

ДИНАМИКА ФЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ «ПИОНЕРНЫХ» И «КЛИМАКСНЫХ» ВИДОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ СПЛОШНЫХ ВЫРУБОК

*Изучали популяционную динамику двух ценозообразующих видов мелких млекопитающих на ранних стадиях сплошных вырубок. *Clethrionomys glareolus* («климаксный» вид) и *Microtus oeconomus* («пионерный» вид) обладают различными популяционными стратегиями в условиях южной тайги. Изменения уровня фенетических различий *C. glareolus* в последовательном ряду лет имеет циклический характер. Для *M. oeconomus* отмечено увеличение феногенетической дифференциации в ходе колонизационного цикла. Динамика фенетической структуры популяций обсуждается с учетом особенностей процессов репродукции и расселения особей.*

Ключевые слова: *сплошные вырубки, сукцессия, колонизационные циклы, пионерные и климаксные виды, динамика численности, фенетическая структура популяций, расселение.*

В спектре биологических систем важное место занимают популяции. Особое значение популяционного уровня заключается в том, что через него осуществляется как генетическая преемственность поколений, так и регуляция важнейших биологических свойств [1]. Несмотря на традиционный интерес к изучению пространственно-временной динамики популяций, многие аспекты формирования, варьирования, поддержания численности и разнообразия популяций до сих пор остаются дискуссионными.

Важной характеристикой любой популяции является феногенетическая структура и особенности её динамики. При изучении популяций фенетический подход применяется уже достаточно давно и вполне успешно [14, 15 и др.]. В современных популяционных исследованиях фенетика продолжает оставаться одним из важных направлений. Особенно это актуально при изучении природных популяций, когда получение собственно генетических данных с применением классических методов затруднено. Несмотря на очевидное несовершенство, фенетические методы обладают определенной разрешающей способностью и позволяют решать целый ряд важных популяционных задач: обнаружение границ между популяциями и их группами, установление уровня сходства и иерархии популяционных группировок, выявление закономерностей географической изменчивости, действия изоляции и микроэволюционных преобразований и др. [16, 17 и др.]. Учитывая простоту и доступность учета дискретных характеристик фенотипа, применение фенетического подхода весьма перспективно при проведении мониторинга популяций на охраняемых природных территориях.

Раздел комплексной программы мониторинга популяций, реализуемой с участием автора в Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике (Россия, Тверская область, зона южной тайги), также предусматривает изучение феногенетических особенностей фоновых видов мелких млекопитающих в

различных экологических условиях [5, 7, 8, 9 и др.]. Мелкие млекопитающие характеризуются высокой биоценотической и хозяйственно-медицинской значимостью, а также четко выраженными циклическими колебаниями процессов на различных уровнях их организации и поэтому продолжают оставаться одними из наиболее универсальных объектов биологического мониторинга.

Во многих регионах лесной зоны европейской части России основной формой антропогенной трансформации ландшафтов являются промышленные рубки, в результате которых на обширных территориях формируются разновозрастные экосистемы со специфической неравновесной средой. В связи с этим весьма существенные перестройки происходят в зооценозах, что необходимо учитывать при оценке воздействия антропогенной трансформации на биоту данных регионов. Кроме этого, чёткая пространственная локализованность вырубленных участков, точная временная привязка сукцессионных стадий, динамичность происходящих на них преобразований предоставляют возможность для выполнения достаточно корректных экспериментальных работ по выяснению различных особенностей формирования и функционирования популяций и сообществ.

