

УДК 574.2: 574.36: 57.045: 57.047

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ В БИОМОНИТОРИНГЕ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ: КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД

А.В. Истомин

Псковский государственный университет, Псков
Центрально-Лесной государственный
природный биосферный заповедник, Тверская область

Обсуждаются методологические подходы и опыт использования мелких млекопитающих в качестве объектов биомониторинга лесных экосистем на примере Центрально-Лесного биосферного заповедника.

***Ключевые слова:** биологический мониторинг, мелкие млекопитающие, сукцессионная динамика, климатические флуктуации, фенетическое разнообразие, динамика численности.*

Введение. Для обеспечения стратегии устойчивого существования и гармоничного развития необходима достоверная информация о происходящих изменениях среды, связанных как с прямыми антропогенными воздействиями, так и с естественным ходом событий в биосфере. В поддержании глобального цикла биогенных веществ велика роль лесов, которые принадлежат к числу наиболее сложных многоуровневых экосистем. Имеющиеся в настоящее время данные не позволяют четко идентифицировать ответные реакции лесов Русской равнины на происходящие изменения. Лесные экосистемы имеют достаточно большие диапазоны толерантности, что также затрудняет получение достоверной информации об их отклике. Дополнительную сложность оценки создает масштабное вырубание лесов.

Перспективный подход изучения природной среды и сохранения биоразнообразия содержится в концепции экологического мониторинга, общеизвестная суть которого заключается в организации системы непрерывных наблюдений, оценок и прогнозов ее состояния (Израэль, 1974, 1979, Герасимов, 1975 и др.). По международному стандарту (СТ ИСО 4225-80) мониторинг – это многократные измерения для слежения за изменением какого-либо параметра в некотором интервале времени; система долгосрочных наблюдений, оценки, контроля и прогноза состояния и изменения объектов. Основой любого мониторинга являются программа наблюдений и процедура оценки информации.

Определенная роль в комплексном экологическом мониторинге принадлежит биомониторингу, предполагающему возможность оценки состояния природной среды и прогнозирования ее изменений по специфическим откликам живых систем (Гасилина и др., 1977; Соколов и др., 1977 и др.). Биологический аспект оценки среды представляется

как сложная система показателей, которые характеризуют состав, структуру, функционирование и динамику биологических систем (Соколов, 1978). Довольно часто биологическая индикация среды имеет целый ряд преимуществ и оказывается более приоритетной (Бурдин, 1985; Криволицкий и др., 1991 и др.). В числе прочих актуальных вопросов рассматривается возможность включения биоиндикаторов в программы устойчивого лесопользования (Venier et al., 2007).

В документе «Национальная стратегия и План действий по сохранению биоразнообразия России, 2001» указывается, что основная цель формирования и ведения мониторинговой системы – инвентаризация биоразнообразия на популяционном, видовом и экосистемном уровнях, а также выявление и оценка состояния особо ценных, редких и находящихся под угрозой исчезновения объектов биоразнообразия. Основой для создания национальной и глобальной систем мониторинга могут стать программы организации мониторинга на региональном уровне, которые, по возможности, должны быть иерархически организованы. Наиболее широко и разнообразно это направление работы представлено на охраняемых территориях, роль которых в исследованиях откликов биоты на различные изменения среды чрезвычайно велика. Исследователями давно подчеркивалось важное индикаторное значение результатов длительных стационарных наблюдений за видами и сообществами, выполняемых в заповедниках (Семенов-Тянь-Шанский, 1978). Биосферным заповедникам, в состав которых входят собственно заповедное ядро и совокупность различных примыкающих к нему зон (буферная, эксплуатационные), принадлежит первостепенная научная и практическая значимость в регионах для контроля и поддержания необходимого баланса между природными и антропогенными комплексами.

Методологические подходы и материалы. Для биомониторинга необходимо привлекать более широкий спектр характеристик биоты, как с точки зрения таксономического представительства, так и с позиций уровней интеграции биологических систем (табл. 1).

Очевидно, что задача полной оценки ответных реакций биологических систем на происходящие изменения реализована быть не может. Необходим обоснованный выбор наиболее значимых и информативных элементов, доступных для подробных и комплексных исследований. Достаточно перспективным в данном отношении является многовидовой комплекс мелких млекопитающих, в состав которого входят представители различных систематических, биогеографических и экологических групп видов. В нашем случае объектами исследования являются группировки мышевидных грызунов и землероек. Значение этих таксонов мелких млекопитающих для биомониторинга определяется их тесными связями с различными компонентами экосистем и активным участием в основных формах

биогенного круговорота: миграция элементов по трофическим цепям, воздействие роющей и гнездостроительной деятельности на миграцию элементов, косвенное влияние на кругооборот в результате повреждения растений. Норная сеть мелких млекопитающих рассматривается как важная биогеоценотическая составляющая почвенного яруса лесных экосистем (Быков, 2005). В последнее время обсуждается роль мелких млекопитающих в распространении спор микроскопических грибов в лесной подстилке и почве (Александров и др., 2005, Щипанов и др., 2006), в восстановлении древесно-кустарниковой растительности в ходе сукцессий лесных экосистем (Быков, 2007). Указывается значение роющей и экскреторной деятельности в восстановлении почвенной микрофлоры и оптимизации экологических функций почвы в лесных экосистемах при антропогенном загрязнении (Булахов и др., 2005; Жук, 2005). Общеизвестны также высокая чувствительность мелких млекопитающих к изменениям среды, широкий набор адаптаций и способность к быстрой их реализации в изменившихся условиях.

