



Издатель

ФГБОУ «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

Т. 2. № 3(7). Октябрь, 2013

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. К. Зильбер
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов

Редакционная коллегия

Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. Е. Веселов
Т. О. Волкова
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
А. М. Макаров
А. Ю. Мейгал

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
А. А. Кухарская
О. В. Обарчук
Н. Д. Чернышева
Т. В. Климюк
А. Б. Соболева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Красноармейская, 31. Каб. 343.

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



Содержание Т. 2. № 3. 2013.

От редакции

Разнообразие	3
---------------------	---

Аналитический обзор

Данилян Е. А., Белозерская О. Д., Голенко А. С., Бажова А. В.	Объективные компьютерные подходы к централизованному геофизико-геохимическому экопланированию ландшафтного проектирования	4 - 22
---	--	--------

Методы экологических исследований

Шитиков В. К., Зинченко Т. Д.	Использование чисел Хилла для оценки видового и таксономического разнообразия в группах местообитаний	23 - 36
-------------------------------	--	---------

Оригинальные исследования

Бязров Л. Г., Пельгунова Л. А.	Оценка соотношения некоторых элементов и их распределения на поверхности слоевища лишенизированного гриба <i>Xanthoria parietina</i> (L.) Th. Fr. не разрушающим образец микрорентгенофлуоресцентным спектрометром (μ-РФС) M4 Tornado	37 - 52
Ивичева К. Н., Филоненко И. В.	Анализ зависимости качества вод по гидрохимическим показателям от освоенности водосборов	53 - 61
Кутенков А. П., Мосияш С. С.	Оценка факторов, определяющих размеры тела сеголеток травяной лягушки (<i>Rana temporaria</i> L.) перед зимовкой	62 - 71
Прохоров А. А.	Активная конденсация воды растениями	72 - 76

Мнения

Ратников В. Ю.	Происхождение и расселение: а если было не так?	77 - 83
----------------	--	---------

Письма в редакцию

Черлин В. А.	Александр Михайлович Захаров и его работы по ядовитому аппарату и ядам некоторых ядовитых змей	84 - 88
--------------	---	---------

Синописис

Родионов А. В.	О научных основах охраны природы	89 - 92
----------------	---	---------



Разнообразие

В новом номере мы пополняем разнообразие рубрик и предлагаем читателям "Письма в редакцию".

Этот жанр слабо апробирован в научной периодике, но может представлять большой интерес в связи с возможностью открытого высказывания своих научных взглядов, которые могут существенно расходиться с традиционным пониманием названных проблем и привычной методологией исследований.

Под эту рубрику следует отнести и сообщения о жизни и деятельности тех исследователей, чья судьба не баловала благосклонностью. Помимо дани уважения за их труд, иногда очень важно заново озвучить в открытой печати их мысли и разработки, которые остаются неизвестными или забытыми.

Расширяя спектр научных жанров, мы хотели бы этими средствами придать импульс новым экологическим исследованиям.



УДК 338.26.015 + 550.47 + 550.46 + 550.73 + 338.984

Объективные компьютерные подходы к централизованному геофизико-геохимическому экопланированию ландшафтного проектирования

ДАНИЛЯН

МПГУ, eugenjournal@gmail.com

Евгений Андреевич

БЕЛОЗЕРСКАЯ

-, eugenjournal@gmail.com

Ольга Денисовна

ГОЛЕНКО

МПГУ, eugenjournal@gmail.com

Александр Сергеевич

БАЖОВА

МПГУ, eugenjournal@gmail.com

Анна Викторовна

Ключевые слова:

экологический дизайн
централизованное планирование
ландшафтное проектирование
геохимия ландшафта

Аннотация:

В настоящее время ландшафтный дизайн не является в строгом смысле научной дисциплиной, представляя собой суперпозицию декоративно-прикладного садово-паркового искусства и методов графического архитектурного проектирования. Обслуживая интересы заказчика, он не соотнобразуется с собственными потребностями участка, обусловленными геохимией и экологией ландшафта, и, как следствие, приводит к появлению множества не связанных друг с другом по биогеохимическим критериям участков. Во многих случаях при этом происходит полная замена грунта, изоляция естественных гидродинамических стоков, интродукция экзотических растений, вступающих в биоценоотические отношения с имеющимся окружением (включая абиотические связи) и, как следствие, смещение равновесия на данном участке. Возникающая необходимость в постоянном искусственном поддержании функциональности экологической системы не свидетельствует в пользу её стабильности. Иными словами, без поддержания достаточных условий для её существования, она будет с течением времени подвергаться сукцессии как частному случаю выравнивания градиента потенциала. Следовательно, в текущий период весьма остро стоит проблема создания такого концепта ландшафтного дизайна, который, удовлетворяя экологические потребности заказчика, одновременно являлся бы массовым, не создающим эффектов градиентной изоляции, и экологически самоподдерживающимся в данной среде. Очевидно, что для выполнения этих условий, такой концепт должен быть не продуктом субъективного видения автора, а непосредственно вытекающим следствием из геофизического и геохимического состояния ландшафта, с

теоретической проработкой, допускающей расчетную прогонку на любом масштабе географической зональности.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. В. Марковский

Рецензент: А. А. Прохоров

Получена: 19 декабря 2013 года

Опубликована: 22 января 2014 года

Введение

В настоящее время ландшафтный дизайн не является в строгом смысле научной дисциплиной, представляя собой суперпозицию декоративно-прикладного садово-паркового искусства и методов графического архитектурного проектирования. Обслуживая интересы заказчика, он не соотносится с собственными потребностями участка, обусловленными геохимией и экологией ландшафта, и, как следствие, приводит к появлению множества не связанных друг с другом по биогеохимическим критериям участков. Во многих случаях при этом происходит полная замена грунта, изоляция естественных гидродинамических стоков, интродукция экзотических растений, вступающих в биоценоотические отношения с имеющимся окружением (включая абиотические связи) и, как следствие, смещение равновесия на данном участке. При этом, так как каждый заказчик требует индивидуальной дизайнерской конфигурации, вид отклонений от стационарного состояния различается от участка к участку на протяжении достаточно малых (по естественным меркам) территорий, что приводит к возникновению на месте открытой системы, регулировавшейся петлями обратной связи массопереноса и экологических сетей, множества «изолированных» систем с высоким градиентом по отношению друг к другу. В отличие от первоначальной системы они требуют внимательного ухода за собой для поддержания этой индуцированной извне неравновесности, что делает неизбежной элитарность ландшафтного дизайна, так как возникает не исчерпывающаяся с течением времени потребность в ресурсах для поддержания инфраструктуры, которая не может быть покрыта на произвольно большой территории. Между тем необходимость в постоянном искусственном поддержании функциональности экологической системы не свидетельствует в пользу её стабильности. Иными словами, без поддержания достаточных условий для её существования, она будет с течением времени подвергаться сукцессии как частному случаю выравнивания градиента потенциала. Следовательно, в текущий период весьма остро стоит проблема создания такого концепта ландшафтного дизайна, который, удовлетворяя экологические потребности заказчика, одновременно являлся бы массовым, не создающим эффектов градиентной изоляции и экологически самоподдерживающимся в данной среде. Очевидно, что для выполнения этих условий, такой концепт должен быть не продуктом субъективного видения автора, а непосредственно вытекающим следствием из геофизического и геохимического состояния ландшафта, с теоретической проработкой, допускающей расчетную прогонку на любом масштабе географической зональности.

Аналитический обзор

Субъективизм в концепциях ландшафтного дизайна

Как правило, в отечественной трансляции, калькируя словосочетание «ландшафтный дизайн» (landscape design), под «design» понимают то, что в российской действительности считается дизайном, то есть, согласно справочным определениям, «искусство компоновки, стилистики и украшения»; «взаимообусловленную связь эстетики и технологий, в которой эстетика задает содержание (суть) вещи или процесса, а технологии их форму», «метод, процесс и результат художественно-технического проектирования... ориентированного на достижение наиболее полного соответствия создаваемых объектов и среды в целом возможностям и потребностям человека как утилитарным, так и эстетическим». Иными словами, в основу определения кладется субъективный эстетизм, а целью проектирования является максимально полное удовлетворение субъективных потребностей заказчика при имеющихся «нулевых» начальных условиях. Между тем упускается из виду, что «design» не ограничивается формальными рамками эстетического дизайна, имея в оригинале такие значения, как

«расчет», «модель», «планирование».

Ограничение локальными субъективными рамками процесса ландшафтного проектирования исторически вытекает из теологической трактовки концепции «*designo intero*» (итал.), ограничивавшей роль автора ландшафтного проекта трансляцией замысла Бога (Rogers, 2001; Everett, 1994; Daniels and Cosgrove, 1988). В настоящее время понятие ландшафтного дизайна требует более корректной и полной дефиниции, включающей в себя указание на методы точных наук, необходимые для прогнозирования динамики синтезируемого проекта при его эксплуатации и принципы предварительного расчетного моделирования и вычислительного эксперимента, позволяющие осуществить предварительную оценку его применимости в данных геофизических и биогеохимических условиях. Последнее требование кажется достаточно очевидным, так как любой ландшафтный проект должен удовлетворять запросам геохимии ландшафта и ландшафтной экологии.

Следует устранить существующее противоречие между разными дефинициями ландшафта – объективными структурно-генетическими (см., напр., табл. 1 со структурно-генетической классификацией ландшафта по В. А. Николаеву) и субъективными системами, представляющими «ландшафт как мир в том виде, в каком он ... представляется его обитателям» (Ingold, 1993) и явно не отвечающими на вопрос о природе ландшафтного районирования и профилирования. Для этого необходимо, во-первых, отграничить субъективное от объективного в процессе ландшафтного проектирования, а во-вторых, заместить каждый субъективный критерий на объективный, пользуясь аппаратными методами точных наук. В ландшафтном дизайне могут быть допустимы только объективные концепции ландшафта, так как субъективные, сколь бы ни были удобны для упрощенного человеческого восприятия, заведомо чреваты проблемами на стадии поддержания и сохранения антропогенного участка в естественной окружающей среде.

Таблица 1. Структурно-генетическая классификация ландшафта (Николаев, 2000)

Таксон	Принцип выделения	Примеры ландшафтов
Отдел	Тип контакта и взаимодействие геосфер в структуре ландшафтной оболочки	Водные и наземные
Система	Энергетическая база ландшафтов, поясно-зональные различия	Субарктические, бореальные, суббореальные
Подсистема	Климатические различия, континентальность климата	Умеренно-континентальные, континентальные, резко континентальные
Класс	Морфоструктуры высшего порядка, тип природной зональности	Равнинные и горные
Подкласс	Ярусная дифференциация ландшафтов в горах и на равнинах	Низменные, низинные, возвышенные
Группа	Тип водного режима, степень увлажнения	Гидроморфные и элювиальные
Тип	Почвенные, биологические и климатические признаки на уровне типов почв и классов растительных формаций	Лесостепные, степные, болотные, луговые
Подтип	Почвенные, биологические и климатические признаки на уровне подтипов почв и подклассов растительных формаций	Лугово-лесные, лесо-луговые
Род	Генетический тип рельефа	Мелкосопочные, плоскоравнинные, древнеаллювиальные
Подрод	Генетические типы поверхностных пород	Лёссово-суглинистые
Вид	Сходство доминирующих урочищ	Плосковолнистые древнеаллювиальные равнины

Далее будут рассмотрены некоторые «фундаментальные» проблемы, лежащие перед субъективным дизайном в природной среде. Ввиду сопряженности данных проблем, авторы не ставили перед собой задачу разделить их точно по тематическим подразделам. Итак:

Ориентация на человеческое зрительное восприятие, приводит к тому, что цветность и расположение растительности на участке выбирается исходя из оптики человеческого глаза, а не из собственных потребностей растительности, учитываемых отдельно в тех случаях, когда они не противоречат визуальной эстетике. При этом упускается из вида прямая корреляция между спектрохимическими характеристиками поверхности растений и их фотосинтетической, а

следовательно, в целом физиологической активностью. Место растений на участке также выбирается не с позиций эффективной оптической абсорбции, а из волюнтаристских соображений, что, наряду с другими антропогенными факторами, приводит к частичной дисфункции экологической структуры сообщества.

Базовым и ультимативным принципом построения композиции является перспектива – то есть вид с точки зрения наблюдателя (Metzger, 2007). При этом осуществляются никак не связанные с экологичностью планирования попытки обмануть это субъективное восприятие, визуально расширяя границы ландшафта в перспективе за счет иллюзий перспективы (McNaughton, 2007) или заполнения планов аналогично тому, как это происходит в кулисном проектировании и изготовлении интерьерных декораций (Pile, 1989). Виды перспективы заимствуются (вместе с концептом изобразительного садоводства) из художественного искусства, стремящегося идеализировать ландшафт (Montague, 2004). Меж тем для самих растений – объектов ландшафтного дизайна перспектива с точки зрения субъекта-наблюдателя не имеет значения и может вступать в конфликт с реальной метаболической потребностью сообщества. Поэтому признание любых подобных принятых принципов дизайна универсальными (Lidwell et al., 2003, 2010), как минимум, преждевременно или является следствием гуманитарного конформизма.

Аналогично обстоит дело и с композицией. Геометрия дизайна избирается исходя из численных пропорций искусственного происхождения (Kimberly, 2001, 2011) либо из якобы «бионических» принципов, на деле апеллирующих к метафизической интерпретации генезиса биологических форм – «золотого сечения», π , числа Фибоначчи; спиральной, сферической и тороидальной архитектуры и т. д. (Doczi, 1985; Schneider, 1994; Livio, 2003; Olsen, 2006; Shesso, 2007), либо оперирующим модными математическими концептами фрактальной геометрии как якобы свойственной экологическим системам морфологии (Bovill, 1996; Harris, 2010). То есть вместо рационально обоснованного ландшафтного проекта предлагается либо субъективный эстетический дизайн либо, что хуже, как бы достаточно обоснованный, но, по существу, бессмысленный принцип структуризации пространства.

Вполне очевиден вопрос: зачем, основываясь на предрассудочных ландшафтных представлениях Средневековья (Siewers, 2009; Nordeide and Brink, 2012) и эпохи романтизма (Rogers et al., 2010; Rose, 1988; Smith, 2004; Oehme et al., 1990; Kelly, 2012; Tuan, 2013), в XXI веке превращать биоинженерный и экоинженерный, по сути, процесс ландшафтного проектирования в подобие гуманитарного театрального или художественного форматирования пространства (Zaczel, Lyons, 1998; Brown et al., 2000; Hebron, 2006; Hockenhull, 2008; Hargraves, Sloan, in press), нацеленное на создание не объективно-построенной гармоничной самовоспроизводящейся экологической системы, а «ландшафта как его видит или представляет себе художник» (Kroeber, 1975)? Очевидно, что удовлетворение человеческого вкуса в ущерб природным механизмам приведёт к постепенному разбалансированию и уничтожению системы.

Несмотря на различия между объективной колориметрией и субъективным зрением человека (Itten, 1973), нечувствительным к различиям между метамерными цветами и процессам динамического цветного взаимодействия (Albers, 2010, 2013), а также различия величины отклика зрения в спектральных диапазонах (Birren, 1978), принципы и концепты ландшафтной архитектуры и смежных дисциплин базируются на стандартных для человеческого восприятия цветовых схемах (Chevreul 1854; Chevreul, Birren, 1981). Более того, предлагаются схемы неканонических цветовых светотеневых решений – т. н. «out of color theory» (Birren, 1987; Quiller, 2002), применение которых в ландшафтном дизайне, являясь элементом постмодернизма, делает бессмысленной апелляцию к каким-либо физическим требованиям при проектировании. Заведомо несостоятельны мистификации на основании субъективного понимания цвета, каковым оно является в искусстве (Birren, 1976), несмотря на ярые попытки сторонников гуманитарного направления доказать естественность подобного восприятия (Finlay, 2002), интерпретирующие цветовую композицию ландшафтного дизайна как профилактический и терапевтический фактор (Amber, 1983; Klotsche, 1993). Как контраргумент можно ввести n гармонизирующих палитр на основе принципов комбинаторики (Eldridge, 2007), после чего, исходя из субъективности восприятия, постулировать индивидуальный терапевтический эффект для каждой из них.

Вывод принципов структуризации светотени из авторитетного опыта предшествующих художников и дизайнеров (Bothwell, Mayfield, 1991), в случае использования субъективного подхода, не является достаточно репрезентативным, так как возможны любые варианты диспозиции растений (а следовательно – и колориметрических и денситометрических параметров) на планируемом участке, в зависимости от принятой стилистики и желания заказчика, чтобы соответствовать его представлениям

о ботанической палитре такой, «какую он видел на картине» (Stevens, 2008; Hollender, 2010). При постоянно увеличивающемся количестве персональных авторов ландшафтного дизайна эта комбинаторика в садоводстве, начиная с эпохи модерна, дает в местах реализации субъективного децентрализованного ландшафтного проектирования достаточно (хотя, зачастую, и «эстетичную») разрозненную картину биологически обесмысленных участков ландшафтного дизайна, как это, в частности, происходит (произошло и имеет место) в США (Walker, Simo, 1996).

Очевидно, что принятие концепта искусственно создаваемой синтетической среды приводит к тому, что в микроландшафт внедряются чуждые ему по фотометрическим и биогеохимическим критериям объекты – образцы горных пород, металлические предметы, являющиеся источниками ионной имплантации почв, пластиковые и другие объекты (Vivian, 1987). Исходя из соображений садовой «поэтики» (Moore et al., 1993), в саду заводятся антропогенные «детали» (Thornell, Thornell, 2011), не имеющие никакого биологического значения, либо имеющие негативное (если не смотреть с точки зрения субъективного наблюдателя) биоэкологическое влияние. И это неизбежно, если не менять саму систему воззрений на смысл ландшафтного проектирования в природной среде, так как практика ландшафтной организации диктуется принятыми принципами (Ingels, 2009) и её формы являются следствием используемого концепта (Reid, 2007). Очевидно, что принципы организации искусственного ландшафта должны исходить из экономии естественной его формы, лежащей в основе закладываемого участка (Rickfeld, 2008; Bates, 1960). Противное чревато патологиями растений, истощением ресурсов органики и микроэлементов почв, а в ряде специальных случаев на терминальных стадиях может приводить к деградации коры выветривания (Das, 1985). Поэтому архиважным является междисциплинарный подход, позволяющий исследовать и проектировать ландшафт методами, недоступными для чисто эстетической интерпретации ландшафтного дизайна. Необходимо учитывать максимум факторов столь полимодальной системы, как ландшафт, чтобы, используя методы многофакторного анализа и численного моделирования, избежать принципиальных технологических ошибок ещё на проектной стадии.

В ходе ландшафтных операций, особенно управляемых, исходя из коммерческих интересов (Hannebaum, 1999; Boodley, Newman, 2008) продуцируемые или индуцируемые изменения флоры носят характер, близкий к продуктам стихийных абиотических воздействий (Costello, 2003). Иначе говоря, действие ландшафтного дизайна далеко не всегда является образчиком достаточно рационального природопользования и, более того, характером своих недостатков указывает на отсутствие реально используемых корректных критериев предварительного анализа ландшафтного проекта. Чем больше масштаб ландшафтного дизайна в текущем его состоянии, тем более вероятность нарушения равновесия на достаточно больших территориях. Можно считать, что до внедрения научных критериев в каждый из этапов ландшафтного проектирования, включая самые «незаметные», использование ландшафтного дизайна в мировой практике широкого масштаба не является оправданным.

О планировании ландшафтного проектирования

Существующие прикладные дисциплины, такие как хрестоматийно известные экологический дизайн (Van der Ryn, Cowan, 1996; Thompson, Steiner, 1997; Roth M., 2008; Rottle, Yokom, 2010) или инженерия экологической среды (Jørgensen, Johnsen, 1981; Weiner et al., 2003; Davis M., Masten S., 2004), являясь, в сущности, направленными на решение проблем человека в среде, а не среды вокруг человека или оптимального взаимодействия среды и человека, неспособны решить эту проблему хотя бы в силу отсутствия постановки таковой в окружающем нас обществе. Следовательно, для решения указанных проблем надо сменить направленность принципа её решения с инженерного, векторизованного на достижение цели заказчика, на обратный ему научный, векторизованный на оптимальное состояние среды, при котором человеческая деятельность, направленная на изменение ландшафта в экосистеме, будет её частью, а не «экзогенным» источником возмущений, решающих узкоприкладные задачи.

В настоящее время в мировой практике распространяется тренд на биоэкологическое понимание ландшафтного проектирования и, как следствие, применение соответствующих принципов реорганизации ландшафта. Это так называемый «естественный», или «природный ландшафтинг» («natural landscaping»), ведущий к построению садов на базе естественных природных сообществ растений (Gottehrer, 1978; Smyser, 1982; Diekelmann, Schuster, 1982; Roth, 1997; Walton, Schiller, 2007),

новые подходы в области устойчивого (скомпенсированного) ландшафтного дизайна (Thompson, Sorvig, 2007; McLennan, 2004) и стихийно развивающееся направление по применению естественных компонент флоры в садовом ландшафтном дизайне (Cullina, 2000, 2002, 2008; Robinson, Darke, 2009; Kingsbury, 2011). Они используют растения, соответствующие тем зонам, в которых происходит интродукция (Mielke, 1993) и не пренебрегают, хотя и в своеобразной «мозаичной» форме (Forman, Wilson, 1995) ландшафтно-экологическими рекомендациями. Всем этим направлениям, по сути, не хватает только достаточно комплексного обоснования и подбора критериев для практического использования и единой формализованной теории, позволяющей находить решение для индивидуальных и нестандартных случаев.

Меж тем существуют точные методы, применимые к различным областям дизайна и проектирования ландшафта, исходящие из физической реальности, а не из субъективных представлений типа указанных в первом разделе настоящей статьи (Doczi, 1985; Schneider, 1994; Livio, 2003; Olsen, 2006; Shesso, 2007; Kimberly, 2001, 2011). Так, существуют методы математического оценивания систем ландшафтов (Fee, 2007), садово-ландшафтной калькуляции (Agnew et al., 2007), прогнозирования популяционно-видовой динамики и мелиоративных потребностей газонов (Christians, Agnew, 2008). Однако первые относятся к финансово-экономическому оцениванию объектов ландшафтного дизайна, вторые – к индустриальному сельскому хозяйству, третьи слишком узко тематически векторизованы и не могут быть применены в рамках произвольных экологических систем, изменяемых в ходе ландшафтного дизайна. Таким образом, теоретическая математика при ландшафтном проектировании никак не взаимодействует с самим процессом берегающей модификации ландшафта. Более того, ландшафт не рассматривается в ней как динамическая система с инкрементом-декрементом собственной эффективности, а следовательно, игнорируется и фактор пространственно-временной динамики модифицируемой системы.

Говоря о кривых биологического формообразования и биологических формах (Cook, 1979) в ландшафтном дизайне, подбираемых в настоящее время, как указывалось выше, из весьма субъективных соображений симметрии (напр., бонсай, живые изгороди, бордюры и стены, обрезка и стрижка деревьев и кустарников), необходимо помнить о том, что симметрия во флористике ландшафта – динамическая (Hambidge, 1967). Известны проблемы шпалерных растений в вертикальных садах, обусловленные геометрическими эффектами расположения (Fell, 2011). В настоящее время с развитием мультимедийных цифровых технологий приобретает особое значение рассмотрение динамики сада, обеспечиваемое возможностями цейттраферной цифровой съёмки. Однако имеющиеся на данный момент иллюстративные их реализации (Oudolf, Kingsbury, 2005; Bosser, Toquin, 2006) не имеют под собой научной подоплеки и математического анализа и, в итоге, не могут быть использованы для объективного анализа состояния и трендовой прогрессии в данном экологическом сообществе.

Следует отметить, что предпочтение к описательным, а не аналитическим формам и методам работы напрямую коррелирует в ландшафтном дизайне с предпочтением простой двумерной ручной графики компьютеризованной визуализации и автоматизированной 3D-реконструкции процессов в данном ландшафтном геопространстве. В реальности, так как рисование ландшафта с натуры («на пленере») и его проектирование соотносятся друг с другом как прямая и обратная задачи, имеет смысл свести процесс его проектирования к достаточно простым операциям геометрической оптимизации и исследования ключевых характеристик запроектированных объектов и системы в целом. Однако стандартизация в области ландшафтного дизайна не предусматривает подобную экзотику (см., напр., издание *Landscape Architectural Graphic Standards*, вышедшее в серии стандартов *Ramsey/Sleeper Architectural Graphic Standards Series* под ред. L. J. Hopper в 2007 г. в изд-ве «Wiley»), несмотря на её рациональность. Известные руководства по ландшафтной графике (Reid, 1987; Bertauski T., 2003; Sullivan, 2004) также не рассматривают возможности внедрения цепи, аналогичной CAD – CAE – CAM (Lee, 1999) из инженерной графики и систем автоматизированного проектирования в разработку и внедрение ландшафтного проекта.

Известные методы компьютерного моделирования ландшафта либо являются только элементами декора для архитектурного проектирования (Zell, 2008), либо – не несущими новой информации формами репрезентации ландшафтного проекта (Cantrell, Michaels, 2010). Однако, что очевидно, это не покрывает необходимость в исследовании свойств используемых объектов дизайна и визуализации результатов произвольных вычислительно-модельных процедур. Таким образом, возникает необходимость в гибридизации методов научной 2D-3D-визуализации и автоматизированных методов ландшафтного проектирования. Так как любой фрагмент архитектурной композиции можно проанализировать на предмет сопротивления носителя, химической устойчивости,

аэрогидродинамических характеристик, оптических свойств в данной географической зональности и геометрической сообразности его элементов (Unwin, 2009), а растительный ландшафт – на предмет энергетико-метаболической рациональности (Reed, 2010) и классифицировать по известным формализуемым признакам (Aymer, 2011), применение цепи типа CAD – CAE – CAM в ландшафтном проектировании является логичным и необходимым.

Технология ландшафтного проектирования

Каких данных или принципов не хватает для построения подобной системы сегодня? Что нужно учитывать при планировании ландшафтного дизайна? Как обеспечить простой съём данных на произвольных участках местности при массовом проектировании, которое станет неизбежным после введения внятных объективных критериев качества и весомого удешевления продукта ландшафтного проектирования, обеспечиваемого математической сложностью скомпенсированного функционирования участка после преобразований?

Эти вопросы требуют отдельного рассмотрения, так как они тождественны естественным вопросам о количестве переменных и оптимизации продолжительности времени расчета в машинных вычислениях (затратах машинного времени). Очевидно, что список должен не быть переполненным, но при этом обязан содержать фундаментальные константы и управляющие переменные систем ландшафтов и участков. В таком случае, можно исходя из контрадикции к вышеизложенным недостаткам, намечая пути преодоления последних, выдвинуть следующий кажущийся достаточным список объективных данных, необходимых для построения экологически-планируемого ландшафтного дизайна.

Во-первых, рассматривая ландшафт и его экологический статус как динамическую систему, следует использовать подходы и переменные динамики продукционных процессов (Ризниченко, Рубин, 2004) и транспортные модели (Clark, 1996).

Во-вторых, необходимо фокусировать внимание на состоянии характеристических значений почвенных параметров (Brady, Weil, 2009), в частности на механику почв (Budhu, 2011). Данные значения, в большинстве своем, неплохо исследуются в лабораторных условиях и в полевых ландшафтах при наличии соответствующей компактной аппаратуры (Das, 2008). Любое управление почвенными ресурсами в развитых странах сопряжено с точным измерением и регуляцией данных значений (Plaster, 2008).

В-третьих, необходимо ввести в модель параметры геохимии и химии окружающей среды (молекулярную структуру экологического ландшафта). Необходимо знать: в какой мере проявлена токсичность среды (Landis et al., 2010), что вытекает из данных измерений химии почвенно-воздушной среды (Schwarzenbach et al., 2002). В пределе возможно применение нотации SBGN системной компьютерной биологии и молекулярных методов, приводящих к установлению соотношений структуры и свойств соединений QSPR (QSAR).

В-четвертых, инженерные потребности ландшафта подразумевают существование водных ресурсов и необходимости их инженерного приложения (Mays, 2010). При малом количестве воды необходимо решать вопрос об использовании засухоустойчивой растительности (Shuker, 2000). Научный подход к решению проблемы воды в ландшафтном проекте требует внимания к гидрохимии режимов конденсации, точкам росы (Morel, Hering, 1993), капиллярным и сорбционным эффектам почвы по отношению к воде (Thomann, Mueller, 1987; Chapra, 2008), эффекту гидравлического насоса корневых систем и включений почвы (Gupta, 2007), возможностям транспорта загрязнения грунтовыми водами и контаминации почвогрунтовых сред подземными водами (Charbeneau, 2006; Fetter, 2008; Bedient et al., 1994), гидродинамике качества воды (Martin, McCutcheon, 1999).

В-пятых, необходимо принимать во внимание азональные факторы геофизического и климатологического происхождения. Учитывая вышеозначенные требования к гидрологическому состоянию территорий произвольного масштаба, необходима и достаточна следующая номенклатура моделей, включающих в себя переменные и экспериментальные нормировки: микрофизика преципитации облаков (точки росы) (Straka, 2009; Pruppacher, Klett, 2010; Wang, 2013), атмосферная иррадиация радиоизотопных (Eisenbud, Gesell, 1997) и химических загрязнений (Seinfeld, Pandis, 2006), а также собственно химизм атмосферной среды (Jacob, 1999; Finlayson-Pitts, Pitts, 2000). При этом, так как

процесс тепломассопереноса между ландшафтом и атмосферой происходит в объёме, его моделирование и визуализация должны осуществляться в трехмерной проекции и с применением пространств более высокой размерности в случае появления новых осевых переменных (Washington, Parkinson, 2005). При наборе выборок статистики целесообразно для размерностей различных переменных подбирать соответствующие параметры масштабирования (скейлинга), что даст возможность оптимизацией усреднения перейти к массовому и одновременно – индивидуальному ландшафтному проектированию при его общей «концептуальной» централизации (Wilks, 2005), так как выбор масштаба является инженерной, а не научной задачей ландшафтного планирования (Stull, 1999). Следует отметить, что объединение их происходит на мезомасштабном уровне, то есть уровне фундаментальных явлений, лежащих в основе климатических процессов соответствующего уровня (Markowski, Richardson, 2010). Есть вероятность, что при крупномасштабном плановом ландшафтном проектировании возникнет необходимость учитывать газогидродинамику взаимодействий водных и атмосферных носителей (ситуация здесь усугубляется наличием трендов, обусловленных глобальным изменением климата, в связи с чем возникают проблемы при использовании численных методов: возникает проблема перехода метеорологии в климатологию и наоборот при варьировании масштабов) (Marshall, Plumb, 2007), а следовательно – волновые межфазовые процессы (Pedlosky, 2020), так как при учете супераддитивности или эмерджентности систем, модифицируемых посредством запланированных волн ландшафтного проектирования, можно принять как экоксиому тезис «всё взаимодействует со всем» и, как следствие, не игнорировать те факторы и связанные с ними переменные, которые кажутся избыточными при моделировании на более низких масштабах. На каких границах допустимо применение автомодельных и инвариантных к масштабу подходов, существует ли какая-то строго определенная граница применимости теории подобия (Skoglund, 1967) в данном контексте? – вот что требуется учитывать, используя переменные из вышеуказанных областей метеорологии и климатологии.

В-шестых, следует с геологических позиций рассмотреть соотношение упругостей, эластичностей, пластичностей (сопромат) корней в данной геологической среде, в зависимости от того, какой миксбордер планируется засаживать (Kourik, 2007). С позиций пойменного анализа (Bedient et al., 2007), методами вычислительной гидродинамики необходимо оценить, не повредятся ли корни при таком балансе пористой среды и ирригации (Bear, 1988), так как известно, что почвенная гидрология является лишь частным случаем микрофлюидики пористой среды в условиях активного транспорта по открытым капиллярным каналам (Sturm, 2001).

В-седьмых, имеет смысл учитывать биогеохимические циклы микрофауны почвы и почвенных микроорганизмов – от клубеньковых азотфиксирующих бактерий или хемоавтотрофов до вермикультуры и консументов высшего уровня (Palmisano, Barlaz, 1996; Nardi, 2007; Lowenfels, Lewis, 2010). Для этой цели целесообразно иметь математические экологические модели с возможностью подстановки конкретных экспериментальных параметров мониторинга в формулы (уравнения или неравенства) при моделировании популяционных автоколебаний и баланса видовой алиментарной активности в зоне ландшафтного проектирования.

В-восьмых, продукционные процессы вегетации растительной биомассы и явления некротического плана в совокупности как в случае сохранения эндемиков флоры, так и при интродукции экзотических растений, ставят проблему утилизации растительного сырья (McMahon, 2010). Если ландшафтный дизайн не направлен (напрямую) на создание растительного питательного и витаминного сырья (как пример таковой направленности см., напр. (Kourik, 1986; Reich, 2009; Creasy, 2010; Lindsay, 2012)), то утилизация биомассы и предварительный расчет её ценности как компонентного гумуса ставит задачу выработать соотношения, позволяющие растительной флоре работать в режиме с петлями обратной связи, возобновляя себя за счет продуктов и аддуктов жизнедеятельности. Это позволит эффективно консервировать системы в естественном состоянии динамического равновесия (Schmitz, 2007), использовать не формы архитектуры, а сами растения дифференцированных ярусов как интермедиат (Tiberghien, 2008) в мультиагентных пассивных кооперативных структурах объединенных ими ярусов ландшафта. Вместо пейзажно-ландшафтного восстановления (примеры какого обширно находятся в сб. *Recovering Landscape: Essays in Contemporary Landscape Theory*, вышедшем под ред. Дж. Корнера в 1999 году в «Princeton Architectural Press») придет возможность самоподдержания и автономной экологической репарации ландшафта в соответствии с математическими принципами, заложенными в основу модели или инженерного проекта данного ландшафта. Это, в свою очередь, позволит создавать графики возможного демпфирования экосистемой внешних воздействий и, в итоге, её влияние на состояние, как минимум, прямых физических

потребителей результатов планирования ландшафтного дизайна – растений (Sinclair et al., 1987; Sinclair W., Lyon, 2005; Bell, 2008; Schumann, D Arcy, 2009).

Итак, мы получили массив переменных, распространенных в пространстве-времени и определяющих динамику системы в областях значения функций. Их значения – данные экспериментального, интерполяционного или теоретически вычисленного плана. Что для практического ландшафтного дизайна можно извлечь из них? Необходима визуализация – картирование (мэппинг) с проекцией параметров друг на друга для выявления различных корреляций. Иногда возможно запаздывание фактора от эффекта, который он индуцирует. Поэтому логично смотреть подобные фазовые сдвиги в динамике, а не в статике, когда все демпфирующие при наложении факторы являются как бы причинно независимыми друг от друга. Таким образом, следует выработать идеологию визуализации и интерпретации в картах для централизованной системы ландшафтного проектирования. Очевидно, что, так как любое ландшафтное картирование относится к наукам о Земле, можно применять для этого известные коды программного пакета MATLAB (Trauth, 2010; Trauth, Sillmann, 2012). Порождаемые ландшафтные паттерны – экологические продукты образов действия ландшафтного планировщика (Turner et al., 2001) невозможно рассматривать иначе, как готовые индикаторы заданных переменных, тогда как исходные параметры невозможно рассматривать иначе, как объективную расчетную и диспозиционную карту оптимального расположения объектов ландшафтного дизайна при завершении проекта (Fry, 2008). В отличие от описательной (литераторской) «картографии», в результате которой получается субъективное описание предмета картирования (Turchi, 2007), при математической картографии семиотика карты позволяет раскрыть значительно больше – многофакторная визуализация дает одновременно и текстовые, и графические данные при их взаимно-однозначной связи (Bertin, 2010). Современные формы визуализации эстетически не менее привлекательны и наглядны (Steele, Iliinsky, 2010), чем формы художественной визуализации или, что точнее, проективного профилирования ландшафта в рамках произвольной стилистики (Macpherson, 2009; Albala, 2009; Griffel, 2009) – вплоть до проработки светотени при обработке лапласианом и т. п. графических изощрений. Поэтому имеет смысл перейти от стандартного символьного рисования ландшафтных проектов к менее трудоемкому, но не менее результативному автоматизированному графическому процессу в псевдоцветах соответствующих переменных уже на стадии планирования ландшафта.

