



<http://ecopri.ru>

<http://petrsu.ru>

Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

Т. 1. № 3(3). Октябрь, 2012

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. 1. № 3. 2012.

От редакции

Пишите! 3

Аналитический обзор

- | | | |
|---------------|--|---------|
| Баканев С. В. | Моделирование популяционной динамики камчатского краба на основе байесовского подхода | 4 - 23 |
| Зорина А. А. | Методы статистического анализа флуктуирующей асимметрии | 24 - 47 |
| Коросов А. В. | Принцип эмерджентности в экологии | 48 - 66 |

Оригинальные исследования

- | | | |
|---|--|---------|
| Гусева Т. Л. | Динамика населения обыкновенной бурозубки (<i>Sorex araneus</i>, Linnaeus 1758) на заболоченном лугу | 67 - 73 |
| Прохоров А. А., Карпун Ю. Н. | Особенности распространения растений в коллекциях ботанических садов за пределами экологического оптимума | 74 - 81 |
| Лада Г. А., Левин А. Н.,
Артемова Л. В., Рыбкина Н. С. | Об оценке состояния окружающей среды по уровню флуктуирующей асимметрии у бесхвостых амфибий на примере озерной лягушки (<i>Rana ridibunda</i>) | 82 - 88 |

Синописис

- | | | |
|-------------|--|---------|
| Илюха В. А. | Бороться со лженаукой можно по-разному... | 89 - 91 |
|-------------|--|---------|



Пишите!

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

В условиях доминирования центральных и уже сложившихся региональных экологических изданий мы смогли выпустить очередной сборник статей по теоретической, общей и частной экологии. В новом выпуске преобладают статьи методического и методологического плана. Тем самым мы попытались обозначить еще одну обширную область знаний, на которую опирается экология. На наш взгляд, чем шире круг специальных вопросов, охваченных журналом, тем больше поводов для дискуссии и выработки представлений, более адекватных действительности.

Стремление занять свое место среди экологических изданий заставляет искать новые возможные источники информации, пока труднодоступные, но потенциально полезные читателю. Электронный интерактивный формат нашего журнала во многом упрощает публикацию текстов, которые не попадут в бумажные периодические издания, поскольку будут отсеяны, во-первых, по формальным, во-вторых, по содержательным критериям. Можно указать на три группы материалов, достойных публикации.

Большинство современных статей по экологической тематике нельзя назвать полемическими – выяснение истинного смысла и оспаривание ценности наработок других авторов почти перестало быть актуальным. Публичная критика локализована в аудиториях научных лабораторных семинаров и диссертационных советов, и направлена она в основном на исследования соискателей ученых степеней. Опыт показывает, что отзывы оппонентов часто являются, с одной стороны, образцами конструктивного критического мышления, прививкой от повторения одних и тех же ошибок, а с другой – пока еще не реализованными программами исследований. Думается, что публикация фрагментов отзывов оппонентов была бы очень полезна для развития экологии. Легитимность подобных публикаций обеспечена тем обстоятельством, что авторефераты диссертаций открыто размещены на сайтах соответствующих диссертационных советов.

Диссертации на соискание ученых званий далеко не всегда становятся монографиями. В лучшем случае достойными публикации считаются материалы содержательной части, тогда как раздел «Обзор литературы» остается доступным только для читателей «Ленинки» и БАН. На наш взгляд, пласт информации, относящийся к анализу современного состояния значительного числа вопросов экологии, достойно представлен во многих диссертациях. Фрагменты разделов обзора литературы после приведения в соответствие с требованиями журнала могут быть опубликованы в нашем журнале и будут интересны читателям.

Институт оппонирования и рецензирования, призванный отфильтровывать псевдо- и недонаучные материалы, нередко бракует и те результаты исследований, которые просто не соответствуют точке зрения оппонента или рецензента. Зачастую трудно провести границу между научной методологией и научной традицией, однако молодое электронное издание, видимо, может рискнуть своим почти бесплатным ресурсом (объемом выпуска) и предоставить пространство для публикации статей дискуссионного характера. Естественно, взаимная обязанность сохранять научный стиль является обязательной.

Этот обзор следует рассматривать как призыв к авторам всех категорий присылать нам свои произведения.

С неизменным стремлением к сотрудничеству,

Редколлегия электронного журнала «Принципы экологии»



УДК 595.384.2-152.6.08(268.45)

Моделирование популяционной динамики камчатского краба на основе байесовского подхода

БАКАНЕВ
Сергей Викторович

*Полярный научно-исследовательский институт
морского рыбного хозяйства и океанографии
(ПИНРО), tombus@gmail.com*

Ключевые слова:

байесовский подход
моделирование
популяционная динамика
камчатский краб

Аннотация:

В работе рассматриваются принципы моделирования популяционной динамики камчатского краба в Баренцевом море. Оценка состояния запаса основывается на реализации традиционных методов определения продуктивности популяции. В основе оценки лежат методы стохастического когортного и продукционного анализа популяционных параметров с учетом методов сбора, качества и объема исходной информации. Прямые наблюдения по результатам исследовательских съемок и промысла несут значительное количество шума и зачастую весьма неопределенны. Кроме того, будучи интродуцированным видом, характер роста численности популяции камчатского краба вносит существенные неопределенности в оценку связи биологических параметров популяции с ее промысловыми показателями. Моделирование популяционной динамики на основе байесовского подхода позволяет успешно решить вышеуказанные аспекты. Интегрирование данных, полученных в ходе различных исследований, в единую модель на основе байесовского метода оценивания параметров дает существенно более детальное описание процессов, происходящих в популяции.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 16 октября 2012 года

Опубликована: 01 марта 2013 года

Введение

Одним из эффективных методов выявления механизмов функционирования популяции в ходе ее адаптации к новым условиям обитания является моделирование процессов пополнения, роста и убыли (Drury et al., 2007). Закономерности формирования популяционной структуры вида могут быть выражены количественно через параметры взаимодействия этих популяционных процессов. Несмотря на интенсивную двадцатилетнюю историю исследований камчатского краба Баренцева моря, многие аспекты оценки его популяционных параметров, в том числе и важные для промысла, остаются малоизученными. Моделирование индивидуального и группового роста ракообразных, в отличие, например, от рыб, сопряжено с трудностью определения точного возраста. Камчатский краб растет в течение короткого периода после линьки, т. е. индивидуальный рост особей имеет сложный прерывистый характер. Частота линьки зависит от пола, возраста и условий обитания краба. Традиционные модели с использованием численности поколений становятся трудноприменимыми (Smith, Addison, 2003). Кроме того, камчатский краб для Баренцева моря – инвазийный вид, интродукция

которого была осуществлена в 60-е годы прошлого столетия. При взрывном характере численности, который часто наблюдается у акклиматизированных животных, моделирование динамики численности и оценка экологической емкости среды для интродуцента имеет существенные неопределенности и затрудняет принятие допущения о динамическом равновесии популяции, необходимом в традиционном моделировании системы «окружающая среда – запас – промысел». В период открытия коммерческого промысла камчатского краба (2004–2007 гг.) одной из главных проблем в определении продуктивности баренцевоморской популяции камчатского краба являлся его незаконный промысел, который не поддавался точной оценке. По экспертным оценкам российских исследователей, незаконный экспорт, нелегальный вылов и браконьерство, наряду с несовершенной системой контроля промысла, не позволяли оценить реальные объемы добычи краба и, соответственно, затрудняли определение уровня эксплуатации и продуктивности популяции. В процессе разработки модельных подходов к динамике численности камчатского краба в Баренцевом море был выработан алгоритм аналитической оценки, который учитывает все вышеизложенные аспекты, однако сами подходы по сей день подвергаются изменениям. Причины таких изменений связаны, прежде всего, не со стремлением усовершенствовать математический аппарат процедуры, а с необходимостью учитывать меняющееся качество и объем исходных данных, получаемых в ходе ежегодных исследований. Сокращение объемов финансирования исследований и, как следствие, изменения в методике проведения исследовательских съемок стали причиной пересмотра существующих процедур оценок в последние годы. В условиях плохой информационной обеспеченности исследований величины параметров зачастую находят, используя алгоритмы на основе формулы Байеса, когда в качестве исходной информации берутся не только данные наблюдений, но и априорное (предварительное) знание о параметрах модели (Bayes, 1763). История применения подходов на основе теоремы Байеса в популяционной биологии насчитывает порядка 20 лет (Burgner, 1991; Angel et al., 1994; Schnute, 1994; Punt, Butterworth, 1996; Kinas, 1996; Meyer, Millar, 1999; Patterson, 1999). В настоящее время такие подходы широко используются для описания состояния и прогнозирования динамики запасов морских млекопитающих, рыб и беспозвоночных. Модели, использующие теорему Байеса, были успешно адаптированы для оценки запасов северной креветки, синего краба, канадского лосося, южноафриканского анчоуса, усатых китов, тихоокеанских тунцов, палтуса и сельди (Butterworth, Punt, 1995; Schnute et al., 1998; Meyer, Millar, 1999; Millar, Meyer, 2000). Оценки состояния запасов и прогнозы, выполненные при помощи таких моделей, используются в различных международных организациях, участвующих в формировании рекомендаций по эксплуатации гидробионтов: ФАО, АНТКОМ, НАФО, ИКЕС, НЕАФК (Annala, 1993; Adkison and Peterman, 1996; McAllister and Kirkwood, 1998; Punt, Hilborn, 2001; Hvingel and Kingsley, 2006; ICES, 2008). В настоящей работе описан опыт моделирования динамики популяции камчатского краба в Баренцевом море на основе байесовского подхода. Дается краткий обзор методов когортного и продукционного анализа популяционных параметров с учетом экологических особенностей этого ракообразного и методов сбора информации. Рассматривается методика применения байесовского подхода на примере оценки параметров продукционной модели.

Аналитический обзор

Модели популяционной динамики

Для оценки биологических показателей популяции камчатского краба в Баренцевом море в 2003 г. была осуществлена первая попытка моделирования динамики его численности. Модель описывала элементарные биологические процессы и базировалась на традиционных биостатистических методах, разработанных для оценки эксплуатируемых популяций рыб. Рассматривая динамику численности одного поколения, профессор Ф. И. Баранов вывел в 1918 г. соотношение, на которое опирается в настоящее время большинство биостатистических моделей (Баранов, 1918):

$$N_{t+1} = N_t e^{-Zt} \quad , [1]$$

где N_t – численность поколения в начальный момент времени t , N_{t+1} – численность в момент времени $t + 1$, e – основание натуральных логарифмов. Показатель степени Z называется коэффициентом мгновенной общей смертности (Рикер, 1979; Шибаяев, 2007). Смысл коэффициента: за

элементарный (очень маленький) промежуток времени dt численность животных уменьшается на величину dN , равную Z -й части от фактической численности N или $dN / dt = -ZN$. Для эксплуатируемых популяций гидробионтов Z определяется изъятием животных промыслом (коэффициентом мгновенной промысловой смертности, F) и всеми остальными причинами, кроме промысла (то есть коэффициентом мгновенной естественной смертности, M) : $Z = F + M$.

Спустя 40 лет J. A. Gulland (1964) и G. I. Murphy (1965) предложили метод анализа структуры уловов эксплуатируемых популяций рыб на основе подхода Ф. И. Баранова. Использовались два уравнения. Первое отражает взаимосвязь численностей смежных возрастных групп:

$$N_{t+1,a+1} = N_{t,a} e^{-(F_{t,a} + M_{t,a})} \quad , [2]$$

Второе уравнение позволяет рассчитать величину улова в поштучном выражении, получаемого от каждой возрастной группы:

$$C_{F_{t,a}} = N_{t,a} \frac{F_{t,a}}{F_{t,a} + M_{t,a}} (1 - e^{-(F_{t,a} + M_{t,a})}) \quad , [3]$$

где $N_{t,a}$, $N_{t+1,a+1}$ – начальная численность возрастной группы a в году t и в следующем $t + 1$ году, когда возраст рыбы увеличится на единицу; C_F – улов возрастной группы a в году t ; $F_{t,a}$, $M_{t,a}$ –

коэффициенты мгновенной промысловой и естественной смертности возрастной группы a в году t . Они могут быть зависимыми или независимыми от возраста, а величина F может изменяться по годам в связи с изменениями интенсивности промысла. Уравнения служат базовыми для группы методов, широко используемых в настоящее время в промысловой ихтиологии, которая называется виртуально-популяционным анализом (Murphy, 1965; Pore, 1972; Jones, 1974; Рикер, 1979).

При виртуально-популяционном анализе, как правило, начальная численность $N_{t,1}$ определяется величиной пополнения $R_{t,1}$, то есть количеством особей, пополнивших в году t промысловый запас (Рикер, 1979). Обозначим количество животных, погибших по естественным причинам, символом $C_{t,a}$, тогда схему эксплуатируемой популяции рыб, согласно уравнениям [2] и [3], можно представить графически (рис. 1).

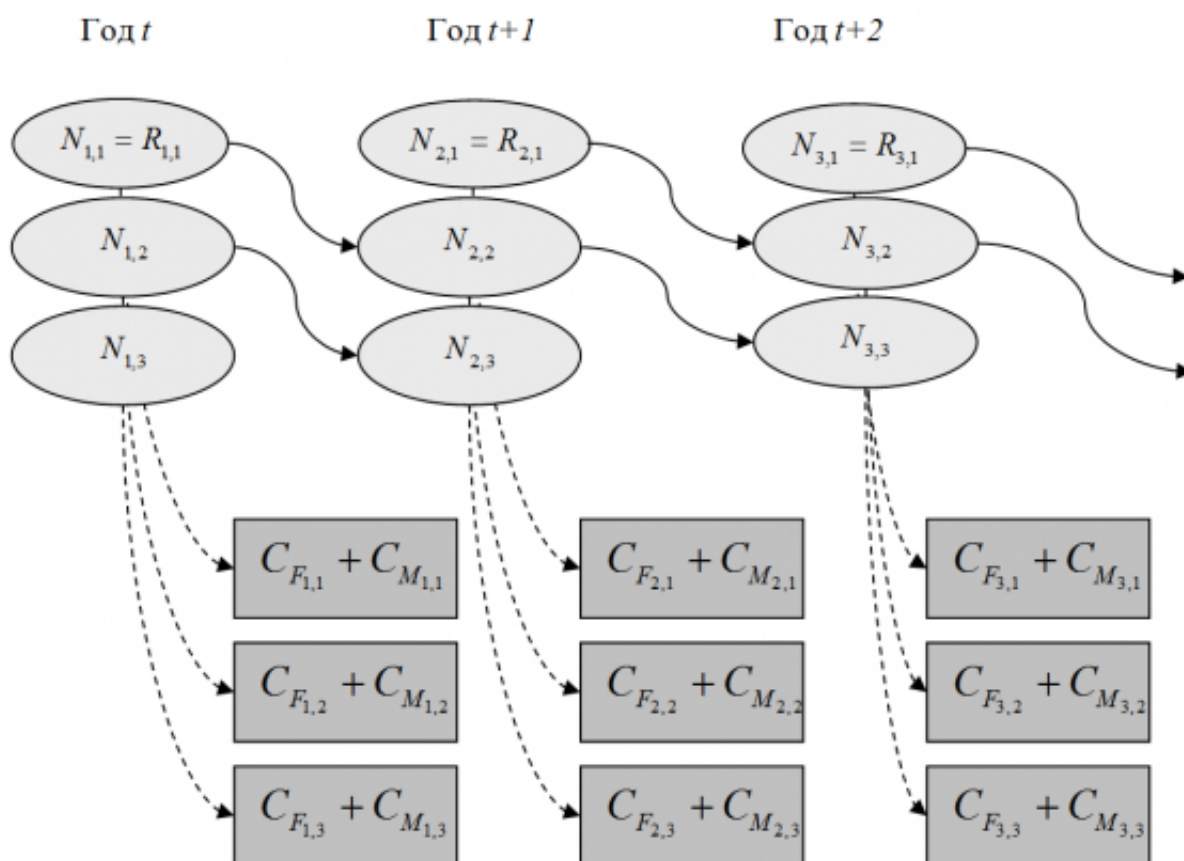


Рис. 1. Блок-схема моделирования динамики численности эксплуатируемой популяции (сплошные стрелки – переход выживших особей в следующую возрастную группу, пунктирные стрелки – убыль животных от промысловой и естественной смертности)

Fig.1. Block diagram of modeling the dynamics of the size of an exploited population (solid arrows – the transition of survivors into the next age group, the dashed arrows – the loss of animals from fishing and natural mortality)

Виртуально-популяционный анализ динамики численности промысловых ракообразных на основе возрастных когорт не получил широкого применения в силу сложности определения точного возраста животного (ICES, 2001a; ICES, 2001b). Однако с начала 90-х годов прошлого столетия, основные принципы изменения численности поколений, разработанные Ф. И. Барановым, стали с успехом применяться в моделировании динамики численности крабов и креветок (Collie, 1991; Kruse and Collie, 1991; Zheng et al., 1995; Quinn et al., 1998; Cadrin, 2000). Модели этого типа базировались на изменениях численности не поколений, а размерных групп (*LBA, length-based analysis*) и учитывали линьку и стохастический рост животных.

Для популяции камчатского краба Баренцева моря модель *LBA* была реализована в 2003 году и стала использоваться с 2006 года, когда временной ряд наблюдений составил 13 лет (Баканев, 2006). Рассмотрим принцип моделирования динамики численности эксплуатируемой популяции камчатского краба на основе модели *LBA*, описанной в работе J. Zheng и др. (1995). Численность краба моделировалась отдельно по размерным группам $l = 1, 2, 3, \dots i$ и по полу. Каждая размерная группа l в году t состояла из особей с новым ($N_{l,t}$) и старым ($O_{l,t}$) карапаксом. В течение года t крабы как с новым, так и старым панцирем могут линять с вероятностью $m_{l,t}$ или с вероятностью $1 - m_{l,t}$, не линяя, оставаться в этой же размерной группе.

Вероятность линьки для краба $m_{l,t}$ была представлена логистической функцией (Balsiger, 1974):

$$m_{l,t} = \frac{1}{1 + \alpha_t e^{-\beta_t l}}, \quad [4]$$

где a_t и b_t – параметры, l – средняя длина размерной группы l .
Нелиняющие крабы $N_{l,t}$ и $O_{l,t}$ в году $t+1$ становятся:

$$O_{l,t+1} = (1 - m_{l,t})(N_{l,t} + O_{l,t}) \quad \text{по формуле (5)}$$

Линяющие крабы в t году – $m_{l,t}(N_{l,t} + O_{l,t})$, в году $t+1$ в зависимости от длины прироста попадают в последующие размерные группы и становятся крабами с новым карапаксом, принадлежащими размерным группам 1, 2, 3, ..., L . Вероятность перехода в определенную группу зависит от параметров прироста краба за одну линьку. Рост на индивидуальном уровне характеризуется длиной прироста особи. Длина прироста особи на групповом уровне варьирует как внутри размерной группы, так и между группами. Средний прирост особи камчатского краба для размерной группы l (G_l) обычно выражали линейной функцией от средней длины (l) размерной группы l перед линькой краба (Weber, Miahara, 1962):

$$G_l = a + b l \quad [6]$$

где a и b – параметры линейной функции.

Отклонения прироста особей размерной группы l за линьку от уравнения регрессии описывали через вероятностное распределение. Плотность вероятности величины прироста выражали через гамма-распределение, форма которого, в зависимости от значений параметров, охватывает все возможное многообразие изменений в распределении прироста (Sullivan et al., 1990):

$$g(x | \alpha_l, \beta) = \frac{x^{\alpha_l - 1} e^{-x/\beta}}{\beta^{\alpha_l} \Gamma(\alpha_l)} \quad [7]$$

где x – величина прироста во время линьки, a_l и b – параметры. Средняя x задавалась произведением $a_l \cdot b$ и равна G . Так $a_l = G / b$, тогда прирост выражался посредством двух параметров G и b . Ожидаемая пропорция крабов размерной группы l , переходящих после линьки в последующую группу l' , равна интегралу функции гамма-распределения на интервале группы l' :

$$P_{l,l'} = \int_{l_1 - l}^{l_2 - l} g(x | \alpha_l, \beta) dx \quad [8]$$

где l' – средняя длина группы l' , l_1 – начало интервала группы l' , l_2 – конец интервала группы l' . Для последней размерной группы L , $P_{LL} = 1$.

Пополнение (R) моделируемой популяции камчатского краба американские исследователи описали с помощью двух параметров: 1) количество молодых крабов, пополняющих популяцию в году t , R_t и 2) параметр U_l , определяющий стохастическое изменение процесса пополнения (Sullivan et al., 1990; Zheng et al., 1995). Пополнение каждой размерной группы $R_{l,t}$ выражалось через уравнение:

$$R_{l,t} = R_t \times U_l \quad [9]$$

где U_l описывалось гамма-распределением, таким же как в уравнениях [7] и [8] с параметрами $a_{r,l}$ и b_r . Средний размер пополнения задавался произведением $a_r \cdot b_r$, поэтому требовалось оценить только

параметр b_r , при условии, что был известен средний размер пополнения.

Учитывая описанные выше вероятностные процессы в динамике численности камчатского краба, моделируемую популяцию удобно представить в каждый момент времени вектором, состоящим из численности размерных групп:

$$N_t = \begin{bmatrix} N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ \vdots \\ N_{L,t} \end{bmatrix}, \quad [10]$$

где N_t – вектор L размерных групп, показывающий общее количество животных с новым карапаксом в году t . Расчет N_{t+1} обеспечивает матрица переходов (*transition matrix*), содержащая параметры стохастического роста (m , P) и пополнения (R):

$$N_{t+1} = \begin{bmatrix} N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ \vdots \\ N_{L,t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_{1,1} & 0 & \dots & 0 \\ P_{1,2} & P_{2,2} & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ P_{1,L} & P_{2,L} & \dots & P_{L,L} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} m_{1,t} & & & \\ & m_{2,t} & & \\ & & \ddots & \\ & & & m_{L,t} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} A_{1,t} \\ A_{2,t} \\ \vdots \\ A_{L,t} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} R_{1,t+1} \\ R_{2,t+1} \\ \vdots \\ R_{L,t+1} \end{bmatrix}, \quad [11]$$

где $A_{l,t}$ – временная переменная, показывающая остаточную численность краба с новым и старым карапаксом в размерной группе l с учетом вылова, и равная:

$$A_{l,t} = (N_{l,t} + O_{l,t})e^{-M_{l,t}} - C_{l,t}e^{(y_t-1)M_{l,t}}, \quad [12]$$

где $N_{l,t}$ и $O_{l,t}$ – численности крабов с новым и старым карапаксом в размерной группе l в году t соответственно; $C_{l,t}$ – вылов крабов (экз.) размерной группы l в году t ; $M_{l,t}$ – коэффициент мгновенной естественной смертности для крабов размерной группы l в году t и y_t – временная задержка от момента съемки до средней даты периода промысла. Расчет переменной $A_{l,t}$ основывается на подходе Ф. И. Баранова, описанном уравнениями [2] и [3]. Он также схематично представлен на рисунке 1.

Основная сложность реализации методов, основанных на когортном анализе, заключается в том, что для исходных систем уравнений трудно получить однозначное решение, особенно в случае низкого качества входных данных (Бабаян, 2000). Так, для баренцевоморской популяции камчатского краба короткий ряд наблюдений, относительно низкие уловы крабов в ходе ежегодных съемок, недооценки численности вследствие активных миграций акклиматизанта, неопределенности в оценке общего вылова, а также методические ошибки в ходе становления нового ряда наблюдений вносили существенные помехи в оценку параметров запаса и затрудняли выявление закономерностей его динамики.

Характер изменений в численности, значительные выбросы в оценках и тренды в остатках свидетельствовали о низкой надежности полученных оценок по модели *LBA*. Большое количество параметров делали модель излишне сложной, что не могло быть оправдано качеством входных данных,

допущений и теорий, которые поддерживали такие допущения.

В настоящее время расчеты не показали хороших перспектив для использования стохастической версии модели *LBA* как инструмента оценки динамики запаса и ориентиров управления для баренцевоморского запаса камчатского краба. Учитывая негативные тенденции в ежегодных исследованиях и сокращении объемов ежегодно собираемой информации, в настоящее время стало целесообразно использовать более простые модели, основанных на меньшем количестве когорт.

На основе модели *LBA* в 90-е годы прошлого столетия был разработан целый ряд моделей, успешно использующих возможности анализа размерных рядов (Collie, 1991; Kruse and Collie, 1991; Zheng et al., 1995; Quinn et al., 1998; Cadrin, 2000). Одна из них, *CSA* (*catch survey analysis*), является частным случаем *LBA*, когда численность популяции мала для получения качественных данных по размерному составу. Модель была разработана Зенгом и др. (Zheng et al., 1997) для небольших запасов краба с относительно низкими уловами в ходе ежегодных съемок. Обе модели принципиально сходны. Отличие состоит лишь в том, что в модели *CSA* используются более укрупненные размерные группы, а в расчетах приемлемо использовать данные по размерному составу лишь половозрелых самцов. В модели *CSA* деление на размерные группы, как правило, основывается на особенностях биологии и промысла дальневосточных крабов семейства *Lithodidae*, в которое входит и камчатский краб. Промысловая часть популяции в году t , состоящая из крупных самцов, делится на две группы: *рекруты* (RE_t) и *пострекруты* (PO_t). RE_t – это численность крабов с новым карапаксом, пополнивших промысловый запас в году t . Рекруты принадлежат размерной группе, начало которой равно минимальному промысловому размеру, а длина интервала размерной группы соответствует средней длине прироста рекрута за одну линьку. PO_t – численность крабов, пополнивших промысловый запас в году $t - 1$ и ранее. Пострекруты это все промысловые крабы со старым карапаксом, а также особи с новым панцирем, имеющие размеры большие, чем рекруты. Пополнением промыслового запаса считаются *пререкруты* (PR_t) – особи, которые в следующем году станут рекрутами. Пререкруты принадлежат размерной группе, конец интервала которой граничит с минимальным промысловым размером, а длина интервала соответствует средней длине прироста пререкрута за одну линьку. Динамику моделируемой популяции можно представить в виде уравнений:

$$\begin{aligned} RE_{t+1} &= PR_t \times m_{PR} \times G_{PR,RE} \times e^{-M} \\ PO_{t+1} &= (PO_t + RE_t + PR_t \times m_{PR} \times G_{PR,PO}) \times e^{-M} - C_t \times e^{-M(1-y_t)} \end{aligned} \quad [14]$$

где m_{PR} – вероятность линьки для пререкрутов; $G_{PR,RE}$, $G_{PR,PO}$ – параметры роста, соответствующие доле крабов, которые переходят из группы PR_t в группу RE_{t+1} и из группы PR_t в группу PO_{t+1} ; M – коэффициент естественной смертности; C_t – вылов крабов в году t ; y_t – временная задержка от момента съемки до средней даты периода промысла.

Адаптация опыта американских ученых и результаты наших исследований показали хорошие перспективы для использования стохастической версии модели *CSA* как инструмента для оценки динамики запаса, отслеживания реакции популяции на промысел, оценки ОДУ и ориентиров управления для баренцевоморского запаса камчатского краба (Баканев, 2003, 2008). Результаты оценок популяционной динамики камчатского краба в Баренцевом море по модели *CSA* показали лучшую согласованность исходных индексов численности и модельных значений по сравнению с результатами использования модели *LBA*. Кроме того, относительная простота и меньшее количество параметров модели *CSA* делают ее менее чувствительной к качеству исходной информации.

Описанные ранее модели *LBA* и *CSA*, основанные на динамике численности размерно-возрастных групп, требуют как минимум наличия исходных данных о размерно-возрастной структуре популяции на протяжении достаточно продолжительного временного ряда. Такая исходная информация об эксплуатируемой популяции, как правило, собирается в результате ежегодного мониторинга промысла и выполнения научно-исследовательских съемок. Нарушение методик выполнения съемок в последние годы привело к поиску альтернативных методов оценок динамики численности популяции камчатского краба. При дефиците биологической и промысловой информации моделируемая численность может быть выражена упрощенно через изменение производительности промысла и величине вылова (Бабаян,

2000; Баканев, 2009).

В практике управления запасами водных биологических ресурсов широко применяются продукционные модели и так называемые модели истощения, основанные на изменении производительности промысла как показателя состояния всей популяции или ее части, на которой ведется промысел (Haddon, 2001).

Для баренцевоморской популяции камчатского краба продукционная модель была адаптирована в 2006 году с открытием полномасштабного коммерческого промысла краба. Дискретная форма записи модели при отсутствии промысла имеет вид (Schaefer, 1957):

$$B_{t+1} = B_t + rB_t \left(1 - \frac{B_t}{K}\right) \quad [15]$$

где B_t – биомасса животных в году t , K – максимальная возможная биомасса при отсутствии промысла (емкость среды), r – коэффициент мгновенного популяционного роста (внутренняя скорость роста) в отсутствие плотностной регуляции. Согласно свойству этого логистического уравнения максимальные продукционные способности запаса наблюдаются при биомассе, равной $K/2$.

Однако продукционный подход к динамике искусственно созданной популяции показал весьма ненадежные результаты. Для растущей популяции, постоянно увеличивающей свой ареал, определение емкости среды связано с большой степенью риска получить искаженную истинную картину. Очевидно, что роль оценки запаса не заключается в угадывании наилучшего значения K . В большей степени она должна обеспечивать помощь системе управления промыслом, чтобы можно было реагировать на различные типы природных флуктуаций. Роль оценки запасов состоит не в определении статичных величин оптимальных промысловых усилий и уравновешенных выловов, а в оценке реакций промысловых популяций и рыбаков на управляющие решения и другие воздействия.

Тем не менее, несмотря на высокую неопределенность, стохастический вариант модели обеспечивает в настоящее время аналитическую альтернативу существующим методам оценки численности камчатского краба. Комплексный подход учитывает ошибки наблюдений и позволяет связывать уравнение динамики популяции с наблюдаемыми промысловыми показателями. Вероятностные оценки также позволяют рассчитывать риск превышения того или иного ориентира управления, что делает модель привлекательной для использования в принятии управленческих решений. При продолжении ряда наблюдений, устранении неопределенности в оценке ежегодного вылова и полной натурализации интродуцированного запаса степень надежности оценки параметров продукционной модели должна значительно возрасти.

Другой альтернативой размерно-возрастным моделям в настоящее время становится модель истощения Лесли (*Leslie depletion model*; Haddon, 2001). Модель основана на динамике снижения производительности промысла в течение промыслового сезона и используется для оценки численности на начало промыслового сезона с учетом темпов снижения.

Учитывая относительно короткий период промысла (2–3 месяца), делается допущение, что величина естественной смертности за период промысла незначительна, и ей можно пренебречь. Тогда уравнение динамики численности на акватории промысла будет выглядеть так: $N_{t+1} = N_t + C_t$.

Численность на начало промыслового сезона (N_{t+1}) при этом будет равна сумме численности на конец сезона (N_t) и кумулятивному вылову (C_t) между временем 1 и t . При этом N может быть выражен через улов на усилие или производительность (U) и коэффициент улавливаемости: $U = qN$, где U – улов на усилие, q – коэффициент улавливаемости. С учетом коэффициента улавливаемости, уравнение динамики численности на акватории промысла будет выглядеть так: $U_{t+1} = U_t + qC_t$. Уравнение имеет вид линейной регрессии, с помощью которого может быть вычислен q и, соответственно, N . Для оценки численности камчатского краба в начале промыслового сезона в Баренцевом море используются данные промысловой статистики 2007–2012 гг., с учетом того, что в этот период промысел был локализован в одних и тех же районах, а степень неучтенного вылова значительно снизилась. Характер снижения производительности с учетом возрастающего вылова к концу промыслового сезона используется для расчета численности запаса на акватории промысла в период этого промыслового сезона.

Методы оценки параметров

Процесс оценки параметров эксплуатируемой популяции можно представить в виде двух взаимосвязанных основных этапов:

- 1) построение модели исследуемого явления;
- 2) оценка основных характеристик (параметров) модели по данным наблюдения.

Основы первого этапа, описанные в предыдущей главе, заложены к середине прошлого века и не претерпели существенных изменений (Рикер, 1979, Одум, 1986). Второй этап опирается на методы математической статистики, которые в настоящее время продолжают активно развиваться (Punt and Hilborn, 1997; Schnute et al., 1998).

Стохастическая природа оцениваемых параметров может быть описана с использованием различных алгоритмов идентификации, наиболее распространенным из которых является метод максимального правдоподобия (Hilborn and Walters, 1992). Точность получаемых оценок параметров зависит от полноты и качества исходной информации. Фрагментарность данных, ошибки измерений, шум природных процессов в совокупности с короткими рядами наблюдений могут значительно исказить результаты оценок и, соответственно, понимание реальных биологических явлений (Васильев, 2001).

В условиях плохой информационной обеспеченности оценки параметров зачастую находят, используя алгоритмы на основе формулы Байеса, когда в качестве исходной информации берутся не только данные наблюдений, но и априорное (предварительное) знание о параметрах модели (Bayes, 1763). Подход основан на попытке начать статистический вывод с некоторых исходных предположений (догадок) о вероятностном распределении неизвестных параметров. Значения модельных параметров можно установить априорно на основе оценок, полученных, например, для одних и тех же видов, но из разных районов, или для схожих видов из одного района. Используя теорему Байеса, окончательные (апостериорные) значения параметров оцениваются с учетом как данных наблюдений, так и предварительно заданных значений параметров:

$$P(H | data) = \frac{P(data | H)P(H)}{P(data)} \quad [16]$$

Здесь распределение $P(H)$ называется априорным распределением вероятностей возможных значений параметра или параметров H (это распределение принимается прежде, чем получены статистические данные); $data$ – статистические данные, полученные в ходе эксперимента (наблюдений, опытов), которые используются в модели; $P(H | data)$ – условная апостериорная вероятность, количественно оценивает насколько модель соответствует гипотезе H в условиях, характеризуемых данными наблюдений ($data$); $P(data | H)$ – функция правдоподобия, используемая в традиционном статистическом оценивании параметров, которая определяет вероятность того, что полученные данные в ходе эксперимента соответствуют гипотезе H .

