

Литература

1. Вилксне Я.А.. Озерная чайка. // Птицы СССР. М. 1988. Наука. С. 85-98.
2. Зубакин В.А. Малая чайка. // Птицы СССР. М. 1988. Наука. С. 233- 244.
3. Зубакин В.А. Черная крачка. // Птицы СССР. М. 1988. Наука. С. 258- 268.
4. Зубакин В.А. Речная крачка. // Птицы СССР. М. 1988. Наука. С. 321- 337.
5. Ильинский И.В., Фетисов С.А. О видовом составе, характере пребывания и размещении птиц на восточном побережье Псковского озера и в дельте реки Великой летом 1995 года // Проблемы сохранения биоразнообразия Псковской области. СПб., Изд-во С.-Петербург. ун-та. 1998. С. 34-74. (Труды СПБОЕ. Сер. 6. Т. 1).
6. Курочкин Е.Н. Отряд Поганкообразные.//Птицы СССР. М. 1982. Наука. С. 292 - 351.
7. Курочкин Е.Н., Кошелев А.И. Семейство Пастушковые. // Птицы СССР. М. 1987, Наука. С. 439-465.
8. Судницына Д.Н. Биоэкологическая и геоботаническая характеристика тростника обыкновенного, т. южного (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) Псковско - Чудского озера. // Научный отчет, Псков, 2005. 42 с.
Отчет 2005
9. Судницына Д.Н. Биоэкологическая и геоботаническая характеристика тростника обыкновенного, т. южного (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) в Чудском озере (Российская сторона). // Научный отчет, Псков, 2006. 20 с.
10. A. Kuresoo, L. Luigujoe, M. van Eerden 2004 & V. Borissov Migration and stopover of waterfowl at Lake Peipsi: autumn 2004// Scientific report. Tartu, 23 p.

Истомин А.В.

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ФЛУКТУАЦИИ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА ЦЕНОЗООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ В ЭТАЛОННЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ГЛАВНОГО РУССКОГО ВОДОРАЗДЕЛА

Проблема изменения климата в настоящее время чрезвычайно актуальна, как в сфере фундаментальных исследований, так и в практической деятельности по планированию социально-экономического развития и сохранению биологического разнообразия регионов планеты. Разработка надежных оценок и объективных прогнозов экологических последствий, связанных с динамикой климата, определили интерес исследователей к изучению ответной реакции биоты на интенсивность и характер климатических трансформаций. Современное глобальное потепление очень неоднородно во времени и в пространстве и проявляется неоднородно в разных регионах Земли [4]. Восточно-Европейская (Русская) равнина - одна из крупнейших равнин земного шара, большая часть территории которой расположена в лесной зоне. Леса являются наиболее сложными многоуровневыми экосистемами, роль которых в поддержании глобального цикла биогенных веществ биосферы чрезвычайно велика. Имеющиеся в настоящее время данные не позволяют пока четко идентифицировать ответные реакции лесов Русской равнины на происходящие изменения климата. Известно также, что лесные экосистемы имеют достаточно большие диапазоны толерантности, что в некоторой степени затрудняет получение достоверной информации об их отклике [31]. Дополнительную сложность оценки создают масштабные антропогенные воздействия на лесные экосистемы, прежде всего связанные с их активным вырубанием.

Важная роль в исследованиях откликов биоты на климатические изменения принадлежит особо охраняемым природным территориям, в первую очередь биосферным заповедникам. Поскольку именно для этих территорий имеются многолетние ряды регулярных наблюдений за динамикой различных природных параметров в девственных или мало трансформированных экосистемах, которые получены при выполнении традиционной для заповедников России темы

"Динамика процессов и явлений в природных комплексах заповедника" ("Летопись Природы"). Очевидно, что задача полной оценки ответных реакций биологических систем на изменения климата реализована быть не может. Поэтому необходим обоснованный выбор наиболее значимых и информативных элементов, доступных для достаточно подробных исследований.

Универсальными и пригодными модельными объектами мониторинга реакций биосистем на динамику климата могут быть мелкие млекопитающие. Это определяется их тесными связями с различными компонентами экосистем и активным участием в основных формах биогенного круговорота: миграция химических элементов по трофическим цепям, воздействие роющей деятельности на миграцию химических элементов, косвенное влияние на кругооборот в результате повреждения растений. Общеизвестны высокая чувствительность мелких млекопитающих к изменениям среды, широкий набор адаптаций и способность к быстрой их реализации в изменившихся условиях. Главное преимущество данной группы, как модели, заключается в возможности использовать системный подход и проводить взаимосвязанные исследования на различных уровнях интеграции: организмы, популяции, сообщества [10, 16, 22, 25]. Важным свойством являются четко выраженные циклические колебательные процессы в популяциях и сообществах мелких млекопитающих, позволяющие учитывать самые различные состояния биосистем. Данная группа также доступна для различного рода природных и лабораторных экспериментов, что позволяет разрабатывать методы биотестирования. Имеется еще один важный практический аспект, связанный с комплексами мелких млекопитающих, которые являются основными носителями целого ряда природно-очаговых инфекций, опасных для человека. В условиях центра Русской равнины это лептоспирозы, туляремия, геморрагическая лихорадка с почечным синдромом, клещевой энцефалит [18-20, 23, 26-28]. Таким образом, важная биоценотическая роль в экосистемах, эпизоотийно-эпидемическая значимость, чувствительность и быстрый отклик на изменения среды, возможность проведения комплексных многоуровневых наблюдений и доступность организации экспериментальных исследований позволяют считать мелких млекопитающих универсальными объектами биологического мониторинга, в том числе и в плане оценки и прогнозирования состояния экосистем в ответ на изменения климата.

В данном сообщении рассматриваются результаты анализа некоторых прямых и косвенных воздействий климатических флуктуаций на популяционную динамику основных ценообразующих видов мелких млекопитающих в лесных экосистемах центральной части Русской равнины. Работа является логическим продолжением выполнявшегося нами раздела в проекте Всемирного фонда дикой природы (WWF) "Climate change impact on ecosystems" ("Влияние изменений климата на экосистемы") - WWF RU0078, WWF RU0079. Результаты этих исследований были опубликованы ранее в выпуске трудов Департамента природоохранной политики и экспертизы WWF [32], а также в некоторых других изданиях [14, 22, 24, 25 и др.].

Материал и методы

Фактологической основой для данной статьи послужили собственные комплексные многолетние исследования, которые выполнялись автором в 1980-2006 гг. на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ), расположенного на Главном Каспийско-Балтийском (Русском) водоразделе Русской равнины в трех административных районах Тверской области (рис. 1). Согласно схеме геоботанического районирования [6] этот регион относится к подзоне южной тайги. Растительный покров в основном представлен еловыми (47% территории) и образовавшимися на их месте вторичными (32 %) лесами. Исторические и палеоэкологические исследования показали, что в течение последнего тысячелетия осваивались не более 15% современной территории заповедника [30]. В настоящее время суммарная доля антропогенных местообитаний в границах собственно заповедного ядра составляет только 1,5%. В пределах ближнего переноса также отсутствуют явные источники атмосферного загрязнения. Все это позволяет считать данную территорию эталоном естественных процессов южно-таежных экосистем Русской равнины. Климат ЦЛГПБЗ относится к умеренно-континентальному [1]. Определяющим фактором является воздействие теп-

лого Северо-Атлантического течения. В целом климатические условия района типичны для зоны тайги и согласно биогеографическому зонированию для европейского континента они определяют область формирования еловых лесов [2, 35].