В статье рассматривается один из аспектов исследований, касающийся динамики фенетической структуры популяционных группировок двух ценозообразующих видов грызунов в условиях ранних стадий демутации ельников на месте сплошных вырубок: рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) и полёвки-экономки (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776). В лесных ландшафтах южной тайги европейской части России данные виды имеют разные популяционные стратегии [7, 8, 9, 11]. Рыжая полёвка в районе заповедника доминирует во всех лесных экосистемах, образуя континуальную (непрерывную) «макропопуляцию». Вид входит в число фоновых и на ранних стадиях вырубок, но предпочитает леса старших возрастных групп. Наиболее стабильные группировки вида существуют на климаксных стадиях развития неморальных ельников. Полёвка-экономка в исследуемом регионе формирует сложную и чрезвычайно динамичную в пространстве и во времени популяционную систему, состоящую из достаточно изолированных и эфемерных группировок, которые приурочены к ранним стадиям демутационных сукцессий ельников. В лесах с сомкнутым древостоем вид практически не встречается. Проявляя признаки типичного пионерного («преходящего» — fugitive) вида, полёвка-экономка активно заселяет ранние стадии вырубок.

В определённой степени данная статья является логическим продолжением работы об особенностях онтогенеза видов мелких млекопитающих с разными стратегиями в дестабилизированной среде сплошных вырубок, опубликованной нами ранее [11], и расширяет представления о реакциях популяционных систем различных видов животных на воздействие рубок.

Материал и методы

В качестве фактологической основы использованы материалы собственных полевых сборов, выполненных в 1981–1996 гг. на территории охранной зоны Центрально-Лесного биосферного заповедника. Регулярные и стандартные учеты численности мелких млекопитающих проводились на двух крупных (по 12 га) сплошных вырубках: в течение 13 лет (1981–1993 гг., рубка 1978–1979 гг.) и 8 лет (1989–1996 гг., рубка 1988 г.) с момента завершения рубок. Исходные сообщества в том и в другом случаях были представлены аналогичными вариантами зрелых неморальных ельни-

ков. На ранних стадиях зарастания вырубленных участков в основном формируются ситниково-вейниковые и малиново-кипрейные растительные ассоциации. Для работы привлекалась собранная во время проведения учетных отловов краниологическая коллекция модельных видов мелких млекопитающих.

Исследовали особенности временной динамики фенетической структуры группировок в ходе популяционных циклов. Для этого изучали изменчивость дискретных краниологических признаков, используя традиционные фенетические подходы и имеющиеся каталоги фенов [4, 16, 12]. Привлекали комплексные морфотипы и элементарные признаки жевательной поверхности коренных зубов, а также форму швов черепа. Выделение и кодировку новых фенов, не отмеченных в опубликованных каталогах [4, 12], производили с учетом указанных выше методов [5, 8, 9]. Всего было выполнено 7380 идентификаций фенов. Поскольку исследовались симметричные признаки, частоты фенов вычисляли по отношению к общему числу изученных сторон. Поэтому реальные объемы выборок удваивались и были достаточно репрезентативны (Таблица).

Таблица

Характеристика использованного материала

Виды	Общий объем выборки	Число исследованных признаков	Число зарегистрированных вариаций (фенов)
Рыжая полевка	236	2*	12
Полевка-экономка	314	22	67

* - использованы комплексные морфотипы

Степень фенетической общности популяционных выборок разных фаз циклов оценивали с помощью индекса Чекановского-Сьеренсена, рассчитанного по распределению частот отдельных признаков: $I_{cs} = \sum \min (P_{i,y}; P_{i,k})$, где $P_{i,y}$; $P_{i,k}$ — минимальное значение доли признака в паре выборок [13]. Дополнение индекса общности до единицы (индекс различия) рассматривали как аналог меры расстояния (в данном случае фенетическая дистанция) между выборками. Суммарную величину фенетических дистанций исследуемых популяционных выборок определяли по среднеарифметическому индексу различия исследованных признаков.

