части раковины (*r.W.v.*, *w.cap.d.*) и длиной постабдоминальных коготков *l.cl.* Третья ГК сформирована положительными вкладами признаков головы (*l.helm.*, *m.v.cap.*, *m.v.helm.*), хвостовой иглы (*l.t.sp.*) и отрицательным вкладом признака, описывающего форму роострума (*r.m.v.*) (табл. 3).

Сравнение размерно-возрастных групп *D. galeata* из оз. Тоджа в выборке от 29 июля не выявило различий по значимым компонентам между первой и второй, третьей и четвертой возрастными группами. Между четвертой и пятой группами по второй ГК различия незначительные ( $P \leq 0,05$ ), по третьей ГК – достоверные ( $P \leq 0,001$ ). Пятая и шестая группы достоверно различаются по третьей ГК ( $P \leq 0,01$ ), которая аккумулирует изменчивость тех же признаков, что в выборке от 3 июля, за некоторыми исключениями.

По результатам последовательного сравнения – первой со второй, второй с третьей, и так далее – размерно-возрастных групп «каргатской» выборки дафний видно, что достоверных различий между младшими возрастными группами по средним значениям второй-третьей ГК в обеих выборках не наблюдается. Однако пятая и шестая группы значимо различаются по второй ГК ( $P \leq 0,001$ ) в обе даты наблюдений (1 и 11 июня). Вторая ГК отражает изменчивость признаков головы (положительный вклад признаков *l.helm.*, *l.cap. + l.helm.*, *m.v.cap.*, *m.v.helm.*) и раковины (отрицательный вклад *W*, *w.br.*) (табл. 4). Кроме того, в различия между пятой и шестой группами в выборке от 11 июня отрицательный вклад внесли признаки раковины (*w.cap.d.*) и хвостовой иглы (*l.t.sp.*).

Таблица 3. Вклады пластических признаков пятой и шестой размерно-возрастных групп *D. galeata* в главные компоненты.

| Признак                 | оз. Толджа         |       |       |                    |       |       | устье р. Каргат    |       |       |                    |       |       |
|-------------------------|--------------------|-------|-------|--------------------|-------|-------|--------------------|-------|-------|--------------------|-------|-------|
|                         | 3 июля             |       |       | 29 июля            |       |       | 1 июня             |       |       | 11 июня            |       |       |
|                         | Главные компоненты |       |       | Главные компоненты |       |       | Главные компоненты |       |       | Главные компоненты |       |       |
|                         | I                  | II    | III   | I                  | II    | III   | I                  | II    | III   | I                  | II    | III   |
| <i>L</i>                | 0,33               | -0,02 | -0,02 | 0,31               | -0,08 | 0,02  | 0,32               | -0,01 | 0,05  | 0,32               | -0,08 | 0,02  |
| <i>W</i>                | 0,31               | -0,17 | 0,00  | 0,29               | -0,17 | -0,03 | 0,28               | -0,17 | 0,13  | 0,26               | -0,31 | 0,04  |
| <i>w.br.</i>            | 0,26               | -0,10 | -0,16 | 0,16               | -0,25 | -0,13 | 0,21               | -0,27 | 0,10  | 0,16               | -0,36 | 0,05  |
| <i>w.cap.</i>           | 0,30               | 0,01  | 0,15  | 0,29               | -0,05 | 0,05  | 0,32               | -0,01 | 0,08  | 0,3                | -0,08 | -0,07 |
| <i>l.cap.</i>           | 0,16               | 0,37  | -0,05 | 0,19               | 0,42  | -0,08 | 0,17               | 0,19  | -0,42 | 0,28               | 0,23  | -0,02 |
| <i>l.helm.</i>          | -0,19              | 0,26  | 0,31  | -0,11              | 0,20  | 0,22  | 0,09               | 0,35  | 0,14  | 0,12               | 0,29  | -0,32 |
| <i>l.cap + l.helm.</i>  | -0,01              | 0,44  | 0,17  | 0,12               | 0,50  | 0,04  | 0,19               | 0,37  | -0,23 | 0,26               | 0,32  | -0,17 |
| <i>l.r.</i>             | 0,26               | 0,02  | -0,05 | 0,27               | -0,09 | -0,06 | 0,18               | 0,04  | 0,21  | 0,21               | -0,21 | -0,13 |
| <i>O</i>                | 0,23               | 0,17  | 0,10  | 0,23               | 0,14  | 0,17  | 0,27               | 0,2   | -0,05 | 0,20               | -0,04 | -0,01 |
| <i>O.m.v.</i>           | 0,12               | 0,08  | 0,15  | 0,15               | 0,01  | 0,07  | 0,11               | 0,18  | 0,34  | 0,11               | 0,17  | -0,21 |
| <i>r.m.v.</i>           | 0,08               | 0,32  | -0,29 | 0,17               | 0,18  | -0,33 | 0,25               | -0,17 | -0,15 | 0,2                | 0,14  | 0,34  |
| <i>m.v.cap.</i>         | 0,22               | -0,14 | 0,40  | 0,20               | 0,00  | 0,48  | 0,13               | 0,39  | 0,08  | 0,23               | -0,07 | -0,34 |
| <i>m.v.helm.</i>        | 0,11               | 0,04  | 0,61  | 0,08               | 0,06  | 0,62  | 0,06               | 0,52  | 0,08  | 0,17               | 0,14  | -0,44 |
| <i>Or</i>               | 0,24               | 0,23  | -0,16 | 0,28               | 0,05  | -0,12 | 0,29               | -0,08 | 0,00  | 0,25               | 0,12  | 0,15  |
| <i>O.w.cap.</i>         | 0,15               | 0,33  | -0,18 | 0,25               | 0,26  | -0,08 | 0,20               | -0,13 | -0,38 | 0,22               | 0,17  | 0,24  |
| <i>cap.d.</i>           | 0,19               | 0,26  | 0,00  | 0,15               | 0,32  | -0,12 | 0,20               | 0,03  | -0,34 | 0,23               | 0,24  | 0,02  |
| <i>r.W.v.</i>           | 0,21               | -0,24 | -0,20 | 0,23               | -0,27 | -0,02 | 0,16               | 0,00  | 0,38  | 0,02               | -0,32 | -0,32 |
| <i>w.cap.d.</i>         | 0,12               | -0,25 | 0,00  | 0,20               | -0,24 | 0,06  | 0,17               | -0,08 | 0,33  | 0,01               | -0,27 | -0,28 |
| <i>l.i.sp.</i>          | -0,05              | -0,07 | 0,22  | -0,09              | -0,13 | -0,01 | 0,21               | -0,14 | -0,01 | 0,13               | -0,09 | 0,19  |
| <i>d.l.i.sp.</i>        | 0,29               | -0,06 | -0,05 | 0,23               | -0,20 | 0,02  | 0,26               | -0,15 | 0,07  | 0,25               | -0,2  | 0,16  |
| <i>v.l.i.sp.</i>        | 0,29               | -0,02 | 0,15  | 0,29               | -0,03 | 0,09  | 0,22               | -0,04 | -0,1  | 0,27               | -0,02 | 0,22  |
| <i>l.cl.</i>            | 0,14               | -0,21 | -0,03 | 0,15               | -0,04 | -0,33 | 0,15               | -0,06 | -0,03 | 0,16               | -0,30 | 0,05  |
| Собственное<br>число, % | 36,87              | 20,48 | 8,93  | 43,12              | 13,42 | 9,26  | 38,73              | 13,92 | 11,43 | 37,15              | 14,28 | 11,17 |

### Временная изменчивость

При анализе временной морфологической изменчивости сравнивали между собой одни и те же размерно-возрастные группы дафний, которые были выделены в каждой выборке в разные даты наблюдений, например, первую с первой, вторую со второй, третью с третьей, и т.д.

Между размерно-возрастными группами дафний из оз. Тоджа (выборки от 3 и 29 июля) выявлены достоверные различия только по первой ГК ( $P \leq 0,001$ ), по остальным компонентам группы достоверно не различались.

Одни и те же размерно-возрастные группы из «каргатских» выборок в разные даты наблюдений (от 1 и 11 июня) также различаются друг от друга по первой ГК ( $P \leq 0,001$ ), за исключением первых групп (табл. 4), которые сходны по первой и третьей, но различаются по второй ГК ( $P \leq 0,01$ ). Вторые размерно-возрастные группы слабо отличаются по второй ГК ( $P \leq 0,05$ ) и сходны по третьей ГК. Выявлены сезонные различия между третьими размерно-возрастными группами по второй ГК ( $P \leq 0,01$ ). Между выборками четвертых и пятых групп различий не обнаружено. Шестые размерно-возрастные группы достоверно различаются по второй ГК ( $P \leq 0,001$ ).

Сравнение особей первых размерно-возрастных групп выявило, что во вторую ГК основной положительный вклад внесли признаки раковины (*r.W.v.*, *w.cap.d.*), а основной отрицательный вклад – признаки головы (*l.cap.*, *l.cap.+l.helm.*, *O.w.cap.*, *m.v.cap.*). Для дафний третьих групп показано, что вторая ГК сформирована положительным вкладом признаков головы (*l.cap.*, *l.helm.*, *l.cap.+l.helm.*, *m.v.helm.*) и отрицательными вкладами признаков раковины (*W*, *w.br.*, *d.l.t.sp.*). При сравнении шестых размерно-возрастных групп выявлено, что во вторую ГК основной положительный вклад внесли признаки головы (*l.cap.*, *l.helm.*, *l.cap.+l.helm.*, *m.v.helm.*), а основной отрицательный вклад – признаки раковины (*W*, *w.br.*, *d.l.t.sp.*, *v.l.t.sp.*).

### Размерно-возрастная изменчивость *Daphnia longispina*

В Телецком озере представители рода *Daphnia* впервые были зарегистрированы в 1989 г. и первоначально идентифицированы как *D. hyalina* (Зуйкова, 1998). В настоящее время, с учетом последних таксономических исследований этого рода, она отнесена к виду *D. longispina* (рис. 9). В озере этот вид не достигает высокой численности и в пелагиали встречаются чрезвычайно редко. Однако в придаточном водоеме, имеющем временную связь с озером в весенний период, *D. longispina* довольно обильна в течение июля-августа, в период максимального прогрева воды. Вероятно, развитие дафний в Телецком озере ограничивается низкой температурой воды в течение вегетационного сезона и низким количеством доступных кормо-



Таблица 4. Вклады морфологических признаков первых, третьих и шестых размерно-возрастных групп дафний в главные компоненты при анализе сезонной изменчивости (р. Каргаг).