Источники информации

Откуда взять первичные данные, не используя единичные промеры и их обработку в условиях массового человеческого ручного труда? Начиная с 1960-1970 годов, становится возможным спутниковое получение этих данных (космическая география), хотя задолго до этого аналогичные возможности давала и аэрофотосъемка с географической привязкой (Hill, 2006). В настоящее время интерпретация, ренормировка и введение отличных нотаций для коррелирующих и вторичных переменных на аэрокосмической съемке доступны студенту (Conway, 1997), а пользование распределенной компьютерной картографией в виде Google Maps и смежных проектов (Tal, 2009) позволяет широко использовать компьютерную картографию при ландшафтном проектировании. Наряду с последней, большую качественную информацию можно извлечь из радарного и лазерного лидарного метода, позволяющего восстановить информацию о химизме ландшафта (геохимии ландшафта), а также гидрохимические или атмосферно-химические данные, включая информацию о загрязнении и их климатически обусловленной динамике, флуктуирующей в рамках метеорологических допущений при прочих равных (Bringi et al., 2005; Doviak, Zrnic, 2006). Современные системы лидарного мониторинга используются и для пространственного картирования территорий (мэппинг), и для выявления скоростной динамики атмосферно-геохимических процессов (мониторинг), поэтому элементарной, по большому счету, системой лидарной аэросъемки можно обеспечить данные ландшафтной корректировки для большого коллектива проектировщиков ландшафтного дизайна (Stensrud, 2009). Полезность таких потоков данных в ландшафтном дизайне не вызывает сомнения (Klanten et al., 2008). В настоящее время возможно создание беспилотных средств малой авиации для массовой роботизированной лазерной рекогносцировки ландшафта и перманентного мониторинга с помощью лидарной техники с GPS-привязкой. Эти и любые им подобные методы, будучи внедренными в практику планирования ландшафтного проектирования, позволят избежать экологических проблем,

возникающих вследствие ошибок ландшафтного проектирования – часто на больших территориях.

Заключение

Иными словами, можно перейти от человечески-ориентированного, хотя и численно и инженерно обоснованного прикладного ландшафтного проектирования (Russ, 2009), к экологически-прикладному научному планированию (Marsh, 1998) и геоэкологическому управлению (Randolph, 2003), в котором ценностью является сбалансированность среды, а не предельная краткосрочная эффективность (Daniels, Daniels, 2003), а при планировании анализируются не потенциалы исчерпываемых переменных, а контексты их нахождения во множестве взаимосвязанных переменных, обеспечивающих вышеуказанное балансирование (LaGro, 2007). Это даёт импульс к преодолению стереотипных субъективных положений в ландшафтном проектировании, что может привести к новому пониманию стратегий использования информации о среде в ландшафтном проектировании. Новое понимание стратегий использования информации о среде позволит объективно, а не утилитарно обеспечивать потребности ландшафтного проектирования путем внедрения многофакторного объектного планирования по критериям, обеспечивающим наивысшее соответствие требованиям экологии, в рамках которых любые субъективные потребности инициаторов проекта являются частным случаем решений, удовлетворяющих экологической и геофизико-геохимической модели данного ландшафта с учетом конкретных его факторных проявлений и переменных.

Библиография

- Николаев В. А. Ландшафтоведение. Семинарские и практические занятия. [Of landscape. Seminars and workshops] М.: Изд-во МГУ, 2000. 94 с.
- Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б. Биофизическая динамика продукционных процессов. [Biophysical dynamics of production processes] М.: Институт компьютерных исследований, 2004, 464 с.
- Agnew M. L., Agnew N. H., Christians N., Van Der Zanden A. M. Mathematics for the Green Industry: Essential Calculations for Horticulture and Landscape Professionals. Hoboken, New Jersey: Wiley, 2008. 408 p.
- Albala M. Landscape Painting: Essential Concepts and Techniques for Plein Air and Studio Practice. New York: Watson-Guption, 2009. 192 p.
- Albers J. Interacción del color: Edición revisada y ampliada. Madrid: Alianza Editorial, 2010. 162 p.
- Albers J., Weber N.F. Interaction of Color. Yale University Press, 2006. 160 p.
- Amber R.B. Color Therapy: Healing With Color. Santa Fe: Aurora Press, 1983. 210 p.
- Aymer V. Landscape Grading: A Study Guide for the LARE Grading Examination. Lexington: Aymer, 2011. 166 p.
- Bates M. The forest and the sea: a look at the economy of nature and the ecology of man. New York : Random House, 1960. 278 p.
- Bear J. Dynamics of Fluids in Porous Media. New York: Dover Publications, 1988. 784 p.
- Bedient P. B., Rifai H. S., Newell C. J. Ground Water Contamination: Transport and Remediation, Englewood Cliffs, N.J. : PTR Prentice Hall, 1994. 604 p.
- Bedient P. B., Huber W. C., Vieux B. E. Hydrology and Floodplain Analysis. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall, 2007. 816 p.
- Bell S. Design for Outdoor Recreation. Arlington, New York: Taylor & Francis, 2008. 240 p.
- Bertauski T. Plan graphics for the landscape designer: with section - elevation and computer graphics. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall, 2003. 232 p.

Bertin J. Semiology of Graphics: Diagrams, Networks, Maps. Redlands, California: ESRI Press, 2010. 456 p.

Birren F. Color & Human Response: Aspects of Light and Color Bearing on the Reactions of Living Things and the Welfare of Human Beings. New York: Van Nostrand Reinhold Co., 1978. 142 p.

Birren F. Color Perception in Art. New York: Van Nostrand Reinhold Co., 1976. 64 p.

Birren F. Principles of Color: A Review of Past Traditions and Modern Theories of Color Harmony. West Chester, Pennsylvania: Schiffer, 1987. 96 p.

Boodley J., Newman S.E. The Commercial Greenhouse. Albany, New York: Delmar Cengage Learning, 2008. 799 p.

Bosser J., Toquin A.L. Gardens in Time. New York: Harry N. Abrams, 2006. 320 p.

Bothwell D., Mayfield M. Notan: The Dark-Light Principle of Design. New York: Dover Publications, 1991. 80 p.

Bovill C. Fractal Geometry in Architecture & Design. Boston: Birkhäuser, 1996. 196 p.

Brady N. C., Weil R. R. Elements of the Nature and Properties of Soils. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall, 2009. 624 p.

Bringi V. N., Chandrasekar V. Polarimetric Doppler Weather Radar: Principles and Applications. Cambridge, New York: Cambridge University Press, 2005. 664 p.

Brown D. B., Hemingway A., Lyles A. Romantic Landscapes: The Norwich School of Painters. London: Tate Gallery Pub., 2000. 160 p.

Budhu M. Soil Mechanics and Foundations. Hoboken, New Jersey: Wiley, 2011. 761 p.

Cantrell B., Michaels W. Digital Drawing for Landscape Architecture: Contemporary Techniques and Tools for Digital Representation in Site Design. Hoboken, New Jersey: Wiley, 2010. 320 p.

Chapra S. C. Surface Water-Quality Modeling, Long Grove: Waveland Press Inc., 2008. 844 p.

Charbeneau R. J. Groundwater Hydraulics And Pollutant Transport. Long Grove: Waveland Press Inc., 2006. 593 p.

Chevreul M. E. The principles of harmony and contrast of colours, and their applications to the arts: including painting, interior decoration, tapestries, carpets, mosaics, coloured glazing, paper-staining, calico-printing, letterpress-printing, map-colouring, dress, landscape and flower gardening, etc. London: Longman, Brown, Green, and Longmans, 1854. 450 p.

Chevreul M. E., Birren F. The principles of harmony and contrast of colors and their applications to the arts. New York: Van Nostrand Reinhold, 1981. 256 p.

Christians N., Agnew M.L. The Mathematics of Turfgrass Maintenance. Hoboken, New Jersey: Wiley, 2008. 176 p.

Clark M. M. Transport Modeling for Environmental Engineers and Scientists. 664 p., New York: Wiley, 1996.

Conway E. D. An Introduction to Satellite Image Interpretation. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1997. 264 p.

Cook T. A. The Curves of Life. New York: Dover Publications, 1979. 528 p.

Costello L. R., Perry E. J., Matheny N. P., Henry M. J., Geisel P. M. Abiotic Disorders of Landscape Plants.

California: University of California - Agriculture & Natural Resources, 2003. 203 p.

Creasy R. Edible Landscaping. San Francisco: Sierra Club Books, 2010. 384 p.

Cullina W. Native Ferns, Moss, and Grasses: From Emerald Carpet to Amber Wave, Serene and Sensuous Plants for the Garden. New York: Houghton Mifflin Harcourt, 2008. 272 p.

Cullina W. Native Trees, Shrubs, and Vines: A Guide to Using, Growing, and Propagating North American Woody Plants. New York: Houghton Mifflin Harcourt, 2002. 368 p.

Cullina W. Wildflowers: A Guide to Growing and Propagating Native Flowers of North America. New York: Houghton Mifflin Harcourt, 2000. 314 p.

Daniels S., Cosgrove D. Introduction: iconography and landscape. In: The Iconography of Landscape, Ed. by Daniels S., Cosgrove D., pp. 1-10, 1988.

Daniels T., Daniels K. Environmental Planning Handbook: For Sustainable Communities and Regions. Chicago: American Planning Association / Planners Press, 2003. 524 p.

Das B. M. Principles of Geotechnical Engineering. Boston: PWS-Engineering, 1985. 572 p.

Das B. M. Soil Mechanics Laboratory Manual, Oxford, New York: Oxford University Press, 2008. 432 p.

Davis M., Masten S. Principles of Environmental Engineering & Science. New York: McGraw-Hill Science/Engineering/Math, 2004. 800 p.

Diekelmann J., Schuster R. Natural landscaping: designing with native plant communities. New York: McGraw-Hill, 1982. 278 p.

Doczi G. The Power of Limits: Proportional Harmonies in Nature, Art, and Architecture. Boston, London:, Sham. Pub., 1985. 158 p.

Doviak R. J., Zrnic D. S. Doppler Radar and Weather Observations: Second Edition. New York: Dover Publications, 2006. 592 p.

Eisenbud M., Gesell T. F. Environmental Radioactivity from Natural, Industrial & Military Sources. San Diego: Academic Press, 1997. 656 p.

Eldridge K. The Complete Color Harmony Workbook: A Workbook and Guide to Creative Color Combinations. Gloucester: Rockport Publishers, 2007. 224 p.

Everett N. The Tory view of landscape. New Haven, Paul Mellon Centre for Studies in British Art by Yale University Press, 1994. 248 p.

Fee S. H. Means Landscape Estimating Methods. Kingston: RSMeans, 2007. 336 p.

Fell D. Vertical Gardening: Grow Up, Not Out, for More Vegetables and Flowers in Much Less Space. New York: Rodale Books, 2011. 384 p.

Fetter C.W. Contaminant Hydrogeology. Long Grove: Waveland Press Inc., 2008. 500 p.

Finlay V. Color: A Natural History of the Palette. New York: Random House, 2002. 448 p.

Finlayson-Pitts B.J ., Pitts J. N. Chemistry of the Upper and Lower Atmosphere: Theory, Experiments, and Applications. San Diego: Academic Press, 2000. 969 p.

Forman R. T., Wilson E. O. Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions. Cambridge, New York: Cambridge University Press, 1995. 656 p.

Fry B. Visualizing Data: Exploring and Explaining Data with the Processing Environment. Sebastopol: O'Reilly Media, 2008. 384 p.

Gottehrer D. M. Natural landscaping. New York: Dutton, 1978. 182 p.

Griffel L. Painting the Impressionist Landscape: Lessons in Interpreting Light and Color. New York: Watson-Guptill, 2009. 144 p.

Gupta R.S. Hydrology and Hydraulic Systems, Long Grove: Waveland Press Inc., 2007. 896 p.

Hambidge J. The Elements of Dynamic Symmetry. New York: Dover Publications, 1967. 133 p.

Hannebaum L. Landscape Operations: Management, Methods, and Materials. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall, 1999. 324 p.

Hargraves M., Sloan R. A Dialogue with Nature: Romantic Landscapes from Britain and Germany. Paul Holberton Publishing (in press, 2014).

Harris J. Fractal architecture : organic design philosophy in theory and practice. Albuquerque: University of New Mexico Press, 2012. 410 p.

Hebron S. The Romantics and the British Landscape. London: British Library, 2006. 180 p.

Hill L. L. Georeferencing: The Geographic Associations of Information. Cambridge: MIT Press, 2006. 280 p.

Hockenhull S. Neo-Romantic Landscapes: An Aesthetic Approach to the Films of Powell and Pressburger. Newcastle-on-Tyne: Cambridge Scholars Publishing, 2008. 220 p.

Hollender W. Botanical Drawing in Color: A Basic Guide to Mastering Realistic Form and Naturalistic Color. New York: Watson-Guptill Pub., 2010. 144 p.

Ingels J. Landscaping Principles and Practices. New York: Delmar, 2009. 574 p.

Ingold T. The temporality of the landscape // World Archaeol. 1993. Vol. 25, N 2. P. 152-174.

Itten J. The Art of Color: The Subjective Experience and Objective Rationale of Color. New York: Van Nostrand Reinhold, 1973. 160 p., .

Jacob D. Introduction to Atmospheric Chemistry. Princeton, new Jersey: Princeton University Press, 1999. 264 p.,

Jørgensen S. E., Johnsen I. Principles of environmental science and technology. Amsterdam, New York: Elsevier, 1981. 516 p.

Kelly T. M. Clandestine Marriage: Botany and Romantic Culture. Baltimor, Maryland, 2012. 400 p.

Kimberly E. Geometry of Design: Studies in Proportion and Composition. New York, Princeton Architectural Press, 2011. 144 p.

Kimberly E. Geometry of Design: Studies in Proportion and Composition. New York: Princeton Architectural Press, 2001. 96 p.

Kingsbury N. Landscapes in Landscapes. 282 p., The Monacelli Press, 2011.

Klanten R., Bourquin N., Ehmann S., van Heerden F. Data Flow: Visualising Information in Graphic Design. Berlin: Die Gestalten Verlag, 2008. 256 p.

Klotsche C. Color Medicine: The Secrets of Color / Vibrational Healing. Sedona, Arizona: Light Technology Pub, 1993. 114 p.

Kourik R. Designing And Maintaining Your Edible Landscape Naturally. Santa Rosa: Metamorphic Press; Emmaus: Rodale Press, 1986. 370 p.

Kourik R. Roots Demystified: Change Your Gardening Habits to Help Roots, Thrive, Occidental, California: Metamorphic Press, 2007. 176 p.

Kroeber K. Romantic landscape vision: Constable and Wordsworth. Madison: University of Wisconsin press, 1975. 142 p.

LaGro J. A. Site Analysis: A Contextual Approach to Sustainable Land Planning and Site Design. Hoboken, New Jersey: Wiley, 2007. 372 p.

Landis W. G., Sofield R. M., Yu M. H. Introduction to Environmental Toxicology: Molecular Substructures to Ecological Landscapes. Boca Raton: CRC Press, 2010. 542 p.

Lee K. Principles of CAD/CAM/CAE Systems. Reading, Massachusetts: Addison-Wesley, 1999, 582 p.

Lidwell W., Holden K., Butler J. Universal Principles of Design, Revised and Updated: 125 Ways to Enhance Usability, Influence Perception, Increase Appeal, Make Better Design Decisions, and Teach through Design. Beverly, Massachusetts: Rockport Publishers, 2003. 220 p.

Lidwell W., Holden K., Butler J. Universal Principles of Design, Revised and Updated: 125 Ways to Enhance Usability, Influence Perception, Increase Appeal, Make Better Design Decisions, and Teach through Design. Beverly, Massachusetts: Rockport Publishers, 2010. 272 p.

Lindsay S. Edible landscaping : urban food gardens that look great. Madeira Park: Harbour Pub., 2012. 144 p.

Livio M. The Golden Ratio: The Story of PHI, the World's Most Astonishing Number. New York: Broadway Books, 2003. 294 p.

Lowenfels J., Lewis W. Teaming with Microbes: The Organic Gardener's Guide to the Soil Food Web. Portland: Timber Press, 2010. 220 p.

Macpherson K. Landscape Painting Inside & Out. Cincinnati, Ohio: North Light Books, 2009. 144 p.

Markowski P. M., Richardson Y.P. Mesoscale Meteorology in Midlatitudes. Chichester - Hoboken; Wiley, 2010. 430 p.

Marsh W. M. Landscape Planning: Environmental Applications. New York: Wiley, 1998. 528 p.

Marshall J., Plumb R. A. Atmosphere, Ocean and Climate Dynamics. Amsterdam, Burlington: Elsevier, Academic Press, 2007. 344 p.

Martin J. L., McCutcheon S.C. Hydrodynamics and Transport for Water Quality Modeling. Boca Raton: CRC Press, 1999. 816 p.

Mays L. W. Water Resources Engineering. New York: Wiley, 2010. 920 p.

McLennan J. F. The Philosophy of Sustainable Design. Kansas City: Ecotone Publishing Company, 2004. 326 p.

McMahon M. E., Kofranek A. M., Rubatzky V. E. Plant Science: Growth, Development, and Utilization of Cultivated Plants. Boston: Prentice Hall, 2010. 688 p.

McNaughton P. Perspective and Other Optical Illusions. New York: Walker Publishing Company, 2007. 64 p.

Metzger P. The Art of Perspective: The Ultimate Guide for Artists in Every Medium. Cincinnati, Ohio: North Light Books, 2007. 206 p.

Mielke J. Native Plants for Southwestern Landscapes. Austin: University of Texas Press, 1993. 310 p.

Montague J. Basic Perspective Drawing: A Visual Guide. Hoboken, New Jersey: Wiley, 2004. 288 p.

Moore C. W., Mitchell W. J., Turnbull W. J. The Poetics of Gardens. Cambridge: The MIT Press, 1993. 272 p.

Morel F. M., Hering J. G. Principles and Applications of Aquatic Chemistry. New York: Wiley-Interscience, 1993. 608 p.

Nardi J. B. Life in the Soil: A Guide for Naturalists and Gardeners. University Of Chicago Press, 2007. 336 p.

Nordeide S. W. Brink S. (Eds.) Exploring the Sacralization of Landscape through Space and Time (Studies in the Early Middle Ages) - Sacred Sites and Holy Places. Turnhout: Brepols 2012. 271 p.

Oehme W., Van Sweden J., Frey S.R. Bold Romantic Gardens. Reston: Acropolis, 1990. 310 p.

Olsen S. The Golden Section: Nature's Greatest Secret. New York: Walker & Company, 2006. 64 p.

Oudolf P., Kingsbury N. Planting Design: Gardens in Time and Space. 176 p., Portland: Timber Press, 2005.

Palmisano A. C., Barlaz M. A. Microbiology of Solid Waste (Microbiology of Extreme & Unusual Environments). Boca Raton: CRC Press, 1996. 240 p.

Pedlosky J. Waves in the Ocean and Atmosphere: Introduction to Wave Dynamics. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2010. 268 p.

Pile J. Perspective for Interior Designers. New York: Watson-Guptill, 1989. 160 p.

Plaster E. Soil Science and Management. Delmar Cengage Learning, 2008. 495 p.

Pruppacher H. R., Klett J. D. Microphysics of Clouds and Precipitation. Dordrecht, New York: Springer, 2010. 956 p.

Quiller S. Color Choices: Making Color Sense Out of Color Theory. New York: Watson-Guptill Publications, 2002. 144 p.

Randolph J. Environmental Land Use Planning and Management. Washington: Island Press, 2003. 704 p.

Reed S. Energy-Wise Landscape Design: A New Approach for Your Home and Garden. Gabriola: New Society Publishers, 2010. 304 p.

Reich L. Landscaping With Fruit: Strawberry ground covers, blueberry hedges, grape arbors, and 39 other luscious fruits to make your yard an edible paradise. North Adams, Massachusetts: Storey Publishing, 2009. 192 p.

Reid G. W. From Concept to Form in Landscape Design. Hoboken, New Jersey: Wiley, 2007. 256 p.

Reid G. Landscape Graphics. New York : Whitney Library of Design, 1987. 216 p.

Ricklefs R. E. The Economy of Nature. New York: W. H. Freeman & Co, 2008.

Robinson W., Darke R. The Wild Garden. Portland: Timber Press, 2009. 360 p.

Rogers E. B. Landscape Design: A Cultural and Architectural History. New York: Harry Abrams, 2001. 544 p.

Rogers E. B., Eustis E. S., Bidwell J. Romantic Gardens: Nature, Art, and Landscape Design. Boston: David R. Godine, 2010. 198 p.

Rose G. The romantic garden. New York: Penguin Books, 1988. 168 p.

Roth M. Ecological design. An indispensable overview of earth-friendly design and an important resource for designers and environmentalists. New York: TeNeues. 2008. 223 p.

Roth S. Natural landscaping : gardening with nature to create a backyard paradise. Emmaus: Rodale Press, 1997. 256 p.

Rottle N., Yokom K. Ecological design. Lausanne, Switzerland: AVA Publishing, 2010. 175 p.

Russ T. Site Planning and Design Handbook. New York: McGraw-Hill Prof., 2009. 528 p.

Schmitz O. J. Ecology and Ecosystem Conservation. Washington: Island Press, 2007. 184 p.

Schneider M. S. A Beginner's Guide to Constructing the Universe: Mathematical Archetypes of Nature, Art, and Science. New York: Harper Perennial, 1994. 351 p.

Schumann G. L., D Arcy C. J. Essential Plant Pathology, St. Paul, Minnesota: Amer. Phytopathological Society, 2009. 384 p.

Schwarzenbach R.P., Gschwend P.M., Imboden D.M. Environmental Organic Chemistry. Hoboken, New Jersey: Wiley-Interscience, 2002. 1000 p.

Seinfeld J. H., Pandis S. N. Atmospheric Chemistry and Physics: From Air Pollution to Climate Change. Hoboken, New Jersey: Wiley, 2006. 1232 p.

Shesso R. Math for Mystics: From the Fibonacci sequence to Luna's Labyrinth to the Golden Section and Other Secrets of Sacred Geometry. San Francisco, California: Red Wheel / Weiser Books, 2007. 224 p.

Shuker C. Low Water Use Plants: For California And The Southwest. Tucson, Arizona: Fisher Books, 2000. 144 p.

Siewers A. K. Strange Beauty: Ecocritical Approaches to Early Medieval Landscape. New York: Palgrave Macmillan, 2009. 240 p.

Sinclair W., Lyon H.H. Diseases of Trees and Shrubs. Ithaca, New York: Cornell University Press, 2005. 680 p.

Sinclair W., Lyon H.H., Johnson W.T. Diseases of Trees and Shrubs. Ithaca, New York: Comstock Pub. Associates, 1987. 574 p.

Skinner S. Sacred Geometry: Deciphering the Code, 160 p., Sterling, 2009.

Skoglund V. J. Similitude: theory and applications. Scranton: International Textbook, 1967, 320 pp.

Smith M. D. The romantic garden. New York : Sterling Publ., 2004. 144 p.

Smyser C. A. Nature's design: a practical guide to natural landscaping. Emmaus: Rodale Press, 1982. 390 p.

Steele J., Iliinsky N. Beautiful Visualization: Looking at Data through the Eyes of Experts (Theory in Practice). Sebastopol: O'Reilly Media, 2010. 416 p.

Stensrud D. J. Parameterization Schemes: Keys to Understanding Numerical Weather Prediction Models. Cambridge, New York: Cambridge University Press, 2009. 480 p.

Stevens M. The Botanical Palette: Color for the Botanical Painter. New York: Harper Collins, 2008. 144 p.

Straka J. M. Cloud and Precipitation Microphysics: Principles and Parameterizations. Cambridge, New York: Cambridge University Press, 2009. 406 p.

Stull R. B. Meteorology for Scientists and Engineers. Pacific Grove, California: Brooks Cole, 1999. 528 p.

Sturm T. Open Channel Hydraulics. Boston: McGraw-Hill, 2001. 512 p.

Sullivan C. Drawing the Landscape. Hoboken, New Jersey: Wiley, 2004. 352 p.

Tal D. Google SketchUp for Site Design: A Guide to Modeling Site Plans, Terrain and Architecture. Hoboken, New Jersey: Wiley, 2009. 368 p.

Thomann R. V., Mueller J. A. Principles of surface water quality modeling and control. New York: Harper & Row, 1987. 644 p.

Thompson G. F., Steiner F. R. Ecological design and planning. New York: Wiley, 1997. 348 p.

Thompson J. W., Sorvig K. Sustainable Landscape Construction: A Guide to Green Building Outdoors. Washington: Island Press, 2007. 416 p.

Thornell M., Thornell K. Garden Details: Ideas. Inspirations. Great Garden Spaces. Mulgrave: Images Publishing, 2011. 252 p.

Tiberghien G. A. Intermediate Natures: The Landscapes of Michel Desvigne. Basel: Birkhäuser Architecture, 2008. 200 p.

Trauth M. H. MATLAB® Recipes for Earth Sciences. Berlin, Heidelberg: Springer, 2010. 347 p.

Trauth M. H., Sillmann E. MATLAB and design recipes for earth sciences : how to collect, process and present geoscientific information. Berlin: Springer, 2012. 292 p.

Tuan Y.-F. Romantic geography: in search of the sublime landscape. Madison: University of Wisconsin Press, 2013. 206 p.

Turchi P. Maps of the Imagination: The Writer as Cartographer. San Antonio: Trinity University Press, 2007. 246 p.

Turner M., Gardner R. H., O'Neill R. V. Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process. New York: Springer, 2001. 416 p.

Unwin S. Analysing Architecture. London, New York: Routledge, 2009. 296 p.

Van der Ryn S., Cowan S. Ecological Design. Washington: Island Press, 1996. 200 p.

Vivian J. Building Fences of Wood, Stone, Metal, & Plants: Making Fence with Wood, Metal, Stone and Living Plants. Charlotte, Vermont: Williamson Publishing Company, 1987. 192 p.

Walker P., Simo M. Invisible Gardens: The Search for Modernism in the American Landscape. Cambridge: The

MIT Press, 1996. 284 p.

Wallschlaeger C., Busic-Snyder C. Basic Visual Concepts And Principles For Artists, Architects And Designers. 544 p., Dubuque, Iowa: W. C. Brown Publishers, 1992. 530 p.

Walton D., Schiller L. Natural Florida landscaping. Sarasota: Pineapple Press, 2007. 110 p.

Wang P. K. Physics and dynamics of clouds and precipitation. Cambridge, New York: Cambridge University Press, 2013. 452 p.

Washington W. M., Parkinson S. L. Introduction To Three-dimensional Climate Modeling. Sausalito, California: University Science Books, 2005. 368 p.

Weiner R. F., Matthews R. A., Vesilind P. A. Environmental engineering. Amsterdam, Boston: Butterworth-Heinemann, 2003. 484 p.

Wilks D. S. Statistical Methods in the Atmospheric Sciences. Amsterdam, Boston: Academic Press, 2005. 648 p.

Zaczal I., Lyons D. Romantic Irish Landscapes. New York: Abbeville Press, 1998. 160 p.

Zell M. Architectural Drawing Course: Tools and Techniques for 2D and 3D Representation. Hauppauge, NY: Barron's Educational Series, 2008. 144 p.

Благодарности

Мы выражаем благодарность нашим консультантам и кураторам из ГЕОХИ РАН и, в частности, российским коллегам, выславшим, находясь в США и Германии, зарубежную литературу и фрагменты их собственных работ для теоретического изучения и проработки методов компьютерного планирования ландшафтного проектирования. Также мы выражаем наше большое спасибо нашему коллеге из «American Planning Association», отказавшемуся от участия в проекте, но способствовавшему коммуникации с зарубежными источниками информации. Мы обязаны монографическим характером библиографии настоящей работы нашим коллегам, без которых удаленно доступ в зарубежные библиотеки было бы не осуществить.

Objective computerized approaches for centralized geophysical and geochemical landscape project planning.

DANILYAN
Eugene

MPSU, eugenjournal@gmail.com

BELOZERSKAYA
Olga

-, eugenjournal@gmail.com

GOLENKO
Alexander

MPSU, eugenjournal@gmail.com

BAZHOVA
Anna

MPSU, eugenjournal@gmail.com

Keywords:

ecological design
centralized planning
landscape design

landscape geochemistry

Summary:

At present landscape design does not represent a scientific subject in strict sense, being a superposition of decorative and applied landscape art and the methods of graphic architectural planning. Serving interests of customers, it does not harmonize with the individual needs of the ground based on landscape geochemistry and ecology. Hence, it results in great number of grounds not consistent with each other according to geochemical criteria. In many cases total soil changing, isolation of natural hydrodynamic drainage, introduction of exotic plants interacting with their environment (including abiotic relations) take place, it results in disequilibrium in the ground. Ecological system efficiency needs to be constantly artificially maintained, and that does not support its stability. In other words, without maintaining sufficient conditions, it will be influenced by succession with the course of time, as a particular case of potential gradient equalization. Hence, at present there is an acute problem to develop such a concept of landscape design, that, covering ecological requirements of customers, would be mass one, not producing gradient isolation effect and ecologically self-sustaining in given environment at the same time. It is evident, that to meet these requirements, this concept should not be the product of subjective vision of the author, but direct consequence of geophysical and geochemical landscape condition with theoretical development allowing calculation testing at any scale of geographical zoning.



УДК УДК 504.064.36:574 + 574.587(28)

Использование чисел Хилла для оценки видового и таксономического разнообразия в группах местообитаний

ШИТИКОВ
Владимир Киррилович

*Институт экологии Волжского бассейна РАН,
stok1946@gmail.com*

ЗИНЧЕНКО
Татьяна Дмитриевна

*Институт экологии Волжского бассейна РАН,
tdz@mail333.com*

Ключевые слова:

энтропия Шеннона
числа Хилла
таксономическое разнообразие
разложение разнообразия
сравнение групп
рандомизация
сообщества макрозообентоса
продольный профиль реки

Аннотация:

Рассматривается семейство параметрических показателей видового и таксономического разнообразия, основанное на оценках «эффективного количества видов» или числах Хилла. Обсуждаются их отличия от других индексов разнообразия, использующих формулу энтропии Шеннона или иное выражение. Приводится способ разделения общего γ -разнообразия на α - и β -компоненты. Описана методика расчета матрицы таксономических расстояний и формирования филогенетического дерева на основе линнеевской систематики. Рассматривается динамика изменения индексов видового и таксономического разнообразия по продольному профилю водотока на примере донных сообществ средней равнинной реки Сок (приток Саратовского водохранилища). Описаны алгоритмы проверки статистической значимости отличий индексов разнообразия при сравнении двух или более групп местообитаний, основанные на рандомизационных процедурах.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. В. Крылов

Получена: 18 декабря 2013 года

Опубликована: 22 января 2014 года

Введение

Масштабные биогеографические и экосистемные исследования, проводимые в рамках международных программ, обусловили поиск путей адекватной количественной оценки биологического разнообразия, что одновременно является средством осмысления сущности этого непростого явления (Hurlbert, 1971; Magurran, 2004; Ricotta, Szeidl, 2006). Являясь типичным искусственно сконструированным понятием, разнообразие, однако, позиционируется как комплексный критерий, отражающий одновременно три важнейших характеристики сообществ:

1) *богатство*, или общее число элементов S : видов, таксонов, функциональных групп, характерных признаков, узловых точек эволюции и т. д.;

2) *выравненность*, или степень неравномерности статистического распределения относительных частот p_i встречаемости отдельных компонент;

3) *экологические расстояния*, или меру различий d_{ij} между отдельными элементами внутри сообщества. Под последними могут пониматься: таксономическая удаленность (число узлов,

разделяющих виды i и j на древе линнеевской классификации), генетическая дивергенция (результат сравнения участков последовательностей ДНК, принадлежащие двум генотипам), функциональные отличия в пространстве характеристических признаков и др.

Важнейшей проблемой поиска оценки «истинного» разнообразия (true diversity) является соизмерение относительной количественной значимости перечисленных характеристик в процессе их обобщения. Особое значение это имеет при сравнении биоразнообразия двух или нескольких местообитаний, когда необходимо найти разумный баланс между вкладами редких и фоновых видов.

Цель настоящей работы – на примере донных сообществ средней равнинной реки проанализировать современные методики сравнительной оценки уровня видового и таксономического разнообразия экосистем, включая проверку статистических гипотез об их однородности.

Материалы

Анализ оценок разнообразия проводился по данным гидробиологической съемки, выполняемой в течение ряда лет на всем протяжении р. Сок (длина 375 км), которая является незарегулированной равнинной рекой II–IV класса качества вод, и ее притока р. Байтуган предгорного типа (22 км). Всего по результатам 147 проб было обнаружено 374 таксономические группы донных организмов, определенные, как правило, с точностью до вида (Особенности пресноводных, 2011). С учетом гидрологических характеристик по продольному профилю рек выделено 13 биотопически однородных участков (см. рис. 1), на каждом из которых было выполнено примерно одинаковое количество гидробиологических проб (от 9 до 11). Для проведения расчетов были сформированы матрицы **N** и **P** размерностью 13×374, которые включали суммарные значения численности N_i особей каждого i -го вида и их относительные доли p_i от общей численности бентосных организмов во всех пробах, взятых на каждом из 13 участков.

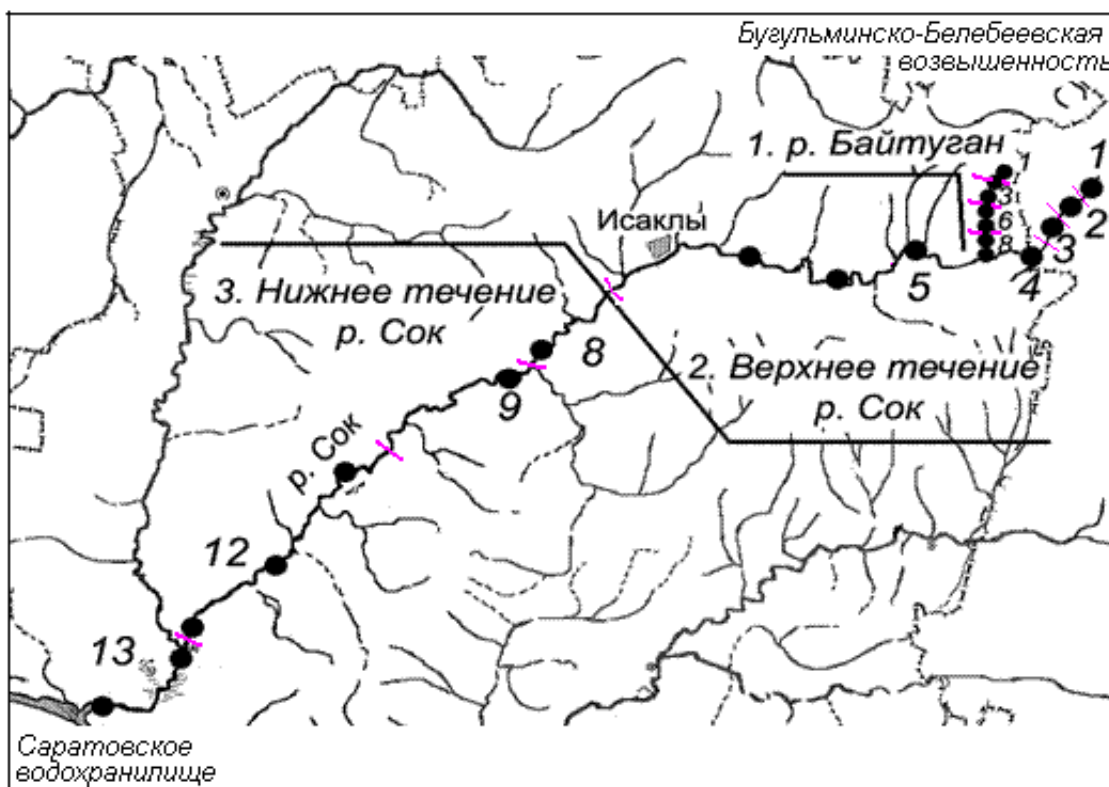


Рис. 1. Схема расположения участков и станций гидробиологической съемки на реке Сок

Fig. 1. The scheme of sites and stations of hydrobiological sampling on the river Sok

Вся обработка данных была выполнена с использованием свободно распространяемых программных модулей статистической среды R (R Development, 2012).

Традиционные методы исследований

Предполагается, что большое изменение видового разнообразия экосистемы должно вызвать адекватное изменение значения оценивающего его показателя. В имеющейся практике видовое разнообразие оценивается с использованием императивных индексов, основанных на предположении о «нейтральности» видов (т. е. при равном экологическом расстоянии между ними, $d_{ij} = \text{const}$). Например, среднее логарифмическое из S частот p_i называют информационным индексом Шеннона H (Shannon, Weaver, 1949; Розенберг, 2009) и он соответствует среднему минимальному числу испытаний, в результате которых из сообщества будет извлечена особь самого многочисленного вида. Другая популярная мера видового разнообразия – индекс Джини–Симпсона – равен смещенной оценке дисперсии частот p_i . Таким образом, эти меры дают только косвенную оценку биоразнообразия, подобно тому как радиус является косвенной оценкой площади круга.

Пусть (Jost, 2006) на континенте присутствует миллион видов с одинаковой численностью и произвольное катастрофическое воздействие (например, падение метеорита) убивает 999 900 видов, оставляя только 100 из них. Любой эколог сказал бы в этом случае, что воздействие метеорита вызвало огромное абсолютное и относительное понижение разнообразия. Однако популярный индекс Симпсона–Джини уменьшается при этом только от 0,999999 до 0,99 (снижение менее чем на 1 %). Очевидно, что поведение этой меры не соответствует интуитивному понятию разнообразия, и биологи, полагающиеся на индекс Симпсона, могут недооценивать величину изменений в экосистеме. В этих же условиях индекс Шеннона уменьшается с 19,9 до 6,6, т. е. уменьшение видового богатства в 10 000 раз сопровождается снижением меры разнообразия только в 3 раза. Это не означает, что шенноновская энтропия – неудачная мера, но её значение оценивает *неопределенность*, а не разнообразие.