Таблица 1

Уровни, объекты и базовые характеристики биомониторинга

Уровни организации биосистем	Уровни биомониторинга	Объекты биомониторинга	Базовые и индикационные характеристики
Организмы	Онтогенетический	Наиболее информативные и доступные для изучения модельные виды из различных таксономических групп	Морфологические и морфофизиологические признаки для оценки физиологического состояния особей и стабильности их онтогенеза
Популяции	Популяционно-видовой	Виды: ценозообразующие; редкие; реликтовые; исчезающие; находящиеся на краю ареала; индикаторные; чужеродные; имеющие хозяйственно-промысловое, эпизоотийное и медицинское значение	Численность; характер размещения и использования территории; фенология; репродуктивный процесс; половозрастная и фенетическая структура; отдельные этологические характеристики; инфицированность возбудителями заболеваний
Виды			
Сообщества	Биогеоценотический	Сообщества различных эколого-таксономических групп организмов; эталонные экосистемы; основные стадии сукцессионных серий; лесные и болотные массивы	Численность; биомасса; структура гильдий; показатели разнообразия сообществ; типологическое и структурное разнообразие экосистем
Экосистемы			
Ландшафты			

Одно из главных преимуществ группы, как модели, заключается в возможности использовать системный подход и проводить

взаимосвязанные исследования на различных уровнях интеграции (организмы, популяции, сообщества). Важным свойством являются четко выраженные циклические колебательные процессы в популяциях и сообществах мелких млекопитающих, позволяющие учитывать самые различные состояния биосистем. Эта группа 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.

Возможность использования мелких млекопитающих в целях биоиндикации среды начала обсуждаться достаточно давно (Катаев, Попова, 1980; Ивантер и др., 1981; Истомин, 1985, 1986, 1990а; Безель и др., 1986; Катаев, 1988; Щипанов, 1991 и др.). Для решения подобных задач в большинстве своем требуются длительные стационарные наблюдения.

Автором на базе Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ, Россия, Тверская область) с 1980 г. осуществляется разработка методов и проводится комплексный мониторинг экосистем южной тайги с использованием в качестве биоиндикаторов мелких млекопитающих. Заповедник находится в центральной части Каспийско-Балтийского водораздела, сохраняет обширные массивы лесных экосистем и верховых болот таежно-широколиственной зоны и имеет уникальные возможности для изучения, как естественных природных процессов, так и реакций биоты на основные формы региональных антропогенных воздействий.

Главный принцип организации работ – комплексное изучение динамики важнейших характеристик мелких млекопитающих на различных уровнях их организации (организмы, популяции, сообщества). Первый этап включал в себя подробную инвентаризацию фауны мышевидных грызунов и землероек из различных экосистем заповедного ядра, буферной и эксплуатируемой зон. С учетом результатов инвентаризации была подготовлена основа для долгосрочных режимных наблюдений: создана система стационарных пробных площадей в основных типах эталонных лесных экосистем, на участках с естественным распадом (массовые ветровалы) и сплошных вырубках разного возраста эксплуатируемой зоны; произведен отбор объектов и биологических переменных, для которых получены диапазоны динамики и среднестатистические значения в пределах «нормы» и при некоторых нарушениях; разработаны схемы сбора, регистрации и обработки материалов; оценена информативность и индикаторная ценность ряда параметров для диагностики состояния экосистем. Виды мышевидных грызунов, рекомендуемые для

биомониторинга лесных экосистем южной тайги центральной части Каспийско-Балтийского водораздела, представлены в табл. 2.

В настоящее время производится регулярная регистрация основных динамических характеристик на различных уровнях организации биосистем мелких млекопитающих (табл. 1), разрабатываются методы оценки, диагностики и прогнозирования состояния южно-таежных лесов. Особое внимание уделяется критериям оценки по показателям биоразнообразия.

Таблица 2

Виды мышевидных грызунов для комплексного биомониторинга лесных экосистем центра Каспийско-Балтийского водораздела

Критерии выбора видов-объектов мониторинга	Модельные виды
ценозообразующие виды	рыжая полевка (<i>Clethrionomys (Myodes) glareolus</i> Schreb.): все лесные экосистемы, образует континуальные популяции
	красная полевка (<i>Clethrionomys (Myodes) rutilus</i> Pall.): только бореальные ельники, образует относительно подразделенные популяции
	полевка-экономка (<i>Microtus oeconomus</i> Pall.): только ранние стадии послеветровальных и послерубочных сукцессий, образует эфемерные подразделенные популяции
редкие и реликтовые виды	лесной лемминг (<i>Myopus schisticolor</i> Lill.): только в эталонных бореальных ельниках, индикатор степени естественной сохранности лесов данного генезиса
виды, находящиеся на краю ареала	подземная полевка (<i>Terricola (Pitymys) subterraneus</i> Sel.-Long.), малая лесная мышь (<i>Apodemus microps (=uralensis)</i> Kratochvil et Rosicky): образуют очаговые поселения в неморальных лесных экосистемах разного возраста
чужеродные виды	полевая мышь (<i>Apodemus agrarius</i> Pall.): индикатор степени освоенности и общих дигрессивных преобразований среды, проникает в участки лесных экосистем разного возраста, находящиеся на незначительном удалении от антропогенных территорий

Работы проводятся по основным направлениям: (1) мониторинг динамики сообществ, популяций и организмов мелких млекопитающих в различных типах эталонных лесных экосистем заповедного ядра; (2) оценка влияния основных региональных форм естественных и антропогенных нарушений на биоту мелких млекопитающих; (3) анализ изменчивости различных характеристик популяций и сообществ в ходе вторичных восстановительных сукцессий; (4) мониторинг последствий инсуляризации; (5) оценка эпизоотийной активности очагов природных инфекций (лептоспирозы, геморрагическая лихорадка с почечным синдромом), связанных с мелкими млекопитающими и прогноз эпизоотийно-эпидемической ситуации региона; (6) оценка уровня и особенностей биоаккумуляции некоторых групп загрязнителей в организмах мелких млекопитающих.