| Признак                 | Первые группы      |       |       | Третьи группы      |       |       | Шестые группы      |       |       |
|-------------------------|--------------------|-------|-------|--------------------|-------|-------|--------------------|-------|-------|
|                         | Главные компоненты |       |       | Главные компоненты |       |       | Главные компоненты |       |       |
|                         | I                  | II    | III   | I                  | II    | III   | I                  | II    | III   |
| <i>L</i>                | 0,27               | 0,06  | -0,06 | 0,29               | -0,16 | -0,03 | 0,27               | -0,07 | 0,12  |
| <i>W</i>                | 0,26               | 0,11  | 0,03  | 0,16               | -0,43 | -0,04 | 0,22               | -0,35 | 0,06  |
| <i>w.br.</i>            | 0,18               | -0,04 | 0,41  | 0,03               | -0,43 | -0,16 | 0,14               | -0,44 | -0,12 |
| <i>w.cap.</i>           | 0,25               | 0,07  | 0,04  | 0,29               | -0,14 | 0,06  | 0,25               | -0,14 | 0,05  |
| <i>l.cap.</i>           | 0,23               | -0,30 | -0,15 | 0,25               | 0,21  | -0,18 | 0,25               | 0,21  | -0,19 |
| <i>l.helm.</i>          | 0,18               | -0,01 | 0,13  | 0,21               | 0,27  | 0,16  | 0,16               | 0,32  | 0,17  |
| <i>l.cap.+l.helm.</i>   | 0,26               | -0,22 | -0,04 | 0,27               | 0,28  | 0,00  | 0,25               | 0,29  | -0,07 |
| <i>l.r.</i>             | 0,20               | 0,15  | -0,02 | 0,22               | -0,04 | 0,27  | 0,20               | -0,13 | 0,06  |
| <i>O</i>                | 0,26               | -0,06 | -0,17 | 0,31               | 0,03  | -0,04 | 0,28               | 0,06  | -0,04 |
| <i>O.m.v.</i>           | 0,19               | 0,13  | 0,21  | 0,13               | -0,02 | 0,37  | 0,12               | 0,18  | -0,14 |
| <i>r.m.v.</i>           | 0,24               | 0,08  | 0,05  | 0,19               | -0,13 | -0,07 | 0,25               | 0,05  | 0,05  |
| <i>m.v.cap.</i>         | 0,21               | -0,08 | -0,25 | 0,26               | 0,07  | 0,07  | 0,23               | 0,00  | -0,10 |
| <i>m.v.helm.</i>        | 0,24               | -0,10 | -0,14 | 0,24               | 0,28  | 0,12  | 0,22               | 0,32  | 0,02  |
| <i>Or</i>               | 0,24               | 0,13  | 0,17  | 0,27               | -0,07 | 0,02  | 0,26               | 0,02  | 0,02  |
| <i>O.w.cap.</i>         | 0,21               | -0,23 | -0,12 | 0,19               | 0,13  | -0,24 | 0,23               | 0,05  | -0,14 |
| <i>cap.d.</i>           | 0,24               | -0,28 | -0,06 | 0,20               | 0,15  | -0,16 | 0,24               | 0,17  | -0,19 |
| <i>r.W.v.</i>           | 0,12               | 0,51  | -0,29 | 0,07               | -0,19 | 0,51  | 0,12               | -0,08 | 0,58  |
| <i>w.cap.d.</i>         | 0,12               | 0,50  | -0,32 | 0,03               | -0,16 | 0,47  | 0,12               | -0,09 | 0,57  |
| <i>l.t.sp.</i>          | 0,03               | -0,19 | -0,47 | 0,20               | 0,15  | 0,05  | 0,22               | 0,00  | -0,02 |
| <i>d.l.t.sp.</i>        | 0,21               | 0,04  | 0,41  | 0,19               | -0,35 | -0,20 | 0,19               | -0,38 | -0,17 |
| <i>v.l.t.sp.</i>        | 0,23               | -0,11 | 0,06  | 0,24               | -0,16 | -0,26 | 0,19               | -0,26 | -0,26 |
| <i>l.cl.</i>            | 0,16               | 0,25  | 0,10  | 0,15               | -0,08 | -0,01 | 0,15               | 0,09  | 0,23  |
| Собственное<br>число, % | 54,56              | 10,19 | 7,66  | 43,17              | 16,58 | 10,96 | 52,14              | 11,24 | 10,32 |

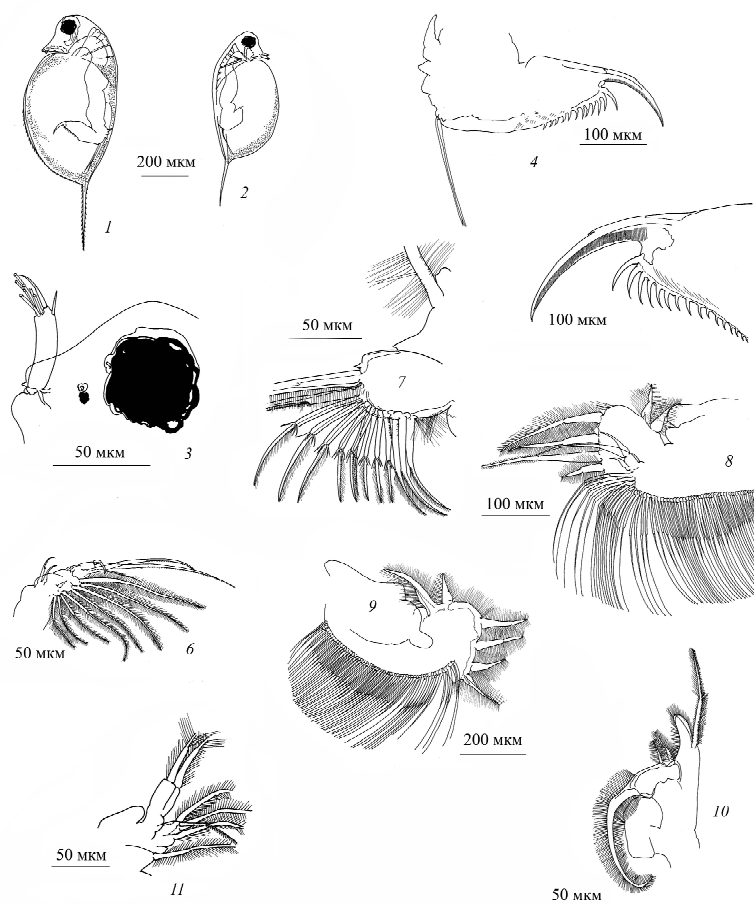


Рис. 9. Внешний вид и диагностические признаки *Daphnia longispina*. Условные обозначения: 1 – партеногенетическая самка; 2 – самец; 3 – голова самки; 4 – постабдомен самки; 5 – постабдоминальный коготок самки; 6 – нога I самки; 7 – гнатобаза ноги II самки; 8 – нога III самки; 9 – нога IV самки; 10 – нога IV самки; 11 – нога I самца.

вых объектов. По всей видимости, цикл развития этого вида в озере очень короткий, поскольку в конце июня отмечаются лишь единичные ювенильные особи, а в середине августа – уже эфиппийные самки.

В пространстве первых двух главных компонент выборка *D. longispina* из Телецкого озера разделилась на шесть размерно-возрастных групп, как и выборки близкородственного вида *D. galeata* из более теплых эвтрофных водоемов – оз. Тоджа и р. Каргат (рис. 10). Боль-

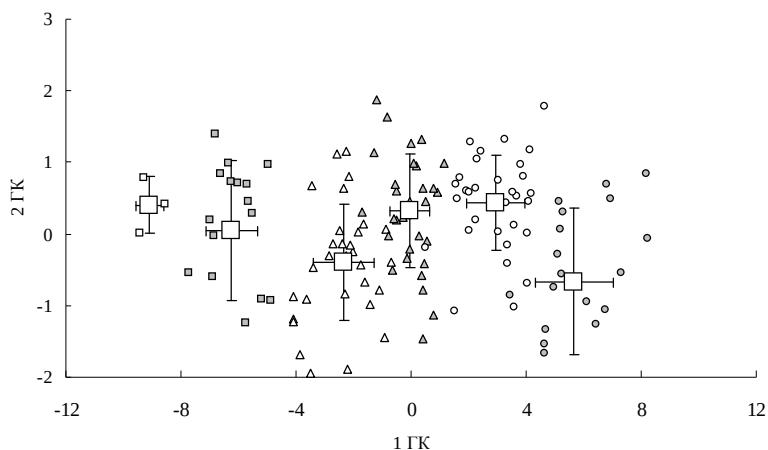


Рис. 10. Облака распределений и центроиды размерно-возрастных групп выборки *D. longispina* из Телецкого озера по пластическим признакам в пространстве главных компонент;  $\pm$  среднеквадратичное отклонение.

шая часть изменчивости *D. longispina* также сосредоточена в первых трех компонентах, первая из которых отражает размерно-возрастную изменчивость.

Анализ вкладов признаков во вторую компоненту показал, что в процессе роста дафний сильнее всего изменяются признаки головы (*l.cap.*, *cap.d.*), признаки, характеризующие расположение глаза (*O.cap.*, *O.w.cap.*), форму и длину рострума (*r.m.v.*) и форму верхней части раковины (*r.W.v.*, *w.cap.d.*) (табл. 5). Третья ГК также сформирована признаками, описывающими расположение глаза (*O.cap.*, *O.m.v.*), форму вентрального края головы (*m.v.cap.*), верхнего края раковины (*r.W.v.*, *w.cap.d.*) и длиной хвостовой иглы (*l.t.sp.*).

Анализ морфологической изменчивости признаков при последовательном сравнении – первой со второй, второй с третьей, и так далее – размерно-возрастных групп *D. longispina* показал, что различия между первой-четвертой группами по средним значениям ГК незначительны, несмотря на высокую изменчивость дафний. Старшие возрастные группы отличаются друг от друга довольно сильно. Шестая размерно-возрастная группа наиболее существенно отличается от младших групп ( $P \leq 0,001$ ).

Для каждой размерно-возрастной группы были рассчитаны средние размеры тела и доверительный интервал, и по полученным данным построены графики скорости роста тела, выводковой камеры и хвостовой иглы.

Скорость роста тела между размерно-возрастными группами увели-

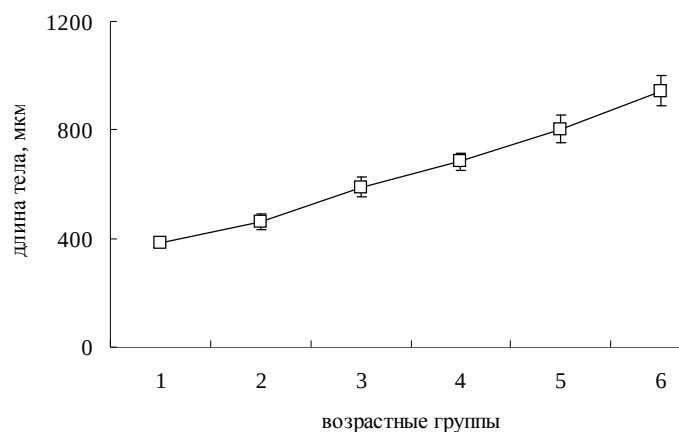


Рис. 11. Кривая линейного роста *D. longispina* из Телецкого озера;  $\pm 1\%$  доверительный интервал.

чивается постепенно (рис. 11). Рост выводковой камеры и хвостовой иглы у *D. longispina* является аллометрическим (рис. 12: а, б), при этом аллометрия хвостовой иглы выражена слабо.

#### Размерно-возрастная изменчивость *Daphnia curvirostris*

В реке Каргат *Daphnia curvirostris* обитает в прибрежной тростниковой зоне, образуя довольно многочисленные скопления. Впервые этот вид в бассейне оз. Чаны зарегистрирован в 2006 г., в списках видов более ранних исследований зоопланктона оз. Чаны этот вид не указан (Иванов, Макарецца, 1982; Визер, 1986; Тимофеева, 1986; Ермолаев, Визер, 2001; Ермолаева, Бурмистрова, 2005). Вполне вероятно, что исследователи путали его с видом *D. pulex*, определяя видовую принадлежность исключительно по самкам и не принимая во внимание признаки самцов (рис. 13). Обращает на себя внимание необычная для *D. curvirostris* форма тела в популяции р. Каргат — на первый взгляд, без тщательного рассмотрения диагностических признаков, особой легко можно спутать с видом *D. longispina*, обитающего в этом же биотопе. Для того чтобы проверить, изменится ли форма тела *D. curvirostris* в искусственных условиях, был выращен лабораторный клон. Оказалось, что форма тела этих дафний приняла очертания, более характерные для данного вида.

Во временном водоеме рядом с оз. Дорог-Холь особи *D. curvirostris* характеризуются типичной для вида формой тела (рис. 13).

