

УДК 504.55

## НАРУШЕНИЯ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМА КАК РЕЗУЛЬТАТ ПЕССИМИЗАЦИИ СРЕДЫ ПРИ ТЕХНОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ПРИРОДНЫХ ЛАНДШАФТОВ

© 2014 г. Е. Г. Шадрина\*, Я. Л. Вольперт\*\*

\*Институт естественных наук Северо-Восточного федерального университета имени М.К. Аммосова  
677890 Якутск, ул. Белинского, д. 58

\*\* Научно-исследовательский институт прикладной экологии Севера  
Северо-Восточного федерального университета имени М.К. Аммосова  
677980 Якутск, пр. Ленина, 43

E-mail: ylv52@mail.ru, e-shadrina@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.12.13 г.

Окончательный вариант получен 14.01.14 г.

Величина флуктуирующей асимметрии рассматривается как показатель нарушения стабильности развития организма. В качестве техногенного фактора анализируются последствия деятельности предприятий горнодобывающей промышленности, для которых характерно отторжение и преобразование больших площадей природных ландшафтов. Объекты исследования — мелкие млекопитающие — красная (*Clethrionomys rutilus*) и красно-серая (*Clethrionomys rufocanus*) полевки, полевка-экономка (*Microtus oeconomus*), средняя (*Sorex caecutiens*) и тундрная (*S. tundrensis*) бурозубки, и древесные растения — березы плосколистная (*Betula platyphylla*), растопыренная (*Betula divaricata*), тошная (*Betula exilis*), ольховник кустарниковый (*Dusheckia fruticosa*), ива корзиночная (*Salix viminalis*). Всего исследовано 3500 черепов и около 30 000 листьев, собранных на территории таежной зоны Якутии. Проанализированы показатель флуктуирующей асимметрии, а также популяционные параметры и состав сообществ мелких млекопитающих.

Приводятся данные по величине флуктуирующей асимметрии исследованных видов в природных биотопах. Показано, что в природных условиях этот показатель может повышаться при ухудшении условий существования, в частности на экологической периферии ареала. Антропогенное преобразование природных ландшафтов создает “техногенную периферию” и вызывает изменения, сходные с адаптивными реакциями на северном пределе распространения видов. Установлено, что горнодобывающая промышленность через загрязнение и нарушение экосистем оказывает негативное воздействие на все уровни организации живой материи, но популяционные и ценоотические параметры дают однозначную реакцию только при макроантропогенных трансформациях. Возрастание уровня флуктуирующей асимметрии является наиболее чувствительным индикатором антропогенного воздействия, при этом необходимо учитывать, что нарушения стабильности развития организма отражают деструктивные процессы, происходящие в популяции и сообществе.

**Ключевые слова:** стабильность развития, флуктуирующая асимметрия, биоиндикация, береза плосколистная, мелкие млекопитающие, техногенная трансформация среды.

DOI: 10.7868/S0475145014030057

### ВВЕДЕНИЕ

Одним из ключевых вопросов биологии является проблема резистентности организма к негативным воздействиям. В свою очередь, способность к поддержанию гомеостаза развития в меняющихся условиях среды определяет экологическую пластичность видов и, в конечном итоге, устойчивость экосистем по отношению к широкому кругу факторов.

При оценке стабильности индивидуального развития главным показателем является уровень

онтогенетического шума, обычно оцениваемого по уровню флуктуирующей асимметрии (ФА), которая представляет собой мелкие ненаправленные отклонения от идеального симметричного состояния, не имеющие самостоятельного адаптивного значения и возникающие как результат случайных ошибок в ходе онтогенеза, прежде всего — пренатального, возникающие на стадии формирования тканей (Захаров, 1987; Leary, Allendorf, 1989). При нормальных условиях их уровень минимален, но возрастает при любом стрессирующем воздействии, что и приводит к повышению

асимметрии (Захаров, 1987; Parsons, 1990, 1992; Palmer, Strobeck, 1992). В силу того, что наблюдаемые при этом фенотипические различия не являются еще нарушениями развития в строгом смысле слова и не оказывают ощутимого влияния на жизнеспособность индивида, некоторая дестабилизация развития оказывается высокочувствительным показателем, позволяющим улавливать даже незначительные онтогенетические изменения в ответ на небольшие отклонения в условиях среды (Захаров, 1987; Palmer, Strobeck, 1992; Захаров и др., 2001).

Стабильность развития является одной из базовых характеристик организма, при этом ранее проводившимися исследованиями было показано, что высокая стабильность развития обеспечивается генетической коадаптацией при оптимальных условиях развития (Захаров, 1987; *Developmental stability...*, 1992; *Developmental homeostasis...*, 1997). По мнению ряда авторов определенный уровень стабильности развития поддерживается естественным отбором, в частности, пониженным воспроизводством асимметричных особей (Moller, 1996, 1997).

Оценка величины ФА лежит в основе морфогенетического подхода в биоиндикации, предложенного В.М. Захаровым (1987), в последнее время получающим все большее признание и широкое распространение как один из наиболее удобных методов при оценке здоровья среды, удачно интерпретирующий качество среды через оценку состояния индивида. Достаточно большое число работ посвящено оценке стабильности развития организмов в природных условиях (Гелашвили и др., 2001; Захаров и др., 2001б; Захаров и др., 2005; Булатова и др., 2009), а также влиянию на стабильность развития климатических факторов (Захаров и др., 2011а, б; Трофимов, Захаров, 2011).

При оценке антропогенного воздействия основное внимание уделяется качеству городской среды и окрестностям промышленных предприятий (Кряжева и др., 1996; Захаров и др., 2000б; Семенова и др., 2007; Солдатова, Шадрина, 2007; Шадрина и др., 2008; Луцкан, Шадрина, 2013; Трубина и др., 2013), а также участкам с антропогенно повышенным радиационным фоном (Последствия Чернобыльской..., 1996; *Отдаленные эколого-генетические...*, 2000; Шадрина и др., 2008). При этом в значительно меньшей степени изучено воздействие предприятий горнодобывающей промышленности, хотя именно эта категория антропогенного воздействия представляет интерес не только в прикладной, но и в теоретической области. При разработке месторождений отторжение значительных площадей природных территорий зачастую сопровождается полным уничтожением на них почвенного и растительного покрова, а большие объемы извлекаемых пород

приводят к загрязнению и даже преобразованию геохимического облика ландшафта.

