

Антипова Л.Ф., Байкова Т.В. Видовой состав и жизненные формы жужелиц г. Пскова и его окрестностей // Проблемы природопользования, экологического воспитания и образования. Материалы Российско-Белорусской экологической конф. – Великие Луки, 1998в. – С. 78-81.

Антипова Л.Ф., Байкова Т.В. Фауна и экологические особенности комплекса жужелиц (Coleoptera: Carabidae) г. Пскова и его окрестностей // Журнал Природа Псковского края. – № 3. – СПб., 1999. – С. 12-19.

Антипова Л.Ф. Видовой состав слепней (Tabanidae) г. Пскова // Проблемы экологии и региональной политики Северо-Запада России и сопредельных территорий. – Псков, 1999. – С. 96-97.

Антипова Л.Ф., Байкова Т.В. Фауна божьих коровок (Coleoptera: Coccinellidae) г. Пскова // Северо-западная Россия и Белоруссия: вопросы экологической, исторической и общественной географии. – Псков, 2003. – С. 153-157.

Антипова Л.Ф. К фауне мух-журчалок (Diptera: Syrphidae) г. Пскова // Северо-запад России: эколого-хозяйственные проблемы и перспективы трансграничного сотрудничества. Материалы региональной общест.-науч. конф. Статьи и тезисы. – Псков, 2007. – С. 157-162.

Мутин В.А. Трофические связи имаго сирфид (Diptera: Syrphidae) с цветковыми растениями // Двукрылые насекомые: систематика, морфология, экология. – Л., 1987. – С.77-79.

Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae). – М., 1981. – 360 с.

Истомин А.В.

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ДЕСТАБИЛИЗАЦИИ СРЕДЫ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СКОРРЕЛИРОВАННОСТЬ РАЗВИТИЯ ПРИЗНАКОВ

В настоящее время число факторов, вызывающих экологическую дестабилизацию среды, достаточно велико. Нарушающие факторы имеют как естественное, так и антропогенное происхождение. Дестабилизированные среды естественного генезиса возникают периодически в результате кратковременных природных пертурбаций (пожары, ветровалы, засухи, наводнения и др.). Множество антропогенных форм воздействия в еще большей степени приводит к формированию неравновесных, неустойчивых условий существования экосистем. Дестабилизированные среды отличаются повышенной экологической дифференцированностью, сверхдинамичностью многих процессов, нарушениями механизмов организованности и функционирования биологических систем разного уровня [4; 25]. В сильно дестабилизированных средах многие организмы вынуждены существовать в предельных режимах своих биологических возможностей, что смещает их биологические ритмы [4]. Это обстоятельство определяет актуальность исследований по оценке ответных реакций организмов на различные формы и масштабы экологической дестабилизации среды.

Наиболее сложными многоуровневыми природными системами являются леса, роль которых в поддержании глобального цикла биогенных веществ биосферы чрезвычайно велика. Лесные экосистемы имеют достаточно большие диапазоны толерантности, что в некоторой степени затрудняет получение достоверной информации об их отклике на различные формы естественных нарушений. Дополнительную сложность оценки создают масштабные антропогенные воздействия на лесные экосистемы, прежде всего связанные с их активным вырубанием.

Автором на протяжении 27 лет проводятся комплексные исследования реакций организмов и популяций типичных лесных видов на экологическую дестабилизацию среды южно-таежных экосистем, вызванную факторами естественного (ветровалы) и антропогенного (сплошные вырубки) генезиса [7-9; 12-16; 18; 19; 21-23 и др.]. Основными модельными объектами изучения являются различные виды мелких млекопитающих, которые обладают тесными связями с различными компонентами экосистем, коротким жизненным циклом, высокой чувствительностью к изменениям среды, широким набором адаптаций и способностью к быстрой их реализации в

новых условиях. Первостепенное внимание при этом уделяется наиболее универсальным параметрам функционирования организмов. К числу важнейших явлений, которые обладают принципиальным сходством у всех живых существ, принадлежат изменчивость и развитие. При изучении различных аспектов изменчивости чаще всего используются линейные размеры. Разные органы или структуры организма, выполняющие одну и ту же функцию, должны определенным образом взаимодействовать друг с другом. Это может проявляться в форме скоррелированных изменений их элементов. Вопросы согласованности развития органов или отдельных признаков организмов рассматриваются в достаточно большом количестве работ. В некоторых исследованиях особое внимание уделяется «отклонениям» от корреляций, общее количество и качественный спектр которых предлагается использовать для характеристики популяций и оценки межпопуляционных различий [2]. Подробный обзор исследований, а также сравнительный анализ структуры и закономерностей изменчивости системы корреляций на различных объектах из числа растений и животных выполнен Н.С. Ростовый [29]. Авторами показано, что корреляции между морфологическими признаками могут изменяться под воздействием среды, что подчеркивает их потенциальную биоиндикационную значимость.