В данной статье приводятся некоторые итоговые результаты многолетнего изучения популяций модельных видов в естественных и нарушенных лесных экосистемах в целях их биоиндикации. Общий объем фактологического материала за период 1980-2014 гг. составляет 17 054 экземпляра. Основное внимание уделено динамике численности и некоторым особенностям фенотипического разнообразия популяций в различных экологических условиях. Наиболее доступной для постоянных исследований интегральной характеристикой популяций является численность, с которой тесным и закономерным образом связаны многие другие популяционные параметры. Поэтому мониторинг популяций немыслим без анализа особенностей динамики численности. В ответ на действие эколого-географических и внутривидовых факторов в природных популяциях реализуется фенотипическое разнообразие (Равкин, 2004). При изучении природных популяций уже достаточно давно и успешно применяется фенетический подход (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973 и др.). Несмотря на очевидное несовершенство, фенетические методы обладают определенной разрешающей способностью и позволяют решать целый ряд важных популяционных задач (Яблоков, Ларина, 1988). Учитывая простоту и доступность учета дискретных характеристик фенотипа, применение фенетического подхода представляется чрезвычайно перспективным при проведении мониторинга природных популяций на особо охраняемых природных территориях (Истомин, 2007).

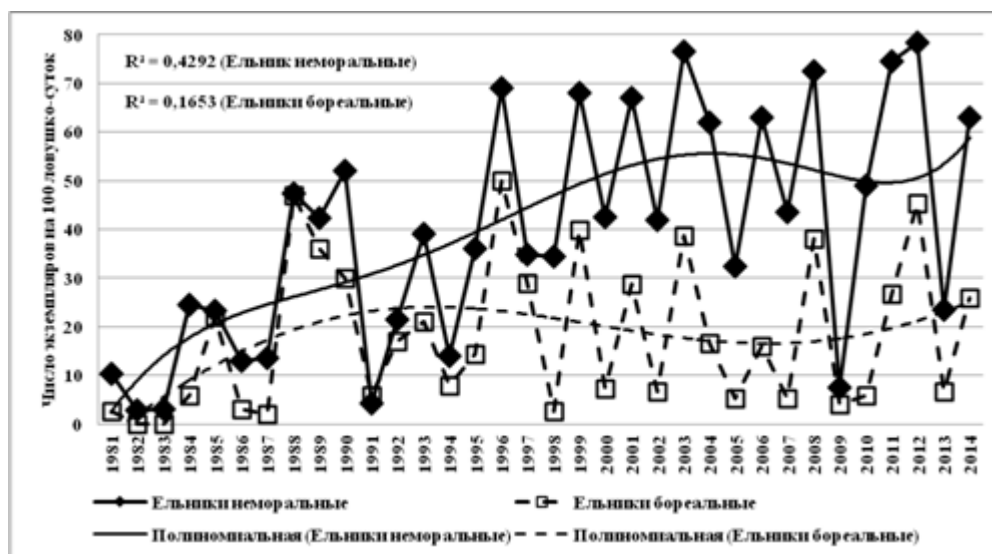
Результаты.

Ценообразующие виды. Рыжая полевка является основным модельным видом наших популяционных исследований. В силу своей многочисленности и широкого распространения данный вид является чрезвычайно значимым компонентом лесных экосистем Палеарктики, играет важную роль в распространении целого ряда природно-очаговых инфекций. В условиях южной тайги оптимальными местообитаниями для рыжей полевки являются различные варианты неморальных ельников, популяционные группировки в которых во многом определяют общий ход динамики «макропопуляции» вида на исследуемой территории. В период 1980-2014 гг. динамика численности рыжей полевки в эталонных неморальных ельниках заповедной территории представляла собой нестационарный процесс (рис. 1).

Существует выраженный положительный тренд, который достаточно реалистично описывается полиномиальной моделью шестой степени. На долю тренда приходится около половины варьирования исходного ряда. На фоне четкой тенденции увеличения численности наблюдаются периодические ее колебания. Отмечены изменения структуры циклов за данный промежуток времени: от 4-5-летних с типичным S-образным ростом к 3-летним, затем к простым 2-летним и вновь усложнение структуры циклов после 2009 г. Одним из

триггерных механизмов смены популяционных циклов, вероятно, является зимняя репродукция, которая может возникать как ответная реакция на значительное и резкое нарушение стационарности экосистем (например, в результате масштабного катастрофического ветровала) или на определенные климатические флуктуации (Истомин, 2012). Установлено также, что конкретные сочетания климатических характеристик могут оказывать заметное воздействие на уровень численности в различные фазы популяционных циклов (Минаева, Истомин и др., 2001; Истомин, 2005, 2008а). В крупном лесном массиве многолетние и сезонные изменения численности в разных типах коренных и производных местообитаний тесно сопряжены ($r=0,74$). Одинаковый характер цикличности может свидетельствовать о единстве основных причин и механизмов динамики численности вида во всем лесном массиве естественных лесов. Однако вклад трендовой составляющей в общее варьирование численности в бореальных ельниках выражен незначительно (рис. 1). В определенной степени это может быть связано с более низкими ресурсными возможностями бореальных ельников для рыжей полевки, а также с «усилением позиций» и содоминированием красной полевки, что наблюдается около двадцати последних лет.

Существенные перестройки общего и сезонного хода динамики



Р и с . 1 . Динамика и полиномиальные тренды численности рыжей полевки в ельниках разного генезиса (R^2 – величина достоверности аппроксимации)