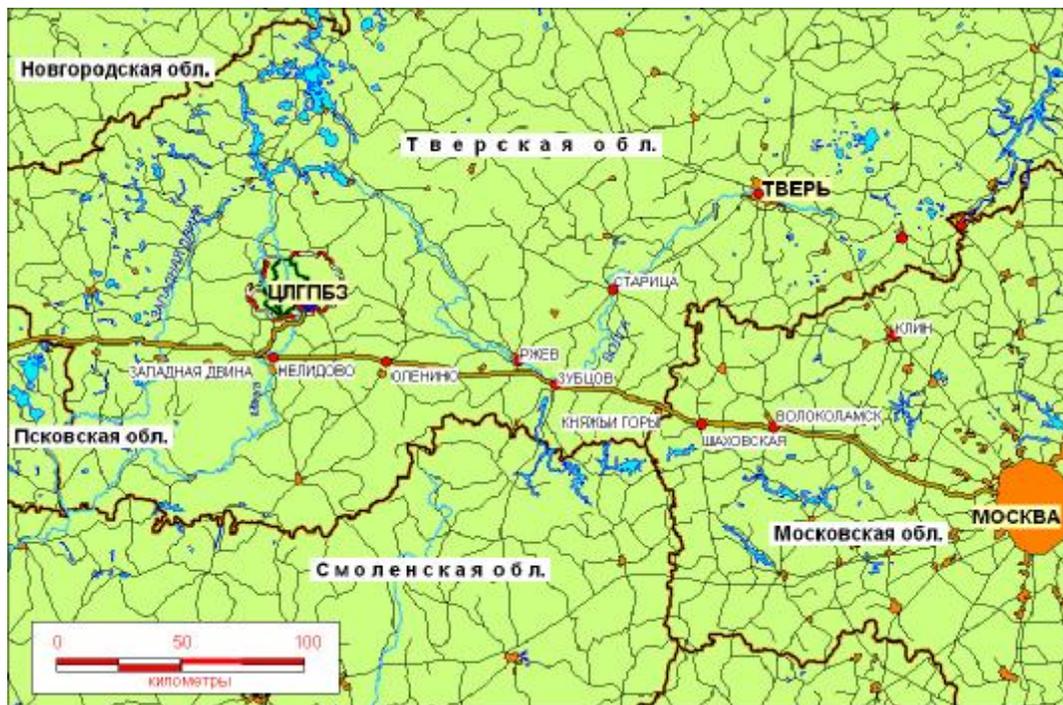


Рис. 1. Карта-схема района исследований. ЦЛГПБЗ - Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник

В качестве модельных объектов выбраны виды грызунов, имеющие важное ценогическое значение, но разный статус и жизненные стратегии в условиях лесных ландшафтов южной тайги: рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*, Schreb.) и полевка-экономка (*Microtus oeconomus*, Pall.). Рыжая полевка - доминирующий во всех лесных экосистемах вид, формирующий континуальную популяцию (обширная непрерывная популяция, в которой подразделенность отдельных группировок осуществляется за счет "изоляции расстоянием") [7-9, 12]. Полевка-экономка - обычный, но спорадически распространенный вид, формирующий сложную, чрезвычайно динамичную в пространстве и во времени популяционную систему, которая состоит из достаточно изолированных и эфемерных (короткоживущих) группировок, приуроченных к самым ранним стадиям (обычно до 10 лет) сукцессионного возобновления ельников [11, 12, 15]. В лесных экосистемах старшего возраста вид практически не встречается.

Исходные данные для анализа динамики численности рыжей полевки получены в результате многолетних (1980-2006 гг.) учетов мелких млекопитающих, которые проводились стандартными методами на стационарных пробных площадях в эталонных ельниках и на участках массовых ветровалов (1987 и 1996 гг.) заповедной территории. Для исследования структуры временных рядов, расчета примерного вклада различных составляющих в изменение численности исследуемого временного ряда, построения моделей динамики численности использовали возможности компьютерной программы MESOSAUR [34], которая позволяет последовательно решать необходимые для данного анализа задачи. Оценивали типы распределения, определяли детерминированные и случайные, стационарные и нестационарные составляющие временного ряда. Для проверки случайности характера процесса (гипотеза "белого шума")

использовали простейшие непараметрические тесты: тест числа поворотных точек; критерий знаков разности; критерий ранговой корреляции Кендалла; критерий ранговой корреляции Спирмена. Дополнительные доказательства неслучайности процессов проводили с использованием методов автокорреляции: автокорреляционной функции, частной автокорреляционной функции и кросскорреляционной функции. Выявляли тренды, периодические высокочастотные и низкочастотные колебания; производили расчет примерного вклада различных компонент (внутригодовой и низкочастотной детерминированной части) в динамику исследуемых временных рядов; строили различные статистические модели динамики численности.

Важной характеристикой любой популяции является ее фенетическая структура. Один из разделов комплексной программы мониторинга популяций - изучение динамики фенетического разнообразия популяций модельных видов. Для решения поставленных задач использовался краниологический материал, который был собран автором в различные годы на стационарных пробных площадях в эталонных ельниках, на участках массовых ветровалов (1987 и 1996 гг.) заповедной территории.

Для изучения внутривидовой изменчивости качественных признаков применяли фенетические подходы [36, 37]. Исследовали различные признаки строения жевательной поверхности коренных зубов, а также форму некоторых костей черепа на его левой и правой сторонах. При выделении и кодировании признаков за основу был принят каталог основных фенотипов грызунов [29], который дополняли описаниями новых обнаруженных вариаций. Кроме приведенных в данном каталоге признаков дополнительно исследовали окраску (пигмент) дентинового поля коренных зубов, выделив некоторое количество цветовых вариаций [9]. Для корректности сравнения при формировании выборок в большинстве своем использовали только сеголеток. Из анализа были исключены очень молодые зверьки с не до конца сформированными зубами. При решении некоторых задач привлекались и зимовавшие особи, однако, в этом случае для рыжих полевок анализировали только признаки формы швов черепа, поскольку жевательная поверхность их коренных зубов стирается и деформируется с возрастом. Поскольку в основном изучались симметричные признаки черепа, реальные объемы выборок удваивались. В ряде случаев для качественных признаков учитывали асимметричность их проявления. Величину флуктуирующей асимметрии в выборках оценивали по доле асимметричных особей. Степень достоверности различий определяли по критерию Фишера, сравнивая доли асимметричных особей в выборках. Степень фенетической общности популяционных группировок оценивалась с помощью индекса Чекановского-Сьеренсена: $I_{cs} = S \min (P_{i,y}; P_{i,k})$, где $P_{i,y}; P_{i,k}$ - минимальное значение доли признака в паре выборок [33]. Дополнение индексов общности до 1 ($1 - I_{cs}$) - степень различия, рассматривалась как фенетическая дистанция между выборками. Популяционное разнообразие оценивали по числу морф, общему показателю внутривидового разнообразия, который одновременно учитывает число фенотипов и выравненность распределения между отдельными морфами $m = (S \sum P_m)^2$ и доле редких морф $h = 1 - \sum P_m^2 / m$, где P_m - выборочные значения частот фенотипов, m - число фенотипов (морф, вариаций) [5]. Внутрииндивидуальное разнообразие оценивали по степени проявления флуктуирующей асимметрии признаков, которая отражает стабильность развития. Для каждого исследованного билатерального признака рассчитывали долю асимметричных вариантов. Кроме этого, для диагностики стабильности развития особей определяли степень скоррелированности 17 линейных признаков черепа (136 парных коэффициентов корреляции) особей из популяционных группировок ельников и вывалов [17, 21]. Для определения статистической значимости различий внутривидового и внутрииндивидуального разнообразия использовали критерии Стьюдента и Фишера.

Результаты исследований

Изменения климатических параметров на исследуемой территории

Для климатической характеристики исследуемой территории имеются данные наблюдений метеопоста и метеостанции "Лесной заповедник" (с 1963 г.), данные микроклиматичес-

ких наблюдений на постоянных пробных площадях более чем за 20 лет, а также ряды метеорологических наблюдений на близлежащих метеостанциях и постах (Западная Двина, Торопец, Осташков, Ржев, Великие Луки). Степень скоррелированности между основными климатическими параметрами территории заповедника и указанными близлежащими метеостанциями достаточно велика [3].

