

ОЦЕНКА
СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ

УДК 574.2;574.3;57.04

ОЦЕНКА СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ В ХОДЕ
ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ ВОСТОЧНО-АЗИАТСКОЙ МЫШИ
Apodemus peninsulae В МОНГОЛИИ

© 2020 г. Б. И. Шефтель*, О. Н. Петко**, М. Мюленберг***,
И. Е. Трофимов****, @, В. М. Захаров****

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

**Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб., 7–9,
Санкт-Петербург, 199034 Россия

***Гёттингенский университет им. Георга Августа, Вильгельмплац, 1, Геттинген, 37073 Германия

****Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия

@E-mail: trofimov@ecopolicy.ru

Поступила в редакцию 26.08.2019 г.

После доработки 25.10.2019 г.

Принята к публикации 25.10.2019 г.

Проведена оценка стабильности развития (по значениям показателей флуктуирующей асимметрии краниологических признаков) при изменении численности восточно-азиатской мыши *Apodemus peninsulae* в Монголии. Показано, что возрастание численности этого вида не сопровождается нарушением стабильности развития, но наблюдается на фоне высокой численности других видов (красносерая полевка *Clethrionomys rufocanus* и восточная полевка *Microtus fortis*). Отмечено, что в проявлении эффекта переуплотнения, который может привести к изменению состояния особей, фиксируемому в данном случае по снижению стабильности развития, могут играть роль не только численность самого исследуемого вида, но и возрастание численности других видов сообщества.

DOI: 10.31857/S0002332920020083

Выявление механизмов популяционной динамики мелких млекопитающих по-прежнему остается приоритетным направлением популяционных исследований. В качестве факторов, лимитирующих рост численности, обычно рассматривается как влияние внешних условий, так и возможный эффект переуплотнения популяции, который ведет к изменению состояния особей и торможению размножения (Christian, 1955, 1956; Sheftel, 1989; Solonen, 2006). Предположение о том, что нарастание численности популяции приводит вследствие ее переуплотнения к угнетенному состоянию, подтверждается отрицательной корреляцией численности с показателями успеха размножения и стабильности развития (Zakharov *et al.*, 1991). Роль переуплотнения в изменении состояния организма была определена по ряду показателей гомеостаза развития, включая не только стабильность развития, но и цитогенетическую стабильность и иммунный статус как в природных популяциях, так и в лабораторных экспериментах (Developmental..., 1997; Zakharov *et al.*, 2001). Таким образом, высокая численность может характеризоваться снижением успеха размножения и нару-

шением гомеостаза развития организма. Это позволяет сделать вывод об ухудшении ситуации при высокой численности вследствие переуплотнения. Было предположено также, что таким лимитирующим фактором может быть не только численность исследуемого вида, но и численность других близких видов сообщества (Zakharov *et al.*, 1997, 2001).

Цель работы – оценка возможной роли этих механизмов при изменении численности восточно-азиатской мыши *Apodemus peninsulae* в Монголии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в Северной Монголии на западе Хэнтэйского нагорья в долине р. Ерее-Гол в окрестностях биостанции “Хонин-Нуга” (“Khonin-Nuga”). Отловы в начале августа велись в течение 12 суток десятью 20-метровыми канавками. Наблюдения за изменениями численности и видового состава мелких млекопитающих проводились с 2000 по 2011 г. (Sheftel *et al.*, 2010, 2015). Нами использованы данные, собранные в 2008–2011 г.