В рамках байесовского подхода, гипотезы (параметры) трактуются как случайные величины и описываются с использованием вектора непрерывных значений параметров вместо набора дискретных значений. Вероятности в этом случае будут выражаться через плотности вероятностей, а знаменатель $P(data)$ в уравнении [16] согласно формуле полной вероятности будет равен

$$\int_{i=1}^n L(data | H) P(H)$$

Функцию Байеса можно представить иначе, в виде трех составляющих:

$$P(H | data) = \frac{1}{P(data)} P(data | H) P(H) \quad [17]$$

где $1/P(data)$ некая постоянная величина по отношению к гипотезе. Поэтому апостериорное распределение пропорционально произведению функции правдоподобия на априорное распределение или:

$$P(H_i | data) \propto P(data | H) P(H) \quad [18]$$

где символ μ означает пропорциональность.

В терминах статистики байесовский подход базируется на следующих четырех компонентах. Априорная (предварительная) информация (PRIORS) и данные (DATA), полученные в ходе эксперимента, объединяются с помощью некоего метода (*method*) для получения апостериорного (POSTERIOR) знания. Эти компоненты могут быть представлены в виде:

$$\text{PRIORS} + \text{DATA} \xrightarrow{\text{method}} \text{POSTERIOR} \quad [19]$$

Входной компонент DATA представляет собой индексы численности краба, оцененные по съемкам, и вылов. В качестве компоненты PRIORS берется предварительное (приблизительное) знание о параметрах модели, количественно представленное в виде распределений вероятностей их возможных значений. В качестве компоненты POSTERIOR выступает существенно уточненное знание о параметрах модели, также представленное в виде распределений вероятностей значений. Метод расчета POSTERIOR зависит от сложности моделируемых процессов. Для описания биологических процессов с высокой степенью неопределенности использовался алгоритм вычисления, основанный на построении цепи Маркова (рис. 2). Для этого применяется итерационная процедура, на каждом шаге которой рассчитываются модельные значения параметров и переменных. Каждый итерационный шаг включает в себя три этапа.

На первом этапе первой итерации происходит расчет численности животных (*data*) по биологической модели (BIO) с использованием стартовых (начальных) значений параметров и переменных (INITS). Биологическая модель в нашем случае представляет собой одну из четырех, описанных ранее: *LBA*, *CSA*, продукционную или модель истощения. Стартовые значения генерируются встроенным модулем программы, а затем, если необходимо, корректируются с учетом биологически правдоподобных значений. На первом этапе второй и последующих итераций берутся величины параметров и переменных, рассчитанные в ходе предыдущей итерации.

На втором этапе модельные и эмпирические (DATA) значения численности включаются в функцию правдоподобия (LIKELIHOOD) и вычисляется (*like*) мера их согласованности, то есть определяется вероятность того, что эмпирические значения могут быть получены с использованием данной биологической модели с заданными стартовыми значениями параметров и переменных.

На третьем этапе по формуле Байеса (BAYES, уравнение [18]) количественно оценивается способность модели с заданными параметрами (PRIORS) генерировать эмпирические значения DATA. В процессе расчетов происходит настройка параметров (PRIORS) в условиях, характеризуемых данными наблюдения (DATA), и рассчитываются новые апостериорные значения модельных параметров и переменных. Оцененные показатели параметров и рассчитанные модельные переменные, характеризующие модель в данный момент, играют роль начальных условий для следующей итерации.

Данная процедура расчета является заключительным этапом одного итерационного шага или звена в цепи Маркова (MCMC) и реализована с использованием метода Гиббса. В процессе итераций генерируются (*stat*) выборки распределений значений параметров и расчетных переменных. Статистический анализ таких выборок, в который входит расчет средних, ошибок средних, стандартных отклонений, медиан и доверительных интервалов параметров, является результатом прогона модели. Окончание итерационного процесса (прогона) происходит, когда ошибка среднего искомого параметра, рассчитанная в цепи Маркова, составит менее 5 % его стандартного отклонения (Spiegelhalter et al., 2000).

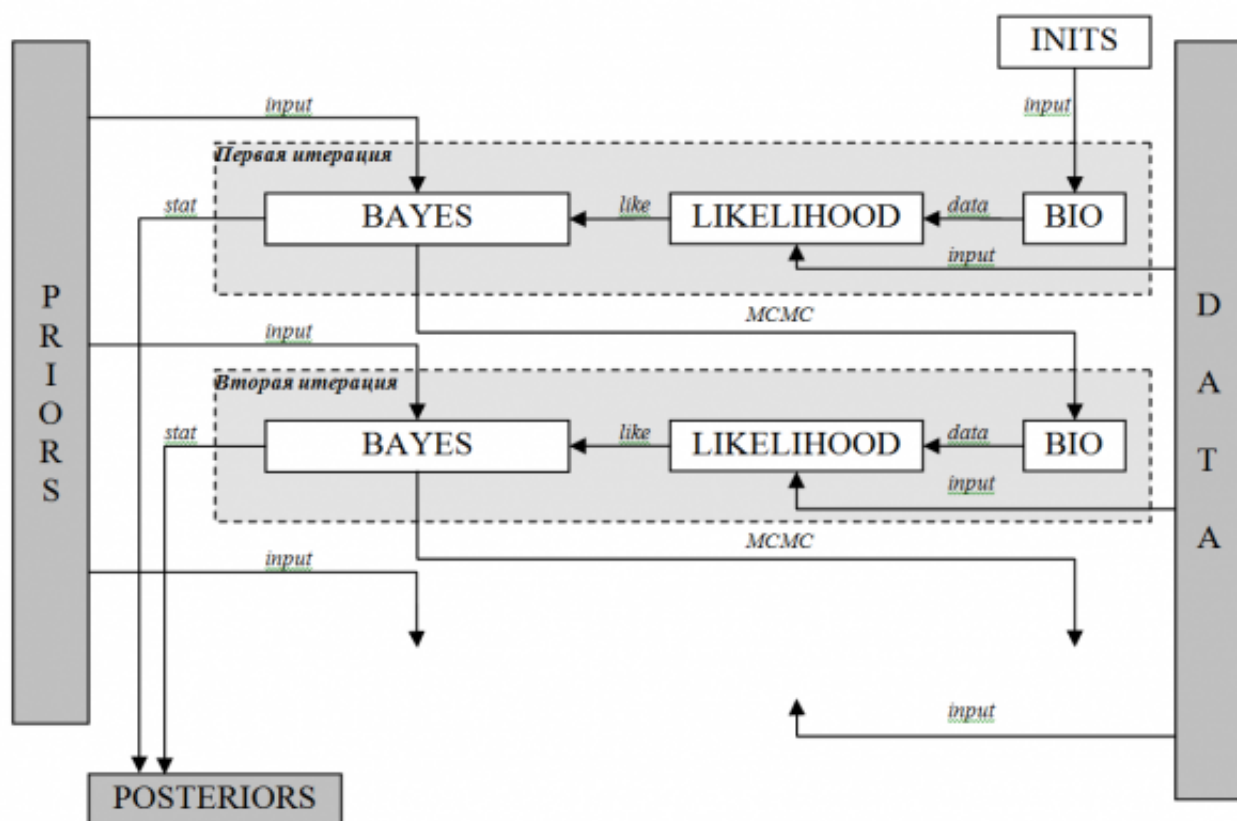


Рис. 2. Принципиальная блок-схема оценки параметров биологических моделей (показаны два итерационных шага). DATA – эмпирические данные; INIT – стартовые значения параметров и переменных; PRIORS – априорные распределения параметров; POSTERIOR – апостериорные распределения параметров и переменных; BIO – биологическая модель (уравнение популяционной динамики); LIKELIHOOD – функция правдоподобия; BAYES – формула Байеса; input – ввод данных; data – расчет численности животных по биологической модели; like – расчет правдоподобия; MCMC – переход к следующей итерации; stat – расчет апостериорных распределений параметров и переменных

Fig. 2. Schematic block diagram of the parameter estimates of biological models (shown in two iterative steps). DATA – empirical data; INIT – starting values of parameters and variables; PRIORS – a prior distribution of the parameters; POSTERIOR – the posterior distribution of parameters and variables; BIO – biological model (the equation of population dynamics); LIKELIHOOD – likelihood function; BAYES – Bayes' formula; input – data input; data – calculation of the number of animals according to a biological model; like – the likelihood calculation; MCMC – the transition to the next iteration; stat – the calculation of posterior distributions of the parameters and variables

После итерационного прогона суммарная выходная статистика подвергалась анализу. Для оценки качества настройки модели выполнялось сравнение фактических значений и их апостериорных (рассчитанных в модели) распределений с использованием двух критериев согласия.

Во-первых, рассчитывались остатки, т. е. разности между логарифмами фактических индексов численности по съемке и рассчитанных индексов по модели. Чем лучше модель согласуется с данными, тем меньше величина остатков. Суммарная статистика отклонений (RSS, от residual sum of squares) показала степень смещения модельных значений от наблюдаемых всего временного ряда:

$$RSS = \sum_t (\ln N_t - \ln N'_t)^2$$

где N_t – наблюдаемый индекс численности по съемке, N'_t – расчетный индекс численности по модели.

Во-вторых, адекватность модели анализировалась путем сравнения распределения каждой

фактической величины со своим апостериорным прогнозным распределением (Gelman and Rubin, 1992). При этом после настройки параметров в модели имитируется набор наблюдаемых данных. Вероятности имитируемых значений фактических величин $data_{rep}$ имеют распределение:

$$P(data_{rep} | data_{obs}) = \int P(data_{rep} | \theta) P(\theta | data_{obs}) d\theta$$

В выражении [20] показатель $P(data_{rep} | q)$ [20] представляет собой выборку наблюдений из распределений, рассчитанных в модели – $P(q | data_{obs})$.

Данный критерий проверяет, нет ли смещения наблюдаемого индекса численности относительно медианы распределения имитируемых на каждой итерации модели индексов численности. Степень отклонения суммируется в векторе p -значений, рассчитываемых как пропорция N -итераций, в которых выборка имитируемых данных наблюдения из апостериорного распределения превышает истинные значения данных наблюдения:

$$p.value = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N I((data_j^{rep}, \theta_j) - (data^{obs}, \theta_j))$$
 [21]

где $I(x) = 1$, если x истинно, и $I(x) = 0$, если x ложно. Величины, близкие к 1 или 0 в векторе p -значений, показывают, что набор фактических значений в значительной мере отклоняется от медианы апостериорного распределения. Величина $p.value$ близкая к 0,5 показывает, что расчетная величина $data_j^{rep}$ приблизительно в 50 % случаев больше входного значения и в 50 % – меньше, то есть отклонения не имеют систематического смещения.

За этапом оценки качества настройки параметров производится исследование моделируемой популяционной динамики, выясняется степень адекватности полученной модели. При этом оценивается поведение популяции при различных исходных предпосылках, например, меняются показатели степени эксплуатации, величины пополнения, уровня естественной смертности, продукционной способности популяции. Процесс исследования модели напрямую связан с конечной целью моделирования в нашей работе – определением популяционных параметров. В свою очередь показатели популяционных параметров являются основой для определения биологических и управленческих ориентиров при выработке стратегии рационального промыслового использования данной популяции.

Реализация модельных алгоритмов и статистическая обработка полученных результатов выполняется в программном продукте OpenBUGS, разработанном в Медицинском исследовательском центре в Кембридже (Spiegelhalter et al., 2000; OpenBUGS, 2009). Программа снабжена руководством пользователя, в котором подробно описан байесовский алгоритм пошаговой реализации математической модели, оценки параметров и диагностики.

Реализация байесовского подхода в оценке параметров модели

Рассмотрим методику применения байесовского подхода на примере оценки параметров продукционной модели Шефера, описанной выше уравнением [15]. С добавлением показателя вылова модель приобретает вид (Schaefer, 1954):

$$B_{t+1} = B_t + rB_t(1 - \frac{B_t}{K}) - C_t$$
 [22]

где B_t – численность в году t , C_t – вылов в году t , K – максимально возможная численность популяции и r – коэффициент мгновенного популяционного роста. Ненаблюдаемая переменная B_t может быть выражена через наблюдаемый показатель относительной численности (I_t), рассчитанный, например, по результатам исследовательской съемки:

$$I_t = qB_t e^{\varepsilon} \quad [23]$$

где q – коэффициент пропорциональности, в данном случае коэффициент улавливаемости, а e^{ε} – остаточная погрешность, имеющая логнормальное распределение (Haddon, 2001).

В системе уравнений [22] и [23] нужно оценить четыре параметра: r , K , q , ε , а также начальное значение численности B_0 . Традиционно в популяционной биологии оценка параметров осуществляется либо методом наименьших квадратов, либо методом максимального правдоподобия (Hilborn and Walters, 1992). Как показано выше, функция правдоподобия также входит в состав формулы Байеса [17] и выглядит так:

$$P(\text{data} | r, K, q, \varepsilon, B_0) = \prod_t \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma I_t} \exp\left(-\frac{1}{2\sigma^2} (\ln I_t - \ln(qB_t e^{\varepsilon}))^2\right) \quad [24]$$

Функция правдоподобия определяет вероятность получения данных наблюдений (data) при определенном наборе параметров, значения которых соответствуют гипотезе H , то есть r , K , q , ε и B_0 . Метод максимального правдоподобия заключается в подборе таких значений параметров, при которых

вероятность $P(\text{data} | r, K, q, \varepsilon, B_0)$ стала бы максимальной. Чем выше вероятность, тем лучше модель описывает данные наблюдений, а следовательно, динамику численности популяции. При дефиците исходной информации результаты настройки модели могут привести к неверным выводам о численности животных. Например, если дать нереально высокую величину K или q и тем самым значительно исказить расчетную численность. Для предотвращения таких артефактов необходимо внести дополнительную информацию, то есть некое априорное (доопытное) знание.

Обычно до начала оценки эксперт имеет, по крайней мере, приблизительное представление о возможных величинах параметров. Эти представления могут базироваться на информации, полученной из литературных источников или личного опыта эксперта. Рассмотрим ход рассуждений о возможной величине, например коэффициента улавливаемости q .

Отображая соотношение реальной величины численности и наблюдаемого индекса относительной численности, он может быть предварительно оценен посредством полевых экспериментов. Являясь коэффициентом пропорциональности для индекса численности, оцененной в ходе исследовательской съемки, этот показатель определяется, главным образом, уловистостью орудий лова. Доля пойманных животных из числа находящихся в зоне отлова, естественно, может принимать значения от 0 (никто не пойман) до 1 (отловлены все особи). На основании этой информации эксперт может допустить, что действительное значение коэффициента q равновероятно может находиться в диапазоне от 0 до 1.

Допустим, что у эксперта имеется некая дополнительная информация в виде литературных данных о коэффициенте уловистости аналогичного трала по отношению к животным исследуемого нами вида. В результате он может прийти к выводу о том, что интервальная оценка коэффициента уловистости трала должна лежать, например, в пределах 0.4–0.6. Кроме того, из многолетнего опыта эксперта и литературных данных известно, что коэффициент уловистости варьирует от траления к тралению и зависит от множества факторов (параметров раскрытия трала, типа грунта, размеров животных и пр.). На основании этой информации, а также используя соображения о характере варьирования этого показателя, исследователь имеет некое мысленное представление о возможной величине этого параметра до начала моделирования процесса. Ожидается, что при использовании традиционного метода максимального правдоподобия и данных наблюдений, величина q окажется, скорее всего, близкой к 0.4–0.6. В тоже время маловероятно, что значение этого коэффициента будет близким, например, к 0 или к 1.

Чтобы избежать некорректной оценки q , очевидно, необходимо задать ее пределы, в которых будет проходить поиск оптимального решения. Такие пределы задаются, как правило, с учетом предыдущей накопленной информации, то есть априори (в данном случае на основании литературных данных и личного опыта эксперта). Для того чтобы использовать эту информацию, наше мысленное представление о возможной величине q необходимо выразить количественно. Задача заключается в построение частотного распределения вероятностей этой величины, которое называется *априорным распределением* параметра q .

Построение априорного распределения целесообразно начинать с выбора типа распределения. Однако на практике не всегда имеется исчерпывающая информация о том, какому закону подчиняется

вероятностное распределение того или иного параметра. В настоящее время проблема выбора априорных распределений для параметров моделируемых биологических процессов освещена подробно (Kass, Wasserman, 1996; Punt and Hilborn, 1997). В данном случае, учитывая литературные данные, предполагаем, что распределение подчиняется нормальному закону с модой в интервале 0,4–0,6 и границами от 0 до 1. Графически такое распределение изображено на рисунке 7, а математически принято записывать как:

$$q \sim \text{dnorm}(0,50;50), [25]$$

где dnorm – нормальное распределение, а символ “ $\sim$ ” обозначает “распределяется как”.

Параметры нормального распределения μ (среднее) и τ (точность, показатель обратно

пропорциональный дисперсии, то есть $\frac{1}{\sigma^2}$) указаны в скобках. При включении априорного распределения q в формулу Байеса [17] рассчитывается апостериорное распределение этого параметра. Иными словами наша предварительная, или априорная, оценка параметра q вновь оценивается с учетом данных наблюдений, априорное распределение корректируется и строится окончательное апостериорное распределение (рис. 3). На этом процесс оптимизации или настройки параметра q заканчивается. В данном случае была получена уточненная оценка q с медианой, равной 0,38.

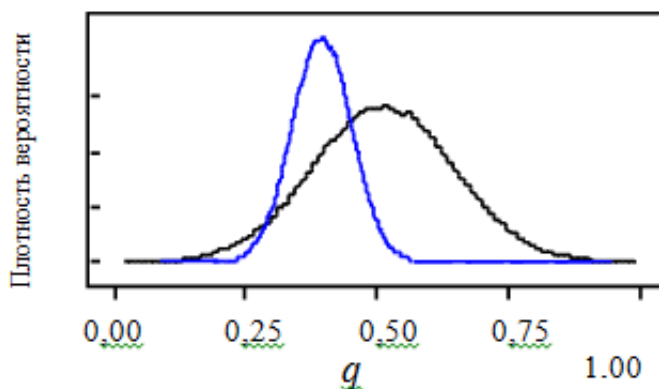


Рис. 3. Распределение вероятности параметра q (черная линия – априорное, синяя – апостериорное)

Fig. 3. Probability distribution of the parameter q (black line – a priori, blue – a posteriori)

Апостериорные распределения всегда находятся в границах своих априорных распределений. Степень отличия апостериорного от априорного распределения показывает, как много информации о значениях неизвестного параметра содержится в статистических данных наблюдений при условии, что априорное распределение было задано в широком диапазоне возможных значений. Чем выше и уже апостериорный пик, тем параметр точнее оценивается с помощью данных наблюдений. Если апостериорная вероятность слабо отличается от априорной, то, возможно, данные не несут полезной информации для корректировки первоначальной оценки параметра (рис. 3).

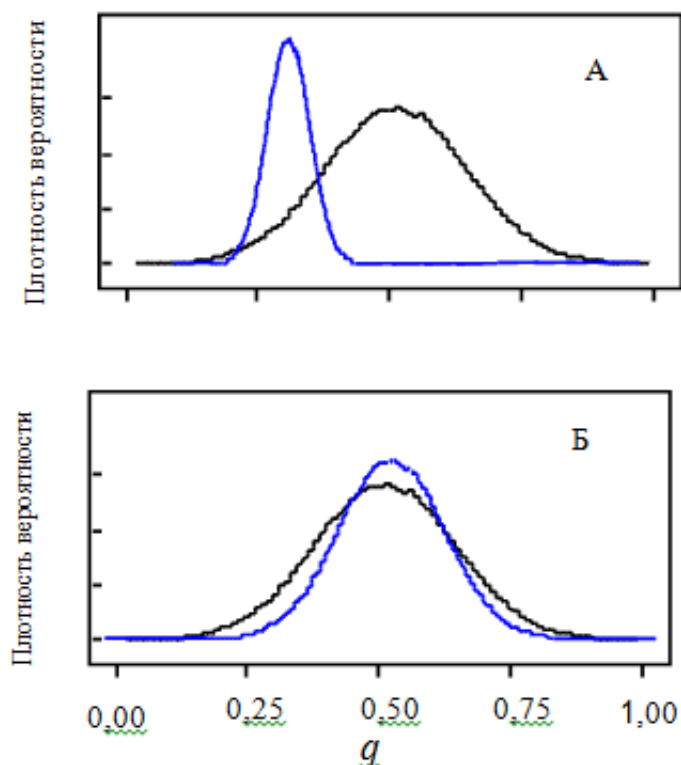


Рис. 4. Распределение вероятности параметра q (черная линия – априорное, синяя – апостериорное) при информативных (А) и малоинформативных (Б) данных наблюдений
Fig. 4. Probability distribution of the parameter q (black line – a priori, blue – a posteriori) for informative (A) and uninformative (B) observations+

Наиболее важным и одновременно сложным является вопрос выбора априорного распределения параметров. Для определенных параметров выбор может основываться в некоторых случаях на субъективном мнении эксперта. В идеале это мнение должно быть основано на фактах. Эти факты могут включать все те сведения, которые обычно не входят в формальный анализ количественных данных, а используются как информация, полученная вне эксперимента. Такая «внешняя» информация может включать:

- 1) результаты исследований по той же тематике;
- 2) результаты исследований, в которых изучались сходные биологические механизмы;
- 3) результаты лабораторных исследований, посвященные природе изучаемого явления;
- 4) результаты исследований, если эти результаты могут иметь ту же природу;
- 5) сведения о промежуточных исходах, которые наблюдались в данном эксперименте и свидетельствуют в пользу предложенной гипотезы;
- 6) информацию, полученную у других популяций со схожими биологическими и промысловыми параметрами.

Эти виды внешней информации предполагают ту или иную форму экстраполяции причинно-следственных связей. При этом параметр должен иметь априорное распределение, включающее значения искомого апостериорного распределения. На практике иногда желательно обрезать или укоротить апостериорные распределения с целью избежать растягивания процесса поиска решения. В таких случаях лимиты распределения должны быть выбраны в широких, биологически обоснованных пределах, чтобы не перекрывать апостериорное распределение. Целесообразно рассматривать несколько возможных априорных распределений различных параметров и анализировать результаты расчетов.

Согласно формулам [20] и [21] для настройки всего моделируемого процесса должны быть заданы априорные распределения не только для параметра q , но и для r , K , ε и B_1 . Далее на основе априорных распределений пяти параметров моделируется общее априорное распределение. Затем, используя формулу Байеса и данные наблюдений, рассчитывается целевое или общее апостериорное

распределение, статистические показатели которого являются искомыми оценками параметров модели.

Рассмотренный пример байесовского подхода на примере производственной модели представляет собой принципиальную схему оценки параметров модели. Реализация формулы Байеса, когда все параметры и расчетные переменные трактуются как случайные величины, основана на поиске решения системы интегральных уравнений. Процедура поиска решения связана с большим количеством вычислений и базируется на итеративном методе с применением генератора случайных чисел. В настоящей работе используется подход, который в англоязычной литературе известен как Markov Chain Monte Carlo (MCMC; Congdon, 2001). Этот алгоритм вычисления основан на построении цепи Маркова. Процесс, протекающий в системе, называется *марковским*, если для каждого момента времени которой вероятность любого состояния системы в будущем определяется только состоянием системы в настоящий момент и не зависит от того, каким образом система пришла в это состояние (Вентцель, 2003). Реализация цепи Маркова в численном виде происходит с помощью модели Гиббса (*Gibbs sampler*). Она обеспечивает способ выборки из совместных распределений многомерных переменных с помощью применения такого положения: для получения выборки из совместного распределения делаются многократно выборки из его представленных одномерных условных распределений. Процесс реализации MCMC с помощью модели Гиббса подробно описан в литературе (Gilks et al., 1996; Meyer, Millar, 2000).

Заключение

Байесовский подход к оценке параметров моделей популяционной динамики в настоящее время широко используются в промысловой биологии. Метод позволяет включать в алгоритм дополнительные знания в виде априорных распределений различных параметров, тем самым восполняя недостающие эмпирические данные. Вероятностные оценки также позволяют выполнять риск-анализ биологических и промысловых показателей состояния популяций, что делает модели полезными в принятии управленческих решений.

Оценка состояния запаса камчатского краба в Баренцевом море основывается на реализации традиционных методов определения продуктивности популяции. В основе оценки лежат основные постулаты теории рыболовства, в соответствии с которыми выполняется расчет популяционных параметров. В то же время биологические и экологические особенности камчатского краба и история его появления в Баренцевом море вынуждают отходить от алгоритмов, традиционно используемых при оценке запасов гидробионтов. Во-первых, трудность в определении возраста ракообразных не позволяет использовать преимущества моделей, основанных на оценке численности поколений. Во-вторых, характер роста численности искусственно созданной популяции затрудняет использование принципов управления, основанных на динамическом равновесии системы «окружающая среда – запас – промысел». В-третьих, на этапе начала промысловой эксплуатации запаса возникают трудности интерпретации связи биологических параметров популяции с промысловыми показателями. Кроме того, прямые наблюдения по результатам съемок и промысла несут значительное количество шума и зачастую весьма неопределенны, что связано как с методическими проблемами, так и с экологическими особенностями вида.

Моделирование популяционной динамики на основе байесовского подхода позволяет успешно решить ряд вышеуказанных проблем. Интегрирование данных, полученных в ходе различных исследований, в единую модель на основе байесовского метода оценивания параметров дает существенно более детальное описание изменений, происходящих в популяции. Точность оценки динамики при сравнительно низком качестве исходных данных становится зависимой в значительной степени от методов оценки параметров. Наиболее важным и одновременно сложным является вопрос выбора априорного распределения параметров. Для определенных параметров выбор может основываться в некоторых случаях на субъективном мнении эксперта. В идеале это мнение должно быть основано на фактах, которые могут включать сведения, которые обычно не входят в формальный анализ количественных данных, а используются как информация, полученная вне эксперимента или наблюдения.

Библиография

Бабаян В. К. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ): Анализ и рекомендации по применению. [Precautionary approach to the assessment of total allowable catch (TAC)] М.: Изд-во ВНИРО, 2000. 192 с.

Баканев С. В. Оценка запаса камчатского краба в Баренцевом море с использованием модели CSA [Stock assessment of red king crab in the Barents Sea using the CSA model] // Камчатский краб в Баренцевом море [Red king crab in the Barents Sea]. Гл. 4.2. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. С. 232–245.

Баканев С. В. Результаты применения стохастической когортной модели CSA для оценки запаса камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в Баренцевом море [The results of the stochastic cohort model CSA for stock assessment of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea] // Вопросы рыболовства. 2008. Т. 9. № 2 (34). С. 294–306.

Баканев С. В. Проблемы оценки запаса и регулирования промысла камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в Баренцевом море [The problems of stock assessment and fishing regulation of red king crab in the Barents Sea] // Вопросы рыболовства. 2009. Т. 10. № 1 (37). С. 51–63.

Баранов Ф.И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства [On the biological basis of fisheries] // Изв. отдела рыбоводства и науч.-промышл. исслед. 1918. Т. 1. Вып. 1. С. 84–128.

Васильев Д. А. Когортные модели и анализ промысловых биоресурсов при дефиците информационного обеспечения [Cohort models and analysis of fisheries stocks with the deficiency of data-supply]. М.: Изд-во ВНИРО, 2001. 111 с.

Вентцель Е. С. Теория вероятностей [Probability theory]. М.: Издательский центр «Академия», 2003. 576 с.

Одум Ю. Экология: В 2-х т. Т. 2. [Ecology] М.: Мир, 1986. 376 с.

Рикер У. Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей рыб [Methods of assessment and interpretation of biological indicators of fishes]. М.: Пищевая промышленность, 1979. 408 с.

Шибанов С. В. Промысловая ихтиология [Fisheries ichthyology]. СПб: Проспект Науки, 2007. 400 с.

Adkison M. D. and R. M. Peterman. 1996. Results of Bayesian methods depend on details of implementation: An example of estimating salmon escapement goals. Fish. Res. 25, Alaska crabber call for fleet cut // World Fish. 1997. Vol. 46. N7. P. 155–170.

Annala J. H. Fishery assessment approaches in New Zealand's ITQ system. // Proceedings of the International Symposium on Management Strategies for Exploited Fish Populations, Alaska Sea Grant Coll. Program Rep. No 93-02, University of Alaska, Fairbank, 1993. P. 791–805.

Adkison M. D., R. M. Peterman. 1996. Results of Bayesian methods depend on details of implementation: An example of estimating salmon escapement goals. Fish. Res. 25, Alaska crabber call for fleet cut // World Fish. 1997. Vol. 46. N7. P. 155–170.

Annala J. H. Fishery assessment approaches in New Zealand's ITQ system. // Proceedings of the International Symposium on Management Strategies for Exploited Fish Populations, Alaska Sea Grant Coll. Program Rep. No 93-02, University of Alaska, Fairbank, 1993. P. 791–805.

Angel J. R., Burke D. L., O'Boyle R. N., Peacock F. G., Sinclair M., Zwanenburg K. C. T. Standardization of nomenclature for animal health risk analysis. // Rev. Sci. Tech. O.I.E. 1994. Vol. 12. P. 1045–1053.

Balsiger J. W. A computer simulation model for the eastern Bering Sea king crab. Ph. D. dissertation, Seattle: University of Washington, 1974. 47 p.

Bayes T. An essay towards solving a problem in the doctrine of chances. Philosophical Transactions of the Royal Society. 1763. 330–418. (Reprinted in: Biometrika (1958). № 45. P. 293–315.

Burgner R. L. Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). In: Groot, C. and L. Margolis. eds. Pacific salmon life histories, Vancouver: University of British Columbia Press. 1991. 118 p.

Butterworth D. S., Punt A. E. On the Bayesian approach suggested for the assessment of the Bering-Chukchi-Beaufort Seas stock of bowhead whales // Rep. int. Whal. Comm. 1995. Vol. 45. P. 303–311.

Cadrin S. X. Evaluation two assessment methods for Gulf of Maine northern shrimp based on simulations // J. Northw. Atl. Fish. Sci. 2000. Vol. 27. P. 119–132.

Collie J. S. Estimating of abundance of king crab populations from commercial catch and research survey // Report to the Alaska Department of Fish and Game, University of Alaska Fairbanks, Juneau Center for Fisheries and Ocean Sciences, Juneau. 1991. Rep. №. 91-03. P. 134–162.

Congdon P. Introduction to Bayesian statistical modeling. London: Wiley, 2001. 556 p.

Drury K. L. S., Drake J. M., Lodge D. M., Dwyer G. Immigration events dispersed in space and time: Factors affecting invasion success // Ecological Modelling. 2007. Vol. 206. Issues 1-2. P. 63–78.

Gelman A., Rubin D. B. Inference from iterative simulation using multiple sequences. Statistical Science. 1992. Vol. 7. P. 457–511.

Gulland J. A. Estimation of mortality rates. Annex to Arctic fisheries working group report ICES C.M. 1965. D: 3. (mimeo). In P.H. Cushing (ed). Key papers on fish populations. Oxford. IRL Press. 1983. Reprinted as p. 1965. P. 231–241.

Haddon M. Modelling and quantitative methods in fisheries. Washington: Chapman & Hall / CRC, 2001. 406 p.

Hilborn R., Walters C. J. Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty. New York: Chapman & Hall, 1992. 570 p.

ICES Report of the Working Group on Nephrops Stocks. ICES CM 2001/ACFM:16, 2001a. 325 p.

ICES Report of the Pandalus Assessment Working Group. ICES CM 2001/ACFM:04. 2001b. 354 p.

ICES Report of the Arctic Working Group. ICES CM 2008/ACFM:06. 2005. 355 p.

Jones R. Assessing the long-term effects of changes in fishing efforts and mesh size from length composition data // ICES. C. M. 1974. 33 p.

Hvingel C., Kingsley M. C. S. A framework to model shrimp (*Pandalus borealis*) stock dynamics and quantify risk associated with alternative management options, using Bayesian methods. // ICES J. Mar. Sci. 2006. Vol. 63. P. 68–82.

Haddon M. Modelling and quantitative methods in fisheries. Chapman & Hall/CRC Washington, D.C. 2001. 406 p.

Hilborn R., Walters C. J. Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty. New York: Chapman & Hall, 1992. 570 p.

Kass R. E., Wasserman L. The selection of prior distributions by formal rules // Journal of the American Statistical Association. 1996. Vol. 91. P. 1345–1370.

Kinas P. G. Bayesian fishery stock assessment and decision making using adaptive importance sampling // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1996. Vol. 53. P. 414–423.

Kruse G. H., Collie J. S. Preliminary application of a population size estimation model to the Bristol Bay stock of red king crabs. Alaska Department of Fish and Game, Division of Commercial Fisheries, Juneau, Alaska. Regional Information Report. 1991. № 5J91-09. 25 p.

McAllister M. K., Kirkwood G. P. Bayesian Stock assessment: a review and example application using the logistic

model. ICES Journal of Marine Science. 1998. Vol. 55. P. 1031–1060.

Meyer R., Millar R. B. Bayesian stock assessment using a state-space implementation of the delay difference model // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1999. Vol. 56. P. 37–52.

Millar R. B., Meyer R. Bayesian state-space modeling of age-structured data: fitting a model is just the beginning. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2000. Vol. 57. P. 43–50.

Murphy G. I. A solution of the catch equation. J. Fish. Res. Bd. Can. 1965. Vol. 22. P. 191–202. OpenBUGS6 2009. URL: <http://www.openbugs.info> (дата обращения 10.09.2012).

Patterson K. R. Evaluating uncertainty in harvest control law catches using Bayesian Markov chain Monte Carlo virtual population analysis with adaptive rejection sampling and including structural uncertainty // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1999. Vol. 56. P. 208–221.

Pope J. G. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Res. Bull. 1972. Vol. 9. P. 65–74.

Punt A., Hilborn R. Fisheries stock assessment and decision analysis: the Bayesian approach. Reviews in Fish Biology and Fisheries. 1997. Vol. 7. P. 35–63.