Анализ доступных сведений за продолжительный период времени показал, что для региона просматриваются определенные тенденции динамики климата [32]. В течение последних 15 лет происходит "выравнивание" климатических характеристик календарных сезонов года: сокращение температурных амплитуд, появление дополнительных максимумов осадков, зимы стали более теплыми (среднегодовое за указанный промежуток времени выше средней за весь период наблюдений почти на 4 градуса). Увеличилась повторяемость экстремальных и катастрофических явлений (засухи, ураганы, интенсивные дожди, поздние весенние заморозки). Наблюдается постепенное смещение максимума осадков на более поздние сроки. Ряд важнейших для лесных экосистем характеристик климата становятся более изменчивыми (продолжительность безморозного периода, сроки установления снежного покрова, наступление первых и последних заморозков, распределение осадков). В целом, указанные признаки наряду с выраженными трендами увеличения осадков и зимних температур свидетельствуют о возрастающем влиянии океанических воздушных масс на формирование климата рассматриваемой территории.

Участившиеся катастрофические явления и последовательное воздействие экстремальных погодных условий, связанных с изменениями климата, приводят к более интенсивному специфическому распаду зрелых еловых древостоев. Это обусловлено ветровалами, а также процессами группового и массового усыхания ели. В августе 1987 г. под воздействием сильного ветра в переувлажненных лесах заповедника произошел массовый вывал древостоя, в результате которого, согласно материалам специального Лесоустройства, 66% лесной площади оказались поврежденными. Из них 15% подверглись сильной степени разрушения (более половины ветровальных деревьев) или сплошному ветровалу. Больше всего пострадали еловые леса. В 1996 г. произошел повторный массовый ветровал значительной силы.

В статье, помимо реакций на непосредственные флуктуации основных климатических параметров, рассматриваются изменения, которые происходят в популяциях мелких млекопитающих в ответ на массовые разрушения древостоев в неморальных ельниках в результате высокой повторяемости ураганных ветров.

Климатические флуктуации и популяционная динамика рыжей полевки

Динамика численности

Наиболее доступной для исследования интегральной характеристикой популяций является численность, с которой тесным образом связаны многие другие параметры. Исследования показали, что в период 1981-2006 гг. динамика численности рыжей полевки в эталонных ельниках заповедной территории представляла собой нестационарный процесс (рис. 2).

Существуют тренды, которые выражаются в увеличении численности в исследованный промежуток времени. Наиболее реалистично эта зависимость описывается полиномиальной моделью шестой степени. На долю тренда приходится более 50% варьирования исходного ряда. Выявленные закономерности довольно неплохо согласуются с трендами увеличения средней и среднезимней температур, а также чистой продукции лесных экосистем (Рис. 3). Хотя однозначно оценить вклад собственно климатических изменений в отмеченный рост численности достаточно сложно.

На фоне четкой основной тенденции увеличения численности за последние 25 лет наблюдаются вполне периодические ее колебания. Причем, отмечено явное упрощение структуры циклов за данный промежуток времени: от 4-летних с типичным S-образным ростом к трехлетним, а затем к простым двухлетним циклам. Переход между двумя различными режимами популяционной динамики произошел после очередного массового ветровала 1996 г.

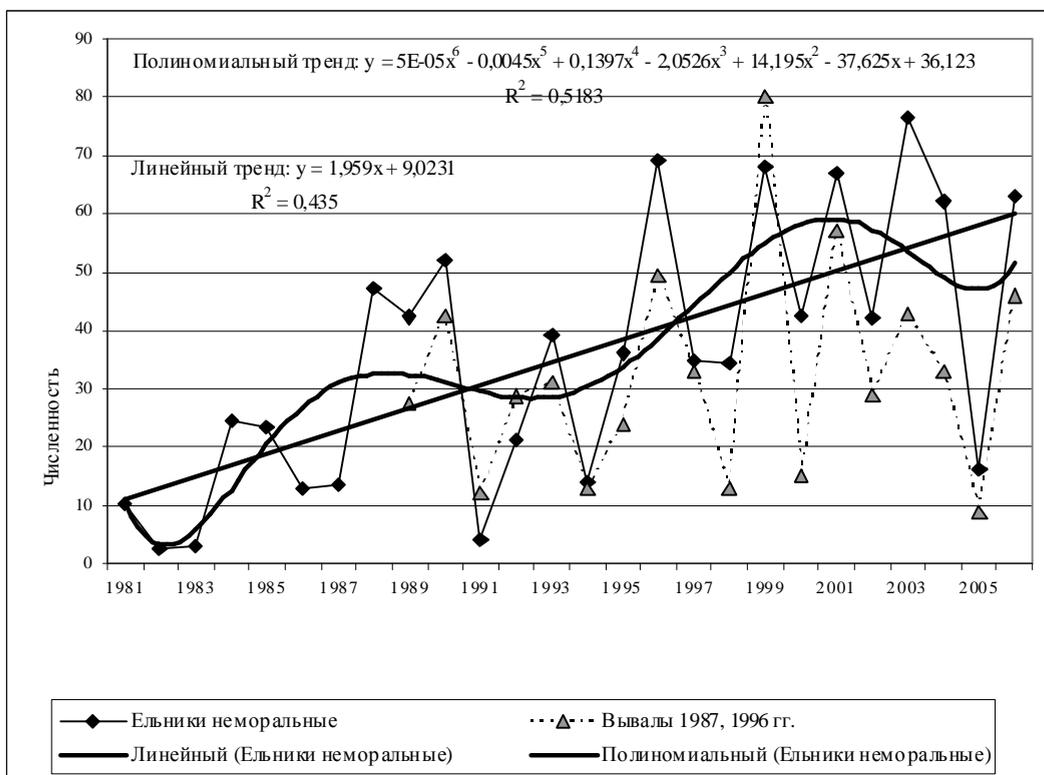


Рис. 2. Многолетняя динамика и тренды численности рыжей полевки в неморальных ельниках и на вывалах (R^2 - величина достоверности аппроксимации)

Общий ход многолетней динамики численности рыжей полевки на участках ранних стадий послеветровального сукцессионного возобновления неморальных ельников (см. рис. 2) тесно сопряжен с таковым в ненарушенных ельниках заповедной территории (коэффициент корреляции 0,77). Сезонные изменения численности также носят сходный характер. Вклад периодической детерминированной компоненты в динамику численности рыжей полевки на участках массовых ветровалов достаточно высок. Для популяций рыжей полевки на вывалах отмечены несколько более высокие перепады значений минимумов и максимумов численности, по сравнению с ненарушенными ельниками.

На основании имеющихся данных установлено, что вполне ощутимым может быть влияние соотношения конкретных климатических параметров, в диапазонах которых реализуется тот или иной популяционный цикл. Так, например, анализ связи численности рыжей полевки с некоторыми климатическими характеристиками показал, что существует положительная достоверная корреляция между показателем летней численности (конец июля - начало августа) и средней температурой предшествующего июня (коэффициент корреляции 0,48, $P = 0,95$). Положительными, но не достоверными для рассматриваемых объемов выборки были коэффициенты корреляции между летней численностью и среднемесячными температурами февраля, марта, апреля (0,29; 0,24; 0,21). Совокупная взаимосвязь показателей летней численности, и температуры предшествующих февраля, марта, апреля, июня, оказалась достаточно значимой (множественный коэффициент корреляции 0,83, значение критерия Фишера 7,58, $P = 0,99$). Наоборот, между показателями летней численности и количеством осадков в предшествующих июне, мае, апреле была получена слабая отрицательная корреляционная связь (-0,30; -0,38; -0,25). Расчет множественного коэффициента корреляции