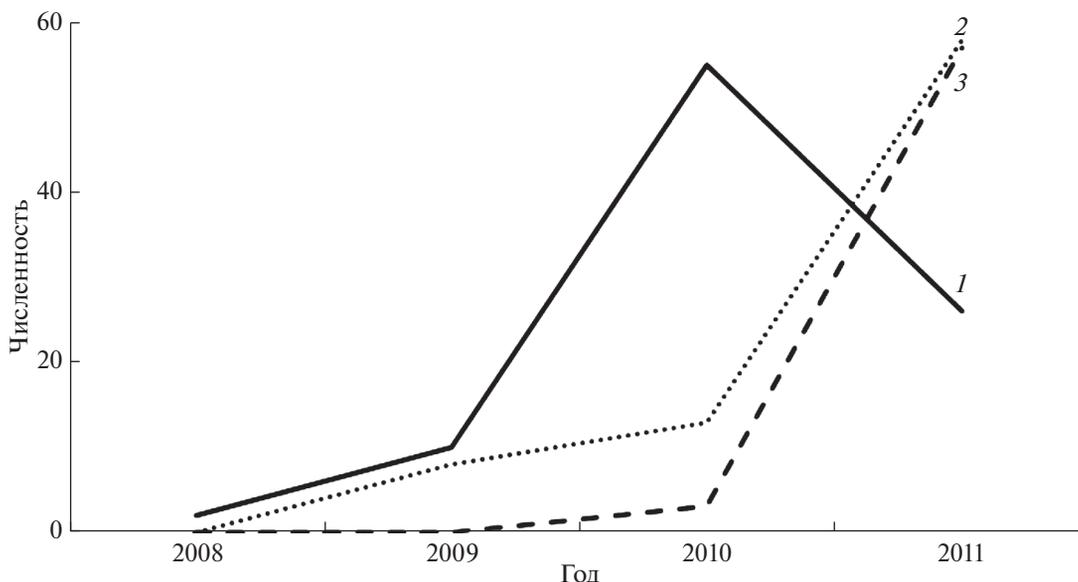


Рис. 1. Изменение численности трех основных видов мелких млекопитающих в 2008–2011 гг. (суммарные данные). 1–3 – *Apodemus peninsulae*, *Clethrionomys rufocanus*, *Microtus fortis* соответственно.

Исследования проводились в пяти основных местообитаниях:

лиственнично-березовом лесу, расположенном на первой террасе р. Ерее-Гол, первый ярус которого состоит из лиственницы сибирской *Larix sibirica* и березы плосколистной *Betula platyphylla*, второй ярус представлен черемухой азиатской *Padus asiatica* и несколькими видами ив *Salix*, в подлеске преобладает шиповник иглистый *Rosa acicularis*, образующий густые заросли, травянистый покров (высота до 1 м) представлен разнотравьем;

злаково-разнотравных лугах, занимающих большую часть второй террасы реки, где преобладают представители семейств злаковых Gramineae, сложноцветных Asteraceae и лилейных Liliaceae;

зарослях кустарниковой березы *Betula fusc*, занимающих в основном третью речную террасу и составляющих в этом местообитании 70–90% проективного покрытия, в заросли кустарниковой березы вкраплены небольшие участки разнотравных лугов и перелесков с березой плосколистной;

лиственнично-березовых лесах на северных и западных склонах речной долины, как и в лесу первой террасы, в основном состоящих из лиственницы сибирской и березы плосколистной с вкраплениями осины обыкновенной *Populus tremula*, второй ярус отсутствует, а в негустом подлеске преобладает рододендрон даурский *Rhododendron daurica* (в этом местообитании каждые 15–20 лет происходят пожары, в основном низинные; последний

пожар произошел в 2009 г., во время проведения исследования);

степных районах, расположенных на южных и восточных склонах речной долины; здесь доминируют различные виды полыней *Artemisia* и мятликов *Poa*.

Краткие геоботанические характеристики основаны на результатах детального изучения растительности окрестностей биостанции “Хонин-Нуга” (Dulamsuren *et al.*, 2005).

Сообщество мышевидных грызунов здесь представлено тремя основными видами: восточно-азиатской мышью *A. peninsulae*, красно-серой полевкой *Clethrionomys rufocanus* и восточной полевкой *Microtus fortis*. Их соотношение по численности в период исследований представлено на рис. 1. В 2009 г. был отмечен лишь один вид (восточно-азиатская мышь), который характеризовался относительно невысокой численностью. Два других вида были полностью элиминированы вследствие холодной и малоснежной зимы. Восточно-азиатская мышь в меньшей степени пострадала в этих экстремальных условиях вследствие своих экологических особенностей. Ранее было показано, что зимние запасы семян у мышей *Apodemus*, *Sylvaemus* существенно превышают запасы у полевок *Clethrionomys* (Формозов, 1976); отмечалась высокая активность запасания семян у восточно-азиатской мыши (Юдин и др., 1979; Lu, Zhang, 2005).

В 2010 г. численность *A. peninsulae* резко возросла, вид превалировал в основных для него местообитаниях, хотя встречался и во всех других

пригодных местообитаниях. Численность двух других видов была невысокой, они появились здесь вследствие реколонизации с соседних территорий.