Мощное техногенное стрессующее воздействие может служить аналогом ситуации, характерной для экологической периферии ареала видов. Популяция как информационно-структурированная система обладает рядом механизмов, способствующих поддержанию гомеостаза (Шилов, 1982, 2002), сохранение которого на периферии ареала — одна из главных проблем существования вида. По мере удаления от зоны оптимума все сильнее прослеживается необходимость включения крайних значений диапазона нормы реакции, что не может не сказаться на выживаемости особей. В свете этого интересно проследить воздействие факторов, по силе близких к экстремальным, на популяцию, сообщество и индивид. В качестве таковых можно рассмотреть не только климатические условия на северной периферии ареала, но и длительное антропогенное воздействие на природные ландшафты, приводящее к появлению “техногенной периферии” распространения видов.

Одним из важнейших параметров в этой достаточно сложной системе является сбалансированность соотношения смертности и интенсивности воспроизводства. Общеизвестно, что повышение индивидуальной плодовитости является ответом популяции на ухудшение условий существования, призванным компенсировать повышенную смертность особей (Шварц, 1959; Башенина, 1977). Оценке изменения популяционных параметров мелкого млекопитающего в условиях антропогенно преобразованной среды посвящен целый ряд работ (Лукьянова, Лукьянов, 1998; Шилова, 1999). Однако необходимо учесть, что интенсификация репродукции — один из многих механизмов, способствующих поддержанию гомеостаза популяции, и естественно предположить, что его включение может привести к конфликту с другими механизмами, в частности, обеспечивающими поддержание стабильности индивидуального развития (Шадрина, Вольперт, 2004).

Не менее важным параметром, отражающим приспособленность видов к существованию в условиях “техногенной периферии ареала” является состав и структура сообществ. Общеизвестно, что основными критериями устойчивости ценоза являются видовое разнообразие и плотность населения (Одум, 1975). Следовательно, снижение этих показателей является свидетельством снижения устойчивости сообщества.

Мы считаем, что при оценке антропогенного воздействия необходимо комплексное рассмотрение показателей, отражающих состояние сообщества, популяции и индивида, поскольку реакция биоты может обнаруживаться как на онтогенетическом, так и на популяционном и ценогическом уровнях. Данное обстоятельство и обусловило направление наших исследований.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования был собран на территории таежной зоны Якутии на участках, подверженных воздействию предприятий угле-, золото-, алмазодобывающей промышленности, в 1994–2012 гг. В качестве модельных групп для оценки состояния наземных экосистем выбраны древесные растения и мелкие млекопитающие. Таким образом, оценка стабильности развития проведена для трех трофических уровней экосистем – продуцентов и консументов I и II порядков.

Величину показателя флуктуирующей асимметрии оценивали по методике, предложенной В.М. Захаровым с соавторами (Захаров и др., 2000а). Для растений показатель ФА определяли по признакам строения и жилкования листовой пластинки. Выбраны виды, широко распространенные в районе исследований – ольховник кустарниковый (*Duschekia fruticosa*), ива корзиночная (*Salix viminalis*), береза плосколистная (*Betula platyphylla*), береза растопыренная (*Betula divaricata*), береза тощая (*Betula exilis*). Для березы плосколистной использована схема промеров, предложенная В.М. Захаровым с соавторами (2000а), для остальных видов методика модифицирована нами (Шадрина и др., 2003).

Показатель ФА мелких млекопитающих определяли путем подсчета отверстий для нервов и кровеносных сосудов на черепе (Захаров и др., 2000а). Выраженность ФА на уровне индивида оценивали как частоту асимметричного проявления признака (ЧАП), представляющую собой долю асимметричных признаков от общего числа исследованных. Для популяционной характеристики использовали среднее арифметическое значение показателя. При статистической обработке материала использовали общепринятые приемы. ЧАП вычисляли для массовых видов – красная (*Clethrionomys rutilus*) и красно-серая (*Clethrionomys rufocanus*) полевки, полевка-экономка (*Microtus oeconomus*), средняя (*Sorex caecutiens*) и тундряная (*S. tundrensis*) буроzubки. Всего за период исследования просмотрено более 3500 черепов мелких млекопитающих, промерено более 30000 листьев древесных растений.

Кроме того, для мелких млекопитающих оценивались показатели численности, состава сообществ, репродуктивной активности, индивидуальная плодовитость по эмбрионам и послеплодным пятнам, асимметрия распределения эмбрионов по рогам матки.

В силу неоднородности воздействия все нарушенные биотопы нами разделены на три категории по классификации, предложенную К.К. Скрипчинским (1973), – это макро-, мезо-, микроантропогенно трансформированные участки. К макроантропогенным отнесены участки с полностью уничтоженным почвенным и растительным покровом, к мезоантропогенным – участки с ненарушен-

ным почвенным но нарушенным растительным покровом или подвергшиеся интенсивному химическому загрязнению, микроантропогенные – соседствующие с нарушенными, подвергающиеся косвенному воздействию. Кроме того, в качестве контроля рассмотрены т.н. девственные территории, т.е. участки природных ландшафтов, не подвергающиеся прямому или косвенному воздействию.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

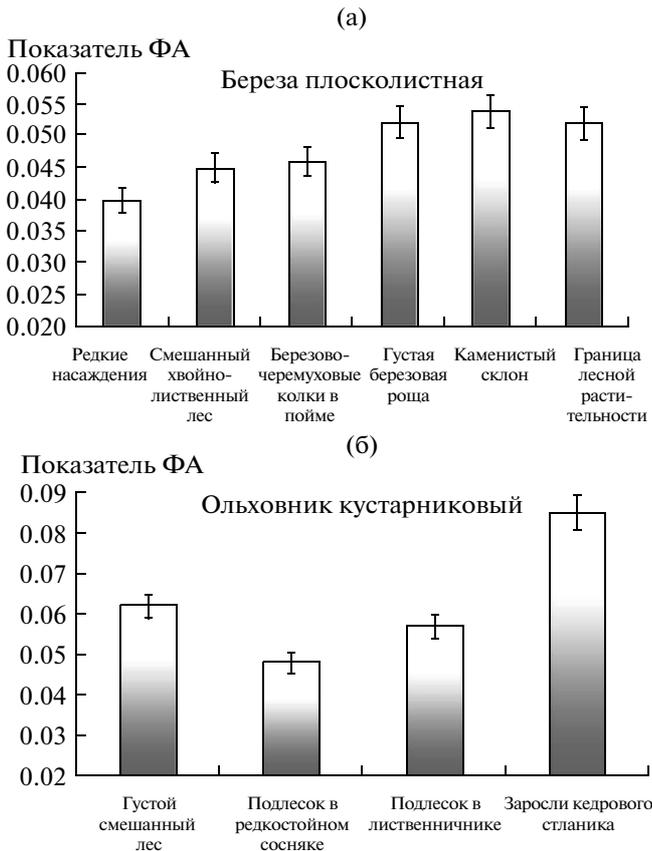
*Нарушения стабильности развития организма в природных биотопах*