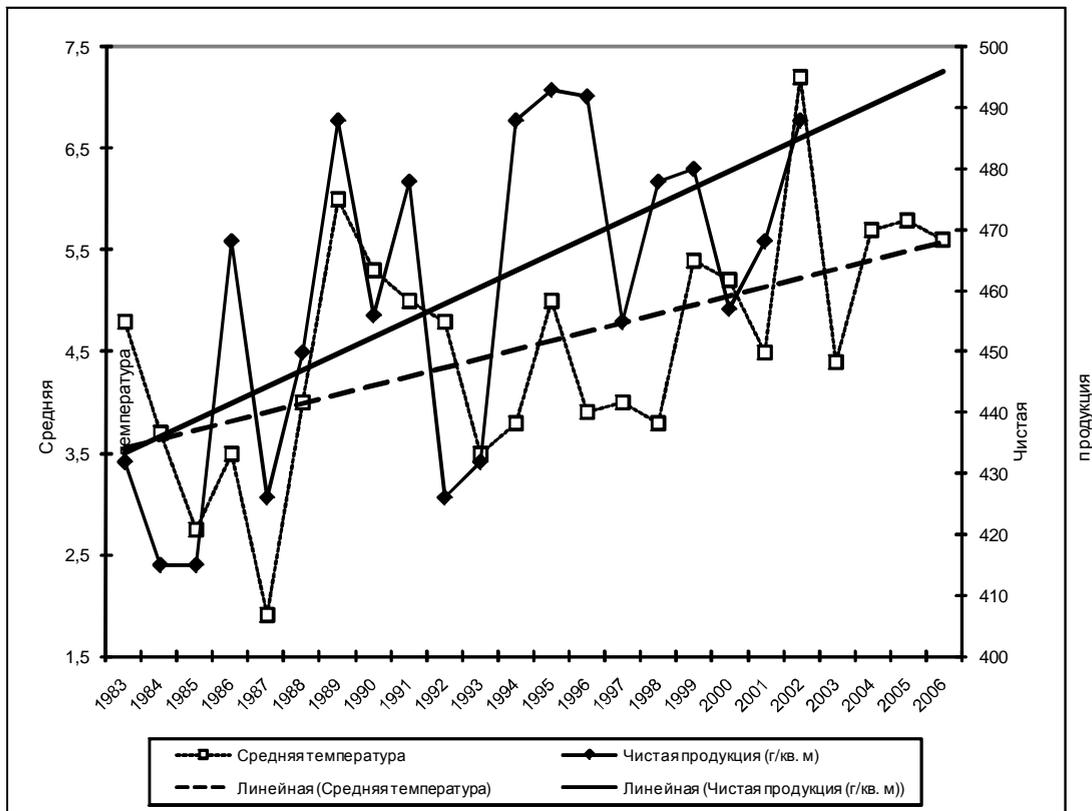


Рис. 3. Динамика средней температуры и чистой продукции на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника

ляции также продемонстрировал существенное увеличение совокупной силы связи между летней численностью и количеством осадков в указанные месяцы (значение коэффициента множественной корреляции равно 0,76, критерий Фишера 6,71, $P = 0,99$).

Таким образом, конкретные соотношения различных климатических характеристик, даже не являясь главными в формировании общего хода динамики численности популяции, могут оказывать существенное воздействие на уровень численности в различные фазы популяционных циклов.

Динамика фенетического разнообразия

Важной характеристикой любой популяции является ее феногенетическая структура [10, 13]. Помимо определенного влияния климата на динамику численности, для рыжей полевки обнаружены весьма существенные и закономерные перестройки фенетической структуры популяций в зависимости от изменений основных климатических характеристик. Проиллюстрируем данные эффекты на конкретном примере выживаемости особей, являющихся носителями разных фенотипов в наиболее критические периоды года (поздняя осень, зима, ранняя весна).

Для решения этой задачи было использовано 10 признаков формы швов костей черепа неполовозрелых сеголеток из осенних отловов (октябрь), уходящих на зимовку и перезимовавших животных, выживших после наиболее критического периода года. Всего исследовано 355 экземпляров (187 сеголеток и 168 зимовавших) за период 1990-1993 гг. с применением традиционных фенетических подходов и методов [37].

Десять исследованных признаков включали 62 неметрических вариации. При сравнении осенних и весенних выборок для четырех признаков отмечены вариации, которые устойчиво, из года в год, демонстрируют увеличение доли своего присутствия от осени к весне, вне зависимо-

сти от характера изменения климатических условий и плотности популяции (рис. 4). Это свидетельствует о хорошей выживаемости особей-носителей данных фенов, а последние можно считать своеобразными маркерами животных с высокой неизбирательной жизнеспособностью.

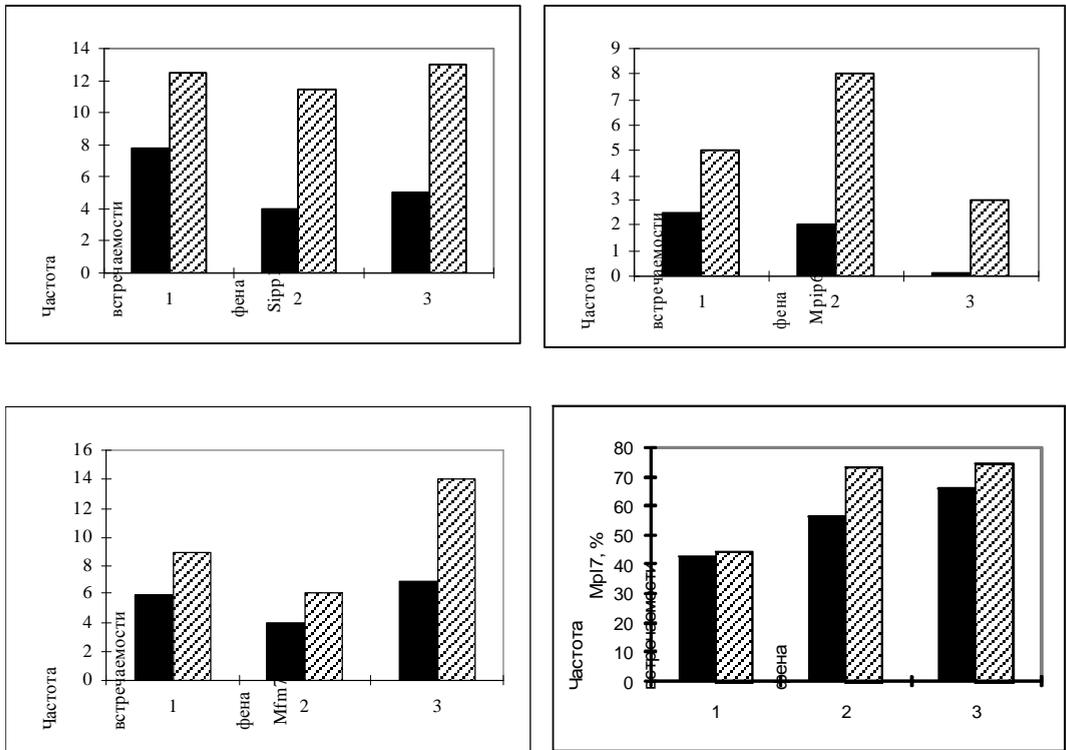


Рис. 4. Динамика частоты встречаемости в составе популяции рыжей полевки фенов Sipp1, Mpr6, Mfm7, Mpr7. По оси абсцисс: 1 - 1990-1991 гг.; 2 - 1991-1992 гг.; 3 - 1992-1993 гг. Сплошная заливка - осень, штриховка - весна.

В то же самое время были встречены фены, частота которых в популяции от осени к весне следующего года менялась неодинаковым, но вполне закономерным образом (рис. 5).

В периоды осень-весна 1990-1991 г. и 1991-1992 г. наблюдалось увеличение доли особей, обладающих данными фенами. С осени до весны 1992-1993 г. ситуация изменилась в обратную сторону и частоты встречаемости данных фенотипов довольно резко сократились. Сравнения основных климатических характеристик поздней осени, зимы и ранней весны показали, что наиболее неблагоприятные условия для перезимовки были осенью 1992 г. и весной 1993 г., которые характеризовались, в первую очередь, более низкими температурами, что и могло вызвать увеличение смертности данных фенотипов (рис. 6).