Как и выборки видов *D. galeata* и *D. longispina*, выборка *D. curvirostris* из природной популяции р. Каргат в пространстве двух первых главных компонент распалась на шесть размерно-возрастных групп, а выборка

Таблица 5. Вклады пластических признаков выборки *D. longispina* в главные компоненты.

| Признак                 | Главные компоненты |       |       |
|-------------------------|--------------------|-------|-------|
|                         | I                  | II    | III   |
| <i>L</i>                | 0,25               | -0,04 | -0,11 |
| <i>W</i>                | 0,24               | -0,08 | -0,17 |
| <i>w.br.</i>            | 0,23               | -0,09 | -0,11 |
| <i>w.cap.</i>           | 0,25               | 0,01  | 0,00  |
| <i>l.cap.</i>           | 0,23               | 0,29  | 0,26  |
| <i>O.cap.</i>           | 0,20               | -0,41 | 0,22  |
| <i>O</i>                | 0,23               | 0,02  | -0,07 |
| <i>lr</i>               | 0,25               | 0,04  | 0,07  |
| <i>O.m.v.</i>           | 0,18               | -0,27 | 0,65  |
| <i>r.m.v.</i>           | 0,23               | 0,27  | -0,04 |
| <i>m.v.cap.</i>         | 0,23               | -0,15 | 0,28  |
| <i>Or</i>               | 0,24               | 0,08  | 0,10  |
| <i>O.w.cap.</i>         | 0,20               | 0,64  | 0,03  |
| <i>cap.d.</i>           | 0,23               | 0,25  | 0,15  |
| <i>r.W.v.</i>           | 0,23               | -0,21 | -0,33 |
| <i>w.cap.d.</i>         | 0,23               | -0,20 | -0,27 |
| <i>l.t.sp.</i>          | 0,20               | -0,06 | -0,29 |
| <i>d.l.t.sp.</i>        | 0,24               | -0,06 | -0,12 |
| <i>v.l.t.sp.</i>        | 0,24               | -0,04 | -0,10 |
| Собственное<br>число, % | 84,75              | 4,40  | 3,64  |

лабораторного клона – на пять (рис. 14). Первая ГК состоит из примерно равных положительных вкладов всех признаков и полученное распределение особей по этой компоненте показывает, что она отражает размерно-возрастную изменчивость – 70,4 и 86,3 %, соответственно (табл. 6). Вторая ГК отражает изменчивость формы головы в обеих выборках (*O.cap.*, *O.m.v.*, *O.w.cap.*, *m.v.cap.*) и изменчивость длины хвостовой иглы (*l.t.sp.*) и диаметра глаза (*O*) для особей из природной популяции. Третья ГК также характеризует изменчивость признаков головы (*l.cap.*, *O.w.cap.* – для обеих выборок, *O.cap.* и *m.v.cap.* – для выборки из лабораторного клона, *cap.d.* – для выборки из природной популяции), признаков, описывающих форму верхнего края раковины – *r.W.v.* и *w.cap.d.* и изменчивость длины хвостовой иглы.

При последовательном сравнении – первой со второй, второй с третьей, и так далее – размерно-возрастных групп *D. curvirostris* из природной популяции обнаружены незначительные различия между средними значениями второй-третьей ГК. Так, достоверные различия между группами по второй и третьей ГК в большинстве случаев отсутствуют, либо

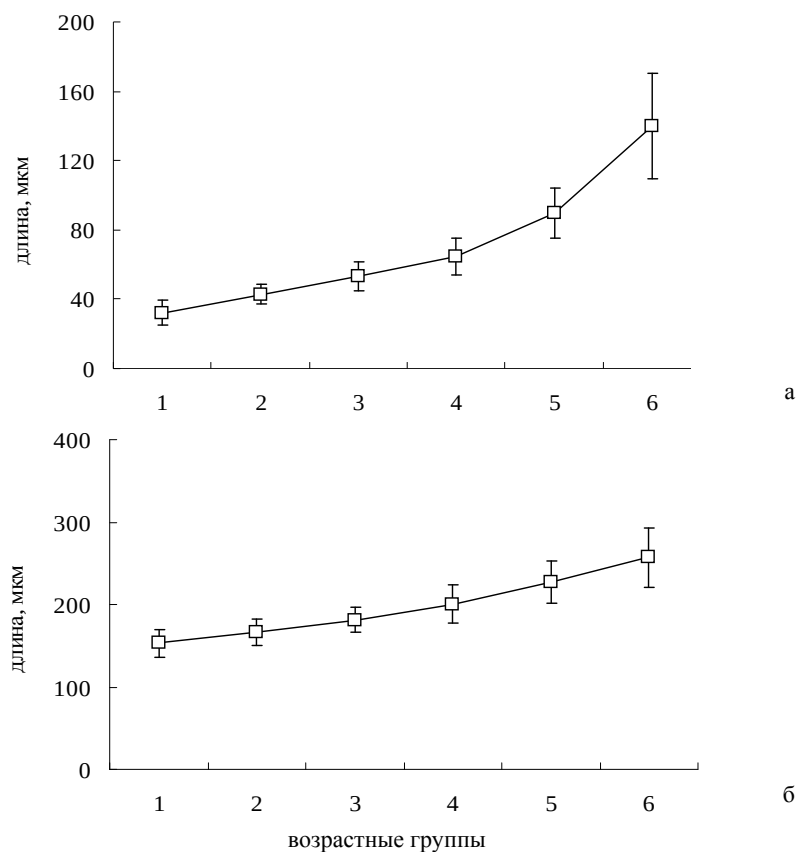


Рис. 12. Размерно-возрастные изменения ширины выводковой камеры (а) и длины хвостовой иглы (б) *D. longispina* из Телецкого озера;  $\pm 1\%$  доверительный интервал.

они незначительны ( $P \leq 0,01$ ) и касаются, главным образом, старших размерно-возрастных групп, только по третьей ГК различия наблюдаются между первой и третьей группами ( $P \leq 0,01$ ). Напротив, в выборке из лабораторного клона различия чаще встречаются между младшими размерно-возрастными группами как по второй, так и по третьей ГК ( $P \leq 0,01$ ;  $P \leq 0,05$ ).

Размерно-возрастная изменчивость *D. curvirostris* из оз. Дорог-Холь характеризуется сходными закономерностями с изменчивостью этого вида из р. Каргат. В пространстве первой и второй ГК данная выборка разделилась на четыре размерно-возрастные группы, что меньше, чем в предыдущих исследованных популяциях (рис. 15). Очевидно, это объясня-

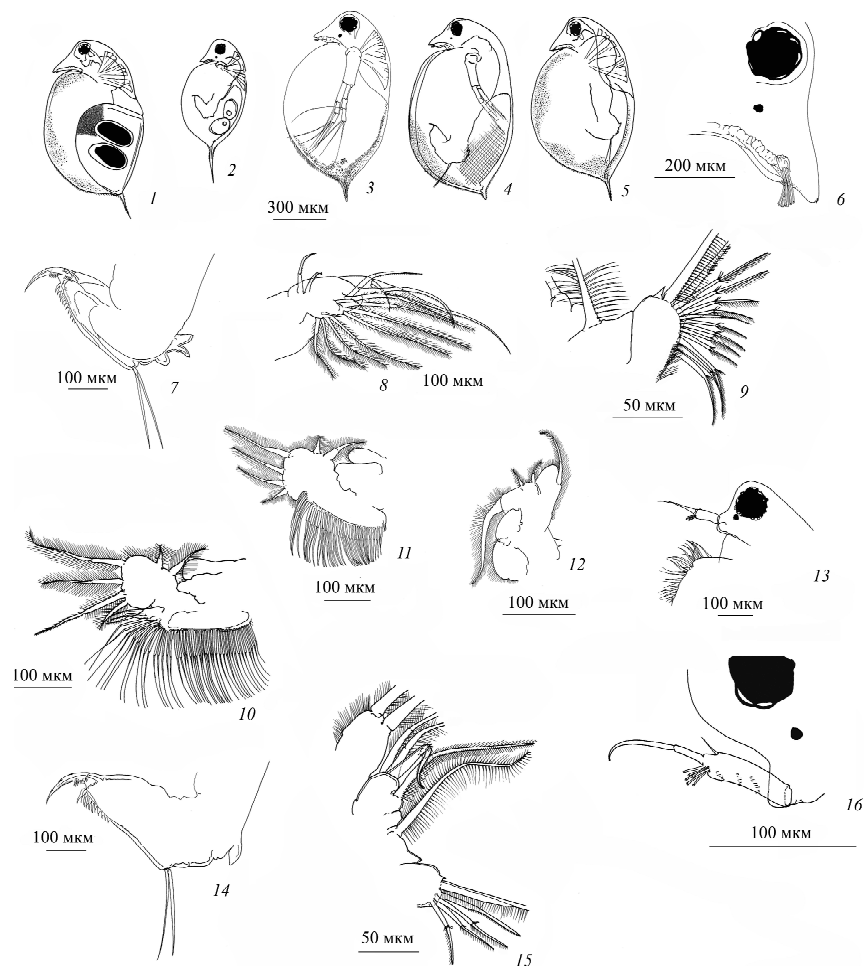


Рис. 13. Внешний вид и диагностические признаки *D. curvirostris*.

Условные обозначения: 1 – эфиппальная самка из оз. Дорог Холь; 2, 3 – партеногенетические самки из р. Крагат; 4 – партеногенетическая самка из р. Крагат (лабораторный клон); 5 – партеногенетическая самка из оз. Дорог-Холь; 6 – роstrum самки; 7 – постабдомен самки; 8 – нога I самки; 9 – гнатобаза ноги II самки; 10 – нога III самки; 11 – нога IV самки; 12 – нога V самки; 13 – голова самца; 14 – постабдомен самца; 15 – гнатобаза ноги II самца; 16 – антенна I и роstrum самца.

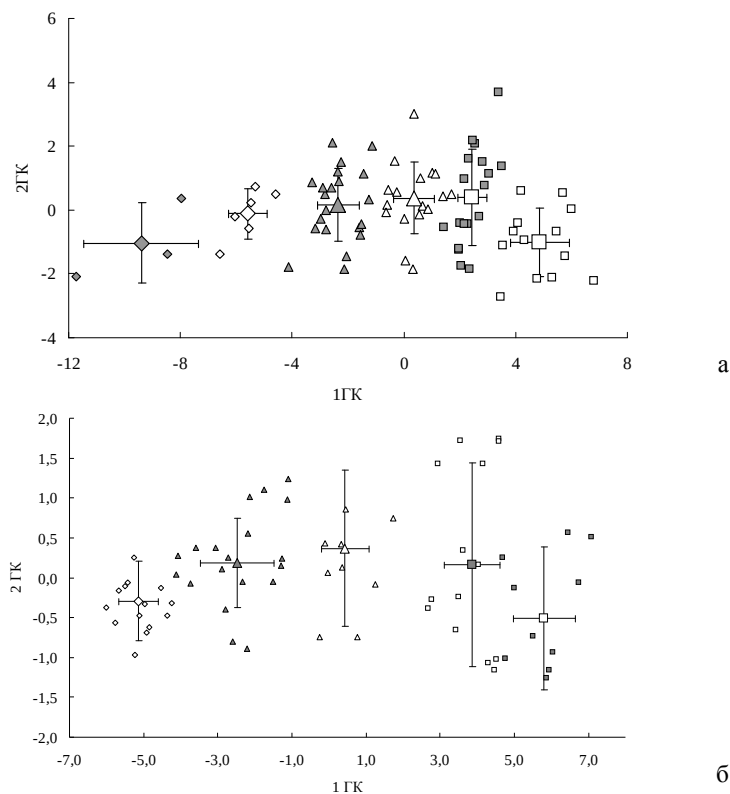


Рис. 14. Облака распределений и центроиды размерно-возрастных групп выборок *D. curvirostris* из природной популяции р. Каргат (а) и ее лабораторного клона (б) по пластическим признакам в пространстве первой и второй главных компонент;  $\pm$  среднеквадратичное отклонение.