Результаты и обсуждение

Как показали наши наблюдения, заселение вырубленных участков рассматриваемыми видами происходит очень быстро даже в случаях достаточно сильного воздействия во время рубок и последующих лесохозяйственных мероприятий. На исследуемых вырубках послерубочные остатки сгребались в параллельные валы, между ними проводилось боронование и нарезались посадочно-мелиоративные канавы, в гребни которых высаживались ели. В результате чего формировался вторичный неоднородный рельеф с высокой степенью нарушенности почвенного и растительного покровов. Однако, уже через месяц после завершения лесотехнических мероприятий, в учетных отловах на вырубках присутствовали особи рыжей полевки и экономки.

Динамика численности исследованной популяционной группировки рыжей полевки на модельной вырубке была вполне типична для самых ранних стадий зарастания сплошных лесосек. Для этого периода в основном характерны простые двухгодичные циклы с чередованием подъемов и спадов (Рис. 1).



Рис. 1. Многолетняя динамика численности рыжей полевки на вырубке (сплошной линией обозначен интервал времени, для которого выполнены фенетические исследования)

Репрезентативные для фенетических исследований коллекционные выборки рыжей полевки получены для 4–8-летнего интервала сукцессионного возобновления (см. Рис. 1). Для двух комплексных морфотипов всего зарегистрировано 12 вариаций. Степень реализации локального фенотипа была более высокой в периоды подъемов численности. Отчасти это, вероятно, связано с несколько большими объемами имеющихся для этих периодов выборок. Фенетическая структура популяционных группировок в разные годы неодинакова. Динамика средней степени фенетических дистанций в последовательном ряду лет носит циклический характер (Рис. 2).

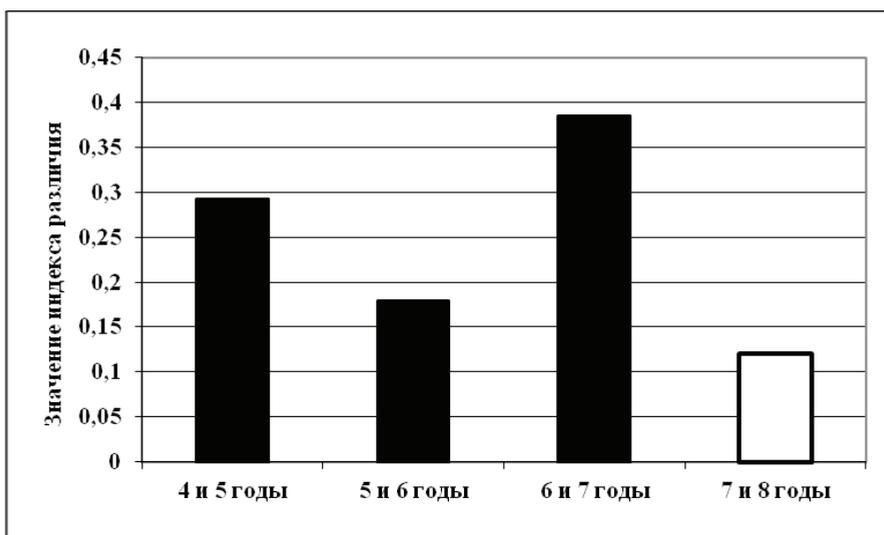


Рис. 2. Динамика степени различий фенетической структуры популяций рыжей полевки на ранних стадиях зарастания вырубki в последовательном ряду лет (сплошная заливка — различия достоверны)