При изучении млекопитающих традиционно используется череп (краниум и нижние челюсти), который является сложным целостным многомерным объектом, обладает чрезвычайно высокой информативностью и хорошо сохраняется в коллекционных сборах. Краниометрические признаки имеют широкий диапазон изменчивости и широко используются в систематике и филогении многих групп млекопитающих при выяснении внутривидовых и межвидовых различий. Кроме прикладного значения, изучение форм черепа может способствовать решению ряда теоретических проблем: биологической формы, морфологической интеграции количественных признаков и т.п. [28]. Помимо линейных размеров, важнейшими источниками информации при исследовании различных аспектов изменчивости могут служить пропорции черепа и отдельных его частей [31; 2; 26; 27; 28 и др.]. Однако изучению пропорций черепа в современной териологии уделяется недостаточно внимания. Так, до сих пор здесь отсутствует единство в определении понятий формы и пропорций и, как следствие, имеются разногласия в подходах и методах их анализа. Нерешенность этих вопросов во многом определяет существующую слабую изученность некоторых основных закономерностей внутри- и межвидовой изменчивости пропорций черепа.

В статье рассматривается характер изменчивости и скоррелированность развития линейных признаков черепа на примере рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в различных с точки зрения стабильности экологических условиях и оценивается возможность использования данных подходов в биологическом мониторинге лесных экосистем.

Материал и методы

Для работы использовалась коллекция черепов мелких млекопитающих, собранная автором в 1990 г. в Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике и в его охранной зоне. Заповедник расположен в юго-западной части Валдайской возвышенности в пределах Каспийско-Балтийского водораздела Русской равнины на территории Тверской области. Заповедник является одним из малонаселенных, слабо освоенных и наиболее лесистых районов Нечерноземного Центра. Водораздельное положение территории заповедника в значительной мере определяет характер и особенности растительного покрова. В его структуре доминирующее положение занимают еловые леса (46%), которые представлены здесь относительно малонарушенным массивом. Они сохранили первичную структуру, экологические связи со средой, свои функции в биосфере и являются типичными для водораздельных пространств центральной части Русской равнины. Ельники неморальные представляют хорошо очерченную группу, но в пространственном отношении границы между отдельными ассоциациями не очень четкие и переходы между ними плавные. В этих типах леса для древостоя ели характерна неодно-

родность вертикального и горизонтального строения ярусов, что определяется разновозрастностью и неравномерностью распределения древостоев по площади. В первом ярусе присутствует примесь осины и березы. Кроме того, структура верхнего яруса усложнена наличием древостоя из широколиственных пород (липа, ильм, клен), которые распределены также неравномерно и формируют полог преимущественно в «окнах» - участках единично выпавших деревьев. Основная масса широколиственных пород (липа, клен, лещина) формируют ярус подлеска с высокой сомкнутостью крон (75%). Подрост встречается единично или небольшими куртинами. Данные ассоциации насыщены видами неморального флористического комплекса и имеют сложное мозаичное строение травяно-кустарничкового (65-70%) и мохового (15-20%) покровов. Наиболее обильными видами нижних ярусов являются: ясненик душистый, медуница неясная, копытень европейский, дубравная и узколистная звездчатки, зеленчук желтый, пролесник многолетний, сныть обыкновенная. В неморальных ельниках хорошо выражен микрорельеф, который образован обилием валежа, разлагающимися пнями, прикорневыми повышениями.

Основной формой антропогенной дестабилизации лесных экосистем в районе заповедника являются сплошные рубки, которые формируют на обширных территориях разнообразные серийные экосистемы со специфической средой. Использовали материалы, полученные с участков ранних (5-7 лет) стадий зарастания сплошных вырубков, произведенных на месте неморальных ельников. Были исследованы лесосеки с послерубочным уходом (сгребание валежника в параллельные ряды, боронование и нарезка посадочно-мелиоративных канав, посадка елей, периодическое осветление посадок механическим способом) и без него. В целом степень нарушения почвенного и растительного покрова на исследованных вырубках достаточно высокая. На участках с подобным характером рубки и последующего ухода в первые годы зарастания в основном формируются ситниково-вейниковые и малиново-кипрейные ассоциации.

В качестве основного модельного вида, как уже указывалось выше, была выбрана рыжая полевка [10], которая имеет западно-палеарктическое (неморальное) происхождение и принадлежит к фоновым видам лесов умеренного климата, где чрезвычайно широко распространена. Рыжая полевка по своей экологии является типичным лесным обитателем, избегающим открытых местообитаний.

В данной работе используются сведения по сериям черепов взрослых рыжих полевок из коренных неморальных ельников, которые в районе исследований являются оптимальными для данного вида местообитаниями, и участков сплошных вырубков ранних стадий возобновления (до 5-7 лет) с сильно дестабилизированной средой. Уничтожение древостоя, нарушения почвенного покрова и травяно-кустарничкового яруса, неблагоприятно сказываются на абсолютном доминанте лесных экосистем – рыжей полевке, изменяя некоторые черты ее экологии [7; 15; 18; 23].