Таким образом, в ответ на изменения климатических параметров могут происходить весьма существенные перестройки фенотипической структуры популяций, в том числе в ходе переживания наиболее критического периода года (поздняя осень - зима - ранняя весна). В свою очередь, итоговая смертность популяции, безусловно, зависит от конкретного соотношения фенотипов, имеющих неодинаковую выживаемость при различных сочетаниях погодных и других факторов. Данное обстоятельство, несомненно, должно учитываться при анализе и прогнозировании динамики популяций.

Оценивали влияние массовых ветровалов на фенотипическое разнообразие популяций рыжей полевки в эталонных экосистемах южной тайги. Были привлечены авторские краниологи-

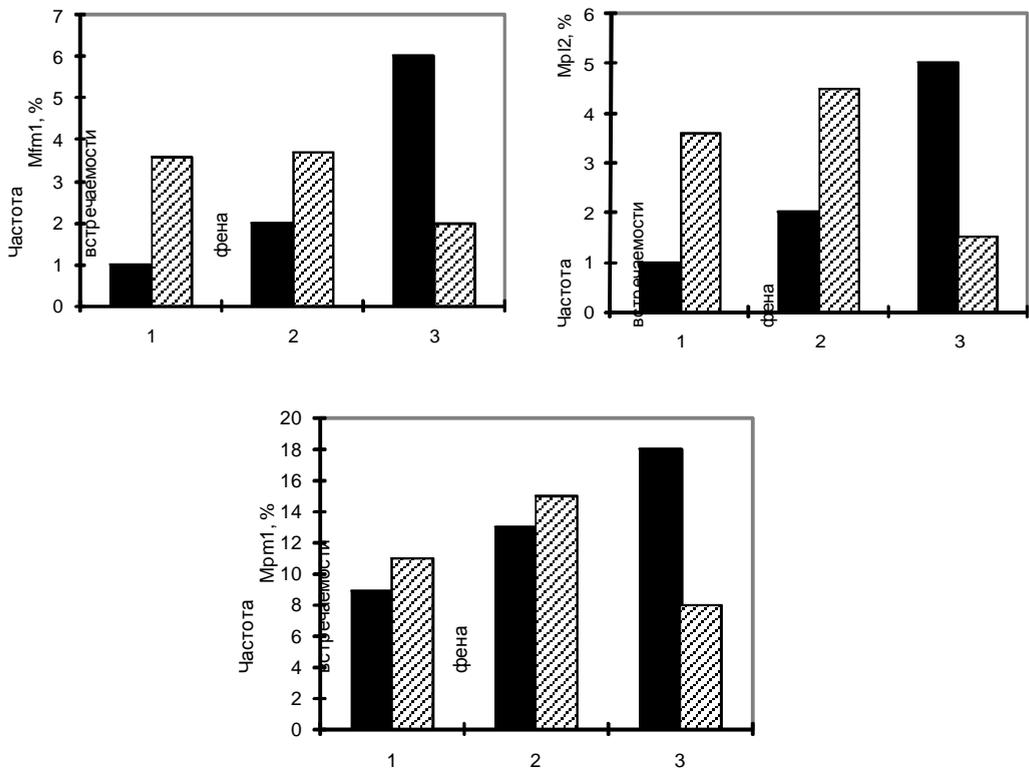


Рис. 5. Динамика доли встречаемости в составе популяции рыжей полевки фенотипов Mfm1, Mfl2, Mrt1. По оси абсцисс: 1 - 1990-1991 гг.; 2 - 1991-1992 гг.; 3 - 1992-1993 гг. Сплошная заливка - осень, штриховка - весна.

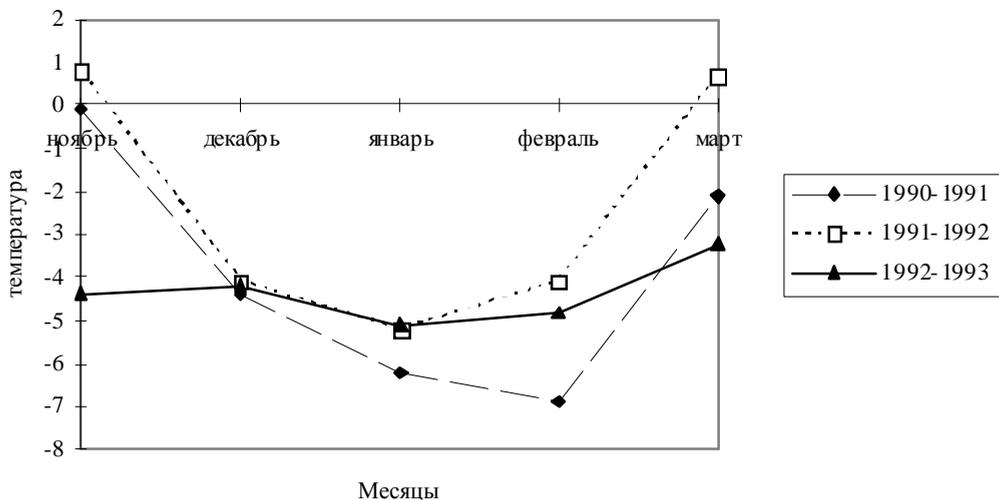


Рис. 6. Динамика средней температуры воздуха в ноябре - марте 1990-1993 гг.

ческие коллекции вида, собранные в 1991 г. на восьми участках леса (1-3 га) с очень сильной степенью повреждения и сплошных вывалах, образовавшихся в августе 1987 г. на месте неморальных ельников на территории Центрально-Лесного государственного биосферного природного заповедника. Для контроля использовали данные, полученные также в 1991 г. на семи незатронутых или слабонарушенных ветровалом стационарных пробных площадях аналогичных экосистем заповедника. Данный год в многолетней популяционной динамике вида характеризуется низкой численностью и представляет собой начало цикла.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что массовые ветровалы весьма существенно могут изменять фенотипическую структуру и разнообразие типично лесного вида. Анализ фенетической структуры показал, что в год низкой численности (1991) из 16 признаков для 9 (56%) между сравниваемыми группировками получены статистически значимые различия, что подчеркивает их специфичность. Обнаружено, что популяционное разнообразие рыжей полевки в эталонных экосистемах несколько выше, чем на участках массовых ветровалов, как по числу морф, так и по общему показателю разнообразия (Рис. 7, табл. 1).



Рис. 7. Популяционное разнообразие рыжей полевки в ельниках и на участках массовых вывалов по 16 исследованным признакам

Средние показатели доли редких фенотипов для сравниваемых группировок практически одинаковы. Наоборот, показатели внутрииндивидуального разнообразия выше в группировках, заселяющих вывалы (Рис. 8, см. табл. 1).

Более высокие показатели флуктуирующей асимметрии свидетельствуют о снижении стабильности онтогенеза и совершенства его регуляторных процессов в нарушенных ветровалами экосистемах южной тайги, по сравнению с климаксными равновесными ельниками. Это дополнительно подтверждается некоторым снижением скоррелированности развития линейных признаков черепа у особей в популяционных группировках, заселяющих участки массовых вывалов. Подобная несогласованность величины внутрииндивидуального разнообразия с характером изменения популяционного разнообразия косвенно может свидетельствовать о ведущей роли генетической составляющей в уменьшении общего фенотипического разнообразия популяций типично лесного вида на участках массовых ветровалов.