Наши предыдущие исследования на территории Якутии показали, что в природных ненарушенных ценозах с хорошей освещенностью показатель ФА березы плосколистной составляет около 0.034–0.044, что соответствует аналогичным показателям березы повислой для европейской части РФ (Захаров и др., 2000б). Это свидетельствует о том, что в норме на большей части ареала вида при благоприятных условиях обеспечивается поддержание гомеостаза развития в пределах видовой нормы (Захаров и др., 2001; Шадрина и др., 2003). Для ольховника кустарникового этот показатель составляет 0.044–0.050, ивы корзиночной – 0.035–0.040, березы тощей – 0.030–0.034 (Шадрина и др., 2003; Шадрина и др., 2012).

При этом надо отметить, что для растений величина показателя ФА остается в пределах видовой нормы лишь в условиях, близких к оптимальным: повышение уровня флуктуирующей асимметрии отмечено нами не только на северной периферии ареала, но и при ухудшении освещенности (особенно для березы плосколистной), на обедненных почвах, а также в условиях межвидовой конкуренции с хвойными (рис. 1). При этом надо отметить, что в большинстве случаев различия с оптимальными биотопами достигали высокого уровня значимости по критерию Стьюдента  $p < 0.01–0.001$ .

Для мелких млекопитающих частота асимметричных проявлений варьирует в значительных пределах: у прибылых особей полевок в природных биотопах при благоприятных условиях она варьирует в пределах  $0.30 \pm 0.001–0.35 \pm 0.02$  у землероек –  $0.18 \pm 0.01–0.20 \pm 0.01$  (Шадрина и др., 2003). Для наиболее массовых видов, таких как полевка-экономка и красная полевка, можно отметить достаточно сходные показатели ЧАП в пределах обширной территории таежной зоны (рис. 2).

Для большинства видов таежных грызунов и насекомых повышение частоты асимметричных проявлений отмечено в лесотундре, а также при продвижении в горы, что связано с эффектом поясности. Так, у красной полевки и средней буроzubки в горах Верхоянья повышение частоты



**Рис. 1.** Показатели ФА древесных растений в разных природных биотопах.

нарушений стабильности развития отмечается на высотах свыше 800–1000 м н.у.м., достигая  $0.037 \pm \pm 0.02$ ; сходное повышение отмечено в лесотундре нижнего течения р. Индигирки.

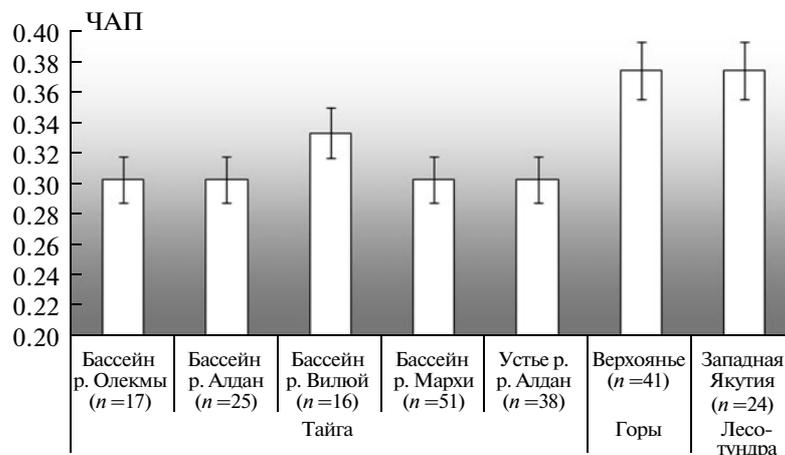
Помимо этого, известно, что стабильность развития млекопитающих зависит также от уров-

ня численности. Экспериментально и наблюдениями в природе доказано, что потомство социально стрессированных самок отличается повышенными показателями ЧАП (Захаров и др., 1984; Valetsky et al., 1997; Шадрина, Николаева, 2006). При этом имеет значение не столько разница в попадаемости, сколько фаза популяционной динамики. Существенное повышение частоты асимметричных проявлений наблюдается только в годы резкого подъема численности, такие сезоны характеризовались общими чертами: раннее начало размножения и высокая репродуктивная активность прибылых первых генераций, очень крупные размеры сеголетков, быстрое достижение высоких показателей численности, раннее окончание размножения.

#### *Нарушения стабильности развития организма при техногенных воздействиях*

В зоне воздействия предприятий горнодобывающей промышленности нарушения стабильности развития отмечены для всех исследованных видов растений и на всех территориях, подверженных той или иной степени трансформации или опосредованного воздействия. Изменения показателей ФА в градиенте условий среды прослеживаются при интенсивном загрязнении, например, при открытой добыче каменного угля в окрестностях карьеров (рис. 3).

При этом можно отметить зависимость как от загрязнения почвенного покрова тяжелыми металлами, так и от запыления, прослеживаемого при анализе снежного покрова (Шадрина и др., 2009). Это иллюстрирует анализ космических снимков после взрыва на карьере (рис. 4), а также сопоставление показателей ФА с эколого-геохимическими данными по загрязнению почвенного покрова (рис. 5).



**Рис. 2.** Частота асимметричных проявлений у прибылых особей красной полевки в природных биотопах.

У млекопитающих повышение уровня флуктуирующей асимметрии в зоне воздействия горнодобывающей промышленности также отмечалось во всех рассмотренных случаях. При этом наиболее резкие изменения зарегистрированы на начальных этапах освоения территории (рис. 6; Шадрин и др., 2003).