Для проведения измерений линейных размеров черепа и его частей использовали штангенциркуль, бинокулярную лупу и шкалу окуляр-микрометра. Для билатеральных признаков измерения проводили на левой и правой сторонах черепа. Измерения проводились с точностью до 0,1 мм. Исследовано 13 признаков краниума, 4 признака мандибулы (табл. 1) у 68 экземпляров вида (51 экз. – из ельников, 17 – с участков сплошных вырубков), выполнено 1156 измерений. Автор благодарит бывшую студентку университета Николаеву Т. за техническую помощь в работе с краниологическими коллекциями и составление базы данных.

На основании результатов выполненных измерений рассчитывали основные статистические характеристики признаков, необходимые для вычисления размаха изменчивости: пределы варьирования; среднее арифметическое; среднее квадратичное отклонение; ошибку среднего арифметического; коэффициент вариации. Для оценки структуры и уровня взаимосвязей признаков рассчитывали парные коэффициенты корреляции, которые представляли в виде полных матриц. Поскольку корреляционные матрицы являются многомерными объектами, при их сравнении не следует ограничиваться рассмотрением варьирования отдельных коэффициентов, так как изменения одной из связей не могут не отражаться на других [29]. Общее сходство матриц по

Признаки, использованные в исследовании

Номер	Признаки
1	Высота черепа в области слуховых барабанов
2	Скуловая ширина
3	Кондилобазальная длина черепа
4	Коронарная длина левого зубного ряда верхней челюсти
5	Коронарная длина правого зубного ряда верхней челюсти
6	Альвеолярная длина левого зубного ряда верхней челюсти
7	Альвеолярная длина правого зубного ряда верхней челюсти
8	Длина левого резцового отверстия
9	Длина правого резцового отверстия
10	Длина диастемы с левой стороны
11	Длина диастемы с правой стороны
12	Длина левой носовой кости
13	Длина правой носовой кости
14	Коронарная длина левого зубного ряда нижней челюсти
15	Коронарная длина правого зубного ряда нижней челюсти
16	Альвеолярная длина левого зубного ряда нижней челюсти
17	Альвеолярная длина правого зубного ряда нижней челюсти

структуре также определяли с помощью коэффициента корреляции, рассчитанного между ними. Для определения среднего уровня связей и согласованности варьирования использовали коэффициент детерминации (квадрат коэффициента корреляции) по отдельным признакам и усредненный по всей матрице. При использовании указанных относительных показателей нивелируется влияние размерности признаков.

Результаты и обсуждение

Статистические параметры исследованных линейных признаков черепа группировок особей из разных типов местообитаний приведены в табл. 2, 3.

Результаты корреляционного анализа представлены в табл. 4, 5. Для большей наглядности и удобства сравнений корреляционные матрицы изображали графически. Для этого матрицу корреляций из ельников, принятую за эталон, преобразовывали в ранжированный ряд значений коэффициентов и к нему достраивали в соответствии с получившейся последовательностью аналогичные корреляции популяционной серии с участков сплошных вырубок (рис. 1).

Обнаружено, что у особей из ельников корреляции варьируют от совсем незначительных отрицательных до очень высоких положительных. Для популяционных группировок, населяющих вырубки, отмечено некоторое количество достоверных отрицательных коэффициентов корреляций. Общая положительная скоррелированность признаков в серии черепов с вырубок менее выражена по сравнению с ельниками. Число положительных достоверных коэффициентов корреляции в ельниках - 87 (64% от общего числа парных корреляций) гораздо выше, чем на вырубках - 51 (38%). Аналогичные результаты получены и при сравнении средних величин коэффициентов корреляций всего комплекса признаков: для ельника $R_{cp.} = 0,43$ и значительно ниже для вырубки - $R_{cp.} = 0,23$.

Помимо величины корреляций под воздействием экологической дестабилизации среды определенным образом меняется и их структура (см. рис. 1). При этом небольшое число признаков продолжают сохранять очень высокий уровень связей: пары одноименных признаков на

Таблица 2

**Характеристика краниологических признаков рыжей полевки в коренных неморальных
ельниках, мм**

(здесь и далее: \bar{X} – среднее арифметическое; Sd – среднее квадратичное отклонение;

m_x – ошибка среднего арифметического;

limit – пределы; номера признаков приведены в тексте)