В 2011 г. численность красно-серой и восточной полевки резко возросла, а численность восточно-сибирской мыши снизилась. *A. peninsulae* встречалась во всех основных местообитаниях, в то время как два других вида превалировали в определенных местообитаниях. Таким образом, восточно-азиатская мышь – постоянный обитатель долины Хонин-Нуга, тогда как красно-серая и восточная полевки – временные вселенцы, популяции которых функционируют по принципу метапопуляции (т.е. где-то существуют популяции-источники, а долина Хонин-Нуга оказывается местом стока) (Хански, 2015). При этом популяция-источник восточной полевки, по-видимому, находится на большем расстоянии и появляется в долине позже красно-серой полевки. Особенности динамики численности мелких млекопитающих в долине Хонин-Нуга были рассмотрены ранее (Sheftel *et al.*, 2010, 2015).

Стабильность развития оценивалась по значению флуктуирующей асимметрии 17 краниологических признаков (учитывалась асимметрия формы шва, признаки 1–3 (nasofrontal, frontomaxillary sutura, sutura frontoparietal, sutura parietooccipital) и асимметрия расположения и размера отверстий на разных участках черепа, признаки 4–17 (fissura palatine, foramen palatinum majus, foramen supraorbitalis, foramen ethmoidale, foramen ad premaxillary-maxillary sutura, foramen mandibular, foramen mentale). На исследованном материале наличия направленной асимметрии и антисимметрии обнаружено не было, как и скоррелированности в проявлении асимметрии исследуемых признаков. Для исследования были использованы молодые особи этого года рождения при равном соотношении полов в выборке. Ранее было отмечено отсутствие различий в проявлении асимметрии у самцов и самок. В качестве интегрального показателя стабильности развития для исследуемой системы признаков была использована средняя частота асимметричного проявления на признак (Захаров и др., 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Значение интегрального показателя стабильности развития *A. peninsulae* было минимальным в 2009 г. (0.25 ± 0.05), несколько выше в 2010 г. (0.30 ± 0.05), максимальным в 2011 г. (0.40 ± 0.06). Различие между крайними значениями показателя стабильности развития (2009 и 2011 гг.) достигает статистически значимого уровня (при уровне

значимости нуль-гипотезы, $p < 0.01$). Такая тенденция характерна и для асимметрии отдельных признаков – по 15 из 17 используемых признаков значения показателя были выше в выборке 2011 г., чем в выборке 2009 г. ($p < 0.01$, по критерию знаков). При ранжировании значений признаков в трех исследованных выборках суммы рангов составляли 25.5, 31.0, 45.5 в выборках 2009–2011 гг. соответственно.

Полученные данные можно сравнить с предложенной ранее пятибалльной шкалой изменения состояния организма по значению интегрального показателя стабильности развития (Захаров и др., 2000). Хотя эта балльная шкала была составлена на основании результатов исследования большого числа популяций разных видов по системе краниологических признаков, связанных с оценкой числа отверстий, она может быть использована для ориентировочной оценки значимости полученных различий, тем более, что в основе шкалы – интегральный показатель, отражающий среднюю частоту асимметричного проявления, а не различия в числе отверстий на разных сторонах тела. Величина интегрального показателя стабильности развития в 2009 и 2010 гг. соответствует первому баллу (условно-нормальное состояние), а в 2011 г. третьему баллу (существенное отклонение от нормы) этой шкалы.

Положение о том, что нарастание численности вследствие переуплотнения может приводить к угнетенному состоянию популяции было подтверждено в ряде исследований как в природных популяциях, так и в лабораторных экспериментах (Christian, Davis, 1964; Шилов, 1977, 2003; Мошкин и др., 1990; Pronin *et al.*, 1997; Valetsky *et al.*, 1997; Coda *et al.*, 2017).

В то же время резкое возрастание численности *A. peninsulae* в 2010 г. не сопровождалось снижением стабильности развития. Причиной этого могло быть то, что наблюдаемое возрастание численности не достигает определенного порогового уровня, который соответствует появлению эффекта переуплотнения. Отсутствию эффекта, видимо, способствует и то, что в этот период данный вид занимает все пригодные местообитания в условиях низкой численности других конкурирующих видов (рис. 1).