ется отсутствием в выборке дафний младших возрастов. Размеры особей в этой выборке колеблются от 0,65 до 1,30 мм, тогда как «каргатская» выборка включала размерный ряд от 0,32 до 0,76 мм для природной популяции и от 0,32 до 1,30 мм для лабораторного клона, при этом особи старших половозрелых размерно-возрастных групп были значительно мельче в природной популяции. Первая ГК состоит из примерно равных положительных вкладов всех признаков и полученное распределение особей по этой компоненте показывает, что она отражает размерно-возрастную изменчивость – 62,8 % (табл. 7).

Вторая ГК характеризует изменчивость формы головы дафний (положительные вклады признаков *O.cap.*, *O.m.v.* и отрицательные – *O.w.cap.*,



Таблица 6. Вклады пластических признаков выборки *D. curvirostris* из р. Каргат в главные компоненты.

| Признак                 | Природная популяция |       |       | Лабораторный клон  |       |       |
|-------------------------|---------------------|-------|-------|--------------------|-------|-------|
|                         | Главные компоненты  |       |       | Главные компоненты |       |       |
|                         | I                   | II    | III   | I                  | II    | III   |
| <i>L</i>                | 0,27                | -0,07 | -0,13 | 0,25               | -0,01 | -0,06 |
| <i>W</i>                | 0,26                | -0,08 | -0,15 | 0,24               | -0,03 | -0,10 |
| <i>w.br.</i>            | 0,23                | -0,16 | -0,10 | 0,24               | -0,12 | -0,11 |
| <i>w.cap.</i>           | 0,26                | 0,00  | -0,01 | 0,24               | -0,03 | 0,06  |
| <i>l.cap.</i>           | 0,24                | -0,10 | 0,34  | 0,22               | -0,19 | 0,47  |
| <i>O.cap.</i>           | 0,18                | 0,47  | -0,02 | 0,19               | -0,42 | 0,43  |
| <i>O</i>                | 0,21                | 0,23  | -0,04 | 0,24               | -0,01 | -0,17 |
| <i>lr</i>               | 0,26                | 0,05  | 0,10  | 0,24               | 0,07  | 0,07  |
| <i>O.m.v.</i>           | 0,16                | 0,49  | -0,12 | 0,21               | 0,47  | -0,02 |
| <i>r.m.v.</i>           | 0,24                | -0,18 | 0,18  | 0,24               | -0,17 | 0,00  |
| <i>m.v.cap.</i>         | 0,18                | 0,37  | 0,09  | 0,22               | 0,36  | 0,24  |
| <i>Or</i>               | 0,26                | -0,05 | 0,06  | 0,24               | 0,04  | -0,04 |
| <i>O.w.cap.</i>         | 0,20                | -0,30 | 0,41  | 0,19               | -0,60 | 0,31  |
| <i>cap.d.</i>           | 0,24                | -0,12 | 0,25  | 0,23               | -0,16 | 0,13  |
| <i>r.W.v.</i>           | 0,24                | -0,01 | -0,34 | 0,23               | 0,00  | -0,29 |
| <i>w.cap.d.</i>         | 0,25                | 0,01  | -0,32 | 0,24               | 0,03  | -0,23 |
| <i>l.t.sp.</i>          | 0,07                | 0,36  | 0,52  | -0,20              | -0,04 | 0,46  |
| <i>d.l.t.sp.</i>        | 0,25                | -0,12 | -0,18 | 0,24               | 0,00  | -0,07 |
| <i>v.l.t.sp.</i>        | 0,25                | -0,12 | -0,12 | 0,24               | 0,01  | -0,02 |
| Собственное<br>число, % | 70,37               | 8,69  | 5,94  | 86,26              | 4,20  | 3,98  |

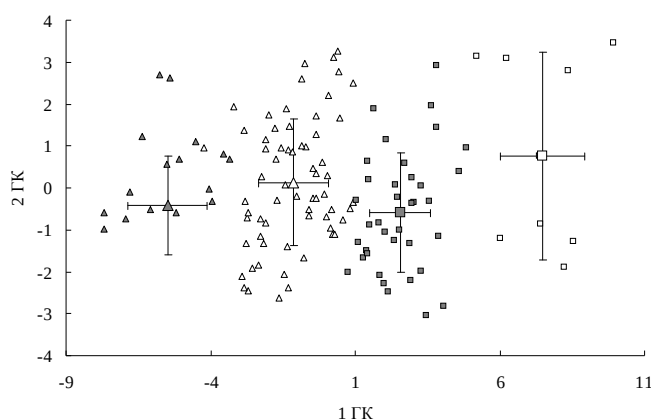


Рис. 15. Облака распределений и центроиды размерно-возрастных групп выборки *D. curvirostris* из оз. Дорог-Холь по пластическим признакам в пространстве первой и второй главных компонент;  $\pm$  среднеквадратичное отклонение.

*l.cap.*) и верхнего края раковины (отрицательный вклад *cap.d.* и положительные вклады признаков *r.W.v.* и *w.cap.d.*). Третья ГК сформирована положительными вкладами признаков головы (*O.cap.*, *O.m.v.*, *m.v.cap.*) и длины хвостовой иглы (*l.t.sp.*) и отрицательными вкладами признаков верхнего края раковины (*r.W.v.* и *w.cap.d.*).

При последовательном сравнении размерно-возрастных групп *D. curvirostris* из оз. Дорог-Холь незначительные различия между средними значениями ГК обнаружены только по второй компоненте в двух сравнениях – между второй–третьей и третьей–четвертой группами ( $P \leq 0,05$ ).

Сравнительный анализ изменчивости всех трех выборок *D. curvirostris* показал, что первая ГК сформирована практически одинаковыми вкладами всех признаков (табл. 8). Вторая ГК отражает изменчивость признаков головы и расположения глаза (положительные вклады *l.cap.*, *O.w.cap.* и *cap.d.*), верхнего края раковины (отрицательные вклады признаков *r.W.v.* и *w.cap.d.*) и длины хвостовой иглы (положительный вклад *l.t.sp.*). Третья ГК сформирована вкладами признаков, характеризующих расположение глаза (положительные вклады *O.cap.* и *O.m.v.* и отрицательный вклад *O.w.cap.*) и длины хвостовой иглы (*l.t.sp.*). В целом следует отметить, что изменчивость *D. curvirostris* во всех популяциях затрагивает комплексы признаков, связанные с формой головы, верхним краем раковины, расположением глаза и с длиной хвостовой иглы.

Для каждой размерно-возрастной группы *D. curvirostris* из всех трех

Таблица 7. Вклады пластических признаков выборки *D. curvirostris* из оз. Дорог-Холь в главные компоненты

| Признак              | Главные компоненты |       |       |
|----------------------|--------------------|-------|-------|
|                      | I                  | II    | III   |
| <i>L</i>             | 0,28               | 0,06  | -0,04 |
| <i>W</i>             | 0,28               | 0,10  | -0,12 |
| <i>w.br.</i>         | 0,26               | 0,00  | -0,09 |
| <i>w.cap.</i>        | 0,27               | -0,07 | 0,02  |
| <i>l.cap.</i>        | 0,20               | -0,36 | 0,17  |
| <i>O.cap.</i>        | 0,15               | 0,35  | 0,38  |
| <i>O</i>             | 0,21               | 0,03  | 0,02  |
| <i>lr</i>            | 0,27               | -0,11 | 0,10  |
| <i>O.m.v.</i>        | 0,13               | 0,41  | 0,37  |
| <i>r.m.v.</i>        | 0,26               | -0,12 | -0,15 |
| <i>m.v.cap.</i>      | 0,12               | -0,14 | 0,60  |
| <i>Or</i>            | 0,28               | 0,02  | -0,03 |
| <i>O.w.cap.</i>      | 0,14               | -0,53 | 0,05  |
| <i>cap.d.</i>        | 0,24               | -0,23 | 0,10  |
| <i>r.W.v.</i>        | 0,21               | 0,32  | -0,23 |
| <i>w.cap.d.</i>      | 0,24               | 0,26  | -0,20 |
| <i>l.t.sp.</i>       | -0,13              | 0,11  | 0,41  |
| <i>d.l.t.sp.</i>     | 0,27               | 0,05  | -0,03 |
| <i>v.l.t.sp.</i>     | 0,28               | 0,02  | -0,01 |
| Собственное число, % | 62,78              | 12,91 | 7,32  |

выборок были рассчитаны средние размеры тела и доверительный интервал, и по полученным данным построены графики скорости роста тела, выводковой камеры и хвостовой иглы (рис. 16, 17).

Скорость роста тела между размерно-возрастными группами увеличивается постепенно, но рост дафний в лабораторном клоне и из дорог-хольской популяции более интенсивный. Рост выводковой камеры и хвостовой иглы у *D. curvirostris* также является аллометрическим, при этом у лабораторного клона ярко выражена аллометрия выводковой камеры (рис. 17: *a*). По-видимому, это объясняется тем, что в лабораторном клоне дафнии созревают быстрее, и в результате этого пятая размерно-возрастная группа представлена большим числом половозрелых самок. Рост хвостовой иглы у *D. curvirostris* с возрастом уменьшается, особенно хорошо это видно для выборок из лабораторного клона и «дорог-хольской» популяции.

### Обсуждение

Тот факт, что большинство выборок дафний разных видов представ-

Таблица 8. Вклады пластических признаков выборок *D. curvirostris* из различных популяций в главные компоненты.

| Признак              | Главные компоненты |       |       |
|----------------------|--------------------|-------|-------|
|                      | I                  | II    | III   |
| <i>L</i>             | 0,26               | -0,08 | -0,05 |
| <i>W</i>             | 0,25               | -0,11 | -0,08 |
| <i>w.br.</i>         | 0,24               | 0,01  | -0,14 |
| <i>w.cap.</i>        | 0,26               | 0,00  | -0,02 |
| <i>l.cap.</i>        | 0,21               | 0,45  | 0,10  |
| <i>O.cap.</i>        | 0,20               | -0,15 | 0,44  |
| <i>O</i>             | 0,22               | 0,09  | 0,13  |
| <i>lr</i>            | 0,25               | 0,07  | 0,05  |
| <i>O.m.v.</i>        | 0,21               | -0,19 | 0,41  |
| <i>r.m.v.</i>        | 0,24               | 0,12  | -0,02 |
| <i>m.v.cap.</i>      | 0,20               | 0,03  | 0,19  |
| <i>Or</i>            | 0,25               | 0,02  | 0,05  |
| <i>O.w.cap.</i>      | 0,16               | 0,63  | -0,29 |
| <i>cap.d.</i>        | 0,24               | 0,22  | -0,02 |
| <i>r.W.v.</i>        | 0,24               | -0,27 | -0,08 |
| <i>w.cap.d.</i>      | 0,24               | -0,24 | -0,09 |
| <i>l.t.sp.</i>       | -0,13              | 0,31  | 0,66  |
| <i>d.l.t.sp.</i>     | 0,25               | -0,09 | -0,07 |
| <i>v.l.t.sp.</i>     | 0,25               | -0,09 | -0,06 |
| Собственное число, % | 77,69              | 6,50  | 5,45  |

лено шестью размерно-возрастными группами, хорошо согласуется с исследованиями по онтогенетическому развитию кладоцер. Ранее было показано, что у представителей рода *Daphnia* до наступления половой зрелости наблюдается от трех до восьми межлиночных стадий (Гиляров, 1987). Графическая интерпретация вкладов признаков по второй и третьей главным компонентам показывает, что в целом морфологические признаки дафний в процессе онтогенеза изменяются сходным образом во всех водоемах.