Таблица 1

Показатели популяционного и внутрииндивидуального разнообразия и степень скоррелированности развития линейных признаков черепа в группировках рыжей полевки из неморальных ельников и вывалов

Показатели разнообразия и скоррелированности развития признаков	Ельники	Вывалы
Общее число морф	57	51
Пределы значений общего показателя разнообразия по отдельным признакам	1,77-4,64	1,81-3,75
Накопленная сумма значений общего показателя разнообразия по 16 признакам	44,85	39,09
Среднее значение общего показателя разнообразия по 16 признакам	2,80	2,44
Средняя доля редких фенотипов по 16 признакам	0,198	0,201
Пределы значений показателя флуктуирующей асимметрии по отдельным признакам	0 - 30,5	7,3 - 41,8
Накопленная сумма значений показателя флуктуирующей асимметрии по 16 признакам	183	272
Среднее значение показателя флуктуирующей асимметрии по 16 признакам	11,4	17,0
Доля достоверных коэффициентов корреляций (в %)	84	76
Среднее значение коэффициентов корреляций	0,61	0,52



Рис. 8. Показатели флуктуирующей асимметрии (Fasm) в популяционных группировках рыжей полевки в ельниках и на участках массовых вывалов

Ветровальные сукцессии лесных экосистем и динамика популяций пионерных видов (на примере полевки-экономки)

Динамика численности

В связи с определенными климатическими изменениями, которые способствовали разрушению и последующей динамике лесных экосистем, в природных комплексах заповедника в последние годы значительно возросла роль пионерных ("преходящих" - fugitive) видов, заселяющих ранние стадии сукцессии.

Исследовано несколько колонизационных циклов полевки-экономки на массовых вывалах 1987 г. и 1996 г. Колонизационный цикл вида (заселение, нарастание численности, популяционный расцвет и крах) имеет очень короткие сроки: обычно 5-7 лет [11, 15]. Кривые динамики численности полевки-экономки на различных участках имели достаточно сходный характер (рис. 9).

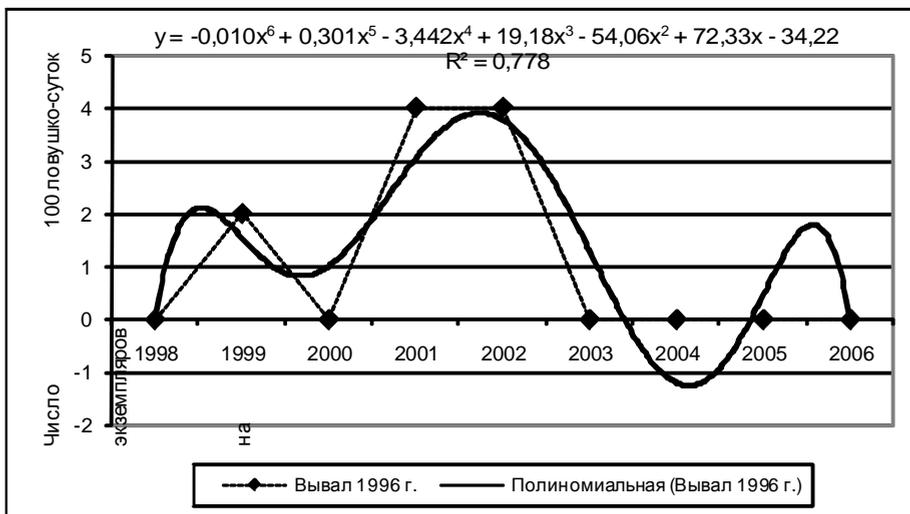
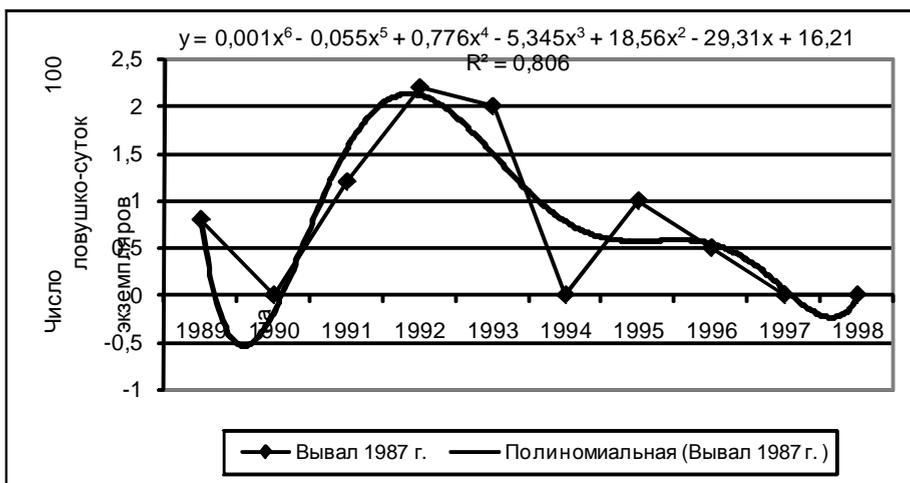


Рис. 9. Динамика и полиномиальные тренды численности полевки-экономки в ходе двух колонизационных циклов на массовых вывалах (R^2 - величина достоверности аппроксимации полиномиального тренда)

Примерно одинаковыми были средние и максимальные значения численности. Чрезвычайно хорошо данные колонизационные циклы аппроксимируются полиномиальными трендами шестой степени. Отмечены также и общие тенденции сезонных изменений численности полевки-экономки в ходе колонизационных циклов: максимальные значения регистрируются в начале лета. Общая численность полевки-экономки и характер ее изменений на лесной территории заповедника определяются, в первую очередь, динамикой и масштабами ветровальных процессов.

Динамика фенетического разнообразия

Объемы выборок полевки-экономки на вывалах нерепрезентативны для того, чтобы подробно исследовать закономерности динамики фенетической структуры популяций вида в ходе колонизационных циклов. Поэтому дополнительно привлекали данные одного из типичных колонизационных циклов полевки-экономки на участке сплошной вырубке (Рис. 10).

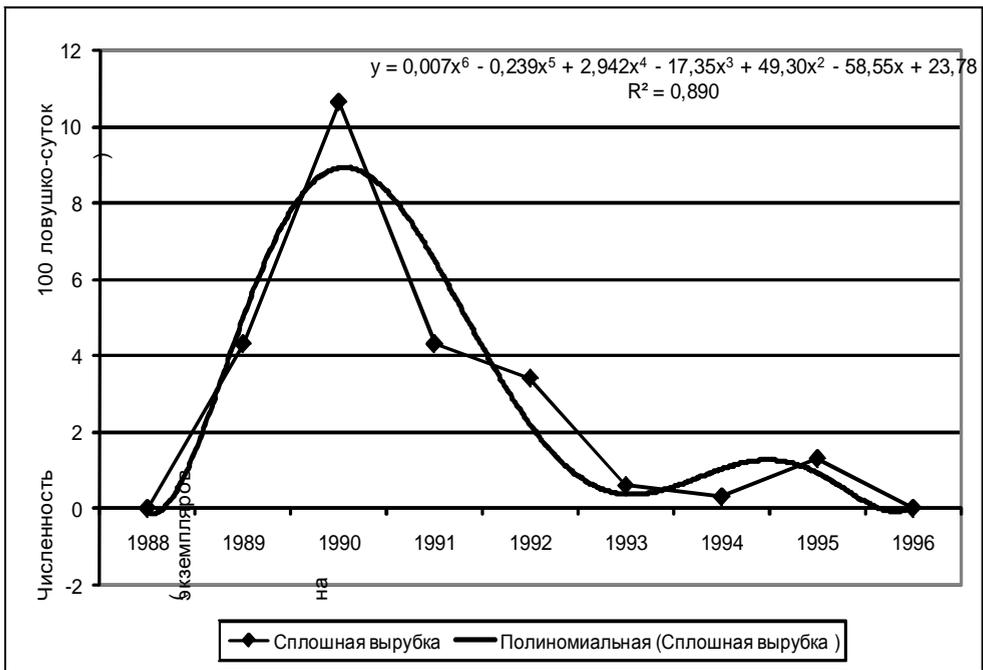


Рис. 10. Динамика и полиномиальный тренд численности полевки-экономки в ходе типичного колонизационного цикла на сплошной вырубке (R^2 - величина достоверности аппроксимации полиномиального тренда)

Такое привлечение вполне корректно, поскольку эти циклы во многом сходны с колонизационными циклами вида на вывалах. Они имеют аналогичные стадии, реализуются в такие же сроки, но при более высокой численности, что позволяет собрать достаточно массовый материал и сформировать репрезентативные для анализа выборки.