Пределы колебаний индексов различия весьма существенны: от незначимого 0,12 до высокодостоверного 0,39 ($P=0,999$). Не обнаружено строгой взаимосвязи между фазами динамики численности и характером изменений фенетических дистанций (см. рис. 1, 2). Так, уменьшение степени различий фенетической структуры отмечено и в период снижения численности (между 5 и 6 годами), и на фазе подъёма (между 7 и 8 годами). Максимальная фенетическая дистанция зарегистрирована при сравнении структуры группировок в паре лет с относительно низкими численностями в ситуации медленного популяционного роста (между 6 и 7 годами). Условия окружающих вырубку лесных экосистем для рыжей полёвки более благоприятны, и там существовали стабильные и многочисленные популяционные группировки вида. Как показали наши исследования, наблюдается активная иммиграция особей рыжей полёвки на вырубку из прилегающих лесных массивов в периоды подъемов численности «макропопуляции» вида [6]. Специальными экспериментально-полевыми исследованиями нами была установлена относительная однородность фенетической структуры пространственно-временных группировок расселяющихся особей [10]. Как уже указывалось, максимальная степень различия фенетической структуры регистрировалась в паре смежных лет с низкими уровнями численностями. В эти годы, согласно нашим данным, численность рыжей полёвки была повсеместно низка, в том числе и в зрелых еловых лесах, граничащих с исследованной вырубкой. В этих условиях иммиграция особей на вырубку не могла быть интенсивной, и фенетическое своеобразие группировок рыжей полёвки в основном формировалось за счет популяционных процессов, происходящих на самой вырубке. Согласно результатам наших исследований, наиболее существенные перестройки фенетической структуры в последовательном ряду поколений в популяциях рыжей полёвки происходят именно в фазы снижения численности и начала очередного цикла [10]. Во многом, это может определяться спецификой процесса репродукции в годы низкой численности. Общеизвестно, что в периоды депрессий численности в размножении, кроме зимовавших особей, активно участвуют сеголетки ранних генераций. Поэтому осенние выборки неполовозрелых особей состоят из двух поколений: первое поколение — особи, родившиеся от зимовавших, второе — дети сеголеток ранних генераций (внуки зимовавших). Кроме того, активное участие сеголеток в репродукции должно приводить к определенной степени выраженности возрастного кросса (получение потомства от особей различного возраста) [3]. Указанные особенности репродукции, по-видимому, и являются одной из причин быстрых и более существенных изменений фенетической структуры популяции в годы пониженной численности. Данный факт согласуется с тем, что наибольшие уровни фенетических различий между пространственно-биотопическими группировками рыжей полёвки, как в лесных экосистемах, так и в их дериватах (ветровалы, вырубки), отмечены нами также в периоды низкой численности [8]. Увеличение степени фенетических различий между пространственно-биотопическими группировками популяции при низкой численности может определяться меньшей интенсивностью генетического обмена между ними в эти периоды, что вполне логично предполагать. Весьма сходные данные получены и некоторыми другими авторами. Так, например, изучение влияния генного потока на структуру популяций водяной полёвки (*Arvicola terrestris* L., 1758) показало, что уровень генетической изменчивости в пятнистых местообитаниях был более высоким в популяциях с низкой плотностью [18]. Уменьшение внутривидового разнообра-

зия рыжей полевки с ростом численности было обнаружено Т. А. Андреевой и Н. М. Окуловой [2]. По данным этих авторов структура популяции по строению жевательной поверхности коренных зубов в годы пиков численности вида становилась более однообразной.

В результате многолетних стационарных исследований нами обнаружено, что для популяционных группировок полевки-экономки на вырубках характерны своеобразные «колониционные циклы», которые включают в себя иммиграцию основателей, рост численности, расцвет, активную эмиграцию и вымирание. Реализуются эти циклы, как правило, в очень короткие сроки (5–8 лет). На Рис. 3 представлена динамика численности полевки-экономки на модельной вырубке в ходе исследованного колониционного цикла, который вполне типичен и очень хорошо выражен.



Рис. 3. Динамика численности полёвки-экономки в ходе колониционного цикла на вырубке (сплошной линией обозначен интервал времени, для которого выполнены фенетические исследования)

Особенности временной динамики фенетической структуры эфемерной популяционной группировки полевки-экономки исследовали на примере основной части (1–4 годы) колониционного цикла, когда возможно было сформировать репрезентативные для корректного сравнения коллекционные выборки (см. Рис. 3). Всего для 22 исследованных признаков выявлено 67 фенов. Обнаружено, что степень реализации локального фенофонда существенно возрастает на фазах колониционного 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 фенов многих признаков. Сравнение популяционных систем в последовательном ряду лет показало, что суммарная степень различий фенетической структуры постоянно увеличивалась от момента заселения до завершения основной части колониционного цикла в диапазоне значений индекса от 0,14 до 0,35 (Рис. 4).