Другим спорным моментом оценки разнообразия является иерархическая организация биологических сообществ. В наиболее общем смысле под биологическим разнообразием подразумевают «разнообразие жизни». Это понятие охватывает как филогенетическое разнообразие различных видов, так и более высоких таксономических единиц (семейств, классов, типов и т. д.), а также разнообразие сред обитания и экосистем.

Оригинальные методы исследований

1. «Эффективное видовое богатство» и числа Хилла

Обобщением энтропии Шеннона, учитывающим возможную нелинейность логарифмических функций от p_i для отдельных элементарных компонент, является семейство обобщенных энтропий Реньи qH порядка q – см. табл. 1. При увеличении q возрастает вклад, который вносят в показатель энтропии виды с высокой представленностью (доминанты). Верно также обратное утверждение: при снижении q растет вклад редких видов, особенно при уходе в область отрицательных значений.

Таблица 1. Связь индексов энтропии-разнообразия с показателями «истинного разнообразия» Хилла–Джоста; приведены значения γ -разнообразия для разделов р. Сок
Table 1. Relation of indices of entropy-diversity with Hill-Jost's measures «true» diversity; values γ -diversity for sections the river Sok are presented.

Порядок разнообразия	Индексы энтропии/разнообразия		Показатели разнообразия (числа Хилла)	Байту-ган	Сок верхн.	Сок нижн.
	Название	Формула				
$q = 0$	Число видов	$S = \sum_{i=1}^S p_i^0 = S$	${}^0D = S$	196	191	173
$q = 1$	Энтропия Шеннона	$H = \sum_{i=1}^S p_i \ln(1/p_i)$	${}^1D = e^H$	26.7	24.8	27.1
$q = 2$	Индекс Симпсона	$C = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$	${}^2D = 1/(1 - C)$	11.9	12.2	13
Любой q при $-\infty < q < \infty$	Энтропия Реньи	${}^qH = (-\ln \sum_{i=1}^S p_i^q)/(q-1)$	${}^qD = \exp({}^qH) = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(q-1)}$			

Индексы видового разнообразия, основанные на энтропии или дисперсии, обладают рядом привлекательных свойств (Ricotta, 2003): (1) *симметричность* относительно своих аргументов; (2)

расширяемость, т. е. добавление видов с нулевым обилием не изменяет оценки полного разнообразия; (3) «*монотонность*», т. е. перемещение единицы обилия от массового к более редкому виду не уменьшает разнообразия; (4) *однородность*, т. е. разнообразие зависит только от относительных частот видов, а не от их абсолютного обилия. Однако для них не соблюдается два других ключевых правила: *удвоения* (Hill, 1973) и *нормализации* (Jost, 2006).

Принцип удвоения (или репликации) утверждает, что если объединить два сообщества с непересекающимися списками видов, у которых одинаковые функции распределения обилия p и богатство S , то первоначальная оценка разнообразия должна быть удвоена. Нормализация разнообразия сводится к задаче поиска эквивалентного сообщества, составленного из видов с одинаковой встречаемостью p_i , у которого значение показателя разнообразия численно то же самое, что и у реально рассматриваемого сообщества. То есть если в сообществе присутствует S видов с одинаковым обилием, то мера его разнообразия должна быть максимальна и равна S . В противном случае, при гетерогенности частот p_i , количество видов $S_{\text{экв}}$ эквивалентного сообщества, $S > S_{\text{экв}}$, будет отражать «эффективное богатство видов» (MacArthur, 1965) или состоятельную оценку разнообразия изучаемого сообщества.

Обоим этим правилам удовлетворяет экспоненциальная форма энтропий Реньи, называемая числами Хилла (см. табл. 1), которые можно трактовать как обобщенные показатели разнообразия qD порядка q , зависящие только от значения q и частот обилия видов p . Ряд исследователей (Jost, 2006; Tuomisto, 2010; De'ath, 2012) видят в числах Хилла концептуально особый смысл и интуитивно приписывает им свойства «истинного» (или подлинного) разнообразия, отличая тем самым от десятка других энтропийных индексов или показателей иной функциональной формы.

Содержательный анализ изменчивости разнообразия с использованием чисел Хилла сводится к графической интерпретации кривых зависимости qD от порядка q . Например, на рис. 2 можно усмотреть, что максимум богатства видов в нижнем разделе р. Сок приходится на устьевой участок С_13, однако при увеличении q приоритет в уровне разнообразия переходит к участку С_09, где не столь выражено доминирование олигохет и эврибионтных таксонов хириноид.

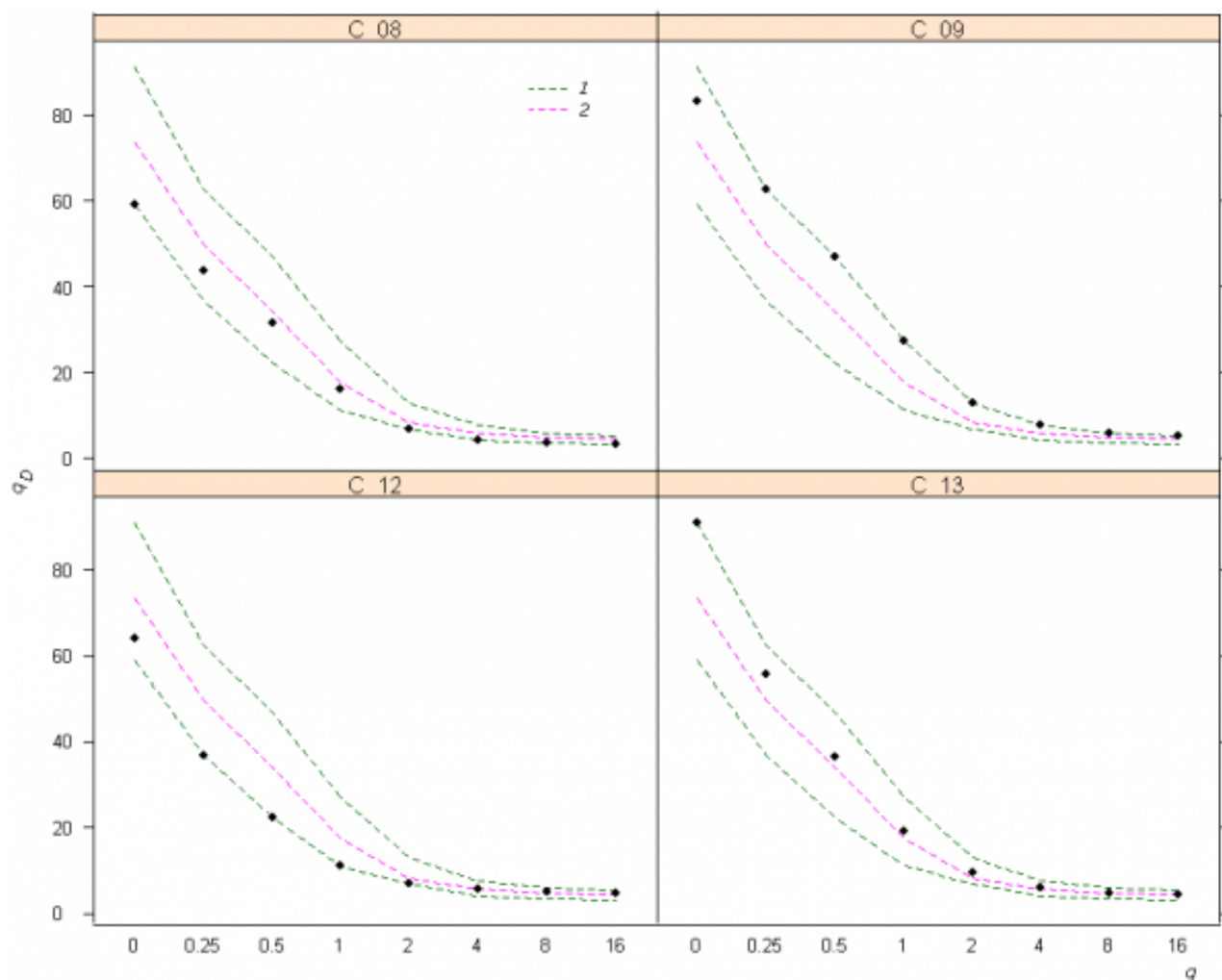


Рис. 2. Кривые зависимости показателей qD видового разнообразия Хилла-Джоста от порядка q для четырех участков в нижнем течении р. Сок: 1 – минимальная и максимальная огибающие кривые, 2 – медиана; использована функция `renyi(...)` пакета `vegan` статистической среды R

Fig. 2. Curves of «true» diversity indices qD of Hill-Jost depending on the order q for four sites in the bottom sections of the river Sok: 1 – the minimum and maximum envelopes, 2 – a median; function `renyi(...)` of `vegan` package in statistical environment R is used

2. Сравнительный анализ групп местообитаний

Если рассматривать видовое γ -разнообразие для группы из n участков, то общий энтропийный индекс Шеннона H_γ в силу своей аддитивности рассчитывается с использованием частот обилия $\bar{p}_i$, средних для всех участков. Аналогично α -разнообразие в первом приближении может быть рассчитано как среднее разнообразие по совокупности проб внутри каждого однородного участка:

$$H_\alpha = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n H_j$$
 (De'ath, 2012). Тогда β -разнообразие (или дифференцирующее разнообразие между отдельными участками) будет равно $H_\beta = H_\gamma - H_\alpha$.

Нетрудно заметить, что с учетом соотношения ${}^1D = e^{H_\gamma}$ разложение разнообразия на компоненты для чисел Хилла при $q = 1$ будет ${}^1D_\beta = {}^1D_\gamma / {}^1D_\alpha$, т. е. β -разнообразие приобретает смысл относительного прироста эффективного числа видов при объединении участков. Подробное рассмотрение всех аспектов «новой» концепции оценки α -, γ - и β -разнообразия и способов пропорционирования частот p_i представлено в работах (Jost, 2007; Tuomisto, 2010a, b).

Значения γ -разнообразия для трех групп участков, объединяющих верхний и нижний разделы р. Сок и р. Байтуган, приведены в табл. 1, а на рис. 3 представлены кривые зависимости трех компонентов

разнообразия α , γ и β от порядка чисел Хилла q . Не обращая внимание на немногие частные отличия, отметим, что значения показателей «истинного» видового разнообразия для анализируемых трех зон на всех уровнях разложения оказались весьма близкими: например, β -разнообразие варьирует в интервалах от 2.14 до 2.4 ($q = 0$) и от 1.5 до 1.89 ($q = 2$). Однако поставим своей целью подтвердить предположение об однородности видового разнообразия в группах участков статистическими методами.

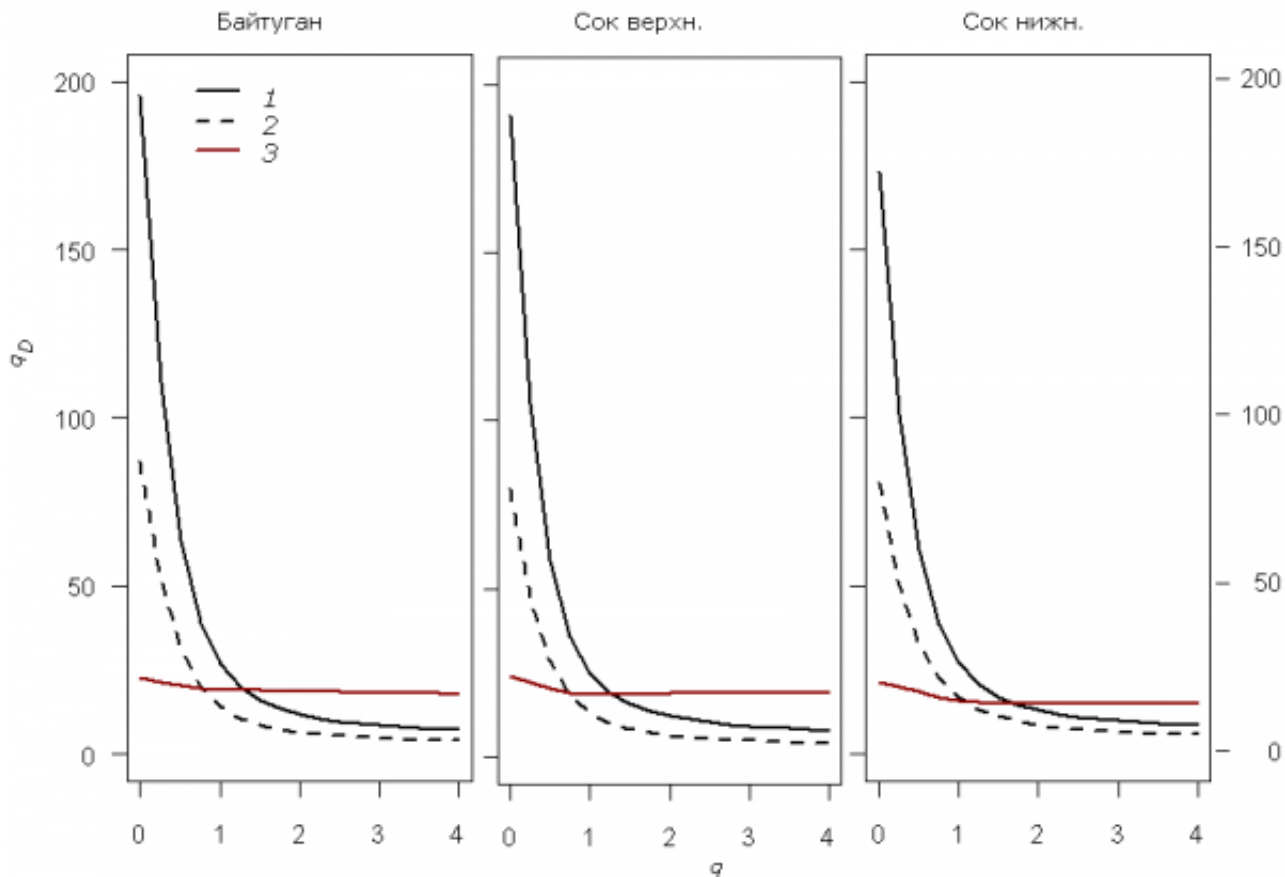


Рис. 3. Разложение показателей видового разнообразия Хилла-Джоста на компоненты в зависимости от порядка q для трех разделов р. Сок; использована функция `trudi(...)` пакета `simba R`: 1 – γ -разнообразие, 2 – α -разнообразие, 3 – β -разнообразие

Fig. 3. Partitioning of Hill-Jost's «true» diversity indices into α -, γ - and β -components depending on the order q for three sections of the river Sok; function `trudi(...)` of `simba` package R is used: 1 – γ -diversity, 2 – α -diversity, 3 – β -diversity

Оценка различий показателей видового разнообразия для трех или более сообществ основана на алгоритмах множественных парных сравнений в рамках моделей однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). При этом сравнивается не только γ -разнообразие групп, но и учитывается внутригрупповая дисперсия α -разнообразия для отдельных участков. Пусть мы имеем матрицу частот $\mathbf{P}$ из S строк (виды) и столбцов наблюдений (пробы или средние численности по участкам), каждый из которых относится к k -й группе, $j = 1, \dots, J_k$, $k = 1, \dots, L$. При таком способе группировки по обычным формулам ANOVA можно вычислить:

- значения индекса видового разнообразия I_{jk} для каждого j -го участка (т. е. столбца);
- групповые средние $\bar{I}_k$ для каждой k -й группы участков из L ;
- остатки $\varepsilon_{jk} = I_{jk} - \bar{I}_k$, групповые средние остатков $\bar{\varepsilon}_k$ и оценку остаточной дисперсии

σ_{ε}^2

Между выделяемыми группами возможно M множественных сравнений, механизм реализации

которых определяется матрицей C априорных ортогональных контрастов. Коэффициенты контрастов c_{mk}

задают смысл проверяемых гипотез и подчиняются условию $\sum_k^L c_{mk} = 0$ для всех $m = 1, \dots, M$. Например, матрица контрастов Тьюки C_T определяет при $L = 3$ все возможные переборы трех групп, а контрасты Даннета C_D – механизм сравнения контрольной группы со двумя остальными.

Метод бутстреп-оценки одновременных (simultaneous) доверительных интервалов тестовой статистики при сравнении произвольного индекса I в нескольких группах описан в работах Р. Шерера с соавторами (Scherer, Schaarschmidt, 2013). Набор M из p -значений, скорректированных с учетом множественных сравнений между группами (multiplicity-adjusted p -values), рассчитывается следующим образом:

1. Выполняется непараметрический бутстреп вектора остатков ϵ_{jk} . Случайный выбор с возвращением осуществляется только в пределах каждой группы из L . Вычисляются групповые средние $\bar{\epsilon}_k^*$ и общая дисперсия остатков σ_z^{2*} на бутстреп-выборке.

2. Для каждого m -го варианта парного сравнения групп вычисляется статистика межгрупповых

отличий $t_m^* = \frac{\sum_k c_{mk} \bar{\epsilon}_k^*}{\sigma_z^{2*} \sqrt{\sum_k c_{mk}^2 / J_k}}$, учитывающая контрасты k -й группы.

3. Шаги 1-2 повторяются B раз и на каждой b -й итерации находится максимум $(t_m^*)_{\max}$ из всех возможных m -х вариантов парного сравнения.

4. Пусть $R_{bm} = 0$ при $t_m > (t_m^*)_{\max}$ и $R_{bm} = 1$ в противном случае, где t_m – эмпирическое значение тестовой статистики. Тогда скорректированное p -значение для m -го контраста с учетом множественных

сравнений будет равно $\hat{p}_m = (\sum_b R_{bm}) / B$.

В табл. 2 представлены результаты сравнения видового разнообразия по индексу Шеннона донных сообществ для трех зон системы водотоков Сок-Байтуган, объединяющих 13 участков этих рек. При использовании контрастов Даннета в качестве контрольного региона была взята р. Байтуган. Нулевая гипотеза об однородности уровня видового разнообразия на всем протяжении речной системы не отклоняется.

Таблица 2. Сравнение видового разнообразия трех разделов р. Сок с использованием функции sbdiv(...) пакета simboot R; обрабатывалась матрица 13x374 средних численностей видов на 13 участках;

t_m – эмпирическая статистика (аналог t Стьюдента); CI_l и CI_u – нижний и верхний доверительные интервалы; p и p_{adj} – уровни значимости без учета и с учетом множественных сравнений

Table 2. Comparison of a species diversity of three sections of the river Sok with function sbdiv(...) a package simboot R use; the matrix 13x374 average abundance of species on 13 sites was processed; t_m – the empirical statistics (analogue t Student); CI_l and CI_u – the bottom and top confidential intervals; p and p_{adj} – significance values without taking into account and taking into account multiple comparisons

Сравниваемые участки	t_m	CI_l	CI_u	p	p_{adj}
1. Использование контрастов Тьюки (все возможные переборы)					
Сок_верх – Байтуган	-0.063	-0.896	0.769	0.828	0.976
Сок_нижн – Байтуган	0.150	-0.727	1.028	0.651	0.876
Сок_нижн – Сок_верх	0.214	-0.619	1.046	0.486	0.744
2. Использование контрастов Даннета (контрольная группа – «Байтуган»)					
Сок_верх – Байтуган	0.063	-0.876	0.749	0.853	0.968
Сок_нижн – Байтуган	0.150	-0.706	1.007	0.636	0.852

Аналогичные выводы были получены также на основе расчетов, выполненных при сравнении чисел Хилла в диапазоне q от -1 до 3 с использованием функции `msrHill(...)` пакета `simboot` (Pallmann et al., 2012).

3. Таксономическое разнообразие, основанное на числах Хилла

«Филогенетическое разнообразие является более обоснованным индикатором сохранения биологических ресурсов, чем богатство видов, а оценка его с использованием длины ветвей (таксономического дерева) выглядит лучшей из возможных процедур, основанной лишь на топологии» (Crozier 1997, p. 243). Ранее нами (Шитиков, Зинченко, 2013) на примере данных гидробиологической съемки донных сообществ реки Сок рассматривались индексы таксономического разнообразия,

$$\sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} p_i p_j$$

использующие квадратичную энтропию Рао $Q = \frac{1}{S(S-1)} \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} p_i p_j$, где d_i – длина пути, который связывает виды i и j на дереве линейной классификации.

Другой подход, основанный на формуле информационной энтропии Шеннона, представлен индексом таксономической энтропии (Ricotta, Avena, 2003):

$$H(\mathbf{P}, \mathbf{K}) = -\sum_{i=1}^S p_i \ln k_i \quad ; \quad k_i = \sum_{j=1}^S d_{ij} / \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} \quad ; \quad \sum_{i=1}^S k_i = 1$$

где $\mathbf{P}$ – вектор относительного обилия множества видов S в сообществе; $\mathbf{K} = (k_1, k_2, \dots, k_S)$ – вектор относительных вкладов видов в таксономическое разнообразие, который вычисляется путем взвешенного усреднения значений d_{ij} в строках матрицы расстояний $\mathbf{D}$, учитывающей филогенетические различия между видами.

Таксономическая энтропия Риккоты – Авены может быть разложена на две неотрицательные составляющие – традиционную энтропию Шеннона $H(\mathbf{P})$ и дивергенцию Кульбака $H(\mathbf{P}||\mathbf{K})$, учитывающую прирост информации в экосистеме за счет разнообразия таксонов рангом выше вида:

$$H(\mathbf{P}, \mathbf{K}) = H(\mathbf{P}) + H(\mathbf{P}||\mathbf{K}) = -\sum_{i=1}^S p_i \ln(1/p_i) + \sum_{i=1}^S p_i \ln(k_i/p_i)$$

Б. Аллен с соавторами (Allen et al., 2009), изучив на сообществах летучих мышей статистические свойства таксономических энтропий, показали, что $H(\mathbf{P}, \mathbf{K})$ и $H(\mathbf{P}||\mathbf{K})$ иногда могут монотонно уменьшаться с увеличением видового богатства, что противоречит основным принципам оценки биоразнообразия. Они предложили новую модификацию индекса разнообразия Шеннона – индекс филогенетической энтропии:

$$H_P = -\sum_{i=1}^T L_i a_i \ln a_i$$

где L_i – длина i -й ветви иерархического филогенетического дерева T для сообщества, a_i – относительное суммарное обилие видов, которые представлены «листьями», связанными с ветвью i .

Энтропийные индексы $H(\mathbf{P}, \mathbf{K})$ и H_P не удовлетворяют принципам репликации (удвоения), поэтому было предложено (Chao et al., 2010) распространить подход Хилла–Джоста на оценку «истинного» разнообразия для таксономического дерева с L уровнями классификации. Тогда можно записать обобщенное выражение для среднего филогенетического разнообразия порядка q :

$${}^q \bar{D}(L) = \left(\sum_{i \in B_L} \frac{L_i}{L} a_i^q \right)^{1/q}$$

, где B_L – множество всех ветвей в интервале уровней иерархии $[0, L]$, L_i – длина i -й ветви в множестве B_L , а a_i является полным обилием видов, связанных с этой ветвью. Тогда общая

мера разнообразия ${}^q D(L) = {}^q \bar{D}(L) \cdot L$ определяет эффективное (т. е. эквивалентное заданному порядку q) количество классификационных узлов филогенетического дерева. Она численно равна разнообразию сообщества, состоящего из z видов с равным числом особей, причем каждый вид принадлежит к своему уникальному роду, семейству и т. д. (т. е. имеется z ветвей, исходящих от корня).

характерных участков системы водотоков представлены на рис. 5. Нетрудно отметить, что при $q = 0$ (т. е. без учета численности видов) максимальное разнообразие имеет место в реке Байтуган Б_03 и среднем участке р. Сок С_05, тогда как уже при $q = 1$ (т. е. основанной на формуле энтропии Шеннона–Аллена) приоритет переходит к устьевому участку С_12.

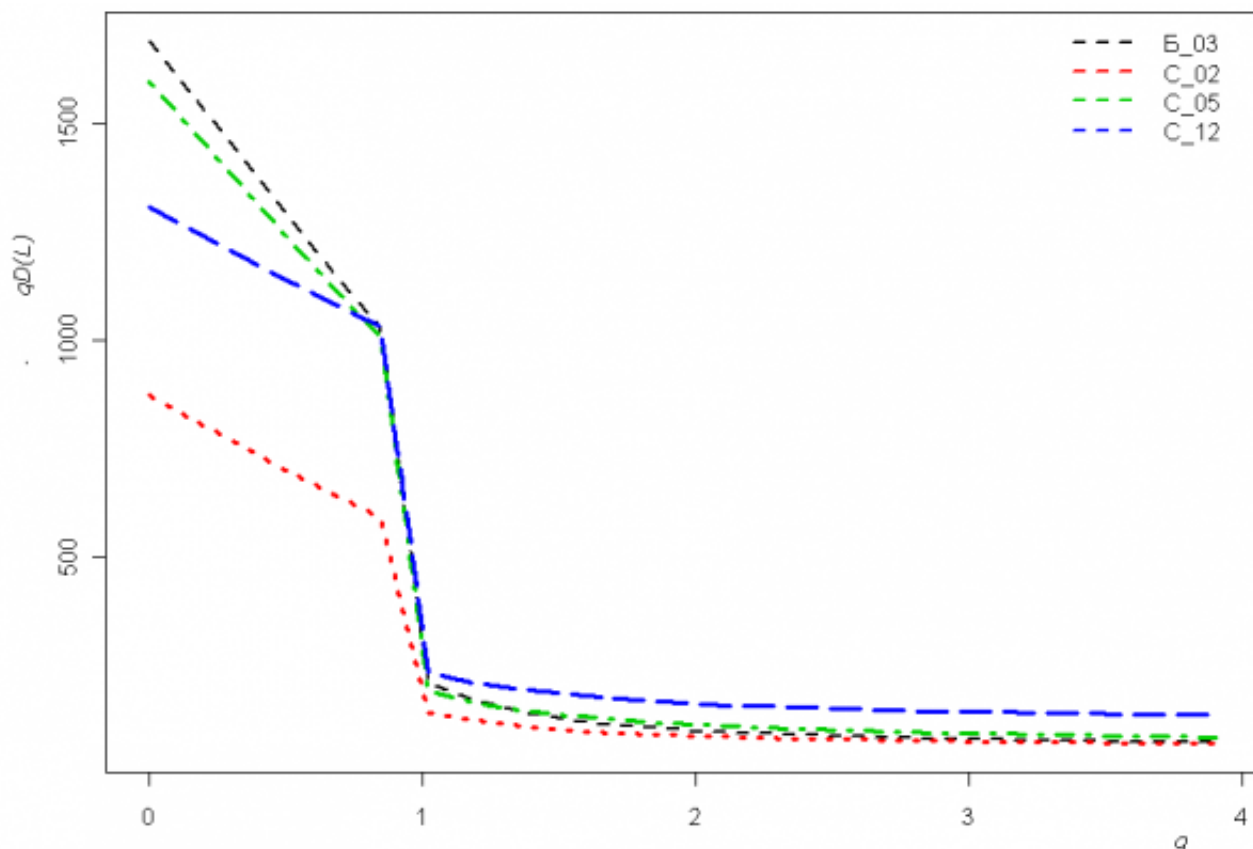


Рис. 5. Графики зависимости показателей ${}^qD(L)$ таксономического разнообразия от порядка q для четырех различных участков р. Сок, полученные программой PhD, использующей среду R

Fig. 5. Curves of «true» taxonomic diversity indices qD depending on the order q for 4 different segments of the river Sok, received by PhD program using environment R

Поставим задачу оценить статистическую значимость парных отличий таксономического γ -разнообразия донных сообществ группы участков в нижнем течении р. Сок от двух остальных разделов водотоков – табл. 3. Нулевая гипотеза о равенстве произвольного показателя разнообразия I для двух сравниваемых групп может быть проверена с использованием рандомизационного теста, состоящего из следующих шагов (Шитиков, Розенберг, 2013):

1. Рассчитывается разность эмпирических показателей $\Delta_{\text{obs}} = I_1 - I_2$, полученных для сравниваемых групп 1 и 2 с использованием наблюдаемых частот обилия видов p_i .

2. Для случайного набора видов S_{per} из S , $S_{\text{per}} \approx 0.5S$, значения частот меняются местами, т. е. $p_{i1} \rightarrow p_{i2}$ и $p_{i2} \rightarrow p_{i1}$, и рассчитывается разность Δ_{sim} показателей разнообразия, полученных из предположения, что видовой состав обеих групп является однородным и статистически случайным.

3. Шаг 2 повторяется многократно B раз и рассчитывается B значений Δ_{sim} при справедливости нулевой гипотезы (поскольку имитируемые показатели основаны на случайных наборах частот). Статистическое распределение Δ_{sim} дает возможность найти среднюю разность m_D (как правило, близкую к нулю) и ее доверительные интервалы: если значение Δ_{obs} находится за доверительными пределами, то нулевая гипотеза об однородности разнообразия отклоняется.

3. Статистическая значимость нулевой гипотезы, может быть оценена по формуле $p = (b + 1)/(B + 1)$, где b – число итераций рандомизации, для которых абсолютная величина Δ_{sim} превысила Δ_{obs} .

Таблица 3. Показатели таксономического (филогенетического) разнообразия трех разделов изучаемой системы водотоков и результаты проверки нулевой гипотезы при парных сравнениях

нижнего течения р. Сок с двумя остальными разделами

Table 3. Taxonomic (phylogenetic) diversity measures for three sections of water system under study and results of testind of a null-hypothesis for pairwise comparisons of the bottom sections of the river Sok with two other sections

Показатели разнообразия	Разделы системы водотоков			Р-значения парных сравнений	
	Байтуган	Сок верхн.	Сок нижн.	Сок_нижн - Байтуган	Сок_нижн - Сок_верх
Энтропия Риккоты-Авены $H(\mathbf{P}, \mathbf{K})$	5.992	5.995	5.993	0.999	0.999
Филогенетическое разнообразие $D(L), q = 0$	2818	2697	2680	0.582	0.98
$q = 1$ или $\exp(H_p)$	222.6	245	296.7	0.094	0.199
$q = 1.5$	133.9	157.1	204.1	0.015	0.174
$q = 2$	103.6	122.6	167	0.005	0.134
$q = 2.5$	89.3	105.1	146.6	0.005	0.069
$q = 3$	81	94.8	133.2	0.01	0.054

Обсуждение

Расчеты показали, что таксономическая энтропия в модификации Рикотты и Авены $H(\mathbf{P}, \mathbf{K})$ основывается на недостаточно интерпретируемом «среднем таксономическом расстоянии» k_i вида i от всех остальных, т. е. по существу не учитывает межвидовые различия d_{ij} как таковые. Кроме того, поскольку вектор $\mathbf{K}$ имеет, как правило, существенно меньшую статистическую вариацию, чем $\mathbf{P}$, то после замены в формуле Шеннона $\ln(p_i)$ на $\ln(k_i)$ новый показатель сильно теряет чувствительность при оценке выравненности сообществ, мало что приобретая взамен. Напротив этому, для филогенетической энтропии H_p , предложенной Алленом с соавторами, характерно вполне гармоничное соизмерение всех трех составляющих разнообразия: выравненности, богатства видов и межвидовых отличия.

Распространение формулы для чисел Хилла на показатели таксономического разнообразия, выполненное Чао с соавторами, вносит дополнительные возможности в анализ особенностей видовой структуры сообществ. Представленные в табл. 3 профили изменения $^qD(L)$ дают возможность установить, что при увеличении порядка q монотонно возрастает превышение таксономического разнообразия в нижней части р. Сок над аналогичными показателями для других разделов водотока. Уже при $q = 1.5$ такое превышение по сравнению с р. Байтуган становится статистически значимым. С экологических позиций это означает, что подмножество видов-доминантов на устьевых участках водотока принадлежит к разным таксонам (моллюски, олигохеты, пелофильные хирономиды и ракообразные). В противоположность этому, донное сообщество р. Байтуган таксономически более разнообразно в области минорных видов, но доминантную часть видового состава образует весьма компактная группа реофильных хирономид.

Заключение или выводы

Все эти экологические нюансы не могли быть обнаружены при оценке биоразнообразия на основе индексов, использующих концепцию «нейтральных видов». Представленный опыт апробации показателей таксономического разнообразия на примере лотических систем свидетельствует о существенном расширении возможностей комплексного анализа биоценотической структуры с привлечением дополнительной информации о дифференциации видов. Отработка методик расчета и изучения статистических свойств этих показателей является актуальной задачей биоэкологических исследований. Проведенный анализ динамики индексов таксономического и функционального разнообразия для р. Сок в целом подтверждается выводами, полученными при комплексном исследовании экологического статуса водотока (Особенности пресноводных..., 2011). Это позволяет вполне обоснованно рекомендовать их к использованию в прикладных целях или для принятия природоохранных решений.

Файлы с исходными данными и скрипты для их обработки в статистической среде R, полностью воспроизводящие все представленные расчеты, могут быть свободно скачаны читателями с ресурса http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Download/Hill_Div.zip (дата обращения: 20.12.2013).

Библиография

Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна [Small rivers in the Volga basin: freshwater ecosystems characteristics] / Под редакцией Розенберга Г.С., Зинченко Т.Д. Тольятти: Кассандра, 2011. 322 с.

Розенберг Г. С. Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер... [Information index and diversity: Boltzmann, Kotelnikov, Shannon, Weaver...] // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2010. Т. 19, № 2. С. 4–25.

Шитиков В. К., Зинченко Т. Д. Изменение индексов таксономического разнообразия сообществ макрозообентоса по продольному градиенту рек [Variation of taxonomic diversity indices of macrozoobenthos community along river gradient] // Принципы экологии. 2013. № 2. С. 46–56.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. [Randomization and bootstrap: statistical analysis in biology and ecology with using R] Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с. URL: <http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril> (дата обращения: 20.12.2013).

Chao A., Chiu C.-H., Jost L. Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers // Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B – Biol Sci. 2010. N 365. P. 3599–3609.

Crozier R.H. Preserving the information content of species: genetic diversity, phylogeny, and conservation worth // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1997. V. 28. P. 243–268.

De'ath G. The multinomial diversity model: linking Shannon diversity to multiple predictors // Ecology. 2012. V. 93, N 10. P. 2286–2296.

Hill M. O. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences // Ecology. 1973. V. 54. P. 427–431.

Hurlbert S. The Nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters // Ecology. 1971. V. 52. P. 577–586.

Jost L. Entropy and diversity // Oikos. 2006. V. 113. P. 363–375.

Jost L. Partitioning diversity into independent alpha and beta components // Ecology. 2007. V. 88, N 10. P. 2427–2439.

MacArthur R. H. Patterns of species diversity // Biol. Rev. 1965. V. 40. P. 510–533.

Magurran A.E. Measuring Biological Diversity. 2nd ed. Oxford: Blackwell Publ., 2004. 260 p.

Pallmann P., Schaarschmidt F., Hothorn L. et al. Assessing group differences in biodiversity by simultaneously testing a user-defined selection of diversity indices // Mol. Ecol. Resour. 2012. V. 12, N 6. P. 1068–1078.

R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2012. URL: <http://www.R-project.org> (accessed 5/28/2013).

Renyi A. On measures of entropy and information / Proc. 4th Symp. Math. Statist. Probabil. Berkeley: Univ. of California Press, 1961. P. 547–561.

Ricotta C., Avena G. C. An information-theoretical measure of taxonomic diversity // Acta Biotheor. 2003. V. 51. P. 35–41.

Ricotta C., Szeidl L. Towards a unifying approach to diversity measures: bridging the gap between the Shannon entropy and Rao's quadratic index // Theor. Popul. Biol. 2006. V. 70. P. 237–243.

Шитиков В. К. , Зинченко Т. Д. Использование чисел Хилла для оценки видового и таксономического разнообразия в группах местообитаний // Принципы экологии. 2013. № 3. С. 23–36.

Vane-Wright R. I., Humphries C. J., Williams P.M. What to protect: systematics and the agony of choice // Biol. Conserv. 1991. V. 55. P. 235–254.

Shannon C. E., Weaver W. The Mathematical Theory of Communication. Urbana: Univ. Illinois Press, 1949. 117 p.

Tuomisto H. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. P. 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity // Ecography. 2010a. V. 33. P. 2–22.

Tuomisto H. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. P. 2. Quantifying beta diversity and related phenomena // Ecography. 2010b. V. 33. P. 23–45.

Tuomisto H. Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? Yes, if we choose to use it // Oecologia. 2011. V. 167. P. 903–911.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-96610) и в рамках программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (раздел «Динамика биоразнообразия и механизмы обеспечения устойчивости биосистем»).