Ситуация существенно меняется в 2011 г., когда на фоне снижения численности восточно-азиатской мыши наблюдается снижение стабильности развития при резко возросшей численности красно-серой и восточной полевки, которые превалируют в основных для них местообитаниях, в то время как *A. peninsulae* встречается при относи-

Таблица 1. Изменение численности трех основных видов мелких млекопитающих по основным исследованным биотопам в 2009–2011 гг.

Вид	Пойменный лес	Разнотравный луг	Заросли кустарниковой березки	Лес на склоне	Остепненный склон	Среднее
2009 г.						
1	13.3	7.5	7.5	10.0	10.0	10.0
2	8.3	2.5	5.0	12.5	5.0	7.0
Σ	21.6	10.0	12.5	22.5	15.0	17.0
2010 г.						
1	92.5	31.9	36.4	47.4	36.4	54.7
2	24.3	6.8	2.3	12.7	9.1	12.6
3	1.3	2.3	6.8	5.3	0	3.3
Σ	118.1	41.0	45.5	65.4	45.5	70.6
2011 г.						
1	33.3	27.5	5.0	25.0	45.0	26.0
2	65.0	17.5	30.0	142.5	15.0	59.0
3	38.3	37.5	75.0	105.0	20.0	57.0
Σ	136.6	82.5	110.0	272.5	80.0	142.0

Примечание. 1 – *Apodemus peninsulae*, 2 – *Clethrionomys rufocanus*, 3 – *Microtus fortis*.

тельно невысокой численности во всех местообитаниях.

Наблюдаемая картина свидетельствует в пользу предположения о том, что причина такого эффекта – возрастание численности других видов. В пользу предположения о роли эффекта переуплотнения у *A. peninsulae* свидетельствует и отсутствие размножающихся самок в период исследования в 2011 г., при активном размножении двух других видов. Ранее были получены данные о снижении стабильности развития на пике численности сообщества мелких млекопитающих не только у доминирующих, но и у малочисленных видов (Zakharov *et al.*, 1997, 2001).

Таким образом, проведенное исследование свидетельствует в пользу предположения о том, что в проявлении эффекта переуплотнения, который может привести к изменению состояния особей, фиксируемому в данном случае по снижению стабильности развития, может играть роль не только численность самого исследуемого вида, но и возрастание численности других видов сообщества (табл. 1).

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института биологии развития им. Н.К. Колцова РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Захаров В.М., Баранов А.С. Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Чубанишвили А.Т. Здоровье среды: методика оценки. Оценка состояния природных популяций по стабильности развития: методическое руководство для заповедников. М.: Центр экологической политики России, 2000. 66 с.
- Мошкин М.П., Герлинская Л.А., Евсиков В.И. Стресс-реактивность и ее адаптивное значение на разных фазах динамики численности млекопитающих (на примере водяной полевки *Arvicola terrestris* L.) // Онтогенетические и генетико-эволюционные аспекты нейроэндокринной регуляции стресса. Новосибирск: Наука, 1990. С. 171–189.
- Формозов А.Н. Звери и птицы и их взаимоотношения со средой обитания. М.: Наука, 1976. 309 с.
- Хански И. Ускользящий мир: экологические последствия утраты местообитаний. Пер. с англ. 2-е изд. М.: КМК, 2015. 340 с.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 262 с.
- Шилов И.А. Экология: учебник. 4-е изд. М.: Высш. шк., 2003. 512 с.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потаткина А.Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука, 1979. 296 с.
- Christian J.J. Effect of population size on the adrenal glands and reproductive organs of male mice in population of