Номер признака	\bar{X}	Sd	m_x	limit
1	9,341	0,3048	0,0427	8,5 - 9,8
2	12,76	0,5898	0,0826	11,5 – 15,0
3	23,35	0,7266	0,1017	22,0 – 25,3
4	4,835	0,1787	0,0250	4,50 - 5,30
5	4,851	0,1932	0,0271	4,40 - 5,40
6	5,280	0,2030	0,0284	5,00 - 5,80
7	5,288	0,1862	0,0261	5,00 - 5,80
8	4,533	0,3083	0,0432	3,40 - 5,30
9	4,559	0,3226	0,0452	3,20 - 5,40
10	6,343	0,3080	0,0431	5,70 - 7,40
11	6,392	0,3065	0,0429	5,90 - 7,50
12	5,961	0,4899	0,0686	3,90 - 7,20
13	5,976	0,4861	0,0681	4,00 - 7,30
14	4,720	0,2281	0,0319	4,20 - 5,20
15	4,733	0,2286	0,0320	4,00 - 5,20
16	5,145	0,2327	0,0326	4,60 - 5,70
17	5,208	0,2086	0,0292	4,70 - 5,70

Таблица 3

**Характеристика краниологических признаков рыжей полевки на ранних стадиях сплошных
вырубок (мм)**

Номер признака	\bar{X}	Sd	m_x	limit
1	9,347	0,2004	0,0486	9,10 – 9,70
2	12,56	0,7450	0,1807	11,4 – 14,2
3	23,36	0,6548	0,1588	22,1 – 24,7
4	4,841	0,1623	0,0394	4,50 - 5,20
5	4,841	0,1228	0,0298	4,60 - 5,10
6	5,312	0,1691	0,0410	5,00 - 5,50
7	5,282	0,2099	0,0509	4,80 - 5,60
8	4,529	0,2801	0,0679	4,00 - 5,20
9	4,535	0,2760	0,0669	4,10 - 5,20
10	6,406	0,2989	0,0725	5,90 - 6,90
11	6,429	0,3255	0,0790	6,00 – 7,00
12	6,124	0,3510	0,0851	5,50 - 6,80
13	6,153	0,3375	0,0819	5,50 - 6,70
14	4,724	0,1985	0,0482	4,40 - 4,90
15	4,706	0,1819	0,0441	4,40 – 5,00
16	5,041	0,2451	0,0594	4,50 - 5,50
17	5,047	0,2452	0,0595	4,60 - 5,50

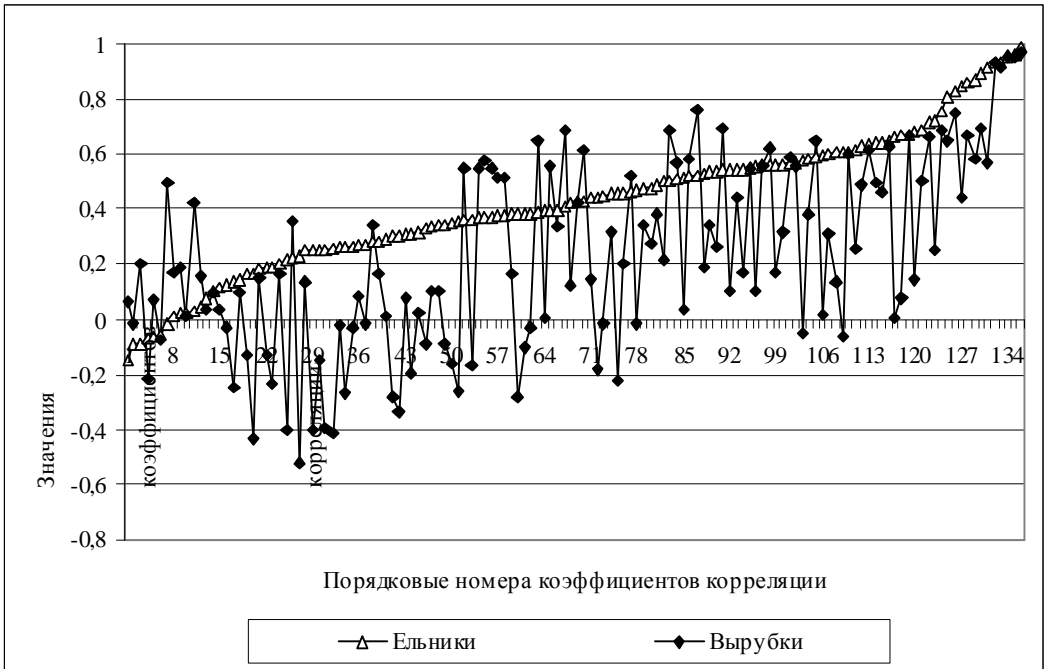


Рис. 1. Коэффициенты корреляции между краниологическими признаками рыжей полевки в ельниках (ранжированы) и на вырубках

левой и правой сторонах краниума (коронарная и альвеолярная длина верхней челюсти, длина резцовых отверстий, длина носовых костей), а также комплекс из четырех исследованных признаков нижней челюсти (см. табл. 4, 5). Большинство признаков в условиях нарушений, как уже указывалось, заметно снижают скоррелированность. Однако отдельные связи между признаками, наоборот, становятся на вырубках несколько более высокими. В целом, рассчитанная степень сходства между матрицами $R=0,61$. Согласно имеющимся представлениям об использовании коэффициента корреляции для сравнения матриц расстояний, величина $R<0,70$ свидетельствует о слабом соответствии между матрицами [29].