Различия в скорости роста *D. galeata* между датами наблюдений как в оз. Тоджа, так и в р. Каргат, скорее всего, объясняются сезонными изменениями факторов среды. Как правило, на скорость роста дафний непосредственное влияние оказывают качество и количество кормовых ресурсов, концентрация углерода, фосфора, продолжительность светового дня, температура воды (Urabe, 1988; Urabe, Watanabe, 1991; Urabe, Sterner, 1996; Acharya et al., 2004; Kyle et al., 2006). Вероятно, что с повышением температуры воды (см. рис. 7, в) в оз. Тоджа и р. Каргат, как и в большинстве водоемов умеренного типа, повышается концентрация биогенных веществ

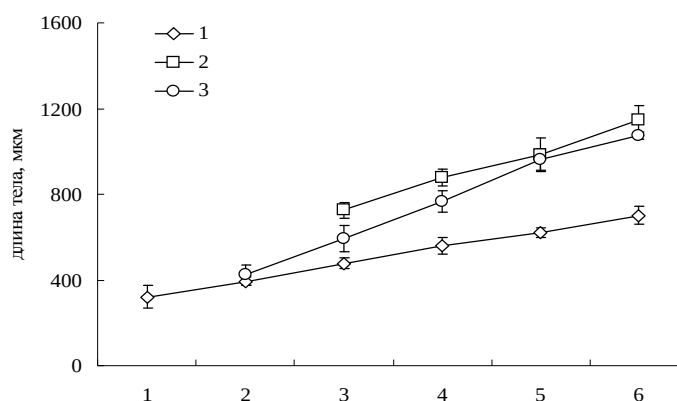


Рис. 16. Кривые линейного роста в разных популяциях *D. curvirostris*;  $\pm 1\%$  доверительный интервал. Условные обозначения: 1 – популяция из р. Каргат, 2 – популяция из оз. Дорог-Холь, 3 – лабораторный клон (р. Каргат).

и доступных кормовых объектов. Косвенным подтверждением данного факта является то, что характер кривой роста дафний в нашем исследовании сходен с кривыми, полученными при изучении влияния различных концентраций пищи на скорость роста и на содержание углерода в раковине на разных стадиях развития дафний (Urabe, 1988; Urabe, Watanabe, 1991). При этом длина тела первых размерно-возрастных групп практически одинакова в разные даты наблюдений. Морфологические различия в форме тела между соседними размерно-возрастными группами *D. galeata* и в оз. Тоджа, и в р. Каргат незначительные, или полностью отсутствуют. Только между пятой и шестой группами выявлены достоверные различия. Анализ основных вкладов признаков показал, что изменение формы тела дафний в процессе роста происходит по одним комплексам признаков и в одном направлении в разные даты наблюдений. Изменчивость в выборках носит общий характер и направление.

Сезонная изменчивость размерно-возрастных групп *D. galeata* в оз. Тоджа невысокая, тогда как в р. Каргат отмечен более сложный характер временной морфологической изменчивости дафний – первые, третьи и шестые группы проявили достоверные различия по значимым компонентам, в то время как между остальными группами достоверных различий не обнаружено.

Для популяций других видов – *D. longispina* и *D. curvirostris* – выявлены сходные с *D. galeata* закономерности в изменении общей формы тела в процессе онтогенетического развития. Для этих видов также отме-

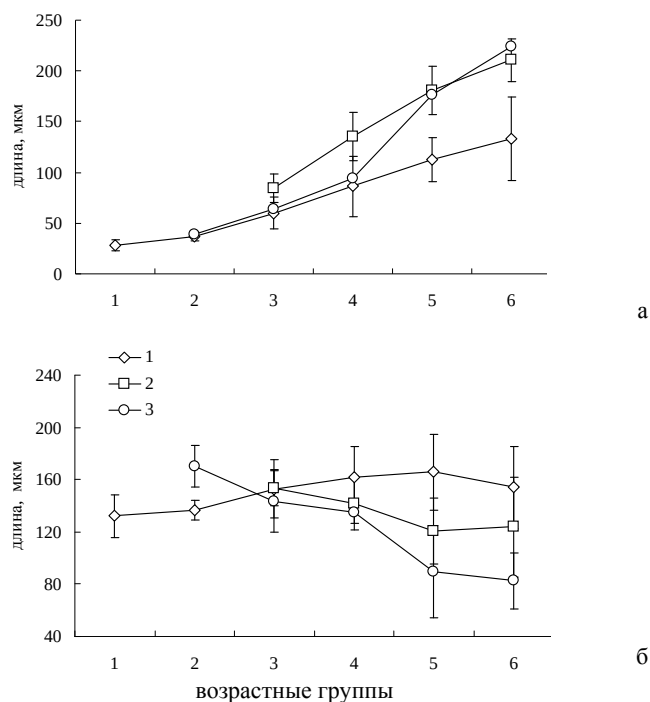


Рис. 17. Размерно-возрастные изменения ширины выводящей камеры (а) и длины хвостовой иглы (б) в разных популяциях *D. curvirostris*;  $\pm 1\%$  доверительный интервал. Условные обозначения: см. рис. 16.

чена большая изменчивость признаков, связанных с формой головы, верхней части раковины и длиной хвостовой иглы и сходный характер скорости роста тела.

Для всех видов отмечена аллометрия таких признаков, как ширина выводящей камеры, длина хвостовой иглы и длина шлема – для *D. galeata*. Во всех выборках *D. galeata* отмечено уменьшение абсолютных размеров шлема и хвостовой иглы с возрастом, несмотря на присутствие беспозвоночных и позвоночных хищников в водоемах. Этот факт свидетельствует о том, что основной пресс хищников, особенно беспозвоночных, направлен в первую очередь на промежуточные (третью–пятую) возрастные группы и согласуется с данными Р. Лагергрена с соавторами (Lagergren et al., 2007).

Аллометрия шлема и хвостовой иглы отмечена и для других видов кладоцер – для *D. lumholtzi* из водохранилища в Северной Америке

(Sorensen, Sterner, 1992), для *D. cucullata*, *Bosmina* (E.) *s. gibbera* и *B. (E.) s. retro-extensa* (Lagergren et al., 2007). Последние авторы отмечают, что аллометрия признаков у кладоцер обычно описывается простой степенной функцией, но известны случаи более сложных зависимостей, соответствующих, например, нелинейной регрессии. Кроме того, они обращают внимание на то, что в дополнение к сезонной изменчивости, как относительный, так и абсолютный размер цикломорфных признаков может существенно меняться в процессе роста животного. Таким образом, анализ онтогенетической изменчивости признаков позволяет лучше понять природу и причины цикломорфоза и является важным при изучении морфологической изменчивости популяций.

### Заключение

Таким образом, выявлены общие закономерности в изменении формы тела в процессе онтогенеза видов *D. galeata*, *D. longispina* и *D. curvirostris* в водоемах различного типа. Большая изменчивость морфотипов размерно-возрастных групп *D. galeata* в устье р. Каргат, по нашему мнению, объясняется нестабильными экологическими условиями водоема, и, вероятно, более высокой степенью генетического полиморфизма этой популяции (вследствие попадания в оз. Чаны других филогенетических линий, например, при переносе эфиппийных яиц птицами). В целом, в процессе онтогенеза у всех видов дафний высокая изменчивость обусловлена признаками, связанными с формой головы и расположением глаза, и в меньшей степени – с формой раковины.

На основании полученных данных мы делаем вывод, что соседние размерно-возрастные группы, за исключением старших возрастов, не имеют значимых морфологических различий и пригодны для изучения внутри- и межпопуляционной изменчивости. При этом исследования должны проводиться на сходных по размерно-возрастному составу выборках дафний. Особенно этот факт следует учитывать при работе с половозрелыми особями, размерно-возрастные группы которых наиболее сильно отличаются друг от друга по форме тела. Сравнение популяций дафний по шестым возрастным группам, которые характеризуются максимальными линейными размерами и ярко выраженными изменениями раковины вследствие развития выводковой камеры, значительно искажает конечный результат. Например, различия между этими группами (пятой–шестой) могут достигать значительной величины и приближаться к уровню подвидовых различий по критерию Майра ( $CD \geq 1,28$ ) (Майр, 1968). Поэтому половозрелые особи четвертой–пятой размерно-возрастных групп видов *D. galeata*, *D. longispina* и *D. curvirostris* наиболее подходят

для изучения популяционной морфологической изменчивости.

### Литература:

- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др., 2004. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Издательство СО РАН. 232 с.
- Визер Л.С., 1986. Зоопланктон озера Чаны // Экология озера Чаны. Новосибирск: Наука. С. 105–115.
- Гиляров А.М., 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука. 189 с.
- Глаголев С.М., 1995. Ветвистоусые раки // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.2. Ракообразные. СПб.: Зоол. ин-т РАН. С. 33–69.
- Ермолаев В.И., Визер Л.С., 2001. Планктон озера Чаны // Сибирск. экол. журн. С. 371–384.
- Ермолаева Н.И., Бурмистрова О.С., 2005. Влияние минерализации на зоопланктон озера Чаны // Сибирск. экол. журн. С. 235–247.
- Зуйкова Е.И., 1998. Современное состояние зоопланктонного сообщества Телецкого озера. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск. 20 с.
- Иванов Н.М., Макарьева Е.С., 1982. Зоопланктон // Пульсирующее озеро Чаны. Л.: Наука. С. 260–272.
- Коровчинский Н.М., 1992. Современное состояние и проблемы систематики ветвистоусых ракообразных // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. СПб.: Гидрометеиздат. С. 4–45.
- Коровчинский Н.М., 2004. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны. М.: Т-во научных изданий КМК. 410 с.
- Котов А.А., 1998. Сравнительный анализ морфологии Anomopoda (Crustacea, Branchiopoda). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 21 с.
- Лакин Г.Ф., 1980. Биометрия. М.: Высш. школа. 293 с.
- Литвинчук Л.Ф., 2007. Систематика и биология рода *Bythotrephes* // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Материалы Всероссийской школы-конференции. Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. 8–12 октября 2007 г. Нижний Новгород: Вектор ТиС. 370 с.
- Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 598 с.
- Мануйлова Е.Ф., 1964. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.-Л.: Наука. 327 с.
- Северцов А.С., 1988. Современные концепции вида // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. Т. 93. Вып. 6. С. 3–15.
- Тимофеева М.С., 1986. Зоопланктон озера Малые Чаны // Экология озера Чаны. Новосибирск: Наука. С. 115–127.
- Шевелева Н.Г., Помазкова Г.И., Бакина М.П., 1994. Виды рода *Daphnia* (Cladocera, Daphniidae) в озере Байкал и водохранилищах Ангаро-Енисейского бассейна // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 9. С. 12–23.
- Микитчак Т., 2004. Морфологічна, розмірно-вікова та вагова характеристики популяції *Daphnia (Daphnia) longispina* O.F.Müller оз. Журавлине (Сколівські Бескиди) // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. Вип. 37. С. 149–158.
- Acharya K., Kyle M., Elser J.J., 2004. Biological stoichiometry of *Daphnia* growth: an