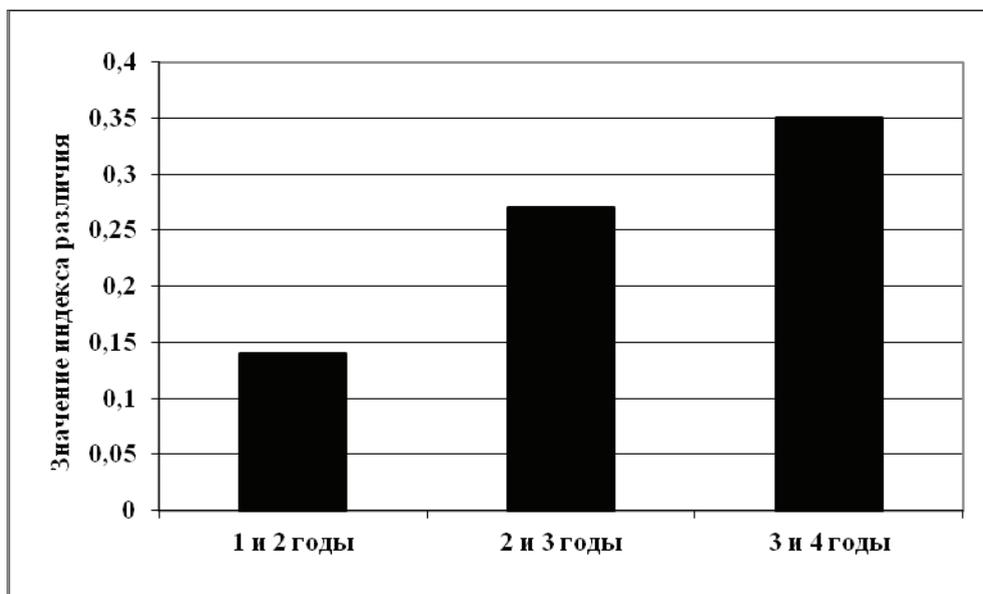


Рис. 4. Динамика степени различий фенетической структуры популяций полёвки-экономки в последовательном ряду лет колонизационного цикла на вырубке (сплошная заливка — различия достоверны)

Это свидетельствует, с одной стороны, об усилении процессов дифференциации в популяционных системах полёвки-экономки в ходе их колонизационных циклов на открытых вырубках. С другой стороны, более выраженное фенетическое своеобразие вида на фазе завершения колонизационного цикла может быть связано с активными процессами эмиграции особей с зарастающей вырубке и сохранением на ней специфических фенотипов, способных выживать в менее благоприятных условиях кустарниковой стадии деградации. Группировка полёвки-экономки на исследуемой вырубке, как уже указывалось, окружена значительными пространствами лесных массивов, малопригодными для обитания данного вида. Поэтому она представляет собой полуизолированное поселение, где активная и постоянная иммиграция затруднительна, но ничто не препятствует эмиграции [6].

Таким образом, динамика фенетической структуры популяций «климаксных» и «пионерных» видов грызунов на ранних стадиях послерубочной деградации имеет свою специфику. Для рыжей полёвки («климаксный» вид) отмечена выраженная цикличность уровня фенетических отличий в последовательном ряду лет. Для «пионерного» вида полёвки-экономки степень различий фенетической структуры постоянно возрастала от момента заселения до завершения основной части колонизационного цикла. Происходящие изменения фенетической структуры для того и другого видов, по-видимому, во многом определяются процессами расселения. В случае с рыжей полёвкой, это связано с иммиграцией особей, которая происходит регулярно, но с разной интенсивностью в зависимости от уровней формируемой численности на соседних участках лесных экосистем. В случае с полёвкой-экономкой многое зависит от фенотипов основателей и эмиграционных процессов. В целом, отмеченное усиление фенетической дифференциации «пионерного» вида в ходе корот-

кого по времени колонизационного цикла сплошных вырубок должно приводить к достаточно быстрому увеличению фенотипического разнообразия вида на данной территории, поддерживая, таким образом, его необходимую величину и обеспечивая микроэволюционные преобразования.