Punt A. E., Hilborn R. BAYES-SA – Bayesian Stock Assessment Methods in Fisheries – User's Manual // School of Aquatic and Fishery Sciences University of Washington Seattle, Washington. 2001. 228 p.

Punt, A.E., Butterworth D. S. Further remarks on the Bayesian approach for assessing the Bering-Chukchi-Beaufort Seas stock of bowhead whales. Rep. int. Whal. Commn. 1996. Vol. 46. P. 481–491.

Quinn T. J., Turnbull C. T., Fu C.. A Length-Based Population Model for Hard-to-Age Invertebrate Populations // Fishery Stock Assessment Models. Alaska Sea Grant College Program Report. AK-SG-98-01. University of Alaska Fairbanks, 1998. P. 531–556.

Schaefer M. B. A study of the dynamics of the fishery for yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific Ocean // Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm. 1957. Vol. 1. P. 25–56.

Schnute J. T. A General Framework for Developing Sequential Fisheries Models // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51. P. 1676–1688.

Schnute J. T., Richards L. J., Olsen N. Statistics, Software, and Fish Stock Assessment // Fishery Stock Assessment Models. Alaska Sea Grant College Program Report. AK-SG-98-01. University of Alaska Fairbanks, 1998. P. 171–184.

Smith M. T., Addison J. T. Methods for stock assessment of crustacean fisheries // Fisheries Research. 2003. Vol. 65. P. 231–256.

Spiegelhalter D. J., Thomas A., Best N. WinBUGS version 1.3 User Manual. MRC Biostatistics Unit, Inst. of Public Health, Cambridge, England. 2000. 167 p.

Sullivan P. J., Lai H. L., Gallucci V. F. A catch-at-length analysis that incorporate a stochastic model of growth // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. Vol. 47. P. 184–198.

Weber D. D., Miahara T. Growth of the adult male king crab, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // Fish. Bull. U. S. 1962. Vol. 62. P. 53–75.

Zheng J., Murphy M. C., Kruse G. H. A length-based population model and stock-recruitment relationships for red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, in Bristol Bay, Alaska. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. Vol. 52. P. 1229–1246.

Zheng J., Murphy M. C., Kruse G. H. Application of a Catch-Survey Analysis to Blue King Crab Stocks Near Pribilof and St. Matthew Islands // Alaska Fishery Research Bulletin. 1997. Vol. 4 (1). P. 62–74.

Modelling of population dynamics of red king crab using Bayesian approach

BAKANEV
Sergey

Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (PINRO), mombus@gmail.com

Keywords:

Bayesian approach
modelling
population dynamics
red king crab

Summary:

The paper describes the principles of modeling population dynamics of king crab in the Barents Sea. Stock assessment is based on the realization of traditional methods for determining the productivity of a population. The assessment is based on the methods of stochastic cohort and surplus-production analysis of population parameters taking into account data collection methods, the quality and volume of the input information.

Direct observations based on the results of research surveys and fishing have a significant amount of noise and often very vague. In addition, as the red king crab is an introduced species, the character of the growth of its population introduces significant uncertainty into the estimation of association between population and fishing parameters.

Modeling population dynamics based on the Bayesian approach enables to successfully resolve the above issues. The integration of the data from various studies into a unified model based on Bayesian parameter estimation method provides a much more detailed description of the processes occurring in the population.



УДК 574

Методы статистического анализа флуктуирующей асимметрии

ЗОРИНА

Анастасия

Александровна

Ключевые слова:

флуктуирующая асимметрия
показатели и интегральные индексы
статистические свойства
нормальная изменчивость
нормирование
чувствительность и
работоспособность показателей

КУ НА РК, zor-nastya@yandex.ru

Аннотация:

Рассмотрены методические проблемы практического применения уровня флуктуирующей асимметрии биообъектов. Подробно обсуждаются вопросы, связанные с многообразием методов расчета величины асимметрии и эффективностью использования ее показателей и интегральных индексов. Несовпадение результатов исследований при использовании нескольких оценок асимметрии связывается с их статистическими свойствами и особенностями их нормальной изменчивости, которые определяют чувствительность и работоспособность показателей. Приведены конкретные примеры негативного влияния арифметических преобразований на индикационные свойства показателей: нарушение нормального распределения и необходимость использования грубых непараметрических критериев, повышение значимости редких случайных отклонений, введение дополнительных компонент изменчивости в уровень асимметрии. Отдельно рассмотрены проблемы, которые возникают при расчете интегральных индексов асимметрии, когда объединяются признаки с разными уровнями статистических параметров. Рекомендуется использовать показатель флуктуирующей асимметрии, основанный на нормированном отклонении.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 18 октября 2012 года

Опубликована: 16 ноября 2012 года

Введение

Определение флуктуирующей асимметрии (незначительные ненаправленные отличия в проявлении признаков на симметричных сторонах биологического объекта), также как и ее статистическая характеристика (распределение отличия сторон имеет нулевое среднее значение и подчиняется нормальному закону), говорит о стохастичном характере этого явления. Показатели асимметрии характеризуют случайную изменчивость развития в пределах нормы реакции особи и используются для характеристики «стабильности развития» и «онтогенетического шума» (Thoday, 1956; Soule, 1967; Palmer, Strobeck, 1986, 1992; Захаров, 1987, 2000; Mitton, 1993; Palmer, 1994). Считается, что данная форма асимметрии показывает относительную неэффективность организменных систем контроля процессов развития (Palmer, 1996; Leung, Forbes, 1997). Уровень асимметрии используют не только для описания процессов развития отдельных особей, но и их групп. Показатели асимметрии применяют при оценке состояния природных популяций в популяционной биологии (Захаров, 1987), для изучения микроэволюционных преобразований (Soule, 1967; Захаров, 2001), для определения качества среды в целях биомониторинга (Palmer, Strobeck, 1986; Методические..., 2003) и т. д. Однако результаты, получаемые при изучении закономерностей в изменении величины флуктуирующей асимметрии,

нередко противоречат друг другу. Например, показатели асимметрии рекомендуется использовать в качестве индикаторов отклонения условий среды от оптимальных значений (Методические..., 2003). Считается, что чем сильнее негативное (стрессовое) воздействие, тем больше величина флуктуирующей асимметрии как в природных популяциях, так и в контролируемых лабораторных группах особей (Захаров, 1987, 2001; Parsons, 1992; Clarke, 1993; Naugler, Leech, 1994; Kozlov et al., 1996). Однако данная закономерность не всегда подтверждается эмпирическими данными (Clarke, McKenzie, 1992; Graham, Freeman, Emlen, 1993; Manning, Chamberlain, 1993; Zvereva et al., 1997; Kellner, Alford, 2003; Гилева и др., 2007). Поэтому результаты, получаемые при анализе изменения величины асимметрии, рекомендуется подтверждать традиционными методами мониторинга состояния природных популяций и среды (Leary, Allendorf, 1989; Graham et al., 1993). Одна из актуальных проблем практического использования уровня флуктуирующей асимметрии — выбор нужного метода ее оценки с последующей интерпретацией получаемых на ее основе результатов (Palmer, Strobeck, 1986). В данной статье приводится краткий обзор наиболее распространенных и используемых в настоящее время показателей и индексов асимметрии, описывается их многообразие, характеризуются статистические и индикационные свойства некоторых оценок асимметрии, включая их нормальную изменчивость.

Аналитический обзор

«Удостоверение» флуктуирующей асимметрии

Статистическая характеристика флуктуирующей асимметрии проявляется как нормальное для метрических, и биномиальное для меристических признаков распределение отклонения сторон ($L_{ij} - R_{ij}$) с нулевым средним значением ($M_{(L_{ij} - R_{ij})} = 0$) (рис. 1, А). Данный тип асимметрии установлен для многих билатеральных характеристик особей, включая размеры и строение частей скелета и черепа млекопитающих (Leamy, 1992; Захаров, 2001; Гилева и др., 2007) и птиц, признаки ящериц (Гелашвили и др., 2004) и рыб (Методические..., 2003), характеристики крыльев насекомых (Van Valen, 1962; Mason et al., 1967), антенн диптер, губных щупальцев и сифонных сосочков пресноводных моллюсков (Palmer, Strobeck, 1986), признаки вегетативных и генеративных органов сосудистых растений (Sakai, Shimamoto, 1965; Kozlov et al., 1996, 2002) и т. д.

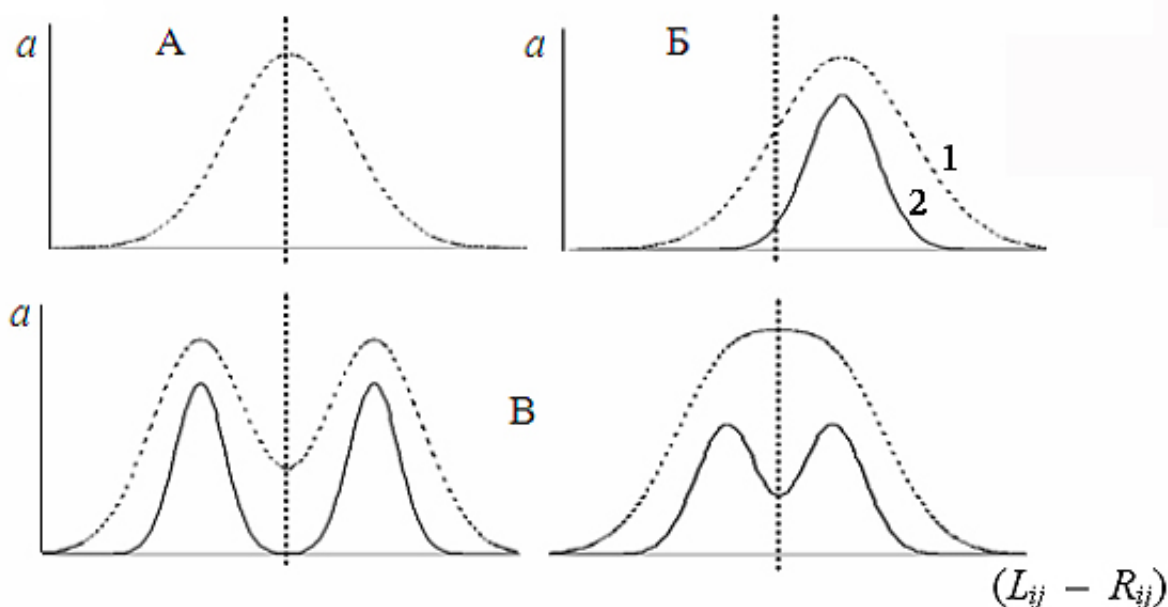


Рис. 1. Формы билатеральной асимметрии пластических признаков (Palmer, Strobeck, 1992): “А” – флуктуирующая асимметрия, “Б” – направленная асимметрия, “В” – антисимметрия; 1 – проявление фенотипа, 2 – изменчивость генотипа; а – частота. ($L_{ij} - R_{ij}$) – отличие в величине j -го признака ($j = 1, 2 \dots m$) на левой (L_{ij}) и на правой (R_{ij}) сторонах тела i -й особи ($i = 1, 2 \dots n$)

Fig. 1. Forms of bilateral asymmetry of plastic signs (Palmer, Strobeck, 1992): “А” – fluctuating asymmetry, “Б” – directed asymmetry, “В” – anti-symmetry; 1 – phenotype manifestation, 2 – genotype variability; а – frequency. ($L_{ij} - R_{ij}$) – difference in j -sign value ($j = 1, 2 \dots m$) on the left (L_{ij}) and on the right (R_{ij})

)

body sides of i -individual ($i = 1, 2 \dots n$)

В отличие от флуктуирующей, направленная асимметрия и антисимметрия имеют адаптивное значение и наследственно детерминированы. При направленной асимметрии (преобладание выраженности признака на одной из сторон тела особей в выборке) средняя арифметическая нормального (биномиального) распределения разности сторон ($L_{ij} - R_{ij}$) не равна нулю ($M_{(L_{ij} - R_{ij})} \neq 0$; рис. 1,

Б). В качестве образца направленной асимметрии приводят асимметрию расположения сердца млекопитающих, лево- и правостороннюю асимметрию в строении тела камбаловидных, закрученность раковины у брюхоногих моллюсков и т. д. (Van Valen, 1962; Soule, 1967). Антисимметрии присуще бимодальное распределение разности сторон или распределение с эксцессом меньше нормального при нулевом среднем значении $M_{(L_{ij} - R_{ij})} = 0$ (рис. 1, В). Экстремальные формы антисимметрии можно наблюдать на примере сигнальных клешней крабов *Uca sp.* (Захаров, 1987; Palmer, Strobeck, 1992), когда одна клешня намного больше, чем другая, но «правши» и «левши» попадают примерно с одинаковой частотой у всех видов.

Объединение нескольких форм асимметрий или нескольких выборок с одной и той же формой асимметрии, но разной степенью ее проявления, приводят к формированию сложных видов распределения показателя ($L_{ij} - R_{ij}$) (рис. 2).

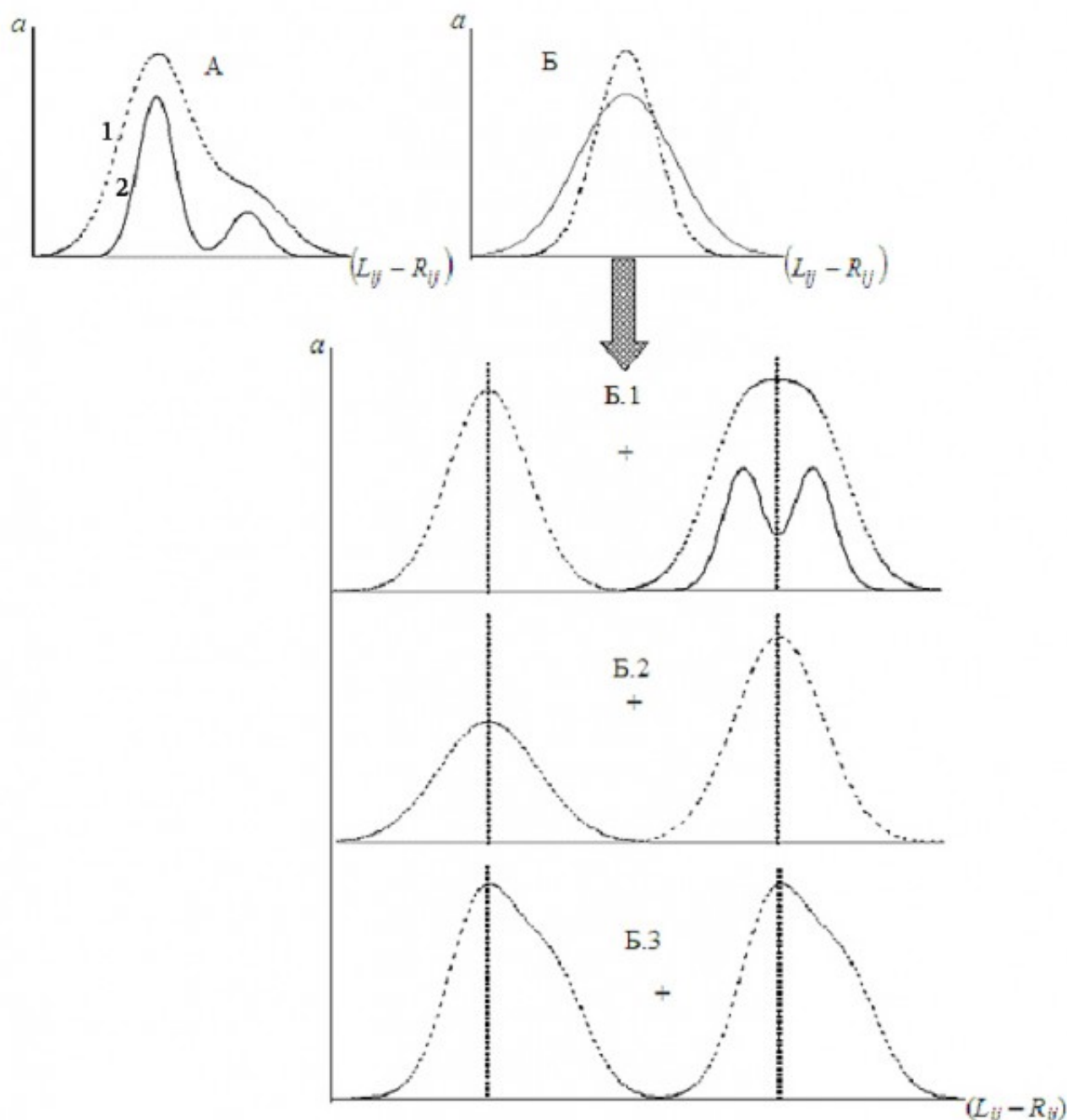


Рис. 2. Сложные виды распределения показателя отлчия сторон (Palmer, Strobeck, 1992): “А” – асимметрия и “Б” – эксцесс распределения и причины его возникновения; 1 – проявление фенотипа, 2 – изменчивость генотипа; а – частота

Fig. 2. Complicated types of distribution of side difference indicator (Palmer, Strobeck, 1992): “А” – asymmetry and “Б” – an excess of distribution and the causes of its emergence; 1 – phenotype manifestation, 2 – genotype variability; а – frequency

Асимметричное распределение отлчия сторон может возникать, если в выборке особей с флуктуирующей асимметрией присутствует незначительная доля вариантов с направленной асимметрией (рис. 2, А). Протяженность и направление скоса сложных распределений будет зависеть от величины направленной асимметрии и антисимметрии, направления асимметрий, относительной доли разных форм асимметрий в смешанной выборке.

Если признаки, распределение отлчия сторон которых асимметрично или с отрицательным эксцессом, обычно исключаются из анализа, то с положительным эксцессом активно используются (Polak, 1993; Leung, Forbes, 1997) без рассмотрения его происхождения. Тем не менее распределение

показателя ($L_{ij} - R_{ij}$) с эксцессом больше нормального (рис. 2, Б) может проявляться как минимум в результате четырех различных причин (Palmer, Strobeck, 1992; Leung, Forbes, 1997):

1. Выборка включает две группы вариант: для первой (большинство) характерна только флуктуирующая асимметрия, для второй дополнительно отмечается наличие антисимметрии (рис. 2, Б.1).
2. Выборка включает две группы вариант: для первой характерен высокий уровень флуктуирующей асимметрии, для второй – низкий (рис. 2, Б.2).
3. Статистические особенности распределения самого признака как на левой, так и на правой сторонах тела организма (рис. 2, Б.3).
4. Высокая доля в выборке симметричных особей ($(L_{ij} - R_{ij}) \approx 0$), т. е. в случае «оптимального» фенотипа.

Флуктуирующая асимметрия составляет около 1% (Palmer, 1996) от величины признака и 2–25 % (Mason et al., 1967; Зорина, 2009) от общей фенотипической его изменчивости, что затрудняет ее выявление. Более того, в общую величину изменчивости асимметрии могут вносить существенный вклад не только наличие генетически детерминированной асимметрии, но и ошибки измерения. По некоторым данным, на долю ошибки измерения метрических и меристических признаков рыб приходится 10–22 % от общей изменчивости показателей асимметрии (Ames et al., 1979), для признаков вегетативных органов березы повислой и пушистой доля составляет от 4 до 12 % (Зорина, 2009), у дентальных признаков мелких млекопитающих – до 11–25 % (Bader, 1965) и до 33–76 % у признаков пятнистости и длины крыльев бабочек нимфалид (Mason et al., 1967). Ошибки измерений сказываются на показателях асимметрии и могут служить причиной появления достоверных отличий между выборками.

Методические проблемы

Величина флуктуирующей асимметрии обычно очень мала по сравнению с общей фенотипической изменчивостью признаков и любая стохастичность, дополнительно привнесенная в процессе получения и обработки данных, будет оказывать значительное влияние на биологические выводы. Все разнообразие методических проблем, связанных с применением флуктуирующей асимметрии, можно свести к следующим:

1. Выбор биообъектов, их признаков и комплексов признаков.
2. Доказательство флуктуирующего характера асимметрии с последующей отбраковкой признаков.
3. Выбор показателей и индексов асимметрии.
4. Выбор параметрических или непараметрических критериев, проведение статистического анализа и интерпретация получаемых на его основе результатов.
5. Выявление закономерностей в изменении величины асимметрии.

Выбор биообъектов, их признаков и комплексов признаков определяются в основном целями и задачами конкретного исследования. Широко используются билатеральные признаки: метрические (расстояние между фиксированными точками, длина, ширина, угол и пр.), их индексы (отношение ширины к длине и пр.), меристические (многие краниологические признаки; особенности жилкования крыльев насекомых и т.д.), качественные (наличие или отсутствие асимметричного проявления признака). Для более надежной характеристики процессов развития целого объекта используют данные по асимметрии нескольких его признаков (Van Valen, 1978; Mitton, 1993; Захаров, 2000; Гелашвили и др., 2004; Трубянов, 2010).

При доказательстве флуктуирующего характера асимметрии признака проводят проверку на наличие других форм асимметрии, оценивают долю ошибки измерения в общей морфологической изменчивости, устанавливают зависимость величины асимметрии от размера признака. При наличии направленной асимметрии, антисимметрии или значительной доли ошибки измерения, признаки предлагается удалять из анализа флуктуирующей асимметрии. С увеличением размера объекта может увеличиваться и величина асимметрии. Сильная «размер-зависимость» оказывает влияние как на форму распределения значений асимметрии, так и на статистические характеристики выборки (Гелашвили и др., 2004), поэтому для ее учета в формулы показателей асимметрии вводят разные способы нормирования.

Особое место занимает проблема разнообразия показателей и индексов асимметрии (способов количественной оценки величины асимметрии биообъекта). Еще в 1986 году А. R. Palmer и С. Strobeck

(1986) обобщили информацию по 22 показателям асимметрии, которые свели к 9 основным. В дальнейшем число показателей асимметрии отдельных признаков и интегральных индексов асимметрии комплекса признаков значительно возросло. Нередко в одной работе применяют сразу несколько способов оценки (Pankakoski, 1985; Kimball, 1997; Kellner, Alford, 2003), результаты статистического сравнения по которым не всегда совпадают. Публикуются также специализированные обзоры существующих и предлагаемых показателей и индексов (Кожара, 1985; Zhivotovsky, 1992; Palmer, Strobeck, 2003; Гелашвили и др., 2004).

Для установления различий между выборками и выявления закономерностей в изменении величины асимметрии часто используют сравнительный, регрессионный и корреляционный анализы. Выбор параметрических или непараметрических критериев должен определяться типом распределения используемых показателей. Иногда применяют различные дополнительные преобразования для перевода ненормально распределенных показателей в форму нормального распределения (например, логарифмические трансформации). Распределения многих показателей и индексов асимметрии, как правило, не подчиняются нормальному закону, поэтому для их сравнения приходится использовать непараметрические методы статистики (Гелашвили и др., 2004), имеющие меньшую мощность, чем параметрические (Урбах, 1964).

Модель изменчивости билатерального признака

А. R. Palmer и С. Strobeck (1986, 1992) предложили простую алгебраическую модель (без учета ошибки измерения) для иллюстрации того, за какую долю фенотипической изменчивости билатерального признака отвечает флуктуирующая асимметрия:

$$R_{ij} = M_j + s_{ij} + D_j / 2 \cdot A_{ij} + \alpha_{ij} / 2 + r_{ij} \text{ и } L_{ij} = M_j + s_{ij} - D_j / 2 \cdot A_{ij} - \alpha_{ij} / 2 + l_{ij}$$

где $M_j = (\sum R_{ij} + \sum L_{ij}) / 2n$ – популяционная средняя величина признака, $-S_j / 2 < s_{ij} < S_j / 2$ – нормальная изменчивость размера признака (генетическая или средовая), $D_j = (\sum_{i=1}^n (L_{ij} - R_{ij})) / n$ – популяционная оценка направленной асимметрии и ее изменчивости α_{ij} , A_{ij} – уровень антисимметрии, который имеет значение от +1 до -1 с вероятностью p (может изменяться от 0 до 1) и $q = 1 - p$.

Когда антисимметрия отсутствует, $p = 1$, когда антисимметрия присутствует и соотношение особей с преобладанием L и R примерно одинаково, тогда $p = q = 0.5$ и т. д. Отсюда среднее значение $M(A_{ij}) = 2p - 1$ с бимодальной генетической или средовой изменчивостью $S(A_{ij}) = 4pq$. Индексы r_{ij} и l_{ij} характеризуют процессы развития правой и левой сторон.

При наличии зависимости между величиной флуктуирующей асимметрии и размером признака, модель будет выглядеть следующим образом:

$$R_{ij} = M_j + s_{ij} + D_j / 2 \cdot A_{ij} + \alpha_{ij} / 2 + (K(M_j + s_{ij})(r_{ij})) \text{ и } L_{ij} = M_j + s_{ij} - D_j / 2 \cdot A_{ij} - \alpha_{ij} / 2 + (K(M_j + s_{ij})(l_{ij})),$$

где K – константа пропорциональности.

Формула дает возможность наглядно представить компоненты изменчивости, которые будут входить в величину разности сторон $(R_{ij} - L_{ij}) = D_j A_{ij} + \alpha_{ij} + r_{ij} - l_{ij}$. Следует отметить, что при введении поправки на направленность асимметрии сохраняется соответствующая ей компонента α_{ij} . При отсутствии генетически детерминированных форм асимметрий, показатель отличия сторон будет характеризовать только флуктуирующую асимметрию. При наличии «масштабного эффекта» показатель разности сторон будет включать зависимость уровня асимметрии от величины признака $(R_{ij} - L_{ij}) = [K(M_j + s_{ij})(r_{ij} - l_{ij})]$.

В моделях представлены все основные компоненты фенотипической изменчивости, которые могут оказывать влияние на распределение показателя отличия сторон, кроме ошибки измерения. Флуктуирующая асимметрия пластических признаков обнаруживается в форме нормального распределения разности между промерами сторон признака $(R_{ij} - L_{ij})$, при этом показатели асимметрии, эксцесса и среднее значение равны нулю (Van Valen, 1962). Для проверки распределения на нормальность предлагается использовать несколько критериев, например, Колмогорова – Смирнова или χ^2 Пирсона, а при проверке на значимость эксцесса и антисимметрии – t -Стьюдента. Для выявления направленной асимметрии можно провести сравнение величины признака на левой и правой сторонах.

В случае нормального распределения признака используют, например, критерий t -Стьюдента. Если распределение признаков не подчиняется нормальному закону, то сравнение проводят с помощью непараметрических критериев (Уилкоксона – Манна – Уитни, Уайта и т. д.). Также возможно сравнение левой и правой сторон по частотному распределению признака, например с применением критерия χ^2 . Индикатором антисимметрии служит отрицательный эксцесс или бимодальность (Palmer, Strobeck, 1992; Developmental..., 2003; Гелашвили и др., 2004).

Другой способ верификации флуктуирующего характера асимметрии основан на анализе морфологической изменчивости билатерального признака и заключается в декомпозиции ее дисперсии с помощью дисперсионного анализа или теста ANOVA. А. R. Palmer и С. Strobeck (1986) подробно рассмотрели процесс декомпозиции для случаев, когда есть возможность оценить все компоненты изменчивости, то есть когда стабильность развития одного и того же генотипа может быть оценена по нескольким онтогенетически эквивалентным особям или частям (несколько оценок отличия сторон для одного и того же генотипа). Такое возможно в двух случаях: 1) когда несколько особей имеют идентичный генотип, что происходит при образовании клонов у партеногенетических особей (редкое явление); 2) когда у особи присутствуют два или более гомологичных органов (колонияльные беспозвоночные или растения).

Модель общей изменчивости морфологического признака растений с несколькими онтогенетически эквивалентными органами – метамерами (например, листья, иголки и т. д.) имеет следующие компоненты:

$$MS_{\text{общ.}} = MS_r + MS_c + MS_{\text{внутри}},$$

где MS – это соответствующая компонента дисперсии (средний квадрат) или S^2 .

Достоверное влияние фактора «сторона» (MS_c) свидетельствует о направленной асимметрии. Значимость фактора «генотип» (MS_r) говорит о влиянии размера признака (особи) на величину отличия сторон, что указывает на необходимость учитывать масштабный эффект. Достоверное взаимодействие между факторами (MS_{rc}) указывает на наличие антисимметрии. Случайная компонента дисперсии $MS_{\text{внутри}}$

и представляет собой флуктуирующую асимметрию. Получается, что в рамках теста ANOVA проводится анализ компонентов морфологической изменчивости, характеристика их соотношения и значимости, а также оценка самой флуктуирующей асимметрии $MS_{\text{внутри}} = fa_j$. Сравнение выборок по данному показателю асимметрии группы особей по одному признаку, проводится с помощью параметрического критерия Фишера. А. R. Palmer и С. Strobeck (1986) отмечают высокую точность и надежность данного показателя (наиболее высокую из 22 рассмотренных ими способов оценки асимметрии) при выявлении отличий между выборками.

Однако у большинства организмов (особенно животных) нет идентичных органов, на основе которых можно было бы получить несколько оценок показателя отличия сторон признака ($R_{ij} - L_{ij}$) для характеристики одного и того же генотипа. В случае когда один генотип соответствует одной особи и одной оценке разности между промерами сторон признака, для характеристики компонентов морфологической изменчивости признака используется двухфакторный дисперсионный анализ без повторностей:

$MS_{\text{общ.}} = MS_r + MS_c + MS_{\text{погрешн.}}$ Изменчивость, обусловленная взаимодействием факторов, будет объединена со случайной компонентой дисперсии, и для выявления антисимметрии потребуются дополнительный анализ распределения показателя отличия сторон (в частности, проверка на значимость эксцесса или бимодальности). Если антисимметрия не будет доказана, показателем флуктуирующей асимметрии выступит компонента дисперсии «погрешность» $MS_{\text{погрешн.}} = fa_j$.

Если есть повторные промеры признака на каждой стороне, то с помощью дисперсионного анализа также можно оценить долю изменчивости, которая приходится на ошибку измерения. При этом формируется таблица двухфакторного равномерного дисперсионного комплекса с двукратной повторностью (повторные промеры признака на каждой стороне). Таблица включает две градации по фактору «сторона» (левая и правая стороны) и n (количество особей в выборке) градаций по фактору «генотип». Тогда декомпозиция общей морфологической изменчивости признака примет следующий вид: $MS_{\text{общ.}} = MS_r + MS_c + MS_{\text{взаим}} + MS_{\text{внутри}}$. При этом показателем флуктуирующей асимметрии выступает дисперсия, обусловленная взаимодействием факторов $MS_{\text{взаим}} = fa_j$ (если нет антисимметрии), а ошибка измерения представляет собой корень квадратный из случайной компоненты дисперсии

$\sqrt{MS_{\text{внутри}}} = OI^j$ (Гилева и др., 2007).

Для того чтобы понять, какая доля в изменчивости показателя асимметрии имеет методическую природу, а какая действительно обусловлена биологически, ошибки измерения рекомендуется оценивать в каждом исследовании. О значимости ошибки измерения обычно судят по отношению показателей асимметрии fa_j и ошибки $OИ_j$. Согласно А. R. Palmer и С. Strobeck (2003) необходимо, чтобы средняя абсолютная разность между промерами сторон признака превышала ошибку измерения хотя бы двукратно. Ошибку предлагается отнимать от оценок асимметрии (Palmer, Strobeck, 1986). Другие исследователи считают, что величина ошибки измерения «укладывается в рамки допустимого», если между двумя выборками показателей асимметрии, полученными на основе повторных промеров, нет достоверных отличий (Swaddle, Witter, 1997). Иногда для оценки значимости ошибки измерения вычисляют коэффициент корреляции между выборками повторных промеров, высокая величина которого ($r > 0.95$) считается удовлетворительной для обычной (нормы) ошибки (Mason et al., 1967).

Многообразие показателей асимметрии

Рассмотренный выше способ оценки асимметрии с помощью дисперсионного анализа характеризует уровень асимметрии группы особей по одному признаку. В целом представленные в литературе показатели условно можно разбить для наглядности и простоты понимания на четыре иерархических уровня: 1 – оценки флуктуирующей асимметрии у отдельной особи (варианты) по одному признаку, 2 – оценки асимметрии для группы (выборки) особей по одному признаку, 3 – оценки асимметрии у отдельной особи по комплексу признаков (комплексные показатели асимметрии) и 4 – оценки асимметрии для группы (выборки) особей по комплексу признаков (интегральные индексы). Все они характеризуют изменчивость, т. к. средняя величина для значений разности между билатеральными промерами равна нулю. При расчете показателей и индексов используется большое количество способов преобразования исходных данных (значений признаков на левой и правой сторонах тела особей), включая модуль, возведение в квадрат, логарифмирование и т. д. (табл. 1).

Таблица 1. Показатели флуктуирующей асимметрии отдельной особи по одному признаку
Table 1. The indicators of fluctuating asymmetry of an individual based on one sign
(Palmer, Strobeck, 1986; Zhivotovsky, 1992; Leung et al., 2000; Developmental ..., 2003)

Способ нормирования	Показатель отличия сторон – d_{ij}		
	$ L_{ij} - R_{ij} $	$(L_{ij} - R_{ij})$	(L_{ij} / R_{ij})
1 - отсутствует	$fa_{ij} = L_{ij} - R_{ij} $	$fa_{ij} = (L_{ij} - R_{ij})$ $fa_{ij} = (L_{ij} - R_{ij})^2$	
2 – на размер признака или логарифмирование	$fa_{ij} = 2 L_{ij} - R_{ij} / (L_{ij} + R_{ij})$ $fa_{ij} = L_{ij} - R_{ij} / (L_{ij} + R_{ij})$	$fa_{ij} = 2 (L_{ij} - R_{ij}) / (L_{ij} + R_{ij})$ $fa_{ij} = (L_{ij} - R_{ij}) / (L_{ij} + R_{ij})$	$fa_{ij} = (L_{ij} / R_{ij})$ $fa_{ij} = \log(L_{ij} / R_{ij})$ $fa_{ij} = \log(L_{ij}) - \log(R_{ij}) $
3 - на среднюю величину признака в выборке	$fa_{ij} = L_{ij} - R_{ij} / (1/2n \cdot \sum_{i=1 \rightarrow n} (L_{ij} + R_{ij}))$	$fa_{ij} = (L_{ij} - R_{ij}) / (1/n \cdot \sum_{i=1 \rightarrow n} (R_{ij}))$	
4 - на общую характеристику асимметрии в выборке	$fa_{ij} = L_{ij} - R_{ij} / (1/N \sum_{i=1 \rightarrow N} L_{ij} - R_{ij})$	$fa_{ij} = (L_{ij} - R_{ij}) / S_j$	

Структура формулы оценки асимметрии одного признака у отдельной особи определяется выбором показателя отличия сторон $d_{ij} = L_{ij} - R_{ij}$ (просто разница между сторонами, абсолютное отличие сторон или деление величины признака одной стороны на другую) и способом нормирования (деление на величину признака, логарифмирование и пр.). Когда сам показатель отличия сторон выступает оценкой асимметрии (табл. 1: 1), нормирование не используется: $fa_{ij} = d_{ij}$.