В целом в зоне воздействия предприятий горнодобывающей промышленности наиболее значительные нарушения стабильности развития организмов наблюдаются в непосредственной близости от карьеров, а также на участках, загрязнение которых связано с особенностями рельефа или климата местности – в пойме рек, куда может происходить смыв угольной пыли, а также на повышениях рельефа по направлению господствующих ветров. При этом отдельно надо отметить, что в зоне воздействия старейшей отрасли Якутии – золотодобывающей промышленности – существенной трансформации подвержены значительные площади природных ландшафтов Южной Якутии, где повышение частоты нарушений стабильности развития наблюдается даже в биотопах, не подверженных прямому техногенному влиянию, а в случае, когда на общий высокий уровень антропогенного пресса, накладываются последствия прямой трансформации, они еще больше повышаются. Во всех проанализированных нами случаях посттехногенные территории характеризовались высоким уровнем нарушений стабильности развития. Причем амплитуда колебаний ЧАП по годам у мелких млекопитающих на посттехногенных территориях была значительно выше, чем в контрольных. Не исключено, что животные, обитающие на трансформированных участках, значительно резче реагируют на изменения условий существования (климатические факторы, внутривидовые процессы, межвидовые отношения), чем обитающие в более благоприятных условиях (Шадрин и др., 2003).

#### *Изменения популяционных параметров при техногенном воздействии*

Известно, что демографические параметры популяции чутко реагируют на изменение условий существования, это касается, прежде всего, таких важнейших параметров, как интенсивность воспроизводства и индивидуальная плодовитость (Шварц, 1959; Башенина, 1975). По нашим данным, в биотопах, подвергающихся непосредственному техногенному воздействию, все популяционные параметры свидетельствуют о напряженности взаимоотношений организма со средой обитания. В биотопах макроантропогенной трансформации население мелких млекопитающих долгое время формируется в основном из иммигрантов из более благоприятных местообитаний и представлено в основном неполовозрелыми сеголетками.

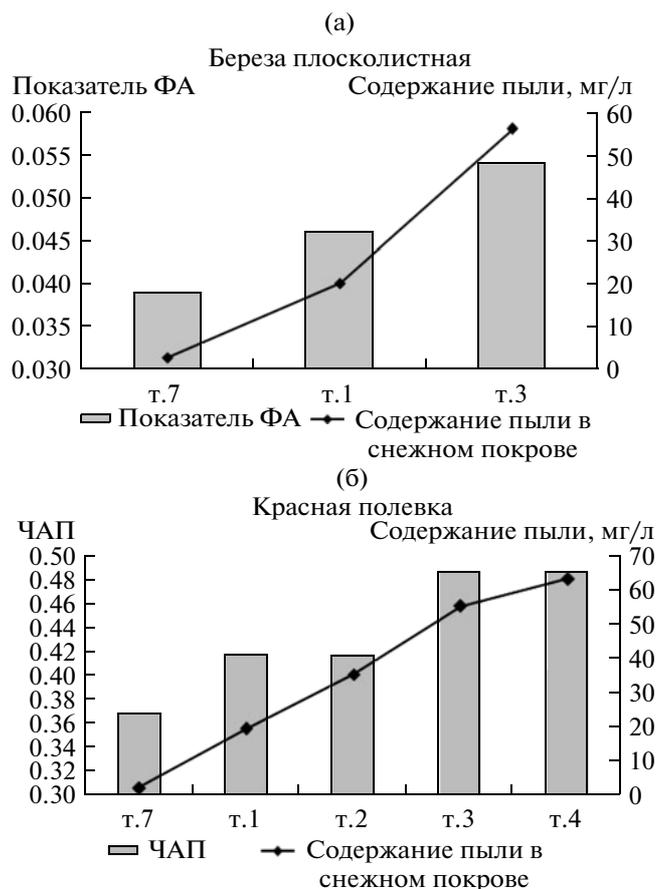
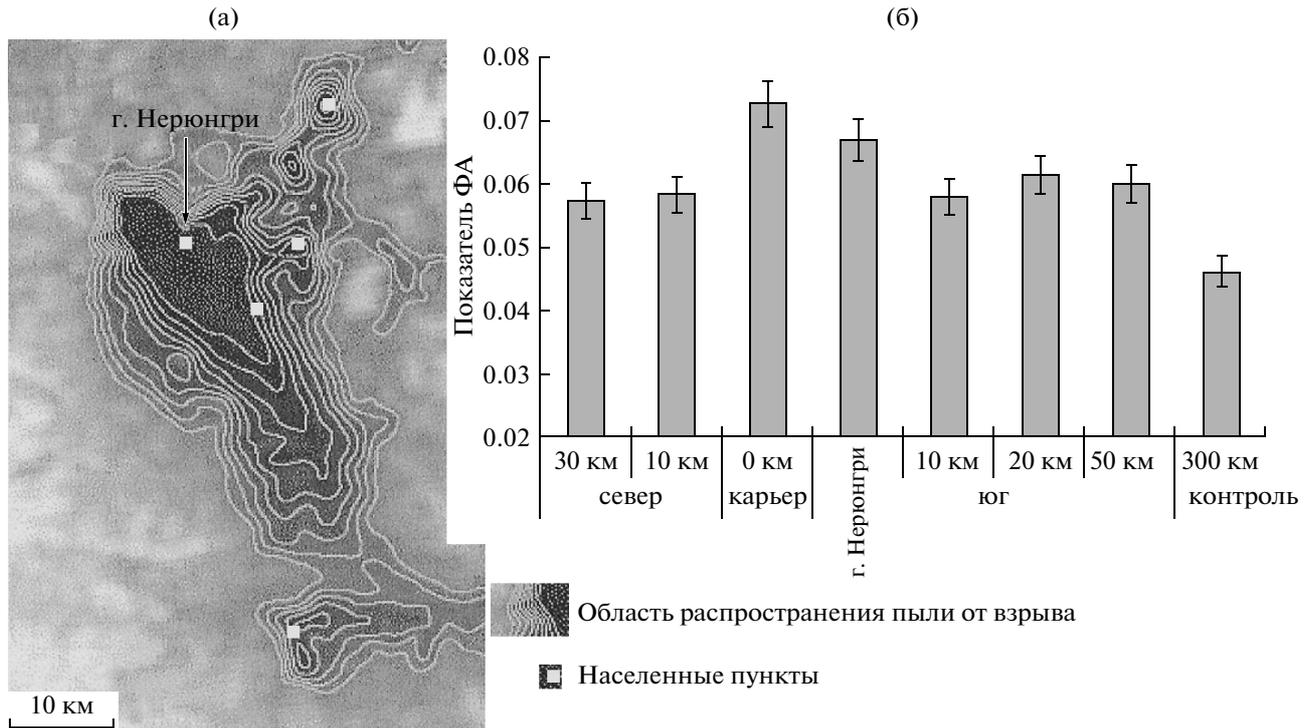


Рис. 3. Показатели нарушения стабильности развития растений и животных в окрестностях Кангаласского угольного разреза.