Анализ степени изменчивости признаков группировок особей из различных экологических условий продемонстрировал несколько более широкий ее размах в коренных ельниках по сравнению с открытыми вырубками: для 12 (71%) признаков из 17 исследованных коэффициенты вариации имели более высокие значения (табл. 6; рис. 2). Средний коэффициент вариации по комплексу всех признаков и сумма накопленных значений CV также были более высокими в ельниках. Однако это превышение не является очень существенным.

Уровень детерминированности большинства признаков (14 из 17, что составляет 82%), сумма накопленных значений коэффициентов детерминации и средняя величина всего комплекса также заметно выше в популяционных группировках рыжей полевки, населяющих зрелые ельники (см. табл. 6; рис. 3).

Таблица 4

Матрицы коэффициентов корреляции между линейными признаками черепа (указаны номерами) популяций рыжей полевки из ельника неморального; жирным шрифтом выделены достоверные положительные коэффициенты корреляции

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1	1																
2	0,126	1															
3	0,380	0,462	1														
4	-0,086	0,422	0,249	1													
5	-0,064	0,256	0,163	0,891	1												
6	-0,090	0,365	0,261	0,714	0,541	1											
7	-0,146	0,300	0,300	0,686	0,634	0,830	1										
8	0,104	0,030	0,629	0,269	0,216	0,180	0,261	1									
9	0,119	-0,016	0,562	0,307	0,252	0,201	0,262	0,957	1								
10	0,309	0,367	0,758	0,222	0,134	0,075	0,162	0,644	0,610	1							
11	0,250	0,375	0,805	0,283	0,193	0,142	0,191	0,642	0,587	0,953	1						
12	-0,072	0,360	0,503	0,341	0,250	0,384	0,381	0,397	0,388	0,506	0,561	1					
13	-0,058	0,366	0,522	0,314	0,228	0,352	0,355	0,427	0,412	0,519	0,571	0,988	1				
14	0,046	0,545	0,598	0,645	0,544	0,548	0,533	0,477	0,454	0,398	0,426	0,564	0,544	1			
15	0,026	0,503	0,513	0,671	0,581	0,566	0,564	0,475	0,488	0,374	0,366	0,537	0,526	0,935	1		
16	0,024	0,455	0,455	0,683	0,553	0,663	0,613	0,344	0,326	0,288	0,333	0,607	0,577	0,869	0,847	1	
17	0,011	0,444	0,445	0,722	0,605	0,669	0,600	0,384	0,394	0,268	0,286	0,469	0,448	0,863	0,913	0,932	1

Таблица 5

Матрицы коэффициентов корреляции между линейными признаками черепа (указаны номерами) популяций рыжей полевки с открытой вырубке; жирным шрифтом выделены достоверные положительные коэффициенты корреляции, курсивом выделены – достоверные отрицательные коэффициенты корреляции

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1	1																
2	-0,032	1															
3	0,166	0,523	1														
4	0,206	0,123	0,138	1													
5	0,069	<i>-0,418</i>	<i>-0,432</i>	0,694	1												
6	-0,017	-0,170	-0,267	0,665	0,698	1											
7	0,066	-0,285	-0,337	0,500	0,612	0,746	1										
8	0,096	0,422	0,487	-0,015	<i>-0,401</i>	0,151	-0,023	1									
9	0,036	0,497	0,620	0,077	<i>-0,396</i>	0,165	-0,032	0,956	1								
10	-0,193	0,551	0,691	0,356	-0,245	0,036	-0,128	0,461	0,603	1							
11	-0,147	0,518	0,647	0,343	-0,236	0,095	-0,129	0,497	0,649	0,955	1						
12	-0,212	0,547	0,689	0,103	<i>-0,401</i>	-0,100	-0,283	0,552	0,649	0,571	0,557	1					
13	-0,076	0,551	0,759	0,026	<i>-0,524</i>	-0,165	-0,260	0,617	0,690	0,579	0,554	0,965	1				
14	0,159	0,172	0,016	0,628	0,445	0,550	0,341	0,279	0,315	0,335	0,424	0,171	0,102	1			
15	0,009	0,219	0,039	0,669	0,380	0,587	0,314	0,340	0,382	0,517	0,577	0,262	0,188	0,913	1		
16	0,187	0,205	-0,224	0,143	0,106	0,003	0,258	-0,092	-0,087	0,014	0,101	-0,063	-0,051	0,583	0,443	1	
17	0,168	0,145	-0,180	0,247	0,139	0,076	0,309	-0,031	0,002	0,081	0,162	-0,014	-0,017	0,669	0,568	0,933	1

Следовательно, уменьшение размаха варьирования и уровня детерминированности отдельных признаков и всего их комплекса под влиянием дестабилизации среды происходит параллельно. В большинстве выполненных исследований повышение силы связей, как правило, также соответствует увеличению изменчивости [29]. В нашем случае это еще более наглядно представлено на рис. 4, 5. Корреляционное поле точек структуры изменчивости и детерминированности признаков «сжимается» по обеим осям: CV и R².