При изучении флуктуирующей асимметрии особо отмечается проблема «масштабного эффекта». Корреляцию между размером признака и величиной асимметрии пытаются учесть с помощью различных способов нормирования, среди которых используют деление показателя асимметрии особи на величину промера или логарифмирование значений: $fa_{ij} = d_{ij} / x_{ij}$, где процедура деления на x_{ij} характеризует нормирование на размер признака отдельной особи, например деление на $x_{ij} = (L_{ij} + R_{ij}) / 2$ или на x_{ij}

$= (L_{ij} + R_{ij})$ (табл. 1: 2).

Отличия выборок по величине и изменчивости признаков может оказывать влияние на изменчивость показателей асимметрии. Нормирование на среднюю величину размера признака в выборке компенсирует «масштабный эффект» выборок: $fa_{ij} = d_{ij} / M$. Величина M в знаменателе характеризует нормирование на среднюю величину размера признака в выборке (учет отличий между группами особей по величине признака), например $M = M_j$ или $M = M_{R_j}$, где $M_j = 1 / (2n) \cdot \sum_{i=1 \rightarrow n} (L_{ij} + R_{ij}) =$

$1 / n \cdot \sum_{i=1 \rightarrow n} (x_{ij})$ и $M(R_j) = 1 / n \cdot \sum_{i=1 \rightarrow n} (R_{ij})$ (табл. 3).

Величина флуктуирующей асимметрии (и табл. 3) признака в той или иной мере отличается от величины показателя для другого признака. Для компенсации отличий между показателями асимметрии разных признаков нормирование проводят путем деления величины асимметрии отдельной особи по одному признаку на общую характеристику признака или его асимметрии в выборке: $fa_{ij} = d_{ij} / S$ или $fa_{ij} = d_{ij} / M(fa_j)$, где S используется для нормирования на общую изменчивость признака в выборке (или стандартное отклонение, или дисперсия), а M_{fa} характеризует нормирование на средний уровень асимметрии признака, рассчитанный по всем выборкам, участвующим в сравнении $M(fa_j) = 1 / N \cdot \sum_{i=1 \rightarrow n} (fa_{ij})$ (табл. 4).

Средняя величина формулы показателя асимметрии одного признака у группы (выборки) особей (групповые показатели fa_j) определяется формой показателя асимметрии для отдельной особи (fa_{ij}) и представляет собой сумму, среднюю величину значений fa_{ij} для всех особей выборки или характеристику изменчивости распределения индивидуальных показателей (дисперсия, стандартное отклонение). Если оценка асимметрии отдельной особи по одному признаку основана на модуле отличия сторон ($d_{ij} = |L_{ij} - R_{ij}|$), то групповой показатель асимметрии представляет собой суммирование индивидуальных оценок асимметрии всех особей выборки $fa_j = \sum_{i=1 \rightarrow n} (fa_{ij})$ или усреднение $fa_j = 1 / n \cdot \sum_{i=1 \rightarrow n} (fa_{ij})$. Для случая обычной разности между сторонами (с сохранением знака - $d_{ij} = (L_{ij} - R_{ij})$) форма групповой оценки определяется типом распределения индивидуального показателя. В случае нормального распределения показателя fa_{ij} , оценивается его изменчивость для выборки особей в виде стандартного отклонения $fa_j = S(fa_{ij})$ или дисперсии $fa_j = S^2(fa_{ij})$ или $fa_j = 1 / 2 \cdot S^2(fa_{ij})$ (иногда оценка изменчивости умножается на 100 %). Иногда групповой показатель усложняют, вводя в формулу процедуру деления дисперсии асимметрии на среднюю характеристику величины признака в выборке

$fa_j = S^2(fa_{ij}) / M^2(j)$ или $fa_j = S^2(fa_{ij}) / M(j)$ (Developmental..., 2003). Когда показатель fa_{ij} не подчиняется нормальному закону, оценки асимметрии по выборке особей просто усредняются $fa_j = 1 / n \cdot \sum_{i=1 \rightarrow n} (fa_{ij})$, например $fa_j = 1 / n \cdot \sum_{i=1 \rightarrow n} (L_{ij} - R_{ij})^2$ или $fa_j = 1 / n \cdot \sum_{i=1 \rightarrow n} ((L_{ij} - R_{ij}) / M(R_j)) \cdot 100 \%$. Если для расчета индивидуальной оценки асимметрии используют показатель отличия сторон в виде их отношения друг к другу (L_{ij} / R_{ij}) или логарифмирования, то групповой оценкой асимметрии признака выступает дисперсия $fa_j = S^2(fa_{ij})$.

Непосредственная оценка группового показателя асимметрии признака без предварительного расчета величины асимметрии отдельно для каждой особи была рассмотрена нами в предыдущем разделе при декомпозиции общей изменчивости морфологического признака с помощью дисперсионного анализа. Еще один подобный пример - коэффициент корреляции между величиной признака на левой и правой сторонах тела особей $fa_j = r$ и различные его модификации, например, $fa_j = 1 - r$ или $fa_j = 1 - r^2$. Если показатель асимметрии, вычисляемый как компонента дисперсии, используется достаточно часто, то групповой показатель асимметрии в виде коэффициента корреляции в последнее время практически не используется (Palmer, Strobeck, 1986).

Групповые оценки асимметрии отдельных признаков (fa_j) редко сами участвуют при проведении сравнения. Обычно различия между выборками устанавливаются при сопоставлении двух распределений fa_{ij} с помощью непараметрических критериев (Developmental..., 2003; Гелашвили и др., 2004) или с использованием критерия t -Стюдента (Захаров и др., 2000). Исключения составляют показатели fa_j в виде дисперсии или стандартного отклонения, которые могут непосредственно использоваться при сравнении выборок с помощью критерия Фишера. Основное применение оценки асимметрии для группы особей по одному признаку (fa_j) находят при исследовании согласованности в изменении асимметрий признаков по разным группам, при разработке балльных шкал, определении условной нормы, критических порогов, выявлении трендов и установлении моделей изменчивости показателей асимметрии.

Для характеристики согласованной изменчивости групповых оценок асимметрии разных признаков применяется коэффициент W конкордации Кендала (Soule, 1967; Mason, 1967), для вычисления которого показатели асимметрии ранжируют ($fa_j = R_{kj}$, где k – количество выборок, участвующих в анализе, для каждой из которых рассчитана оценка fa_j). Пример ранжированных групповых оценок асимметрий представлен в таблице 2.

Таблица 2. Ранги групповых показателей асимметрий для расчета коэффициента конкордации
Table 2. The ranks of group indicators of asymmetry for the calculation of a concordance index

выборки	признаки			
	$j = 1$	$j = 2$	...	$j = m$
$k = 1$	R_{11}	R_{12}		R_{1m}
$k = 2$	R_{21}	R_{22}		R_{2m}
...			R_{kj}	
$k = N$	R_{k1}	R_{k2}		R_{Nm}

Коэффициент конкордации Кендала рассчитывается по формуле

$$W = (12 \cdot \sum d^2) / (m^2 \cdot (N^3 - N)), \text{ где } d_k = \sum_{j=1 \rightarrow m_j} (R_{kj}) - 1 / N \cdot \sum_{(k=1 \rightarrow N_j)} (\sum_{j=1 \rightarrow m_j} R_{kj})$$

Значения коэффициента варьирует в пределах от 0 (нет согласованности между показателями асимметрии разных признаков) до 1. Обычно о сильной согласованности в изменчивости показателей асимметрии признаков говорят, когда коэффициент не ниже 0.6, однако в силу малого количества групповых оценок, используемых в анализе (редко больше десяти групп особей или популяций), о статистической значимости коэффициента судят по критерию $\chi^2 = m \cdot (N - 1) \cdot W$ (Mason, 1967). Если эмпирическая величина критерия больше теоретического значения $\chi^2_{(0.05, N-2)}$, то говорят о согласованной изменчивости показателей асимметрии признаков по группам особей. Достоверность коэффициента W может означать, что оценки асимметрии разных признаков биообъектов отражают один определенный феномен, лежащий в основе изменчивости процессов развития разных выборок (популяций). Таким феноменом может выступать всеобщая коадаптация генетических элементов (Soule, 1967), отличия в генотипической структуре популяций (Palmer, Strobeck, 1986), изменчивость метаболической эффективности (Захаров, 1987), разная степень онтогенетического шума (Palmer, Strobeck, 1986).

Иногда коэффициент конкордации Кендала используется для установления согласованности в изменчивости оценок асимметрии разных признаков в пределах группы особей; в этом случае ранжируются индивидуальные показатели асимметрии $fa_{ij} = R_{ij}$. С помощью этого теста было доказано отсутствие «общеорганизменного свойства асимметрии» (Van Valen, 1962; Mason et al., 1967; Leamy, 1992).

Интегральные индексы

Разработка и использование интегральных индексов асимметрии выборки особей по комплексу признаков ведутся с 80-х гг. XX в. Предполагается, что подобные комплексные показатели точнее и

надежнее характеризуют процессы развития целого объекта (отдельную особь или популяцию), повышают вероятность выявления закономерностей в изменчивости асимметрии биообъектов, позволяют детальнее изучить влияние факторов на реализацию процессов развития (Zhivotovsky, 1992; Leung et al., 2000; Гелашвили и др., 2004).

Структура формулы интегрального индекса зависит от формы показателя асимметрии для отдельной особи по одному признаку (табл. 1), а также от способа объединения показателей асимметрии отдельных признаков в новый (сложный) признак, который будет характеризовать одну особь по комплексу свойств. Оценки асимметрии всех m признаков у одной особи (fa_i) усредняются или просто суммируются. Для расчета интегрального индекса FA асимметрии комплекса признаков для группы (выборки) особей используются усреднение, суммирование, вычисление дисперсии или стандартного отклонения распределения показателей fa_i (табл. 3). Д. Б. Гелашвили (Гелашвили и др., 2004) при вычислении индекса асимметрии предлагает проводить одновременно и суммирование, и нормирование отличий между сторонами по всем признакам (табл. 3: 4). В. Leung (2000) акцентирует внимание на отличии признаков друг от друга по процессам стабильности развития. Для того чтобы признаки оказывали равноценный вклад в интегральную оценку, при расчете индивидуальных показателей автор вводит нормирование на среднюю величину асимметрии признака в выборке (табл. 3: 3). В. Leung (2000) также считает, что одним из наиболее надежных способов учета отличий между асимметриями разных признаков выступает ранжирование оценок асимметрий по каждому признаку с последующим суммированием рангов (табл. 3: 6).

Таблица 3. Оценки флуктуирующей асимметрии по комплексу признаков
Table 3. The estimates of fluctuating asymmetry based on a signs complex

№	Оценка для одной особи по одному признаку	Оценка для одной особи по комплексу признаков	Интегральный индекс	Автор индекса
1	$fa_{ij} = L_{ij} - R_{ij} $	$fa_i = \sum_{j=1}^m L_{ij} - R_{ij} $	$FA = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_i$	Leung, Forbes, 1997
2	$fa_{ij} = \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{(L_{ij} + R_{ij})}$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{(L_{ij} + R_{ij})}$	$FA = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_i$	Захаров и др., 2000
3	$fa_{ij} = \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n L_{ij} - R_{ij} }$	$fa_i = \frac{\sum_{j=1}^m L_{ij} - R_{ij} }{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m L_{ij} - R_{ij} }$	$FA = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_i$	Leung et al., 2000
4	$fa_{ij} = \frac{2 \cdot L_{ij} \cdot R_{ij}}{L_{ij}^2 + R_{ij}^2}$	$fa_i = \frac{2 \cdot \sum_{j=1}^m L_{ij} \cdot R_{ij}}{\sum_{j=1}^m (L_{ij}^2 + R_{ij}^2)}$	$FA = 1 - \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_i$	Гелашвили и др., 2001, 2004
5	$fa_{ij} = \ln \left(\frac{L_{ij}}{R_{ij}} \right)$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \ln \left(\frac{L_{ij}}{R_{ij}} \right)$	$FA = S_{fa}^2$	Palmer, Strobeck, 2003
6	$fa_{ij} = ranked L_{ij} - R_{ij} $	$fa_i = \sum_{j=1}^m ranked L_{ij} - R_{ij} $	$FA = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_i$	Leung et al., 2000

Представленные формулы позволяют рассчитывать комплексные показатели асимметрии у отдельных особей по нескольким признакам. Сравнение выборок обычно проводится с помощью непараметрических критериев, когда сопоставляются распределения показателей fa_i двух выборок (Гелашвили и др., 2004), реже предлагается использовать критерий t -Стьюдента и тест-ANOVA (Leung et

al., 2000).

Принципиально иной способ оценки интегральных индексов основан на применении разных методов многомерного анализа. Например, L. A. Zhivotovsky (1992) предлагает алгоритм вычисления «обобщенной изменчивости асимметрии» комплекса признаков $FA = G \cdot (\det S)^{1/k}$. При расчете детерминант ($\det S$) для каждой выборки создается матрица «изменчивость – ковариация», включающая показатели асимметрии всех признаков. L. A. Zhivotovsky приводит формулы поправочного коэффициента G и краткую таблицу уровней G при определенном числе степеней свободы. Сравнение выборок проводится с помощью F -теста. Однако, A. R. Palmer (1994) отмечает сложность предыдущего показателя и предлагает обычный двухфакторный дисперсионный анализ в качестве альтернативы.

Среди новых работ следует отметить недавно предложенный подход, определяющий степень псевдосимметричности (приблизительной симметрии) биообъектов на основе теории групп (Гелашвили и др., 2010; Нижегородцев, 2010). Метод учитывает не только разные типы асимметрии билатеральных признаков, но и включает другие возможные преобразования (повороты, инверсии, трансляции и др.). Авторы разработали комплекс программных продуктов BioPs для автоматической оценки степени псевдосимметрии биообъектов на основе алгоритма свертки. В расчетах используются числа, задающие яркости пикселей цифрового изображения объектов. Выражение интегральной свертки, предложенной Гелашвили и др. (2004) для оценки псевдосимметрии приобретает вид конечной суммы:

$$\eta = \sum_{(i,j)} (A_{ij} \cdot B_{ij}) / \sum_{(i,j)} (A_{ij}^2), \text{ где } \eta - \text{степень симметричности, } A - \text{матрица яркостей исходного изображения, } B - \text{матрица яркостей, полученная в результате отражения матрицы } A \text{ относительно выбранной плоскости.}$$

Показатели асимметрии неметрических признаков

В соответствии с распространенной классификацией признаков (Животовский, 1991), к качественным относят те свойства (вариации, морфы, фенотипы и т. д.), при использовании которых совокупность особей можно однозначно разделить на четко различимые группы. Количественными называются признаки, степень выраженности которых можно охарактеризовать числом. Выделяют три типа количественных признаков. Дискретные признаки (счетные или меристические) определяются путем подсчета (число позвонков у рыб, щетинок у мух, пульс и т. д.). Непрерывные признаки (метрические, пластические) определяются путем измерений (размеры и вес особей, активность ферментов и т. д.). Для меристического признака величина асимметрии определяется по различию числа структур слева и справа, а для качественного свойства просто учитывается симметрично или асимметрично проявление признака. Обзор литературы показал, что те показатели, которые применяются для характеристики флуктуирующей асимметрии пластических признаков, также используются и для неметрических признаков организмов.

Один из немногих примеров разграничения оценок асимметрии по типу признака можно найти в работах A. R. Palmer и C. Strobeck (2003). В частности, они особо отмечают показатели, основанные на «дискретизированном» значении асимметрии ($b_{ij} = 0$, если $L_{ij} = R_{ij}$, $b_{ij} = 1$, если $L_{ij} \neq R_{ij}$), и предлагают их использовать только при оценке асимметрии неметрических признаков. Групповым показателем в данном случае выступает усредненная величина асимметричного проявления признака в выборке $fa_j = 1 / n \cdot \sum_{(i=1 \rightarrow n)} (b_{ij})$ (Захаров, 2000). В качестве комплексного показателя асимметрии особи по нескольким признакам рассчитывается средняя величина асимметрично проявившихся признаков у одной особи $fa_i = 1 / m \cdot \sum_{(j=1 \rightarrow m)} (b_{ij})$, а формула интегрального индекса будет включать двойное усреднение:

$$FA = (1 / (n \cdot m)) \cdot \sum_{(i=1 \rightarrow n)} (\sum_{(j=1 \rightarrow m)} (b_{ij})) = 1 / n \cdot \sum_{(i=1 \rightarrow n)} (fa_i) \text{ (Захаров, 2000; Гелашвили и др., 2004).}$$

A. R. Palmer и C. Strobeck (2003) предлагают вместо процедуры усреднения использовать простое суммирование при расчете показателя асимметрии особи по комплексу признаков.

Другая оценка асимметрии предложена А. Г. Васильевым (2007) на основе формул R. R. Sokal и P. H. A. Sneath (1973). Формулы позволяют вычислить дисперсию общей асимметричности, которую А. Г. Васильев обозначил TA^2 , и двух ее компонент: DA^2 – направленную и FA^2 – флуктуирующую асимметрии

(Васильев и др., 2007). Дисперсию общей асимметричности комплекса признаков для отдельной особи предложено вычислять по формуле $TA^2 = 1 / m \cdot \sum_{i=1 \rightarrow m} (L_{ij} - R_{ij})^2$. Дисперсия направленной асимметрии будет равна:

$DA^2 = 1 / m^2 \cdot [\sum_{i=1 \rightarrow m} (L_{ij} - R_{ij})]^2$, тогда вторая компонента – флуктуирующая асимметрия вычисляется так: $FA^2 = TA^2 - DA^2$. Однако, несмотря на то, что данные показатели апробированы только на дискретных признаках, предлагается их более широкое применение (Васильев и др., 2007).

Анализ работоспособности показателей и индексов

Многообразие показателей асимметрии создает проблему выбора способа оценки для конкретного исследования. Какому показателю следует отдать предпочтение и каковы преимущества той или иной оценки? В ряде работ проводятся сравнения показателей друг с другом, анализируются их свойства и работоспособность, которые позволяют провести ранжирование в порядке убывания их «качества».

В основном исследования направлены на анализ чувствительности показателей, т. е. их способности улавливать реальные отличия по величине асимметрии между выборками (анализ индикационных способностей). Оценка работоспособности показателей проведена в рамках имитационных моделей на искусственно созданных данных. Например, А. R. Palmer и С. Strobeck (1986) при характеристике относительной чувствительности девяти индексов наблюдали изменение точности показателей асимметрии при изменении таких факторов, как фенотипическая изменчивость признака, направленная асимметрия, антисимметрия, степень зависимости величины флуктуирующей асимметрии от размера признака. Способность каждого показателя выявлять отличия между выборками они оценивали с помощью дисперсионного анализа логарифмированных переменных.

А. R. Palmer и С. Strobeck (1986) установили, что индексы, основанные на коэффициенте корреляции, проявляют высокую чувствительность к изменению величины признака и поэтому неэффективны. При отсутствии «масштабного эффекта», наилучшей работоспособностью обладают оценки, основанные на обычном показателе отличия сторон $(L_{ij} - R_{ij})$ и его дисперсии. При увеличении зависимости уровня асимметрии от размера признака, более надежными становятся оценки, которые также основаны на показателе $(L_{ij} - R_{ij})$, только с учетом масштабного эффекта, например вида $fa_{ij} = 2 \cdot (L_{ij} - R_{ij}) / (L_{ij} + R_{ij})$. А. R. Palmer и С. Strobeck (1986) подчеркивают большую эффективность оценок на основе разности между сторонами $(L_{ij} - R_{ij})$ по сравнению с абсолютными отличиями $|L_{ij} - R_{ij}|$.

В. Leung (2000) на основе имитационного моделирования сделал попытку оценить свойства интегральных индексов. Работоспособность индексов он проверяет по двум критериям: 1 – достоверность отличий между выборками, которые взяты из одной генеральной совокупности (правомерность применения индекса за счет учета ошибки первого рода); 2 – значимость отличий между выборками, которые взяты из разных генеральных совокупностей (оценка силы или чувствительности индекса). Было показано, что интегральные индексы, учитывающие несколько признаков, обладают большей чувствительностью по сравнению с выборочными показателями, оценивающими асимметрию отдельного признака. «Сила» индексов зависит от количества признаков, входящих в состав индекса, от размера выборки особей, от степени отклонения распределений показателей асимметрии отдельных признаков от нормального закона, от ошибки измерения. При увеличении согласованности в изменении показателей асимметрии признаков в пределах выборки чувствительность индексов уменьшается. На повышение вероятности появления ошибки первого рода могут оказывать влияние положительный эксцесс распределения показателей асимметрии отдельных признаков, наличие корреляции между показателями асимметрии разных признаков. Из всего разнообразия интегральных индексов В. Leung (2000) отдает предпочтение тем, при расчете которых индивидуальные оценки включают нормирование на средний уровень асимметрии признака в выборке или ранжирование показателей асимметрии по каждому признаку.

Рассмотренные работы по анализу работоспособности показателей и индексов асимметрии проводятся на основе модельных выборок с заранее заданными распределениями и известными параметрами. Появляются работы по оценке чувствительности показателей и анализу их статистических свойств с использованием значительного объема эмпирического материала (Зорина, Коросов 2009; Зорина, 2009; Трубянов, 2010; Трубянов, Глотов, 2010). В таблице 4 представлены наиболее отличающиеся друг от друга показатели и индексы флуктуирующей

асимметрии, которые часто используются в работах по исследованию качества среды в целях биомониторинга или введены в последнее время.

Таблица 4. Формулы расчета оценок флуктуирующей асимметрии, используемых в сравнении
Table 4. The formulas for the calculation of the estimates of fluctuating asymmetry used in comparison

№	Показатели асимметрии			
	Одной особи по одному признаку, fa_{ij}	Выборки по одному признаку, fa_j	Одной особи по всем признакам, fa_i	Интегральный индекс, FA
1	$fa_{ij} = (L_{ij} - R_{ij})$	$fa_j = S_{fa_{ij}}^2$		
2	$fa_{ij} = L_{ij} - R_{ij} $	$fa_j = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_{ij}$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m L_{ij} - R_{ij} $	$FA = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_i$
3	$fa_{ij} = \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N L_{ij} - R_{ij} }$	$fa_j = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_{ij}$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N L_{ij} - R_{ij} }$	$FA = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_i$
4	$fa_{ij} = (t_{L_{ij}} - t_{R_{ij}})$ $t_{L_{ij}} = (L_{ij} - M) / S$ $t_{R_{ij}} = (R_{ij} - M) / S$	$fa_j = S_{fa_{ij}}^2$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m (t_{L_{ij}} - t_{R_{ij}})$	$FA = S_{fa_i}^2$
5	$fa_{ij} = \frac{(L_{ij} - R_{ij})}{S_j}$	$fa_j = S_{fa_{ij}}^2$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \frac{(L_{ij} - R_{ij})}{S_j}$	$FA = S_{fa_i}^2$
6	$fa_{ij} = \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{(L_{ij} + R_{ij})}$	$fa_j = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_{ij}$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{(L_{ij} + R_{ij})}$	$FA = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_i$
7	$fa_{ij} = \frac{(L_{ij} - R_{ij})}{\frac{1}{2n} \sum_{i=1}^n (L_{ij} + R_{ij})}$	$fa_j = S_{fa_{ij}}^2$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \frac{(L_{ij} - R_{ij})}{\frac{1}{2n} \sum_{i=1}^n (L_{ij} + R_{ij})}$	$FA = S_{fa_i}^2$
8	$fa_{ij} = \frac{2 \cdot L_{ij} \cdot R_{ij}}{L_{ij}^2 + R_{ij}^2}$	$fa_j = 1 - \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_{ij}$	$fa_i = \frac{2 \cdot \sum_{j=1}^m L_{ij} \cdot R_{ij}}{\sum_{j=1}^m (L_{ij}^2 + R_{ij}^2)}$	$FA = 1 - \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_i$
9	$fa_{ij} = \log \left(\frac{L_{ij}}{R_{ij}} \right)$	$fa_j = S_{fa_{ij}}^2 \cdot 100\%$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \log \left(\frac{L_{ij}}{R_{ij}} \right)$	$FA = S_{fa_i}^2 \cdot 100\%$

*Примечание к таблице 4: M_j и S_j – средняя арифметическая и стандартное отклонение j -го билатерального признака по всем выборкам, участвующим в сравнении, N – суммарный объем выборок ($N=n_1+\dots+n_x$).

Простейшая оценка флуктуирующей асимметрии отдельного билатерального признака представляет собой дисперсию разности сторон $fa_{i(1)} = S^2(L_{ij} - R_{ij})$ (Кожара, 1985; Palmer, Strobeck, 1992). Формулы показателей $fa_{ij(3)}$, $fa_{ij(4)}$, $fa_{ij(5)}$, $fa_{ij(6)}$, $fa_{ij(7)}$, $fa_{ij(8)}$, $fa_{ij(9)}$ и соответствующих индексов,

представленные в литературе (Palmer, Strobeck, 1986, 2003; Zhivotovsky, 1992; Leung et al, 2000; Захаров, 2001; Гелашвили и др., 2004; Зорина, Коросов, 2009), используют различные преобразования для перевода промеров признаков или их билатеральной разности в относительные величины.

С технической точки зрения расчеты всех показателей и индексов выполняются в несколько этапов. Сначала для каждой i -й особи по каждому j -му признаку вычисляют отличие сторон fa_{ij} . Усредняя значения fa_{ij} (или вычисляя дисперсию) для всех особей выборки (в столбце) по каждому признаку, получают свой показатель асимметрии fa_j . Усредняя значения fa_{ij} для всех признаков данной особи (в строке), получают интегральную оценку асимметрии fa_i для каждой особи. Усредняя индивидуальные оценки fa_i (или вычисляя дисперсию) по всей выборке особей (в столбце), получают интегральный индекс асимметрии FA для всех особей по всем признакам.

Итоги сравнения работоспособности оценок асимметрии показали, что на основании одних и тех же данных разные показатели асимметрии могут давать разные результаты (Зорина, Коросов, 2009; Зорина, 2009). Одна из возможных причин – отличие форм распределения оценок асимметрии, что наблюдается при изучении нормальной изменчивости показателей или индексов. На этой основе строится весь последующий статистический анализ — выбор непараметрических или параметрических критериев и выявление закономерностей. Изучение статистических свойств и закономерностей нормальной изменчивости показателей и индексов флуктуирующей асимметрии признаков биообъектов проводилось на основе использования «чистых» выборок растений и животных, характеризующихся значительными объемами и относительной однородностью материала.

Изначально нормальное распределение разности сторон ($L_{ij} - R_{ij}$) признаков сохраняется для показателей $fa_{ij(4)}$, $fa_{ij(5)}$, $fa_{ij(7)}$, $fa_{ij(9)}$; распределение остальных оценок ($fa_{ij(2)}$, $fa_{ij(3)}$, $fa_{ij(6)}$, $fa_{ij(8)}$) не подчиняется нормальному закону. Модуль разности $|L_{ij} - R_{ij}|$, использованный в формулах 2, 3 и 6 (табл. 4) превращает все отклонения билатеральных промеров в положительные и приводит их распределение к правосторонней асимметрии (рис. 3: 2, 3, 6). Для преобразования абсолютной разности $|L_{ij} - R_{ij}|$ в разряд относительных показателей, выражающих пропорции ($fa_{ij(6)}$), применяется деление на сумму промеров $|L_{ij} - R_{ij}| / (L_{ij} + R_{ij})$. Распределению подобных относительных индексов присуще нарушение симметрии (Шварц и др., 1968) и приближение к форме логнормального (Дэвис, 1977) (рис. 3: 6). К похожему эффекту ведет возведение в квадрат (Тьюки, 1981): большие значения случайной величины возрастают сильнее меньших и обеспечивают положительную асимметрию распределению. Если же квадрат стоит в знаменателе показателя ($fa_{ij(8)}$), получим обратный результат – левостороннюю асимметрию (рис. 3: 8).

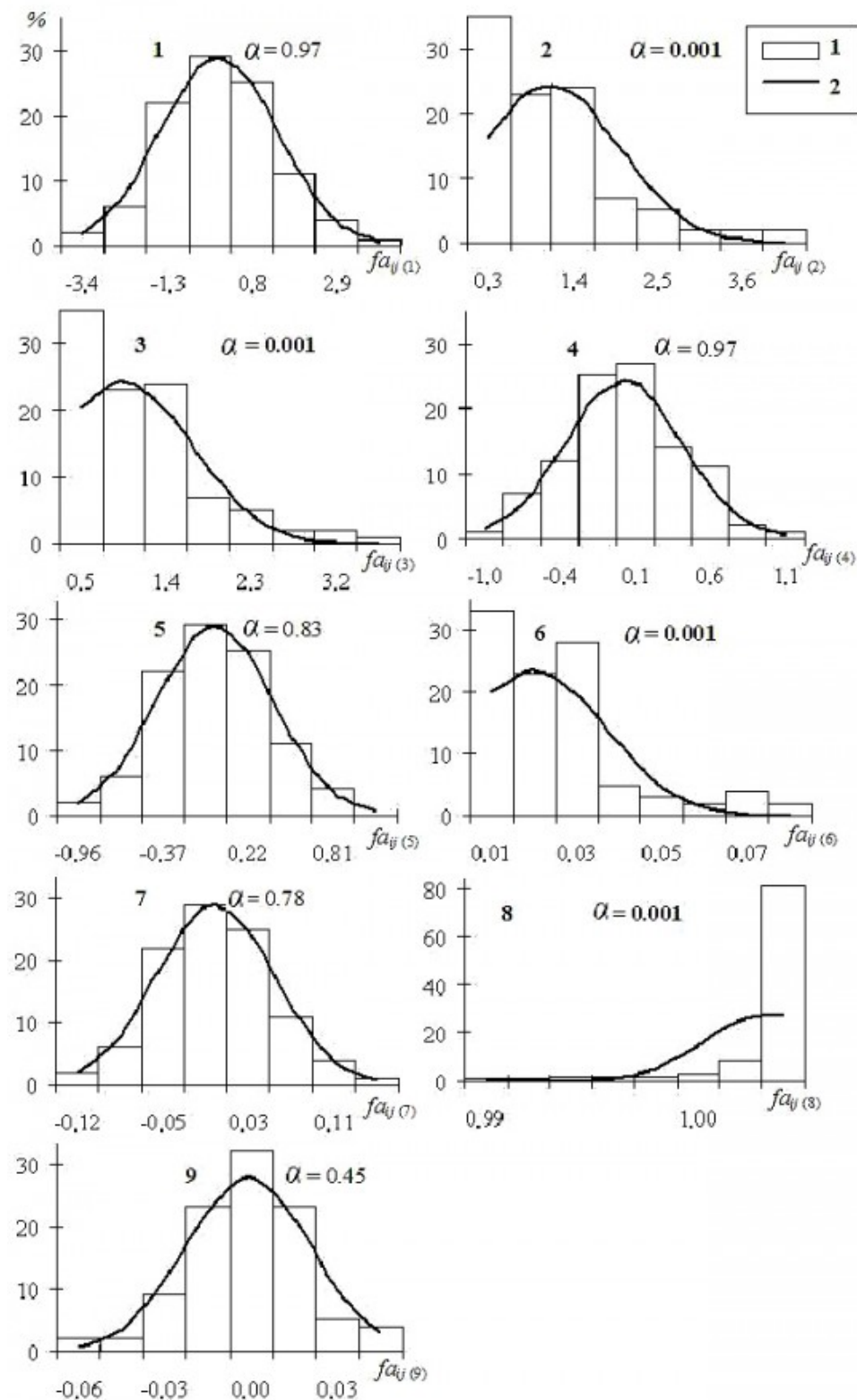


Рис. 3. Эмпирические частоты распределения показателей асимметрии (fa_{ij}) метрического признака листовой пластинки березы повислой (1) и кривые нормального распределения с теми же параметрами (2) (указан уровень значимости соответствия нормальному закону по критерию W Шапиро – Уилкса)

Fig. 3. The empirical frequencies of asymmetry indicator distributions (fa_{ij}) of metric sign of *Bétula péndula* leave plate (1) and the curves of normal distribution with the same parameters (2) (the significance value of

compliance with the normal law according to the W Shapiro – Wilks criterion is specified)

Одно из последствий нарушения исходного нормального распределения билатеральной разности $(L_{ij} - R_{ij})$ показателями $fa_{ij(2)}$, $fa_{ij(3)}$, $fa_{ij(6)}$, $fa_{ij(8)}$ – это запрет на сравнение выборочных значений с помощью точных параметрических критериев. Более того, показатели с ненормальным распределением переносят незначительные отличия между выборками на одну сторону гистограммы и усиливают их (Зорина, Коросов, 2009). Они повышают значимость редких случайных отклонений и выдают их за существенные (включая методические огрехи).