Особенности временной динамики фенетической структуры эфемерной популяционной группировки полевки-экономки на участке сплошной вырубке исследовали на примере основной части (2-5 годы) колонизационного цикла. Изучали изменчивость 22 качественных симметричных признаков черепа. Для данной популяционной группировки всего выявлено 67 вариаций (фенов) 22 исследованных признаков. Обнаружено, что степень реализации локального фенофонда существенно возрастала на фазах колонизационного расцвета, продолжая оставаться достаточно высокой и в начале периода сокращения численности популяции. В целом, фенетическая структура короткоживущей популяции полевки-экономки чрезвычайно динамична

во времени. Разные фазы популяционного цикла достоверно отличались по частотам фенотипических признаков.

Суммарную величину фенетических дистанций исследуемых популяционных выборок оценивали по количеству достоверно различающихся признаков и среднеарифметическому индексу различия. Сравнения популяционных систем в последовательном ряду лет (1989-90 гг., 1990-91 гг., 1991-92 гг.) показало, что суммарная степень различий фенетической структуры постоянно увеличивалась с момента заселения до завершения основной части колонизационного цикла (рис. 11).

Это свидетельствует об усилении процессов дифференциации в популяционных системах полевки-экономки в ходе колонизационного цикла, что, безусловно, приводит к увеличению фенотипического разнообразия вида на данной территории.

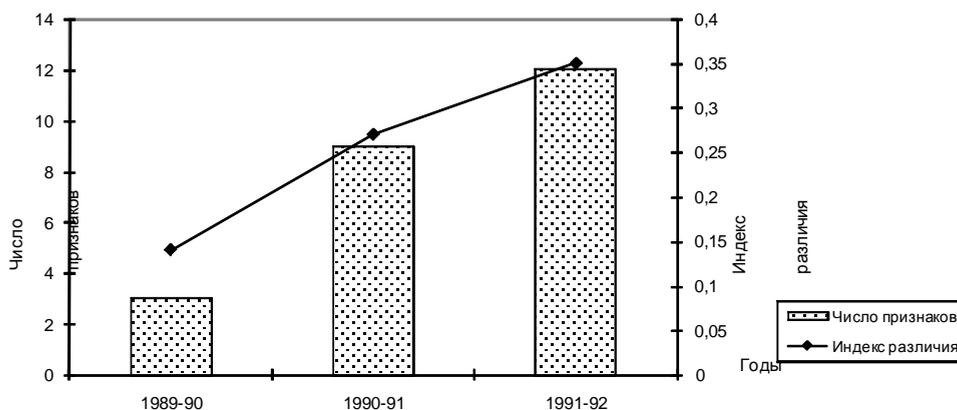


Рис. 11. Динамика степени различий фенетической структуры популяций полевки-экономки в ходе колонизационного цикла

Заключение

В последние 15 лет произошли определенные изменения структуры, разнообразия и динамики популяций ценозообразующих видов мелких млекопитающих в эталонных лесных экосистемах главного Русского водораздела. Это связано с существенной перестройкой экосистем и всего лесного массива в ходе их естественной динамики. Во многом обнаруженные тенденции, определяются климатическими изменениями и связанными с ними участившимися катастрофическими явлениями и экстремальными факторами. Отмечены как прямые, так и опосредованные воздействия климатических флуктуаций на популяционную динамику ценозообразующих видов. Выявленный тренд увеличения численности фоновых видов рыжей полевки четко согласуется с отмеченными трендами увеличения средних и среднезимних температур, а также с трендом увеличения чистой продукции в естественных лесных экосистемах. Наиболее направленным средообразующим фактором является высокая повторяемость ураганных ветров, которые приводят к массовым разрушениям древостоев. Активная сукцессионная динамика лесных экосистем в природных комплексах заповедника, связанная с естественным масштабным разрушением (массовые ветровалы и групповые усыхания древостоев), в свою очередь, вызывает определенные изменения в функционировании популяций мелких млекопитающих. Это, в первую очередь, касается особенностей динамики численности видов. Поэтому разработка методов моделирования динамики популяций и изучения возможностей оценки состояния экосистем по особенностям варьирования численности видов должна оставаться одной из важных составляющих экологического мониторинга охраняемых тер-

риторий. Кроме этого, массовые ветровалы в южной тайге Главного Русского водораздела весьма существенно могут изменять фенотипическую структуру и разнообразие типично лесных видов, вызывая уменьшение общей степени популяционного разнообразия и, наоборот, увеличение индивидуального разнообразия из-за снижения стабильности онтогенеза. Наоборот, появление стадий свежих ветровальных "окон" в древостое средних и крупных размеров обеспечивает усиление процессов генетической дифференциации в популяциях пионерных видов и приводит к увеличению их фенотипического разнообразия. Более совершенные модели динамики популяций, несомненно, должны учитывать различные характеристики популяционной структуры. Выявленные изменения на популяционном уровне в ответ на прямые и косвенные климатические воздействия приводят к закономерным перестройкам сообществ мелких млекопитающих. В частности, как было отмечено ранее, в последние 15-20 лет произошло существенное увеличение суммарных продукционных характеристик (численности и биомассы), "гетероморфности" и бета-разнообразия сообществ грызунов в лесном массиве [24]. Данные условия достаточно серьезным образом изменяют и усложняют эпизоотийно-эпидемическую ситуацию, связанную с зоонозными инфекциями, которые циркулируют в популяциях мелких млекопитающих.

Полученные результаты дополнительно свидетельствуют о высокой биоиндикационной значимости биосистем мелких млекопитающих на разных уровнях организации в ходе мониторинга естественных процессов, происходящих в лесных экосистемах центра Русской равнины, в том числе связанных с климатическими флуктуациями и трансформациями.

Литература

1. Алисов Б.П. Климаты СССР. М.: Изд-во МГУ, 1954. 127 с.
2. Вальтер Г. Растительность земного шара. Т. 2. Леса умеренной зоны. М.: Прогресс, 1974. 423 с.
3. Гортинский Г.Б. Климат и погодичная изменчивость метеофакторов // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 6-18.
4. Груза Г.В., Ранькова Э.Я. Изменение климатических условий Европейской части России во второй половине 20 века // Влияние изменения климата на экосистемы. М.: Русский университет, 2001. С. 9-16.
5. Животовский Л.А. Показатель популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38-44.
6. Исаченко Т.И. Южно-таежные леса // Растительность Европейской части СССР, 1980. С. 93-96.
7. Истомин А.В. Рыжая полевка - перспективный объект для разработки региональной программы в заповедниках лесной зоны Европейской части СССР // Научные исследования в заповедниках и принципы разработки региональных программ для заповедников лесной зоны Европейской части СССР. Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. Рахов, 1990. С. 50-53.
8. Истомин А.В. Фенотипическое разнообразие и микроэволюционное состояние популяций в различных системах резерватов // Некоторые проблемы изучения разнообразия млекопитающих. Киев: Ин-т зоологии АН Украины (Препринт 92.4), 1992. С. 26-35.
9. Истомин А.В. Фенотипическое разнообразие континуальной и дискретной популяций на примере рыжей полевки в условиях южной тайги. // Журн. общ. биол. М., 1994. Т.55, № 4-5. С. 471-488.
10. Истомин А.В. Мелкие млекопитающие как объекты комплексной оценки биологического разнообразия лесных экосистем // Биологическое разнообразие лесных экосистем: Тез. докл. Всерос. Совещ. М., 1995а. С. 144-146.
11. Истомин А.В. Роль стадии "окон" в поддержании разнообразия сообществ мышевидных грызунов в коренных еловых лесах южной тайги // Биологическое разнообразие лесных экосистем. Всерос. совещ. Москва, 1995. М., 1995б. С. 146-148.
12. Истомин А.В. Млекопитающие Центрально-Лесного биосферного заповедника // Флора и фауна заповедников России. Позвоночные животные Центрально-Лесного заповедника. Вып. 59. М., 1995в. С. 33-42.
13. Истомин А.В. Комплексная оценка биологического разнообразия охраняемых природных территорий лесной зоны // Проблемы сохранения биоразнообразия Псковской области. Спб., Изд-во С.-Петербургского ун-та, 1997. С. 7-16.