численности рыжей полевки происходят на ранних стадиях

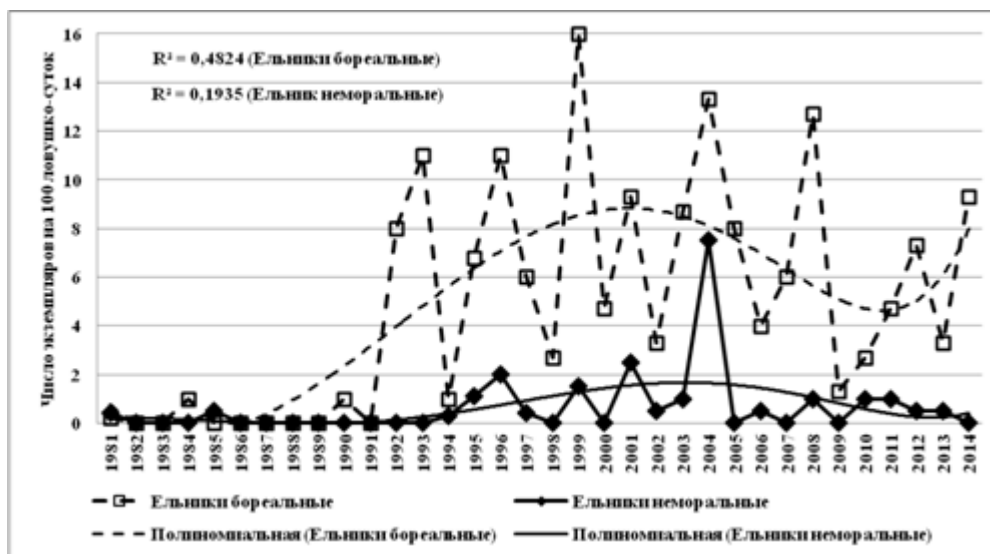
возобновления вырубок. Средние показатели летней численности вида гораздо ниже (в 6-10 раз), синхронность изменений выражена слабо. В ненарушенных ельниках сезонный пик достигается в середине-конце лета, а на ранних стадиях вырубок – осенью. Это, связано с существенным вкладом процесса расселения в динамику численности данного вида на вырубках и притоком особей из лесных экосистем, окружающих вырубленные площади (Истомин, 1999).

Для 40 исследованных элементарных признаков черепа рыжей полевки выявлено 162 фена; для параконида и талонуса – 13 комплексных морфотипов (Истомин, 2007). Фенетическая структура и разнообразие популяций рыжей полевки коренных ельников изменяется в зависимости от фаз циклов и уровней формируемой численности, условий перезимовки и особенностей воспроизводства. Наиболее существенные перестройки фенетического состава рыжих полевок происходят на последней фазе циклов перед снижением численности. Фенетические различия между пространственно-биотопическими группировками континуальной популяции возрастают в годы пониженной численности вида.

При оценке воздействия инсультризации на популяционно-фенетические особенности рыжей полевки (сравнивали группировки крупного сплошного лесного массива и системы мелких лесных резерватов, изолированных пространствами верховых болот) выявлено существенное своеобразие сравниваемых выборок (Истомин, 1994а, 2007). Обнаружено, что в дискретной популяции заметно выше общий уровень фенотипического разнообразия, но ниже доля редких фенов. Для совокупности популяций «болотных изолятов» отмечено достоверное увеличение флуктуирующей асимметрии для качественных и количественных признаков. Это может свидетельствовать о том, что возрастание общего фенотипического разнообразия происходит, прежде всего, за счет увеличения уровня случайных изменений развития. В целом полученные различия свидетельствуют о разной микроэволюционной ситуации в рассматриваемых популяциях.

Активные лесные очаги лептоспирозов и геморрагической лихорадки с почечным синдромом закономерным образом влияют на динамику фенетической структуры и разнообразие популяций рыжей полевки – основного носителя данных инфекций (Истомин, 2007, 2009). Более существенно воздействие лептоспирозов. Фенетическая структура группировок особей, зараженных лептоспирозом, достоверно отличалась от таковой неинфицированных особей. Группировка особей, инфицированных геморрагической лихорадкой, имела меньший уровень отличий от незараженных животных. Отмечено снижение доли редких фенов в инфицированных группах особей.

Обнаружено, что массовые ветровалы и сплошные вырубки весьма существенным и сходным образом могут изменять фенетическую структуру и популяционное разнообразие типично лесного вида рыжей полевки. Между группировками вывалов и вырубок имеется гораздо большее сходство, чем при их сравнении с ненарушенными ельниками, несмотря на более существенные изолирующие расстояния. Под влиянием рассматриваемых форм нарушения зрелых лесных экосистем происходит некоторое уменьшение общей степени популяционного разнообразия или модифицируется его структура. Показатели флуктуирующей асимметрии в среднем всегда достоверно выше в группировках, заселяющих вывалы и вырубки, что указывает на снижение стабильности онтогенеза и совершенства его регуляторных процессов у типичного лесного вида в дестабилизированных средах ранних стадий демуляции, по сравнению с климаксными равновесными ельниками. Это дополнительно подтверждается снижением скоррелированности развития линейных признаков черепа (Истомин, 2008б). Несогласованность изменений внутрииндивидуального и популяционного разнообразия косвенно может свидетельствовать об определенном вкладе генетической составляющей в уменьшение общего фенотипического разнообразия популяций типично лесного вида на участках массовых ветровалов и сплошных вырубок.



Р и с . 2. Динамика и полиномиальные тренды численности красной полевки в ельниках разного генезиса (R^2 – величина достоверности аппроксимации)

Красная полевка, являясь восточно-палеарктическим видом, в лесах южной тайги предпочитает бореальные ельники, где образует

постоянные полуизолированные группировки. Многолетние изменения численности вида на отдельных участках в целом аналогичны ($r=0,75$) и отражают нестационарные процессы с положительными трендами и периодическими составляющими (Истомин, 2005 2008а). Достаточно хорошо исходные временные ряды аппроксимируются полиномиальными кривыми шестой степени. На долю тренда усредненного временного ряда приходится приблизительно 50% варьирования данных (рис. 2).