Наконец, сам способ нормирования может привести дополнительную компоненту изменчивости в уровень асимметрии, и отличия между выборками будут иметь совершенно иную природу происхождения (не связанную с нарушением онтогенеза особей). Один из примеров – это когда разность промеров делится на их сумму, т. е. характеристика изменчивости относится к характеристике величины признака (некий аналог коэффициента вариации) в показателях $fa_{ij(6)}$, $fa_{ij(7)}$, $fa_{ij(8)}$, $fa_{ij(9)}$.

Поскольку между дисперсией и средней величиной морфологических признаков нет однозначной зависимости (Яблоков, 1966), то появляется еще одна компонента, закономерности изменчивости которой отдельно не обсуждаются, но которая вводится в оценку уровня асимметрии признака. То же самое касается нормирования на характеристику изменчивости признака (в частности, на стандартное отклонение распределения билатерального признака в показателе $fa_{ij(5)}$). Зависимость между фенотипической изменчивостью признака и показателем отличия сторон $(L_{ij} - R_{ij})$ носит сложный неоднозначный характер (Кожара, 1985; Palmer, Strobeck, 2003). Нормирование может приводить к отличиям между выборками, которые сложно интерпретировать.

Считается, что флуктуирующую асимметрию целого объекта полнее характеризуют интегральные индексы, и их сравнение позволяет делать более надежные выводы, чем при анализе отдельных признаков (Developmental ..., 2003). Однако в большинстве случаев индексы рассчитываются путем простого объединения показателей асимметрии отдельных признаков и сохраняют их недостатки, например нарушение нормального распределения. Есть вопросы и к способу расчета индексов FA , которым рекомендуется простое усреднение значений fa_{ij} (табл. 4), тогда как при объединении асимметричных распределений наиболее представительной и устойчивой характеристикой выступает медиана (Животовский, 1991).

Индексы никак не учитывают различие статистических характеристик показателей асимметрии отдельных промеров – значения частных показателей просто усредняются для каждой особи. Разные признаки имеют разную форму распределений и разные уровни статистических параметров. Их объединение означает, что наибольшую роль в общей средней особи будут играть только те показатели асимметрии, которые имеют самые большие значения.

Вопрос о правомочности процедуры усреднения относительных показателей асимметрии для m разных исходных признаков актуален и для оценок $fa_{i(5)}$, $fa_{i(7)}$, $fa_{i(9)}$ (табл. 4). Для расчета величин данных показателей используются нормированные значения fa_{ij} , которые в силу безразмерности усредняются. При этом неявно и неоправданно предполагается, что между величиной всех изучаемых промеров и уровнем их билатеральной асимметрии сохраняется примерно одинаковая пропорция, которую и выражают нормированные показатели. Однако асимметрия мелко- и крупноразмерных билатеральных органов (признаков), как правило, имеет не только разный порядок различий, но и несходные механизмы возникновения и разную стоимость их проявления. Нередки ситуации, когда варьирование крупного органа на разных сторонах тела (наибольшее по абсолютной величине) при нормировании приобретает невысокие относительные оценки, которые вносят неоправданно малый вклад в интегральный индекс FA . В свою очередь, оценки изменчивости малозначимых мелко-размерных структур могут обеспечить существенный вклад в относительный индекс. Поэтому при расчетах интегральных показателей следует в большей степени ориентироваться на оценки различий в абсолютном масштабе.

Отдельно стоит рассмотреть вопрос о количественном и качественном составе показателей асимметрии отдельных признаков, объединяемых в интегральные индексы. Обычно в состав индексов входят показатели асимметрии одной категории признаков: или только качественные, или меристические, или пластические (Методические..., 2003, Гелашвили и др., 2004). Однако и в пределах

этих групп асимметрия одних признаков может оказывать более существенное влияние на интегральную оценку, чем других. Например, предполагается (Leung, 2000), что при увеличении согласованной изменчивости асимметрий признаков в пределах выборки чувствительность индексов уменьшается. Наличие корреляции между показателями асимметрии разных признаков также может оказывать влияние на повышение вероятности появления ошибок первого рода.

Базовый способ нормировки статистических данных, нормированное отклонение $(x - M) / S$ (используется в показателе $fa_{ij(4)}$, табл. 4: 4), выступает альтернативой рассмотренных показателей и индексов асимметрии. Эта универсальная величина независимо от исследуемого признака показывает, на каком расстоянии (в единицах стандартного отклонения) находится его конкретное значение от центра распределения. С ее помощью можно сравнивать объекты разного качества (организмы разных видов, пород, возрастов и т. д.) по нескольким свойствам (Ивантер, Коросов, 2003). Процедура сохраняет исходно нормальное распределение признаков (в нашем случае – разницы между лево- и правосторонними промерами, показатель $fa_{ij(4)}$ на рис. 3: 4), приводит все признаки к одинаковому диапазону изменчивости (примерно ± 3) и позволяет выполнять их суммирование с признанием равной информационной значимости. Это дает возможность проводить сравнение выборок с использованием точных параметрических критериев (Зорина, Коросов, 2009; Зорина, 2009).

Процедура нормирования сохраняет нормальное распределение разницы сторон и для индекса FA_4 . Чем больше признаков объекта исследования имеет массовые проявления ненаправленной асимметрии, то есть чем шире основания распределения $fa_{ij(4)}$ для каждого признака, тем больше будет размах колебаний интегрального показателя $fa_{i(4)}$ и выше значение его дисперсии $FA_4 = S^2(fa_{i(4)})$. Таким образом, показатель, основанный на нормированном отклонении, учитывает массовые проявления флуктуирующей асимметрии и в меньшей мере зависит от случайностей при формировании выборок.

Иногда при определении величины флуктуирующей асимметрии используют оценки, которые по своей структуре и особенностям расчета существенно отличаются от рассмотренных выше показателей и индексов асимметрии. Например, Трубянов (Трубянов, Глотов, 2010) вводит новый показатель флуктуирующей асимметрии – показатель «ковариации - корреляции» (CVR), который в явном виде и в равной степени включает коэффициент вариации признака слева (или справа) (CV) и коэффициент корреляции между значениями признака слева и справа (ρ) (Трубянов, 2010): $CVR = CV \cdot (1 - \rho^2)$. Интегральный индекс на основе данного показателя асимметрии имеет следующий вид: $CVR_{(FA)} = CV_{(cp)} \cdot (1 - r_{(cp)}^2)$. Средний коэффициент вариации ($CV_{(cp)}$) оценивается при помощи медианы средних Уолша, а средний коэффициент корреляции ($r_{(cp)}$) при помощи z-преобразования. Распределение данного показателя близко к нормальному.

Автор считает, что информативность показателя CVR заключается не только в количественном значении самого показателя, но и его компонент. Коэффициент корреляции показывает степень структурной взаимосвязи и целостности организма, а коэффициент вариации показывает степень изменчивости признака, обусловленную внутренними или внешними по отношению к организму причинами (Трубянов, 2010).

Следует отметить, что автор не принял во внимание логические основы создания и статистические характеристики тех коэффициентов, которые он использует при построении нового показателя асимметрии. Если новый показатель и учитывает корреляцию, связанную с фактической изменчивостью флуктуирующей асимметрии, то никак не вычленяет ее из общей корреляционной изменчивости признаков. Например, высокая корреляция признаков слева и справа возникает в том случае, когда анализируется выборка объектов разного размера (при высокой точности промеров даже небольшие отличия объектов по размеру будут существенны), что не имеет никакого отношения к флуктуирующей асимметрии. «Загрязнение» нового показателя возможно и другими видами корреляции, связанными с неравномерностью роста частей самого листа (аллометрией), методическими ошибками и т. д. Во-вторых, следует отметить, что коэффициент вариации признаков, используемый в новом показателе асимметрии, зависит, кроме собственно варьирования, еще и от величины признака, что также не учитывается при проведении расчетов. Поэтому, чтобы ввести в широкое использование данный показатель асимметрии, следует изначально пересмотреть теоретические и статистические основы его построения и провести дополнительные исследования на основе большого объема фактического материала.

Заключение

Выбор неадекватного метода оценки флуктуирующей асимметрии может привести к неточному установлению закономерностей в изменении величины асимметрии биологических систем. На основании одних и тех же данных разные показатели асимметрии могут давать разные результаты. Арифметические и статистические преобразования исходных данных (включая разные способы их нормирования) определяют чувствительность и работоспособность показателей асимметрии.

Нарушение изначально нормального распределения разности сторон признаков приводит к необходимости использования грубых непараметрических критериев. Показатели с ненормальным распределением повышают значимость редких случайных отклонений и выдают их за существенные (включая методические огрехи). Сам способ нормирования может приводить к отличиям между выборками, которые сложно интерпретировать.

Индексы рассчитываются путем простого объединения показателей асимметрии отдельных признаков и не учитывают различие их статистических характеристик. Как одно из последствий – нарушение нормального распределения (индексы сохраняют недостатки показателей). Объединение признаков с разным уровнем статистических параметров означает, что наибольшую роль в общей средней особи будут играть только те показатели асимметрии, которые имеют наибольшие значения. Рассматриваются и обычные статистические ошибки, например, когда при объединении показателей с асимметричным распределением применяется процедура усреднения вместо вычисления медианы.

Как альтернатива рассмотренным оценкам асимметрии отмечается показатель и индекс, основанные на нормированном отклонении. Процедура нормирования сохраняет нормальное распределение разницы сторон, и с ее помощью можно сравнивать объекты разного качества.

Библиография

Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения: Учебное пособие. [Phenogenetic variability and the methods of its studying. Manual] Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 2007. 280 с.

Гелашвили Д. Б., Чупрунов Е. В., Иудин Д. И. Структурные и биоиндикационные аспекты флуктуирующей асимметрии билатерально симметричных организмов [Structural and bioindicative aspects of fluctuating asymmetry of bilateral symmetric organisms] // Журн. общ. биол. 2004. Т. 65. №5. С. 433–441.

Гелашвили Д. Б., Чупрунов Е. В., Марычев М. О., Сомов Н. В., Широков А. И., Нижегородцев А. А. Приложение теории групп к описанию псевдосимметрии биологических объектов [Application of groups theory to the description of biological objects pseudo-symmetry] // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71. №6. С. 497–513.

Гелашвили Д. Б., Якимов В. Н., Логинов В. В., Епланова Г. В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки [Statistical analysis of fluctuating asymmetry in bilateral signs of multi-colored racerunner] // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сборник научных трудов. Тольятти. 2004. Вып. 7. С. 45–59.

Гилева Э. А., Ялковская Л. Э., Бородин А. В., Зыков С. В., Кшнясев И. А. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (Mammalia: Rodentia): межвидовые и межпопуляционные сравнения [Fluctuating asymmetry of craniometrical signs in rodents (Mammalia: Rodentia): interspecific and interpopulation comparisons] // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68. № 3. С. 221–230.

Дэвис Дж. Статистический анализ данных в геологии [Statistical analysis of data in geology]. М.: Мир, 1977. 573 с.

Животовский Л. А. Популяционная биометрия [Population biometry]. М.: Наука, 1991. 271 с.

Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). [Asymmetry of animals (population phenogenetic approach)] М.: Наука, 1987. 216 с.

Захаров В. М. Онтогенез и популяция [стабильность развития и популяционная изменчивость] [Ontogeny

Зорина А. А. Методы статистического анализа флуктуирующей асимметрии // Принципы экологии. 2012. № 3. С. 24–47.

and population (development stability and population variability)] // Экология. 2001. № 3. С. 164–168.

Захаров В. М., Чубинишвили А. Т., Дмитриев С. Г., Баранов А. С., Борисов В. И., Валецкий А. В., Крысанов Е. Ю., Кряжева Н. Г., Пронин А. В., Чистякова Е. К. Здоровье среды: практика оценки [Environment health: practice of an assessment]. М.: Центр экологической политики России. 2000. 320 с.

Зорина А. А. Нормальная изменчивость флуктуирующей асимметрии растений и животных [Normal variability of fluctuating asymmetry in plants and animals]: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2009. 20 с.

Зорина А. А., Коросов А. В. Изменчивость показателей и индексов асимметрии признаков листа в кроне *Betula pendula* (Betulaceae) [Variability of asymmetry indicators and indexes of leaf signs in the crown of *Betula pendula* (Betulaceae)] // Ботанический журнал. 2009. Т. 94. №8. С. 1172–1192.

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию [Introduction to quantitative biology]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2003. 304 с.

Кожара А. В. Структура показателя флуктуирующей асимметрии и его пригодность для популяционных исследований [Structure of fluctuating asymmetry indicator and its suitability for population researches] // Биологические науки. 1985. № 6. С. 100–104.

Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур). [Methodical recommendations for the performance of environmental quality assessment according to a living creature condition (an assessment of development stability of living organisms by the level of morphological structures asymmetry)] Распоряжение Росэкологии от 16.10.2003. № 460-р. М. 2003. 28 с.

Нижегородцев А. А. Псевдосимметрия растительных объектов как биоиндикационный показатель: теоретическое обоснование, автоматизация оценок, апробация [Pseudo-symmetry of vegetative objects as bioindicative index: theoretical confirmation, automation of estimates, approbation]: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2010. 24 с.

Трубьянов А. Б. Анализ показателей флуктуирующей асимметрии [The analysis of fluctuating asymmetry indicators]: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2010. 23 с.

Трубьянов А. Б., Глотов Н. В. Флуктуирующая асимметрия: вариация признака и корреляция левое-правое [Fluctuating asymmetry: variation of a sign and the left-right correlation]. ДАН. 2010. Т. 431. №2. С.283–285.

Тьюки Дж. Анализ результатов наблюдений [Analysis of supervision results]. М.: Мир, 1981. 694 с.

Урбах В. Ю. Биометрические методы [Biometric methods]. М.: Наука, 1964. 415 с.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский А. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных [Method of morphophysiological indicators in ecology of land vertebrata]. Свердловск, 1968. 387 с.

Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих [Variability of mammals]. М.: Наука, 1966. 364 с.

Ames L., Felley J., Smith M. H. Amount of asymmetry in centrarchid fish inhabiting heated and nonheated reservoirs // Trans. Am. Fish. Soc. 1979. N 108. P. 489–495.

Bader R. S. Fluctuating asymmetry in the dentition of the house mouse // Growth. 1965. N 29. P. 291–300.

Clarke G. M. The genetic basis of developmental stability: 1. Relationships between stability, heterozygosity and genomic coadaptation // Genetica. 1993. N 89. P. 15–23.

Clarke G. M., McKenzie L. J. Fluctuating asymmetry as a quality control indicator for insect mass rearing processes // *Journal of Economic Entomology*. 1992. N 85. P. 2045-2050.

Developmental instability: causes and consequences / ed. Polak M. N.Y.: Oxford Univ. Press. 2003. 500 p.

Graham J. H., Freeman D. C., Emlen J. M. Antisymmetry, directional asymmetry, and dynamic morphogenesis // *Genetica*. 1993. N 89. P. 121-137.

Graham J. H., Roe K. E., West T. B. Effects of lead and benzene on developmental stability of *Drosophila melanogaster* // *Ecotoxicology*. 1993. N 2. P. 185-195.

Kellner J. R., Alford R. A. The ontogeny of fluctuating asymmetry // *Amer. Natur.* 2003. Vol. 161. N 6. P. 931-947.

Kimball R. T., Ligon J. D., Merola-Zwartjes M. Fluctuating asymmetry in red jungle fowl // *Journal of Evolutionary Biology*. 1997. N 10. P. 441-457.

Kozlov M. V., Niemelä P., Junttila J. Needle fluctuating asymmetry is a sensitive indicator of pollution impact on Scots pine (*Pinus sylvestris*) // *Ecological Indicators*. 2002. N 1. P. 271-277.

Kozlov M. V., Wilsey B. J., Koricheva J., Haukioja E. Fluctuation asymmetry of birch leaves increases under pollution impact // *Journal of Applied Ecology*. 1996. N 33. P. 489-495.

Leamy L. J. Morphometric studies in inbred and hybrid house mice. 7. Heterosis in fluctuating asymmetry at different ages // *Acta Zool. Fennica*. 1992. N 191. P. 111-119.

Leary R. F., Allendorf F. W. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress in conservation biology // *Trends in Ecology and Evolution*. 1989. N 4. P. 214-217.

Leung B., Forbes M. R. Modelling fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness // *Oikos*. 1997. N 78. P. 397-405.

Leung B., Forbes N. R., Houle D. Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: comparing efficacy of analyses involving multiple traits // *The American naturalist*. 2000. Vol. 155. N 1. P. 101-115.

Manning J. T., Chamberlain A. T. Fluctuating asymmetry, sexual selection and canine teeth in primates // *Proc. R. Soc. Lond.* 1993. B 251. P. 83-87.

Mason G. L., Ehrlich P. R., Emmel T. C. The population biology of the butterfly, *Euphydryas editha*. 5. Character clusters and asymmetry // *Evolution*. 1967. N 21. P. 85-91.

Mitton J. B. Enzyme heterozygosity, metabolism and developmental stability // *Genetica*. 1993. N 89. P. 47-65.

Naugler C. T., Leech S. M. Fluctuating asymmetry and survival ability in the forest tent caterpillar moth *Malacosoma disstria*: implications for pest management // *Entomol. Exp. Appl.* 1994. N 70. P. 295-298.

Palmer A. R. Waltzing with asymmetry // *Bioscience*. 1996. Vol. 46. Issue 7. P. 518-532.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry analyses revisited // *Developmental instability: causes and consequences*. N.Y.: Oxford Univ. Press. 2003. P. 279-319.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1986. Vol. 17. P. 391-421.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuation asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests // *Acta Zool. Fennica*. 1992. N 191. P. 57-72.

Pankakoski E. Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in muskrats // J. Mammal. 1985. Vol. 66. N 1. P. 52–57.

Parsons P. A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // Heredity. 1992. N 68. P. 361–364.

Polak M. Parasites increase fluctuating asymmetry of male *Drosophila nigrospiracula*: implications for sexual selection // Genetica. 1993. N 89. P. 255–265.

Sakai K., Shimamoto Y. Developmental instability in leaves and flowers of *Nicotiana tabacum* // Genetic. 1965. N 51. P. 801–813.

Sokal R. R., Sneath P. H. A. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. San Francisco: W. H. Freeman and Company, 1973. 573 p.

Soule M. Phenetics of natural populations. Asymmetry and evolution in a lizard // The American naturalist. 1967. Vol. 101. N 918. P. 141–160.

Swaddle J. P., Witter M. S. On the ontogeny of developmental stability in a stabilized trait // Proc. Roy. Soc. London. 1997. N 264. P. 329–334.

Thoday J. M. Balance, heterozygosity and developmental stability // Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 1956. N 21. P. 318–326.

Van Valen L. A study of fluctuating asymmetry // Evolution. 1962. N 16. P. 125–142.

Van Valen L. The statistics of variation // Evol. Theory. 1978. N 4. P. 33–43.

Zhivotovsky L. A. A measure of fluctuating asymmetry for a set of characters // Acta Zoologica Fennica. 1992. N 191. P. 73–77.

Zvereva E. L., Kozlov M. V., Niemela P., Haukioja E. Delayed induced resistance and increase in leaf fluctuating asymmetry as responses of *Salix borealis* to insect herbivory // Oecologia. 1997. N 109. P. 368–373.

Благодарности

Автор благодарен А. В. Коросову за разностороннюю помощь в работе.

Methods of statistical analysis of fluctuating asymmetry

**ZORINA
Anastasia**

KY NA RK, zor-nastya@yandex.ru

Keywords:

fluctuating asymmetry
indicators and integrated indexes
statistical properties
normal variability
normalization
sensitivity and operability of indicators

Summary:

Methodical problems concerning the practical use of fluctuating asymmetry level of bio-objects are considered. The questions connected with the variety of value asymmetry calculation methods and the use of asymmetry indicators efficiency and integrated indexes are discussed in detail. Discrepancy of research results when using several estimates of asymmetry is connected with their statistical properties and peculiarity of their normal variability which define sensitivity and operability of indicators. Concrete examples illustrating the negative influence of arithmetic transformations on the revealing properties of indicators are given: disturbance of normal

distribution and the need of using rough nonparametric criteria , the increase of the importance of rare casual deviations, the introduction of additional variability components into an asymmetry level. Problems which arise in calculating asymmetry integrated indexes when signs unite with different levels of statistical parameters are separately considered. It is recommended to use the indicator of fluctuating asymmetry based on normalized deviation.



УДК 573.22

Принцип эмерджентности в экологии

КОРОСОВ

Андрей Викторович

*Петрозаводский государственный университет,
korosov@psu.karelia.ru*

Ключевые слова:

системная экология
системный подход
эмерджентность
моделирование

Аннотация:

Эмерджентными свойствами обычно считают немногочисленные особенные качества объектов, резко отличающие сами объекты от слагающих их частей. Логический анализ показывает ограниченность этой точки зрения, связанной с приданием понятию «система» онтологического содержания. С методологической точки зрения все качества объектов природы оказываются эмерджентными и число их бесконечно. Эмерджентность оказывается характеристикой исследователя, который подробно рассматривает лишь некоторые свойства вещей, привлекая его внимание. Принцип эмерджентности — это логический метод исследования ярких «системных качеств» с опорой на знание о свойствах и связях между элементами системы; между системой и объектами ее среды. Ключевым моментом является поиск неких «зачаточных» свойств компонентов системы, которые при взаимодействии между этими компонентами существенно усиливают степень своего проявления и становятся эмерджентными «системными» свойствами.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 20 октября 2012 года

Опубликована: 22 ноября 2013 года

Введение

Принцип эмерджентности (англ. emergent – внезапно возникающий, от лат. emerge — появляюсь, возникаю) имеет множество формулировок, а сам термин – разнообразные синонимы (принцип эмерджентности, эмергенции, синергии, упорядоченной целостности, закон образования системного качества, системный переход). В биологической литературе термин «эмерджентность» ассоциируется с понятиями «порядок», «самоорганизация», «организм», «становление», «возникновение» («эмерджентная эволюция»). С помощью этого понятия стараются отобразить некие особенные свойства объектов («систем»), которые отсутствуют у более простых элементов, слагающих эти объекты; свойства эти уникальны и достаточно редки. Принцип эмерджентности иногда используется для построения здания теоретической экологии (Одум, 1986; Реймерс, 1994; Краснощеков, Розенберг, 2002; Розенберг, Рянский, 2005); изредка привлекается для построений системной экологии (Телеманов, 2010). К сожалению, это системное понятие не используется в явном виде при проведении количественных биолого-экологических исследований – ни в одном источнике по приемам моделирования нельзя встретить понятия «эмерджентность» или «целостность» в качестве приемов построения моделей. Методологическое содержание этого термина во многом остается невостребованным. Между тем, очевидным достижением системной методологии является именно разработка проблемы целостности, одним из аспектов которой является эмерджентность. «Системный подход... В отчетливой форме он сформулирован в новой методологической установке, что целое (система) не только не детерминируется однозначно совокупностью его элементов или их групп и не сводится к ним, но, напротив, последние детерминируются целым и лишь в его рамках получают свое

функциональное объяснение и оправдание» (Ракитов, 1977, с. 54). Методологический смысл идеи целостности состоит в том, что, изучая любые природные объекты, мы можем предполагать модификацию свойств частей (именуемых элементами), образующих этот «целостный» объект (именуемый системой). При этом говорят о двух проявлениях целостности – внешнем (эмерджентность) и внутрисистемном (интегративность, целостность). Сложившаяся практика неиспользования этого понятия объясняется, с одной стороны, его сложностью. Интригуя своей эффектностью, идея эмерджентности целиком передается в область интуиции, которая громоздит множество ненужных атрибутов этого явления. Технология же моделирования требует прозрачности своих логических основ, поэтому многие ценные, но неадекватно поданные системные идеи отвергаются «биомодельерами» с порога. С другой стороны, обычная интерпретация принципа эмерджентности носит онтологический (опредмеченный) характер, а тем самым приводит к противоречиям и лишает данный принцип мышления методологического смысла. Свою задачу мы видели в том, чтобы рассмотреть практику использования этого системного понятия в биолого-экологической науке, максимально прояснить интерпретацию системных принципов мышления, выявить ее назревшие противоречия и предложить схему (технология) применения принципа эмерджентности в экологических исследованиях (в том числе при моделировании). В дальнейшем изложении используем «метод от противного»: последовательно, в критическом ключе рассмотрим широко распространенные утверждения, противоречащие пониманию принципа эмерджентности как методологической установки.

Аналитический обзор

«Эмерджентные свойства присущи настоящим системам, но не нагромождениям»

Базой для подобных утверждений служит узкое, предметное (онтологическое) понимание термина «система». «Система – это нечто такое, что в результате взаимодействия своих частей поддерживает свое существование и функционирует как целое. ...Системы функционируют как целое, а это значит, что у них есть свойства, отличающиеся от свойств составляющих их частей... Они возникают, когда система работает» (О'Коннор, Макдермотт, 2006, с. 20, 31). Так формируется представление о том, что целостность присуща только динамической, «функционирующей», живой системе, ярким примером которой является организм (обычно человека). Почти всегда подобные дефиниции несут содержание, навеянное теми объектами, которые исследуют сами авторы. Так, если определение «технической системы» (технического объекта) звучит ясно и однозначно: «Техническая система – это совокупность упорядоченно взаимодействующих элементов, обладающих свойством, не сводящимся к свойствам отдельных элементов, и предназначенная для выполнения определенных полезных функций» (Саламатов, 1991, с. 38), то отсюда вовсе не следует вывод о том, что объекты, этим свойством не обладающие, нельзя считать системами. Ранее мы показали (Коросов, 2008), что подразделения природных тел и явлений на «системы» и «несистемы» в явной форме игнорируют основы логики системного подхода. Любой объект природы можно признать «системой» и исследовать (в том числе с помощью моделирования) его разнообразные целостные и эмерджентные свойства. Кроме того, само понятие «динамические» в устах биолога слишком антропоморфно (витаморфно), привязано к скорости физиологических процессов (человека). Геолог же в контексте процессов протяженностью в миллионы лет может воспринимать «мертвый» булыжник не менее динамичным, чем биолог – молекулу фермента в клетке. Эмерджентные качества можно обнаружить у любых объектов, в том числе и неживых, «нединамичных»: статичные строения (дворцы, мосты, склады), имеющие различные формы, предназначение и эстетическую ценность, по своим свойствам не равны гряде кирпичей, из которых созданы.

Помимо динамичности, многие авторы проводят разделение «систем» и «несистем» по другим основаниям. «Набор не связанных между собой частей не образует системы. Это просто беспорядочное нагромождение» (О'Коннор, Макдермотт, 2006, с. 28). К сожалению, авторы не приводят конкретных примеров «нагромождений» по той, видимо, причине, что слишком очевидны будут их противоречия, опровергающие подобное разделение. В цитированной работе через несколько страниц текста в список явных эмерджентных свойств авторы включают температуру и давление (Там же, с. 33) – характеристики типичного «нагромождения» молекул газа, тепловое движение и упругость которых и создает эти свойства. Мы решили дополнить авторскую таблицу примерами эмерджентных свойств тех

объектов, которые были отнесены в ней к «нагромождениям», чтобы искусственность принятого деления стала очевидной (табл.).

Таблица. Примеры эмерджентности «нагромождений»

Из кн.: О'Коннер, Макдермотт, 2006, с. 28		Наши примеры эмерджентности «нагромождений»
Система	Нагромождение	
Изменяется, если что-либо убрать или добавить. Разделив систему надвое, вы получите не две меньшие системы, а поврежденную и, вероятнее всего, нефункционирующую систему	Основные свойства не изменятся, если что-либо добавить или убрать. Разделив надвое, получите два нагромождения поменьше	Груды космического материала по мере увеличения своей массы и размеров под действием гравитации приобретают округлую форму (для льда – при радиусе 500 км). Получается, что <i>свойства этого «нагромождения» меняются при простом росте массы</i>
Компоновка, взаимное расположение частей имеет решающее значение	Расположение частей не имеет значения	Хаотическое тепловое движение молекул газа придает отдельным его объемам свойства «давление» и «температура», а большим объемам – конвекции, ветра, диффузии и пр. Следовательно, <i>эмерджентия появляется и у бесструктурных «систем»</i>
Их поведение зависит от структуры. При изменении структуры меняется поведение	Их поведение (если оно есть) зависит от размера или от числа предметов, составляющих нагромождение	Шарик капли формируется силами поверхностного натяжения, округлая форма «жидких» звезд – действием гравитации. <i>«Простое» различие в размерах (а не в структуре) хаотических систем формирует разные эмерджентные свойства</i>
Взаимосвязанные части функционируют как целое. Части работают вместе и не могут функционировать отдельно	Совокупность разрозненных частей. Части не связаны между собой	Между «функциональными связями» и «отсутствием связей» лежит множество не отмеченных авторами типов связи, например, статические. Груды «нагроможденных» камней, связанных силами земной гравитации и трения, формируют в своих недрах микроклимат, служащий одним из главных факторов выживания мелких позвоночных животных (Карелии)

Как было показано нами ранее, методологическое содержание и работоспособность системного подхода сохраняется только в том случае, если в определение системы не вкладывать онтологический смысл. Система – это мысль об объекте природы и деление вещей на «системы» и «несистемы», или «нагромождения», совершенно ненаучно. Мысль об «истинных системах», объектах, «цельных от природы», высказывалась еще Аристотелем. «Целым называется то, у чего не отсутствует ни одна из тех частей, состоя из которых, оно именуется целым от природы» (Аристотель, 1975, с. 174). При этом под «природой» объекта понимается его «идея»: «Ведь недостаточно знать, из чего состоит часть... мы попытаемся скорее определить его форму, чем материю... надо будет сказать и о его внешнем виде и каково оно по идее, ибо природы формы имеет большую силу, чем природа материи» (Аристотель, 1937, с. 37–38). Подобные теории в биологии называются витализмом и отвергнуты наукой более 150 лет назад. И тем не менее многие авторы возвращаются к бесплодной мысли «цельного от природы». «Сам факт выделения части в целом полностью зависит от изобретательности приема выделения... в этом смысле выделение частей в целом есть акт произвола» (Преображенский, 1991, с. 71). Автор совершенно прав, если он имеет в виду первичное описание предмета. Однако научное познание никогда не заканчивается на первом шаге. Если декомпозиция системы была произвольной, тогда модель (теоретическая или количественная), построенная на этой понятийной базе, скорее всего не будет адекватна действительности. Последует второе, третье и т. д. выделение частей в целом, синтез новой модели, оценка ее адекватности. Когда решение проблемы сохраняет актуальность, то рано или поздно будет достигнута структурная и феноменологическая адекватность модели, но в этом случае уже бессмысленно говорить о произвольности полученного деления системы на части – критерием декомпозиции и дефиниции стала практика.

Еще один фиктивный критерий «истинной системы» – ее «зрелость». «Именно в становлении

заключается тайна целостности. Как правило, исследуются уже «ставшие» системы...» (Аверьянов, 1985, с. 184). Однако для установления зрелости системы нужны свои критерии, требуется самостоятельное научное исследование, выводы которого могут отличаться у разных авторов. Если принять на вооружение рекомендации автора исследовать «ставшие системы», есть опасение, что приступить к собственно изучению систем никогда не удастся. Кроме того, «созревание» присуще только динамическим, даже – только развивающимся объектам, так что этот критерий систем удаляет из поля зрения подавляющее большинство явлений и, естественно, не может являться методологическим принципом.

Логика требует заключить, что в силу универсальности системных принципов (все объекты можно рассматривать как системы), эмерджентные качества присущи любому объекту, в том числе и неживому. Эмерджентность свойственна как «системам с управлением», так и «упорядоченным» и просто «хаотическим системам». «Система — это совокупность элементов, которые принадлежат ограниченной части реального мира, являющейся объектом исследования. Поэтому система – понятие относительное» (Ракитов, 1971, с. 68). В подтверждение этой мысли рассмотрим серию примеров проявления эмерджентных качеств у объектов самого разного вида. «...Средний арабский солдат... не хуже среднего французского; ...войско из 10 тысяч французов разбивает армию туземцев в 30–40 тысяч человек» (Богданов, 1990, с. 432). Морфологически консервативные особи живут недолго и занимают определенную точку в пространстве; однако их способность размножаться обеспечивает популяции бесконечную жизнь, непрерывный ареал и возможность эволюционных изменений. Совокупность несжимаемых, непрозрачных,двигающихся и сталкивающихся молекул воздуха совместно создают давление, рассеивают свет, формируют конвективные потоки, течения и ветры. Параллелепипед кирпича в кладке образует здания, мосты, дворцы – то, где можно жить, что можно разрушить и чем можно любоваться. Эмерджентными качествами обладают и различные математические эмпирические построения. Статистические методы выполняют роль правил агрегации единичных фактов (чисел) в форму обобщенного описания (параметра, коэффициента: средняя, дисперсия, ковариация, и т. п.). Эмерджентность статистического параметра состоит в том, что он характеризует не отдельное явление, но общую причину, стоящую за всеми частными явлениями, учитывают фактор стабильности общих параметров. Статистическое исследование обнаруживает закономерность, постоянство, повторяемость, устойчивость параметров выборки, т. е. те качества, что отсутствуют у отдельных вариантов статистической совокупности (Ивантер, Коросов, 2003). Еще более выражены эти свойства в регрессионном анализе. «На основании всех данных о плодовитости взрослых особей *D. magna*... в... естественных популяциях в пределах ареала на территории СССР рассмотрена общая зависимость $E = 0,512 \times L^{3,24}$, где E – абсолютная плодовитость самки; ... L – длина самки» (Галковский, Сущенко, 1978, с. 40). Эмерджентное уравнение вскрывает физический смысл изучаемого соотношения: поскольку объем тела животного пропорционален его длине в степени 3 ($V = L^3$), то число развивающихся молодых практически прямо пропорционально объему тела матери. Подобные эмпирические обобщения служат поводом для плодотворных дискуссий. Так, известное соотношение между интенсивностью энергетического обмена наземных позвоночных животных и массой тела ($P \sim M^{0,67}$) позволило обсуждать его физиологическую обусловленность за счет теплопотерь (правило поверхности Рубнера (Шмидт-Ниельсен, 1982)), в связи с географическими особенностями периферических популяций (правило Бергмана (Терентьев, 1952, с. 27)), как следствие смены архитектуры несущих конструкций тела (модель Мак-Магона: (Шмидт-Ниельсен, 1982)), как проявление симморфизма многих физиологических функций рептилий (Дольник, 1999). Малозаметные различия вероятностей проявления события А и не-А ярко проявляются в форме симметричного биномиального и резко асимметричного Пуассонового распределений (Урбах, 1964). Имитационные модели, обеспечивая реконструкцию функционирования биологических прототипов, проявляют свою эмерджентность в способности объяснить феномен. Например, модель выедания гадюками полевых показала, что реальные объемы изъятия жертв на два порядка ниже, чем получаются при прямом сопоставлении численности полевых в разных местообитаниях (Коросов, Фомичев, 2008).