14. Истомин А.В. "Бореализация" сообществ мелких млекопитающих в коренных южно-таежных лесах центра Русской равнины // Экология таежных лесов. Тез. докл. Межд. конф. Сыктывкар, 1998. С. 141-142.
15. Истомин А.В. Циклы колонизации пионерных видов и их роль в формировании генетического разнообразия. Циклы природы и общества. Матер. 7 междунар. конф. Ставрополь, 1999а. С. 228-231.
16. Истомин А.В. Принципы и опыт использования мелких млекопитающих в экологическом мониторинге Центрально-Лесного биосферного заповедника (ЦЛБЗ) // Экологический мониторинг лесных экосистем. Матер. Всерос. Совещ. Петрозаводск, 1999б. С.14.
17. Истомин А.В., Комплексный анализ морфологической изменчивости популяций в целях биомониторинга охраняемых территорий (на примере грызунов). Исследования на охраняемых природных территориях Северо-запада России. Матер. регион. науч. конф., посвящ. 10-летию Валдайского Национального парка. Великий Новгород, 2000. С.306-307.
18. Истомин А.В. Математические модели эпизоотий лептоспирозов в лесных очагах на территории Волжско-Двинского водораздела // Северо-Запад России: взаимодействие общества и природы. Матер. обществ.-науч. конф. с международным участием. Часть 1. Псков, 2001а. С. 190-194.
19. Истомин А.В. Эпизоотолого-эпидемическое значение лесных ландшафтов на территории Каспийско-Балтийского водораздела // Социальные и экологические проблемы Балтийского региона. Матер. обществ.-науч. конф с международным участием. Часть 2. Псков, 2001б. С. 265 - 276.
20. Истомин А.В. Трансформация лесных ландшафтов сплошными рубками и формирование очагов лептоспироза // Природные и культурные ландшафты: проблемы экологии и устойчивого развития. Матер. обществ.-науч. конф с международным участием. Статьи и тезисы. Часть 1. Псков, 2002. С. 137-140.
21. Истомин А.В. Использование корреляционного анализа признаков многомерных объектов в мониторинге популяций // Материалы региональной Общественно-научной конференции с международным участием "Северо-Западная Россия: Проблемы экологии и социально-экономического развития, Псков, 2004. С. 193-198.
22. Истомин А.В. Мелкие млекопитающие в мониторинге лесных экосистем // Методические рекомендации по ведению мониторинга на особо охраняемых природных территориях (на примере Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника), 2005а. С. 65-113.
23. Истомин А.В. Региональный мониторинг природно-очаговых инфекций // Псковский региональный экологический журнал, №1, Псков, 2005б. С. 122-135.
24. Истомин А.В. Влияние изменений климата и природных катастрофических явлений на биосистемы мелких млекопитающих // Запад России и ближнее зарубежье: устойчивость социально-культурных и эколого-хозяйственных систем социально-экономического развития. Материалы межрегиональной общественно-научной конференции с международным участием, Псков, 2005. С. 91-98.
25. Истомин А.В. Некоторые итоги использования мелких млекопитающих в биомониторинге лесных экосистем // Комплексные исследования в ЦЛГПБЗ: их прошлое, настоящее и будущее. Труды Центрально-лесного заповедника, вып. 4. Тула, 2007. С. 60-79.
26. Истомин А.В., Карулин Б.Е., Никитина Н.А. Очаги лептоспирозов в естественных и антропогенных ландшафтах Центрального Нечерноземья России. Актуальные вопросы биоразнообразия животных в антропогенном ландшафте. Тез. докл. науч.-практич. Конф. Киев, изд-во УА МБН, 1999. С. 57-61.
27. Истомин А.В., Карулин Б.Е., Никитина Н.А. Природно-очаговые инфекции в Центрально-Лесном биосферном государственном заповеднике // Комплексные исследования в ЦЛГПБЗ: их прошлое, настоящее и будущее. Труды Центрально-лесного заповедника, вып. 4. Тула, 2007. - 532. С. 444-461.
28. Карулин Б.Е., Никитина Н.А., Истомин А.В., Ананьина Ю.В. Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) - основной носитель лептоспироза в лесном природном очаге // Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 5. С. 113-122.
29. Ларина Н.И., Еремина И.В. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природы популяций. М.: Наука, 1988. С. 8-52.
30. Каримов А.Э., Носова М.Б. Использование земель и воздействие на природу Центрально-Лесного заповедника (конец 16 - начало 20 вв.) // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб.: РБО., 1999. С. 299-310.
31. Кокорин А.О., Минин А.А. Обзор итогов работ // Влияние изменения климата на экосистемы. М.: Русский университет, 2001. С. 5-8.
32. Минаева Т.Ю., Истомин А.В., Абражко В.И., Баженова Т.П., Кораблев Н.П., Кураева Е.Н., Куракина И.В., Пугачевский А.В., Русанович Н.Р., Шапошников Е.С. К изучению реакции биоты Централь-

но-Лесного заповедника на изменения климата // Влияние изменения климата на экосистемы. М.: Русский университет, 2001. С. 87-100.

33. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 285 с.

34. Пузаченко А.Ю., Пузаченко Ю.Г. Анализ многолетних наблюдений на основе данных "Летописи природы": оценка параметров динамики природных процессов (Методические рекомендации для сотрудников заповедников), 1999. 76 с.

35. Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.

36. Яблоков А.В. Фенетика: эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 132 с.

37. Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высшая школа, 1985. 159 с.

**Слинчак А.И.,
Псковский госпедуниверситет**

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ЧЕРНОБЫЛЯ

Прошло два десятилетия после аварии на Чернобыльской атомной электростанции. Для людей, оказавшихся в зоне поражения, время приняло свой новый отсчет: "до" аварии и "после"...

О причинах и предпосылках этой катастрофы написано много. Разные авторы, будто стараясь перещеголять друг друга, предлагают своим читателям порой самые невообразимые версии: научные и "околонаучные", связанные с геотектоникой и пророчеством о "звезде Полярный", с человеческим фактором и даже с испытаниями психотропного оружия...

За впечатляющими показателями уровня загрязнения и печальной медицинской статистикой (обычно неправдоподобной, что свойственно статистике советского периода) остаётся в тени проблема исчезающих населённых пунктов, расположенных непосредственно в "зоне". В первую очередь это касается самого Чернобыля, чьим именем была названа АЭС, расположенная примерно в 18 километрах к северу от этого небольшого старинного украинского городка.

Между тем, Чернобыль - это тот самый Стрежев из Лаврентьевской летописи, где в 1160 году княжил Всеволод Глебович. Урочище Стрежев и сейчас называют почти так же - Стрижов.

В Ипатьевской летописи Стрежев с 1193 года уже называется Чернобылем.

Существует несколько заслуживающих внимания версий происхождения названия этого города.

1. У Геродота в описаниях скифских племён отмечено, что на территории, расположенной выше Днепра по реке Тясмин есть страна Меланхлеов. Это единственная местность на землях Украины и Белоруссии, где коренное население на протяжении всей истории своего существования отдавало предпочтение чёрным одеждам.

2. Город Чернобыль - место размежевания русинов Украины и Белоруссии (так называемых чёрных и белых свиток). В Чернобыле с 1700 года трижды в году проводились большие ярмарки. Собираясь на эти ярмарки, люди говорили, что идут к "чёрно-белым".

3. Чернобыль - это вид полыни.

На плане Чернобыля 1730 года видно, что планировка улиц города до настоящего времени почти не изменилась. Отмечен замок (на Замковой горе), костёл, несколько православных церквей, синагог, "Татарский" курган (1240 г.). Большинство чернобыльских культовых сооружений и памятников архитектуры минувших эпох исчезло уже в советское время.