Коэффициенты вариации (CV) и коэффициенты детерминации (R²) исследованных краниологических признаков в сравниваемых типах местообитаний

Номера признаков	Коренные ельники		Сплошные вырубки	
	CV	R ²	CV	R ²
1	3,26	0,025	2,14	0,018
2	4,62	0,137	5,93	0,145
3	3,11	0,256	2,80	0,209
4	3,70	0,198	3,35	0,184
5	3,98	0,274	2,54	0,152
6	3,84	0,223	3,18	0,121
7	3,52	0,223	3,97	0,146
8	6,79	0,204	6,18	0,229
9	7,08	0,214	6,09	0,179
10	4,86	0,240	4,67	0,228
11	4,80	0,223	5,06	0,222
12	8,22	0,244	5,73	0,217
13	8,13	0,240	5,49	0,233
14	4,83	0,357	4,20	0,200
15	4,83	0,354	3,87	0,213
16	4,52	0,341	4,86	0,104
17	4,01	0,338	4,86	0,121
Сумма	84,10	4,091	74,92	2,921
Среднее	4,947	0,241	4,407	0,172

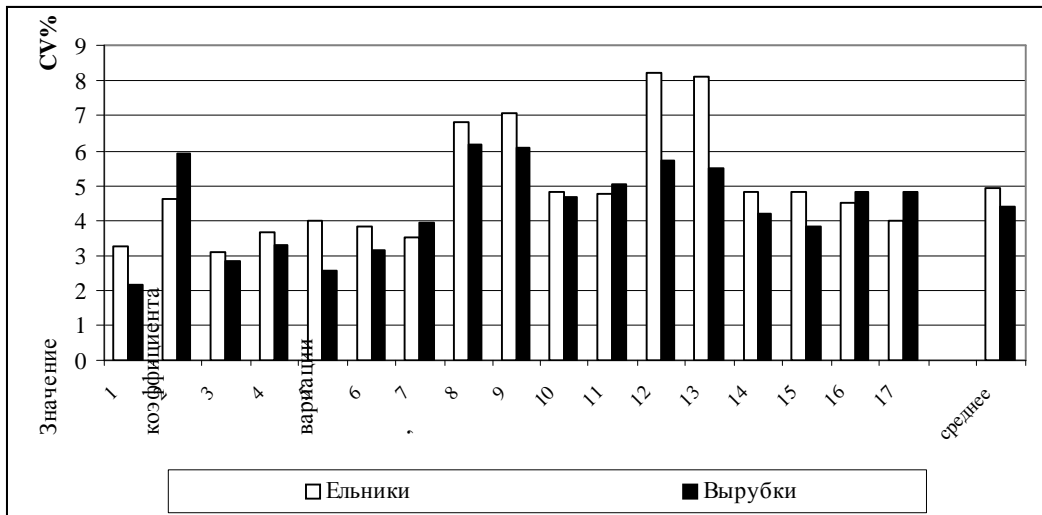


Рис. 2. Коэффициенты вариации исследованных краниологических признаков рысей полевки в различных экологических условиях

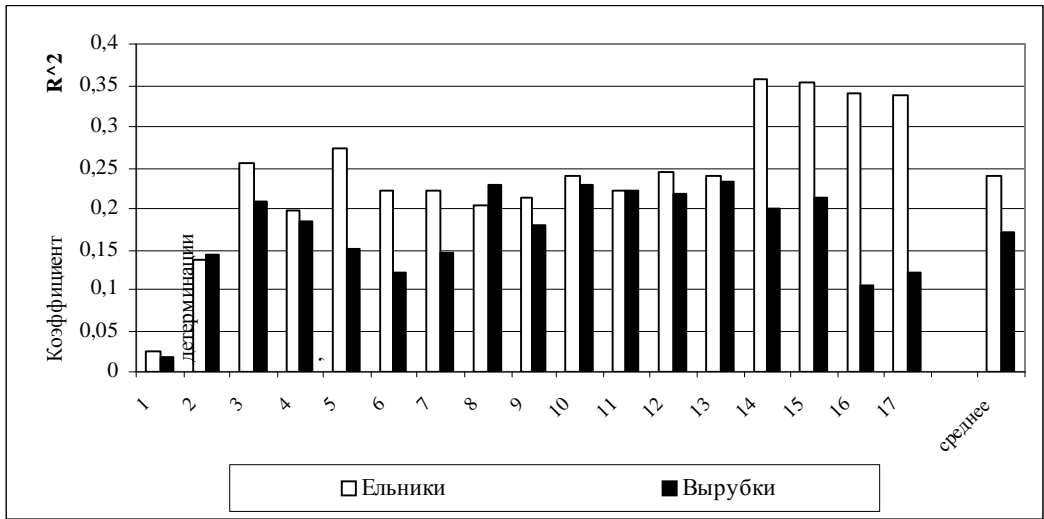


Рис. 3. Коэффициенты детерминации исследованных краниологических признаков рыжей полевки в различных экологических условиях