Эмерджентные качества присущи любому объекту (объединению) независимо от природы, композиции, структуры, динамики.

«Явление эмерджентности состоит в том, что система обретает новые свойства, отсутствующие у ее элементов,

которые при разделении или дроблении системы исчезают»

Важнейшая тема, звучащая в определениях эмерджентности, – это несводимость свойств системы к свойствам ее элементов. В самой простой трактовке она звучит так: «Разделив систему на компоненты, вы никогда не обнаружите ее существенных свойств» (О'Коннер, Макдермотт, 2006, с. 32); «...Системное качество – появление нового свойства (надсвойства – вектора имеющихся свойств), которого не было ни у одного из элементов до включения в систему» (Саламатов, 1991, с. 58). К сожалению, в этих утверждениях нет никакой системной мысли. Всякий знает, что половина обеда — это совсем не то, что полный обед. Нельзя от фрагмента требовать свойств целого, хотя бы в силу действия законов сохранения (вещества, энергии, импульса). Обратное («появление» нового свойства при объединении частей в «целое») тоже неверно: сумма не равна одному из слагаемых.

При более взвешенном (однако также неверном) подходе говорят о появлении таких свойств целого, которые превышают сумму свойств его частей. Якобы среди системных свойств есть свойства аддитивные (или суммативные, сложенные только из свойств частей), супераддитивные (превышающие сумму свойств частей – собственно эмерджентные) и субаддитивные (меньшие, чем сумма свойств частей, – свойство целостности) (Блауберг, Юдин, 1972). «Свойства системы не сводятся к совокупности свойств частей, из которых она состоит, и не выводятся из них. ...Агрегирование частей в единое целое приводит к появлению новых качеств, не сводящихся к качествам частей в отдельности» (Перегудов, Тарасенко, 1989, с. 361, 292). «Нередко поэтому говорят, что если свойства простых совокупностей аддитивны, т. е. суммируются или складываются из величин частей, то свойства систем как целостных образований неаддитивны» (Рузавин, 2005, с. 203).

Пересказывая на свой лад афоризм Аристотеля («целое больше суммы своих частей»), авторы, видимо, забывают, что это базовое определение в неявной форме содержит вытекающее из философии классика утверждение о руководящей роли «энтелехии» («души») любой вещи, определяющей ее предназначение и форму. «Ибо мясо и кость в возможности еще не имеют собственной природы и не существуют по природе, пока не примут вида соответственно определению, с помощью которого мы и называем это мясом, а это костью» (Аристотель, 1981, с. 84). В этой интерпретации материю мяса до собственно мяса дополняет его «душа» (определяющая форму). Отбросив пережившие свой век идеи витализма, авторам современных системных построений следовало бы более отчетливо указывать, что является заместителем энтелехии, что именно порождает сверхсуммативность целого, каков источник этих, по сути, волшебных свойств целого? В конце концов, разве смысл методологии состоит не в том, чтобы указывать направления движения исследовательской мысли, а не загонять ее в тупик, констатируя чудесный характер явления? Каков же источник этих «новых свойств»?

Появление у системы абсолютно нового свойства явно противоречит законам сохранения. Подход к решению проблемы можно найти в определении целостности по И. И. Шмальгаузену (1982, с. 15): «Нельзя говорить, что целое больше или меньше, чем сумма частей. Мы вообще не имеем суммы, так как свойства частей сняты, а в целом мы имеем новые свойства». Таким образом, свойства частей сняты и перенесены на целое, но в новом качестве, с новой силой выражения. Перенос этих свойств осуществляется при взаимодействии элементов системы, за счет связей между ними. «...Целостность характеризуется новыми качествами и свойствами, не присущими отдельным частям (элементам), но возникающим в результате их взаимодействия в определенной системе связей» (Блауберг, Юдин, 1972, с. 16). «Эмерджентные свойства возникают в результате взаимодействия компонентов...» (Одум, 1986, с. 16). «...Целостность есть результат динамического взаимодействия составных элементов, система представляет собой нечто иное, чем просто сумма ее отдельных компонент» (Саати, Кернс, 1991, с. 21). «Какие бы удивительные свойства ни возникали при объединении элементов в систему, ничего мистического, взявшегося ниоткуда, здесь нет: новые свойства возникают благодаря конкретным связям между конкретными элементами... Новые качества систем определяются в сильной степени характером связей между частями» (Саламатов, 1991, с. 291–293). Обобщая высказывания цитированных авторов, можно сказать, что свойства системных элементов, объединенных в систему, существенно усилены («сняты»!), благодаря взаимодействию между ними (эффективность системы выше эффективности элементов). Любое «новое» системное свойство уже представлено у каких-либо элементов данной системы, но в неразвитом, зачаточном виде. Эмерджентное (качественное) своеобразие объекта проявляется в том случае, если остальные элементы системы работают на усиление этих свойств.

Сущность эмерджентного принципа мышления, с одной стороны, состоит в целенаправленном поиске тех свойств, которые присущи системе, но слабо выражены у ее элементов, с другой стороны, в

поиске тех свойств элементов, которые «усилились» при композиции в систему, но вместе с тем – и в исследовании специфики системной композиции (структуры), позволяющей элементам существенно активизировать свою сущность. Ярким примером использования принципа эмерджентности служит теория вепольного анализа (раздел АРИЗ, алгоритма решения изобретательских задач) (Альтшуллер, 1973), смысл которого и состоит в создании таких новых конструкций из ряда типичных элементов, которые демонстрировали бы новые «системные» качества. В биологической науке приходится действовать обратным порядком: изучение проявления эмерджентного свойства биосистемы должно вестись в направлении поиска его зачатка у системных элементов, только тогда можно понять способ существования и генезис самой биосистемы. В качестве ключевого примера рассмотрим популяционное свойство «жить вечно»: оно основано на таких «зачатках», реализованных в особях, как «жить недолго» и «передавать жизнь новым особям, своим потомкам». Композиция этих свойств (размножение) обеспечивает потенциально бесконечное существование популяции.

В этом контексте важно рассмотреть попытки обосновать или проиллюстрировать проявление эмерджентности «методом от противного» – показать исчезновение эмерджентных качеств после деления или дробления «системы» на части. «Поскольку свойства системы присущи только ей самой, но не ее частям, то стоит разделить ее на части, как эти свойства исчезнут» (О’Коннер, Макдермотт, 2006, с. 35). Авторы приводят пример с телевизором, разделив который на две половинки, мы получим не две половинки изображения, но отсутствие изображения вообще. Конечно, половинка телевизора – это его часть, которая не показывает телевизионные передачи, т. е. явно не обладает эмерджентным качеством «системы» (правда, половинка жидкокристаллического телевизора все же будет показывать свою половинку изображения). Как мы уже разбирали (Коросов, 2009), иерархические подразделения всегда целесообразны, и если задаться целью (даже бессознательно) запутать вопрос, всегда можно разделить систему на такие элементы, у которых явно нет никаких зачатков системных качеств. Однако смысл системного подхода состоит не в том, чтобы остроумными манипуляциями поразить воображение, а в том, чтобы выяснить принципы функционирования исследуемых объектов, предметно и понятно объяснить содержание явления. Для этого следует выполнить рациональную декомпозицию целого. Если нижний уровень иерархии телевизора представить состоящим из кинескопа (способного светиться в потоке электронов), аналогового преобразователя (способного передавать электронным лучам последовательность сигналов) и антенны с усилителем (способным воспринимать радиоволны передач), то «волшебство» эмерджентности пропадет. Взаимодействие частей телевизора приводит к взаимному усилению («востребованности») их свойств – визуализации радиоимпульсов. Для простоты мы не включили в эту систему человеческую способность синтезировать динамическое изображение по серии кадров; для насекомых картинка телевизора останется набором точек, а не фрагментом реальности – эмерджентность телевидения есть порождение человеческой психики. Этот пример показывает следующее. Конечно, делить систему можно на какие угодно части, мысленно хоть бы и распылить на атомы. Однако цель этого деления должна состоять в *выяснении* принципов функционирования объекта. И если первичное деление никак не объясняет нам генезис феномена, его следует отбросить и выполнить новую декомпозицию объекта (принять иную иерархическую организацию, композицию), которая, возможно, приблизит нас к пониманию его работы (существования). Корректной (системной) можно считать только целесообразную декомпозицию объекта исследования, выполненную для прояснения, а не для запутывания вопроса. В этом случае становятся понятны источники «эмерджентных» качеств.

Принцип эмерджентности в том и состоит, чтобы, определив у объекта исследования некие особенные, важные, яркие свойства, выяснить их источник (внешний и внутренний), понять их генезис (а в системном анализе — и предпринять усилия по их изменению в желательную для нас сторону).

Критика идеи «супераддитивности» может быть построена и по-иному. Чтобы утверждать особенность сверхсуммативных свойств, нужно быть уверенным, что у объектов природы есть суммативные свойства. Обычно в качестве таких свойств берут размер, массу и т. п. простые характеристики, которые в физическом отношении могут быть выражены простыми уравнениями $a = b + c$. Однако подобные примеры, апеллирующие только к интуиции, могут быть до смешного неудачны. Известно, что сумма масс электронов, протонов и нейтронов больше массы атома с тем же составом лептонов. Другая иллюстрация. Литр воды очевидно равен сумме 500 и 500 мл воды. Однако, смешав 500 мл воды и 500 мл спирта, мы получим не один, а 0.964 л смеси (явление контракции) (Фармацевтические технологии..., 2012).

Продолжая анализировать пример с водой с помощью сознательного (научного, контринтуитивного) подхода к явлениям, можно понять, что интуиция исключила из поля зрения Землю

и емкость, которые консолидируют воду в одном месте за счет притяжения и непроницаемости стеклянных стенок. Изучаемой (взвешиваемой) «системой» становится не литр воды, а емкость с водой в условиях тяготения. С помощью этих дополнительных объектов вода отчетливо организована в единство. И только такой организованный объект обладает свойством «иметь объем» или «иметь массу». Система «литр воды» не существует в реальности, следовательно о ее свойствах (суб- или супераддитивных) нельзя ничего сказать. Рассуждение о массе можно вести только в отношении объектов, обладающих эмерджентным качеством «иметь определяемую массу», которое обеспечено взаимодействием группы элементов. С весом твердых тел еще проще – они «имеют вес» благодаря жесткому соединению частей, обеспечивающих единство формы. Сумма массы бусинок и нитки, конечно, равна общей массе бус, но только если все бусинки скреплены нитью. О значимости взаимодействий между элементами при определении массы и других свойств целого можно поспорить – но лучше с теми, кто именно в булыжнике видел оружие пролетариата, а не в горсти песку, равной ему по массе. Если в свойствах объекта мы видим только суммативность, значит, не видим чего-то главного, не способны понять истоки проявления этой «суммативности».

Эмерджентные свойства – это свойства частей объекта, преобразованные (усиленные, стабилизированные и т. д.) благодаря взаимодействию друг с другом; свойства одних элементов «набирают силу» от своих соседей посредством связей между ними – и становятся системными.

«Эмерджентные свойства зависят от структуры (строения, композиции, организации...) системы»

Человеческая практика свидетельствует о том, что у вещей, которые отличаются по строению и элементарному составу, имеются разные свойства. «При объединении частей в целое возникает нечто качественно новое, такое, чего не было и не могло быть без этого объединения» (Перегудов, Тарасенко, 1989, с. 291). «Когда мы используем информацию для упорядочения множества разрозненных частей, целое будет иметь новое упорядочение, которое превосходит сумму частей» (Саати, Кернс, 1991, с. 84). В поисках источника эмерджентных качеств «систем» используются разные методологии – элементаризм, холизм и системный подход.

Элементаризм

Прием научного исследования, когда «...целое объясняется на языке свойств частей» (Блауберг, Юдин, 1972, с. 22), с помощью которого (эмерджентное) качество системы стремятся выразить на базе изучения свойств ее элементов, носит название «элементаризм» (физикализм) (рис. 1). Этот прием также часто называют редукционизмом, хотя элементаризм – то лишь одна из форм метода редукции. «Использование редукционизма предполагает попытки познать систему, разделяя ее на части и в деталях исследуя эти части» (Саати, Кернс, 1991, с. 89). «Целое можно изучать, расчленив его (редуцируя) на части, а затем, изучив их свойства, определить свойства целого» (Флейшман, 1982, с. 14). Сама процедура редукции в математике использует «рекуррентный одношаговый принцип», который «...заключается в принятии в качестве постулатов свойств и взаимодействий систем непосредственно нижестоящего уровня и вывода из них в виде теорем свойств систем данного уровня» (Флейшман, 1982, с. 15).

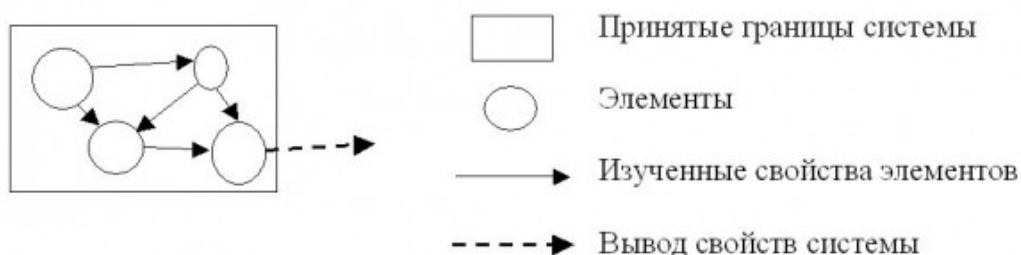


Рис. 1. Блок-схема редукционного описания системы
 Fig. 1. Block diagram of the pressure reducing system description

Идеализации объектов с помощью редукционизма оказались настолько эффективными в физико-математических науках, что привело к представлению о полном детерминизме природы в форме принципа абсолютного детерминизма. «Состояние Вселенной в данный момент можно рассматривать как результат ее прошлого и как причину ее будущего. Разумное существо, которое в любой момент знало бы все движущие силы природы и взаимное расположение образующих ее существ, могло бы... выразить одним уравнением движение и самых больших тел во вселенной, и мельчайших атомов... Оно могло бы охватить единым взглядом как будущее, так и прошлое» (П. Лаплас; цит. по: Клайн, 1988, с. 266). Оставляя в стороне содержательные физические аспекты проблемы, важно отметить уверенность автора в принципиальной возможности описания всех природных явлений методом редукции. «Характерным для классического понимания систем... было глубокое убеждение в том, что свойства, основные черты, законы функционирования таких объектов однозначно детерминируются свойствами образующих их элементов» (Ракитов, 1977, с. 53).

Опыт показывает, что для многих явлений природы редукционное описание зачастую позволяет прогнозировать эмерджентные качества. Эмерджентная сила уравнения, объединяющего множество отдельных фактов и приобретающего содержание эмпирического закона, состоит в возможности объяснять и предсказывать явления. Некоторые из подобных примеров рассмотрены выше, добавим к ним новые. В книге В. В. Меншуткина (1993) приводится модель вертикального переноса в толще воды потока тепла, поступающего от солнца. «Имитация подъемов (апвеллингов)... представлена в виде... нескольких циркуляций, расположенных в вертикальной плоскости... Интенсивность циркуляций может меняться во времени. При слабой зависимости интенсивности циркуляции... от градиента плотности не наступает резкого отделения эпилимниона от гиполимниона. При усилении снижения интенсивности обмена с ростом вертикальной устойчивости слой скачка (термоклин) становится все более заметным» (Меншуткин, 1993, с. 26, 28, 29). Несмотря на, казалось бы, линейный (сплошной) перенос тепла с поверхности дна в толщу воды, при определенных параметрах процесса обнаруживается его дискретное изменение! Модель описала качественно иное общее состояние системы (распределение тепла в водной толще), чем это сделал отдельный элемент; модель обнаружила внутрисистемный источник упорядоченности. Еще один пример описания новых свойств у совокупности элементов – моделирование динамики численности промыслового стада диких оленей (рис. 2). В обычных условиях при диком выпасе рост численности популяции периодически приводил к перенаселению, подрыву кормовой базы, нарушению репродукции, повышению смертности и в конечном итоге – к резкому снижению поголовья. Привнесение обязательного и строго регламентированного отстрела привело к нетривиальным результатам. «В управляемой популяции... численность стабилизирована на уровне, обеспечивающем получение максимальной продукции популяции без подрыва ресурсов кормов и возникновения автоколебаний» (Иванищев и др., 1989, с. 133).

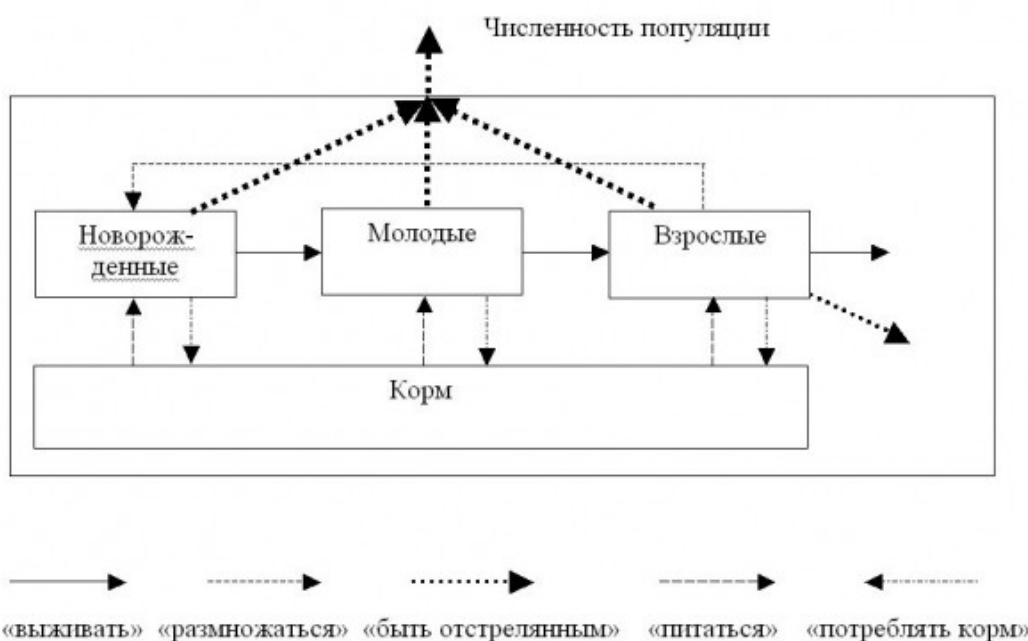


Рис. 2. Блок-схема модели динамики популяции северного оленя
Fig. 2. Block diagram of the model of population dynamics of reindeer

Описать систему с позиций элементаризма – это значит описать элементы и их свойства, т. е. взаимоотношения между ними. При этом системное эмерджентное свойство не может быть ничем иным, кроме как свойством некоторого элемента (или блока элементов), продленным за границы системы, как бы выведенным из структуры взаимоотношений элементов и ориентированным на элементы внесистемной среды. Носителем системного свойства оказывается один (или несколько) из элементов системы, представляющие систему в ее связях с внешней средой. В примере с оленями описание популяционных процессов (роста, размножения, смертности, отстрела) проводилось с целью выразить общую численность животных.

Важное обстоятельство состоит в том, что редукционное описание зачастую строится на нескольких языках. Для популяции оленей – это язык популяционной биомассы (кг) (питание и уничтожение кормовых запасов) и язык популяционной численности (экз.) (число участников в размножении, число выживших, число отстрелянных). При этом многие элементы оказываются multifunctionalными, играющими разные роли в динамике системы в целом. Например, взрослые особи принимают участие во всех функциях системы.

Характерной чертой этого вида редукции является игнорирование того факта, что в действительности изучаемая «система» демонстрирует свое системное качество, только вступая в отношения с объектом околосистемной среды. Наличие внешнего объекта лишь предполагается, но явно не обозначается, его восприятие передается области интуиции. В приведенной модели популяции оленя один из внешних объектов (человек-промысловик) определен явно, он введен в качестве элемента системы «эксплуатируемая популяция». Однако многие компоненты среды (ареал, запасы питания, уровень численности хищников и т. п.) остаются за рамками рассмотрения модели.

Холизм

В практике количественного описания природы широко распространен другой прием научного описания, когда внимание акцентируется главным образом на взаимоотношении между «системой» и ее средой. «Объект объясняется как часть объемлющей его целостности, по отношению к этой целостности... он выступает в качестве элемента» (Блауберг, Юдин, 1972, с. 23). Этот вариант редукции именуется холизмом (если отбросить виталистические идеи собственно холистов). «Холисты пытаются исследовать систему, проверяя ее функции с точки зрения их отношений с окружающей средой» (Саати, Кернс, 1991, с. 89). При холистическом подходе целое рассматривается как неделимая данность, как «черный ящик», имеющий неизвестную внутреннюю структуру. Свойства системы изучаются в процессе выполнения какой-либо внешней функции. При этом подходе свойства изучаемой системы явно соотносят с определенными внешними системами, с которыми она вступает во взаимодействие. Чаще всего в таких описаниях свойства систем выражаются как реакции объекта на действие фактора – другого внешнего объекта (рис. 3).

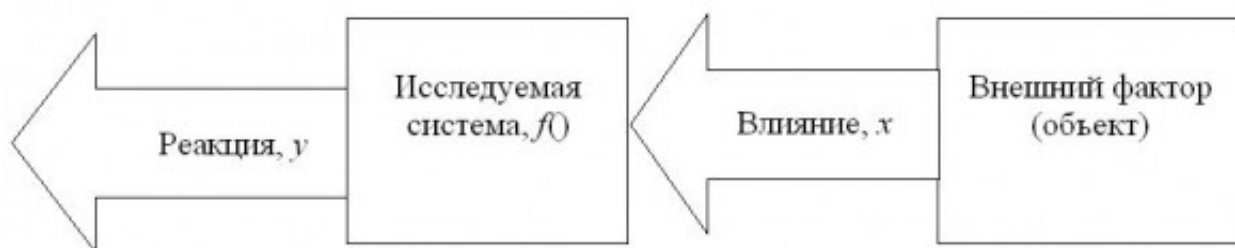


Рис. 3. Блок-схема холистического описания «черный ящик»: $y = f(x)$
Fig. 3. Block diagram of holistic description of the «black box»: $y = f(x)$

Специфика системных свойств объясняется спецификой природы и силы действующего фактора: противодействие эквивалентно действию, сила реакции (y) пропорциональна (f) силе влияния (x). Такое мышление апеллирует к практике исследования физико-химических систем, в которых пропорциональность зависимости «фактор – реакция» сохраняется в пределах широкого диапазона их варьирования. Зачастую это диапазон «антропоморфного оптимума» – для температуры $-20...+50^{\circ}\text{C}$,

размеров от 1 мм до 1 км, периода времени от 1 с до 1 года.

Такая идеология формальной (линейной) логики оказывается полезной и во многих биологических исследованиях. Аллометрические зависимости, приведенные выше, могут служить хорошими примерами: чем больше размеры (масса) тела животного, тем ниже интенсивность метаболизма, меньше плотность митохондрий в тканях (Шмидт-Ниельсен, 1982); чем выше температура среды, тем выше интенсивность обменных процессов в организме экзотермных животных (Калабухов, 1951); чем больше урожай кормов, тем больше жировые запасы медведя, тем раньше он уходит на зимовку (Пажетнов, 1990); чем меньше число зимних дней с ледяной коркой на поверхности земли, тем выше численность полевков летом (Ивантер, 1976) и т. д. (В скобках заметим, что холистическую идеологию явно использует элементаризм. Свойства элементов многокомпонентной системы выражены на языке «черного ящика». Например, в рассмотренной схеме (рис. 2) элемент «молодые олени, которые питаются, превращаются во взрослых или погибают» не декомпозирован.)

Системный подход

Реальный объект в силу своей энергетической или вещественной определенности реагирует на воздействие любых внешних факторов, если они нарушат эту его материально-энергетическую обособленность. Структура объекта является основой специфики его реакции на фактор. Если энергия стороннего фактора будет влиять на энергию реального объекта, то он, безусловно, продемонстрирует какую-нибудь реакцию в ответ. Как именно отреагирует объект, будет зависеть от характера влияния, строения и истории самого объекта. «Все бесконечные формы проявления вещи зафиксированы в самой вещи... как возможность» (Лосев, 1994, с. 349). Свойство – это проявление отношений между объектами, зарегистрированное у одного из них, «...свойство – это свернутое отношение» (Перегудов, Тарасенко, 1989, с. 81). Поскольку окружающих систему объектов (факторов) бесконечно много, то и ее возможных реакций бесконечно много (другое дело, что некоторые из них могут действовать крайне редко). «...Существуют не качества, а только вещи, обладающие качествами, и притом бесконечно многими качествами» (Энгельс, 1987, с. 539). «Одна и та же вещь допускает бесконечное количество модусов своей собственной данности; одна и та же вещь требует или предполагает бесконечное количество своих разнообразных интерпретаций, причем никакой интерпретативный подход не может исчерпать вещь целиком... Вещь и ее интерпретация, вернее же, самое само вещи и его интерпретация – вот основная противоположность мысли и бытия... Самое само есть тайна... Тайна есть то, что по самому существу своему никогда не может быть раскрыто. Но она может являться» (Лосев, 1994, с. 333, 337).

Что касается темы новизны «эмерджентных качеств», нам кажется очевидным, что никакого «появления» «новых» свойств целого нет. Имеет место (часто неожиданное для наблюдателей) явление свойств вещей, вызванное взаимодействием специфически устроенной вещи с объектами окружающего мира. В этом взаимодействии поведение вещи внешне выступает как ее свойства. По-разному устроенные вещи могут иметь одинаковые свойства при сходных взаимоотношениях со средой, равно как и одинаково устроенные вещи «обретают» разные свойства в отличающихся условиях. Эмерджентные черты объектов природы имеют не только внутренний источник, но и внешний – взаимодействие с миром. Разрезанная пополам пластиковая лимонадная бутылка может служить воронкой, эфесом для кисточки, кормушкой для птиц, умывальником и пр.

Нашу предметную аргументацию можно продолжить логической. Системный подход – это методология. Чтобы сохранить логическое содержание своих категорий, он не может предписывать объектам природы тех или иных определенных свойств, то или иное поведение. «...Попытки построения теории систем, основанной на понятии силы... удовлетворяют лишь своих создателей» (Блауберг, Юдин, 1973, с. 30). Утверждение о существовании у определенных систем неких особенных (эмерджентных) качеств – это утверждение фактов (онтология), а не предписание хода исследовательской мысли (методология). Выявлять определенные свойства у объектов природы может только специальная наука, а не методологическая. Например, все утверждения общей теории систем сделаны в отношении определенных математических объектов. Несмотря на то, что это идеальные, а не вещественные объекты, их свойства и отношения между ними специально задаются при формулировании математической проблемы. Обнаруживаемые при этом «эмерджентии» являются следствием предзаданного взаимодействия и характеризуют не «системы вообще», а вполне определенный класс математических объектов. В отношении подобных объектов системный подход может высказываться так же, как и в отношении материальных тел, – все они потенциально имеют бесконечное число свойств. Однако он не может утверждать, что некоторые из них – собенные, эмерджентные. В то же время, системный подход не может отрицать многочисленных фактов проявления эмерджентных свойств реальных объектов, обнаруженных частными науками.

Казалось бы, назревает очевидное противоречие – системный подход не может взять на вооружение факты частных наук, хотя должен давать рекомендации любой науке. На наш взгляд, это противоречие легко разрешается с позиций принципа целесообразности (Коросов, 2009). Если цель специального исследования состоит в изучении ограниченного числа свойств объекта исследования, то и обнаружиться может только ограниченное число эмерджентных качеств. Не предпринимая попыток специальных исследований «силы» проявления других свойств объектов, авторы не видят их особенностей и не считают эмерджентными (ограничивая разнообразие сред существования объекта). Каждый раз, рассматривая обычно единичное особенное качество, многие авторы путем неполноценной популярной индукции приходят к выводу о редкости эмерджентных качеств, возникающих только в особенных случаях особенно благоприятных сочетаний элементов.

Если же признать ограниченность любых предметных исследований и потенциальную бесконечность свойств любого тела, то неизбежен логический вывод о бесконечном числе эмерджентных качеств любого объекта, до поры не замеченных исследователями. Более того, следует принять, что любое свойство объектов имеет эмерджентный характер, представляя собой результат специфического взаимодействия частей внутри целого и целого – со средой.

Такой вывод, с одной стороны, не подвергает сомнению наличие эмерджентных свойств у реальных объектов, с другой стороны, сохраняет универсальность системного подхода (общность хода исследования любого феномена), не утверждающего ничего конкретного относительно реальных объектов. Вместе с тем, системный подход явно призывает исследовать источники любых свойств объектов, в том числе именуемых «эмерджентными».

Такая логика должна ликвидировать рассуждения о качественном своеобразии некоторых, избранных систем и об исключительной редкости эмерджентных качеств. В то же время это утверждение не снимает проблему разной выраженности этих свойств, проблему порождения эмерджентности разными композициями системных элементов и в разных условиях, исследование которых составляет предмет специальных наук.

Все свойства системы – эмерджентны, любое качество объектов природы связано как с его составом и строением, так и с взаимодействием с объектами среды; количество этих свойств в потенции бесконечно велико у каждого объекта.

«Опираясь на знание свойств элементов системы, невозможно предвидеть ее эмерджентные качества»

В качестве своеобразного эмерджентного качества исследователи отмечают непредсказуемый характер поведения многих объектов. «Во взаимодействии между функциями двух или более компонент часто возникает непредвиденное или внезапно появляющееся свойство, которое не обнаруживается в любой отдельной компоненте» (Саати, Кернс, 1991, с. 76–77). «...Качественно новые, эмерджентные, свойства... экологической единицы нельзя предсказать, исходя из свойств компонентов, составляющих ...единицу» (Одум, 1986, с. 15). «...Дать удовлетворительный прогноз о поведении сложной системы..., опираясь только на собственный опыт и интуицию, практически невозможно. Сложные системы... реагируют на воздействия совсем иным образом, чем это нами интуитивно ожидалось» (Розенберг, 1984, с. 10). На это явление впервые обратил внимание Дж. Форрестер (2003, с. 196): «Интуитивно очевидные «решения» социальных проблем имеют тенденцию заводить в одну из нескольких ловушек, обусловленных характером сложных систем»; оно получило название «принцип контринтуитивного поведения» систем.

Контринтуитивное поведение

В качестве примера можно привести следующие, казалось бы, очевидные зависимости. Масса сердца всех видов млекопитающих независимо от размера составляет около 0,6 % от массы тела: $M_{\text{сердца}} = 0.0058 \times M_{\text{тела}}^{0.98}$. Адаптивное снижение массы сердца сопровождается увеличением частоты пульса. Однако у самых мелких млекопитающих (таких, как бурозубка *S. cunereus*) для обеспечения необходимого для жизни числа сердцебиений (3000 уд/мин) требуется такая скорость проведения нервного импульса, которая невыполнима для нервной ткани. Ограничения нервной системы компенсируются ростом массы (и систолического объема) сердца бурозубки – до 1.7 % вместо 0.58 % (Шмидт-Ниельсен, 1982). Другой пример. Несмотря на существенные изменения температуры среды

(воздуха, почвы, субстрата), при условии прямой инсоляции поведенческая терморегуляция обеспечивает довольно стабильную температуру тела рептилий (температурный гистерезис) (Эккерт и др., 1992). Интенсивность метаболизма этих пойкилотермных животных в прохладных условиях предсказуемо снижается, но лишь на первых порах – спустя одну-две недели их ферментативная система перестраивается (Хочачко, Сомеро, 1988), и уровень метаболизма восстанавливается до нормы даже при довольно низких температурах среды (температурная компенсация) (Шилов, 1985). В каждом из этих случаев наблюдается изменение не того свойства, которое «интуитивно» должно бы измениться, или оно меняется совершенно не так, как можно было (линейно) предположить.

Наблюдая подобные явления, многие авторы отмечают большие сложности в поиске источника эмерджентных качеств. «Поведение системы не может быть предсказано на основании наблюдения за ее изолированными частями» (Саати, Кернс, 1991, с. 21). «Сложные свойства сложной системы нельзя изучить путем ее "расчленения"» (Розенберг, 1984, с. 7).

Причин этой проблемы несколько. С одной стороны, изучаемая реакция биосистемы, как правило, представляет собой не простое физическое или химическое противодействие воздействию (третий закон Ньютона, принцип Ле Шателье), но является биологической реакцией, подготовленной всем ходом филогенетического и индивидуального развития биологических объектов (рис. 4). Природный фактор лишь высвобождает заранее подготовленную адаптивную реакцию; он как бы информирует биосистему о состоянии среды, позволяя биосистеме выработать наиболее эффективную стратегию для использования этой ситуации себе во благо. Эмерджентность в биологии проявляется как выживание биосистемы в самых разнообразных природных условиях.



Рис. 4. Блок-схема адаптивной реакции
Fig. 4. Block diagram of the adaptive response

При более глубоком рассмотрении оказывается, что специфика откликов названных объектов определяется корреляционными зависимостями частей биосистемы. Биологические реакции демонстрируют две черты – множество ответов на одно средовое воздействие и коррелированность этих ответов. В силу этого биосистема, испытавшая действие некоего фактора, передавая полученный импульс по внутренней цепочке зависимостей, может так изменить свои неконтролируемые человеком качества, что значение контролируемых качеств сойдет «на нет».