Выделяются два периода (1982-1991 гг. и 1992-2014 гг.) с разным уровнем и характером динамики численности. Средние значения летней численности сравниваемых периодов различаются в 30 раз. Тестирование первой части ряда показало, что, несмотря на относительную стационарность процесса, имеется слабо выраженная периодическая составляющая, связанная с внутригодовыми колебаниями, а регулярные многолетние колебания отсутствуют. Результаты тестирования второй части ряда свидетельствуют о незначительном положительном тренде и регулярных составляющих в динамике численности продолжительностью 3-4 года. Переход между двумя различными режимами популяционной динамики произошел достаточно резко. Зона перехода из одного режима в другой вполне может рассматриваться как зона нарушения относительной стационарности процесса. Популяционная система красной полевки в условиях коренных лесов заповедника полиморфна: для 33 признаков черепа выявлено 118 неметрических вариаций (Истомин, 2008а). Это свидетельствует о достаточно высокой жизнеспособности и микроэволюционной активности данного реликтового вида. Суммарная степень фенетической разнородности отдельных популяционных группировок относительно невелика, что косвенно указывает на существование регулярного генетического обмена. Однако структура фенетического разнообразия группировок может иметь определенные отличия. Так, в ненарушенных ельниках существенный вклад в суммарный показатель разнообразия вносят редкие морфы, встречаемость которых в ельниках с частичными нарушениями несколько ниже. Наоборот, показатели внутрииндивидуального разнообразия выше в ельнике с нарушениями. Это, как и в случае с рыжей полевкой, свидетельствует о некотором снижении стабильности онтогенеза особей красной полевки и совершенства его регуляторных процессов в дестабилизированных лесных экосистемах, по сравнению с климаксными бореальными ельниками.

Полевка-экономка – обычный, но спорадически распространенный на территории заповедника вид, формирующий сложную, чрезвычайно динамичную в пространстве и во времени популяционную систему, которая состоит из достаточно изолированных и эфемерных группировок, приуроченных к самым ранним стадиям

демутаций ельников (Истомин, 2008а). Подробно исследовано несколько колонизационных циклов (заселение, нарастание численности, популяционный расцвет и «крах») полевки-экономки на крупных участках массовых вывалов и вырубках. Обнаружено, что циклы реализуются в короткие сроки (5-7 лет) (рис. 3).

Общий вид кривых динамики численности полевки-экономки на различных ветровальных участках достаточно сходен. Существенно более высокими были показатели численности вида на вырубках. Колонизационные циклы также хорошо аппроксимируются полиномиальными трендами шестой степени. Отмечен общий характер сезонных изменений численности в ходе колонизационных циклов: максимальные значения регистрируются в начале-середине лета. Несмотря на сходство колонизационных циклов, популяционная динамика отдельных эфемерных группировок полевки-экономки достаточно независима, а фенетическое разнообразие и структура субпопуляций специфичны (Истомин, 2008а). Обнаружена асинхронность движения численности группировок вида на вывалах и вырубках, даже появившихся в одно и то же время ($r=-0,26$).

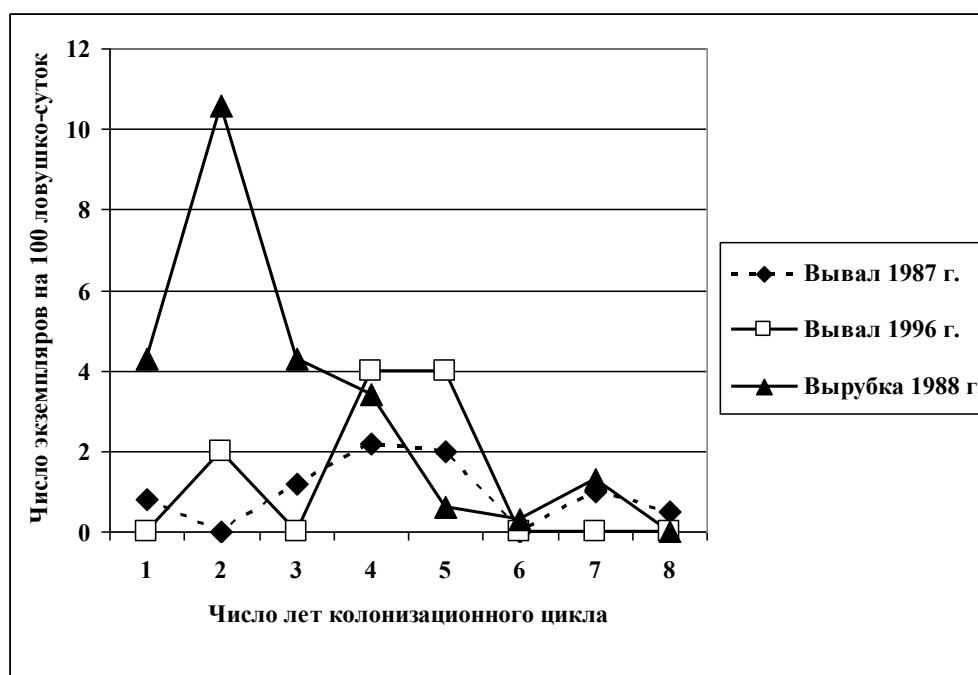


Рис. 3. Динамика численности полевки-экономки в ходе колонизационных циклов

Сравниваемые группировки фенетически очень разнородны (для 22 признаков выявлен 71 фен), что дает основание предполагать о существовании определенных генетических различий между ними и

первостепенной роли основателей при формировании фенетического разнообразия популяций пионерных видов. Фенетическая структура короткоживущих популяционных группировок полевки-экономки чрезвычайно динамична во времени (Истомин, 2008а). Разные фазы популяционного цикла достоверно отличались по частотам фенотипических признаков. Суммарная степень различий фенетической структуры увеличивалась от момента заселения до завершения основной части колонизационного цикла. Это может свидетельствовать об усилении процессов дифференциации в популяционных системах полевки-экономки в ходе колонизационного цикла, что, безусловно, приводит к увеличению фенетического разнообразия вида на данной территории. Общая численность вида, характер ее изменений и фенетическое разнообразие определяются, в первую очередь, динамикой и масштабами ветровальных процессов и сплошных рубок.