Мезоантропогенная трансформация с продолжающимся воздействием приводит к снижению доли перезимовавших животных, особенно самок, а также в целом размножающихся животных, это может свидетельствовать об изменении пространственной структуры популяции за счет перераспределения по территории, т.к. трансформированные участки неохотно используются в качестве станций размножения. В случае изоляции таких поселений происходит интенсификация воспроизводства, что является косвенным свидетельством повышения смертности – аналогично таковому на северной периферии ареала.

Микроантропогенная трансформация, особенно при воздействии на периферические участки больших лесных массивов, практически не влияет на репродуктивные параметры популяции.

Повышение плодовитости является одним из основных механизмов, компенсирующих повышенную смертность, поэтому величина выводка у мелких млекопитающих на территориях, примыкающих к техногенным участкам, как правило, повышена (Шадрин и др., 2004). При этом интенсификация воспроизводства зависит от хро-



**Рис. 4.** Нарушения стабильности развития ольховника кустарникового в окрестностях Нерюнгринского угольного разреза.

Обозначения: а – космоснимок после взрыва на карьере; распространение пыли в юго-юго-восточном направлении; б – показатели ФА ольховника кустарникового.

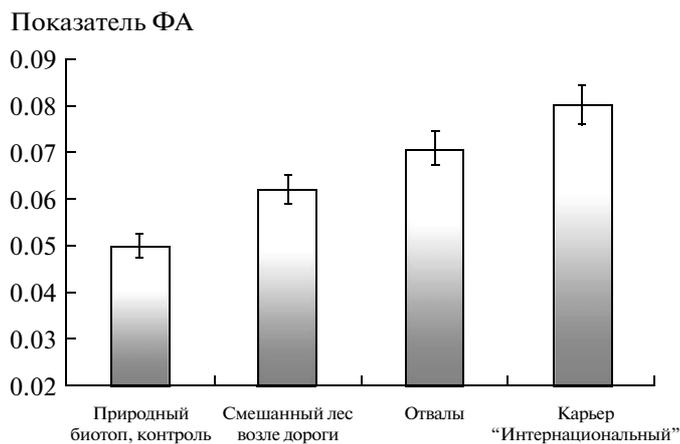
ков техногенного воздействия: так, при длительных мезоантропогенных воздействиях средняя величина выводка у красной полевки была статистически значимо выше, чем в естественных биотопах, тогда как в окрестностях нового предприятия различия не достигали статистически значимого уровня (рис. 7; Шадрина, Вольперт, 2004).

Увеличение числа детенышей в помете повышает нагрузку на материнский организм, что может проявляться в нарушении и прерывании беременности. Поскольку в природных условиях отметить таковые достаточно сложно, мы рассмотрели два условных критерия – разницу в плодовитости, полученную при подсчете эмбрионов и послеплодных пятен и асимметрию распределения эмбрионов по рогам матки. Разницу в подсчете эмбрионов и послеплодных пятен можно рассматривать как величину постимплантационной смертности, т.к. рубцы в матке оставляют все имплантированные эмбрионы – как выношенные, так и погибшие. Этот показатель до некоторой степени условен, т.к. подсчет рубцов более корректен лишь спустя небольшое время после родов, но при известном навыке работы и единообразии подхода он может использоваться как вспомогательный критерий. Наши данные показывают, что в окрестностях более старых предприятий эти различия выражены ярче, чем при

краткосрочных воздействиях, хотя и не всегда достигают статистически значимых уровней (рис. 8а; Шадрина, Вольперт, 2004).

Величина асимметрии распределения эмбрионов отражает общее неблагополучие организма самки, т.к. в норме вероятность овуляции и имплантации составляет для обеих сторон тела по 50%. Отклонения от этой величины могут служить косвенным свидетельством наличия, в частности, воспалительных процессов или дефектов репродуктивной системы. В качестве критерия использован условный показатель асимметрии, равный разнице в количестве эмбрионов между рогами матки, поделенной на их сумму; при равномерном распределении эмбрионов он равен нулю. Так, у красной полевки в природных биотопах таежной зоны этот показатель составил  $0.16 \pm 0.03$ – $0.20 \pm 0.02$ , повышаясь на северной периферии ареала до  $0.025 \pm 0.03$ , тогда как в зоне влияния предприятий горнодобывающей промышленности варьировал в широких пределах от  $0.30 \pm 0.04$  до  $0.34 \pm 0.07$  (рис. 8б).

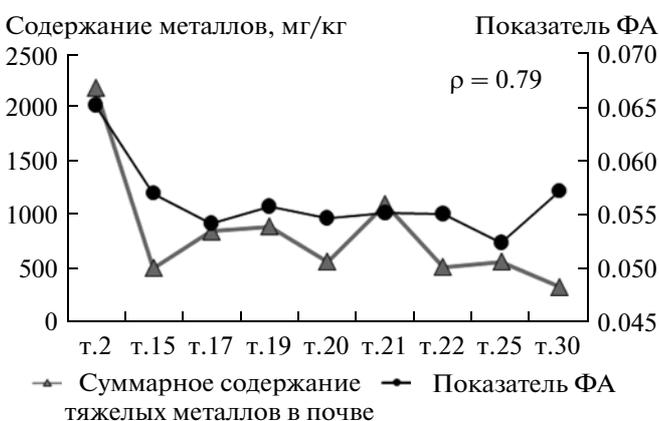
Помимо повышения индивидуальной плодовитости, существование в условиях “техногенной периферии ареала” вызывает и другие изменения, сходные с адаптивными реакциями на северном пределе распространения – быстрая смена генераций, интенсификация воспроизводства,



(Шадрина, Вольперт, 2004). Мы считаем, что повышение частоты нарушения стабильности развития является отражением именно этих процессов.