Hill numbers for the assessment of generic and taxonomic diversity in inhabitation groups

SHITIKOV
Vladimir

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the
Russian Academy of Science, stok1946@gmail.com*

ZINCHENKO
Tatyana

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the
Russian Academy of Science, tdz@mail333.com*

Keywords:

Shannon entropy
Hill numbers
taxonomic diversity
diversity partitioning
groups comparing
randomization
communities of macrozoobenthos
longitudinal profile of a river

Summary:

A group of parametric factors of generic and taxonomic diversity, based on the estimations of "effective number of species" or Hill numbers is considered. The difference of this group from other diversity indices based on Shannon formula or other expressions is discussed. The way of partitioning general γ -diversity into α - and β -components is demonstrated. The computation procedure of taxonomic distances matrix based on the phylogenetic tree of Linnaean systematics is described. Dynamics of indices variability of generic and taxonomic diversity along a longitudinal waterway profile on the example of macrobenthos communities of the middle-size flatland river Sok (inflow of the Saratov water basin) is considered. The algorithms of statistical significance control of differences between diversity indices in comparing two or more groups of the habitat based on randomization procedures are described.



УДК 528.29:502.53:581.5

Оценка соотношения некоторых элементов и их распределения на поверхности слоевища лишенизированного гриба *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. не разрушающим образцом микрорентгенофлуоресцентным спектрометром (μ -РФС) M4 Tornado

БЯЗРОВ
Лев Георгиевич

Институт проблем экологии и эволюции РАН,
lev.biazrov@rambler.ru

ПЕЛЬГУНОВА
Любовь Андреевна

Институт проблем экологии и эволюции,
platon@sevin.ru

Ключевые слова:

биомониторинг
лишайники
Xanthoria parietina
состав элементов
 μ -РФС
распределение элементов
поверхность слоевища
периферия слоевища
центральная часть слоевища

Аннотация:

Сравнили состав атомов 19 элементов - Al, Si, P, S, Cl, K, Ca, Ti, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, As, Sr, Ba, Pb – краевой (молодой) и центральной (старшей) частей верхней поверхности слоевища эпифитного лишайника *Xanthoria parietina* – вида, часто используемого в биомониторинге качества воздушной среды. Измерение соотношения атомов элементов проведено неразрушающим образцом микрорентгенофлуоресцентным спектрометром (μ -РФС). Установлено, что доли (%) атомов элементов на верхней поверхности лишайника очень вариabельны. Значения (%) атомов Fe, Co, Zn и Pb были статистически значимо выше в центральной её части, тогда как у P, S, Cl, K, Ca и Mn доли атомов были выше в периферийной части. Различия между другими элементами статистически недостоверны. Показаны результаты картирования распределения некоторых элементов на части поверхности слоевища.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Т. Н. Отнюкова

Получена: 28 октября 2013 года

Опубликована: 22 января 2014 года

Введение

Особенности биологии и физиологии лишайников как пойкилогидридных организмов, не имеющих приспособлений, препятствующих проникновению в их тела различных загрязнителей, медленный и длительный рост слоевищ, невыразительность реакций на сезонные явления, географически обширные ареалы многих видов позволяют успешно использовать их как биомониторы загрязнения среды не только газами, но и такими загрязнителями, как токсичные металлы и неметаллы, радионуклиды, органические соединения, поскольку динамика химического состава слоевищ в пространстве и во времени связана с изменением свойств среды их обитания (Бязров, 2002, 2005; Пельгунова, Бязров, 2008; Бязров, Пельгунова, 2010, 2012а, б). Число публикаций с результатами измерения элементов в слоевищах лишайников велико, однако информация об элементах непосредственно на поверхности

слоевищ лишайников скудная (Williamson et al., 2004; Purvis et al., 2013), хотя именно поверхность слоевища является акцептором жидких и сухих осадков, компоненты которых далее попадают внутрь тела лишайника. Появление приборов, позволяющих проводить измерение состава химических элементов, не разрушая образцы, даёт возможность определить соотношение состава ряда элементов на поверхности слоевища лишайника. Кроме того, сохранение целостности измеряемого образца позволяет использовать для целей мониторинга материал из научных коллекций, поскольку образцы при измерении не повреждаются. Было показано, что результаты не разрушающего образца измерения состава элементов в слоевищах лишайников сопоставимы с результатами, полученным на приборах, для измерения на которых необходимо разрушение образца измельчением, прессованием, растворением (Bontempi et al., 2008). Целью нашего исследования было выявление возможных количественных различий между химическими элементами на поверхности слоевища краевой (более молодой) и центральной (старшей) частей слоевища лишайника, чтобы установить критерии отбора проб лишайников для мониторинга токсичных элементов в городской среде.

Материалы

Состав элементов измеряли на поверхности листоватого слоевища лихенизированного гриба *Xanthoria parietina* (L.) Th.Fr. (рис. 1), собранного в сентябре 2013 г. в г. Москве со ствола рябины в сквере у станции метро «Каширская», чётная сторона проспекта Андропова. Представители этого нитрофитного вида широко распространены на нашей планете (вид представлен на всех континентах, кроме Антарктиды), встречаются преимущественно на коре деревьев и древесине, но растут и на каменистом субстрате, естественном и искусственном. В Москве *X. parietina* присутствует на деревьях во всех районах города (Бязров, 2009, 2013). Этот лишайник нередко используют в индикационных исследованиях (Brown, 1973; Augusto et al., 2009; Achotegui-Castells et al., 2013).



Рис. 1. *Xanthoria parietina* на стволе рябины в городском сквере

Fig. 1. *Xanthoria parietina* on trunk of field-ash in municipal square

Размеры изученного слоевища *X. parietina* 45х50 мм. Перед измерением состава элементов с его поверхности мягкой кисточкой и феном удаляли песок, пыль и другие твёрдые частицы, осевшие на поверхность лишайника. Очищенное не обмытое водой слоевище вместе с субстратом закреплялось на предметном столике в вакуумной камере (2 мбар) микро-рентгенофлуоресцентного спектрометра μ-XRF M4 Tornado M4 (Bruker AXS, Германия). Микро-рентгенофлуоресцентный анализ элементов на этом приборе основан на взаимодействии элементов, содержащихся в образце, с высокоэнергетическим

рентгеновским излучением, которое приводит к испусканию образцом вторичного рентгеновского излучения (рентгеновская флюоресценция). Источник рентгеновского излучения (Rh) работал при 50 кВ, 200 мкА. Этот прибор позволяет проводить неразрушающий анализ образца, поскольку пучок рентгеновского излучения направляется в намеченную точку поверхности, и состав элементов определяется для пятна размером 20 мм.

Встроенный в прибор компьютер выдаёт результат измерения в выбранной точке в виде спектра (рис. 2), который преобразуется в таблицу соотношений (%) атомов элементов.

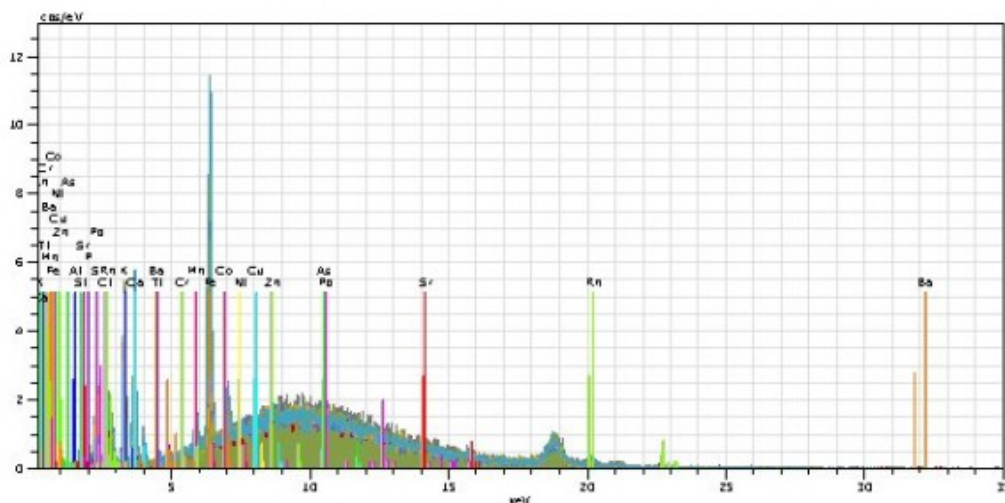


Рис. 2. Спектр элементов одной из точек краевой части поверхности слоевища *X. parietina*

Fig. 2. Spectrum of the elements in one of the patches in the peripheral part of the surface of *X. parietina* thallus

В краевой части слоевища (5-8 мм от края, возраст около 3-х лет) измерение состава элементов проведено в 11 точках поверхности (рис. 3), а в центральной части (возраст 11-12 лет) – в шести (рис. 4).

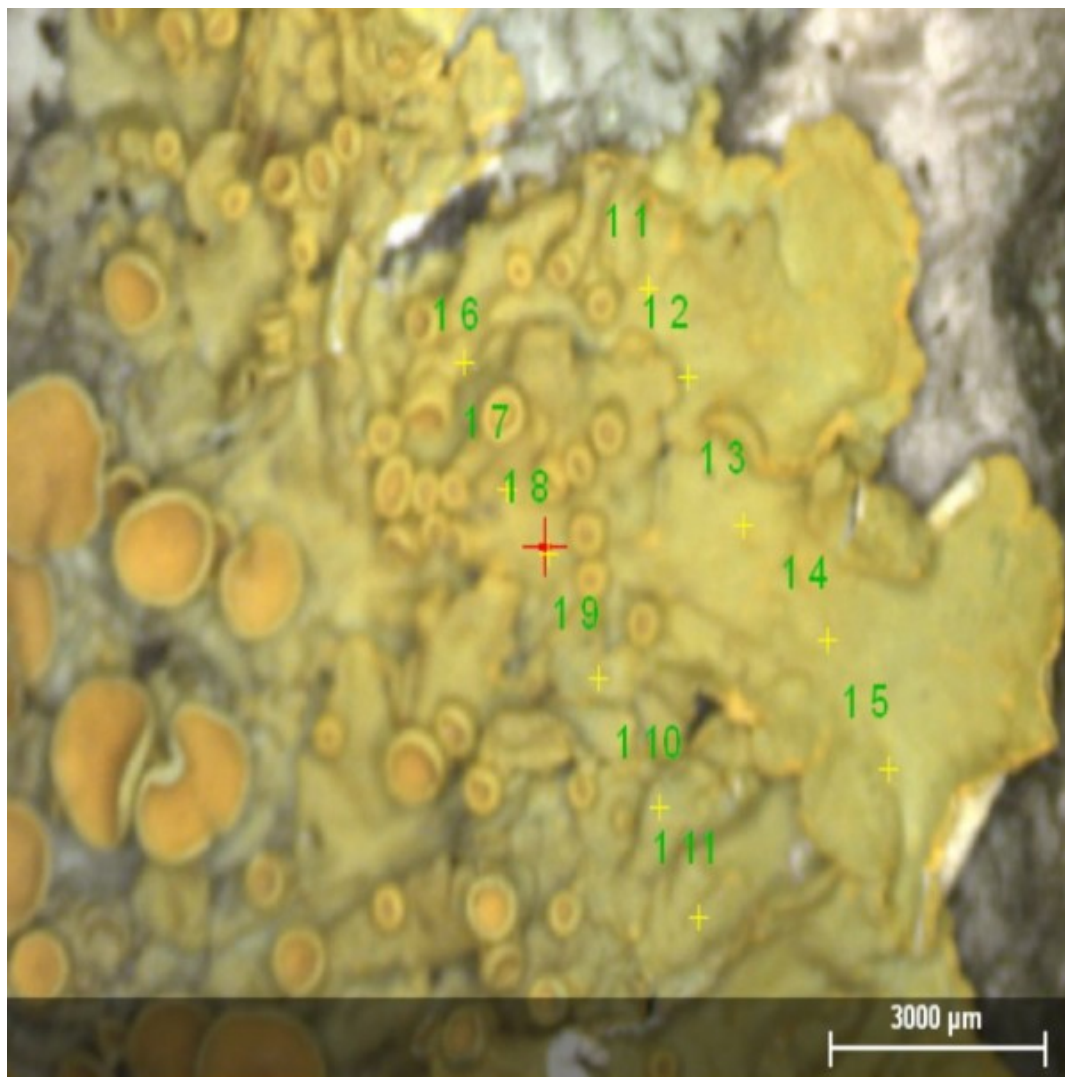


Рис. 3. Расположение точек для измерения состава элементов в краевой части слоевища *X. parietina*

Fig. 3. Position of patches in the periphery of the surface of *X. parietina* thallus used for the measurement of the element content

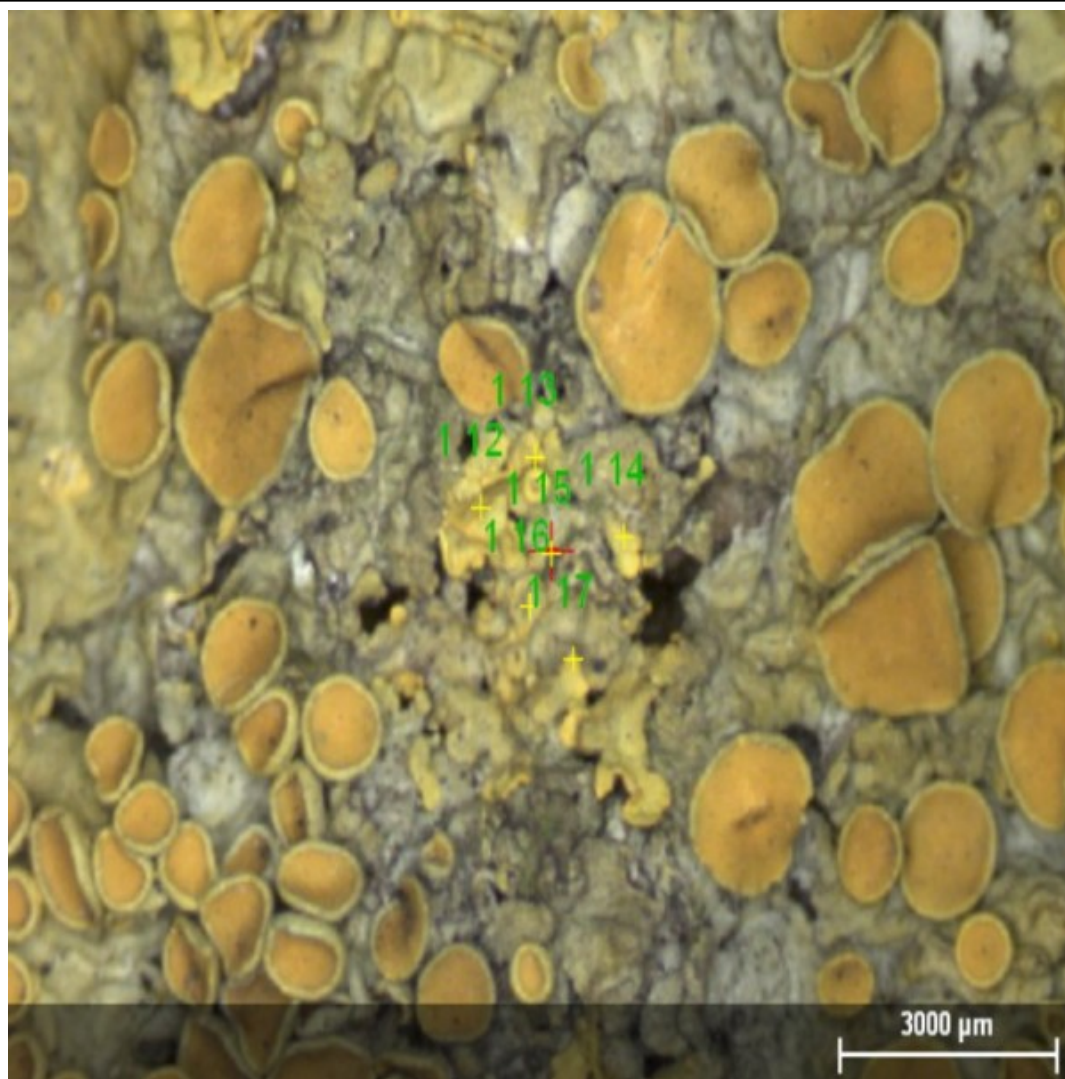


Рис. 4. Расположение точек для измерения состава элементов в центральной части слоевища *X. parietina*

Fig. 4. Position of patches in the central part of the surface of *X. parietina* thallus used for the measurement of tlmtnt content

Помимо измерения состава и доли (%) атомов элементов в нескольких точках краевой и центральной частей верхней поверхности слоевища, также зафиксировали распределение некоторых элементов на поверхности слоевище путём сканирования его части.

Статистическую обработку полученных прибором величин доли масс элементов проводили с использованием соответствующего приложения программы Microsoft Office Excel 2003. Коэффициенты корреляции определяли между % атомов всех элементов в 11 точках периферийной части слоевища и отдельно в 6 точках центральной его части. Соответственно, таблицы включали 19 столбцов (элементы) и 11 строк (точки измерения) в первом случае и 19 столбцов (элементы) и 6 строк (точки измерения) – во втором. Таблицы для определения коэффициентов корреляции между конкретными величинами % атомов одно и того же элемента включали по 2 столбца (элемент периферийной и центральной частей) и строки с 11 и 6 значениями соответственно.

Результаты

Сведения о весовой доле атомов 19 элементов, обнаруженных на поверхности слоевища *X. parietina*, представлены в таблице 1. На рис. 5-10 показано распределение ряда элементов на слоевище этого лишайника, выявленное сканированием части его поверхности.

Согласно принятой классификации ингредиентов выбросов вредных веществ (Общероссийский классификатор...), из выявленных элементов к классу опасности 1 принадлежат Cr, Co, Pb, Элементы Cl,

Бязров Л. Г. , Пельгунова Л. А. Оценка соотношения некоторых элементов и их распределения на поверхности слоевища лишенизированного гриба *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. не разрушающим образцом микрорентгенофлуоресцентным спектрометром (μ -РФС) M4 Tornado // Принципы экологии. 2013. № 3. С. 37-52.

Cu, Mn, Ni, Zn, As относятся к классу опасности 2, а соединения Fe – к классу опасности 3. Ca, Fe, K, Ti имеют высокое содержание в земной коре, их кларки 4.1, 4.1, 2.1 и 0.55 %, соответственно (Эмсли, 1993). Из этих четырех элементов первые три необходимы для жизнедеятельности организмов, участвуют в формировании тканей растений и животных. Стабильный щелочной металл Sr практически безвреден, его роль в составе земной коры не столь высока, как железа, но достаточно заметна – кларк элемента составляет $3.7 \cdot 10^{-2}$ % (Эмсли, 1993). Pb токсичен и при накоплении в организме действует как яд. В окружающую среду свинец поступает главным образом с выбросами двигателей автотранспорта; используется в элементах электропитания, в красках, при изготовлении стекла.

В краевой и центральной частях поверхности слоевища лишайника, как и в целом на всей его поверхности, наибольшую долю составляют атомы трёх элементов ($K > Ca > Fe$), доля которых около 10 % и более (табл. 1). Вклад атомов Si и S более 5 %, а Al, P и Cl – 2-3 %. Средняя доля каждого из большинства других элементов на поверхности слоевища *X. parietina* менее 1 %, хотя показатели атомов ряда элементов (Mn, Zn, Sr, Pb) превышают это значение (табл. 1).

Показатели атомных процентов элементов чрезвычайно переменны – значения коэффициентов вариации для целого слоевища находятся в пределах от 29 до 81 %, для краевой части – 16-84 %, центральной – 17-73 % (табл. 1).

Таблица 1. Средняя доля (M, %) атомов элемента, стандартная ошибка ($\pm m$), минимальные – максимальные показатели (Мин.-макс.), коэффициент вариации (KB, %) на поверхности краевой части слоевища *X. parietina*(A), центральной части (Б) и всего слоевища (B); n – число точек для измеренных на поверхности слоевища

Элемент	А (n=11)			Б (n=6)			В (n=17)		
	M $\pm m$	Мин.-макс.	KB.(%)	M $\pm m$	Мин.-макс.	KB.(%)	M $\pm m$	Мин.-макс.	KB.(%)
Al	2.17 ± 0.44	0.00-4.2 7	67	3.07 ± 0.88	0.23-6.2 5	70	2.49 ± 0.42	0.00-6.2 5	69
Si	7.2 ± 1.26	1.89-14. 18	53	9.21 ± 1.94	3.65-15. 37	52	8.31 ± 1.04	1.89-15. 37	52
P	2.94 ± 0.23	2.14-4.8 9	26	1.92 ± 0.49	0.57-3.9 5	63	2.58 ± 0.25	0.57-4.8 9	40
S	8.90 ± 1.06	5.06-14. 65	39	5.34 ± 1.11	1.93-7.7 5	51	7.64 ± 0.88	1.93-14. 65	47
Cl	3.77 ± 0.41	1.41-6.0 6	36	1.83 ± 0.47	0.62-3.2 8	62	3.08 ± 0.38	0.62-6.0 6	51
K	28.40 ± 2.26	15.69-3 6.88	26	20.07 ± 3.83	9.10-35. 11	47	25.46 ± 2.16	9.10-36. 88	35
Ca	28.57 ± 1.96	19.93-4 0.48	23	10.95 ± 1.02	6.15-12. 86	23	22.35 ± 2.47	6.15-40. 48	46
Ti	0.88 ± 0.13	0.00-1.3 4	50	1.38 ± 0.10	0.98-1.7 4	17	1.05 ± 0.11	0.00-1.7 4	43
Cr	0.11 ± 0.03	0.00-0.2 6	82	0.15 ± 0.02	0.06-0.2 0	33	0.13 ± 0.02	0.00-0.2 6	62
Mn	1.85 ± 0.13	1.47-2.8 3	23	1.35 ± 0.19	0.93-2.2 0	35	1.68 ± 0.12	0.93-2.8 3	29
Fe	9.14 ± 1.33	3.25-15. 43	48	36.92 ± 4.39	25.13-5 0.77	29	18.95 ± 3.72	3.25-50. 77	81
Co	0.24 ± 0.05	0.00-0.4 5	63	0.61 ± 0.09	0.41-0.9 5	38	0.37 ± 0.06	0.00-0.9 5	68
Ni	0.26 ± 0.04	0.13-0.5 7	46	0.17 ± 0.04	0.03-0.2 7	53	0.23 ± 0.03	0.03-0.5 7	52
Cu	0.62 ± 0.04	0.40-0.8 7	24	0.71 ± 0.11	0.29-1.0 4	38	0.65 ± 0.05	0.29-1.0 4	29
Zn	1.16 ± 0.05	0.89-1.3 7	16	1.97 ± 0.38	1.09-3.3 3	41	1.44 ± 0.15	0.89-3.3 3	43
As	0.55 ± 0.07	0.27-0.9 7	42	0.62 ± 0.18	0.17-1.2 9	73	0.57 ± 0.08	0.17-1.2 9	54
Sr	1.35 ± 0.08	1.08-1.9 2	19	1.93 ± 0.51	0.90-4.2 0	64	1.55 ± 0.19	0.90-4.2 0	50
Ba	0.38 ± 0.10	0.00-0.7 9	84	0.34 ± 0.06	0.08-0.5 0	44	0.36 ± 0.06	0.00-0.7 9	72
Pb	0.89 ± 0.13	0.25-1.6 9	48	1.47 ± 0.33	0.74-2.9 9	55	1.09 ± 0.15	0.25-2.9 9	58

Количественные показатели различий между краевой и центральной частями слоевища статистически значимы (критерий t, $p \leq 0.05$) для атомов 10 элементов, при этом доля атомов P, S, Cl, K,

Ca, Mn больше в периферийной части слоевища, а Fe, Co, Zn, Pb – в центральной (табл. 1). Для остальных элементов (Al, Si, Ti, Cr, Ni, Zn, As, Sr, Ba) различия количественных показателей между периферийной и центральной частями слоевища были статистически не достоверными ($p \leq 0,05$). При этом для большинства из них, за исключением Ni и Ba, можно отметить более высокие величины в центральной части в сравнении с краевой. Особенно показательны максимальные величины (табл. 1).

Полученные нами результаты трудно сравнивать с данными других исследователей, поскольку, в отличие от большинства работ, мы измеряли элементы только на поверхности слоевища. Доступные нам данные об элементах на поверхности слоевищ, с одной стороны, относятся к представителям другого вида (*Hypogymnia physodes*), причём трансплантированных на сроки 2 и 3 месяца в зону действия медеплавильного завода, с другой – исследованные поверхности слоевищ не делили на периферийную и центральную части (Williamson et al., 2004; Purvis et al., 2013). Отметим, что различия концентраций элементов между периферийной и центральной частями слоевищ лишайников целиком были установлены несколько десятилетий назад. Так, J. oSchutte (1977) нашла, что у лишайника *Flavoparmelia* (*Parmelia*) *caperata*, диаметр слоевища которого был 8 см, концентрация Cr в центральной части слоевища более чем в 2 раза превышала этот показатель в периферийной части. Аналогичные данные установлены относительно концентрации Pb в слоевищах листоватых лишайников (Hale, Lawrey, 1985; Bargagli et al., 1987; Schwartzman et al., 1987). Наши данные также показывают более высокую долю атомов свинца в центральной части поверхности слоевища *X. parietina* в сравнении с краевой. Измерение концентраций элементов в разных частях слоевищ *Flavoparmelia* (*Parmelia*) *caperata*, собранных в Тоскане (Италия), как и в нашем исследовании, свидетельствует, что концентрации некоторых элементов (Co, Cu, Mo, Zn) статистически значимо выше в периферийной части слоевища, тогда как концентрации таких элементов, как Al, Cd, Pb выше в центральной части (Loppi et al., 1997). Работа, обобщившая данные о концентрации 16 элементов в периферийной и центральной частях лишайников *Flavoparmelia* (*Parmelia*) *caperata* и *Xanthoria parietina* из многих пунктов Италии, свидетельствует, что в большинстве случаев концентрации элементов выше в центральных частях этих листоватых лишайников. Но в некоторых местах сбора образцов содержание отдельных элементов выше в периферийных частях (Nimis et al., 2001).

Корреляции между величинами атомных процентов одного и того же элемента в периферийной и центральной частях слоевища *X. parietina* у нас статистически значимы всего для нескольких элементов, причём для S, Cr, Mn величины коэффициентов положительные, а для Si, Ca, Co, As, Ba они отрицательные. Очень различны корреляционные связи между элементами в периферийной и центральной частях поверхности *X. parietina*. В первой наибольшее число статистически значимых положительных связей имеет Ca (с Al, Si, Cr, Mn, Ni, Pb), а отрицательных – Al (с S, K, Co, Zn, As). В центральной части по значимым положительным связям выделяется Cu (с Cr, Mn, Fe, Co, Zn, As, Sr, Ba, Pb), а по отрицательным – Cl (с Ti, Fe, Co, Cu, Zn, As, Sr, Ba, Pb). Поскольку измерения доли атомов проводили только на верхней поверхности слоевища, мы пока не можем по найденным корреляциям делать однозначные заключения о степени мобильности тех или иных элементов.

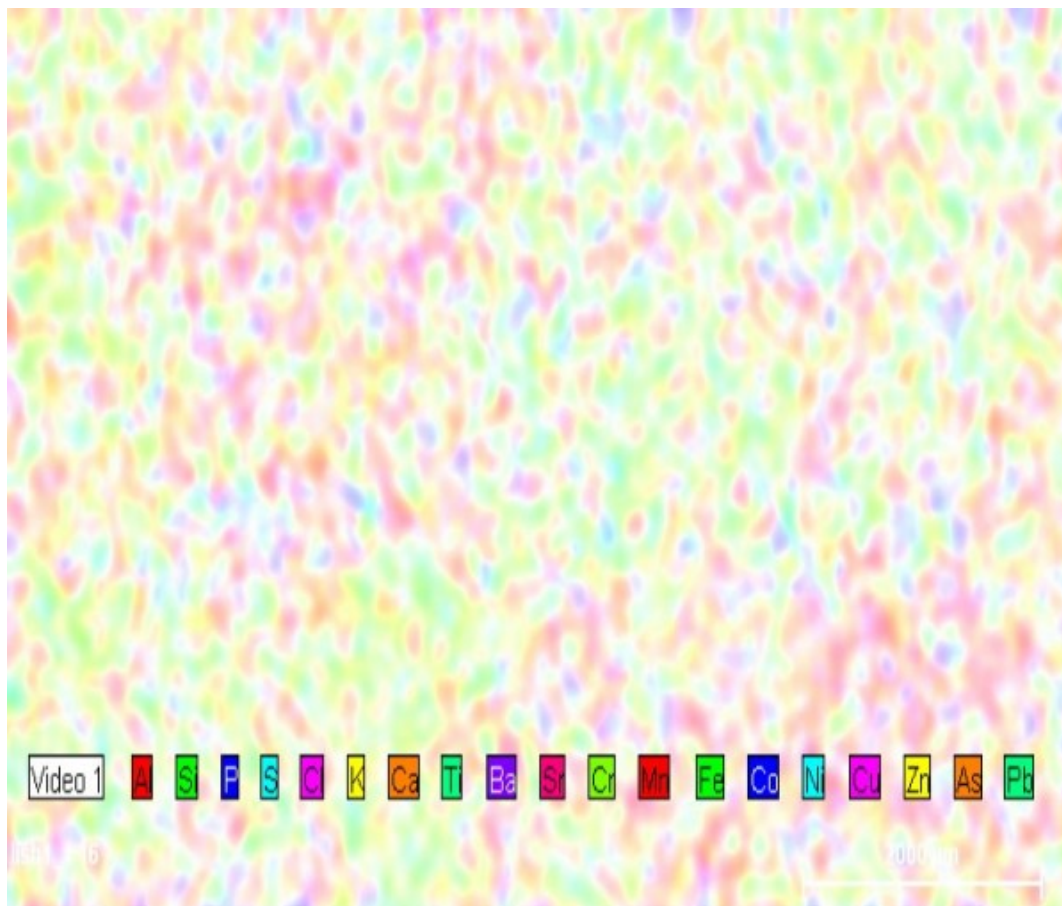


Рис. 5. Распределение 19 элементов на участке поверхности слоевища *X. parietina*, выявленное сканированием его поверхности

Fig. 5. Allocation of 19 elements on the section of *X. parietina* thallus, revealed by scanning its surface

Проведённое сканирование распределения элементов на части верхней поверхности слоевища *X. parietina* выявило как все 19 элементов (рис. 5), показанных в табл. 1, так и особенности распределения по поверхности слоевища (рис. 6-10). Так, Al представлен на поверхности лишайника в виде как отдельных частиц элемента, так и их скоплений (рис. 6).

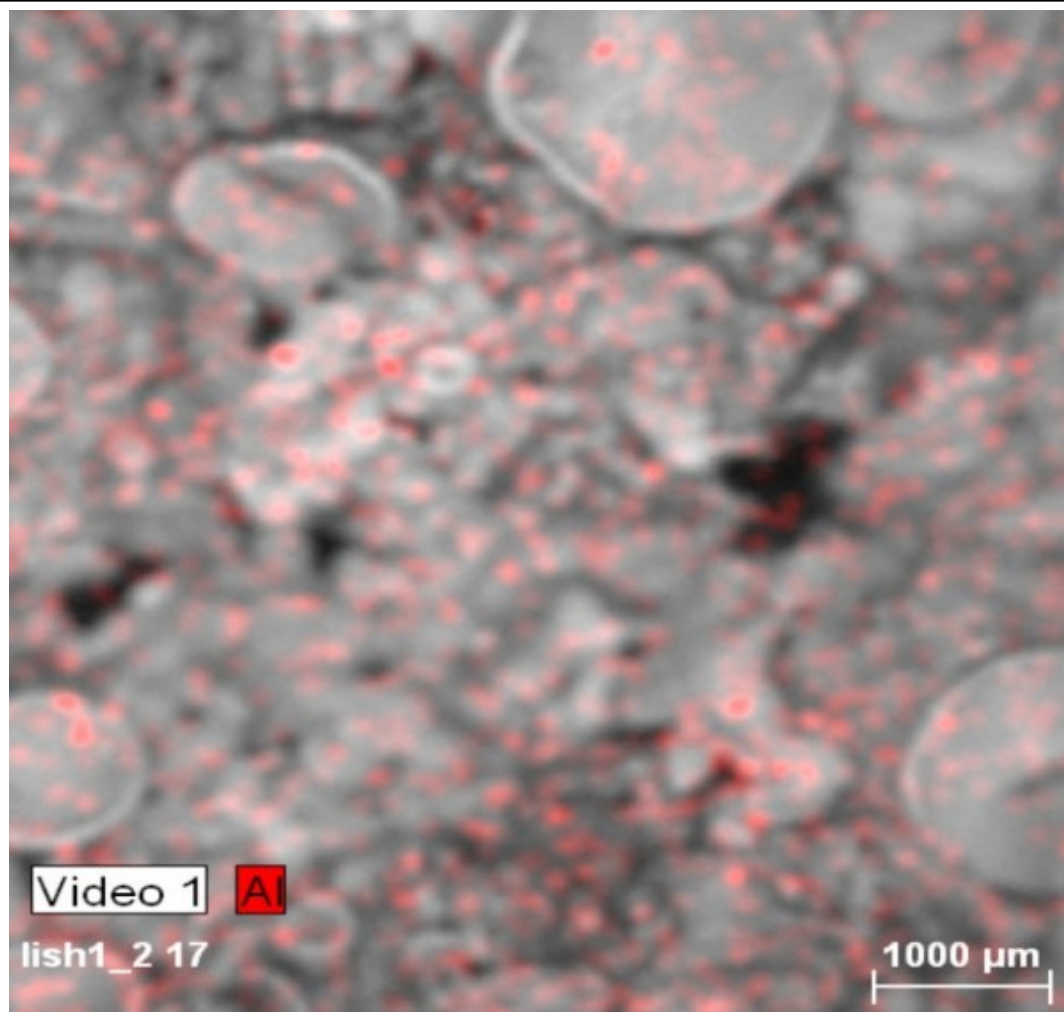


Рис. 6. Распределение атомов алюминия (Al) на участке поверхности слоевища *X. parietina*

Fig. 6. Allocation of Al on the section of *X. parietina* thallus revealed by scanning its surface

Железо (Fe) и свинец (Pb) образуют на поверхности большие пятна, насыщенность цвета которых возрастает с увеличением количества элемента (рис. 7 и 10). Сложную мозаику представляет распределение марганца (Mn)

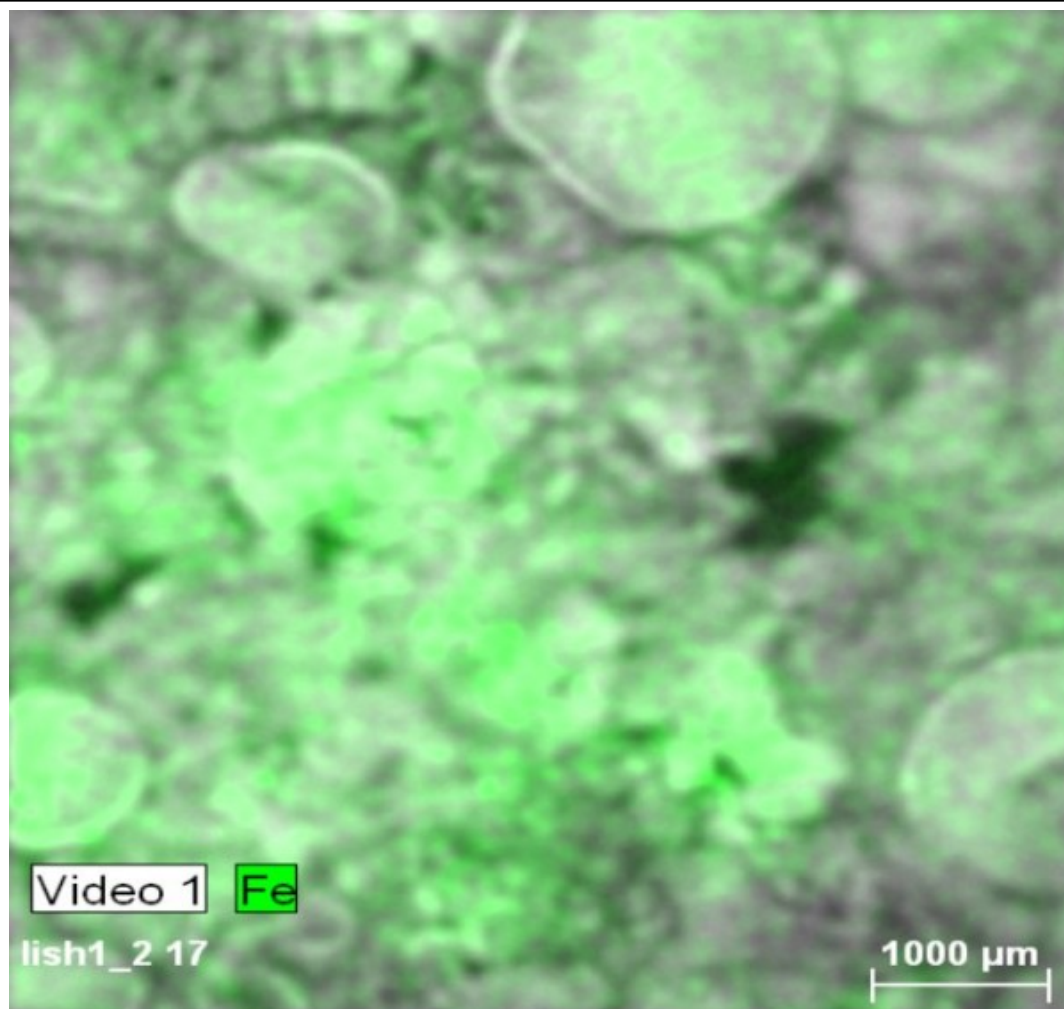


Рис. 7. Распределение атомов железа (Fe) на участке поверхности слоевища *X. parietina*
Fig. 7. Allocation of Fe on the section of *X. parietina* thallus revealed by scanning its surface

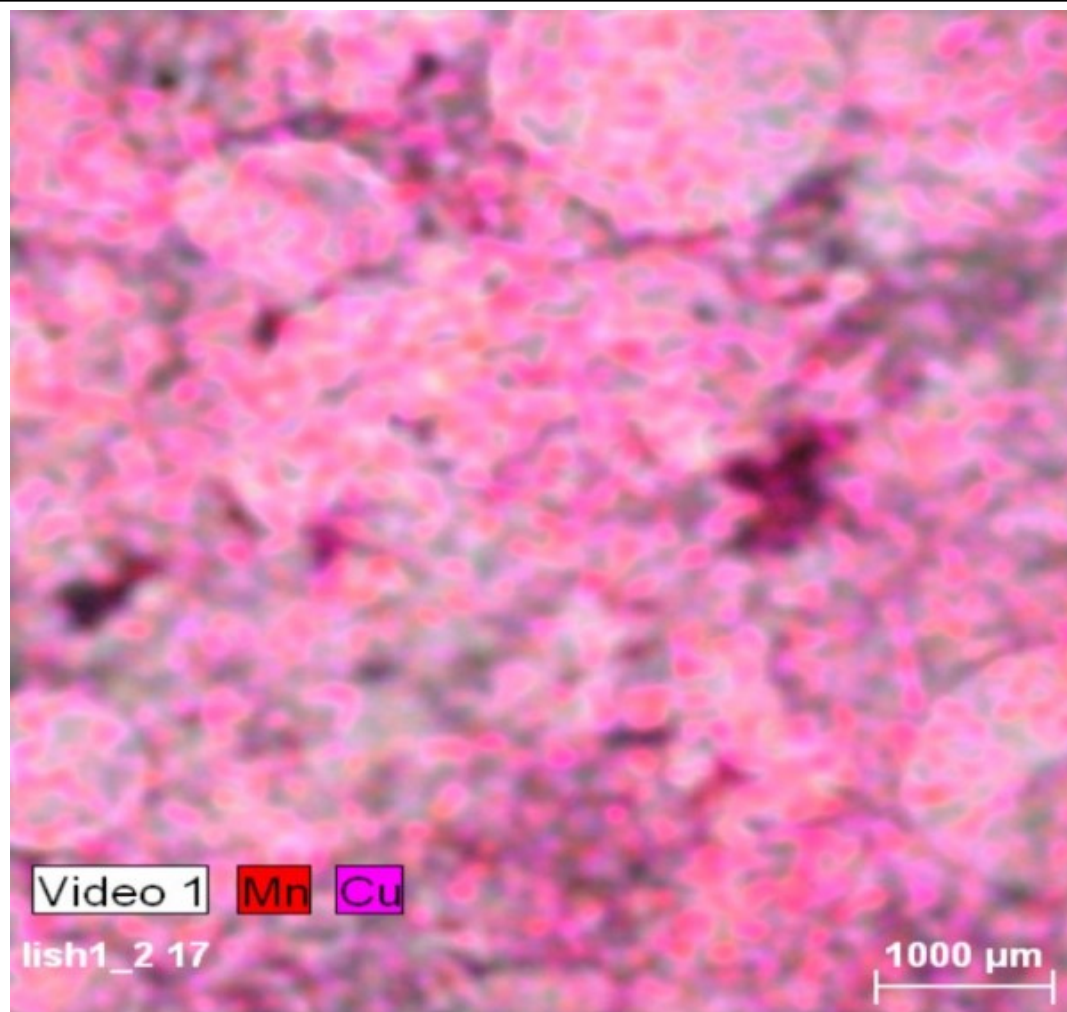


Рис. 8. Распределение атомов марганца (Mn) и меди (Cu) на участке поверхности слоевища *X. parietina*

Fig. 8. Allocation of Mn and Cu on the section of *X. parietina* thallus revealed by scanning its surface and copper (Cu) (рис. 8), cobalt (Co) and nickel (Ni) (рис. 9). Визуально наблюдается соответствие величин коэффициентов вариации элементов картине их распределения по поверхности слоевища, выявленная сканированием его участка – чем больше величина коэффициента, тем разреженнее и бледнее на рисунках пятна и цвет, соответствующие элементу.