- ecophysiological test of the growth rate hypothesis // *Limnol. Oceanogr.* V. 49 (3). P. 656–665.
- Barata C., Baird D.J., Soares A.M.V.M., 2001. Phenotypic plasticity in *Daphnia magna* Straus: variable maturation instar as an adaptive response to predation pressure // *Oecologia*. V. 129. P. 220–227.
- Benzie J. A. H., 1988. The systematics of Australian *Daphnia* (Cladocera: Daphniidae). Multivariate morphometrics // *Hydrobiologia*. V. 166. P. 163–182.
- Bernott R.J., Dodds W.K., Quist M.C., Guy C.S., 2004. Larval fish-induced phenotypic plasticity of coexisting *Daphnia*: an enclosure experiment // *Fresh. Biol.* V. 49. P. 87–97.
- Burns C.W., 2000. Crowding-induced changes in growth, reproduction and morphology of *Daphnia* // *Fresh. Biol.* V. 43. P. 19–29.
- Gießler S., Mader E., Schwenk K., 1999. Morphological evolution and genetic differentiation in *Daphnia* species complexes // *J. Evol. Biol.* V. 12. P. 710–723.
- Gießler S., 2001. Morphological differentiation within the *Daphnia longispina* group // *Hydrobiologia*. V. 442. P. 55–66.
- Glagolev S.M., 1986. Species composition of *Daphnia* in Lake Glubokoe with notes on the taxonomy and geographical distribution of some species // *Hydrobiologia*. V. 141. P. 55–82.
- Dodson S.I., 1981. Morphological variation of *Daphnia pulex* Leydig (Crustacea: Cladocera) and related species from North America // *Hydrobiologia*. V. 83. P. 101–114.
- Doksæter A., Vijverberg J., 2001. The effect of food and temperature regimes on life-history responses to fish kairomones in *Daphnia hyalina* x *galeata* // *Hydrobiologia*. V. 442. P. 207–214.
- Duffy M.A., Tessier A.J., Kosnik M.A., 2004. Testing the ecological relevance of *Daphnia* species designations // *Fresh. Biol.* V. 49. P. 55–64.
- Haney J.F., Hall D.J., 1973. Sugar-coated *Daphnia*: a preservation technique for Cladocera // *Limnol. Oceanogr.* V. 18. P. 331–333.
- Havel J.E., 1985. Cyclomorphosis of *Daphnia pulex* spined morphs // *Limnol. Oceanogr.* V. 30. №. 4. P. 853–861.
- Hebert P.D.N., Grewe P.M., 1985. Chaoborus-induced shifts in the morphology of *Daphnia ambigua* // *Limnol. Oceanogr.* V. 30. №. 6. P. 1291–1297.
- Flößner D., Kraus K., 1986. On taxonomy of *Daphnia nyalina-galeata* complex (Crustacea: Cladocera) // *Hydrobiologia*. P. 97–115.
- Ishida S., Kotov A.A., Taylor D.J., 2006. A new divergent lineage of *Daphnia* (Cladocera: Anomopoda) and its morphological and genetical differentiation from *Daphnia curvirostris* Eylmann, 1887 // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 146. P. 385–405.
- Kyle M., Acharya K., Weider L.J., Looper K., Elser J.J., 2006. Coupling of growth rate and body stoichiometry in *Daphnia*: a role for maintenance processes? // *Fresh. Biol.* V. 51. P. 2087–2095.
- Laforsch C., Tollrian R., 2004. Inducible defenses in multipredator environments: cyclomorphosis in *Daphnia cucullata* // *Ecology*. V. 85, №. 8. P. 2302–2311.
- Lagergren R., Svensson J.-E., Stenson J. A. E., 2007. Models of ontogenetic allometry in cladocerans morphology studies // *Hydrobiologia*. V. 594. P. 109–116.
- Lajus D.L., Alekseev V.R., 2004. Phenotypic variation and developmental instability of life-history traits: a theory and a case study on within-population variation of resting eggs formation in *Daphnia* // *J. Limnol.* V. 63 (Suppl. 1). P. 37–44.
- Lass S., Spaak P., 2003. Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review // *Hydrobiologia*. V. 491. P. 221–239.

- Mort M.A., 1989. Cyclomorphosis in *Daphnia galeata mendotae*: variation and stability in phenotypic cycles // *Hydrobiologia*. V. 171. P. 159–170.
- Polyshchuk L.V., 1995. Direct positive effect of invertebrate predators on birth rate in *Daphnia* studies with a new method of birth rate analysis // *Limnol. Oceanogr.* V. 40. No. 3. P. 483–489.
- Schwartz S. S., Innes D. J., Hebert P. D. N., 1985. Morphological separation of *Daphnia pulex* and *Daphnia obtusa* in North America // *Limnol. Oceanogr.* V. 30 (1). P. 189–197.
- Sorensen K.H., Sterner R.W., 1992. Extreme cyclomorphosis in *Daphnia lumholtzi* // *Fresh. Biol.* V. 28. P. 257–262.
- Tanner C.J., Branstrator D.K., 2006. Generational and dual-species exposures to invertebrate predators influence relative head size in *Daphnia mendotae* // *J. Plan. Res.* V. 28 (8). P. 793–802.
- Urabe J., 1988. Effect of food conditions on the net production of *Daphnia galeata*: separate assessment of growth and reproduction // *Bull. Plank. Soc. Jap.* V. 35 (2). P. 159–174.
- Urabe J., Sterner R.W., 1996. Regulation of herbivore growth by the balance of light and nutrients // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 93. P. 8465–8469.
- Urabe J., Watanabe Y., 1991. Effect of food concentration on the assimilation and production efficiencies of *Daphnia galeata* G.O. Sars (Crustacea: Cladocera) // *Funct. Ecol.* V. 5. P. 635–641.

**E.I. Zuykova, N.A. Bochkarev**

**Ontogenetic morphology variability in some species  
of genus *Daphnia***

Despite many ecological studies the population morphological variability in the cladoceran genus *Daphnia* is poorly investigated, especially during ontogenetic. Unusual phenotypic plasticity of some *Daphnia* species results in tremendous difficulties in morphological species delineation. The ontogenetic morphological variation of *D. galeata*, *D. longispina*, and *D. curvirostris* was studied revealing the general trends in the body shape variability for different populations. We found the common patterns of the morphological variability of the body shape during ontogenetic for these species. For all *Daphnia* species the strong variability is concern with the characters of head and the position of eye. The growth of the brood pouch width, helmet and tail spine is allometric. The absolute sizes of helmet and tail spines decreased during *Daphnia* ontogenetic. It was shown that the first mature instars of different *Daphnia* species are the most suitable for studying of the interpopulation morphological variation.

**Е.П. Симонов**

**СРАВНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ  
ОСОБЕННОСТЕЙ ДВУХ ВОЗРАСТНЫХ ГРУПП  
ЩИТОМОРДНИКА ОБЫКНОВЕННОГО  
(*GLOYDIUS HALYS*)**

В зависимости от возраста, разные особи одного вида часто обладают своими экологическими особенностями, а экологическая ниша популяции складывается из таковых для отдельных возрастных групп. В связи с этим, детальные представления о взаимоотношениях видовых популяций со средой обитания на всех стадиях жизненного цикла составляющих её особей крайне необходимы для осуществления полноценных и действенных мер по сохранению и воспроизводству ресурсов животного мира.

В онтогенезе пресмыкающихся личиночная стадия отсутствует, и новорожденные рептилии по морфологии практически идентичны родительским особям. Кроме того, немаловажной особенностью рептилий является характер их репродуктивной стратегии. Большинство пресмыкающихся производят на свет относительно не большое количество потомков, но не проявляют какой-либо заботы о потомстве. Новорожденные рептилии, таким образом, полностью автономны и независимы с первых моментов жизни. В связи с этим для пресмыкающихся характерен плавный характер онтогенетических изменений, в том числе и в их экологии.

Среди пресмыкающихся онтогенетические сдвиги особенно ярко и заметно проявляются в использовании местообитаний (Stamps, 1983; Lind and Welsh, 1994; Shine et al., 2002; Nemes et al., 2006), что, в свою очередь, часто является следствием других возрастных изменений в экологии и биологии вида. В настоящем исследовании проанализированы различия в биотопической приуроченности, времени активности и в предпочитаемых температурах окружающей среды между взрослыми и новорожденными щитомордниками в популяции расположенной на территории Новосибирской области.

**Материал и методы**

Исследуемая популяция обыкновенного щитомордника является изолированной и формирует крайнюю часть северной границы ареала вида в целом и северо-западную для номинативного подвида. В районе обитания данной популяции на юго-востоке Новосибирской области, река Бердь пересекает северо-западные отроги Салаирского кряжа, относительные высоты достигают 100–150 м. Средняя температура июля 17,7 °С, сред-

негодовая – 0,3 °С; сумма температур выше 10 °С : 1700–1800 °С. (Кравцов, Донукалова, 1996). Обыкновенный щитомордник является здесь стенопным видом, обитая исключительно на каменистых осыпях и склонах с горно-степной растительностью вдоль реки Бердь (Симонов, 2007).

Наблюдения и учёты проводились с 23 по 30 августа 2008 года в одном из локальных местообитаний (Маслянинский административный район, 5 км к востоку от п. Берёзово; 54°30'N, 84°03'E). Учёты на трансектах с нефиксированной шириной проводились повторно, восемь раз в течение дня (с 8.00 до 21.00) в следующих типах местообитаний:

1. «Скальные участки»: каменные осыпи, обнаженные скалы и нагромождения крупных камней со сходными микроклиматическими параметрами и флорой (проективное покрытие растительности меньше 25 %), преобладающие виды – ежевика *Rubus caesius* L., подмаренник русский *Galium ruthenicum* Willd., полынь холодная *Artemisia frigida* Wild., чистотел *Chelidonium majus* L. (4–5 %), лук-слизун *Allium nutans* L.

2. «Каменистая степь»: крутые склоны южной экспозиции и выходы материнских пород, но в отличие от предыдущего типа местообитаний, здесь имеется почва, сухая и с множеством камней, проективное покрытие растительности составляет примерно 50–60 %. Основные виды растений: ковыли *Stipa* sp., горноколосник колючий *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Meyer, спирея зверобоелистная *Spiraea hypericifolia* L., карагана кустарниковая *Caragana frutex* (L.) C. Koch, полынь холодная и другие полыни *Artemisia* sp., лук-слизун;

3. «Пойма»: пойма реки Бердь, где обильно развито луговое разнотравье и проективное покрытие растительности достигает 100 %, встречаются отдельные разновозрастные деревья берёзы (*Betula pendula* Roth), осины (*Populus tremula* L.), ивы (*Salix rosmarinifolia* L.) и сосны (*Pinus sylvestris* L.).

Использование визуальных учётов для изучения активности змей имеет определённые недостатки (Sun et. al., 2001; Mazerolle et al., 2007), так как исследователь не может учесть всех активных змей на маршруте ввиду их скрытного образа жизни или в результате помех для видимости создаваемых растительным покровом или рельефом. Кроме того, вероятность обнаружения змей зависит от её размера, таким образом, возникает системная ошибка недоучёта новорожденных, ювенильных и полувзрослых особей.

Для каждой встречи щитомордника отмечались следующие параметры: возраст змеи, время суток (утро – с 09.00 до 11.00, полдень – с 11.00 до 16.00, вечер – с 16.00 до 20.00), тип местообитания (скальные участки, каменистая степь, пойма; описание см. выше), экспозиция (юго-восточная, юго-западная), температура воздуха (Т1), температура возду-

ха на расстоянии 5 см над субстратом (Т2), температура субстрата (Т3). Температуры воздуха и субстрата измерялись при помощи цифрового термометра (точность 0,1 °С). Взрослыми считались змеи с длиной тела от кончика морды до клоаки не менее 420 мм. Новорожденными считаются особи от момента рождения до первой зимовки, на момент исследования длина их тела от кончика морды до клоаки не превышала 170 мм. Всего за период наблюдения было встречено 25 взрослых и 15 новорожденных змей.

Статистическая обработка полученных данных включала в себя следующие процедуры. Для анализа ассоциаций между возрастными группами щитомордников (взрослые и новорожденные) и учитываемыми переменными (тип местообитания, экспозиция, время) был использован простой и множественный анализ соответствий (Greenacre, 1984). Проверка нормальности распределения переменных осуществлялась при помощи теста Колмогорова-Смирнова, однородность дисперсий проверялась при помощи теста Левене. Распределение всех температурных переменных (Т1, Т2, Т3) значимо не отличается от нормального для обеих возрастных групп (критерий Колмогорова-Смирнова:  $p > 0,2$ ), но равенство дисперсий оказалось справедливо только для Т1 и Т3 (тест Левене:  $p > 0,1$ ), тогда как дисперсии Т2 были не однородны (тест Левене:  $p < 0,01$ ). Таким образом, для исследования различий в предпочитаемых температурах между возрастными группами параметрический *T*-критерий Стьюдента был использован для Т1 и Т3, а непараметрический *U*-критерий Манна-Уитни при сравнении по Т2. Для всех статистических тестов был установлен уровень значимости 0,05. Все статистические расчёты были выполнены с использованием программы *Statistica for Windows 6.0*.