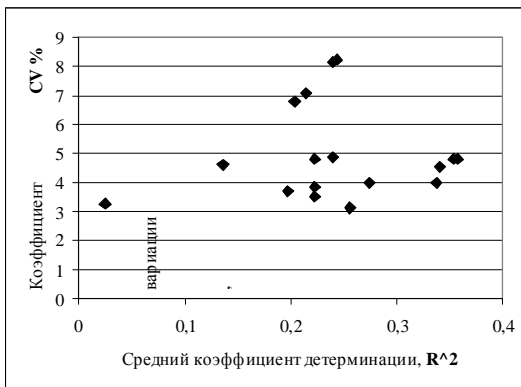


Рис. 4. Структура изменчивости и детерминированность краниологических признаков рыжей полевки в коренных ельниках

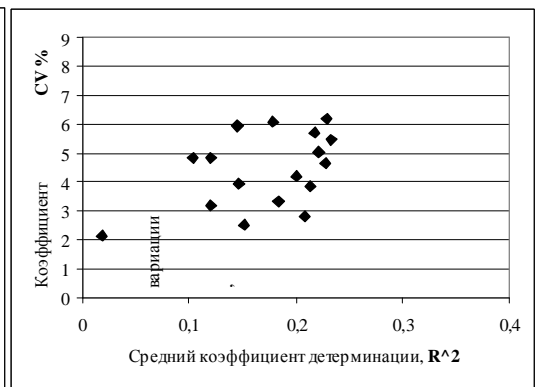


Рис. 5. Структура изменчивости и детерминированность краниологических признаков рыжей полевки на участках сплошных вырубок

Таким образом, обнаружено, что структура и уровень корреляций линейных краниологических признаков различаются в сравниваемых типах местообитаний. Это указывает на чрезвычайную пластичность системы взаимосвязей между элементами (признаками) черепа. Зарегистрировано некоторое уменьшение размаха варьирования и детерминированности линейных признаков черепа для популяционных группировок, населяющих ранние стадии возобновления сплошных вырубок по сравнению с климаксными равновесными ельниками. Однако многими авторами, как для растений, так и для животных, наоборот, отмечаются более высокие уровни изменчивости и жесткие связи в менее благоприятных и экстремальных условиях [3; 30; 1; 29 и др.). Такое несовпадение результатов указывает на неодинаковый характер направленности и масштабов изменений, размаха варьирования и преобразования корреляций различных признаков под влиянием условий среды. Детерминированность каждого признака должна существенно зависеть от состава всего комплекса исследуемых показателей. Поэтому полностью сопоставимыми могут быть результаты, полученные для одного и того же набора признаков. Специфи-

ка краниума, как объекта изучения согласованности варьирования признаков, заключается в чрезвычайной целостности его структуры. Такие же целостные многомерные структуры представляют собой и нижние челюсти. В выполненном исследовании также подтвердилась обнаруженная нами ранее на примере изучения 12 признаков мандибулы рыжей полевки особенность гораздо большего проявления отрицательных корреляций признаков в менее благоприятных условиях [17; 20].

Уменьшение степени общей положительной скоррелированности признаков целостной структуры организма, на наш взгляд, вполне корректно связывать со снижением стабильности индивидуального развития особей в экологически дестабилизированных экосистемах, которые для типично лесного вида являются менее оптимальными. Стабильность индивидуального развития определяется сложной системой взаимосвязей, носящих регуляторный характер: развитие по генетической программе, соответственно определенным внешним условиям, регуляция или корректировка развития в пределах нормы при возможных нарушениях по различным признакам [24]. Как правило, наблюдаемые незначительные фенотипические различия при нарушении стабильности онтогенеза не являются еще значимыми нарушениями развития и не оказывают ощутимого влияния на жизнеспособность. Однако подобная дестабилизация развития оказывается чувствительным показателем и позволяет улавливать незначительные онтогенетические изменения в ответ на отклонения в условиях среды и нарушения генного баланса, что представляет большую значимость для решения ряда практических задач в области охраны природы [5; 11; 6].

Выявленные нами изменения уровня скоррелированности признаков целостной многомерной структуры организма косвенно указывают на существующую связь стабильности индивидуального развития особей со степенью равновесности экологической среды. Следовательно, корреляционный анализ признаков многомерных объектов (таких, например, как краниум и мандибулы для млекопитающих) вполне может быть использован при диагностике степени оптимальности условий для существования популяций вида, а также при оценке состояния среды в комплексных программах биологического мониторинга.