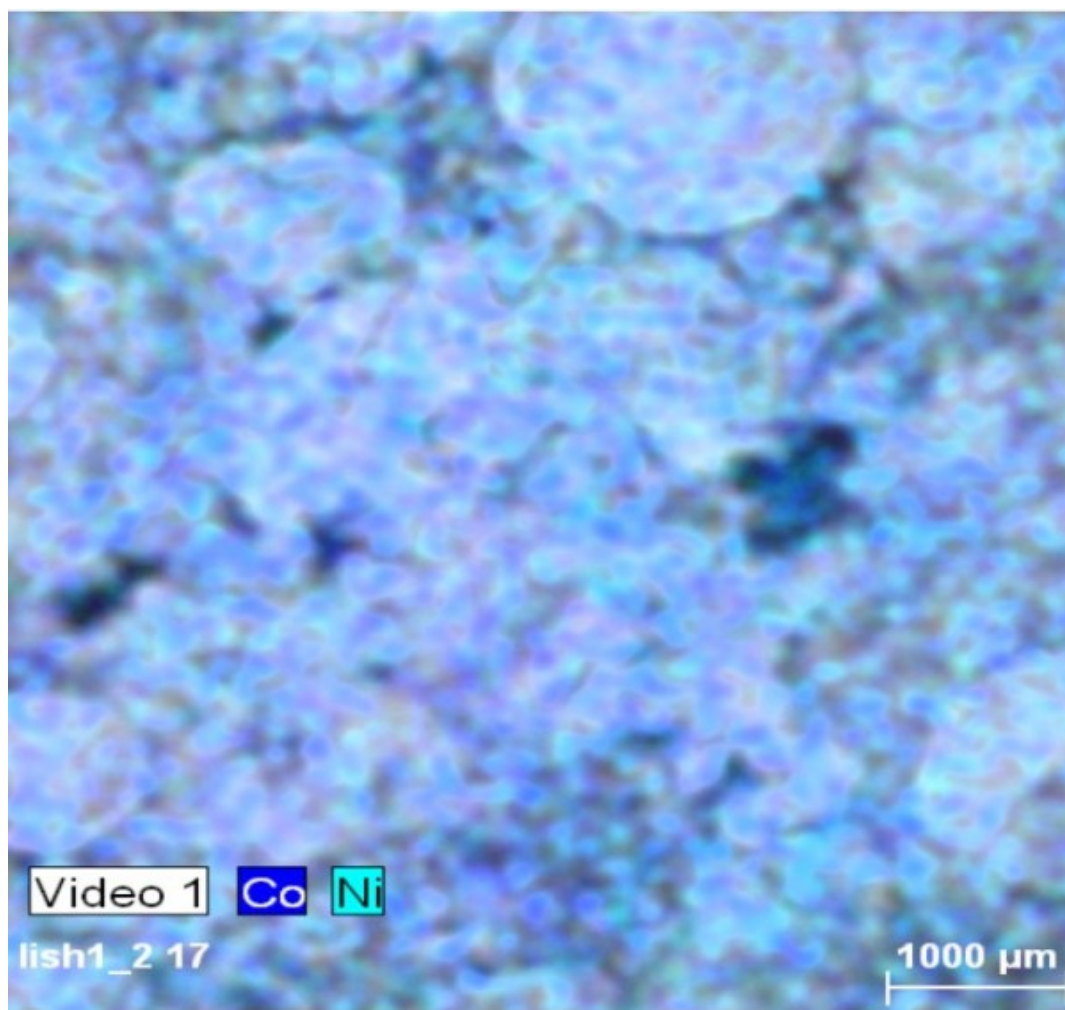


Рис. 9. Распределение атомов кобальта (Co) и никеля (Ni) на участке поверхности слоевища *X. parietina*

Fig. 9. Allocation of Co and Ni on the section of *X. parietina* thallus revealed by scanning its surface

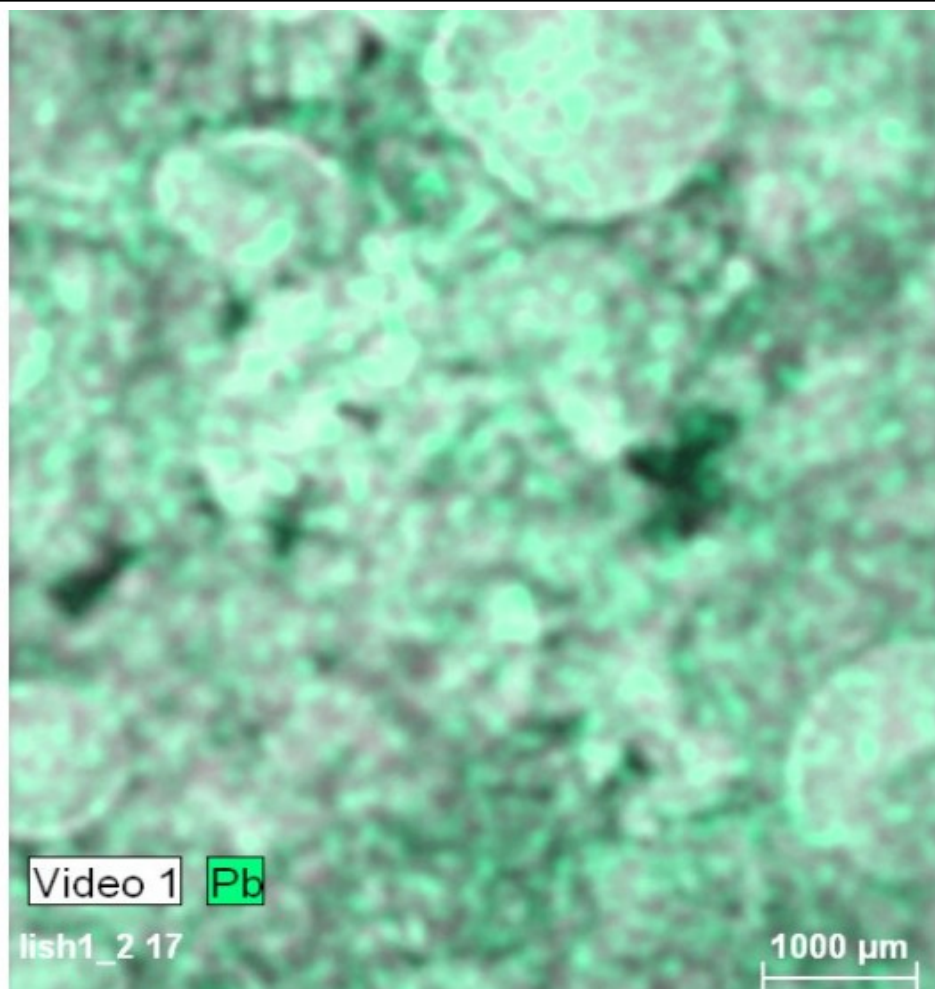


Рис. 10. Распределение атомов свинца (Pb) на участке поверхности слоевища *X. parietina*
Fig. 10. Allocation of Pb on the section of *X. parietina* thallus revealed by scanning its surface

Закключение

Результаты исследования свидетельствуют, что не разрушающая образец микрорентгеновская флуоресцентная спектроскопия позволяет получать количественные и качественные сведения о составе элементов и их распределении на поверхности слоевища лишайника. Представленные данные в целом соответствуют характеру распределения элементов в слоевищах других видов лишайников, установленному рядом исследователей, использовавших инструментарий, требующий разрушения образца при его подготовке для измерения. Использование микрорентгенофлуоресцентного спектрометра упростило пробоподготовку и значительно снизило затраты времени на измерение. Исследованный образец *X. parietina* остался неповреждённым, и он может быть использован для выяснения других особенностей распределения элементов в слоевище, в том числе и в его внутренних частях. Результаты нашего исследования также подтверждают высказанные ранее рекомендации (Бязров, 2002, 2005; Бязров, Пельгунова, 2012а), что при использовании лишайников в сравнительных исследованиях как акцепторов элементов и соединений для измерения необходимо отбирать слоевища одного возраста, поскольку наблюдаются количественные различия между элементами периферийных (молодых) и центральных (старших) частей слоевищ листоватых лишайников.

Библиография

Бязров Л. Г. Лишайники в экологическом мониторинге. [Lichens in ecological monitoring] М.: Научный мир. 2002. 336 с.

Бязров Л. Г. Лишайники – индикаторы радиоактивного загрязнения. [Lichens as indicators of radioactive contamination] М.: КМК. 2005. 476 с.

Бязров Л. Г. , Пельгунова Л. А. Оценка соотношения некоторых элементов и их распределения на поверхности слоевища лишенизированного гриба *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. не разрушающим образцом микрорентгенофлуоресцентным спектрометром (μ -РФС) M4 Tornado // Принципы экологии. 2013. № 3. С. 37-52.

Бязров Л. Г. Эпифитные лишайники г. Москвы: современная динамика видового разнообразия. [Epiphytic lichens of Moscow city: recent changes of species diversity] М.: КМК. 2009. 146 с.

Бязров Л. Г. Динамика видового разнообразия эпифитных лишенизированных грибов Южного округа Москвы [Dynamics of species diversity of epiphytic lichenized fungi in the southern district of Moscow city] // Принципы экологии. 2013. Т. 2, № 1. С. 32-48. URL: <http://ecopri.ru>

Бязров Л. Г., Пельгунова Л. А. Динамика содержания элементов в слоевищах эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* из Подмоскovie [Dynamics of the elements content in thalli of epiphytic lichen *Hypogymnia physodes* from Moscow suburb] // Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2010. № 1. С. 90.

Бязров Л. Г., Пельгунова Л. А. Пространственно-временные тренды величин концентрации некоторых элементов в слоевищах эпифитных лишайников из Подмоскovie и ряда районов Москвы [Spatial-temporal trends of some elements concentration in thalli of epiphytic lichens from near of Moscow site and some districts of Moscow city] // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 2012а. Т. 117, вып. 1 С. 59-69.

Бязров Л. Г., Пельгунова Л. А. Градиентный анализ содержания мышьяка (As) в слоевищах эпифитного лишайника для установления воздействия металлургического завода на окружающую территорию [The gradient analysis of the arsenic (As) content in thalli of epiphytic lichen for an estimation of influence of a metallurgic factory on environment] // Современная микология в России. Том 3. М.: Национальная академия микологии. 2012б. С. 243.

Общероссийский классификатор ингредиентов выбросов вредных веществ [Russian classificatory of ingredients of unsalutary substances emissions] // Электр. ресурсы. URL: <http://citysoft.mosmap.ru/ClassIng/ClassIng.htm>

Пельгунова Л. А., Бязров Л. Г. Первые данные о концентрации элементов в слоевищах эпифитного лишайника на деревьях центра Москвы [First data about the elements concentration in in thalli of epiphytic lichen on trees in the centre of Moscow city] // Современная микология в России. Т. 2. М.: Национальная академия микологии. 2008. С. 534.

Эмсли Д. Элементы [The elements] / Пер. с англ. М.: Мир. 1993. 256 с.

Achotegui-Castells A., Sardans J., Ribas A., Peñuelas J. Identifying the origin of atmospheric inputs of trace elements in the Prades Mountains (Catalonia) with bryophytes, lichens, and soil monitoring // Environmental Monitoring & Assessment 2013. V. 185. P. 615-629.

Augusto S., Maguas C., Branquinho C. Understanding the performance of different lichen species as biomonitors of atmospheric dioxins and furans: potential for intercalibration// Ecotoxicology. 2009. V. 18. P. 1036-1042.

Bargagli R., Iosco F. P., D'Amato M. L. Zonation of trace metal accumulation in three species of epiphytic lichens belonging to the genus *Parmelia* // Cryptogamie, Bryologie, Lichenologie. 1987. V. 8. P. 331-337.

Bontempi E., Bertuzzi R., Ferretti E., Zucca M., Apostoli P., Tenini S., Depero L.E. Micro X-ray fluorescence as a potential technique to monitor in-situ air pollution // Microchim Acta. 2008. V. 161. P. 301-305.

Brown D.H. Toxicity studies on the components of an oil-spill emulsifier using *Lichina pygmaea* and *Xanthoria parietina* // Marine Biology. 1973. V. 18. P. 291-297.

Hale M. E., Lawrey J. Annual rate of lead accumulation in the lichen *Pseudoparmelia baltimorensis* // Bryologist. 1985. V. 88. P. 5-7.

Loppi S., Nelli L., Ancora S., Bargagli R. Accumulation of trace elements in the peripheral and central parts of a foliose lichen thallus // Bryologist. 1997. V. 100. P. 251-253.

Бязров Л. Г. , Пельгунова Л. А. Оценка соотношения некоторых элементов и их распределения на поверхности слоевища лишенизированного гриба *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. не разрушающим образцом микрорентгенофлуоресцентным спектрометром (μ-РФС) M4 Tornado // Принципы экологии. 2013. № 3. С. 37-52.

Nimis P.L., Andreussi S., Pittao E. The performance of two lichen species as bioaccumulators of trace metals // The Science of the Total Environment. 2001. V. 275. P. 43-51.

Purvis O.W., Williamson B.J., Spiro B., Udachin V., Mikhailova I.N., Dolgoplova A. Lichen monitoring as a potential tool in environmental forensics: case study of the Cu smelter and former mining town of Karabash, Russia// In: Pirrie D., Ruffell A., Dawson L. A. (eds.) Environmental and Criminal Geoforensics. Geological Society, London. 2013. Special Publications № 384. <http://dx.doi.org/10.1144/SP384.6>.

Schutte J.A. Chromium in two corticolous lichens from Ohio and West Virginia // Bryologist. 1977. V. 80. P. 279-283.

Schwartzman D. M., Kasim L., Johnson S. & J. H. Quantitative monitoring of airborne lead pollution by a foliose lichen // Water, Air, & Soil Pollution. 1987. V. 32. P. 363-378.

Williamson B. J., Mikhailova I., Purvis O. W., Udachin V. 2004. SEM-EDX analysis in the source apportionment of particulate matter on *Hypogymnia physodes* lichen transplants around the Cu smelter and former mining town of Karabash, South Urals, Russia // The Science of the Total Environment. 2004. V. 322. P. 139-154.

Благодарности

Работа выполнена по плану НИР Лаборатории экологического мониторинга в регионах АЭС и биоиндикации Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН и частично финансировалась программой фундаментальных исследований президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Estimation of the proportion of some elements and their distribution on a surface of thallus of lichenized fungus *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. using sample-nondestructive μ -XRF spectrometer M4 Tornado

BIAZROV
Lev

*Institute of ecology & evolution RAS,
lev.biazrov@rambler.ru*

PELGUNOVA
Lyubov

Institute of ecology & evolution, platon@sevin.ru

Keywords:

Biomonitoring
lichens
Xanthoria parietina
composition of elements
 μ -XRF
distribution of elements
surface of thallus
periphery of thallus
central part of thallus

Summary:

The composition of 19 elements - Al, Si, P, S, Cl, K, Ca, Ti, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, As, Sr, Ba, Pb - were compared in the peripheral (younger) and central (older) parts of the upper surface of the epiphytic lichen *Xanthoria parietina* thallus from the bark of *Sorbus aucuparia* in Moscow city using sample-nondestructive μ -XRF spectrometer. This species is often used in biomonitoring of air quality. The results showed that the elements content was highly variable. Mean values of atomic percent of Fe, Co, Zn, and Pb were statistically higher in the central part of the upper surface, while P, S, Cl, K, Ca, and Mn were higher in the peripheral part. Differences between other elements were not statistically valid, but there is a trend to greater maintenance of the majority of the elements on the surface of the central part of the thallus. Mapping the distribution of some elements on the part of the thallus surface is presented.



УДК 528.854.4

Анализ зависимости качества вод по гидрохимическим показателям от освоенности водосборов

ИВИЧЕВА

Ксения Николаевна

ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский
институт озерного и речного рыбного хозяйства»,
xiu.ivicheva@yandex.ru

ФИЛОНЕНКО

Игорь Владимирович

ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский
институт озерного и речного рыбного хозяйства»,
igor_filonenko@mail.ru

Ключевые слова:

водосборный бассейн
геоинформационные системы
качество вод
гидрохимические индексы
предельно допустимые
концентрации

Аннотация:

Методами ГИС построены водосборные бассейны для ряда рек Вологодской области и проведена оценка их освоенности. Территория каждого водосборного бассейна делилась на 3 категории: малоосвоенные территории, территории, занятые сельхозугодьями, населенными пунктами. Выявлена зависимость качества поверхностных вод по гидрохимическим показателям от величины антропогенного присутствия.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Н. М. Калинкина

Получена: 16 апреля 2013 года

Опубликована: 22 января 2014 года

Введение

Реки Вологодской области находятся в неудовлетворительном состоянии. Практически все водотоки нашей области характеризуются как загрязненные, грязные, очень грязные (3 и 4 классы качества вод по данным Вологодского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды). Любая территория, на которой ведется хозяйственная деятельность находится в пределах какого-либо водосбора. Характер хозяйственной деятельности на водосборе, наряду с прямыми сбросами, влияет на качество вод в реках. В свою очередь, качество вод в водотоке является индикатором экологического состояния территории его водосбора. Водоток вместе с его водосборным бассейном составляет единую геоэкологическую систему. При оценке экологического состояния системы водосбор — река проводится количественный анализ различной хозяйственной деятельности на водосборе (Сидоренко, 2003; Иванов, Мазуркин, 2004; Ясинский, 2009). В том числе учитываются площади лесов, болот, сельхозугодий, населенных пунктов. Территории, занятые лесами, подвергаются наименьшему антропогенному воздействию, в силу чего они не оказывают негативного влияния на качество вод в водотоке. С сельхозугодий происходит смыв биогенов в водотоки. При оценке экологического состояния водосборов за основу берутся картографические материалы, данные статистики, натурные исследования. Разрабатываются методологические подходы к оценке влияния водосборов на качество вод в реках. Мы предложили метод оценки этих территорий на водосборе путем анализа космических снимков. Целью нашей работы явился анализ зависимости качества вод от степени освоенности водосборов рек Вологодской области.

Материалы

Были использованы данные по качеству поверхностных вод из докладов о состоянии окружающей среды Вологодской области за период с 2003 по 2010 годы: индекс загрязнения воды (ИЗВ), удельный комбинаторный индекс загрязнения воды (УКИЗВ, рассчитывается с 2006 г.), данные о превышении предельно допустимых концентраций (ПДК) (Государственный доклад..., 2004; Доклад о..., 2005—2011). Индексы (ИЗВ, УКИЗВ) рассчитываются Вологодским ЦГМС на основании концентраций 15 основных загрязняющих веществ, наиболее характерных для всей территории России. До 2005 г. оценка качества поверхностных вод выполнялась без учета загрязняющих веществ, повышенные концентрации которых носят природный характер, рассчитывался индекс ИЗВ (Доклад о..., 2006). Для анализа брались данные по 16 створам на 13 водотоках: рр. Андома, Андога, Большая Ельма, Вага, Вологда (2створа), Кошта, Леденьга, Содема, Старя Тотьма, Тошня (2 створа), Шограш, Юг, Ягорба (2 створа) (рис. 1). По ряду водотоков имеются данные не за весь период.

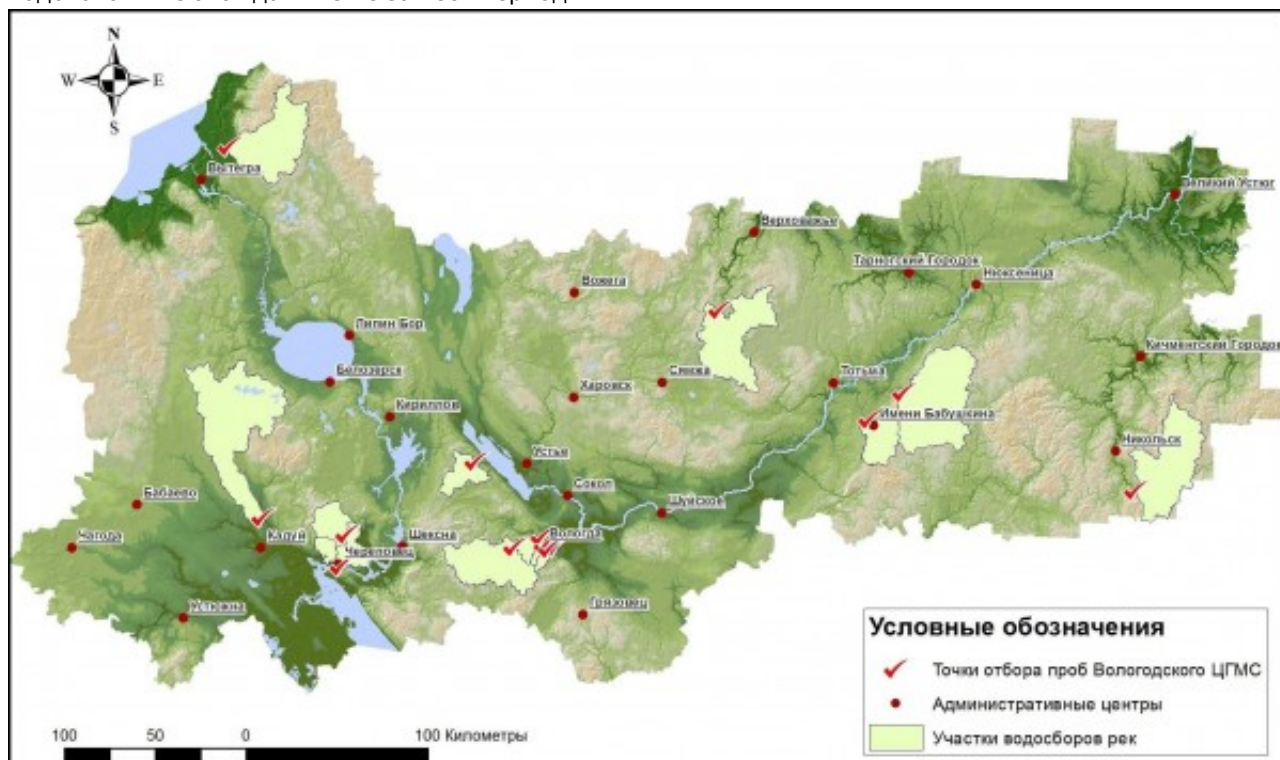


Рис. 1. Расположение анализируемых водосборов на карте Вологодской области

Fig. 1. Location of analysed water catchments in the map of Vologda region

В качестве векторной основы была взята гидрологическая сеть из базы данных Вологодской лаборатории ФГБНУ ГосНИОРХ. В качестве растровой основы были использованы космические снимки земной поверхности мультиспектральной (6 диапазонов) съемки 30-метрового разрешения, сделанные камерой ETM + спутника Landsat7 Геологической службы США (USGS) за период 2000—2007 гг.

Методы

Для работы с пространственными данными использован программный пакет ArcGIS 10. Для каждого водотока с помощью модуля ArcGIS Spatial Analyst инструментом Hydrology были построены полигоны водосборов до точки отбора проб (точка отбора проб задавалась в качестве устья, далее мы обозначаем построенные полигоны как участки водосборов). Для рек, где анализировались 2 створа наблюдения, было построено по 2 водосборных полигона. Тематическая обработка снимков Landsat проводилась с помощью Windows-приложения ScanEx Image Processor. В рамках векторной основы площади водосборов каждой реки была проведена классификация снимков Landsat в приложении ScanEx Image Processor методом ISODATA на 16 классов. Снимок земной поверхности классифицировался по категориям: участки, занимаемые лесами, болотами, вырубками, территории, занятые сельскохозяйственными угодьями, и населенные пункты (рис. 2). Далее выделенные участки объединялись по степени поступления с них аллохтонных веществ антропогенного происхождения. При анализе участки, занимаемые лесами, болотами и зарастающими вырубками, были включены в одну категорию как малоосвоенные, так как они подвергаются минимальному антропогенному воздействию.

Территории, занятые населёнными пунктами, испытывают максимальное антропогенное воздействие. Для расчета значений коэффициента корреляции Пирсона использован пакет анализа Microsoft Excel.

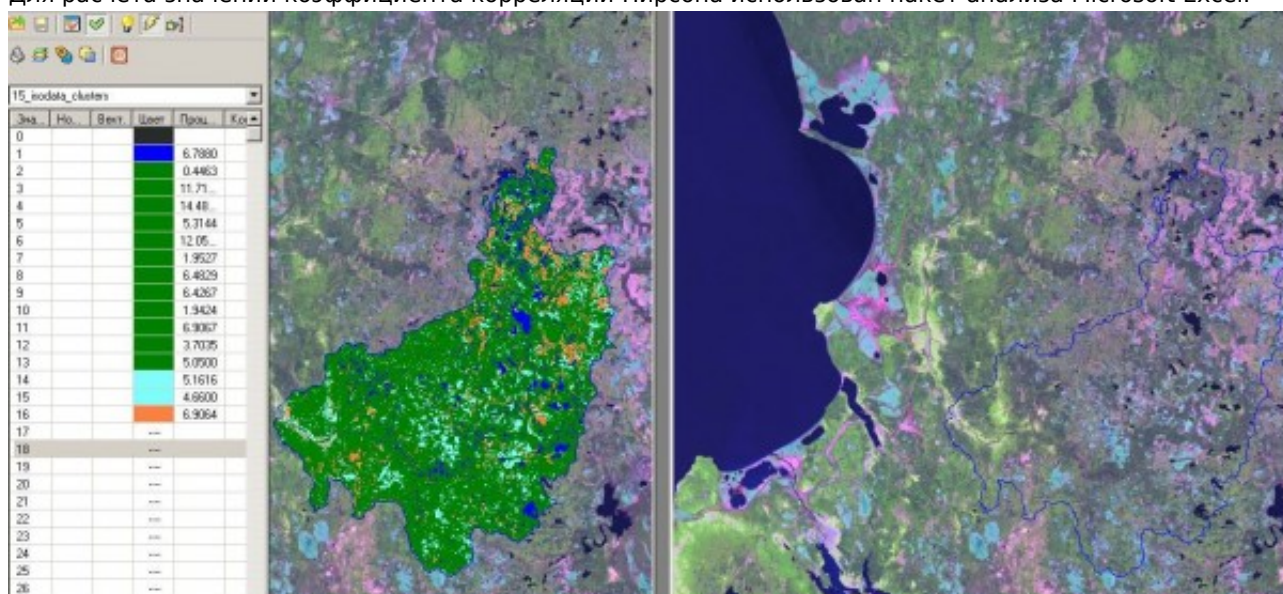


Рис. 2. Пример классификации участка водосбора р. Андомы в ScanEx Image Processor методом ISODATA

Fig. 2. Example of classification of the part of catchment of river Andoma in ScanEx Image Processor by the method ISODATA

Результаты

В результате проведенного анализа было рассчитано соотношение малоосвоенных территорий, сельхозугодий и населенных пунктов на участках водосборов рек (табл. 1). Доля малоосвоенных территорий составляет от 6.3 до 100 % и зависит от близости к крупным населенным пунктам. Для ряда рек характерна высокая доля болот. Населенные пункты на участках водосборов в целом не превышает 8 % от площади, за исключением рек небольшой протяженности, протекающих на значительном своем протяжении по территории крупных городов (Содема, Кошта, Шограш). Доля сельхозугодий на участках водосборов существенно больше для водотоков, которые протекают в окрестностях или по территории крупных промышленных центров. Для большинства рек сельхозугодия составляют от 20 до 30 % от площади, для некоторых из них — более 40 %, а для двух — более 50 %. Таким образом, сравниваемые нами реки имеют большой диапазон освоённости участков водосборов, зависящий, в первую очередь, от приближенности к крупным промышленным центрам.

Таблица 1. Результат классификации участков водосборных площадей рек Вологодской области по снимкам земной поверхности ETM+ спутника Landsat7

	Площадь участка водосбора, км ²	Доля на водосборе, %					малоосвоенных территорий	сельхозугодий	населенных пунктов
		водоемов	болот	лесов	вырубок				
Андога-д.Никольское	2251.5	4.2	56.7	39.1			100		
Андома-д.Рубцово	1238.6	6.8	9.9	76.4	6.9		100		
Вага-д.орецкая	1327.5		10.2	74.5	7		91.7	8.3	
Вологда-до города	1369	0.6		65.7			66.4	28.53	5.2
Вологда-после города	2720	0.35		61.2			61.5	31.24	7.3
Большая Ел ьма-д.Филотино	337.6			73.5			73.5	26.5	
Кошта-Череповец	131.8			20.7			20.7	60.3	19

Леденга-д. 445	1.3	86.1	3.4	90.8	7.1	2.1
Юрманьга						
Содема 38.6		6.3		6.3	42.2	51.5
Старая Тоть 1833.6	8.3	83.2		91.5	8.5	
ма-д.Демьяновский погост						
Тошня-выше1091.2	0.3	61.7		62	35.8	2.2
города						
Тошня-водо 1200.1	0.4	58.7		59.1	38.7	2.2
забор						
Шограш 60.3		12.4		12.4	58.1	29.5
Юг-д.Перма 1454.6				97.5	2.5	
с						
Ягорба-д.Мо 354.3		58.5		58.5	41.5	
стовая						
Ягорба-Черевец 634.7	2.3	5.5	51.9	59.7	38.1	2.2
повец						

Значения индексов загрязнения воды Вологодского ЦГМС, рассчитанные на основе гидрохимических показателей приведены в таблицах (табл. 2, табл. 3). В целом значения индексов для каждой реки колеблются в пределах одного класса качества, переходя из разряда в разряд, либо между двумя классами. Тенденции ухудшения или улучшения качества вод в водотоках за рассматриваемый промежуток времени не наблюдается. Для некоторых водотоков отмечены сильные колебания значений индексов в разные годы, что, вероятно, было вызвано случаями экстремального превышения концентраций ряда загрязняющих веществ вследствие аварийных сбросов предприятий.

Таблица 2. Значения индексов ИЗВ за 2003—2010 гг. по данным Вологодского ЦГМС*

	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010
Андога-д.	0.65	0.73	0.7	0.55	0.66	0.68	0.66	0.73
Андома-д. Рубцово	0.58	0.55	0.58	0.48	0.44	0.44	0.68	0.67
Вага-д. Глу борецкая	0.58	0.83	0.76	0.6	0.72	0.64	0.76	0.88
	1.14	0.7	1.18	2.07	1.07	0.94	1.23	1.19
	3.05	2.86	3.14	2.64	4.35	2.92	4.15	3.5
Большая Ельма-д. Филютино	0.83	0.59	0.63	0.73	0.58	0.7	0.64	0.76
	5.16	3.22	3.82	4.41	4.87	4.38	3.02	2.58
	1.11	1.01	1.52	1.68	0.99	0.81	0.99	1.49
Старая Тот	0.64	0.7	0.7	0.77	0.71	0.78	0.92	0.74
	1.16	1.13	1.35	1.02	0.82	0.82	-	-
	0.97	1.01	1.11	0.94	0.81	0.94	1.02	0.9

Юг-д. Пермас	0.39	0.37	0.55	0.45	0.47	0.45	0.55	0.39
Ягорба-д. Мостовая	1.55	1.47	1.37	1.55	1.43	1.27	1.65	2.13
	1.23	1.1	1.01	0.94	0.99	0.91	0.93	1.18

* (Государственный доклад..., 2004; Доклад о..., 2005—2011)

Таблица 3. Значения индексов УКИЗВ за 2006—2010 гг. по данным Вологодского ЦГМС *

	2006	2007	2008	2009	2010
Андога-д. Никольское	4.34	3.54	3.19	3.67	3.33
Андома-д. Рубцово	2.72	2.84	2.61	3.67	3.27
Вага-д. Глуборецкая	3.34	3.23	3.71	3.53	4.36
Вологда-до города	5.24	2.82	3.88	4.54	4.32
Вологда-после города	5.16	5.32	5.03	5.54	6.02
Большая Ельма-д. Филютино	3.44	2.71	3.23	2.72	3.6
Кошта-Череповец	6.55	6.92	6.45	6.29	6.11
Леденьга-д. Юрманьга	5.44	4.57	3.61	4.01	5.06
Содема	7.96	9.79	6.47	7.43	7.64
Старая Тотьма-д. емьяновский погост	4.55	3.7	3.96	3.71	3.05
Тошня-выше города	2.49	4.24	3.36	3.36	-
Тошня-водозабор	3.21	3.49	4.63	4.39	4.48
Шограш	9.55	10.16	8.16	8.4	7.45
Юг-д. Пермас	2.75	1.93	2.77	3.03	1.98
Ягорба-д. Мостовая	5.03	4.73	3.55	4.93	5
Ягорба-Череповец	4.22	4.31	3.91	3.75	4.41

* (Государственный доклад..., 2004; Доклад о..., 2005—2011)

Корреляционная зависимость (между долей на водосборе малоосвоенных территорий, сельхозугодий населенных пунктов и гидрохимических индексов) представлена в таблицах 4, 5. Значения индексов ИЗВ и УКИЗВ прямо пропорциональны увеличению загрязнения — поэтому оба индекса показывают обратную корреляцию с долей на участке водосбора малоосвоенных территорий и прямую с долей территорий разной степени освоенности. Для ИЗВ колебания коэффициента корреляции составили от 0.58 до 0.95, для УКИЗВ — от 0.68 до 0.9. Для ИЗВ можно говорить о сильной статистической взаимосвязи с представленностью на водосборе территорий разной степени освоенности в период с 2003 по 2008 годы. В 2009 и 2010 годы наблюдается уже средняя статистическая зависимость. Для УКИЗВ во всех случаях (за исключением 2006 г.) можно говорить о достоверной корреляционной зависимости качества вод от доли на участке водосборов территорий разной степени освоенности. В целом значения коэффициентов корреляции для УКИЗВ выше, чем для ИЗВ. Как для ИЗВ, так и для УКИЗВ значения коэффициентов корреляции с долей на участке водосборов сельхозугодий несколько ниже, чем с долей малоосвоенных территорий и населенных пунктов. Помимо этого, ИЗВ проявляет большую зависимость от доли на участках водосборов населенных пунктов, чем малоосвоенных территорий.