*Изменения состава и структуры сообществ мелких млекопитающих*

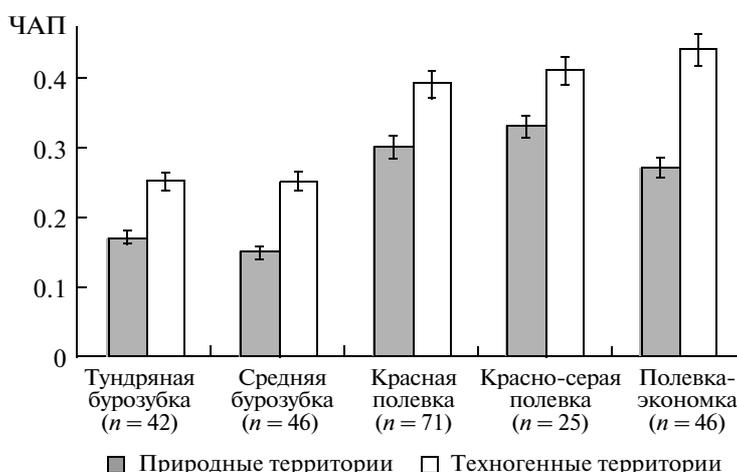
Всего за период исследований нами проанализировано 80 сообществ разных экологических выделов (более 20000 особей, относящихся к 22 видам). Изменения отмечены на большинстве обследованных участков, подверженных прямому или косвенному воздействию предприятий горнодобывающей промышленности.



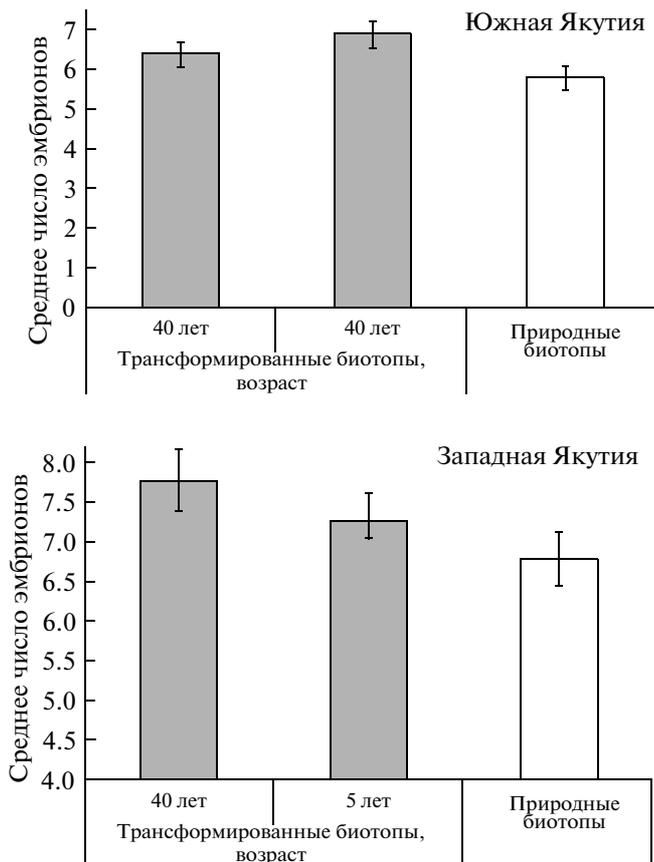
**Рис. 5.** Сравнение показателя ФА ольховника кустарникового с суммарным содержанием тяжелых металлов в почве.

На участках макроантропогенной трансформации, мелкие млекопитающие, как правило, отсутствуют, в том случае, когда на таких участках появляется рудеральная растительность население характеризуется низкой численностью мелких млекопитающих; при этом в большинстве случаев в них наблюдается повышение роли в сообществе видов, предпочитающих открытые незалесенные местообитания, прежде всего, – это полевки рода *Microtus*. Соответственно, структура сообществ таких посттехногенных участках значительно отличается от исходной. Интересно отметить, что в высоких широтах, в частности в лесотундре на северо-востоке Якутии, направления изменений численности населения в природных местообитаниях и на посттехногенных участках подвергшихся макроантропогенной трансформации не совпадают, что указывает на высокую степень самостоятельности таких поселений (Вольперт, Сапожников, 1998). Тогда как в Южной Якутии (Егоров, Вольперт, 1996), в среднетаежной подзоне северо-западной Якутии (Вольперт, Шадрина, 2010) и в европейской тундре (Петров, 2007) изменения численности происходят син-

повышение пространственной гетерогенности, в частности разделение стадий размножения между прибылыми и перезимовавшими особями



**Рис. 6.** Частота нарушений стабильности развития мелких млекопитающих в зоне воздействия предприятий алмазодобывающей промышленности на начальном этапе освоения территории.

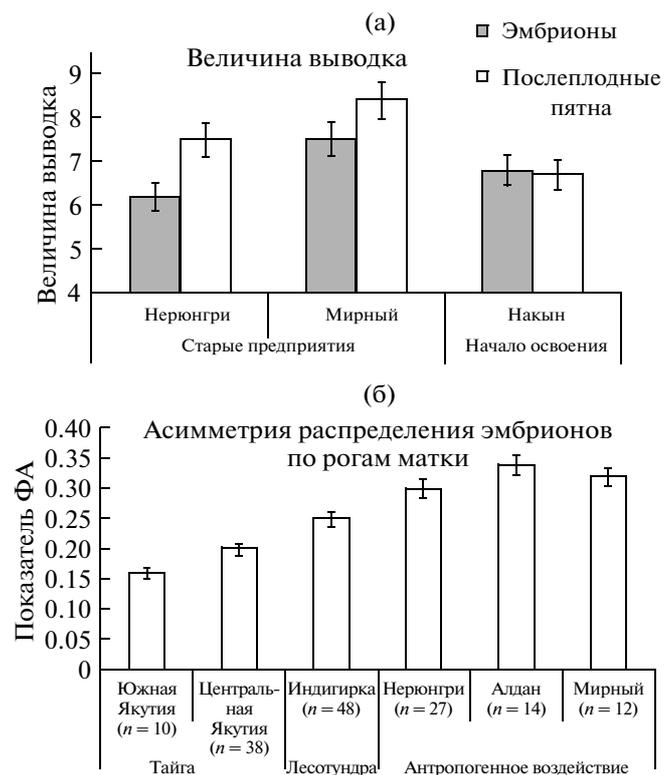


**Рис. 7.** Величина выводка красной полевки в естественных условиях и в зоне техногенного воздействия.

хронно в природных и техногенных местообитаниях, что говорит об общности населения

В мезо- и микроантропогенных местообитаниях в отдельных случаях показатели видового разнообразия сообществ сравнимы с контрольными (природными) местообитаниями, хотя в среднем и уступают по этим показателям населению природных биотопов. Более того отмечены ситуации, когда показатели видового разнообразия и численности возрастают, по-видимому, благодаря повышению мозаичности местообитаний, при этом сообщества характеризуются высокой степенью выровненности, что нетипично для природных местообитаний региона. Но чаще техногенная трансформация среды приводит к снижению численности, видового разнообразия и изменениям структуры не только при макроантропогенном, но и при мезоантропогенном воздействии.