Литература

1. Венгеров П.Д. Экологические закономерности изменчивости и корреляции морфологических структур птиц: Автореф. докт. дисс. Воронеж, 1999. 47 с.
2. Викторов Л.В. Использование отклонений от корреляций между линейными признаками в популяционных исследованиях // Фауна и экология животных. Тверь, 1990. С. 4-10.
3. Горбань А.Н., Петушкова Е.В. Корреляционная адаптометрия как метод сравнительного изучения адаптирующихся популяций // Матем. моделирование в проблемах рационального природопользования. Ростов-на-Дону, 1987. С. 240-241.
4. Залетаев В.С. Экологически дестабилизированная среда: Экосистемы аридных зон в изменяющемся гидрологическом режиме. М.: Наука, 1989. 148 с.
5. Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 216 с.
6. Захаров В.М., Кларк Д.М. Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М., 1993. 68 с.
7. Истомин А.В. Влияние сплошных рубок на популяционную динамику европейской рыжей полевки в условиях южной тайги // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных: Всесоюз. сов. Ч. 2. М., 1987а. С. 18—20.
8. Истомин А.В. Сообщества мелких млекопитающих в ходе послерубочной сукцессии неморальных ельников // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных: Всесоюз. сов. Ч. 2. М., 1987б. С. 63—64.
9. Истомин А.В. Фауна мелких млекопитающих южной тайги в условиях антропогенной трансформации ландшафтов // Животный мир лесной зоны европейской части СССР. Калинин, 1988. С. 37—45.
10. 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, 1990а. С. 50—53.

11. Истомин А.В. Стабильность индивидуального развития и возможность использования показателя флуктуирующей асимметрии при оценке устойчивости экосистем // Проблемы устойчивости экосистем: Тез докл. Всесоюз. школы. Харьков, 1990б. С. 82—84.
12. Истомин А.В. Влияние нарушений на видовое разнообразие мышевидных грызунов в южной тайге // Видовое разнообразие млекопитающих в трансформированных экосистемах. - Киев: Ин-т зоологии Украины, 1992а. С. 29—40.
13. Истомин А.В. Сообщества мышевидных грызунов в ходе вторичной антропогенной сукцессии ельников южной тайги - количественное сравнение // Фауна и экология животных лесной зоны. Тверь, 1992б. С. 99—108.
14. Истомин А.В. Роль стадии «окон» в поддержании разнообразия сообществ мышевидных грызунов в коренных еловых лесах южной тайги // Биологическое разнообразие лесных экосистем. Всерос. совещ. М., 1995. С. 146—148.
15. Истомин А.В. Расселение и динамика численности полевки-экономки и рыжей полевки на ранних стадиях зарастания сплошных вырубок южной тайги. Актуальные вопросы биоразнообразия животных в антропогенном ландшафте. Тезисы докл. научно-практической конференции. Киев, изд-во УА МБН, 1999а. С. 62-65.
16. Истомин А.В. Циклы колонизации пионерных видов и их роль в формировании генетического разнообразия. Циклы природы и общества. Матер. 7 междунар. конф. Ставрополь, 1999б. С. 228—231.
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. Стабильность онтогенеза лесных видов в естественных и нарушенных экосистемах южной тайги // Проблемы изучения и охраны биоразнообразия и природных ландшафтов Европы. Материалы Международного симпозиума. Пенза, 2001. С. 176-179.
19. Истомин А.В. Трансформация лесных ландшафтов сплошными рубками и формирование очагов лептоспироза // Природные и культурные ландшафты: проблемы экологии и устойчивого развития. Материалы Общественно-научной конференции с международным участием. Статьи и тезисы. Часть 1. Псков, 2002. С. 137-140.
20. 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.
21. 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), М., 2005. С. 65-113.
22. Истомин А.В. Структурно-функциональная организация сообществ и популяций мелких млекопитающих: оценка, диагностика и прогнозирование состояния экосистем // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Российской Федерации за 1998-2000 гг., вып. 3. Ч. 1., М., 2007а. С. 442-443.
23. Истомин А.В. Популяционная фенетика рыжей полевки (на примере южной тайги). Монография. Псков, 2007б. 196 с.
24. Константинов А.В. Биология индивидуального развития. Минск: изд-во БГУ, 1978. 238 с.
25. Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А. Экологически дестабилизированная среда: влияние на население мелких млекопитающих. Экология, №3, 2004. С. 210-217.
26. Межжерин В.А., Емельянов И.Г., Михалевич О.А. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. Киев: Наукова думка, 1991. 204 с.
27. Оленев Г.В. Эколого-генетические особенности внутривидовых структурно-функциональных группировок грызунов // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 54-67.
28. Песков В.Н. Интегральный анализ пропорций черепа в систематике и популяционной биологии серых полевок: Автореф. ... кандидата биол. наук. Киев, 1993. 24 с.
29. Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость // Труды С.-Петербур. о-ва естествоиспытателей, сер. 1. Т. 94. СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2002. 308 с.
30. Шакин В.В. Биосистемы в экстремальных условиях // Журн. общ. биол., 1991. Т. 52, № 6. С. 784-792.
31. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.