Редкие реликтовые виды. Лесной лемминг, несмотря на достаточно широкое распространение, почти повсеместно принадлежит к категории редких и малочисленных видов. На обширной территории Каспийско-Балтийского водораздела лесной лемминг отмечен только в ЦЛГПБЗ (Истомин, 2000а; Викторов, Истомин, 2002). Это одна из самых южных точек ареала вида в Европейской части России. Полученные нами данные показывают, что лесной лемминг очень чувствителен к антропогенным изменениям лесных экосистем. Вид отмечен только в коренных еловых лесах биосферного ядра заповедника, где распространен спорадически и предпочитает ельники зеленомошные. В них зарегистрировано 90% особей от общего числа отловленных животных данного вида. В группе неморальных еловых ассоциаций лесные лемминги регистрировались только в ельниках неморально-кисличных, имеющих переходный характер фитоценотической структуры.

Виды на краю ареала. Особое внимание к видам, находящимся практически на периферии ареала в плане биоиндикации и оценки состояния экосистем, определяется следующими важными обстоятельствами. Во-первых, в популяциях, существующих на естественной экологической периферии ареала и на участках, подвергшихся антропогенной трансформации, наблюдаются сходные адаптивные реакции (Шадрина, Вольперт, 2004). Это показывает, что популяционные системы достаточно пластичные структуры, способные к компенсации негативных воздействий. Во-вторых, необходимо также иметь в виду определенную неоднозначность эволюционных функций, выполняемых центральными и периферическими популяциями. По мнению Э.В. Ивантера (2006а, б), первые поддерживают фенотипическую специфичность вида, сохранение его генетической и экологической нормы, а вторые представляют собой эволюционный

резерв и реализуют его тенденции перехода в новые экологические ниши и экспансию за пределы ареала.

Выявленные нами особенности распространения подземной полевки в лесном массиве заповедника и на прилегающих территориях согласуются с утверждением ряда исследователей о приуроченности вида на северо-востоке ареала к различным вариантам северных неморальных растительных сообществ (Шанев, 1964; Шварц, 1985). Полученные данные также подтверждают мнение авторов об очаговости размещения подземных полевок на севере ареала, где зверьки образуют небольшие поселения (Истомин, 1990б). Как правило, случаи поимок приурочены к участкам с хорошо выраженным микрорельефом, образованным повышениями из разложившихся стволов деревьев и пней.

Малая лесная мышь была зарегистрирована во всех исследованных типах лесных местообитаний, отдавая явное предпочтение некоторым ветровальным участкам на месте неморальных ельников (Истомин, 1994б). Сравнение трех приблизительно равных по продолжительности промежутков времени за период 1980-2014 гг. показало, что в составе гильдий грызунов из ненарушенных неморальных ельников средняя доля участия малой лесной мыши возросла в 8 раз, подземной полевки – почти в 3 раза. В данном случае представляется достаточно очевидным, что столь заметное возрастание роли этих неморальных видов, ранее очень редких в экосистемах заповедника, может быть обусловлено, прежде всего, существенным потеплением именно зимних месяцев: увеличением средней температуры зимы и продолжительности безморозного периода. Чрезвычайно большую роль также играют ветровальные процессы, которые во многом связаны с климатическими флуктуациями и вызывают формирование в древостое свежих «окон» различного размера.

Чужеродные виды. Происхождение полевой мыши связано с лесостепным зональным фауногенетическим комплексом. Причем, вид является общим для европейской и дальневосточной его частей. Полевая мышь в настоящее время почти повсеместно расширяет область своего распространения и увеличивает численность, проявляя сильную приуроченность к территориям, подвергшимся антропогенной трансформации (Карасева и др. 1992 и др.).

Имеющиеся литературные данные и архивные материалы ЦЛГПБЗ позволяют сделать корректный вывод о том, что полевая мышь проникла на исследуемую территорию на рубеже 60-70-х гг. (Истомин, 2000б, 2008а). Наши регулярные исследования были начаты в 1980 г., что практически совпало с начальным этапом активного заселения этим чужеродным видом малоосвоенной территории центра Русской равнины. Для полевой мыши в районе заповедника нами также были обнаружены отчетливые признаки факультативной синантропизации и

приуроченность к местообитаниям с высокой степенью антропогенных преобразований. В лесных экосистемах встречается редко и только на участках, степень изоляции которых от трансформированных ландшафтов, как правило, не превышает 1 км. Обнаружены достоверные отличия ряда морфологических и морфофизиологических характеристик относительно молодой популяции полевой мыши, заселившей центральную часть Каспийско-Балтийского водораздела, от других популяций европейской части ареала (Истомин и др., 2013). Это указывает на достаточно быстрые процессы морфообразования видов с коротким жизненным циклом, расселяющихся естественным образом. Успешность колонизации чужеродных видов в нетипичных условиях во многом зависит от активности и размаха микроэволюционных событий. Определение вклада генетической составляющей и экзогенных факторов в процесс морфогенеза – одна из задач мониторинга чужеродных видов на территории биосферного полигона Центрально-Лесного заповедника.

Заключение. Выполненные комплексные исследования динамики популяций модельных видов мелких млекопитающих подтверждают их биоиндикационную значимость для экологического мониторинга лесных экосистем. В частности, стабильность и жизнеспособное состояние одной из самых южных в Европейской части России реликтовых популяций лесного лемминга, с одной стороны, и чрезвычайная редкость чужеродной для южно-таежной зоны полевой мыши, с другой, подчеркивают высокую степень естественной сохранности лесного массива Центрально-Лесного биосферного заповедника. Популяции зональных видов, как ценозообразующих, так и находящихся на краю ареала, демонстрируют закономерные отклики на изменения лесных экосистем, возникающие в ходе антропогенных воздействий и естественных процессов различного характера и масштаба. Во многом обнаруженные тенденции, по-видимому, определяются характером климатических флуктуаций, ростом чистой продукции лесных экосистем, а также участвовавшими катастрофическими явлениями и экстремальными факторами, проявление которых также связано с изменением климата. В условиях естественных лесов центра Русской равнины это вызывает массовые ветровальные процессы и масштабные усыхания еловых древостоев с их последующим разрушением и формированием чрезвычайно мозаичного растительного покрова. Активная сукцессионная динамика лесных экосистем в природных комплексах заповедника, связанная с естественным масштабным разрушением, привела к определенным изменениям в функционировании популяций мелких млекопитающих. Это, в первую очередь, сказалось на особенностях динамики численности ценозообразующих видов. В значительной степени увеличилось обилие всех видов, изменился характер динамики.