Таблица 4. Значения коэффициентов корреляции ИЗВ и участков водосборного бассейна с разным покрытием

Значения ИЗВ	Доля на водосборе, %		
	малоосвоенных территорий	сельхозугодий	населенных пунктов
2003	-0.83	0.74	0.95
2004	-0.78	0.7	0.85
2005	-0.77	0.67	0.91

2006	-0.81	0.72	0.95
2007	-0.74	0.65	0.87
2008	-0.81	0.71	0.94
2009	-0.65	0.58	0.73
2010	-0.67	0.62	0.66

Таблица 5. Значения коэффициентов корреляции УКИЗВ и участков водосборного бассейна с разным покрытием

Значения УКИЗВ	Доля на водосборе, %		
	малоосвоенных территорий	сельхозугодий	населенных пунктов
2006	-0.82	0.68	0.82
2007	-0.88	0.7	0.9
2008	-0.9	0.8	0.82
2009	-0.89	0.75	0.86
2010	-0.88	0.77	0.82

Данные о кратности превышения ПДК по некоторым загрязняющим веществам представлены в таблице 6. Медь и железо являются одними из основных ингредиентов, влияющих на уровень загрязнения рек. Превышение в поверхностных водах концентрации этих веществ зачастую обусловлено генезисом и природными особенностями территории. Превышение содержания БПК₅ обусловлено антропогенным влиянием и прослеживается на реках, где наблюдается сброс бытовых вод.

Таблица 6. Данные о кратности превышения ПДК по меди и железу и биологическому потреблению кислорода в реках в 2009 и 2010 гг. по данным Вологодского ЦГМС*

	2009			2010		
	Fe	Cu	БПК ₅	Fe	Cu	БПК ₅
Андога-д.Никол 7 ьское		3.4	-	4.2	3.7	-
Андома-д.Рубцо8.7 во		2.5	1.1	7.5	2.9	-
Вага-д.Глуборе 4.6 цкая		3.7	1	3.3	3.5	1.1
Вологда-до 2.2 города		5.1	1.6	1.9	8	1.4
Вологда-после 1.9 города		4.3	3.5	2.3	4.4	3.3
Большая Ельма-2.3 д.Филютино		4.8	-	1.4	5.1	1.5
Кошта-Черепов 1.9 ец		5.5	1.9	2	6.6	2
Леденьга-д.Юр 4.2 маньга		1.8	1.4	2.2	3.5	1.4
Содема -	-	-	2.3	-	-	2.8
Старая Тотьма- 2.8 д.Демьяновски		3,5	1.2	1.5	2.1	1.2
й погост						
Тошня-выше -	-	-	1.6	-	-	-
города						
Тошня-водозаб -	-	-	1.4	-	-	1.7
ор						
Шограш -	-	-	3.1	-	-	2.5
Юг-д.Пермас 4.4		2.1	-	3.6	2.9	-
Ягорба-д.Мосто 2.1 вая		2.3	2.2	1.1	2.3	2
Ягорба-Черепов 2.8 ец		4.2	1.1	2.2	3.6	1.4

*(Доклад о..., 2010—2011)

Корреляционные зависимости между кратностью превышения ПДК по меди, железу, БПК₅ представлены в таблице 7. Кратность превышения ПДК по железу имеет прямую зависимость с долей на участках водосборов малоосвоенных территорий и обратную зависимость с долей сельхозугодий и населенных пунктов. Содержание железа показывает сильную (более 0.7) статистическую зависимость с долей на водосборе малоосвоенных территорий и населенных пунктов в 2009 г. и среднюю — в 2010 г. С долей на участке водосбора населенных пунктов наблюдается низкая статистическая зависимость.

Можно говорить о незначительном влиянии наличия населенного пункта на содержание железа в поверхностных водах. Кратность превышения ПДК по меди имеет обратную зависимость с долей на участках водосборов малоосвоенных территорий и прямую зависимость с долей сельхозугодий и населенных пунктов. По значению коэффициентов корреляции как в 2009, так и в 2010 г. можно говорить о средней статистической зависимости содержания меди от представленности на участках водосборов территорий с разной степенью освоенности. Кратность превышения ПДК по БПК₅ также имеет обратную корреляционную зависимость от доли на участках водосборов малоосвоенных территорий и прямую зависимость от доли сельхозугодий и населённых пунктов. По значениям коэффициентов корреляции во всех случаях можно говорить о средней статистической зависимости.

Таблица 7. Значения коэффициентов корреляции кратности превышения ПДК по железу, меди, БПК₅ и участков водосборного бассейна с разным покрытием

		Доля на водосборе, %		
		малоосвоенных территорий	сельхозугодий	населенных пунктов
2009	Fe	0.71	-0.75	-0.43
	Cu	-0.65	0.62	0.62
	БПК ₅	-0.61	0.56	0.51
2010	Fe	0.53	-0.59	-0.23
	Cu	-0.56	0.5	0.64
	БПК ₅	-0.67	0.55	0.63

Обсуждение

Качество вод водотока зависит от способа хозяйственного использования его водосбора. Для тех рек, где хозяйственная деятельность человека минимальна или практически отсутствует, качество вод выше, чем для рек, водосборы которых освоены в значительной степени. О значительной роли степени освоенности водосбора в формировании качества вод в реках свидетельствуют высокие значения коэффициентов корреляции. Индекс ИЗВ рассчитывается без учета веществ, повышенное содержание которых обусловлено их фоновым содержанием для данной территории. Поэтому ИЗВ показывает зависимость преимущественно от доли населенных пунктов на участках водосборов. Индекс УКИЗВ в равной степени зависит от территорий разной освоенности. Эксплуатируемые сельхозугодия на исследуемой территории в меньшей степени влияют на качество вод, чем малоосвоенные территории и населённые пункты. Такая ситуация может быть вызвана объединением при классификации в сельхозугодия как пашен, оказывающих непосредственное влияние на качество вод в реке путем вымывания удобрений, так и выпасов, менее загрязняющих воды.

Аналогичная зависимость от долей на водосборе малоосвоенных территорий, сельхозугодий и населенных пунктов показана нами и для гидробиологических индексов на других водотоках (Ивичева, Филоненко, 2012). Поскольку для сравнения гидрохимических индексов выбраны реки из разных частей области, то полученные нами данные можно экстраполировать на водосборы других водотоков. Высокие коэффициенты корреляции позволяют говорить о возможности оценки качества вод в водотоках путем анализа освоенности их водосборов методами дистанционного зондирования земной поверхности.

Кратность превышения ПДК по железу зависит от доли на участках водосборов малоосвоенных территорий, что подтверждает природное происхождение данного загрязнения. Не прослеживается влияния населенных пунктов на данный вид загрязнения. Кратность превышения ПДК по меди, в свою очередь, показывает противоположную зависимость от степени освоенности территорий. Данный вид загрязнения показывает прямую корреляцию с долей на участках водосборов населенных пунктов и сельскохозяйственных угодий, что противоречит факту природного происхождения этого загрязнения. Превышение концентрации по БПК₅ имеет обратную зависимость от доли на участках водосборов малоосвоенных территорий и прямую зависимость от доли сельхозугодий и населенных пунктов. Это свидетельствует об антропогенном происхождении загрязнения легко окисляемыми веществами по величине БПК₅.

Заключение

Результаты, полученные при анализе снимков земной поверхности, хорошо согласуются с данными исследований инструментальными методами оценки состояния поверхностных вод. Так качество поверхностных вод зависит от доли на водосборе малоосвоенных территорий, сельхозугодий населенных пунктов, классифицированных по снимкам Landsat. Оба индекса (ИЗВ и УКИЗВ) показали

прямую зависимость от доли на водосборе освоенных территорий и обратную от доли малоосвоенных, определённых таким же способом. Индекс УКИЗВ демонстрирует большую корреляцию, чем ИЗВ. Концентрация железа показывает прямую зависимость от доли малоосвоенных территорий, что вероятно обусловлено фоном содержанием этого вещества на данной территории. Загрязнение поверхностных вод легко окисляемыми веществами по величине БПК₅ прямо зависит от величины освоенности территории в связи с поступлением аллохтонного вещества антропогенного происхождения.

Библиография

Государственный доклад «О состоянии окружающей природной среды Вологодской области в 2003 году» / Правительство Вологодской области, департамент природных ресурсов и охраны окружающей среды Вологодской области, Главное управление природных ресурсов и охраны окружающей среды МПР России по Вологодской области. Вологда, 2004. 223 с.

Доклад о состоянии и охране окружающей среды Вологодской области в 2005 году / Правительство Вологодской области, департамент природных ресурсов и охраны окружающей среды Вологодской области. Вологда, 2006. 199 с.

Доклад о состоянии и охране окружающей среды Вологодской области в 2006 году / Правительство Вологодской области, департамент природных ресурсов и охраны окружающей среды Вологодской области. Вологда, 2007. 222 с.

Доклад о состоянии и охране окружающей среды Вологодской области в 2007 году / Правительство Вологодской области, департамент природных ресурсов и охраны окружающей среды Вологодской области. Вологда, 2008. 234 с.

Доклад о состоянии и охране окружающей среды Вологодской области в 2008 году / Правительство Вологодской области, департамент природных ресурсов и охраны окружающей среды Вологодской области. Вологда, 2009. 232 с.

Доклад о состоянии и охране окружающей среды Вологодской области в 2009 году / Правительство Вологодской области, департамент природных ресурсов и охраны окружающей среды Вологодской области. Вологда, 2010. 236с.

Доклад о состоянии и охране окружающей среды Вологодской области в 2010 году / Правительство Вологодской области, департамент природных ресурсов и охраны окружающей среды Вологодской области. Вологда, 2011. 236с.

Иванов А. А., Мазуркин П. М. Экологическая оценка водосборов малых рек (на примере Республики Марий Эл). Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. 108 с.

Ивичева К. Н., Филоненко И. В. Анализ влияния освоенности речных бассейнов на качество вод методами ГИС // Принципы экологии. 2012. № 2. С. 76—81. <http://ecopri.ru> (дата обращения 10.11.12)

Сидоренко А. В. Комплексная экодиагностика речного бассейна в целях организации устойчивого природопользования (на примере бассейна реки Раздольной): Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Санкт-Петербург, 2003. 22 с.

Ясинский С. В. Формирование гидрологического режима водосборов малых равнинных рек: Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. Москва, 2009. 54 с.

Analysis of relation between water quality according to chemical indexes and water catchment area use

IVICHEVA
Ksenya

*State Research Institute of Lake and River Fisheries,
xiu.ivicheva@yandex.ru*

FILONENKO
Igor

*State Research Institute of Lake and River Fisheries,
igor_filonenko@mail.ru*

Keywords:

catch basin
geographic information systems
water quality
hydrochemical indexes
limit concentrations

Summary:

Catch basins for a number of the rivers of Vologda region were framed using ARCGIS 10, method Hydrobiology, and their usage was assessed. Parts of catchments for 11 small and medium rivers with different anthropogenic stress were analyzed. The area of each catch basin was divided into 3 categories: little-developed, agricultural and urban ones. For 3 city rivers 2 categories were analyzed. The data on catchment area use were recorded for all sites from satellite image with ScanEx Image Processor. Areas of 3 land-use types (forest, agriculture, and urbanized terrain) were calculated. Forest on the parts of catchments composed from 12 to 100%, urbanized terrain composing from 0 to 51,5 %. Areas of different categories were compared with hydrochemical indexes of water quality. Indexes of water quality showed strong positive correlation with the areas of urbanized terrains on the parts of catchments (0,81-0,95), but weak correlation with areas of agriculture (0,62-0,8). As for the forest areas, they showed strong negative correlation (-0,75...-0,9). Indexes of water quality were sensitive to negative anthropology influence.



УДК 574.24

Оценка факторов, определяющих размеры тела сеголеток травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) перед зимовкой

КУТЕНКОВ
Анатолий Петрович

ФГБУ Заповедник «Кивач», stapesy@mail.ru

МОСИЯШ
Сергей Сергеевич

Саратовское отделение ГосНИОРХ,
smosiyash@yandex.ru

Ключевые слова:

Rana temporaria
ювенильные особи
длина тела
период нагула
влияние факторов

Аннотация:

Проведенные рядом авторов специальные оценки влияния размерных, плотностных и временных переменных на морфологическую изменчивость сеголеток видов лягушек, размножение которых происходит в нестабильной обстановке временных водоемов, выявили сложный и неоднозначный характер зависимости. В настоящей работе на основе анализа многолетнего ряда данных (22 года) установлено, что погодные условия в летние месяцы определяют размеры сеголеток перед зимовкой как непосредственно, так и косвенно — через длительность личиночного развития и периода нагула.

Результаты были предсказуемы, однако наша работа смогла дать количественную оценку характера воздействия. В частности, множественный регрессионный анализ позволил установить, что совместное влияние варьирующих температуры воздуха, количества осадков и продолжительности личиночного периода объясняет 61 % многолетней изменчивости размеров сеголеток *Rana temporaria* в конце периода нагула.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Г. А. Лада

Получена: 16 декабря 2013 года

Опубликована: 22 января 2014 года

Введение

Вопросам роста сеголеток лягушек, начальные стадии развития которых проходят в нестабильных условиях временных водоемов, посвящены подробные исследования в природе и эксперименты. Целью было выяснить, как зависят их размеры от вариабельности размера икринок, от особенностей роста и развития личинок, от исходных размеров лягушат при появлении на суше и специфики их роста в первые недели жизни.

Показано, что удельная скорость роста может зависеть или не зависеть от размеров прошедших метаморфоз особей, что большая изменчивость этой величины характерна как для мелких, так и для более крупных особей. Изменчивость размеров осенью может зависеть или не зависеть от времени выхода сеголеток и т. д. (Смирин, 1980; Ищенко, Леденцов, 1985; Ляпков, 1989 и др.).

Авторы подчеркивают, что во всех проявлениях изменчивости размеров на всех стадиях жизненного цикла бесхвостых земноводных существенную роль должны играть абиотические факторы,

однако исследования подобного рода, основанные на анализе многолетних рядов данных, нам неизвестны.

В изученных условиях у сеголеток лягушек есть обычно менее двух месяцев для того, чтобы достичь необходимых размеров и сформировать достаточные запасы энергии для успешной продолжительной зимовки (Кутенков, 2009). И сеголеткам популяций севера Европы приходится осуществлять эти процессы в условиях изменчивого и неустойчивого климата.

Цель нашего исследования, основанного на результатах многолетних наблюдений, состояла в выяснении роли погодных условий в период нагула сеголеток на формирование их размерной вариабельности перед зимовкой и количественная оценка влияния этих факторов.

Материалы

Работа проведена в заповеднике «Кивач» (южная Карелия, Кондопожский р-н), где с начала 1980-х гг. вели наблюдения за популяцией *R. temporaria* (Кутенков, 1998). Занимаемая ею территория площадью около 60 га включает удобный зимовочный водоем (неглубокая порожистая река), хвойно-лиственный лес и луга, используемые как нагульные местообитания, а также около 60 нерестилищ лягушек (средние координаты 62° 16' 35" с. ш., 33° 59' в. д.). В центре участка расположена метеостанция заповедника, непрерывные наблюдения на которой проводятся с 1969 г. (Скороходова, 2008).

Завершившие метаморфоз лягушата широко и достаточно быстро расселяются по территории, концентрируясь в открытых стациях и по опушкам, где и осуществляют нагул. Их рост фактически прекращается в первую декаду сентября из-за снижения температуры воздуха, и до ухода на зимовку у них остаются 1.5–2 недели. В годы наблюдений в период с 28 августа по 8 сентября делали однократные обходы луговых участков, собирали сеголеток, с помощью штангенциркуля измеряли у них длину тела (от конца морды до клоаки, точность до 0.1 мм) и выпускали обратно. Промеры производили в 1981 г. и, с отдельными пропусками, в 1988–2013 гг., всего 22 года наблюдений. В разные годы в выборках оказывались по 8–80 экз., в среднем 34 экз. Пропуски, а также малые выборки обычно были вызваны очень низкой численностью животных новой генерации в отдельные годы. Всего за время работ измерили 741 экз. сеголеток.

Погодные характеристики с мая по сентябрь получены из данных метеостанции заповедника. Ежегодно фиксировали даты начала икрометания, вылупления головастика и начала выхода сеголеток в репродуктивных водоемах в пределах территории контрольной популяции *R. temporaria*.

Методы

Основные этапы репродуктивного цикла популяции травяной лягушки наступали в районе исследований в следующие сроки (приведены средние многолетние даты за последние 33 года): начало икрометания — 30 апреля, вылупление головастика — 11 мая, появление первых сеголеток (начало нагула) — 6 июля, окончанием нагула считали 1 сентября: среднесуточная температура воздуха первой декады сентября составляет для Кивача всего 10.7 °С (Скороходова, 2008).

Для анализа были избраны следующие переменные. Среднемесячная температура воздуха: трех летних месяцев (Т1), июля (Т2), первого месяца нагула сеголеток (средняя для 30 дней от даты появления сеголеток в данном году) (Т3), июля и августа (Т4). Сумма осадков, мм: в июле (Ос1), августе (Ос2) июле и августе (Ос3); количество суток с дождями, ≥ 1 мм: в июле (Ос4), августе (Ос5), июле и августе (Ос6). В качестве переменных длительности той или иной стадии развития и роста выбрали следующие сроки: дней от выклева головастика до появления сеголеток (Д1), дней нагула в июле и августе (Д2), дней нагула до 1 сентября (т. е. общая продолжительность нагула в данный сезон) (Д3).

Зависимой переменной служили средние размеры сеголеток в осенних выборках ($L_{сгл}$, мм).

Для оценки зависимости многолетнего варьирования размеров тела сеголеток перед зимовкой использовали метод множественного регрессионного анализа с пошаговым отбором независимых переменных (подробности см. Kutenkov, Mosiyash, 2000; Кутенков, 2009).

Статистическую обработку осуществляли в пакетах Statistica 6.0, MS Excel и StatGraphics for Windows.

Результаты

Вариация индивидуальных размеров тела сеголеток в конце нагула в суммарной выборке за все годы составляла от 13 мм до 36 мм. Вариация средних размеров в выборках разных лет ($L_{сгл}$) была от

16.6 до 27.2 мм, т. е. различалась более чем в полтора раза; средняя многолетняя величина составила 21.8 мм. Частотное распределение длины тела в суммарной выборке (рис. 1) таково, что размеры двух третей особей укладываются в диапазон 19–25 мм.

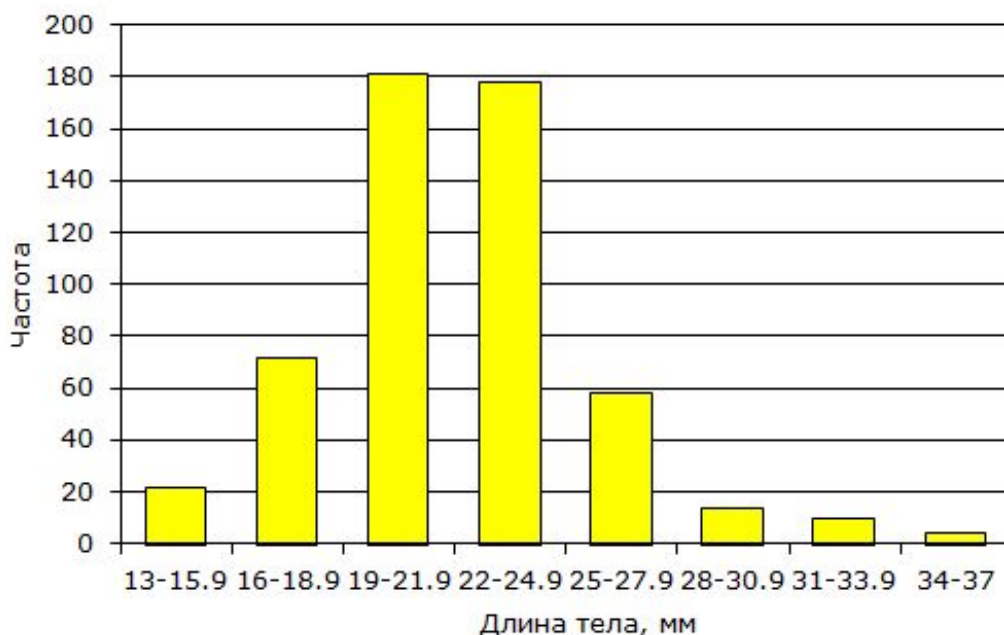


Рис. 1. Распределение сеголеток травяной лягушки по длине тела после окончания периода нагула ($n = 540$)

Fig. 1. Size (body length) distribution of young of the year of common frog at the end of foraging period ($n = 540$)

Вариации показателей температуры, количества и длительности осадков и продолжительности отдельных периодов жизни *R. temporaria*, использованных в расчетах, приведены в таблице. Ее анализ позволяет заметить следующее. Флуктуации погодных условий и сроков в годы наших наблюдений несущественно отличаются от таковых, рассчитанных для последней трети столетия, разве что показатели температуры воздуха и сумм осадков (средние и минимальные) оказались в нашем случае несколько выше. Это позволяет считать использованную «выборку» лет репрезентативной.

Значения летних температур влияют на конечные размеры сеголеток сильнее, чем любые другие действующие факторы. Обилие и продолжительность осадков в июле (Ос1, Ос4) негативно влияют на итоговые размеры сеголеток, тогда как их суммарные характеристики за период нагула (Ос3, Ос6) не играют никакой роли.

Таблица. Варьирование погодных характеристик и продолжительности периодов роста и развития личинок и сеголеток *Rana temporaria* в годы наблюдений и за последние 34 года. Сила влияния (ранговая корреляция Спирмена) на варьирование средних значений длины тела сеголеток

Показатель*	Вариация в годы наблюдений ($n = 22$)			в 1980–2013 гг. ($n = 34$)			Сила влияния, $n = 22$ $r_s (p)$
	сред.	max	min	сред.	max	min	
T1	15.0	16.8	13.1	14.9	16.8	12.8	0.84 (0.000)
T2	16.5	21.3	13.1	16.3	21.3	13.1	0.55 (0.009)
T3	17.2	21.9	14.1	16.7	21.9	12.8	0.64 (0.001)
T4	15.7	18.7	14.1	15.4	18.7	12.8	0.68 (0.0005)
O1	81.8	132.3	32.5	76.3	132.3	23.4	-0.58 (0.004)
Ос2	93.5	241.9	27.2	87.8	241.9	19.8	0.13 (н.д.)
Ос3	175.4	324.1	82.0	165.4	324.1	50.4	0.08 (н.д.)
Ос4	11	18	5	10	18	5	-0.25 (0.25)

Ос5	11	19	4	11	19	4	0.07 (н.д.)
Ос6	21	29	11	21	29	11	0.1 (н.д.)
Д1	59	74	44	58	74	43	-0.53 (0.001)
Д2	21	31	5	22	31	5	0.48 (0.02)
Д3	52	67	36	54	72	36	0.50 (0.02)

Примечание. * — определение показателей приведено в разделе «Методы».

Процедура пошагового отбора независимых переменных, значения которых приведены в таблице, выделила те из них, влияние которых на конечные размеры сеголеток ($L_{сгл}$) было наибольшим. Уравнение множественной регрессии имеет вид:

$$L_{сгл} = 11.71 + 1.16 \cdot T1 - 0.02 \cdot Ос1 - 0.1 \cdot Д1$$

Зависимость достоверна при уровне значимости $p = 0.0005$. Коэффициент детерминации этой регрессии $R^2 = 0.613$ (множественная корреляция $r = 0.78$). Иными словами, вариация конечных размеров сеголеток на 61.3 % определяется выделенными переменными. При этом на среднемесячную температуру июня-августа приходится 32.1 % суммарной доли влияния, на долю суммы осадков июля 9.6 % и на продолжительность личиночного развития — 19.6 %. Графическое сравнение наблюдаемых и рассчитанных значений размеров сеголеток дано на рис. 2.

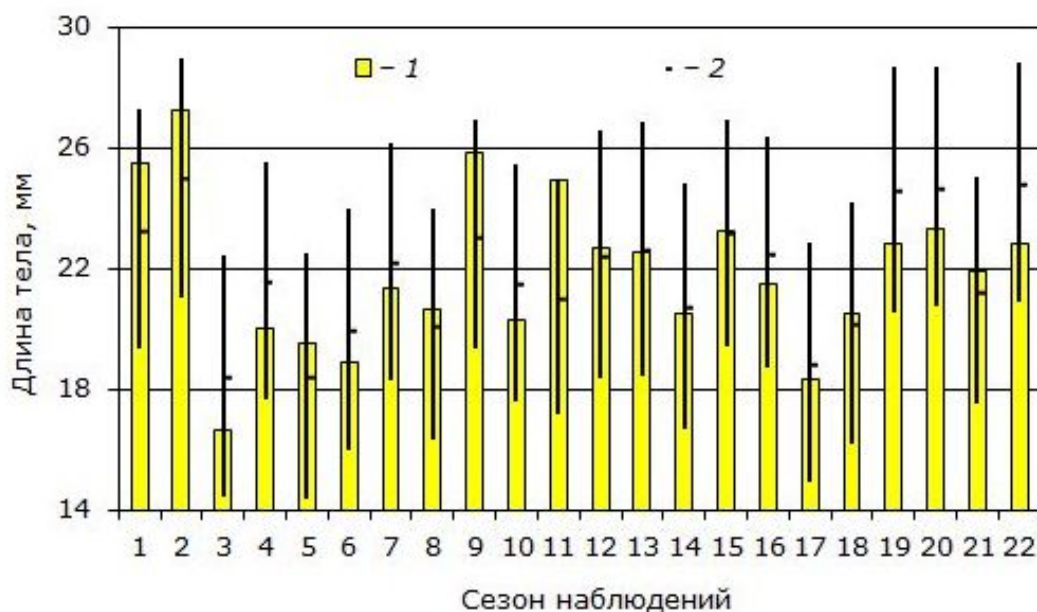


Рис. 2. Многолетняя вариация средних размеров сеголеток *Rana temporaria* после окончания периода нагула.

1 – наблюдаемые значения; 2 – рассчитанные значения, вертикальные линии соответствуют 95 % доверительному интервалу для средних значений

Fig. 2. Multiannual variations of the mean body length of *Rana temporaria* juveniles at the end of foraging period.

1 – observed data; 2 – predicted values computed using multiply regression method, with 95% confidence interval for means

Рассмотрим, как работают абиотические составляющие процесса роста сеголеток по отдельности и во взаимодействии. Примеры связей итоговых размеров сеголеток с отдельными переменными факторами внешней среды в изученных условиях показаны на рис. 3.

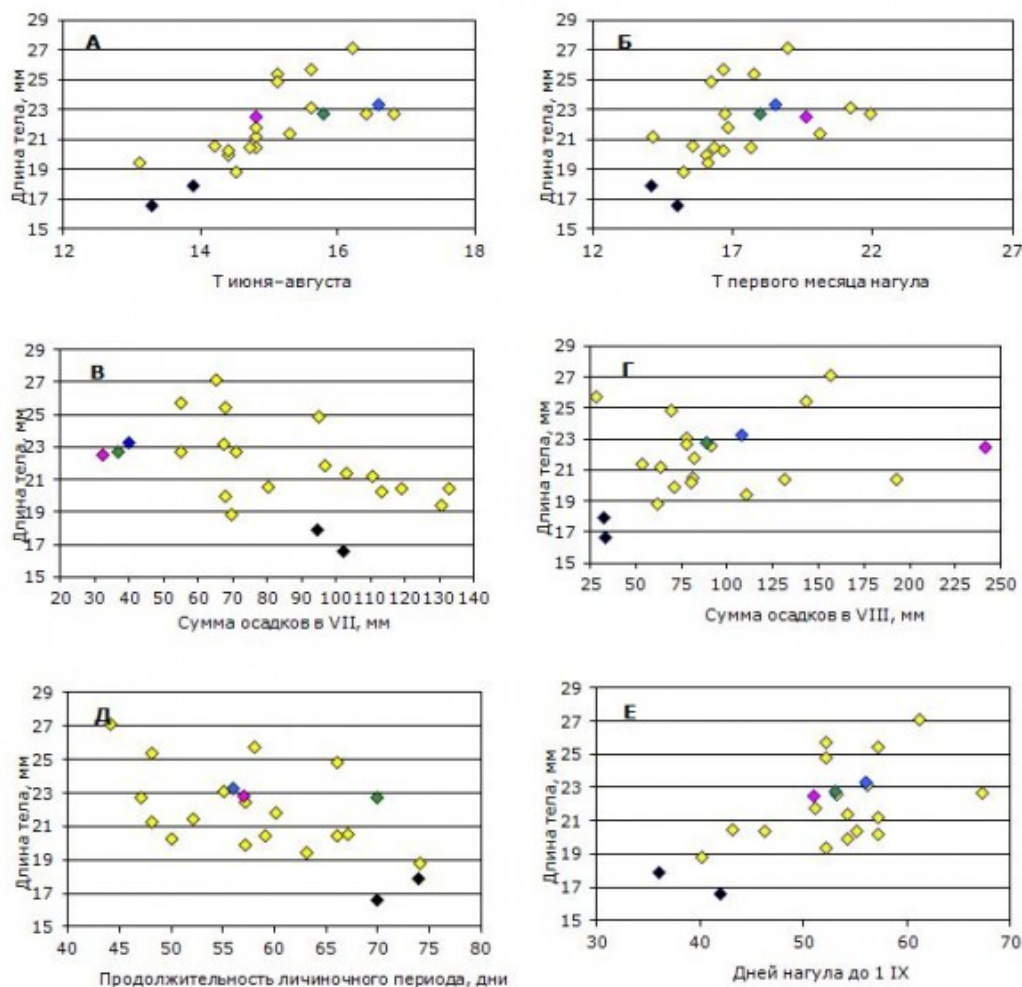


Рис. 3. Зависимости средних размеров сеголеток *Rana temporaria* к осени от характеристик периода нагула.

А — от средних температур июня - августа ($r_s = 0.84, p = 0.000$) и Б - первых 30 дней нагула ($r_s = 0.64, p = 0.001$); В — от количества осадков в июле ($r_s = -0.58, p = 0.004$) и Г — в августе ($r_s = 0.13$, недост.); Д - от продолжительности личиночного развития ($r_s = -0.53, p = 0.001$) и Е — общей продолжительности нагула ($r_s = 0.50, p = 0.002$). Зеленая метка соответствует генерации 2001 г., лиловая — 2003 г. и темно-голубая — генерации 2011 г.; черным цветом помечены генерации, имевшие минимальные размеры (1990 и 2008 гг.). Пояснения в тексте

Fig. 3. Dependences of mean body length of *Rana temporaria* juveniles on the parameters of foraging period by the beginning of autumn

А — on the mean air temperature in June - August ($r_s = 0.84, p = 0.000$) and Б — on the mean air temperature of the first 30 days of their life on land ($r_s = 0.64, p = 0.001$); В — on the amount of rainfall in July ($r_s = -0.58, p = 0.001$) and Г — in August ($r_s = 0.13$, n.s.); Д — from the duration of larval period ($r_s = -0.53, p = 0.001$) and Е — on the whole duration foraging (up to 1st of September). Green mark represents frog generation of 2001, purple — of 2003, and dark-blue — generation of 2011; black marks represent generation of 1990 and 2008, the least in size. Explanation is in the text.

Зависимость размеров сеголеток от количества осадков в июле и в августе оказалась противоположной по знаку (табл., рис. 3 В, Г). Следует отметить, что удаление из августовской выборки (рис. 3 Г) трех «отскакивающих» от общей тенденции точек увеличивает степень связи рассматриваемых переменных более чем вдвое ($r_s = 0.33, p = 0.16$).

Отрицательная зависимость конечной длины тела сеголеток от обилия осадков в июле не является линейной: после засушливых периодов начала наземной жизни (сумма осадков менее 50 мм) сеголетки, вопреки общей тенденции, явно испытывали некоторое угнетение роста. В такие условия

попали поколения 2001 (зеленая метка), 2003 (лиловая) и 2011 (темно-голубая метка) годов. Проследим за «приключениями» генераций этих лет (рис. 3).

Сеголетки поколения 2003 г. росли при средних значениях факторов «температура воздуха» (А, Б на рис. 3) и «продолжительность» (Д, Е), однако по количеству осадков в первую и вторую половины нагула этот сезон оказался контрастным и экстремальным. Август 2003 г. был самым дождливым за всю историю метеонаблюдений в «Киваче». За один из дней выпало 86.7 мм, а за месяц — 241.9 мм осадков. Средняя многолетняя сумма осадков за август — самый обильный на дожди месяц года — составляет 84.1 мм, а за год — 628.2 мм (Скороходова, 2008, обработка 1966–2005 гг.). Иными словами, только за одни сутки в августе 2003 г. воды выпало больше месячной нормы, а за весь месяц — почти 40 % нормы годовой. Тем не менее этот экстремум (напомним, в первую половину нагула обилие осадков сказывается отрицательно) никак не повлиял на размеры сеголеток: рассчитанные по уравнению и полученные в поле размеры сеголеток совпали до десятых долей мм (значения 22.5 и 22.5 мм). Их размеры близки таковым у генераций 2001 и 2011 гг.

Сеголетки поколения 2001 г. (зеленая метка) имели один из самых длительных периодов личиночного развития (рис. 3 Д), однако он был обусловлен очень ранним выклевом головастика — 1 мая, при средней многолетней 11 мая (за 34 года наблюдений). Все остальные контролируемые параметры периода нагула в 2001 г. оказались для этих лягушат оптимальными, исключая засушливость июля.

Поколения 1990 и 2008 гг., имевшие к осени минимальные в нашем многолетнем ряду средние размеры, выделены на рис. 3 черными значками. Они росли, по сути, в пессимальных условиях. Сроки их личиночного развития сильно затянулись: в 2008 г. первые сеголетки появились только 25 июля (продолжительность личиночного периода 74 дня) при средней многолетней 6 июля, и для роста им оставалось всего 36 дней (недобор до средней многолетней продолжительности нагула составил 30 %). В 1990 г. выход начался 13 июля. Относительно благоприятные по количеству осадков условия июлей обошли лягушат этих двух генераций стороной, а короткий нагул пришелся в основном на прохладный август (рис. 3 Б) с крайне низким количеством осадков (рис. 3 Г) — фактически «июль» в жизни этих поколений пришелся на август и был крайне неблагоприятным по двум основным показателям, использованным в нашем анализе. Для сравнения укажем, что сеголетки генерации 1988 г., имевшие самые крупные средние размеры в нашей выборке — 27.2 мм, завершили личиночное развитие всего за 44 дня и имели второй по продолжительности период нагула (рис. 3 Е).

Обсуждение

Размеры ювенильных особей бесхвостых земноводных умеренной климатической зоны — один из важнейших показателей их жизнеспособности: чем крупнее сеголетки, тем устойчивее они к неблагоприятным внешним воздействиям и тем больше у них шансов дожить до зимы и пережить ее (Ищенко, Леденцов, 1985; Ляпков, 1986, 1997; Feldman, 1987; Harper, Semlitsch, 2007). Цепь зависимостей, приводящая к итоговому разнообразию размеров тела сеголеток у видов, развитие которых проходит в нестабильной обстановке временных водоемов, достаточно сложна.