### **Результаты и обсуждение**

По результатам простого анализа соответствий (табл. 1) выявлены значимые ассоциации между возрастом и типом местообитания, экспозицией, временем суток. Множественный анализ соответствий выявил тесную связь исследуемых возрастных групп змей с определенного типа местообитаниями и экспозицией, тогда как связь с временем суток оказалась не такой сильной, но также значимой (рис. 1).

Таким образом, в это время года новорожденные щитомордники предпочитают каменистые степи, склоны с юго-восточной экспозицией и активны в течение всего дня. В отличие от новорожденных взрослые змеи предпочитают скальные местообитания, склоны юго-западной экспозиции и наиболее активны в полдень и вечернее время. В пойме были встречены только взрослые щитомордники.

Таблица 1. Сводные результаты простого анализа соответствий.

|                         | $\chi^2$ | $df$ | $P$     |
|-------------------------|----------|------|---------|
| Возраст * местообитание | 28,25    | 2    | < 0,001 |
| Возраст * экспозиция    | 18,06    | 2    | < 0,001 |
| Возраст * время дня     | 7,53     | 2    | < 0,05  |

Схема суточной активности щитомордников более наглядно представлена на рис. 2. Новорожденные *G. h. halys* имеют два пика активности, первый в 09.00–11.00 и второй в 19.00–21.00. Взрослые змеи начинают появляться на поверхности после 11.00. Затем их активность держится на постоянном уровне с 13.00 до 19.00. Около 21.00 взрослые щитомордники возвращаются в их ночные укрытия.

Изменения температур окружающей среды в течение периода наблюдений представлены на рис. 3. Во время активности щитомордников Т1 варьировала от 16,5 до 28,5 °С, Т2 – от 16,6 до 27,8 °С, Т3 – от 14,0 до 25,0 °С. Во время периода наблюдений взрослые змеи предпочитали значительно большие Т1, Т2 и Т3, чем новорожденные (табл. 2).

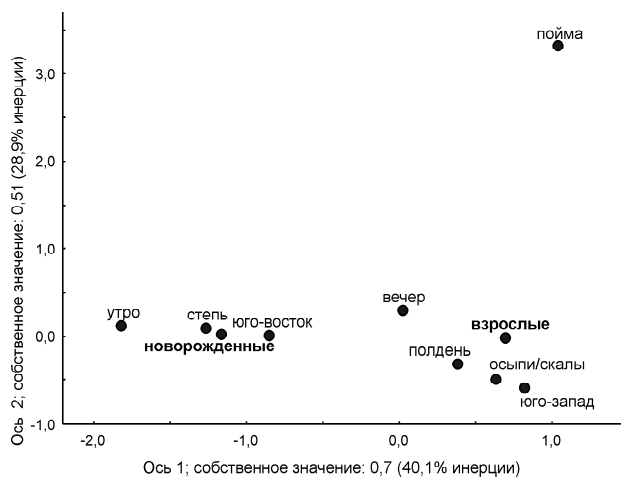


Рис. 1. Ассоциации взрослых и новорожденных щитомордников в пространстве описываемом первыми двумя осями соответствий (по результатам множественного анализа соответствий).

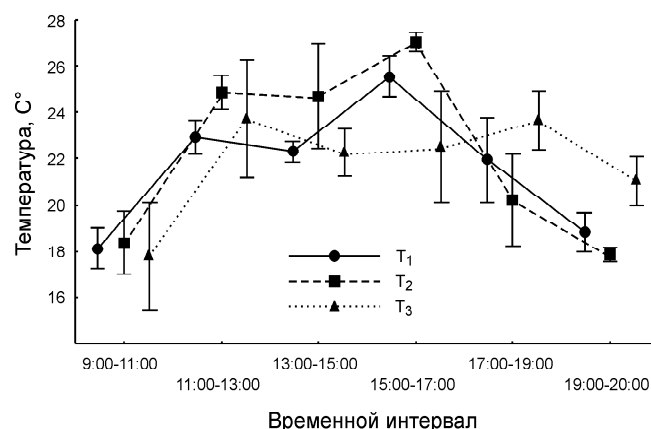


Рис. 2. Активность взрослых и новорожденных щитомордников зарегистрированная в течение учётов (сводные данные за период с 23 по 30 августа 2008).

Таким образом, полученные результаты демонстрируют наличие различий между взрослыми и новорожденными щитомордниками по всем рассматриваемым показателям. Вопросы биотопической приуроченности и активности щитомордника обыкновенного в той или иной мере исследовались в популяциях разных подвигов (Чернов, 1954; Лесняк, 1964; Яковлева, 1964; Атаев, 1985; Яковлев, 1985; Боркин и др., 1990; Ананьева и др., 1997), но все эти работы касались в основном взрослых змей и не затрагивали экологии новорожденных или ювенильных особей.

Таблица 2. Описательная статистика температурных показателей окружающей среды для взрослых и новорожденных щитомордников и их сравнение.

| Показатель | Взрослые<br>$M \pm m$<br>Min-max<br>$n$ | Новорожденные<br>$M \pm m$<br>Min-max<br>$n$ | $T$ -критерий | $U$ -критерий<br>Мана-Уитни | $p$    |
|------------|-----------------------------------------|----------------------------------------------|---------------|-----------------------------|--------|
| $T_a$      | $22,9 \pm 0,7$<br>16,5-28,5<br>24       | $20,5 \pm 0,8$<br>16,5-26,5<br>15            | 2,17          | -                           | < 0,05 |
| $T_{a_2}$  | $23,1 \pm 1,1$<br>17,0-27,8<br>21       | $18,3 \pm 0,9$<br>16,6-22,6<br>15            | -             | 2,33                        | < 0,05 |
| $T_s$      | $22,7 \pm 0,8$<br>18,9-30,0<br>21       | $19,5 \pm 1,4$<br>14,0-25,0<br>11            | 2,11          | -                           | < 0,05 |

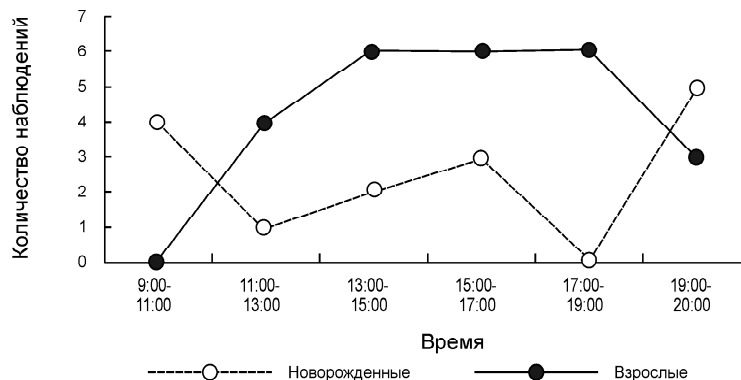


Рис. 3. Изменения температур окружающей среды в течение периода наблюдений (с 23 по 30 августа 2008). Серединая точка обозначает среднее значение, 0,95% доверительный интервал.

Одним из наиболее значимых факторов, влияющих на смену местообитаний в ходе развития особей, является изменение пищевого рациона у разных возрастных групп. У пресмыкающихся это чаще всего связано с простым увеличением линейных размеров животного, что позволяет использовать более крупные объекты для питания или/и с качественными изменениями в пищеварительной системе. Такие онтогенетические сдвиги в питании хорошо известны для змей (Saint-Girons, 1980; Luiselli et al. 1995; Weatherhead et al., 2003; Brito, 2004), так как размер поедаемой ими добычи строго ограничен размером челюстей (Mushinsky, 1987). В случае с ядовитыми змеями, весьма распространённым, видимо, является и возрастное изменение пептидного состава и свойств яда, что отражает переход с питания одной группой животных на другую (Gutiérrez et al., 1990; Saldarriaga et al., 2003; Zelanis et al., 2007). При этом яд ювенильных особей нередко оказывается более токсичным (Mackessy et al., 2006).

В рассматриваемом случае различия в рационе могут быть важной причиной для разделения местообитаний у щитомордника обыкновенного. Исследования в разных частях ареала вида показывают, что молодые змеи предпочитают поедать насекомых (особенно прямокрылых) и небольших ящериц, тогда как взрослые змеи наиболее всего предпочитают мелких млекопитающих, реже ящериц, воробьиных птиц (Чернов, 1954; Яковлева, 1964; Яковлев, 1985; Орлов и др., 2001). Согласно данным Лесняка (1964), в южном Казахстане диета щитомордников с длиной тела менее 400 мм на 60,6% состоит из беспозвоночных. Во время исследований, в каменистой степи наблюдались многочисленные сеголетки прыткой ящерицы, в то время как в скальных местообитаниях и пойме встре-



чено только несколько экземпляров прыткой и живородящей ящериц. Также хорошо известно, что размещение и обилие насекомых сильно зависит от разнообразия растительности и её проективного покрытия (Яхонтов, 1969). Несомненно, по количеству насекомых пойма является более богатым местообитанием, но вероятно, не предоставляет подходящие условия для терморегуляции.

Известно, что размер тела (и, соответственно, возраст) пресмыкающихся оказывает влияние на температурные требования животных, так как более мелкие особи нагреваются и охлаждаются гораздо быстрее, чем более крупные того же вида (Schmidt-Nielsen, 1979; Stevenson, 1985). В связи с этим различия в предпочитаемых температурах окружающей среды и температуры тела между разными возрастными группами - распространённое явление среди пресмыкающихся. Молодые животные при этом обычно выбирают меньшие температуры, чем взрослые (Hitchcock, McBrayer, 2006; Xu, Ji, 2006; Herczeg et al., 2007). Следовательно, необходимость адекватной терморегуляции – один из важнейших факторов влияющих на использование местообитаний наземными рептилиями, особенно в умеренном климате (Blouin-demers, Weatherhead, 2001, 2002). Разные требования к температурному качеству среды и разные предпочитаемые температуры тела могут приводить к наблюдаемому сдвигу в выборе местообитаний и в случае с новорожденными и взрослыми щитомордниками. Об этом свидетельствуют выявленные различия предпочитаемых температур окружающей среды. Из-за большего проективного покрытия растительности, в каменистой степи новорожденные змеи имеют больше возможностей для перемещения из тени на солнце и обратно, а температуры более гетерогенны, чем в скальных биотопах и пойме.

Предпочтение более низких температур окружающей среды новорожденными щитомордниками также может объяснять их более раннюю активность, так как, будучи пойкилотермными, рептилии активно выбирают местообитания и регулируют своё время активности для поддержания температуры тела в оптимальных пределах (Литвинов, 2008; Heath, 1965; Huey et al., 1977; Meek, Jayes, 1982; Christian et al., 1983).

Хотя и вероятно, что в каменистой степи новорожденные щитомордники могут найти оптимальное соотношение обилие пищи/термальное качество среды, очевидно, что действие этих факторов, скорее всего не является единственным. Так, например, пресс со стороны хищников часто делает не выгодным использование наиболее благоприятных по температурным условиям местообитаний новорожденными и ювенильными змеями (Blouin-demers et al., 2007). Таким образом, меж- и внутривидовые взаимоотношения (хищничество, конкуренция, каннибализм) часто имеют важное значение для выбора местообитаний молодыми особями

(Stamps, 1983, Keren-Rotem et al., 2006). Многократное увеличение линейных размеров тела в процессе роста значительно снижает пресс хищников, и особи переходят к обитанию в наиболее благоприятных местах.

### Заключение

Проведенное исследование выявило значимые отличия в биотопической приуроченности, времени активности и предпочитаемых температурах окружающей среды между новорождёнными и взрослыми щитомордниками в данной популяции. Наиболее вероятными причинами, обуславливающими использование разных местообитаний, являются различные температурные требования и диета новорожденных змей. Сочетание этих двух факторов, а также возможно и некоторых других (например, избегание хищников, конкуренция со взрослыми особями за места зимовки) делают каменистую степь наиболее пригодным местообитанием. Для подтверждения или опровержения данной гипотезы необходимы дополнительные данные о питании и предпочитаемых температурах тела новорождённых щитомордников, также как и сведения, касающиеся обилия потенциальных источников пищи в разных биотопах.