Усложнилась и стала еще более динамичной популяционная система пионерных видов, активизировались микроэволюционные процессы. Как показали наши исследования, фенотипическое разнообразие – чрезвычайно динамичный параметр популяций мелких млекопитающих, зависящий от большого числа как внешних, так и внутренних факторов. Исследование воздействия дестабилизации среды на уровне реакций организмов продемонстрировало возможность использования в биомониторинге таких универсальных явлений, как изменчивость и развитие. Выявленные изменения уровня скоррелированности многомерных структур организма и дисперсии флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков косвенно указывают на существующую связь стабильности индивидуального развития особей со степенью равновесности экологической среды.

Список литературы

- Александрова А.В., Щипанов Н.А., Александров Д.Ю.* 2005. Роль мелких млекопитающих в распространении спор почвенных микромицетов в лесных экосистемах // Материалы 6 Межд. конференции «Проблемы лесной фитопатологии и микологии». М.- Петрозаводск. С. 14-19.
- Безель В.С., Попов Б.В., Садыков О.Ф. и др.* 1986. Мелкие млекопитающие в системе регионального экологического мониторинга // Техногенные элементы и животный организм (полевые наблюдения и эксперимент). Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 3-13.
- Булахов В.Л., Пахомов А.Е., Рева А.А.* 2005. Роль млекопитающих в восстановлении экологических функций почв при техногенном загрязнении их тяжелыми металлами // Экология и биология почв: Материалы Международной научной конференции, Ростов на Дону, 21-22 апр. 2005. К 90-летию Ростовского государственного университета. Ростов н/Д. С. 74-78.
- Бурдин К.С.* 1985. Основы биологического мониторинга. М.: Изд-во МГУ. 158 с.
- Быков А.В.* 2005. Норная сеть мелких млекопитающих как биогеоценотическая составляющая почвенного яруса лесных экосистем: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Успенское (Моск. обл.). 54 с.
- Быков А.В.* 2007. Роль мелких млекопитающих в восстановлении древесно-кустарниковой растительности на заброшенных покосах средней тайги // Лесоведение. № 3. С. 59-65.
- Викторов Л.В., Истомин А.В.* 2002. Млекопитающие – Mammalia // Красная Книга Тверской области. Тверь. С. 154-161.
- Гасилина Н.К., Ровинский Ф.Я., Болтнева Л.И.* 1977. Программа и методика комплексного мониторинга загрязнений в биосферных заповедниках // Биосферные заповедники. Труды 1 Советско-американского симпозиума. Л.: Гидрометеоздат. С. 146-151.
- Герасимов И.П.* 1975. Научные основы современного мониторинга окружающей среды // Известия АН СССР. Сер. геогр. №3. С. 13-25.

- Жук В.Л.* 2005. Роль млекопитающих в оптимизации экологического состояния почвенного покрова при антропогенном загрязнении // Экология и биология почв: Материалы Международной научной конференции, Ростов на Дону, 21-22 апр. 2005. К 90-летию Ростовского государственного университета. Ростов н/Д. С. 182-185.
- Ивантер Э.В.* 2006а. К разработке концепции периферических популяций политипических видов // Популяционная экология животных: Материалы Международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных», посвященной памяти академика И.А. Шилова, Томск. С. 32-34.
- Ивантер Э.В.* 2006б. Периферические популяции политипического вида – к разработке концепции // Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика: Материалы Международной конференции, посвященной 60-летию КарНЦ РАН. Петрозаводск. С. 108-109.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В.* 1981. Биоценотические группировки мелких млекопитающих в коренных и антропогенных ландшафтах Приладожья // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биогеоценозов. Калинин: Изд-во КГУ.
- Израэль Ю.А.* 1974. Глобальная система наблюдений. Прогноз и оценка изменений состояния окружающей природной среды. Основы мониторинга // Метеорология и гидрология. № 7. С. 3-8.
- Израэль Ю.А.* 1979. Экология и контроль состояния природной среды. Л.: Гидрометеиздат. 376 с.
- Истомин А.В.* 1985. Организация инвентаризационных исследований фауны мелких млекопитающих в заповедниках // Теоретические основы заповедного дела: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Львов. С. 108—111.
- Истомин А.В.* 1986. Мелкие млекопитающие как объекты биологического мониторинга лесных экосистем // Мониторинг лесных экосистем: Тез. докл. Всесоюз. научн. конф. Каунас. С. 95-96.
- Истомин А.В.* 1990а. Стабильность индивидуального развития и возможность использования показателя флуктуирующей асимметрии при оценке устойчивости экосистем // Проблемы устойчивости экосистем: Тез докл. Всесоюз. школы. Харьков. С. 82-84.
- Истомин А.В.* 1990б. Особенности распространения и биологии подземной полевки на северо-востоке ареала // Вестн. зоол. № 3. С. 61-63.
- Истомин А.В.* 1994а. Фенотипическое разнообразие континуальной и дискретной популяций на примере рыжей полевки в условиях южной тайги // Журн. общ. биол. Т. 55. № 4-5. С. 471-488.
- Истомин А.В.* 1994б. Таксономия и распространение лесной мыши в Верхневолжье // Фауна и экология животных Верхневолжья. Тверь: ТвГУ. С. 88-94.
- Истомин А.В.* 1999. 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. С. 62-65.
- Истомин А.В.* 2000а. Лесной лемминг – реликт южной тайги центра Русской равнины // Доклады третьих международных чтений памяти профессора