Морфологическая изменчивость сеголеток таких видов закладывается еще на стадии ооцитов. Исходная вариабельность размеров яиц включает как генетическую, так и средовую составляющую. Из разных по размеру яиц появляются головастики, обладающие разными скоростями роста и развития, а непредсказуемые условия личиночного развития (температура, химизм, плотность населения головастика и пр.) способны видоизменять ход этих процессов, что сказывается и на сроках метаморфоза, и на исходных размерах сеголеток (обзор см.: Ищенко, 1989).

Конечные размеры ювенильных особей перед зимовкой определяются их исходными размерами, вариабельностью скорости роста, избирательной смертностью в начале наземной жизни. Проведенные специальные оценки влияния размерных, плотностных и временных переменных на морфологическую изменчивость сеголеток *R. temporaria*, *R. arvalis* и *R. sylvatica* (Ищенко, Щупак, 1979; Смирин, 1980; Ищенко, Леденцов, 1985; Ляпков, 1986, 1988, 1989, 1995; Ляпков и др., 2000; Harper, Semlitsch, 2007) показали, что зависимость эта весьма замысловата. В тезисной форме ее можно выразить следующим образом.

1. На начальные размеры сеголеток существенно влияют как размах изменчивости скорости роста и темпа развития головастика, так и сроки выхода лягушат на сушу (имеется в виду растянутость сроков выхода сеголеток данной генерации). Однако сеголетки, выходящие в разное время, могут иметь одинаковые размеры, а выходящие одновременно — разные.

2. Компенсационный рост, т. е. зависимость темпов роста животных одного возраста от размеров

тела, ведущая к уменьшению разнообразия размеров, — ситуация вполне обычная (Мина, Клевезаль, 1976). Однако в ходе перечисленных исследований обнаружено, что скорость роста в период нагула может как зависеть, так и не зависеть от начальных размеров сеголеток (они растут с одинаковой скоростью). Скорость роста может зависеть или не зависеть от времени появления на суше. Конечные размеры сеголеток к осени существенно зависят (торможение роста) от исходной плотности лишь при ее уровне, превышающем некоторую критическую величину, когда снижается обеспеченность сеголеток пищей.

3. Смертность в начале наземной жизни может оказаться связанной со сроками выхода (чем позже появляются лягушата по сравнению с первыми, тем она выше), но не зависеть от исходных размеров или, наоборот, быть в значительной мере размерно-зависимой; авторы едины и категоричны во мнении, что смертность в наименьших размерных группах почти всегда повальна.

Вырисовывающаяся столь «разболтанная» во всех блоках-стадиях схема развития и роста является, с одной стороны, следствием отбора на максимальное разнообразие морфологии и физиологии сеголеток и, с другой — связана с нивелирующим эффектом действующих факторов нестабильной среды. Очевидно также, что максимально возможная разнокачественность личинок и ювенильных особей позволяет обеспечить пополнение популяции при любых флуктуациях местного климата.

Результаты нашего исследования позволяют сделать вывод, что в изученных условиях главенствующую роль в определении того, каковы будут конечные размеры сеголеток травяной лягушки, играют погодный и временной факторы.

В уравнение множественной регрессии с наибольшей степенью влияния вошла среднесуточная температура трёх летних месяцев. Объясняется это следующим. Чем теплее июнь — вторая половина периода личиночного развития — тем раньше начнется выход сеголеток, и тем дольше будет продолжаться нагул. Июль — это первые недели нагула, когда сеголетки растут тем быстрее, чем выше их температура тела (= температура приземного слоя воздуха). Для интенсификации роста лягушата проявляют практически круглосуточную активность (Залежский, 1938; Кутенков, 2009), и высокие температуры июля и августа являются необходимым подспорьем быстрого протекания метаболических реакций (зависимость конечных размеров тела сеголеток от среднесуточных температур этих месяцев положительна и достоверна, r_s соответственно 0.56 и 0.47).

Дожди в изученных условиях имеют заметное, но явно второстепенное значение: территория заповедника «Кивач» относится к значительно увлажненным районам Карелии (Скорородова, 2008), т. е. летняя сырость здесь норма. Тем не менее как высокое обилие осадков, так и относительная сухость в первые недели жизни сеголеток неудобны для их роста. В августе, когда лягушата подросли, картина меняется (см. рис. 3Г).

Из использованных в анализе показателей сроков в уравнение регрессии вошла продолжительность личиночного периода (с отрицательным знаком), с которой длина тела сеголеток коррелировала несколько больше, чем с общей продолжительностью нагула ($D1$ и $D3$ в таблице). Однако сроки личиночного развития в наших условиях взаимосвязаны с продолжительностью периода нагула сеголеток отрицательной и почти функциональной зависимостью ($r_s = -0.91$, $p = 0.0000$), что вполне естественно. Поэтому можно утверждать, и это также очевидно, что чем больше времени проведут на суше сеголетки до наступления холодов, тем больших размеров они достигнут.

Исследователи отмечают, что сокращение периода личиночного развития земноводных как правило однозначно сопровождается выходом более мелких сеголеток. Для *R. temporaria* данный эффект описан и при благоприятном ходе развития (Ляпков, 1986), и при преждевременном усыхании репродуктивных водоемов (Laurila et al., 2002). Это происходит потому, что скорость роста личинок возрастает медленнее, чем скорость их развития, и животные достигают стадии метаморфоза при меньших размерах тела (Мина, Клевезаль, 1976). В то же время показано, что когда сроки метаморфоза в данной популяции растянуты, сеголетки, выходящие последними и имеющие относительно крупную начальную длину, всё же к концу нагула не догоняют вышедших раньше своих более мелких ровесников (Ляпков, 1989). Основываясь на наших наблюдениях, можно утверждать, что как бы ни был растянут во времени метаморфоз, дата его начала в значительной степени определяет итоговые размеры сеголеток, какими бы сложными и замысловатыми не оказывались реальные траектории роста отдельных групп лягушат.

Заключение

Статистический анализ многолетнего ряда данных по варьированию длины тела сеголеток в конце периода нагула позволил установить следующее. Решающим фактором формирования межгодовой морфологической изменчивости в условиях флуктуирующих погодных характеристик оказывается действие температуры. Именно температура определяет продолжительность личиночного периода, а также длительность и условия нагула. Конечные размеры тела сеголеток перед зимовкой связаны обратной зависимостью с продолжительностью личиночной стадии и положительной — с временем нагула. Эффект осадков оказывается противоположным на разных отрезках времени наземной жизни.

Библиография

Ищенко В. Г. Репродуктивная тактика и демография популяций земноводных [Reproductive tactics and demography of amphibian populations] // Пробл. популяционной экологии земноводных и пресмыкающихся. Итоги науки и техники. Сер. зоология позвоночных / ВИНТИ. М., 1989. Т. 17. С. 5–51.

Ищенко В. Г., Леденцов А. В. Экологические аспекты постметаморфического роста остромордой лягушки [Ecological aspects of postmetamorphic growth of the Moor frog] // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 11–21.

Ищенко В. Г., Щупак Е. Л. Внутрипопуляционная изменчивость скорости роста и развития личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss) [Within-population variability of the growth rate and development in the Moor frog] // Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 49–60.

Залежский Г. В. К динамике численности некоторых видов амфибий [On the number dynamics of some amphibian species] // Сборник трудов науч. студенческих кружков МГУ, 1938. Вып. 2. Биология. С. 3–28.

Кутенков А. П. О роли погодного фактора в динамике популяции травяной лягушки (*Rana temporaria*) на Севере [On the role of weather in population dynamics of the common frog in the North] // Экология, 1998. № 1. С. 49–54.

Кутенков А. П. Экология травяной лягушки (*Rana temporaria*) на Северо-Западе России [The ecology of the Common frog in the North-West of Russia]. Петрозаводск, 2009. 140 с.

Ляпков С. М. Факторы, обуславливающие изменчивость размеров и сроков выхода сеголеток травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек [Factors influencing variability in size and dates of coming aland in young of the year of *Rana temporaria* and *R. arvalis*] // Зоол. журн., 1986. Т. 65, вып. 1. С. 88–97.

Ляпков С. М. Выживаемость сеголеток бурых лягушек (*Rana temporaria* и *R. arvalis*) в начале наземной жизни [Survival rate of young of the year of brown frogs in the beginning of their life at the land] // Зоол. журн., 1988. Т. 67, вып. 10. С. 1519–1529.

Ляпков С. М. Изменчивость темпов роста бурых лягушек в начале их наземной жизни [Variability of growth rate of brown frogs in the beginning of their life at the land] // Вопросы герпетологии: Материалы 7-й Всесоюзной герпетол. конф. Киев, 1989. С. 144–145.

Ляпков С. М. Факторы, обуславливающие гибель сеголеток травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в начале наземной жизни [Factors determining mortality of juveniles in *Rana temporaria* and *R. arvalis* in the beginning of their life at the land] // Зоол. журн., 1995. Т. 74, вып. 1. С. 92–106.

Ляпков С. М. Влияние размеров неполовозрелых травяных (*Rana temporaria*) и остромордых (*R. arvalis*) лягушек на их выживаемость во время зимовки [Influence of size of immature brown frogs on their survival during wintering] // Зоол. журн., 1997. Т. 76, вып. 3. С. 356–363.

Ляпков С. В., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М., Северцов А. С. Выживаемость и рост сеголеток бурых лягушек по мере их расселения от нерестового водоема [Survival and growth of young of the year brown

Кутенков А. П. , Мосияш С. С. Оценка факторов, определяющих размеры тела сеголеток травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) перед зимовкой // Принципы экологии. 2013. № 3. С. 62-71.

frogs in accordance with their migration from breeding pond] // Зоол. журн., 2000. Т. 79, вып. 6. С. 729-741.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. Анализ на уровне организма [Animal growth. An analysis at the level of organism]. М.: Наука, 1976. 291 с.

Скороходова С. Б. О климате заповедника «Кивач» [About the climate of «Kivach» reserve] // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». Вып. 4. Петрозаводск, 2008. С. 3-34.

Смирин Э. М. О темпе роста и выживаемости травяных лягушек (*Rana temporaria*) в первые годы жизни [On growth rate and survival of *Rana temporaria* during the first years of life] // Зоол. журн., 1980. Т. 59, вып. 12. С. 1831-1840.

Feldman R. Wanderdynamik und gewichtsentwicklung junger Grasfrösche (*Rana temporaria*) // Natur und Heimat. 1987. V. 47. № 2. S. 45-52.

Harper E., Semlitsch R. Density dependence in the terrestrial life history stage of two anurans // Oecologia. 2007. V. 153. P. 879-889.

Kutenkov A., Mosiyash S. On the dynamics of population of Common frog (*Rana temporaria*) in the North-West of Russia // Russian j. of herpetol. 2000. V. 7. № 2. P. 123-134.

Laurila A., Karttunen S., Merilä J. Adaptive phenotypic plasticity and genetics of larval life histories in two *Rana temporaria* populations // Evolution. 2002. V. 56. № 3. P. 617-627.

Estimation of the factors determining body size of youngs of the year of *Rana temporaria* L. before a hibernation

KUTENKOV
Anatoly

State Nature Reserve «Kivach», stapesy@mail.ru

MOSIYASH
Sergey

Saratov Department of the State Research Institute of Lake and River Fishery, smosiyash@yandex.ru

Keywords:

Rana temporaria
juveniles
body length
foraging period
factors influence

Summary:

According to special assessment of many investigators, a number of factors such as size at previous stage, density, duration of the larval stage etc. influences umbiguosly on the morthological variability of the youngs of the year of common frog, whose development takes place in unpredictable conditions of temporal ponds. Here we present an analysis of a long-time series (22 years) of body length variations of common frog. The control population of *Rana temporaria* occupied about 60 ha within the «Kivach» Nature Reserve (Russia, Republic Karelia, 62° 16' 35" N, 33° 59' E) with many breeding ponds and meadows suitable for juvenile frogs foraging.

At the end of foraging period (early September), snout-vent length of juveniles in the samples of 34 individuals (on average) was measured with an accuracy of 0.1 mm, and the mean length of juvenile frogs was calculated. The dates of tadpole hutching and the beginning of metamorphosis were recorded. Weather data were obtained from the meteorological station located in the centre of the study area.

The relationship between the final mean body length and independent variables was tested using a multiple regression approach. The final equation is as follows:

$$L_{сгп} = 11.71 + 1.16 \cdot T1 - 0.02 \cdot Oc1 - 0.1 \cdot Д1$$

where $L_{сгп}$ is the mean body length of juveniles, $T1$ is the mean daily air temperature during three summer month, °C, $Oc1$, days, is the amount of rainfall in July, mm, and $Д1$ is the duration of larval period (from the larval hutching up to the juvenile frogs emergence). The coefficient of determination for this dependence $R^2 = 0.61$ ($p = 0.0005$). Thus, these variables explains 61% of the variance in the juveniles' body length by the autumn. Herein, $T1$ explains 32.1%, $Oc1$ — 9.6%, and $Д1$ explain 19.6%, all values are significant.

This equation and statistical analysis showed that the year-to-year morphological variability of juvenile frogs by the autumn depends on air temperature, rainfall, and the time of exposition (from the beginning of metamorphosis up to the end of foraging), rather than intrinsic properties of different groups of newly metamorphosed froglets.



УДК 58.009:58.056

Активная конденсация воды растениями

ПРОХОРОВ
Алексей Анатольевич

Петрозаводский государственный университет,
alpro@onego.ru

Ключевые слова:

точка росы
транспирация
конденсация воды
экология растений
физиология растений
экосистемы

Аннотация:

Данная работа посвящена некоторым особенностям конденсации воды на поверхности растений. Приводятся аргументы в поддержку предположения, что за счет снижения температуры листьев и побегов ниже точки росы растение может активно конденсировать влагу из воздуха, увеличивая продолжительность выпадения росы. Вечернее выпадение росы на поверхности растений начинается раньше, чем формирование тумана. Утренний этап конденсации продолжается некоторое время после того, как температура воздуха превышает точку росы. Рассматриваемое явление встречается повсеместно, но имеет особое значение для растений аридных экосистем.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Н. В. Василевская

Получена: 01 декабря 2013 года

Опубликована: 22 января 2014 года

Введение

Данная работа посвящена некоторым особенностям конденсации воды на поверхности растений. Приводятся аргументы, подтверждающие гипотезу автора (Прохоров, 2012, с. 10), состоящую в том, что особое значение для повышения эффективности и продолжительности конденсации воды имеет тот факт, что температура транспирирующих побегов и листьев растений обычно ниже температуры окружающей среды (Gates, 1968) и, соответственно, зачастую ниже точки росы.

Результаты

Формирование тумана – конденсация водяных паров в воздухе – начинается при достижении точки росы (T_d), зависящей от температуры (T) и относительной влажности (ϕ) воздуха (рис. 1). В условиях тумана, т. е. при $T = T_d$, величина температуры поверхности листьев и побегов T_L не существенна. При $T > T_d$ конденсация воды осуществляется на поверхностях, охлажденных до T_d , в т. ч. на поверхности листьев и побегов растений.

Известно, что температура транспирирующего листа растений понижается (Gates, 1968). Предполагаю, что в случаях когда $T_L \leq T_d$, конденсация воды осуществляется на поверхности растений.

В работе не рассматриваются ситуации, когда T_L увеличивается в результате: нагрева поверхности листа на солнце, прекращения или уменьшения транспирации, повышения температуры воздуха, уменьшения относительной влажности воздуха или любого другого фактора. Эти явления, как и вопросы радиационного баланса в целом, не имеют прямого отношения к описываемой ситуации, т. к. активная конденсация воды в этих условиях отсутствует.

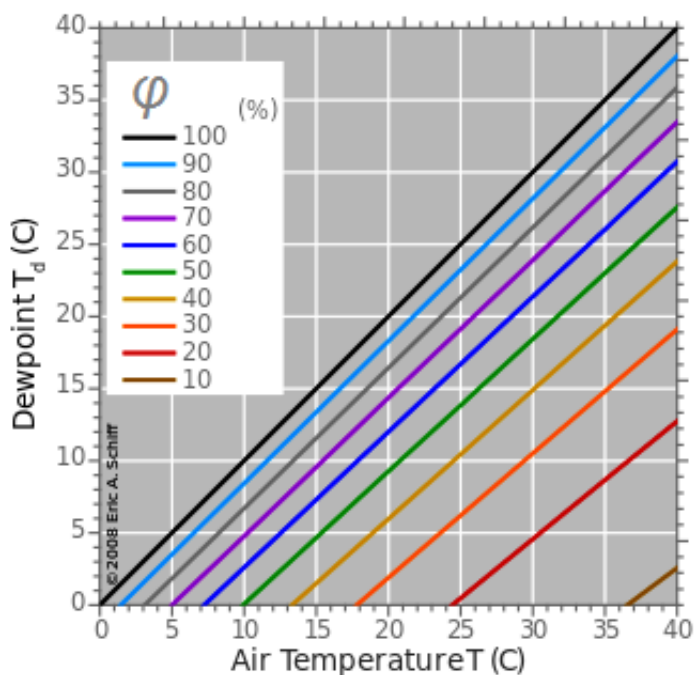


Рис. 1. Зависимость точки росы (Dewpoint, T_d , °C) от температуры воздуха (Air Temperature, T , °C) и относительной влажности воздуха (ϕ , %), (Eric A. Schiff, 2008, цит. по Википедии, «Dewpoint»)

Fig. 1. Dependence of the dewpoint (T_d , °C) on air temperature (T , °C) and relative humidity (ϕ , %), (Eric A. Schiff, 2008, cit. by Wikipedia, "Dewpoint")

Выбор экосистем для рассмотрения применимости предлагаемой гипотезы обусловлен двумя крайними экологическими ситуациями – высокими значениями ϕ и незначительным перепадом дневных и ночных температур в монтеверде; низкими значениями ϕ и высоким перепадом дневных и ночных температур в пустынях.

Эти условия создают оптимальные возможности для использования T_d для конденсации воды. В первом случае, при незначительном повышении T , растения могут продолжить конденсировать воду из влажного воздуха за счет незначительного понижения T_L в тени облаков. Во втором случае резкое снижение T ночью, увеличение ϕ и начало транспирации у суккулентов позволяет растениям сконденсировать доступную влагу.

Изолинии точки росы (T_d), приведенные на рис. 1 для $\phi \geq 80\%$, характеризуют область муссонных экосистем и горных лесов, например, монтеверде Канарских островов при $\phi \leq 20\%$ соответствуют условиям большинства пустынь в дневное время и при $\phi \leq 60\%$ – в ночное время. Для выпадения росы на поверхности растений в таких условиях требуется снижение T_L , $\Delta T_L \leq 3^\circ\text{C}$ в условиях монтеверде и $\Delta T_L \geq 7^\circ\text{C}$ – в условиях пустынь в ночное время. Следует при этом учесть, что более общим лимитирующим условием является $T_L \geq 0^\circ\text{C}$, и $\leq T_d$. Как следует из приведенной диаграммы на рис. 1, в диапазоне T от 0°C до 10°C и при относительной влажности 50–90% $T_d \leq 0^\circ\text{C}$, т. е. ниже физиологически оптимального диапазона температур. Следовательно, в арктических и высокогорных экосистемах данный механизм активной конденсации водяных паров может не работать.

Обсуждение

Основу растительных сообществ монтеверде на Канарских островах составляют лавровые леса («лаурисильва») с доминированием нескольких видов из семейства Lauraceae. Выше, в экотонной области монтеверде, произрастает *Pinus canariensis* C. Sm. Характерной особенностью этих экосистем, расположенных на высоте 800–1300 м над уровнем моря, является высокая влажность воздуха ($\phi \geq 75\%$) и относительно невысокая стабильная температура 13–16 °C. Данная экосистема расположена в облачном слое, высота которого меняется в зависимости от температуры воздуха (Marzol, 1993).

Конденсация осуществляется за счет механической сорбции микрокапель воды, что имеет особое значение в случае одного из лучших известных «конденсаторов тумана» – *P. canariensis*. Многочисленные, длинные (20–30 см), ниспадающие иглоподобные листья этой сосны, обитающей на горных склонах Канарских островов, способны сорбировать достаточное количество влаги. Это

обеспечивает не только потребность самого растения, но и значительно повышает влажность почвы в монтеверде, что используется в лесном и сельском хозяйстве для выращивания растений, орошаемых с помощью сосны (*Pines of Silvicultural Importance*, 2002; Crawford, 2008).

В связи с данной темой следует также отметить снижение транспирации древесных растений в условиях тумана, зарегистрированное в условиях монтеверде (Ritter, Regalado, Aschan, 2009). При этом T_L должна повышаться, что, впрочем, не препятствует конденсации микрокапель воды на листовой поверхности во время тумана.

Вышеприведенный пример пассивной механической сорбции воды на хвое *P. canariensis* дается, чтобы показать различия в принципах пассивной и активной конденсации водяных паров.

Объектом нашего внимания является значительно более интересная ситуация, когда температура воздуха несколько выше точки росы и туман не образуется, а следовательно, невозможна и его механическая сорбция на листьях растений. В условиях монтеверде это связано с дневным повышением температуры воздуха и перемещением тумана (облачного слоя) выше области, где произрастает *P. canariensis*. Следовательно, часть времени сосна проводит при ϕ менее 100 % ($T > T_d$). В таких условиях транспирация увеличивается, и понижается температура растения. Одновременно, за счет значительной поверхности хвои, такое понижение температуры при $T_L \leq T_d$ приводит к активной и эффективной конденсации водяных паров. Разумеется, в условиях Канарских островов, при высокой инсоляции, период активной конденсации водяных паров непродолжителен. Он завершается при $T_L > T_d$.

При изучении травянистых растений и орошаемых культур в аридных зонах испанских степей (Lange, Lange, 1963) оказалось, что интенсивность их транспирации иногда достигает 300 г/м² в час, что в 5–10 раз больше, чем у местных древесных растений. Из-за транспирационного охлаждения температура листьев этих трав по сравнению с температурой нетранспирирующих листьев (смазанных вазелином или отрезанных) оказывается ниже на 5,7–15,7 °С у разных видов, что превосходит величины ΔT_L , требуемые для достижения T_d на поверхности растения.

Из этих данных, многократно подтвержденных на других видах растений, следует, что за счет снижения T_L конденсация воды (выпадение росы) может происходить непосредственно на их поверхности, при условии, что $T_L \leq T_d$.

Косвенным доказательством эволюционного значения данного механизма конденсации воды является форма пустынных кактусов, молочаев и других суккулентов, позволяющая конденсату стекать прямо к корням растений. Однако и этот известный факт обычно связывается с пассивной конденсацией водяных паров – выпадением росы на охлажденной ночью поверхности почвы и растений – не учитывается возможность активной конденсации воды растением за счет снижения температуры поверхности стебля ($T_L \leq T_d < T$) при достаточно низких (ночных) температурах, когда осуществляется транспирация, а снижение температуры ΔT_L минимально в условиях пустыни. На значение данного явления может указывать увеличение охлаждаемой поверхности кактусов и молочаев за счет формирования ребер и мамилл, участки между которыми хорошо защищены от избыточной инсоляции.

Заключение

Таким образом, предположение о том, что за счет снижения температуры листьев и побегов растение активно конденсирует влагу из воздуха, увеличивая обычный период выпадения росы, подтверждается сопоставлением значений изменения точки росы в зависимости от влажности воздуха и его температуры со значениями снижения температуры транспирирующих растений. Вечернее выпадение росы на поверхности растений начинается раньше, чем формирование тумана. Утренний этап конденсации продолжается некоторое время после того, как температура воздуха превысит точку росы.

Значение же данного явления для большинства экосистем (если исключить Арктику) может быть крайне велико. В аридных экосистемах – это эволюционное приспособление, обеспечивающее выживание растений. В условиях монтеверде – экологический фактор, обеспечивающий защиту экосистем от опустынивания.

Библиография

Прохоров А. А. Большие Канары, или Амбиции как инструмент эволюции [Gran Canaria or ambitions as a tool of evolution], 2012. 13 с. URL: <http://alpro.hortusbotanicus.ru/photos/f4b.pdf>.

C. A. B. International. *Pines of Silvicultural Importance: Compiled from the Forestry Compendium*, CAB International. CABI. 2002. P. 35. URL: <http://books.google.com/books?id=DB8dCbmgQ74C&pg=PA35>.

Прохоров А. А. Активная конденсация воды растениями // Принципы экологии. 2013. № 3. С. 72–76.

Crawford R. M. M. Plants at the Margin: Ecological Limits and Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2008, 478 p.

Dewpoint // Wikipedia. URL: http://en.wikipedia.org/wiki/Dew_point (дата обращения: 18.11.2013).

Gates D. M. Transpiration and Leaf Temperature // Annual Review of Plant Physiology. 1968. Vol. 19. P. 211–238.

Lange O. L., Lange R. Untersuchungen über Blattemperaturen, Transpiration und Hitzeresistenz an Pflanzen mediterraner Standorte (Costabrava, Spanien) // Flora. 1963. Vol. 153. P. 387–425.

Marzol M. V. Tipificación de las tres situaciones atmosféricas más importantes en las islas Canarias / Stenael Enmanuelae Marrero. Universidad de La Laguna, 1993. P. 80–95.

Ritter A., Regalado C. M., Aschan G. Fog reduces transpiration in tree species of the Canarian relict heath-laurel cloud forest (Garajonay National Park, Spain) // Tree Physiol. 2009. Vol. 29 (4). P. 517–28. Epub 2009 Jan 20.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Программы стратегического развития ПетрГУ и по заданию Министерства образования и науки РФ 4.1700.2011.

Active condensation of water by plants

PROKHOROV
Alexey

Petrozavodsk state university, alpro@onego.ru

Keywords:

dew point
transpiration
condensation of water
plant ecology

plant physiology
ecosystems

Summary:

This paper is devoted to some peculiarities of water condensation on the surface of plants. Arguments in support of the hypothesis that in decreasing temperature of leaves and shoots below the dew point, the plant can actively condense moisture from the air, increasing the duration of dewfall are presented. Evening dewfall on plant surfaces begins before starting the formation of fog. Morning condensation continues for some time after the air temperature exceeds the dew point. The phenomenon in question is found everywhere, but it is particularly important for plants in arid ecosystems.



УДК 575.86:598.1:597.6

Происхождение и расселение: а если было не так?

РАТНИКОВ
Вячеслав Юрьевич

*Воронежский государственный университет,
vratnik@yandex.ru*

Ключевые слова:

происхождение
распространение
гипотезы
филогеография
палеонтология
палеогеография

Аннотация:

Автор критикует некоторые гипотезы появления и расселения земноводных и пресмыкающихся, выдвинутые герпетологами, в том числе на основании интерпретации данных филогеографии. По молекулярным данным невозможно определить, где появился подвид и как менялся его ареал. Метод определения времени появления видов нуждается в очень серьезной корректировке. И нельзя отождествлять приблизительное время возникновения подвида, полученное по молекулярным данным, со временем занятия им современной территории. Это мы можем предположить, анализируя палеонтологические находки и палеогеографическую обстановку в то время, но никак не наоборот.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: О. А. Ермаков

Получена: 27 ноября 2013 года

Опубликована: 22 января 2014 года

В последние годы биология становится наукой, оперирующей громадными массивами данных, включающими полные нуклеотидные последовательности геномов, последовательности метагеномных фрагментов ДНК, индивидуальные геномы, сведения об уровнях транскрипции генов и концентрациях белков в различных тканях и условиях, о структуре и модификациях хроматина и т. д. Наличие и доступность больших объемов информации позволяет делать выводы, базирующиеся на сопоставлении данных (Гельфанд, 2009). Молекулярно-генетические исследования очень широко используются сейчас для построения филогенетических деревьев, иногда вступая в противоречие с предшествующими филогенетическими схемами (Ананьева, 2013).

На этом фоне не ослабевает внимание специалистов к обнаружению места возникновения и стадий расселения конкретных систематических групп животных различного ранга. В последнее время очень популярным стало использовать для этого методы филогеографии (например, Macey et al., 1999; Grechko, 2006; Wüster, 2008; Литвинчук, 2011; Fijarczyk et al., 2011; Gvoždík et al., 2012; Recuero et al., 2012). Причем, кроме эволюции надвидовых таксонов, пытаются восстановить и историю современных видов (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Литвинчук, Боркин, 2009). Филогеография предоставляет серьезные возможности для этого, если выводы основываются не только на молекулярных данных и современном распределении гаплотипов. Необходимо еще разобраться с палеогеографической ситуацией и проверить, подтверждаются ли выводы палеонтологическими данными. К сожалению, информированность неонтологов в этих областях не всегда оказывается достаточной, а новые факты и новые гипотезы появляются довольно часто. Поэтому герпетологи зачастую неверно интерпретируют или «забывают» использовать палеонтологические данные и основывают свои гипотезы на устаревшей информации. Опубликованные же ошибочные выводы становятся источником дальнейших заблуждений, потому что воспринимаются ссылающимися на них как доказанный факт.

В последнее столетие было выдвинуто немало гипотез об эволюции видов и их ареалов. Их

обоснованность обсуждается специалистами разного профиля. С моей точки зрения, не все они согласуются с современными данными палеонтологии и геологии и могут быть отвергнуты. О некоторых из них уже упоминалось прежде (Бакиев, Ратников, 2003, 2007; Ратников, 2004а, б; Бакиев, Ратников, Зиненко, 2007). В этой статье я также останавливаюсь на некоторых утверждениях герпетологов, с которыми не согласен.

«По-видимому, в раннем палеоцене (около 68—66 млн) жабы проникли из Южной в Северную Америку, а затем и в Европу» (Литвинчук, 2011). Указанное здесь абсолютное время соответствует не палеоцену, а позднему мелу (Стратиграфический кодекс, 2006). Однако главное не в этом. Дело в том, что, отделившись от Гондваны, Южная Америка была изолирована от Северной до образования Панамского перешейка в неогене. Учебники по исторической геологии ни о каких других контактах этих материков не говорят. Хотя зоогеографическая информация свидетельствует об обратном. Вопрос о возможности более раннего кратковременного контакта Америк изучался Н. Н. Каландадзе и А. С. Раутианом (2013). Они использовали данные о географическом и стратиграфическом распространении млекопитающих. Оказалось, что в раннем мелу должен был быть такой контакт, в результате чего в Северную Америку проникли сумчатые, а в Южную – плацентарные. Авторы допускают, что их реконструкции могут быть ошибочны, если неверна система наземных тетрапод. В случае с жабами также вероятны два варианта: или неверна систематика, или жабы попали в Северную Америку вместе с сумчатыми в раннем мелу. Предполагать, что контакты двух Америк происходили отдельно в случае млекопитающих и в случае жаб, будет слишком большой натяжкой.

«В межледниковые периоды *прежние* границы климатических и растительных зон вновь восстанавливались. Более того, во время днепровско-валдайского межледниковья северная граница зоны широколиственных лесов достигала широты Санкт-Петербурга, а зона лесостепи простиралась от *верховий* Дона до Крыма и Кавказа (Гричук, 1946)» (Литвинчук, Боркин, 2009, с. 293) (курсив мой – В. Р.). Межледниковья отличались между собой по различным показателям, поэтому в каждом из межледниковых оптимумов границы зон не могли повторяться. Авторы сами опровергают свое утверждение в следующем предложении, однако хочу заметить, что здесь или опечатка, или устаревшие сведения. Лесная зона в оптимум микулинского межледниковья (видимо, оно имеется в виду) простиралась несколько южнее – до Среднего Дона (Гричук, 1989; Палеоклиматы и палеоландшафты ..., 2009).

«Кавказ указывается областью возникновения и в дальнейшем – основным плейстоценовым рефугиумом для таких животных, как *Lacerta agilis*, *Anguis fragilis*, *Coronella austriaca*» (Туниев и др., 2009, с. 153). Для двух последних видов это утверждение противоречит палеонтологическим данным: их ископаемые остатки на Кавказе не известны. А вот на территории Восточно-Европейской равнины они известны, начиная с миоцена – *Anguis fragilis*, и с плиоцена – *Coronella austriaca*. Количество же местонахождений с их остатками в Западной Европе больше, чем в Восточной (Ратников, 2009).

«Кроме того, имеющиеся палеонтологические находки свидетельствуют о длительном существовании на Кавказском перешейке *Rana ridibunda* и *Emys orbicularis*, что могло бы быть прямым подтверждением автохтонности этих видов для данной территории» (Туниев и др., 2009, с. 153). Длительное существование вида в пределах современного ареала не означает его автохтонности. Нынешний ареал – это современная стадия его существования. В прошлом он мог быть значительно обширнее. Например, монгольская жаба, ныне обитающая в Забайкалье, с плиоцена до среднего неоплейстоцена населяла южную половину Восточно-Европейской равнины (Ратников, 1996, 2002, 2009), а значит, появиться она могла и за пределами своего теперешнего проживания. Я допускаю, что в прошлом ареал вида мог занимать территорию, не охватывающую его нынешнее местоположение. Распространение же *Rana ridibunda* и *Emys orbicularis*, ни в настоящем, ни в прошлом не ограничивалось Кавказом.

Некоторые исследователи ставили *Lacerta agilis* в основании филогенетического древа рода *Lacerta* (Прыткая ящерица, 1976). В связи с этим хотелось бы обратить внимание на ошибку в этой монографии, из-за которой появление вида на Кавказе считается палеонтологически доказанным (Прыткая ящерица, 1976, с. 92): «Этот вывод подтверждается и палеонтологическими данными: нахождением ископаемых фрагментов рода *Lacerta* в *верхнемиоценовых* озерных отложениях в долине р. Белой и на Северном Кавказе. Отметим, что в Западной Европе остатки представителей этого рода известны *лишь начиная с эоцена* (Huene, 1956)» (курсив мой – В. Р.). Дело в том, что эоцен – более ранний период земной истории, отстоящий от верхнего миоцена более чем на 20 млн лет (Стратиграфический кодекс, 2006)! Таким образом, если Huene не ошибся, то род *Lacerta* существовал в Европе задолго до появления его на Кавказе! Из более новых обзоров Чхиквадзе (1988) указывает самую

древнюю находку *Lacerta cf. agilis* в среднемиоценовом местонахождении Беломечетская на Северном Кавказе, хотя эта же находка в других сводках с его участием (Зерова, Чхиквадзе, 1984; Чхиквадзе, 1987; Бакрадзе, Чхиквадзе, 1988) определена как *Lacerta sp.*, а Estes (1983) ссылается на находку *Lacerta sp.* в нижнем миоцене Франции (древнее Северокавказской)!

«*Lacerta agilis* как вид предположительно возникла в пределах Кавказского перешейка, одного из важнейших центров видообразования палеарктической фауны» (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004, с. 69). Это «подтверждается результатами молекулярного анализа: группа «*boemica*» является базальной, и генетические дистанции между «*boemica*» и остальными группами прыткой ящерицы имеют наибольшие значения» (Там же, с. 69–70). Допустим, что с помощью молекулярного анализа можно определить, когда появился вид. Но откуда видно, где он появился? «Косвенным подтверждением того, что именно Кавказ являлся центром возникновения данного вида, является тот факт, что именно здесь располагался рефугиум для большинства генетических линий прыткой ящерицы, в настоящее время рассматриваемых в качестве подвидов» (Там же, с. 70). Я думаю, что это в качестве подтверждения принимать нельзя. Что мешало этой ящерице появиться за пределами Кавказа, а потом использовать его как рефугиум? Тем более что такое использование Кавказа не является очевидным, а напрямую связано с принятой авторами гипотезой о смещении природных зон в течение позднего кайнозоя и миграции фауны в рефугиумы, располагающиеся на юге. Но в последнее время появились и другие представления о рефугиумах. Как уже отмечалось ранее (Ратников, 2004а, б, 2009; Бакиев, Ратников, 2007; Бакиев, Ратников, Зиненко, 2007), миграции зон в неоплейстоцене, скорее всего, не было, а происходило дробление лесной зоны, с последующим уменьшением и исчезновением её частей. Сохранившиеся рефугиумы лесной растительности располагались в пределах перигляциальной зоны, являясь убежищами для животных закрытых биотопов. А открытые биотопы в периоды оледенений приобретали за счет сокращения лесов более широкое распространение. При будущих реконструкциях истории видов следует учитывать, что слишком далеко (на Кавказ) мигрировать не было никакой необходимости.