Во всех случаях флуктуации численности мелких млекопитающих в техногенно трансформированных ландшафтах средне- и северотаежной подзона отличались от природных территорий более резкими перепадами численности, и сопровождались существенными изменениями структуры со-



**Рис. 8.** Показатели нарушения беременности у красной полевки в зоне техногенного воздействия.

обществ по годам в пределах каждого биотопа вплоть до смены доминантов, это свидетельствует о низкой устойчивости сообщества и, как следствие, более высокой уязвимости по отношению к широкому кругу факторов.

Анализ состава и структуры сообществ мелких млекопитающих посттехногенных территорий показал, что восстановление населения происходит очень медленно, по крайней мере, 30 лет – недостаточный срок для восстановления исходного состояния.

Таким образом, наши материалы свидетельствуют о неоднозначности реакции на ценотическом уровне, причем ее характер во многом определяется экологической устойчивостью и спецификой природного сообщества.

Нами установлено, что горнодобывающая промышленность через загрязнение и нарушение природных ландшафтов оказывает негативное воздействие на все уровни организации живой материи. В то же время анализ полученных результатов позволяет утверждать, что трансформация на организменном уровне фиксируется даже при самых слабых внешних воздействиях, тогда как популяции и сообщества однозначно реагируют на макроантропогенные вмешательства в окружающую среду. Следовательно, при биоиндикации показатели нарушения стабильности развития явля-

ются наиболее универсальными из рассмотренных нами подходов.

При этом необходимо учитывать, что нарушения стабильности развития организма — лишь “вершина айсберга” общей дестабилизации биоты и является отражением деструктивных процессов, происходящих в популяции и сообществе.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Башенина Н.В.* Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 354 с.
- Булатова Е.С., Бабина С.Г., Онищенко С.С. и др.* Оценка состояния популяции березы повислой (*Betula pendula*) в ООПТ юга Сибири // Известия Самарского научного центра Российской Академии Наук. 2009. Т. 11. № 1–3. С. 363–368.
- Вольперт Я.Л., Сапожников Г.В.* Реакция населения мелких млекопитающих при различных формах техногенных воздействий на арктические ландшафты // Экология. 1998. № 2. С. 133–138.
- Вольперт Я.Л., Шадрин Д.Я., Шадрин Е.Г. и др.* Сообщества мелких млекопитающих антропогенных ландшафтов Западной Якутии // Наука и образование. 2005. № 2 (38). С. 47–52.
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г., Данилов В.А., Шадрин Д.Я., Величенко В.В.* Сообщества мелких млекопитающих антропогенных ландшафтов Западной Якутии // Наука и образование. 2005. № 2. Вып. 38. С. 47–52.
- Гелашивили Д.Б., Савинов А.Б., Слепов А.В. и др.* Опыт проведения биомониторинга в государственном природном заповеднике “Керженский” // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия: биология. 2001. № 1. С. 64–72.
- Егоров Н.Г., Вольперт Я.Л.* Население мелких млекопитающих техногенных ландшафтов в бассейне р. Алдан // Биолого-экологические исследования в Республики Саха (Якутия). Якутск, 1996. С. 21–31.
- Захаров В.М.* Асимметрия животных. М: Наука, 1987. 216 с.
- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И. и др.* Здоровье среды: Методика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000а. 68 с.
- Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н.* Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001а. Т. 32. № 6. С. 404–421.
- Захаров В.М., Кряжева Н.Г., Дмитриев С.Г., Трофимов И.Е.* Оценка возможных изменений состояния популяций вследствие климатических изменений (на примере исследования стабильности развития березы повислой) // Успехи современной биологии. 2011а. Т. 131. № 4. С. 425–430.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т. и др.* Мониторинг здоровья среды на охраняемых природных территориях. М.: Центр экологической политики России, 2001б. 148 с.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г. и др.* Здоровье среды: практика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000б. 318 с.
- Захаров В.М., Шефтель Б.И., Дмитриев С.Г.* Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) // Успехи современной биологии. 2011б. Т. 131. № 5. С. 435–439.
- Захаров В.М., Шефтель Б.М., Александров Д.Ю.* Нарушение стабильности развития на фазе пика численности в популяциях млекопитающих // Доклады АН СССР. 1984. Т. 245. № 13. С. 761–764.
- Захаров В.М., Шкиль Ф.Н., Кряжева Н.Г.* Оценка стабильности развития березы в разных частях ареала // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия: биология. 2005. № 1. С. 77–84.
- Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Захаров В.М.* Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения. // Экология. 1996. № 6. С. 441–444.
- Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А.* Реакция сообществ и популяций мелких млекопитающих на техногенные воздействия. II. Популяции // Успехи современной биологии. 1998. Вып. 6. С. 693–706.
- Луцкан Е.Н., Шадрин Е.Г.* Биоиндикационная оценка состояния окружающей среды города Алдана на основе анализа флуктуирующей асимметрии березы плосколистной // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2013. № 8–2. С. 139–142.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Отдаленные эколого-генетические последствия радиационных инцидентов: Тоцкий ядерный взрыв (Оренбургская область, 1954 г.) / А.Г. Васильев, В.М. Боев, Э.А., Гилева и др. Екатеринбург: изд-во “Екатеринбург”, 2000. 288 с.
- Петров А.Н.* Мелкие млекопитающие (Insectivora, Rodentia) трансформированных и ненарушенных территорий восточноевропейских тундр. СПб.: Наука, 2007. 177 с.
- Последствия Чернобыльской катастрофы: Здоровье среды / Под ред. В.М. Захарова, Е.Ю. Крысанова. М., 1996. 169 с.
- Семенова В.А., Буторина А.К., Голуб В.Б.* Анализ цитогенетических нарушений березы повислой (*Betula pendula*) и уровня флуктуирующей асимметрии березового щитника (*Elastmucha grisea*) в г. Воронеже // Проблемы региональной экологии. 2007. № 4. С. 105–108.
- Скрипчинский К.К.* Биогеографические аспекты географического прогнозирования // Природа и человек. Владивосток, 1973. С. 171–177.
- Солдатова В.Ю., Шадрин Е.Г.* Флуктуирующая асимметрия березы плосколистной (*Betula platyphylla* Sukacz.) как показатель качества городской среды // Проблемы региональной экологии. 2007. № 5. С. 70–74.
- Трофимов И.Е., Захаров В.М.* Анализ динамики показателей стабильности развития для мониторинга последствий изменений климата (на примере жуков-мертвоедов) // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131. № 4. С. 431–432.