Схема реакции биологической системы (рис. 5) включает элемент-рецептор внешнего воздействия ($\mathcal{E}_1$), а также другой элемент ($\mathcal{E}_2$), корреляционно связанный с первым и проявляющий себя какой-либо внешней реакцией по отношению к среде. В определенном диапазоне значений отношение «объект1 – элемент1» может реализовываться пропорционально (увеличение дозы – усиление реакции: чем меньше вес тела, тем меньше и вес сердца; чем ниже температура, тем ниже темпы энергетического обмена). Однако, начиная с некоторого значения, на воздействие фактора начинает реагировать элемент $\mathcal{E}_2$ (в силу корреляции с элементом $\mathcal{E}_1$), проявляя свою реакцию в отношении с объектом 2 (увеличение дозы – новая реакция: чем меньше вес тела и вес сердца, тем коррелятивно быстрее становится пульс, появляется дефицит времени для прохождения импульса, компенсаторно увеличивается объема сердца; чем дольше держится низкая температура, тем больше вырабатывается фермента, тем выше скорость метаболизма пойкилотермных животных). В рассмотренной схеме элемент $\mathcal{E}_1$ символизирует уровни обычного описания биосистем, а элемент $\mathcal{E}_2$ – те уровни, которые обычно не попадают в

описание. Простая модель отношения «биосистема – среда» оказывается существенно неполной, она не может выступать заместителем реальной системы даже в важнейших ее проявлениях. При этом основной причиной «неожиданности» поведения системы является недостаточно широкий взгляд исследователя, из поля зрения которого выпали некоторые (многие) свойства объекта исследования.

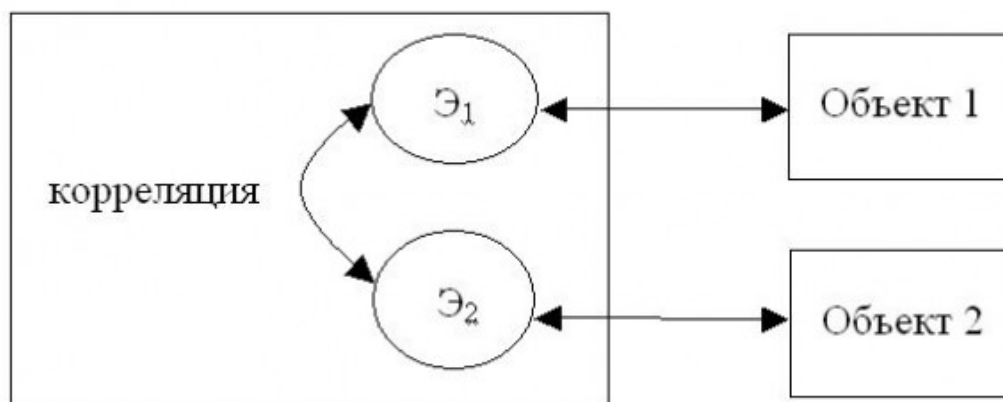


Рис. 5. Блок-схема субстратного (органного) взаимодействия функции

Fig. 5. Block diagram of the substrate (organ) interaction of functions

В качестве более развернутого примера рассмотрим контринтуитивные результаты реакклиматизации соболя на обширном сибирском ареале в середине прошлого века. Как и других реакклиматизируемых животных, зверьков выпускали небольшими группами на незаселенной территории. Однако эти искусственные группировки (в отличие от многих видов интродуцентов) исчезали через несколько лет. Исследователи сначала не учли, что «...только на уровне такой системы, как популяция, возможно создание и функционирование специфических механизмов... популяционного гомеостаза... Особое значение имеет функциональная структура, или структура... взаимосвязи как между особями, так и между внутривидовыми группировками... Особенности пространственной структуры популяции соболя определяются... наличием латентного периода развития эмбриона и комплекса поведенческих реакций, ... («ложный гон»). Оплодотворенная в июле яйцеклетка... в марте следующего года... внедряется в стенку матки, и эмбрион начинает интенсивно развиваться... Проявление ложного гона тесно связано с числом контактирующих между собой особей... Активно он протекает при 12 и более особей, ...гон... стимулирует гормональную активность... имплантацию эмбриона... Если в такой группировке менее 8 особей, ложный гон не проявляется, ...у оплодотворенной самки прекращается беременность» (Павлов, 1986, с. 187, 189, 190). Итак, простое снижение числа особей, контактирующих во время ложного гона, приводит к катастрофической реакции – нарушению репродукции популяции в целом. Исходные модели не охватывали многие отношения между элементами изучаемых систем, и для адекватного описания динамики численности соболя потребовалось учитывать не только половозрастную, но также пространственную и этологическую структуру популяции.

Реакцию биосистемы как целого на окружающую среду удастся объяснить, лишь проникнув в ее структуру. Если для «физических» систем характерна независимость многих отдельных качеств (в сходных диапазонах параметров среды), то биологические системы имеют в большинстве взаимообусловленные качества. Как бы подробно не исследовался биологический объект, рано или поздно в тех или иных условиях найдется свойство, коррелятивное изменение которого изменит поведение системы до неузнаваемости. Принцип эмерджентности направляет внимание исследователей на поиск специфической взаимообусловленности свойств биологических объектов.

Омнипотентность

Аналогичное непредвиденное, контринтуитивное поведение системы может быть сопряжено и с ее реакцией на некий внешний фактор, который ранее не учитывался в модели, поскольку в прежних условиях он имел уровень, несущественный для биологического объекта. «Факторы, не включенные в модель экосистемы в силу их малой значимости в прошлом, ...могут оказаться в будущем всемогущими» (Брусиловский, 1989, с. 22). Термин «омнипотентность» (всемогущество) введен В. В. Налимовым, который рассмотрел ситуации, когда «ранее малозначимый фактор приобрел решающее значение»

(Налимов, 1983, с. 112). «В основе большинства методов долгосрочного прогнозирования лежит аналого-инерционная экстраполяция – перенос прошлых тенденций на будущее... Предполагается, что закономерности динамики экологической системы любого уровня организации, выявленные в прошлом, будут проявляться в будущем» (Павлов, 1984, с. 177). Такие модели воплощают в себе «...отрицание потенциально возможной omnipotentности тех факторов, которые оказались не включенными в модель в силу их весьма малой значимости в прошлом...» (Налимов, 1983, с. 112).

Привести примеры, подтверждающее это эмпирическое правило, весьма трудно, поскольку расхождение между модельным прогнозом и реальностью исследователи считают, очевидно, неудачей, недостойной опубликования. На наш взгляд, напротив, несовпадение теоретических представлений и реальной ситуации должно стать объектом особенно пристрастного анализа, поскольку речь идет об обнаружении нового фактора, значимого для изучаемой биосистемы. Редкий пример такого рода тщательно проанализирован в работе В. С. Безеля (1987). При лабораторном исследовании состояния полевок, загрязненных через корм тяжелыми металлами, удалось определить пороговые уровни загрязнения организма, при которых наблюдается физиологическая патология; по данным о загрязнении растительности и животных тяжелыми металлами в районе их добычи теоретически был рассчитан показатель «доля пораженных особей» в дикой популяции полевок. Однако при натурных исследованиях состояния этих животных из дикой популяции «пораженных» особей обнаружить не удалось, несмотря на превышение порогов загрязнения, определенных в лаборатории как критические. Модель не совпала с реальностью. «Прямая диагностика состояния животных в выборках в большинстве случаев не подтверждает теоретической оценки... Подобное несоответствие мы видим в следующих возможных причинах... Практически невозможно установить в природных популяциях наличие у животных признаков поражения ЦНС... Эти отклонения ведут к неадекватной реакции зверьков на изменения внешней обстановки и являются мощным фактором избирательной элиминации “пораженных” особей хищниками» (Безель, 1987, с. 100). Неучтенный фактор – естественный отбор – оказался более могущественным, чем все прочие (токсикологические) факторы, включенные в модель.

В рассмотренных примерах «эмерджентность» выступает синонимом «неожиданности» поведения объектов, однако это понятие относится не к объекту исследования, но к исследователю. Чем меньше у автора багаж личного опыта наблюдений объекта в разных условиях, чем менее развито общее представление о нем (меньше «объем интуиции»), тем более неожиданными будут проявления свойств любых объектов. Для ребенка любое свойство – ново, непредсказуемо. Очевидно также, что степень «неожиданности» не может служить методологическим принципом.

Эмерджентность – это ограниченные по числу свойства изучаемых объектов, на которые человек обращает внимание в контексте своих целевых устремлений; особенно ярко проявляется эмерджентность в тех случаях, когда эти свойства оказываются непредсказуемым.

Технология системного исследования

Каким же образом должно строиться моделирование биологических объектов, если ни редукционизм (игнорирование системного окружения), ни холизм (игнорирование внутренней структуры) не могут дать вполне адекватной модели биосистемы?

Полноценное определение целостного объекта можно получить лишь, явно учитывая и структуру, и окружение «системы». Это понимал еще Ж. Кювье (1937, с. 129): «Различные части каждого существа должны быть таким образом координированы, чтобы сделать возможным существования данного существа как целого не только в самом себе, но и в отношении с другими». Аналогичные мысли высказывались и в античные времена о риторике. «...Для исполнения потребна наука, которой не все обладают, а для слушания — только чувство, которое всем нам дала природа... Иное будет доставлять удовольствие, а иное – только неприятность... “Кстати” происходит что-нибудь или “некстати”, это определяется не наукой, а вкусом» (Дионисий Галикарнасский, 1978, с. 182, 184). Как хорошо отметил автор, законы отношения (соединения) частей системы (фраз, слов) – одни, они определяются наукой риторикой; законы же отношения системы со своим окружением (восприятие речи слушателями) – другие, они определяются и свойствами соседей (эстетическим вкусом).

Эмерджентность – объективно двуликая черта системного мира. С одной стороны, потенции системы предопределены ее строением, с другой стороны, именно от объектов системного окружения

зависит, какие именно потенции проявятся. Модельное описание эмерджентных качеств требует и редукционного, и холистического описаний свойств системы, чтобы на этой базе прийти к их синтезу, к целостной модели системы.

В случае конкретного экологического исследования это означает, **что систему важно исследовать на трех уровнях иерархии**: на уровнях субэлементов, самой системы, надсистемы. «По мнению Пэттена (Patten, 1978), идеальное изучение какого-либо уровня системы включает изучение трехчленной иерархии: системы, подсистемы (соседний нижний уровень) и надсистемы (следующий верхний уровень)» (Одум, 1986, с. 17). При этом важно помнить, что никакое подразделение биосистем не может быть окончательным, дробность и состав систем меняются по мере углубления знания и появления новых задач исследования; адекватность модели всегда относительна и повышается по мере выдвижения и отбраковки промежуточных моделей. (Специальное исследование должно вести к формулировке закона, отбрасывающего необходимость системных построений.)

В качестве примера системного подхода, в явном виде исследующего проявления эмерджентности (на трех уровнях иерархии), рассмотрим решение проблемы северных границ популяций животных (Шварц, 1980, с. 217–220).

Сначала была поставлена проблема.

«...Труднейший вопрос, который до сих пор служит предметом оживленных теоретических дискуссий...: условия среды изменяются постоянно, границы распространения отдельных видов и природных комплексов выражены четко... На крайнем северном пределе своего распространения полевка-экономка нередко достигает плотности поселения, которая характерна для лесостепной популяции (экологический оптимум вида)».

Затем была описана структура (субэлементы; редукционизм, 2 уровня) популяции полевок на 4 языках: сроки созревания последних генераций, плодовитость самок, устойчивость животных к снеготаянию, численность популяции.

«Тундровые популяции полевок... обладают многими интересными приспособлениями... Одно из них – повышенная плодовитость и раннее половое созревание... Процветание популяций полевок становится возможным в случае реализации геометрической прогрессии размножения в течение одного сезона. Начало размножения полевок возможно лишь после спада весенних вод (...молодняк полевок в период бурного таяния снегов полностью погибал)».

Изучение структуры и функции популяции позволило точно определить ее эмерджентные потенции репродуктивной системы. На первом уровне редукции описаны свойства субэлементов: гибель молоди от паводков весной и заморозков осенью, на втором уровне определена необходимая продолжительность цикла воспроизводства. «...Для реализации быстрого нарастания численности... продолжительность благоприятного для размножения периода не может быть меньше 130 дней».

Затем настает очередь описания компонентов надсистемы (факторов среды), по отношению к которым и могут проявиться эмерджентные потенции популяции (холизм, уровни 2–3).

«На Ямале (южнее 68°) ...переход весенней температуры через 0° приходится на 1 июня. Это значит, что начало успешного размножения полевок не может начаться раньше 15 мая... Окончание периода размножения определяется холодными осенними ливнями... когда в первой декаде сентября среднесуточная температура приближается к 0°. ...Общий период размножения полевок на северном пределе их распространения определяется... в 120 дней (10.V–10.IX), что практически идеально совпадает с теоретической схемой воспроизводства вида».

Синтез редукционистской и холистической схем дают системную модель, которая позволяет сделать принципиальное заключение, решающее проблему дискретной границы ареала северных животных.

«Задержка весеннего тепла на 5–6 дней может привести к выпадению одной из генераций грызунов... Реальный темп воспроизводства популяций полевок лишь в редких случаях совпадает с теоретическим... Ничтожные изменения длительности зимы севернее 67° кладут предел их распространению... Область распространения вида оказывается четко ограниченной. Граница... даже на крупномасштабной карте... представляет собой линию, а не размытую полосу».

Результаты этого полноценного моделирования позволяют сделать общее заключение в форме эмпирического закона.

«Популяция как структурное целое превращает количественные изменения условий среды в качественные, постоянные – в прерывистые. Изменения среды обитания, ...выходящие за пределы нормы, имеют следствием изменение экологии вида вплоть до ограничения его распространения» (Шварц, 1980, с. 219).

Заключение

1. Эмерджентность – это те свойства изучаемых объектов, на которые человек обращает внимание в контексте своих целевых устремлений, особенно в тех случаях, когда эти свойства оказываются непредсказуемыми.
2. Эмерджентные качества присущи любому объекту (объединению) независимо от природы, композиции, структуры, динамики.
3. Эмерджентные свойства – это свойства частей объекта, преобразованные (усиленные, стабилизированные и т. д.) благодаря взаимодействию этих частей друг с другом; свойства одних элементов «берут силу» от своих соседей и от связей между ними.
4. Все свойства любой «системы» – эмерджентны, любое качество объектов природы связано как с его составом и строением, так и с взаимодействием с объектами среды; количество этих свойств в возможности бесконечно велико у каждого объекта.
5. Принцип эмерджентности – это свободный от предрассудков метод исследования системных качеств с опорой на знание свойств элементов, связей между ними и свойств системной среды. Принцип эмерджентности состоит в том, чтобы, определив у объекта исследования некие особенные, яркие свойства, выяснить их источник (внешний и внутренний), понять их генезис.
6. Системный подход предлагает в принципе эмерджентности видеть метод исследования источников свойств объектов на трех уровнях иерархии – как с точки зрения специфической композиции систем, так и с точки зрения специфики ее взаимодействия с объектами среды.

Библиография

- Аверьянов А. И. Системное познание мира. [System cognition of the world] М.: Политиздат, 1985. 263 с.
- Альтшуллер Г. Вепольный анализ: Метод. указания. [Mat-field analysis. Guidance] Баку: ОЛМИ, 1973. 23 с.
- Аристотель. Метафизика [Metaphysics] // Соч.: В 4 т. Т. 1. М.: Мысль, 1975. 550 с.
- Аристотель. О частях животных. [On the parts of animals] М., 1937. 220 с.
- Аристотель. Физика [Physics] // Соч.: В 4 т. Т. 3. М.: Мысль, 1981. 613 с.
- Безель В. С. Популяционная экотоксикология млекопитающих. [Population ecotoxicology of mammals] М.: Наука, 1987. 130 с.
- Белановский А. С. Физика с основами биофизики. Ч. 1. Гемодинамика, акустика, термодинамика. [Physics with the foundations of biophysics. Part 1. Hemodynamics, acoustics, thermodynamics] М.: Наука, 1984. 92 с.
- Блауберг И. В., Юдин Б. Г. Понятие целостности и его роль в научном познании. [The concept of integrity and its role in scientific cognition] М.: Знание, 1972. 48 с.
- Блауберг И. В., Юдин Б. Г. Становление и сущность системного подхода. [Formation and the essence of the system approach] М.: Наука, 1973. 270 с.
- Богданов А. А. Системная организация материи [System organization of matter] // На переломе: Философские дискуссии 20 годов. М.: Политиздат, 1990. С. 422–435.
- Брусиловский П. М. Прогнозирование численности популяций. [Forecasting the populations] М.: Знание, 1989. 64 с.
- Галковский Г. А., Сущеня А. М. Рост водных животных при переменных температурах. [Growth of aquatic animals at varying temperatures] М.: Наука, 1978. 144 с.
- Дионисий Галикарнасский. О соединении слов [On a combination of words] // Античные риторика. М.: Изд-во МГУ, 1978. С.165—221.

Дольник В. Р. Аллометрическое «устройство» энергетики рептилий [Allometric «device» of reptiles energy] // Зоол. журн. 1999. Т. 78. № 11. С. 1330–1339.

Иванищев В. В., Михайлов В. В., Тубольцева В. В. Инженерная экология. [Engineering ecology] Л.: Наука, 1989. 144 с.

Ивантер Э. В. Основные закономерности и факторы динамики численности мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР [Basic patterns and factors of population dynamics of small mammals in the taiga North-West of the USSR] // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1976. С. 95–112.

Ивантер Э. В. Основные закономерности и факторы динамики численности мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР [Basic patterns and factors of population dynamics of small mammals in the taiga North-West of the USSR] // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1976. С. 95

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. [Introduction to quantitative biology] Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2003. 304 с.

Калабухов Н. И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. [The method of experimental studies on the ecology of terrestrial vertebrates] М.: Сов. наука, 1951. 177 с.

Клайн М. Математика. Поиск истины. [Mathematics. Search for the Truth] М.: Мир, 1988. 295 с.

Коросов А. В. Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии). [Simulation in MS Excel environment (with the examples from ecology)] Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2002. 212 с.

Коросов А. В. Принцип целесообразности и моделирование биосистем [Principle of practicability and modeling biosystems] // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та. Сер. Естеств. и техн. науки. 2009. № 7. С. 40–46.

Коросов А. В. Системы и экосистемы [Systems and ecosystems] // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та. Сер. Естеств. и техн. науки. 2008. № 2. С. 58–67.

Коросов А. В., Фомичев С. Н. Структура трофических отношений в островном зооценозе: доминирование обыкновенной гадюки [Structure of trophic relations in the island Zoocenosis: domination of the adder] // Материалы III съезда Герпетологического о-ва им. А. Н. Никольского (17–22 сентября 2006 г., Пущино-на-Оке). СПб., 2008. С. 191–197.

Краснощеков Г. П., Розенберг Г. С. Экология «в законе» (теоретические конструкции современной экологии в цитатах и афоризмах). [Ecology «in the law» (theoretical constructs of modern ecology in quotations and aphorisms)] Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН, 2002. 248 с.

Кювье Ж. О переворотах на поверхности Земного шара. [About cataclysms on the surface of the Earth] М.; Л.: Гос. изд-во биол. и мед. лит., 1937. 370 с.

Лосев А. Ф. Самое само [The essence of being] // Миф – Число – Сущность. М.: Мысль, 1994. С. 299–526.

Меншуткин В. В. Имитационное моделирование водных экологических систем. [Simulation of aquatic ecosystems] СПб.: Наука, 1993. 160 с.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. Анализ на уровне организма. [Growth of animals. Analysis at the level of an organism] М.: Наука, 1976. 291 с.

Налимов В. В. Анализ оснований экологического прогноза. Паттерн-анализ как ослабленный вариант прогноза [Analysis of the foundations of ecological forecasting. Pattern analysis as a weaker version of the

forecasting] // Вопр. философии. 1983. № 1. С. 108–117.

Одум Ю. Экология. [Ecology] В 2 т. М., 1986. Т. 1. 328 с.

О'Коннор Дж., Макдермотт И. Искусство системного мышления: Необходимые знания о системах и творческом подходе к решению проблем. [Art of Systems Thinking: Essential knowledge about systems and creative approach to problem solving] М.: Альпина Бизнес Букс, 2006. 256 с.

Павлов Б. К. Методология прогнозирования численности наземных животных [Methodology of forecasting the number of terrestrial animals] // Прогнозирование экологических процессов. Новосибирск: Наука, 1986. С. 185–190.

Павлов Б. К. Причины ошибок долговременных прогнозов состояния популяций животных при использовании аналого-инерционных экстраполяций [Causes of error status of long-term forecasts of animal populations, using an analog-inertial extrapolations] // Геологические и экологические прогнозы. Новосибирск: Наука, 1984. С. 177–180.

Пажетнов В. С. Бурый медведь. [Brown bear] М.: Агропром, 1990. 215 с.

Перегудов Ф. И., Тарасенко Ф. П. Введение в системный анализ. [Introduction to system analysis] М.: Высш. шк., 1989. 367 с.

Преображенский Б. В. Системный подход в современной биологии [The system approach to modern Biology] // Природа биологического познания. М.: Наука, 1991. С. 69–86.

Прицкер А. Введение в имитационное моделирование и язык СЛАМ. [Introduction to simulation and language Slama] М.: Мир, 1987. 644 с.

Ракитов А. И. Курс лекций по логике науки. [Lectures on the science logic] М.: Высш. шк., 1971. 176 с.

Ракитов А. И. Философские проблемы науки. [Philosophical problems of science] М.: Мысль, 1977. 270 с.

Розенберг Г. С. Модели в фитоценологии. [Models in phytocenology] М.: Наука, 1984. 265 с.

Розенберг Г. С., Рянский Ф. Н. Теоретическая и прикладная экология. [Theoretical and Applied Ecology] Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. пед. ин-та, 2005. 292 с.

Рузавин Г. И. Методология научного познания. [Methodology of scientific cognition] М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2005. 287 с.

Саати Т., Кернс К. Аналитическое планирование. Организация систем. [Analytical planning. Organization of systems] М.: Радио и связь, 1991. 224 с.

Саламатов Ю. П. Система развития законов творчества [The system of the development of creativity laws] // Шанс на приключение. Петрозаводск: Карелия, 1991. С. 5–174.

Телемтаев М. М. Целостный метод системной технологии и системная экология. [Holistic method of system technology and system ecology] URL: <http://lib.rus.ec/b/199147> (добавлена 28.04.2010).

Терентьев П. В. Влияние климатической температуры на размножение змей и бесхвостых земноводных [The influence of climatic temperature on the reproduction of snakes and tailless amphibians] // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1952. Т. 32. С. 14–23.

Урбах В. Ю. Биометрические методы. [Biometric methods] М.: Наука, 1964. 415 с.

Фармацевтические технологии производства лекарств. Гл. 24. Растворители и экстрагенты. Этиловый

спирт. Вода. [Pharmaceutical technology drugs. Chapter 24. Solvents and extractants. Ethyl alcohol. Water] URL: <http://www.protabletki.ru/rus/tehn/page25.html> (дата обращения: 20.05.2012).

Флейшман Б. С. Основы системологии. [Fundamentals of systemology] М.: Радио и связь, 1982. 368 с.

Форрестер Дж. Мировая динамика. [World Dynamics] М.: АСТ; СПб: TerraFantastica, 2003. 379 с.

Хочачко П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. [Biochemical Adaptation] М.: Мир, 1988. 568 с.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. [Ecological laws of evolution] М.: Наука, 1980. 278 с.

Шилов И. А. Физиологическая экология животных. [Physiological ecology of animals] М.: Высш. шк., 1985. 328 с.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. [Organism as a whole in the individual and historical development] М.: Наука, 1982. 383 с.

Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. [Animal Physiology. Adaptation and Environment] М.: Мир, 1982. Т. 1–2. 800 с.

Эккерт Р., Рендал Д., Огастин Дж. Физиология животных: Механизмы и адаптация. [Animal Physiology: Mechanisms and Adaptation] Т. 2. М.: Мир, 1992. 246 с.

Энгельс Ф. Диалектика природы [Dialectics of Nature] // Маркс К., Энгельс Ф. Соч. М., 1983. Т. 20. С. 339–626.

An emergent principle in ecology

**KOROSOV
Andrey**

Petrozavodsk state university, korosov@psu.karelia.ru

Keywords:

system ecology
system approach
emergency
simulating

Summary:

A few specific qualities of objects sharply distinguishing the objects themselves from their constituent parts are considered as emergent properties. Logical analysis shows the limitation of this point of view related to the attaching ontological content to the notion "system". From the methodological point of view all the qualities of natural objects are emergent and their number is infinite. Emergent property seems the characteristic of a researcher which considers in detail only a few properties of the things that attracted his attention. Emergent principle is a logical method of the investigation of bright "systemic qualities" based on the knowledge of the properties and relationships between the system elements as well as between the system and its environment. The key moment is the search of some "rudimentary" properties of the system components that in interaction significantly enhance the degree of their manifestation and become emergent "systemic" properties.



УДК 574.34:599.363.2

Динамика населения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Linnaeus 1758) на заболоченном лугу

ГУСЕВА
Татьяна Леонидовна

Петрозаводский государственный университет,
tan86276066@yandex.ru

Ключевые слова:

обыкновенная бурозубка
динамика численности
зимняя численность
заболоченный луг

Аннотация:

Исследуется динамика численности обыкновенной бурозубки на заболоченном лугу. В бесснежный период года численность бурозубок на лугу обычно низка, тогда как в зимнее время года, напротив, становится высокой. В зимний период данный тип биотопа служит стацией переживания для части популяции бурозубок.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 15 октября 2012 года

Опубликована: 15 ноября 2012 года

Введение

Условия жизни обыкновенной бурозубки в разных типах биотопов сильно отличаются, в том числе по сезонам, так что, лишь изучая свойства отдельных местообитаний, можно в целом понять динамику населения бурозубок в таежных экосистемах. Бурозубка обыкновенная – мелкое насекомоядное млекопитающее, имеющее интенсивный обмен веществ, что требует постоянного потребления пищи (Ивантер, Макаров, 2002). Корм бурозубка находит в подстилке, в листовом опаде и в верхних слоях почвы, там же и проводит большую часть своей жизни. Зверек тяготеет к тенистым захламленным участкам, где может найти укрытие. Зимой живет под покровом снега, который спасает ее от холода и под которым она может найти пищу. Это самый массовый вид землеройковых Северо-Запада России (Ивантер, 1975). В подавляющем большинстве ландшафтов Карелии господствуют бореальные хвойные леса и их производные. Луга занимают совсем небольшие площади (Юрковская, 1993). Зима бывает как морозной и снежной, так и относительно теплой, с таянием снегов и дальнейшими заморозками. Весна и лето иногда теплые, с маленьким количеством осадков, но чаще холодные, с постоянными дождями. Взрослые самки бурозубки обыкновенной приносят за лето два, а иногда и три выводка. В год своего рождения землеройки обоих полов, как правило, не размножаются (Ивантер, 1975). Вследствие этого прирост популяции низкий, и она достаточно уязвима к неблагоприятным воздействиям среды, что приводит к значительным сезонным колебаниям численности. По имеющимся данным (Ивантер, 1975; Ивантер, Макаров, 2001), наиболее благоприятными для жизни изучаемого вида являются ельники, сосняки и смешанные леса. В ходе круглогодичных исследований в районе оз. Гомсельгское было обнаружено, что численность бурозубок может быть высокой и на заболоченном лугу. В связи с этим была сформулирована цель работы – определить роль заболоченного луга в репродукции местной популяции бурозубки обыкновенной.

Материалы

Исследования проводили в 2001–2012 годах в Кондопожском районе Карелии, в окрестностях оз. Гомсельгское (60.06° с. ш., 33.97° в. д.). Изучали население мелких млекопитающих в двух типах биотопов – на заболоченном лугу (по классификации М. Л. Раменской, 1957) и в окружающем его листовом лесу. Площадь исследованного влажного луга составляет 1.4 га, по середине луга

протекает небольшой лесной ручей, впадающий в оз. М. Линдоламп (рис. 1). Учет численности мелких млекопитающих проводили в течение всех лет по сезонам. Всего отработано 7729 давилко-суток, из них на лугу – 1730. За 11 лет на заболоченном лугу отловлено 63 особи землероек и грызунов, из них 25 особей обыкновенной бурозубки; в лиственном лесу – 518 особей (150 бурозубок). Часть материалов предоставил А. В. Коросов. Для метеорологической характеристики района исследований мы пользовались данными о климатическом режиме государственного природного заповедника «Кивач», который располагается в 20 км.

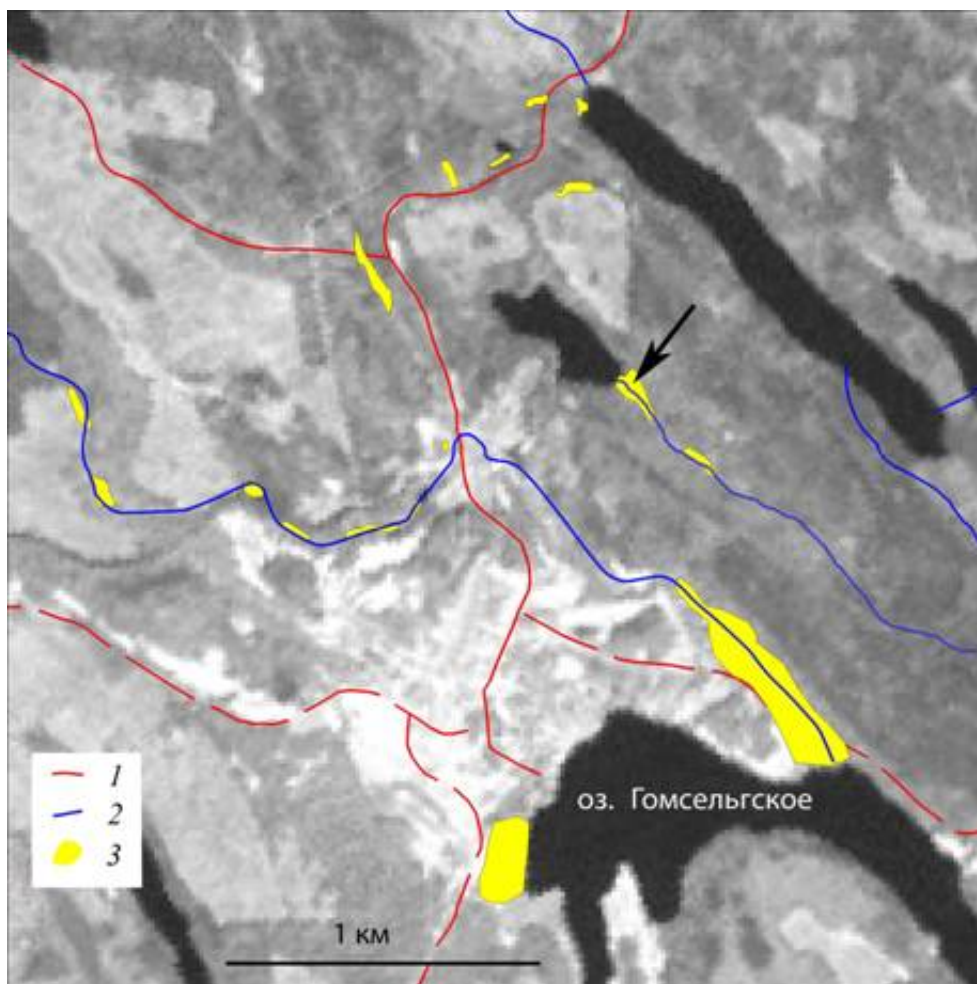


Рис. 1. Локализация влажных лугов (3) в районе работ: 1 – дороги, 2 – ручьи; стрелкой отмечен исследованный луг

Fig. 1. Localization of wet meadows (3) in the study area: 1 – road, 2 – streams; arrow indicates the investigated meadow

Методы

При определении проективного покрытия растений использовалась визуальная оценка (Лайдинен, Ларионова, Лантратова, 2001). Отлов животных производили стандартными методами с помощью давилок Геро и трапиковых. Давилки расставлялись на лугу в одну линию через 5 метров, причем 2-3 крайние давилки попадали на зону экотона с лиственным лесом. В зимнее время давилки ставили в нишах, сделанных в снегу лыжной палкой с круглым кольцом на конце (толщю снега протыкали наискось до поверхности почвы). Камеральную обработку животных выполняли стандартными методами (Коросов, 1994). Относительную численность выражали числом особей на 100 давилко-суток (экз/100 д.-с.). Полученные сведения заносились в базу данных MS Access, откуда при дальнейшей обработке извлекались в полуавтоматическом режиме. Среднюю численность особей вычисляли как отношение количества пойманных зверьков в каждый из сезонов исследуемых лет к количеству отработанных давилко-суток. Степень обводненности луга для всех сезонов описана по балльной

системе оценки от 1 (почва твердая, вода на ее поверхности отсутствует) до 3 (почва покрыта сплошным слоем воды глубиной до 10 см, видны только кочки). Из методов вариационной статистики применялся корреляционный анализ (Ивантер, Коросов, 2011).

Результаты

Исследуемый луг с трех сторон окружает разнотравный лиственный лес (березово-осиновый и осиново-березовый с примесью ели и сосны, в подлеске – черемуха и рябина), с четвертой стороны луг переходит в приозерное болото со сплавинами, поросшими озерным камышом. На лугу в небольшом количестве имеются сухие, поваленные кустарники ивы. Верхний слой почвы мощный гумусовый. К нему приурочено монодоминантное сообщество таволги вязолистной (65 % проективного покрытия). Такие луга довольно часто встречаются по всей территории республики, но нигде не образуют больших массивов (Знаменский, 2003). Из растительности на лугу также присутствуют сабельник болотный (10 % проективного покрытия), луговик дернистый (7 %), осока дернистая (5 %), ива (5 %), хвощ лесной (3 %), горошек мышиный (3 %), сфагновый мох (2 %).