Литература

1. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 328 с.
2. Андреева Т. А., Окулова Н. М. Изменчивость европейской рыжей полевки Приокско-Террасного заповедника. Сообщ. 2. Изменчивость жевательной поверхности зубов // Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник. Экосистемы Приокско-Террасного биосферного заповедника. Пущино, 2005. С. 160–167.
3. Большаков В. Н., Добринский Л. Н., Кубанцев Б. С., Ищенко В. Г., Оленев Г. В., Горчаковский П. Л., Садыков О. Ф. Безяев В. С. Развитие идей академика С. С. Шварца в современной экологии. М.: Наука, 1991. 276 с.
4. Европейская рыжая полёвка. М.: Наука, 1981. 351 с.
5. Истомин А. В. Фенотипическое разнообразие континуальной и дискретной популяций на примере рыжей полёвки в условиях южной тайги // Журн. общ. биол. Т. 55, № 4–5. М., 1994. С. 471–488.
6. 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, 1999. С. 62–65.
7. 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.
8. Истомин А. В. Популяционная фенетика рыжей полевки (на примере южной тайги). Псков, 2007. 196 с.
9. Истомин А. В. Мелкие млекопитающие в региональном экологическом мониторинге (на примере Каспийско-Балтийского водораздела). Псков, 2008. 278 с.
10. Истомин А. В. Динамика популяций и сообществ мелких млекопитающих как показатель состояния лесных экосистем (на примере Каспийско-Балтийского водораздела) // Автореф. дисс. ... на соискание ученой степени доктора биологических наук. М., 2009. 48 с.
11. Истомин А. В. Морфогенез видов с разными популяционными стратегиями в дестабилизированной среде сплошных вырубок // Вестник Псковского государственного университета. Вып. 2., 2013. С. 10–15.
12. Ларина Н. И., Ерёмкина И. В. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 8–52.
13. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 285 с.
14. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология // Природа, 1973. № 3. С. 40–51.
15. Яблоков А. В. Фенетика: эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 136 с.
16. Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций: Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высшая школа, 1985. 160 с.
17. Яблоков А. В., Ларина Н. И. Предисловие // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 3–7.
18. Aars J., Dallas J. F., Piartney S. B., Marshall F., Gow J. L., Telfer S., Lambin X. Widespread gene flow and high genetic variability in populations of water voles *Arvicola terrestris* in patchy habitats // *Mol. Ecol.* 2006. 15, № 6. P. 1455–1467.

**DYNAMICS OF PHENETIC STRUCTURE OF POPULATIONS
«PIONEER» AND «CLIMAX» SPECIES OF SMALL MAMMALS
IN CONDITIONS OF CLEAR CUTTINGS**

Population dynamics of two dominant species of small mammals in the early stages of clear cuttings were studied. Clethrionomys glareolus («climax» species) and Microtus oeconomus («pioneer» species) have different population strategies in the southern taiga. Changes in the level for phenetic differences C. glareolus in a sequential series of years is cyclical. Increase in phenogenetic differentiation during the colonization of the cycle for M. oeconomus was noted. Dynamics of phenetic structure of populations is discussed taking into account the peculiarities of the processes of reproduction and dispersal of individuals.

Keywords: *clear cutting, succession, cycles of colonization, pioneer and climax species, population dynamics, genetic structure of populations, dispersal.*