- fixed size // *Am. J. Physiol.* 1955. № 182(2). P. 292–300.
- Christian J.J.* Adrenal and reproductive responses to population size in mice from freely growing populations // *Ecology*. 1956. № 37(2). P. 248–273.
- Christian J.J., Davis D.E.* Endocrines, behavior, and population // *Science*. 1964. № 146(3651). P. 1550–1560.
- Coda J.A., Martínez J.J., Steinmann A.R., Priotto J.W., Gomez M.D.* Fluctuating asymmetry as an indicator of environmental stress in small mammals // *Mastozool. Neotrop.* 2017. № 24(2). P. 313–321.
- Developmental homeostasis in natural populations of mammals: phenetic approach / Eds Zakharov V.M., Yablokov A.V. // *Acta Theriol. Białowieza* (Poland): Polish Acad. Sci., 1997. Suppl. 4. 92 p.
- Dulamsuren Ch., Hauck M., Mühlenberg M.* Vegetation at the taiga forest-steppe borderline in the western Khentej Mountains, northern Mongolia // *Ann. Bot. Fenn.* 2005. № 42(6). P. 411–426.
- Lu J., Zhang Z.* Food hoarding behaviour of large field mouse *Apodemus peninsulae* // *Acta Theriol.* 2005. № 50(1). P. 51–58.
- Pronin A.V., Nikolaeva T.N., Deyeva A.V., Zaytseva L.G., Vasil'eva E.I., Kirillicheva G.B., Baturina I.G., Soloveva M.S., Zakharov V.M.* Social stress in laboratory rats *Rattus norvegicus* result in decreased immune competence of the spring // *Acta Theriol.* 1997. Suppl. 4. P. 33–40.
- Sheftel B.I.* Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia // *Ann. Zool. Fenn.* 1989. № 26(4). P. 357–369.
- Sheftel B.I., Samiya R., Aleksandrov D.Yu., Udrahbayar E., Mühlenberg M.* The peculiarities of long-term dynamics of small mammal's population at Western Khentei Ecosystems of Central Asia under current conditions of socio-economic development // *Joint Russian-Mongolian Complex Biological Expedition, Proc. Inter. Conf. (8–10 Sept. 2015)*. Ulaanbaatar. 2015. V. 1. P. 351–353.
- Sheftel B.I., Samiya R., Aleksandrov D.Yu., Tserendavaa R., Tamir M., Mühlenberg M.* Population dynamics of small mammals at Western Khentei during ten years // *Proceeding of the International Conference. Ecological consequences of biosphere processes in the Ecotone zone of Southern Siberia and Central Asia. (6–8 Sept.)*. Ulaanbaatar. 2010. V. 1. P. 230–233.
- Solonen T.* Overwinter population change of small mammals in southern Finland // *Annales Zool. Fennici*. 2006. № 43. P. 295–302.
- Valetsky A.V., Dmitrieva I.L., Krushinskaya N.L., Zakharov V.M.* Social stress impact on developmental stability of laboratory rat *Rattus norvegicus* // *Acta Theriol.* 1997. Suppl. 4. P. 27–32.
- Zakharov V.M., Zhdanova N.P., Kirik E.F., Shkil F.N.* Ontogenesis and population: evaluation of developmental stability in natural populations // *Russ. J. Dev. Biol.* 2001. № 32(6). P. 336–351.
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I., Peltonen A., Hanski I.* Developmental stability and population dynamics in the common shrew *Sorex araneus* // *Am. Natur.* 1991. № 138(4). P. 797–810.
- Zakharov V.M., Demin D.V., Baranov A.S., Borisov V.I., Valetsky A.V., Sheftel B.I.* Developmental stability and population dynamics of shrews *Sorex* in central Siberia // *Acta Theriol.* 1997. Suppl. 4. P. 41–48.

Assessment of Developmental Stability During Population Dynamics of Korean Field Mice in Mongolia *Apodemus peninsulae*

B. I. Sheftel¹, O. N. Petko², M. Mühlenberg³, I. E. Trofimov^{4,*}, and V. M. Zakharov⁴

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky prosh. 33, Moscow, 119071 Russia*

²*Saint Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7–9, St. Petersburg, 199034 Russia*

³*Georg August Universität Göttingen, Wilhelmsplatz 1, Göttingen, 37073 Germany*

⁴*Koltzov Institute of Developmental Biology Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119334 Russia*

*e-mail: trofimov@ecopolity.ru

The developmental stability was assessed (by the magnitude of the fluctuating asymmetry of craniological traits) with a change in the number of Korean field mice *Apodemus peninsulae* in Mongolia. It has been shown that an increase in the abundance of this species is not accompanied by a violation of developmental stability, but occurs against the background of a high abundance of other species (grey red-gray vole *Clethrionomys rufocanus*, and reed vole *Microtus fortis*). The obtained result testifies to the assumption that not only the size of the studied species itself, but also the increase in the number of other species of the community can play a role in the manifestation of the overpopulation effect, which can lead to a change in the state of individuals recorded in this case by reduce the stability of development.