Для определения времени подвидовых дифференциаций *Lacerta agilis* используется скорость дивергенции митохондриальной ДНК (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004). Такой метод, по ссылке авторов, был уже использован для определения времени внутривидовой дифференциации некоторых мелких млекопитающих, в том числе *Arvicola ssp.*, оказавшейся предплейстоценовой. Однако род *Arvicola* появляется в геологической летописи не ранее самого конца раннего неоплейстоцена (Агаджанян, 1979, 1992; Маркова, 1992, 2004; Иосифова и др., 2009), то есть не раньше 540 тыс. лет назад, тогда как плейстоцен начался 1,8 млн лет назад! Приведенный пример – не единственный случай такой ошибки (еще, например, Eisenmann, 2006). Генетические дистанции часто дают завышенное или, наоборот, заниженное время расхождения филогенетических ветвей, а разброс минимального и максимального времени этих расхождений, по которым определяется среднее значение, оказывается очень большим. То есть метод нуждается в очень серьезной корректировке. Эта мысль не нова. Не так давно оценку достоверности выводов, полученных по молекулярным данным, провела Н. И. Абрамсон (2007, 2009). По-хорошему, молекулярные данные нужно не просто сопоставлять с палеонтологическими, а ориентироваться на них, а также на данные четвертичной геологии и палеогеографии.

Расселение появившейся на Кавказе прыткой ящерицы по территории современного ареала происходило в шесть этапов (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004). Второй этап связывается с позднеплиоценовым похолоданием, вследствие которого уже сложившийся широкий ареал за пределами Кавказа разобщился, а вновь появившиеся линии ящериц отступили в рефугиумы на Балканах и Кавказе. Однако плиоценовые криохроны проявлялись лишь в виде относительных похолоданий, не изменявших палеогеографическую ситуацию настолько, чтобы «отступить» на Кавказ. Если в это время и происходила дифференциация и изменение ареала, то по другим причинам. Серьезные ландшафтные перестройки, связанные с оледенениями, начинаются в позднем эоплейстоцене (Палеоклиматы ..., 2009).

Миграция прыткой ящерицы из Балкан в Европу произошла только на пятом этапе (видимо, в среднем неоплейстоцене – В. Р.), а заселение ею «Восточно-Европейской равнины должно было быть сравнительно поздним, не более 30–50 тыс. лет назад» (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004, с. 72)! А кто же тогда населял Европу прежде? Ведь палеонтологи сообщали о находках значительно более древних остатков прыткой ящерицы на территории как Западной (Holman, 1998), так и Восточной (Ратников, 2002) Европы.

По молекулярным данным невозможно определить, где появился подвид и как менялся его ареал. И нельзя отождествлять приблизительное время возникновения подвида, полученное по молекулярным

данным, со временем занятия им современной территории. Это мы можем предположить, анализируя палеонтологические находки и палеогеографическую обстановку в то время, но никак не наоборот.

Библиография

- Абрамсон Н. И. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2009. Прил. № 1. С. 185–198.
- Абрамсон Н. И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 307–331.
- Агаджанян А. К. Изучение истории мелких млекопитающих [Studying of the small mammals history] // Частные методы изучения истории соврем. экосистем. М., 1979. С. 164–193.
- Агаджанян А. К. Этапы развития мелких млекопитающих плейстоцена Центральных районов Русской равнины [Stages of development of small mammal of pleistocene of the Russian plain Central areas] // Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода Восточной Европы. М., 1992. С. 37–49.
- Ананьева Н. Б. Современное состояние проблем филогении и биогеографии игуан Журнал публикует статьи по экологическим направлениям. Основные рубрики – аналитические обзоры, оригинальные исследования, методы исследований, рецензии, информационные сообщения. номуформных ящериц (Sauria, Reptilia) [The present state of the problems of phylogeny of Iguania lizards (Sauria, Reptilia)] // Праці Українського герпетологічного товариства. 2013. № 4. С. 3–10.
- Бакиев А. Г., Ратников В. Ю. История формирования ареала узорчатого полоза *Elaphe dione* и современное распространение вида в Волжском бассейне [History of formation of the area of dione snake *Elaphe dione* and modern distribution of species in the Volga river basin] // Изв. Самар. науч. центра Рос. акад. наук. Спец. вып.: Актуальные пробл. экологии. 2003. № 2. С. 313–316.
- Бакиев А. Г., Ратников В. Ю. Современная фауна ужей (*Natrix*, Colubridae, Serpentes, Reptilia) Волжского бассейна и история ее формирования [Modern fauna of water snakes (*Natrix*, Colubridae, Serpentes, Reptilia) of the Volga basin and history of its forming] // Биол. науки Казахстана. 2007. № 1–2. С. 65–71.
- Бакиев А. Г., Ратников В. Ю., Зиненко А. И. О формировании фауны гадюк Волжского бассейна [About forming of vipers' fauna of the Volga river basin] // Изв. Самар. науч. центра Рос. акад. наук. 2007. Т. 9. № 1 (19). С. 163–170.
- Бакрадзе М. А., Чхиквадзе В. М. Материалы к третичной истории герпетофауны Кавказа и сопредельных регионов [Materials to tertiary history of herpetofauna of the Caucasus and adjacent regions] // Вестн. гос. музея Грузии им. акад. С. Н. Джанашиа. 1988. Т. 34–А. С. 176–193.
- Гельфанд М. С. Геномы и эволюция [Genoms and evolution] // Вестн. РАН. 2009. Т. 79. № 5. С. 411–418.
- Гричук В. П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. [History of Russian Plain flora and vegetation in the Pleistocene] М.: Наука, 1989. 183 с.
- Зерова Г. А., Чхиквадзе В. М. Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР [The review of Cenozoic lizards and snakes of the USSR] // Изв. АН ГССР. Сер. биол. 1984. Т. 10. № 5. С. 319–326.
- Иосифова Ю. И., Агаджанян А. К., Ратников В. Ю., Сычева С. А. Об икоретской свите и горизонте в верхах нижнего неоплейстоцена в разрезе Мастюженка (Воронежская область) [About ikorets svita and horizon at the top of the lower neopleistocene in Mastiuzhinka section (the Voronezh area)] // Бюл. регион. межведомств. стратигр. комиссии по Центру и Югу Русю платформы. М., 2009. Вып. 4. С. 89–104.
- Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С. Историческая зоогеография наземных тетрапод. [Historical zoogeography of land tetrapods] URL: http://evolution.powernet.ru/library/zoogeography_tetrapod.html (дата обращения: 09.12.2013).

Калябина-Хауф С. А., Ананьева Н. Б. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц, *Lacerta agilis* L. 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома b). [Phylogeography and intraspecies structure of wide distributed sand lizard, *Lacerta agilis* L. 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (case study of mitochondrial cytochrome b gene) СПб., 2004. 108 с.

Литвинчук С. Н. Молекулярно-генетический анализ истории становления фауны амфибий Северной Палеарктики [Molecular-genetic analysis of evolution of North-Palearctic amphibians] // Вопр. герпетологии: Материалы Четвертого съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. 2011. С. 154–161.

Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. [Evolution, Systematics and Distribution of Crested Newts (*Triturus cristatus* complex) in Russia and adjacent Countries] СПб.: Европ. Дом, 2009. 592 с.

Маркова А. К. Плейстоценовая микротерофауна Восточной Европы [Pleistocene microtheriofauna of East Europe] // Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода Вост. Европы. М., 1992. С. 50–94.

Маркова А. К. Плейстоценовые фауны млекопитающих Восточной Европы [Pleistocene faunas of mammals of East Europe] // Структура, динамика и эволюция природных геосистем. М.: Городец, 2004. Т. 1. С. 583–598.

Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен – голоцен: Атлас-монография [Paleoclimates and paleoenvironments of extra-tropical area of the northern hemisphere. Late Pleistocene – Holocene: Atlas-monograph] / Под ред. профессора А. А. Величко. М.: ГЕОС, 2009. 120 с.

Прыткая ящерица: Монографическое описание вида. [Sand lizard: Monographical description of the species] М.: Наука, 1976. 376 с.

Ратников В. Ю. Ископаемые остатки современных видов земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся как материал для изучения истории их ареалов [Fossil remains of modern amphibian and reptile species as the material for studying of their areas history] // Тр. науч.-исслед. ин-та геологии Воронеж. гос. ун-та. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2009. Вып. 59. 91 с.

Ратников В. Ю. К истории фауны ящериц Волжского бассейна [To the history of lizard's fauna of the Volga river basin] // Актуальные пробл. герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Тольятти, 2004б. Вып. 7. С. 103–111.

Ратников В. Ю. К истории формирования офидиофауны Волжско-Камского края [To the history of forming of the Volzhsko-Kamskij region ophidiofauna] // Змеи Волжско-Камского края. Самара, 2004а. С. 21–27.

Ратников В. Ю. О находках зеленых жаб (*Bufo viridis* complex) в позднем кайнозое Восточно-Европейской платформы [On the Finds of Green Toads (*Bufo viridis* complex) in the Late Cenozoic of the East-European Platform] // Палеонтол. журн. 1996. № 2. С. 100–106.

Ратников В. Ю. Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины [Late Cenozoic amphibians and reptiles of the East-European plain] // Тр. науч.-исслед. ин-та геологии Воронеж. гос. ун-та. Вып. 10. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2002. 138 с.

Стратиграфический кодекс России. [Stratigraphic code of Russia] Изд. 3-е. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2006. 96 с.

Туниев Б. С., Орлова Н. Л., Ананьева Н. Б., Агасян А. Л. Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение, охрана. [Snakes of Caucasus: taxonomical diversity, distribution, preservation] СПб.; М.: Т-во науч. изданий КМК, 2009. 223 с.

Чхиквадзе В. М. Современное представление об ископаемых амфибиях и рептилиях с территории Северного Кавказа [Modern representation about fossil amphibians and reptiles from territory of Northern

Caucasus] // Проблемы региональной фауны и экологии животных. Ставрополь, 1987. С. 84–90.

Чхиквадзе В. М. Новые данные о черепахах миоцена и плиоцена Предкавказья [New data about miocene and pliocene turtles of the Ciscaucasia] // Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий. Ставрополь, 1988. С. 128–139.

Eisenmann V. Pliocene and Pleistocene Equids: palaeontology versus molecular biology // Late Neogene and Quaternary Biodiversity and Evolution: Regional Developments and Interregional Correlations: Abstracts 18 International Senckenberg Conference and 6 International Palaeontological Colloquium, Weimar, 20–25 Apr., 2004. V. 1. CFS: Cour. Forschungsinst. Senckenberg, 2006. N 256. P. 71–89.

Estes R. Encyclopedia of paleoherpetology. Part. 10. Sauria terrestria, Amphisbaenia. Stuttgart; New-York: Gustav Fischer Verlag, 1983. 249 p.

Fijarczyk A., Nadachowska K., Hofman S., Litvinchuk S. N., Babik W., Stuglik M., Gollmann G., Choleva L., Cogălniceanu D., Vukov T., Džukić G. and Szymura J. M. Nuclear and mitochondrial phylogeography of the European fire-bellied toads *Bombina bombina* and *Bombina variegata* supports their independent histories // Molecular Ecology. 2011. V. 20. P. 3381–3398.

Grechko V., Ciobanu D.G., Darevsky I.S., Kosushkin S.A., Kramerov D.A. Molecular evolution of satellite DNA repeats and speciation of lizards of the genus *Вфкумылшф* (Sauria: Lacertidae) // Genome. 2006. V. 49. P. 1297–1307.

Gvoždík V., Jandzik D., Cordos B., Reháč I., Kotlík P. A mitochondrial DNA phylogeny of the endangered vipers of the *Vipera ursinii* complex // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2012. V. 62. P. 1019–1024.

Holman J. A. Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britain and Europe. New York; Oxford: Oxford University Press, 1998. 254 p.

Macey J.R., Schulte J.A., Larson A., Tunijev B.S., Orlov N., Papenfuss T.J. Molecular Phylogenetics, tRNA Evolution, and Historical Biogeography in Anguid Lizards and Related Taxonomic Families // Molecular Phylogenetics and Evolution. 1999. V. 12. № 3. P. 250–272.

Recuero E., Canestrelli D., Vörös J., Szabó K., Poyarkov N.A., Arntzen J. W., Crnobrnja-Isailovic J., Kidov A.A., Cogălniceanu D., Caputo F. P., Nascetti G., Martínez-Solano I. Multilocus species tree analyses resolve the radiation of the widespread *Bufo bufo* species group (Anura, Bufonidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2012. V. 62. P. 71–86.

Wüster W., Peppin L., Pook C. E., Walker D. E. A nesting of vipers: Phylogeny and historical biogeography of the Viperidae (Squamata: Serpentes) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2008. V. 49. P. 445–459.

Благодарности

Автор благодарит А. И. Зиненко, дискуссии с которым подтолкнули к написанию этой статьи, и О. А. Ермакова за критические замечания.

Occurance and expansion: if it was not so?

RATNIKOV
Viatcheslav

Voronezh State University, vratnik@yandex.ru

Keywords:

occurrence
distribution
hypotheses
phylogeography
paleontology
paleogeography

Summary:

The author criticizes some hypotheses of amphibians and reptiles occurrence and expansion, including those on the basis of data phylogeography interpretation, suggested by herpetologists. Using molecular data, it is impossible to define, where subspecies has appeared and how its area varied. The method of definition of species appearance time requires very serious correlation by means of paleontological data. It is also impossible to identify approximate time of the subspecies occurrence, defined by molecular data, with the time of its modern area occupation. We can assume it, analyzing paleontological findings and paleogeographical conditions at that time, but not vice versa.



УДК 57

Александр Михайлович Захаров и его работы по ядовитому аппарату и ядам некоторых ядовитых змей

ЧЕРЛИН

Зоопарк СПб, cherlin51@mail.ru

Владимир

Александрович
Ключевые слова:

*

Аннотация:

В статье даны краткие биографические сведения об очень талантливом ученом-герпетологе Александре Михайловиче Захарове, а также описаны общие результаты его работ по структуре и функции ядовитых желез некоторых ядовитых змей и их ядов. В своих исследованиях он получил результаты, принципиально отличающиеся от общепринятой концепции 30-х – 70-х годов XX века. В то время считалось, что яды гадюковых змей (разные гадюки, гюрзы, эфы и др.) почти полностью гемотоксичны, а яды аспидовых (кобры) – нейротоксичны. Но А. М. Захаров выяснил, что яды всех групп змей «настроены» на поражение центральной нервной системы и содержат три группы веществ: гемотоксины, нейротоксины и нетоксичную компоненту – гиалуронидазу. Каждая из этих групп веществ вырабатывается самостоятельной частью ядовитых желез и имеет свое особое действие. Нейротоксины действуют на центральную нервную систему (в основном, на дыхательный центр), но они подвергаются разрушению защитными свойствами крови и не проходят через гематоэнцефалический барьер. Гиалуронидаза, соединяясь с нейротоксинами, обладает важнейшим свойством – «протаскивать» нейротоксины через гематоэнцефалический барьер по нервному руслу, через синапсы (а не по кровеносным и лимфатическим сосудам) прямо в орган-мишень – в центр дыхания центральной нервной системы. Основная функция гемотоксинов – не убивать жертву, а защищать нейротоксины и гиалуронидазу от разрушающего действия ее крови.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: В. А. Илюха

Получена: 16 декабря 2013 года

Опубликована: 22 января 2014 года

Материалы

Александр Михайлович Захаров родился 8 февраля 1937 года в Москве. В годы войны семья оказалась в эвакуации в г. Свердловске. Позже Захаровы переехали в г. Кутаиси, где Александр Михайлович окончил среднюю школу. В 1955 г. он поступил на кафедру зоологии позвоночных биолого-почвенного факультета Ленинградского государственного университета. Окончил ЛГУ в 1961 г. и уехал работать по распределению в г. Ташкент, в Институт зоологии и паразитологии, в лабораторию герпетологии, которая базировалась в Ташкентском зоопарке. Там он встретился со своей будущей

женой Натальей Земляновой. В 1965 г. Александр Михайлович поступил в аспирантуру на кафедре цитологии и гистологии ЛГУ, занимался исследованием ядовитой железы у змей. В 1968 г. он успешно защитил диссертацию и еще несколько лет работал в Ташкенте. Затем он переехал в г. Ленинград, работал в лаборатории медицинской генетики, а затем – в научно-исследовательской лаборатории Педиатрического института. Однако Александр Михайлович не оставлял надежды вернуться к герпетологии, и в 90-е годы ему представилась такая возможность: он несколько лет работал в герпетологической лаборатории ОАО «Биопрепарат».

Справедливо говорят, что талантливый человек талантлив во многом. У Александра Михайловича Захарова был удивительный дар видеть суть вещей, нетривиальный, нестандартный взгляд на разные явления в природе, науке, искусстве и окружающей действительности – взгляд, на который не влияли общественное мнение, общепринятые каноны, стереотипы и традиции. Кроме того, он писал замечательные стихи, прекрасно рисовал, играл на гитаре и пел, был честен и порядочен, всегда был душой любой компании. К сожалению, житейские невзгоды тех лет тяжело сказались на его здоровье, и 31 августа 1998 года он трагически погиб.

Я говорю о нем в такой превосходной степени, потому что достаточно хорошо его знал (мы вместе работали и ездили в экспедиции), потому что он был и остается моим близким другом, которого я любил и люблю, несмотря на то, что его уже давно нет рядом. И поэтому я считаю своим долгом написать эту статью. Это – дань памяти талантливому ученому и другу.

В 1965 году вышла первая работа Александра Михайловича Захарова по структуре и функциям ядовитого аппарата гадюковых змей. В дальнейшем он опубликовал еще несколько работ (Захаров, 1966а, 1966б, 1968, 1971, 1977), но они до сих пор остаются малоизвестными и почти не востребованными, особенно медиками.

В 30-70-е годы XX века изучению ядов ядовитых змей уделялось большое внимание. Связано это было частично с активным освоением и развитием Средней Азии как потенциально очень перспективного региона, частично – с тем, что большое количество людей, приезжавших туда на работу, подвергались серьезной опасности быть укушенными ядовитыми змеями, количество которых там было просто огромным. Частично этот интерес оказался связан и с серьезным научным потенциалом, который оказался по ряду причин задействован в этих исследованиях. В то время работала целая плеяда блестящих ученых-зоологов (О. П. Богданов, С. А. Чернов, И. Д. Яковлева, С. А. Саид-Алиев, Ч. Атаев и др.); маршруты их экспедиций покрывали все территории среднеазиатских пустынь, степей и гор. В полевых условиях были получены неоценимые данные по экологии ядовитых животных. Паразитологи и токсикологи (Е. И. Павловский, П. П. Перфильев, З. С. Баркаган, С. В. Пигулевский, М. Н. Султанов, Ф. Ф. Талызин, Б. Н. Орлов, И. А. Вальцева и др.) в биохимических, медицинских и пр. исследованиях получали материалы по токсикологии ядов, медицинским аспектам их действия и оказания помощи при укусах ядовитых животных. На эту тему было опубликовано несколько книг-сводок (Павловский, 1942, 1950; Талызин, 1963, 1970; Пигулевский, 1966, 1975; Баркаган, Перфильев, 1967; Талызин, 1970; Бердыева, 1974; Орлов, Вальцева, 1977; Султанов, 1977; Орлов, Гелашвили, 1985; и др.).

В результате исследований сложилась общепринятая к тому времени картина, описывающая токсическое действие ядов ядовитых змей. Все исследования проводились в лабораториях с использованием стандартно высушенного (для длительной консервации) и затем разведенного яда различных гадюковых (нескольких видов гадюк, гюрз, эф и др.) и аспидовых змей (среднеазиатских кобр).

После введения сухого яда гадюковых змей мыши живут обычно более 1 часа. При вскрытии погибшего животного виден мощный кровоподтек в месте введения яда; паренхиматозные органы отекают и сильно увеличены, на поверхности легких, печени, диафрагмы – очаги мелких и крупных кровоизлияний; сосуды головного мозга расширены, поверхность больших полушарий и мозжечка – в точечных кровоизлияниях. Налицо яркая картина отравления ядом, имеющим отчетливое поражающее действие на кровеносные сосуды, ткани и т. п.

А. М. Захаров провел подробное гистохимическое изучение строения ядовитых желез разных змей. Он выяснил, что у гадюковых ядовитая железа по морфологическому типу – простая: имеет два концевых отдела и один выводной проток. Секрет заднего отдела состоит из токсических элементов двух типов: нейротоксинов и гемотоксинов. Гиалуронидаза секрета переднего отдела является проводником нейротоксинов через гематоэнцефалический барьер. При попадании яда в кровь гемотоксины служат «охранением» проводника и нейротоксинов от антител крови. При высушивании яд гадюк теряет гиалуронидазную активность, а с ней и нейротоксичность, т. к. нейротоксины не проходят

сквозь гематоэнцефалический барьер. Поэтому сухой яд гадюк действует как гемотоксический яд, а свежий – и как нейротоксический, и как гемотоксический.

Эта ситуация хорошо иллюстрируется наблюдениями над живыми змеями. Если в террариум к голодной гюрзе кидают мышь, то иногда можно видеть такую картину: змея молниеносно бьет мышь зубами еще в полете, а на пол террариума часто падает уже трупик мыши. Таким образом, с момента введения яда прямо из зубов змеи до смерти укушенной мыши в данном случае проходят всего доли секунды (а не десятки минут и часы, как при введении разведенного сухого яда)! Если эту мышь сразу вскрыть, то никаких мощных кровоизлияний ни в месте укуса, ни в других местах, ни отеков во внутренних органах мы не обнаружим. Будет только точечное кровоизлияние в центре дыхания в головном мозге. Теперь такие различия в действии разведенного сухого и нативного ядов становятся понятными. При укусе выработанные в задней части ядовитой железы нейротоксины и гемотоксины проходят сквозь проток в передней части железы и смешиваются с гиалуронидазой передней части железы. В результате гиалуронидаза вместе с нейротоксинами пробивает гематоэнцефалический барьер и прямо по нервному руслу (не по кровеносным или лимфатическим сосудам!), сквозь синапсы проникают к точке-мишени – к дыхательному центру.

Высушенный яд кобры при введении вызывает мощное нейротоксическое действие, в нем почти нет гемотоксинов.

У гадюк передний отдел ядовитой железы составляет по объему примерно 1/100, а у кобр – 1/3. В связи с этим у кобр большое количество гиалуронидазы. Хотя у них и почти нет гемотоксинов, защищающих нейротоксины, но большое количество нейротоксинов в сумме с большим количеством гиалуронидазы («жидкости-проводника») способствуют тому, что хоть какая-то часть нейротоксина доходит все-таки до мозга, несмотря на то, что в этом ядовитом «коктейле» почти нет «защитных» гемотоксинов.

Именно поэтому, видимо, у гадюковых и аспидовых змей имеются серьезные различия в челюстном аппарате. У гадюковых достаточно совершенное строение ядовитых зубов (в виде иголок от шприца) и есть специальные мышцы, позволяющие «выжимать» железы, т. е. при укусе они могут, как из шприца, молниеносно ввести в рану порцию яда. Поэтому и челюсти у них слабые. У кобр же «ядовитые» зубы короткие и снабжены только бороздками для стока яда на их передней поверхности. Кроме того, у ядовитых желез кобр нет специальных мышц. Их железы находятся под жевательными мышцами, и для того чтобы выдавить из железы много яда, змеи вынуждены вцепляться в жертву, удерживать ее и делать жевательные движения, чтобы ввести в ранку как можно больше нейротоксинов с гиалуронидазой. Поэтому у кобр мощные челюсти.

Работы А. М. Захарова показали, что основным, «целевым» действующим началом в ядах и кобр, и гадюковых змей, являются именно нейротоксины. Только они подвержены разрушению со стороны антител крови жертвы. И у змей тогда проявляются два пути преодоления этого препятствия. Первый путь – экстенсивный, за счет увеличения количества нейротоксина и жидкости-проводника, а также за счет усиления челюстного аппарата для упрощения введения этого большого количества яда в рану (аспидовые). Второй путь – интенсивный, за счет совершенствования аппарата введения яда и выработки защиты для нейротоксина в виде гемотоксинов (гадюковые).

Хочется обратить внимание на то, что в работах А. М. Захарова применен принципиально другой, непривычный для биохимиков подход к изучению ядовитого аппарата и ядов змей. Биохимики, получив яд и понимая, что он состоит из многих компонентов, ставили перед собой вполне химическую задачу: разделить яд на составные компоненты и изучить их действия по отдельности. Разделение они производят различными способами фракционирования, т. е. чисто химически, «механически». В результате они выделили из змеиного яда множество различных фракций, очистили ряд ферментов, часть из которых получили применения в разных областях человеческой деятельности (в медицине, в генной инженерии и т. п.). А. М. Захаров же подошел к проблеме скорее как зоолог с биохимическим образованием. Он изначально, используя гистологию, разделил яд по **функциональному** признаку на отдельные группы веществ. Главное, он понял, что имеет дело с целостной функциональной системой, состоящей из многих компонентов, но которая должна представлять собой единый механизм, предназначенный для вполне определенной работы. Его исследования это блестяще доказали!

К сожалению, медики до сих пор практически не учитывают работы А. М. Захарова в своей работе. А это очень жалко, поскольку понимание механизма действия ядов змей указывает, в частности, на более адекватные методы оказания первой помощи при укусах ядовитых змей и на более правильные способы лечения отравлений.

До сих пор не исполнявшаяся, к сожалению, мечта Александра Михайловича Захарова – чтобы на

основе описанного им функционального устройства ядов змей и выделенной в результате его работ жидкости-проводника появилась возможность «протаскивать» высокомолекулярные лекарственные вещества напрямую в центральную нервную систему через гематоэнцефалический барьер. Это мог бы быть принципиально новый и чрезвычайно важный класс лекарственных препаратов...

Александр Михайлович ушел слишком рано и не смог свою мечту воплотить в жизнь. Но может быть, еще не все потеряно?

Библиография

Баркаган З. С., Перфильев П. П. Ядовитые змеи и их яды. Барнаул, 1967. 36 с.

Бердыева Л. Т. Змеиные яды, их токсическое действие и меры оказания первой помощи при укусах змей. Ашхабад: Ылым, 1974. 35 с.

Захаров А. М. Гистохимическое изучение полисахаридов в ядовитой железе змей семейства гадюковых // Материалы конф. студентов и аспирантов морфол. кафедр и лабораторий ленинг. вузов и науч.-иссл. ин-тов. Л., 1965.

Захаров А. М. Строение и функционирование ядовитой железы у среднеазиатских змей сем. гадюковых // Вопр. герпетологии и токсикологии змеиных ядов. Ташкент: Наука, 1966а. С. 43–46.

Захаров А. М. Гистохимическое изучение полисахаридов в ядовитых железах гадюковых // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1966б. № 10. С. 118–122.

Захаров А. М. Исследование секреторной функции ядовитой железы гадюк методом гистоавторадиографии // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1968. № 11. С. 75–77.

Захаров А. М. Гистохимическое исследование полисахаридов в ядовитой железе гадюк // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1971. № 2. С. 85–88.

Захаров А. М. Ядовитый аппарат и действие яда гадюк и кобр // Вопр. герпетологии. Л.: Наука. 1977. С. 92–93.

Орлов Б. Н., Вальцева И. А. Яды змей (токсикологические, биохимические и патофизиологические аспекты). Ташкент: Медицина, 1977. 252 с.

Орлов Б. Н., Гелашвили Д. Б. Зоотоксикология (ядовитые животные и их яды): Учеб. пособие для студентов вузов по спец. «Биология». М.: Высш. шк., 1985. 280 с.

Павловский Е. Н. Ядовитые животные Средней Азии и Ирана. Ташкент, 1942. 115 с.

Павловский Е. Н. Ядовитые животные Средней Азии. Сталинабад: Изд-во ТФ АН СССР, 1950. 109 с.

Пигулевский С. В. Ядовитые животные. Токсикология позвоночных. Л., 1966. 388 с.

Пигулевский С. В. Ядовитые животные. Токсикология беспозвоночных. Л., 1975. 375 с.

Султанов М. И. Укусы ядовитых животных. 2-е изд. М.: Медицина, 1977. 192 с.

Талызин Ф. Ф. Змеи. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 110 с.

Талызин Ф. Ф. Ядовитые животные суши и моря. М., 1970. 96 с.

Alexander Mikhailovich Zakharov and his works on the venom apparatus and venoms of some poisonous snakes

**CHERLIN
Vladimir**

Zoological garden, Saint-Petersburg, cherlin51@mail.ru

Keywords:

*

Summary:

The article gives brief biographical information about a very talented herpetologist Alexander M. Zakharov, and describes the general results of his works on the structure and function of venom glands of some poisonous snakes and their venoms. In his studies, he got the results, which are fundamentally different from the conventional concept of 30s - 70s of the XX century. Unfortunately, among physicians this concept has not changed up today. At that time it was thought that the poisons of Viperidae snakes are almost completely hemotoxic, and poisons of Elapidae (cobra) are almost neurotoxic. But A.M.Zaharov found out, that poisons of both types of snakes (Viperidae and Elapidae) include three groups of substances: hemotoxins, neurotoxins and non-toxic component - hyaluronidase. Each of these groups of substances is produced by independent part of venom glands and has its own special effect. Neurotoxins act on the central nervous system (mainly the respiratory center), but are greatly destroyed by means of the blood antigen properties and cannot pass through the hematoencephalic barrier. Hyaluronidase, connecting with neurotoxins, has an important property - to "smuggle" neurotoxins through the hematoencephalic barrier exactly into the target organ - the respiratory center in the central nervous system. In this case, neurotoxin enters the respiratory center not through the blood and lymph vessels, but directly through the nerve channel, through synapsis. The main function of hemotoxins is not to kill the victim, but to protect neurotoxins and hyaluronidase from the destructive activity of the victim's blood. Therefore, the target of the poisons of Viperidae and Elapidae snakes is the central nervous system of victims, but Elapidae has almost no hemotoxins. That's why their striking effect can be achieved only by a strong increase in the amount of neurotoxins and hyaluronidase. Hemotoxins of Viperidae venoms permits to reduce the amount of main active ingredient - neurotoxin with hyaluronidase. In the 30 - 70 years of the twentieth century, researches were carried out mainly on dried and then diluted in saline poisons. But A.M.Zaharov showed that when drying, the hyaluronidase loses its activity, as well as neurotoxins. Therefore, dried, and then diluted viper venoms when injected to experimental animals, showed only hemotoxic activity, that differs greatly from the action of native poisons, demonstrating also strong neurotoxic effects.



О научных основах охраны природы

РОДИОНОВ
Андрей Викторович

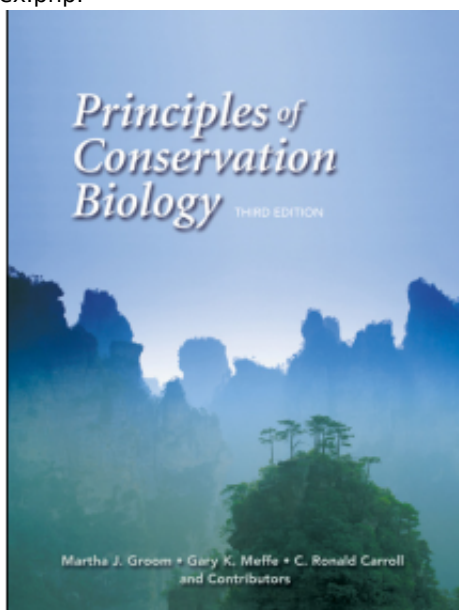
МРОО СПОК, andrey.rodionov@mail.ru

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 31 декабря 2013 года

Опубликована: 22 января 2014 года

В 2006 г. в авторитетном американском издательстве учебной и научной литературы «Sinauer Associates, Inc.» вышло в свет третье издание чрезвычайно актуальной книги – «Principles of Conservation Biology» («Принципы биологии охраны природы») (<http://www.sinauer.com/principles-of-conservation-biology.html>). С дополнительными материалами этой книги можно также ознакомиться на сайте издательства, пройдя по ссылке <http://sites.sinauer.com/groom/index.php>.



Кроме одного недостатка (американский английский язык), у самой книги и приложений к ней – масса достоинств.

В подготовке третьего издания принимало участие около 100 видных ученых-экологов со всего мира, что само по себе придает этой книге статус собрания последних достижений этой науки. Несмотря на обширный авторский коллектив, этот печатный труд оставляет впечатление целостного произведения, строго подчиненного внутренней логике изложения материала. Издание выгодно отличается глубоко продуманной и оригинальной структурой изложения.

Каждая глава книги составлена из двух частей. В первой части излагаются содержание частной проблемы, которой посвящена данная глава, ее теоретические основы, методология, методы исследований и основные наработки. Во второй части представлена серия статей разных авторов, описывающих конкретные примеры решения или подхода к решению рассматриваемой проблемы на местах (в первую очередь – в США). Единство языка и теоретической канвы обеспечивается тем, что авторы основного текста – это всего два (второе издание) и три (третье издание) человека. «Основные» авторы обеспечивают однородность логической структуры всей книги, тогда как многочисленные и

разнообразные «сопутствующие» авторы формируют устойчивое сообщество единомышленников.

Основные идеи такой востребованной в мире науки, как биология охраны природы, находят свое множественное воплощение в разных главах издания, которые перекликаются по смыслу, и возможные пробелы в определенной мере могут быть восстановлены из общего контекста. Конечно, такое дублирование делает книгу несколько раздутой (779 страниц, не считая дополнительных материалов на сайте издательства), но «повторение – мать учения», и есть надежда, что многократно повторенные ключевые идеи в конце концов закрепятся в сознании читателей.

Издание рекомендуется к прочтению не только студентам, преподавателям университетов, но и действующим ученым (биологам, экологам и др.), а также лицам, ответственным за принятие решений по использованию и охране природы.

Книга поможет читателям сформировать целостное представление о необходимости и научных основах охраны природы, осветит основные биологические и социально-экономические аспекты проблем сохранения природы и потенциальных решений. Материалы «сопутствующих» авторов и тематические исследования обеспечивают разнообразие точек зрения и реальные примеры, которые углубляют понимание и способны натолкнуть думающего читателя на размышления о качестве принимаемых решений в области природопользования.

Не секрет, что в современном мире борцы за сохранение ценных уголков природы (которых в СМИ принято называть «экологами», «зелеными» и т. п. малопонятными терминами) зачастую оказываются меж двух огней. Поскольку эти люди стремятся ограничить бесконтрольное вмешательство промышленности в природу, их не любят чиновники и бизнесмены. А так как «зеленые» вынуждены использовать в своей деятельности и правовое регулирование (с помощью прокуратуры), и общественное давление (посредством социальных механизмов), и научные наработки по экологии, то многим ученым-экологам не нравится в некоторой степени поверхностное понимание природоохранниками собственно биологии охраняемых видов.

Авторы книги прямо указывают: «Часто академические исследователи, считая себя ориентированными, мало заботятся о том, чтобы их открытия можно было практически использовать. Они также не берут на себя ответственность рискнуть покинуть “башню из слоновой кости” и сделать свои результаты доступными для тех, кто принимает практические решения и занимается управлением, кто применяет стратегии для сохранения живой природы в реальном мире ... некоторые академические ученые считают, что ниже их достоинства заниматься практическими проблемами охраны природы».

В книге изложены самые современные теоретические построения и согласующиеся с ними методология и методы охраны ценных природных объектов. Последовательный научный подход волей-неволей приводит к выводу о необходимости сохранения в относительной неприкосновенности существенной доли природных территорий (объектов). Тем самым издание ориентировано и на расширение кругозора ученых, узких специалистов в своей области, которые зачастую «не видят за деревьями леса».

Вместе с тем книга написана очень доступным научно-популярным языком. Это увеличивает объем, зато делает ее чтение необременительным и увлекательным. Замечательные иллюстрации (подробно описанные диаграммы и выразительные фотографии) работают на эту же цель.

Главным достоинством издания может считаться целенаправленная ориентация на природу, ее современные ценные, уникальные объекты; в этом ключе и гуманизм, и наука получают новую практическую природоохранную интерпретацию. Попробуем очень кратко сформулировать основное впечатление о новом содержании гуманитарного и экологического аспектов.

1) Природные объекты должны существовать потому, что они есть; в силу своего появления они обладают внутренней имманентной ценностью (независимой от любых экономических соображений), равнозначным понятным эквивалентом которой является внутренняя ценность человеческой жизни. Роль науки состоит в определении того объема (территории) природного объекта, который обеспечил бы его самостоятельное существование в необозримой перспективе. При этом не следует забывать, что человек – часть природы, а от состояния природы зависит и качество жизни самого человека.

2) Природа (экосистема) – это неравновесная система, норма которой состоит в постоянном эволюционировании; задача людей – не мешать этому процессу, не уменьшать до нуля численность, ареалы и биоразнообразие эволюционирующих объектов. Исследования должны сформулировать научные, а вслед за ними и правовые основы выполнения этого требования. Так, в 2010 г. 193 страны-участницы Конвенции о биологическом разнообразии, включая Россию, приняли решение об увеличении количества охраняемых природных территорий. Согласно Конвенции к 2020 г. общая площадь ООПТ Земли должна составить 17 % поверхности планеты.

Если учесть, что площадь особо охраняемых природных территорий (ООПТ) составляет на территории Республики Карелия 4,8 %, на территории субъектов Северо-запада России – 4,5...10,1 %, в целом по России – около 12 % от площади страны, то становится понятно, какими должны быть ориентиры для принятия решений по использованию и охране природы.

On the scientific basis of nature conservation

RODIONOV
Andrey

IRSO NNOK, andrey.rodionov@mail.ru