- В.В. Станчинского. Вып.3. Смоленск. С. 237-239.
- Истомин А.В.* 2000б. Полевая мышь в естественных и антропогенных ландшафтах Каспийско-Балтийского водораздела // Социальные и экологические проблемы Балтийского региона. Матер. обществ.-науч. конф. Псков. С. 157-160.
- Истомин А.В.* 2005. 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. С. 65-113.
- Истомин А.В.* 2007. Популяционная фенетика рыжей полевки (на примере южной тайги). Монография. Псков. 196 с.
- Истомин А.В.* 2008а. Мелкие млекопитающие в региональном экологическом мониторинге (на примере Каспийско-Балтийского водораздела). Псков. 278 с.
- Истомин А.В.* 2008б. Влияние экологической дестабилизации среды на изменчивость и скоррелированность развития признаков // Вестник Псковского государственного педагогического университета. Серия естественные и физико-математические науки. № 4. Псков. С. 13-23.
- Истомин А.В.* 2009. Влияние эпизоотий лептоспироза на фенетическую структуру и разнообразие популяций носителей инфекции // Вестник Оренбургского государственного университета. № 4 (98). С. 127-129.
- Истомин А.В.* 2012. Подснежное размножение и его роль в популяционной динамике рыжей полевки в коренных лесах центра Каспийско-Балтийского водораздела // Животные: экология, биология и охрана. Всероссийская научная конференция. Саранск. С. 189-171.
- Истомин А.В., Кораблев Н.П., Кораблев М.П.* 2013. Особенности популяционной биологии некоторых чужеродных видов млекопитающих в зоне южной тайги Европейской части России // Вестник Псковского государственного университета. Вып. 2. С. 16-28.
- Карасева Е.В., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л.* 1992. Ареал полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в СССР и особенности обитания вида в его разных частях // Зоол. журн. Т. 71. Вып. 6. С. 106-115.
- Катаев Г.Д.* 1988. Роль мелких млекопитающих в биоиндикации природной среды Кольского Севера // Экотоксикология и охрана природы. М. С. 195-199.
- Катаев Г.Д., Попова М.Ф.* 1980. Оценка качества природной среды по состоянию *Micromammalia* в окрестностях г. Мончегорска // Материалы Всесоюзного совещания по грызунам. М.: Наука. С. 411-412.
- Криволицкий А.А., Шаланки А., Гусев А.А.* 1991. Международное сотрудничество в области биоиндикации антропогенных изменений среды // Биоиндикация и биомониторинг. М.: Наука. С. 5-9.
- Минаева Т.Ю., Истомин А.В., Абрашко В.И., Баженова Т.П., Кораблев Н.П., Кураева Е.Н., Куракина И.В., Пугачевский А.В., Русанович Н.Р., Шапошников Е.С.* 2001. К изучению реакции биоты Центрально-Лесного заповедника на изменения климата // Влияние изменения климата на экосистемы. М.: Русский университет. С. 87-100.
- Равкин Ю.С.* 2004. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 232 с.

- Семенов-Тянь-Шанский О.И.* 1978. Индикаторное значение многолетних наблюдений за видами и сообществами // Биологические методы оценки природной среды. М.: Наука. С. 7-27.
- Соколов В.Е.* 1978. Предисловие // Биологические методы оценки природной среды. М.: Наука. С. 5-6.
- Соколов В.Е., Ильенко А.И.* 1977. Научное обоснование и принципы экологического мониторинга популяций позвоночных животных // Мониторинг состояния окружающей природной среды: Тр. советско-английского симпозиума, Кардингтон (Англия). Л.: Гидрометеоздат. С. 228-332.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В.* 1973. Фены, фенетика и эволюционная биология // Природа. № 3. С. 40-51.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л.* 2004. Реакция популяций мелких млекопитающих на стрессирующие воздействия природного и антропогенного происхождения // Наука и образование. № 2. С. 38-46.
- Шанев В.Д.* 1964. О местах обитания и размножения подземной полевки в Калининской области // Уч. зап. Калинин. пед. ин-та. Калинин. Вып. 31. С. 64-73.
- Шварц Е.А.* 1985. О распространении и биологии европейской подземной полевки на севере ареала // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Вып. 3. С. 25-31.
- Щипанов Н.А.* 1991. Оценка состояния и динамики экосистем с использованием данных о структуре популяций мелких млекопитающих // Биоиндикаторы и биомониторинг: Матер. Межд. симпозиума. Загорск. С. 307-308.
- Щипанов Н.А., Александров Д.Ю., Александрова А.В.* 2006. Распространение спор микроскопических грибов мелкими млекопитающими // Зоол. журн. Т. 85. № 1. С. 101-113.
- Яблоков А.В., Ларина Н.И.* 1988. Предисловие // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 3-7.
- Venier L.A., Pearce J.L., Wintle B.A., Bekessy S.A.* 2007. Future forests and indicator-species population models // Forest. Cron. V. 83. № 1. P. 36-40.

SMALL MAMMALS IN THE BIOMONITORING OF FOREST ECOSYSTEMS: A COMPREHENSIVE APPROACH

A.V. Istomin

Pskov State University, Pskov,
Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Tver Region

Methodological approaches and experiences of the use of small mammals as the objects for biomonitoring in forest ecosystems of the Central Forest Biosphere Reserve are discussed.

Keywords: *biological monitoring, small mammals, successional dynamics, climatic fluctuations, phenetic diversity, population dynamics.*

Об авторе

ИСТОМИН Анатолий Владимирович – доктор биологических наук, доцент, проректор по научной работе, ФГБОУ ВПО «Псковский государственный университет», 180000, Псков, пл. Ленина, д. 2, e-mail: C.gl@mail.ru.

Истомин А.В. Мелкие млекопитающие в биомониторинге лесных экосистем: комплексный подход / А.В. Истомин // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2014. № 4. С. 95-113.