- Трубина Л.К., Храмова Е.П., Луговская А.Ю. Оценка качества окружающей среды урбанизированной территории по величине флуктуирующей асимметрии листа // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2013. Т. 4. № 2. С. 185–188.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л. Реакция популяций мелких млекопитающих на стрессирующие воздействия природного и антропогенного происхождения // Наука и образование. 2004. № 2. С. 38–46.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л., Алексеева Н.Н. и др. Биоиндикационная оценка изменения качества окружающей среды в результате воздействия алмазодобывающих предприятий // Горный журнал. 2012а. № 2. С. 84–87.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л., Данилов В.А. Показатели нарушения стабильности развития растений и животных как критерии качества среды в зоне воздействия предприятий угледобывающей промышленности на территории Якутии // Проблемы региональной экологии. 2009. № 3. С. 43–48.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л., Данилов В.А., Шадрин Д.Я. Биоиндикация воздействия горнодобывающей промышленности на наземные экосистемы Севера (морфогенетический подход). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2003. 110 с.
- Шадрина Е.Г., Николаева Л.А. Влияние стрессирующих воздействий на морфологические характеристики и стабильность развития серой крысы естественных и лабораторных популяций // Наука и образование. 2006. № 2. С. 7–12.
- Шадрина Е.Г., Пудова Т.М., Солдатова В.Ю. Биоиндикация качества среды на стадии разведки месторождений углеводородного сырья (на примере Юго-Западной Якутии) // Фундаментальные исследования. 2012б. № 4. С. 206–211.
- Шадрина Е.Г., Солдатова В.Ю., Шадрин Д.Я., Капитонова Н.Н. Оценка качества среды по показателям нарушения стабильности развития растений и животных в условиях хронически повышенного радиационного фона на территории Якутии // Проблемы региональной экологии. 2008. № 2. С. 91–95.
- Шадрина Е.Г., Степанова Т.М. Оценка здоровья среды по показателям мутагенного фона почвогрунтов городских территорий на примере гг. Мирный и Якутск // Проблемы региональной экологии. 2008. № 2. С. 60–64.
- Шварц С.С. Биология размножения и возрастная структура популяций широко распространенных видов полевок на Крайнем Севере // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень, 1959. Вып. 1. С. 220–254.
- Шилов И.А. Популяционный гомеостаз // Зоол. Журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1029–1047.
- Шилов И.А. Популяционный гомеостаз у животных // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1982. Т. 87. № 4. С. 23–32.
- Шилова С.А. Популяционная организация млекопитающих в условиях антропогенного воздействия // Успехи современной биологии. 1999. Т. 119. Вып. 5. С. 487–503.
- Developmental Homeostasis in Natural Populations of Mammals: Phenetic Approach / Ed. V.M. Zakharov, A.V. Yablokov // Acta Theriologica. 1997. Suppl. 4. 92 p.
- Developmental Stability in Natural Populations / Eds. V.M. Zakharov, J.H. Graham // Acta Zool. Fennica. 1992. № 191. 200 p.
- Leary P.F., Allendorf F.M. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress. Chance use in protect nature // Acta Zool. Fenica. 1989. V. 4. P. 214–217.
- Moller A.P. Developmental Stability of Flowers, Embryo Abortion, and Developmental Selection in Plants // Proceedings of the Royal Society of London series B-. Biological sciences. 1996. V. 263. P. 53–56.
- Moller A.P. Developmental stability and fitness: a review // Am. Nat. 1997. V. 149. № 5. P. 916–932.
- Palmer R.A., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: a measurement, analysis, patterns // Annual Review in Ecology and Systematic. 1986. V. 17. P. 391–421.
- Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // Heridity. 1992. № 68. P. 361–364.
- Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress // Biol. Rev. 1990. № 65. P. 131–145.
- Valetsy A.V., Dmitrieva I.L., Krushinskaya N.L. et al. Social stress impact on developmental stability of laboratory rat *Rattus norvegicus*. // Acta Theriologica. 1997. Suppl. 4. P. 27–32.

## Developmental Instability of the Organism as a Result of Pessimization of Environment under Anthropogenic Transformation of Natural Landscapes

E. G. Shadrina<sup>a</sup> and Ya. L. Vol'pert<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Institute of Natural Sciences, North-Eastern Federal University, ul. Belinskogo 58, Yakutsk, 677890 Russia  
e-mail: e-shadrina@yandex.ru

<sup>b</sup> Scientific Research Institute of Applied Ecology of the North, North-Eastern Federal University,  
ul. Lenina 43, Yakutsk, 677980 Russia  
e-mail: ylv52@mail.ru

Received December 11, 2013; in final form, January 14, 2014

**Abstract**—The value of fluctuating asymmetry is considered to be an indicator of the developmental instability of the organism. The consequences of activities of the mining industry plants, which are characterized by alienation and transformation of large areas of natural landscapes, are analyzed as an anthropogenic factor.

The objects of study were small mammals (northern red-backed (*Clethrionomys rutilus*) and gray red-backed (*Clethrionomys rufocanus*) voles, tundra vole (*Microtus oeconomus*), Laxmann's (*Sorex caecutiens*) and tundra (*S. tundrensis*) shrews) and trees (Japanese white birch (*Betula platyphylla*), *Betula divaricate*, *Betula exilis*, *Duschekia fruticosa*, and common osier (*Salix viminalis*)). In total, 3500 skulls and approximately 30000 leaves collected in the taiga zone of Yakutia were studied. The index of fluctuating asymmetry, as well as population parameters and composition of small mammal communities, were analyzed. The data on the value of the fluctuating asymmetry in the studied species in natural habitats are given. It is shown that, in natural conditions, this parameter can rise with deterioration in living conditions, particularly at the ecological periphery of the range. Anthropogenic transformation of natural landscapes creates an "anthropogenic periphery" and causes changes similar to the adaptive responses at the northern limit of the distribution of species. It was found that, through pollution and disruption of ecosystems, the mining industry affects all levels of organization of the living matter, but the population and cenotic parameters give an unambiguous response only at macroanthropogenic transformations. Increase in the level of fluctuating asymmetry is the most sensitive indicator of anthropogenic impact and it should also be taken into account that disruptions in the developmental stability of an organism reflect the destructive processes occurring in the population and community.

*Keywords:* developmental stability, fluctuating asymmetry, bioindication, Japanese white birch, small mammals, anthropogenic transformation of environment