### Литература:

- Ананьева Н.Б., Мунхбаяр Х., Орлов Н.Л. и др., 1997. Земноводные и пресмыкающиеся Монолии. Пресмыкающиеся. М.: КМК. 416 с.
- Атаев Ч. 1985. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашхабад: Ылым. 344 с.
- Боркин Л.Я., Мунхбаяр Х., Орлов Н.Л. и др., 1990. Распространение рептилий в Монголии // Рептилии горных и аридных территорий: систематика и распространение. Труды Зоологического института АН СССР. Т. 207. Л. С. 22–137.
- Кравцов В.М., Донукалова Р.П., 1996. География Новосибирской области. Новосибирск: Студия Дизайн ИНФОЛИО. 144 с.
- Лесняк А.П. 1964. Экология и содержание в змеепитомниках Палласова щитомордника *Ancistrodon halys* (Pallas 1776). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент. 16 с.
- Литвинов Н.А. 2008. Температура тела и микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Зоол. журн. 87. №1. С. 1–13.
- Орлов Н.Л., Ананьева Н.Б., Рябов С.А. и др., 2001. Распространение и биология Ямкоголовых гадюк в восточной и юго-восточной Азии // Вопросы герпетологии: материалы I съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Пушкино–Москва. С. 213–216.
- Симонов Е.П., 2007. Распространение и некоторые аспекты экологии обыкновенного щитомордника (*Gloydius halys*) на севере ареала в Новосибирской области // Поволжский Экологический журнал 2007. Вып. 1. С. 71–74.
- Чернов С.А., 1954. Эколого-фаунистический обзор пресмыкающихся юга междуречья Волга – Урал // Тр. Зоологического ин-та. Том XVI. С. 137–158.
- Яхонтов В.В., 1969. Экология насекомых. М.: Высшая школа. 488 с.
- Яковлев В.А., 1985. Земноводные и пресмыкающиеся Алтайского заповедника: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л. 23 с.

- Яковлева И.Д., 1964. Пресмыкающиеся Киргизии. Фрунзе. 272 с.
- Blouin-Demers G., Weatherhead P.J., 2001. An experimental test of the link between foraging, habitat selection and thermoregulation in black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*) // J Anim Ecol 70. P. 1006–1013.
- Blouin-Demers G., Weatherhead P.J., 2002. Habitat-specific behavioural thermoregulation by black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*) // Oikos 97. P. 59–68.
- Blouin-Demers G., Bjorgan L. P.G., Weatherhead P.J., 2007. Changes in habitat use and movement patterns with body size in black ratsnakes (*Elaphe obsoleta*) // Herpetologica 63 (4). P. 421–429.
- Brito J.C., 2004. Feeding ecology of *Vipera latastei* in northern Portugal: ontogenetic shifts, prey size and seasonal variations // Herpetol J 14. P. 13–19.
- Christian K., Tracy C.R., Porter W.P., 1983. Seasonal shifts in body temperature and use of microhabitats by Galapagos land iguanas (*Conolophus pallidus*) // Ecology 64. P. 463–468.
- Greenacre M.J., 1984. Theory and applications of correspondence analysis. New York: Academic Press, 1984. 364 p.
- Gutiérrez J.M., Avila C., Camacho Z., et al., 1990. Ontogenetic changes in the venom of the snake *Lachesis muta stenophrys* (bushmaster) from Costa Rica // Toxicon 28 (4). P. 419–426.
- Heath J.E., 1965. Temperature regulation and diurnal activity in horned lizards // Univ Calif Publ Zool 64. P. 97–136.
- Herczeg G., Gonda A., Perälä J., et al., 2007. Ontogenetic differences in the preferred body temperature of the European adder *Vipera berus* // Herpetol J 17 (1). P. 58–61.
- Hitchcock M., McBrayer L.D., 2006. Thermoregulation in nocturnal ectotherms: seasonal and intraspecific variation in the Mediterranean gecko (*Hemidactylus turcicus*) // J Herpetol 40. P. 185–195.
- Huey R.B., Pianka E.R., Hoffman J.A., 1977. Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards // Ecology 58. P. 1066–1075.
- Keren-Rotem T., Bouskila A., Geffen E., 2006. Ontogenetic habitat shift and risk of cannibalism in the common chameleon (*Chamaeleo chamaeleon*) // Behav Ecol Sociobiol 59. P. 723–731.
- Lind A.J., Welsh H.H., 1994. Ontogenetic changes in foraging behaviour and habitat use by the Oregon garter snake, *Thamnophis atratus hydrophilus* // Anim Behav 48 (6). P. 1261–1273.
- Luiselli L., Anibaldi C., Capula M., 1995. The diet of juvenile adders, *Vipera berus*, in an alpine habitat // Amphibia-Reptilia 16. P. 404–407.
- Mackessy S.P., Sixberry N.M., Heyborne W.H., et al., 2006. Venom of the Brown Treesnake, *Boiga irregularis*: Ontogenetic shifts and taxa-specific toxicity // Toxicon 47 (5). P. 537–548.
- Mazerolle M.J., Bailey L.L., Kendall W.L., et al., 2007. Making great leaps forward: accounting for detectability in herpetological field studies // J Herpetol 41 (4). P. 672–689.
- Meek R., Jayes A.S., 1982. Body temperatures and activity patterns of *Testudo graeca* in North West Africa // Brit J Herpetol 6. P. 194–197.
- Mushinsky H.R., 1987. Foraging ecology. In: Snakes – Ecology and Evolutionary Biology, P. 302–334.
- Nemes S., Vörgin M., Hartel T., et al., 2006. Habitat selection at the sand lizard (*Lacerta agilis*): ontogenetic shifts // North-West J Zool 2 (1). P. 17–26.

- Saint-Girons H.*, 1980. Modifications selectives du regime des vipères (Reptilia: Viperidae) lors de la croissance // *Amphibia-Reptilia* 1. P. 127–136.
- Saldarriaga M.M., Otero R., Nunez V., et al.*, 2003. Ontogenetic variability of *Bothrops atrox* and *Bothrops asper* snake venoms from Colombia // *Toxicon* 42 (4). P. 405–411.
- Schmidt-Nielsen K.*, 1979. Desert animals: physiological problems of heat and water. Dover Publishers, New York. 277 p.
- Shine R., Sun L., Kearney M., et al.*, 2002. Why do juvenile Chinese pit-vipers (*Gloydus shedaoensis*) select arboreal ambush sites? // *Ethology* 108. P. 897–910.
- Stamps J.A.*, 1983. The relationship between ontogenetic habitat shifts, competition and predator avoidance in a juvenile lizard (*Anolis aeneus*) // *Behav Ecol Sociobiol* 12. P. 19–33.
- Stevenson R.D.*, 1985. The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling body-temperature in terrestrial ectotherms // *Am Nat* 126. P. 362–386.
- Sun L., Shine R., Debi Z., et al.*, 2001. Biotic and abiotic influences on activity patterns of insular pit-vipers (*Gloydus shedaoensis*, Viperidae) from north-eastern China // *Biol Conserv* 97. P. 387–398.
- Weatherhead P.J., Blouin-Demers G., Cavey K.M.* 2003. Seasonal and prey-size dietary patterns of black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*) // *Am Midl Nat* 150. P. 275–281.
- Xu X.F., Ji X.*, 2006. Ontogenetic shifts in thermal tolerance, selected body temperature and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in a lacertid lizard, *Eremias brenchleyi* // *Comp Biochem Phys A* 143 (1). P. 118–124.
- Zelanis A., Ventura J.S., Chudzinski-Tavassi A.M., et al.* 2007. Variability in expression of *Bothrops insularis* snake venom proteases: An ontogenetic approach // *Comp Biochem Phys C* 145 (4). P. 601–609.

**Simonov E.P.**

### **Ecological features of two age groups of Halys pit-viper (*Gloydus halys*): a comparative analysis**

Differences in habitat selection, daily activity and preferred ambient temperatures between adult and neonate Siberian pit-vipers, *Gloydus halys halys* (Pallas, 1776) were studied in an isolated population in Novosibirsk region (Russia, West Siberia). Simple correspondence analysis showed that adults and neonates have different habitats and daily activity, and prefer different sun expositions. Multiple correspondence analysis showed that adult pit-vipers select rocky habitats, southwest exposition and are most active at midday. Neonates prefer stony steppes, southeast sun exposition and have activity peaks in the morning and evening. Adult snakes select significant higher ambient temperatures than neonates. Different thermal reactions and different diets may be likely the factors driving to the differences in habitat use between neonate and adult of *G. h. halys*.

## **Содержание**

|                                                                                                                   |            |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| Ю.Н. Литвинов                                                                                                     |            |
| История и основные направления изучения биоразнообразия сообществ и популяций животных в экосистемах Сибири ..... | 7          |
| <b>Раздел I</b>                                                                                                   |            |
| <b>Пространственно-временные закономерности организации сообществ мелких млекопитающих .....</b>                  | <b>17</b>  |
| Ю.Н. Литвинов                                                                                                     |            |
| Элементы пространственной организации сообществ мелких млекопитающих Сибири .....                                 | 17         |
| Ю.Н. Литвинов, Л.В. Пожидаева                                                                                     |            |
| Сообщества мышевидных грызунов лесного пояса Алтайских гор ...                                                    | 49         |
| Ю.Н. Литвинов, Л.В. Пожидаева                                                                                     |            |
| Биоразнообразие сообществ землероек гор Алтая .....                                                               | 57         |
| Ю.Н. Литвинов, С.А. Абрамов, В.В. Панов                                                                           |            |
| Динамика структуры сообществ грызунов модельных ландшафтов в связи с проблемами стабильности и устойчивости ..... | 66         |
| Т.А. Дупал                                                                                                        |            |
| Структурные перестройки сообществ грызунов в процессе динамики климата конца плейстоцена – современности .....    | 93         |
| Л.Г. Варгапетов                                                                                                   |            |
| Территориальное распределение видов и сообществ мелких млекопитающих в северной тайге Западной Сибири .....       | 107        |
| В.В. Панов                                                                                                        |            |
| Годовой цикл популяций мелких млекопитающих (на примере красной полевки) .....                                    | 125        |
| <b>Раздел II</b>                                                                                                  |            |
| <b>Морфологическая изменчивость животных .....</b>                                                                | <b>133</b> |
| А.А. Поздняков                                                                                                    |            |
| Морфологическое разнообразие: характеристика, структура, анализ .....                                             | 133        |

|                                                                                                                                                                                                                                                  |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| В.Ю. Ковалева, В.М. Ефимов                                                                                                                                                                                                                       |     |
| Генетические факторы краниометрической изменчивости<br>в природных популяциях млекопитающих .....                                                                                                                                                | 158 |
| С.А. Абрамов                                                                                                                                                                                                                                     |     |
| Отношения между разными формами морфологической<br>изменчивости на примере копытных .....                                                                                                                                                        | 168 |
| Н.А. Бочкарев, Е.И. Зуйкова                                                                                                                                                                                                                      |     |
| Сравнительная характеристика сига-пыжьяна ( <i>Coregonus lavaretus<br/>pidschian</i> , Coregonidae) из оз. Каракуль и р. Большой Абакан –<br>к вопросу о вторичной интерградации сигов в бассейне верхнего<br>и среднего течения р. Енисей ..... | 187 |
| Е.И. Зуйкова, Н.А. Бочкарев                                                                                                                                                                                                                      |     |
| Размерно-возрастная морфологическая изменчивость некоторых<br>видов рода <i>Daphnia</i> .....                                                                                                                                                    | 212 |
| Е.П. Симонов                                                                                                                                                                                                                                     |     |
| Различия некоторых экологических показателей у двух<br>возрастных групп в популяции щитомордника обыкновенного<br>( <i>Gloydius halys</i> ) .....                                                                                                | 245 |