Снежный покров устанавливается с ноября, но в некоторые годы нарушается оттепелями (Ивантер, Тихомиров, 2012). Крайние даты установления снежного покрова 19 октября – 12 декабря (Кухта, Рудкова, Парамонов, 2006), его толщина начинает заметно увеличиваться с января, достигая максимума в марте. В районе работ снежный покров имеет высоту не менее 30 см (Скороходова, 2006). Под ним находится 15-сантиметровая «подушка» из травы. Устойчивый снежный покров в среднем держится 143 дня (Ивантер, Тихомиров, 2012). К 30 апреля наблюдается полный сход снега на открытых участках (Кутенкова, 2006).

Наблюдения показали, что весной, когда сходит снег, ручей на лугу разливается и до 80 % почвы оказывается под водой, сухими остаются только кочки (степень обводнения 3 балла). Летом и осенью на поверхности почва остается очень влажной, но открытой воды нет (2 балла), зимой почва промерзает (1 балл).

Весной в центральной части луга за 11 исследуемых лет не было отловлено ни одной обыкновенной бурозубки, тогда как по периферии, ближе к лесу, они иногда попадаются (1.3 экз/100 д.-с.) (рис. 2). В летний период на лугу зверьки тоже не ловятся. Осенью численность бурозубок в изучаемом биотопе повышается (2.8 экз/100 д.-с.), а в зимнее время года она оказывается самой высокой из всех сезонов (4.2 экз/100 д.-с.). Корреляционный анализ дал незначимый коэффициент $r = -0.49$ (для $p = 0.05$), который тем не менее указывает на отрицательную связь между обводненностью луга во все сезоны и численностью вида.

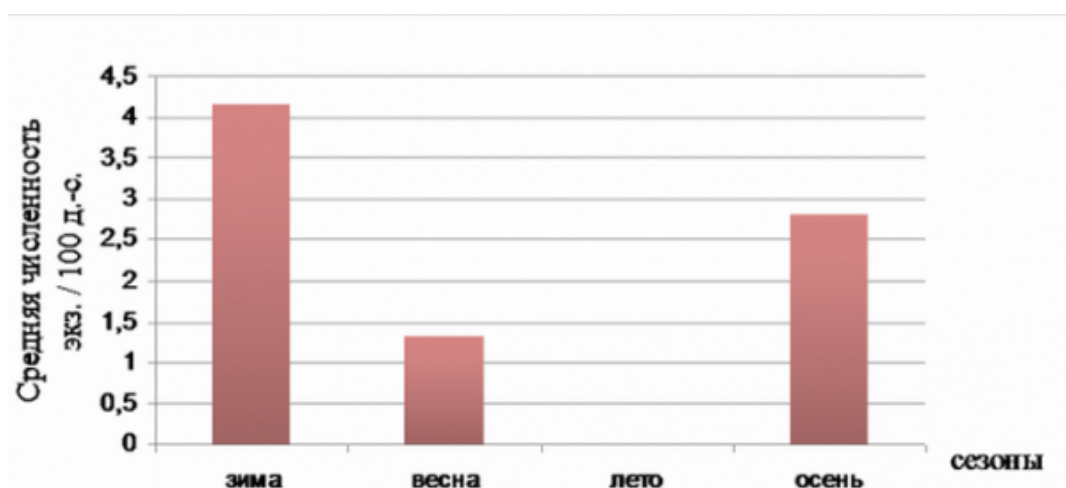


Рис. 2. Средняя численность бурозубки обыкновенной на заболоченном лугу в разные сезоны

Fig. 2. Average number of the common shrew in a swampy meadow in different seasons

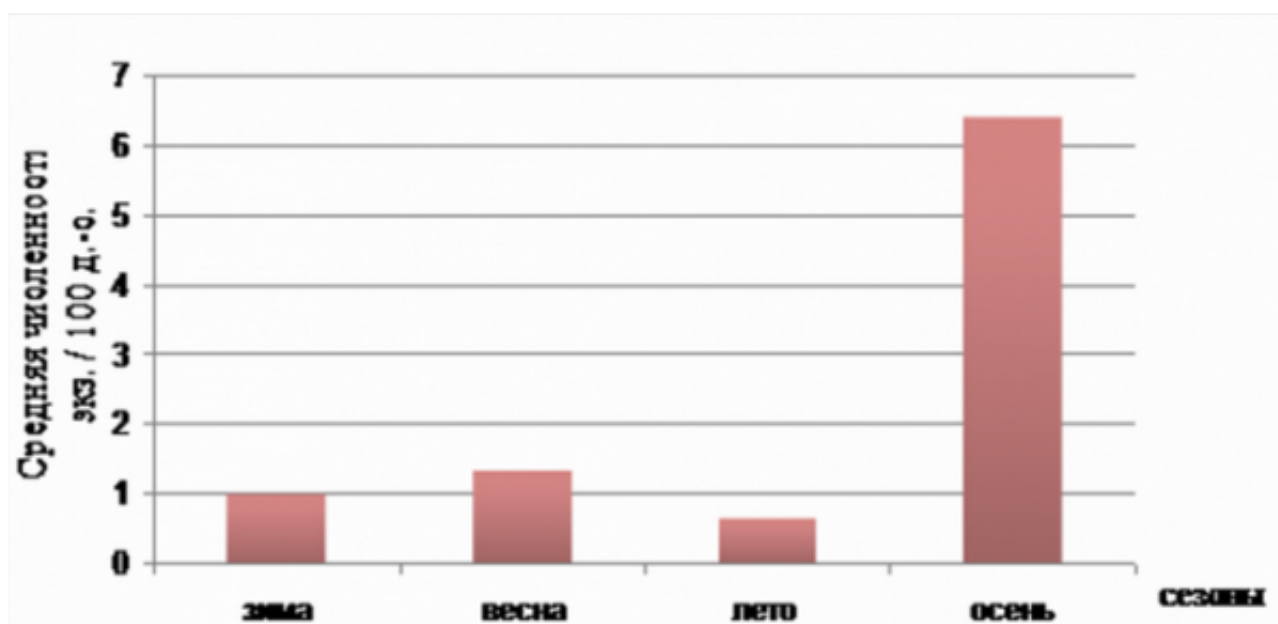


Рис. 3. Средняя численность бурозубки обыкновенной в лиственном лесу в разные сезоны
Fig. 3. Average number of the common shrew in the deciduous forest in different seasons

В отличие от луга, в окружающем его лиственном лесу численность бурозубок остается на примерно одинаково низком уровне в течение трех сезонов: зимой, весной и летом (рис. 3). Однако в конце лета и осенью она существенно повышается (6.4 экз/100 д.-с.).

Сопоставление этих материалов свидетельствует о перераспределении в осенне-зимний период зверьков изучаемого вида между биотопами, о формировании определенных скоплений особей на лугу. Для того чтобы понять, какую роль эта группировка играет в репродукции местной популяции бурозубки обыкновенной, необходимо рассмотреть возможные причины такой сезонной динамики численности в данном местообитании.

Обсуждение

В поисках причин особенностей биотопического распределения бурозубок следует обратиться к изучению лимитирующих факторов. Одним из важных обстоятельств, влияющих на обитание в данном биотопе бурозубок, очень маленьких гомойотермных зверьков, является наличие пищи. В летний и осенне-весенний период кормовая база изучаемого луга состоит из пауков, клещей, прямокрылых и двукрылых. Для бурозубок она оказывается очень бедной, и землеройки предпочитают селиться в других биотопах. Наиболее богатыми кормами для зверьков являются такие биотопы, как леса и зарастающие вырубki. Основу питания обыкновенной бурозубки составляют насекомые, дождевые черви и паукообразные, которые ведут наземный и почвенный образ жизни (Ивантер, Макаров, 2001). В подстилке бурозубки находят семена, которые также служат им пищей. Основной корм землероек животный, а семена потребляются летом редко, однако зимой и они могут служить пищей для зверьков (Ивантер, Макаров, 2001). Пищевые рационы насекомоядных млекопитающих носят в природе вынужденный характер и определяются, прежде всего, не избирательностью питания, а наличием доступных кормов. Корма, составляющие основу рациона, могут относиться и к категории неохотно поедаемых (Макаров, 2003).

Вторым важным фактором, влияющим на присутствие в данном биотопе бурозубок, является наличие укрытий. Бурозубка обыкновенная селится в биотопах с густым и высоким травостоем умеренной влажности, с обилием старых пней и поваленных деревьев, удобных для устройства убежищ (Ивантер, Макаров, 2001). На исследуемом лугу в зимнее время года снеговой покров намного выше, чем в лесах, так как ветер надувает большие массы снега, и отсутствуют деревья и кустарники, ветви которых в лесу задерживают часть снега. Здесь, под высоким слоем снега и под толстым ковром трав, бурозубки находят хорошее укрытие от морозов и оттепелей, из-за которых может резко снижаться численность землероек в других биотопах.

Обнаруженный нами во многом противоположный ход сезонной динамики численности бурозубок

на заболоченном лугу и в лиственном лесу объясняется тем, что в бесснежный период года землеройки селятся в биотопах с богатой кормовой базой и с большим количеством укрытий – в лиственном лесу. Здесь бурозубки могут размножаться и затем расселяться в другие биотопы. Население бурозубок на лугу в бесснежный период формируется благодаря процессу расселения особей; это доказывается тем фактом, что чаще всего они попадались в ловушки по периферии луга, а не в центральной его части. В зимнее время года зверьки занимают весь заболоченный луг, который завален толстым слоем снега, под которым образуется мощная «подушка» из лежащих трав. Здесь землеройки обеспечены пищей из семян и хорошо укрыты от морозов. Весной большая часть бурозубок погибает от талых вод, стекающих по лугу, но небольшое число зверьков, видимо, выживает и расселяется в другие биотопы.

Для иллюстрации сказанного мы выполнили расчеты численности бурозубок на всех влажных лугах района исследований. Показатель числа зверьков на 100 давилко-суток не позволяет судить о количестве бурозубок, обитающих на определенной площади. Для расчета абсолютных величин их числа на исследуемой территории рекомендуется ориентироваться на долю, занимаемую в отловах землеройками, по отношению к доле полевок (Никифоров, 1963; Соколов, Швецова, Балагура, 1974). На заболоченном лугу в зимнее время года численность обыкновенной бурозубки составила 4 экз/100 д.-с., рыжей полевки – 2, средней бурозубки – 0.3 и малой бурозубки – 1. Находим процентное соотношение основных групп: 73 % землероек и 27 % грызунов. Для пересчета относительной численности (экз/100 д.-с.) грызунов в абсолютную (экз/га) мы использовали коэффициент 4, предложенный Л. П. Никифоровым (1963). Расчеты показали, что на 1 га площади биотопа находится примерно 30 особей рыжей полевки. По процентному соотношению определяем, что на этой же территории обитает 81 обыкновенная бурозубка. Если принять во внимание, что суммарная площадь влажных лугов равна 270 га (3 % исследуемой территории площадью 9400 га), то получается, что зимой в этих стациях живет около 22000 бурозубок. Если предположить, что весной из общего количества зверьков гибнет 90 %, то выжившие 10 % составят около 2000 особей. Этой численности может быть вполне достаточно для воспроизводства местной популяции бурозубок. Несмотря на очень малые площади таких типов биотопов, как заболоченные луга, их роль в воспроизводстве популяции обыкновенной бурозубки может быть значительной.

Заключение

На заболоченном лугу происходят резкие изменения условий жизни для обыкновенной бурозубки – от вполне благоприятных зимой до крайне неблагоприятных в бесснежный период. Зимнее население бурозубок на лугу формируется в основном благодаря расселению зверьков из соседних биотопов. В этот сложный период заболоченные луга могут служить стацией переживания для части местной популяции бурозубок. Полученные данные свидетельствуют о том, что территориальная структура популяции может являться определяющей в воспроизводстве совокупности особей обыкновенной бурозубки.

Библиография

- Знаменский С. Р. Луга [Meadows] // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск, 2003. С. 76–81.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. [Population ecology of small mammals of the taiga northwestern USSR] Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. [Introduction to quantitative biology] Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 304 с.
- Ивантер Э. В., Макаров А. М. Суточная активность и подвижность обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L) [Daily activity and mobility of the common shrew (*Sorex araneus* L)] // Экология. 2002. № 4. С. 298–303.
- Ивантер Э. В., Макаров А. М. Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, *Sorex*). [Territorial ecology of shrews (Insectivora, *Sorex*)] Петрозаводск, 2001. 271 с.
- Ивантер Э. В., Тихомиров А. А. Заповедник «Кивач» [Nature Reserve «Kivach»] // Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. I. М., Мысль, 1988. С. 100–128. URL: <http://oopt.info/kivach/physgeo> (дата обращения: 09.09.12).

Коросов А. В. Организация летней практики по зоологии позвоночных животных. [Organization of summer practice in zoology of vertebrates] Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 1994. 68 с.

Кутенкова Н. Н. Результаты мониторинга бабочек Heterocera в заповеднике «Кивач» в 1995 – 2005 годы [Monitoring results Heterocera butterflies in reserve «Kivach» in 1995 - 2005 years] // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». Петрозаводск. 2006. Вып. 3. С. 19–47.

Кухта А. Е., Рудкова А. А., Парамонов С. Г. Влияние температуры и осадков на годичный линейный прирост в высоту подроста сосны обыкновенной на территории Государственного природного заповедника «Кивач» [Effect of temperature and precipitation on the annual linear increase in height of Scots pine saplings in the State Nature Reserve «Kivach»] // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». Петрозаводск. 2006. Вып. 3. С. 121–126.

Лайдинен Г. Ф., Ларионова Н. П., Лантраторова А. С. Геоботаническое изучение луговой растительности [Geobotanical study grassland vegetation] // Методы полевых и лабораторных исследований растений и растительного покрова: Сборник статей / Петрозаводский государственный университет; Редкол.: Е. Ф. Марковская, А. С. Лантраторова, И.Т. Кищенко. Петрозаводск, 2001. 319 с.

Макаров А. М. Экологический анализ питания и территориальной организации популяций мелких насекомоядных млекопитающих тайги [Food and environmental analysis of the territorial organization of populations of small insectivorous mammals of the taiga]: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2003. 48 с.

Никифоров Л. П. Опыт абсолютного учета численности мелких млекопитающих в лесу [Experience absolute counts of small mammals in the forest] // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., 1963. С. 237–243.

Раменская М. Л. Луга Западной Карелии [Meadows of Western Karelia] // Вопросы луговодства и растениеводства в Карелии. Петрозаводск, 1957. С. 3–47.

Скороходова С. Б. Календарь природы заповедника «Кивач» (1966–2005 гг.) [Calendar of nature reserve «Kivach» (1966–2005)] // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». Петрозаводск, 2006. Вып. 3. С. 48–80.

Соколов Г. А., Швецова В. Я., Балагура Н. И. Опыт учета абсолютной численности мелких млекопитающих в лесах Западного Саяна [Experience of accounting absolute abundance of small mammals in the forests of the Western Sayan] // Экология популяций лесных животных. Новосибирск, 1974. С. 77–86.

Юрковская Т. К. Растительный покров Карелии [Vegetation cover of Karelia] // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 8–36.

Благодарности

Автор выражает благодарность А. В. Коросову за предоставленный материал и содействие в подготовке статьи. Большую помощь оказали Г. С. Антипина при определении растений и Т. Ю. Дьячкова при подборе литературы.

The population dynamics of the common shrew (*Sorex araneus*, Linnaeus 1758) in a swampy meadow

**GUSEVA
Tatyana**

Petrozavodsk State University, tan86276066@yandex.ru

Keywords:

Sorex araneus
dynamics of population
population in winter
swampy meadow

Summary:

We investigate the dynamics of the common shrew in a swampy meadow. In the snow-free period of a year, the number of shrews in the meadow is usually low, while in the winter time, however, it becomes high. This type of biotop serves as a surviving station for a part of the shrew population in winter.



УДК 58.006:58.056

Особенности распространения растений в коллекциях ботанических садов за пределами экологического оптимума

ПРОХОРОВ
Алексей Анатольевич

*Петрозаводский государственный университет,
alpro@onego.ru*

КАРПУН
Юрий Николаевич

*Субтропический ботанический сад Кубани,
05121944@mail.ru*

Ключевые слова:

Ботанические сады
климатические факторы
растения
интродукция
распространение
инвазии
эволюция
сохранение биологического
разнообразия

Аннотация:

В данной статье рассматриваются результаты деятельности ботанических садов в области интродукции и акклиматизации растений, проявляющиеся: в распространении видов за пределы их естественного экологического оптимума; в создании коллекций близкородственных перекрестноопыляющихся видов и сортов; в формировании источников инвазионных видов. Подчеркивается значение ботанических садов как антропогенных центров распространения и эволюции растений.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 06 октября 2012 года

Опубликована: 15 ноября 2012 года

Введение

Фундаментальная задача ботанических садов на протяжении всей их истории состояла в распространении растений, полезных для человека, мобилизации генетических ресурсов растений и разработке основ их культивирования в новых условиях (Андреев и др., 2005; Камелин, 2006). Создавая ботанические коллекции и акклиматизируя растения на протяжении последних 6 веков как целенаправленно, так и спонтанно, ботанические сады стали новыми центрами распространения растений. Такие центры, обычно содержащие тысячи таксонов растений в открытом грунте, расположены в различных экологических условиях. Ботанические сады с их коллекциями живых растений являются неотъемлемой частью эффективного использования генетических ресурсов растений, изучения и сохранения биологического разнообразия, развития наукоемкой экономики, медицины, экобиотехнологии, сельского хозяйства и других сфер деятельности, определяющих поступательное социально-экономическое развитие, повышение уровня жизни людей, обеспечение продовольственной и биологической безопасности (Инвентаризация коллекций..., 2002). Осуществление ботаническими садами вышеуказанной научно-практической деятельности может иметь существенные эволюционные последствия, связанные: с распространением видов растений за пределы их естественного экологического оптимума; с адаптацией растений к нетипичным климатическим условиям; с созданием условий для межвидовой гибридизации близкородственных перекрестноопыляющихся видов и сортов растений; с селекцией и спонтанным размножением потенциально инвазионных гибридов. Требуется критического анализа и участие ботанических садов в работах по сохранению биологического разнообразия, в связи с особенностью формирования коллекций растений.

Методы

Выполнение исследований базируется на ранее разработанной организационной и методологической базе. Инвентаризация генетических ресурсов сосудистых растений в коллекциях ботанических садов России и создание автоматизированных банков паспортных и оценочных данных осуществляются на основе локальных систем регистрации коллекций, поддерживающих международный стандарт обмена информацией о коллекциях растений (Wyse Jackson, 1997). Одной из таких систем является разработанная нами и распространенная в ботанических садах система «Калипсо» (Нестеренко и др., 1997; Андрусенко, Прохоров, 2012).

Собранные данные обрабатываются с помощью информационно-аналитической системы «Ботанические коллекции России» (Прохоров, Нестеренко, 2000; Прохоров, Андрусенко, 2012). По нашим данным, в ботанических садах России культивируется более 23000 видов и 24000 садовых форм сосудистых растений (Прохоров, 2002). Этот информационный инструмент может успешно применяться для оценки результатов мобилизации и сохранения генетических ресурсов сосудистых растений в ботанических садах. Информационно-аналитическая система «Ботанические коллекции России» (далее – ИАС) позволяет принимать участие в оценке результатов работы по сохранению биологического разнообразия в рамках задач GSPC (Глобальная стратегия сохранения растений, 2003). С позиций национальных интересов России ИАС необходима для оценки перспектив интродукции и создания необходимых коллекций генетических ресурсов растений для обеспечения ресурсной биологической безопасности и для развития биотехнологий в РФ (Инвентаризация коллекций..., 2002). С позиций ботанических садов ИАС позволяет планировать коллекционную политику для достижения максимальной уникальности коллекций и их оптимальной насыщенности в конкретных климатических условиях (Прохоров и др., 2012). В плане же ботанических исследований и применительно к рассматриваемому вопросу ИАС позволяет оценить степень нарушения естественной географии растений и эволюционный потенциал ботанических садов (Prokhorov, 2011).

Результаты

В ходе анализа *Gymnospermae* (Еглачева и др., 2011; Прохоров и др., 2012), был рассмотрен культурный ареал некоторых североамериканских видов, представленных в ботанических садах России. *Abies concolor* (Gordon) Lindl. ex Hildebr. и *Abies fraserii* (Pursh) Poir. (рис. 1, 2) наиболее ярко демонстрируют распространенное явление при интродукции растений – адаптацию к измененным климатическим условиям. В данном случае – к минимальным зимним температурам, наиболее значимым из климатических факторов для древесных растений (Rehder, 1949). На территории России отмечено 9 зон температурной устойчивости (табл. 1), границы которых совпадают с изотермами средних минимальных зимних температур за долгосрочный период с шагом 5° по шкале Фаренгейта.

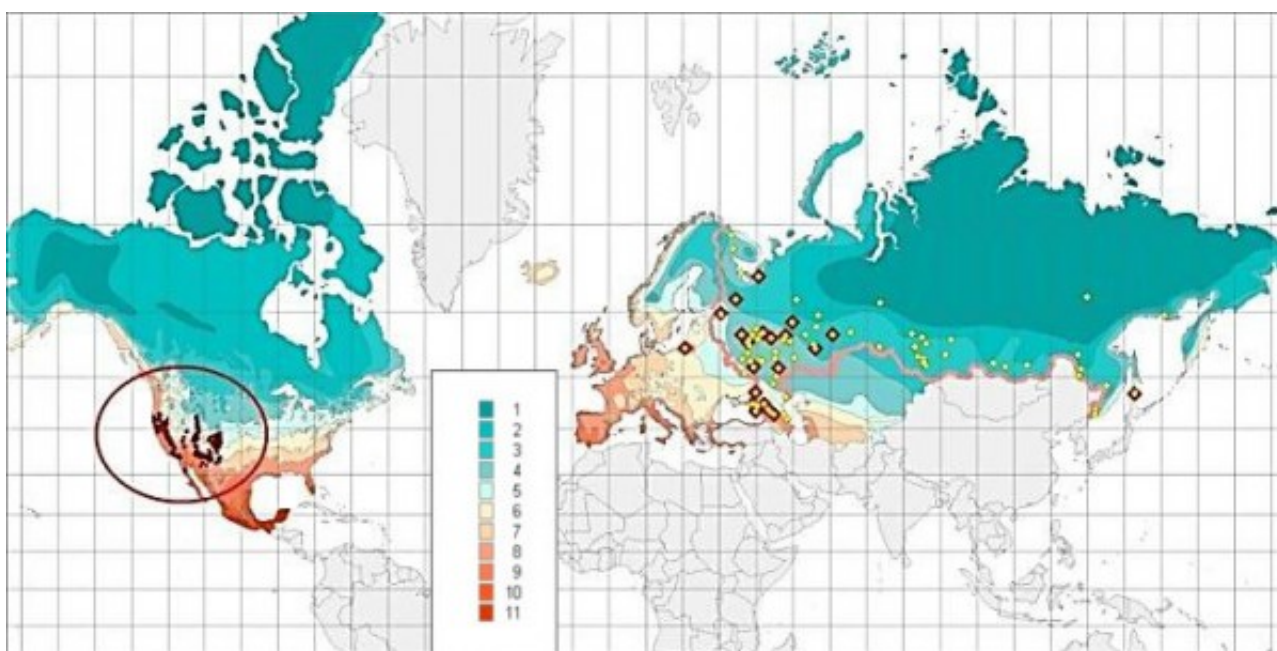


Рис. 1. Естественный ареал и встречаемость в ботанических садах России *Abies concolor* (Gordon) Lindl. ex Hildebr. в диапазоне зон температурной устойчивости растений (табл. 1)

Fig. 1. The natural habitat and occurrence of *Abies concolor* (Gordon) Lindl. ex Hildebr. in the botanical gardens of Russia in the range of hardiness zones of plants (table 1)

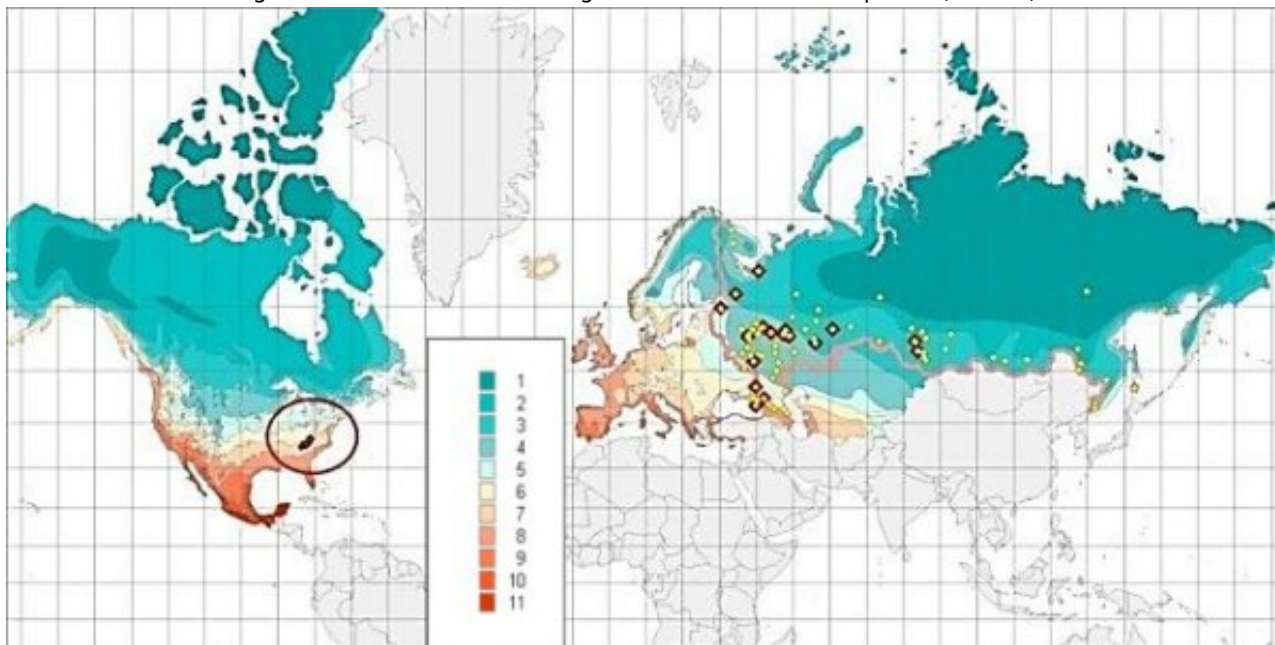


Рис. 2. Естественный ареал и встречаемость в ботанических садах России *Abies fraserii* (Pursh) Poir. в диапазоне зон температурной устойчивости растений (табл. 1)

Fig. 2. The natural habitat and occurrence of *Abies fraserii* (Pursh) Poir in the botanical gardens of Russia in the range of hardiness zones of plants (table 1)

Таблица 1. Характеристики зон температурной устойчивости растений
Table 1. The characteristics of the zones of plants hardiness

Зона температурной устойчивости (HZ)	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Диапазон средних минимальных годовых температур, °C	Ниже -45,5	-40,0 -45,5	-34,5 -40,0	-28,9 -34,4	-23,4 -28,8	-17,8 -23,3	-12,3 -17,7	-6,7 -12,2	-1,2 -6,6

Сопоставление естественных ареалов видов растений с их распространением в коллекциях ботанических садов свидетельствует о выходе большинства рассмотренных видов за границы своих климатических предпочтений (Еглачева и др., 2011; Прохоров и др., 2012). Это происходит в результате соответствующих адаптаций (в онтогенезе или филогенезе), обеспечивающих отдельным особям или их потомкам приспособление к нетипичным условиям существования. Можно предположить, что на группу особей одного таксона в ботанической коллекции действуют те же факторы, не зависящие от плотности популяции, что и на периферийную малочисленную популяцию (Ивантер, 2012).

Процесс интродукции растений завершается образованием культигенных популяций, адаптированных к новым эколого-климатическим условиям (Карпун, 2003). Таким образом, формируется сеть своеобразных резерватов генетических ресурсов растений за пределами их естественных ареалов и, соответственно, экологических оптимумов.

Еще одной особенностью ботанических садов является наличие многих представителей одного рода в коллекции, родовых комплексов (Русанов, 1977). В результате на относительно небольшой территории ботанического сада в новых экологических условиях изменяются взаимоотношения между близкородственными видами, и создаются уникальные условия для спонтанной межвидовой гибридизации с неконтролируемыми и непредсказуемыми результатами.

Рассмотрим крупнейшие родовые комплексы *Salix* L. в ботанических садах России (табл. 2), для которых приведены значимые климатические параметры: НЗ – зоны температурной устойчивости растений, в интервалах температур в °C; FF – продолжительность безморозного периода, в днях; НТ – число дней с температурой выше 30 °C.

Таблица 2. Крупнейшие родовые комплексы *Salix* L. в БС России
Table 2. The largest generic complexes *Salix* L. in botanical gardens in Russia

Интродукционный пункт	НЗ	FF	НТ	Число таксонов
Ботанический сад-институт УрО РАН, Екатеринбург	-34,5.. -40,0	90-119	1-5	98
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск	-34,5.. -40,0	90-119	5-10	96
Дендрологический парк Лесостепной опытно-селекционной станции, с. Мещерка	-28,9...-34,4	150-179	1-5	66
Главный ботанический сад им. Н.В.Цицина РАН, Москва	-23,4...-28,8	120-149	1-5	63
Ботанический сад Петрозаводского государственного университета	-34,5.. -40,0	90-119	0-1	50
Ботанический сад-институт УНЦ РАН, Уфа	-34,5.. -40,0	120-149	5-10	44
Ботанический сад Нижегородского государственного университета	-28,9...-34,4	120-149	5-10	39

Представленные ботанические сады располагаются в различных условиях, характеризующихся комбинацией климатических параметров среды. В каждом из них собрана своя коллекция видов и сортов, которые в результате адаптации к местным условиям изменили сроки цветения и других фенологических фаз, что приводит к появлению новых вариантов родительских пар. Эти интродукционные пункты становятся источником новых гибридов ивы, появление которых в естественных условиях невозможно, поскольку в природе мы имеем как сформировавшиеся ареалы видов, так и сформировавшиеся зоны гибридизации на их границах. Только в случаях выявления хозяйственно ценных признаков селекция ведется целенаправленно и факты получения новых сортов фиксируются (Беляева и др., 2000).

Обсуждение

Адаптированные растения-интродуценты, новые местные сорта и спонтанные гибриды, появившиеся в условиях коллекции ботанического сада – это потенциальная угроза для соседствующих растительных сообществ (Виноградова и др., 2010), т. к. зачастую расселяются за пределы коллекций, входя в состав местных фитоценозов, а также переносятся в виде семян и вегетативного материала в коллекции других ботанических садов. Однако не следует забывать, что современное биологическое разнообразие в каждом регионе во многом является результатом естественных инвазий, осуществляющихся на протяжении миллионов лет эволюции.

Общеизвестно, что появление инвазионных видов в естественных растительных сообществах обусловлено как наличием потенциальных инвазионных видов, так и состоянием самих фитоценозов. Ботанические сады в основном располагаются в крупных населенных пунктах и контактируют с другими урбаноценозами и агроценозами, заселение которых адаптированными интродуцентами и местными гибридами значительно облегчено по сравнению с природными сообществами.

Нечто подобное происходило и ранее, с тех пор как человечество стало заниматься земледелием, и некоторые современные виды, принимаемые за вполне естественные, представляют собой давние

стабилизировавшиеся гибриды (многие цитрусовые, пальмы, фикусы, отдельные виды роз и другие полезные растения). Ботанические сады, с их огромными коллекциями самых разнообразных растений, существенно ускорили это неоднозначное явление в эволюции растений.

Следует отметить, что ботанические сады, принявшие на себя функцию сохранения биологического разнообразия *ex situ* с 90-х годов прошлого века, невольно его еще и приумножают, порождая гибридные виды и даже роды растений. Одновременно невольно возникает вопрос: а возможно ли вообще сохранить для потомков сложившееся биологическое разнообразие, в данном случае растений? В частности, возможно ли это сделать, создавая коллекции живых растений?

Сохранение биологического разнообразия *ex situ*, тем более в коллекциях ботанического сада, предполагает выращивание ограниченного числа особей растений. Эти особи должны обходиться без привычных для вида исторически сложившихся ценотических связей и достаточно легко образовывать новые связи, не свойственные данному виду. Как следствие этого, мы имеем в культуре не сам вид и не типичных представителей данного вида, а особи, характеризующиеся большей устойчивостью в условиях культуры. Такие особи часто и внешне отличаются от типичных представителей вида, представляя собой своеобразные культивары, т. к. генетически однородный коллекционный образец формируется чаще всего путем вегетативного размножения.

Мы сохраняем под существующим видовым названием некий новый таксон, если работа по сохранению растений не идет на уровне популяций и за пределами естественного природного ареала и экотопа. Соответственно, реинтродуцируя такой культигенный таксон (понимая под термином «реинтродукция» возврат растения в естественную среду обитания в пределах исходного ареала вида), мы, по сути дела, интродуцируем нечто новое в природные условия. Такая «реинтродукция» контрпродуктивна в плане восстановления естественных фитоценозов, но одновременно способствует активизации эволюционных процессов у таких видов, благодаря несколько измененному геному «реинтродуцированных» особей.

Заключение

На карте (рис. 3), созданной международной организацией Botanic Gardens Conservation International (BGCI, 2012), показано более 3100 ботанических садов Земли, в коллекциях которых представлено около 1/3 существующих видов сосудистых растений. Эти растения в основном культивируются за пределами их экологического оптимума и ареала. В ходе интродукции растений осуществляется их адаптация к условиям новой среды обитания и селекция форм, устойчивых к новым экологическим условиям. В каждой коллекции представлены большие группы близкородственных видов, что создает оптимальные условия для межвидовой гибридизации. Таким образом, ботанические сады увеличивают биологическое разнообразие и расширяют ареалы видов. Эволюционные процессы, в естественных условиях занимающие миллионы лет, происходят в ботанических садах в течение короткого промежутка времени.

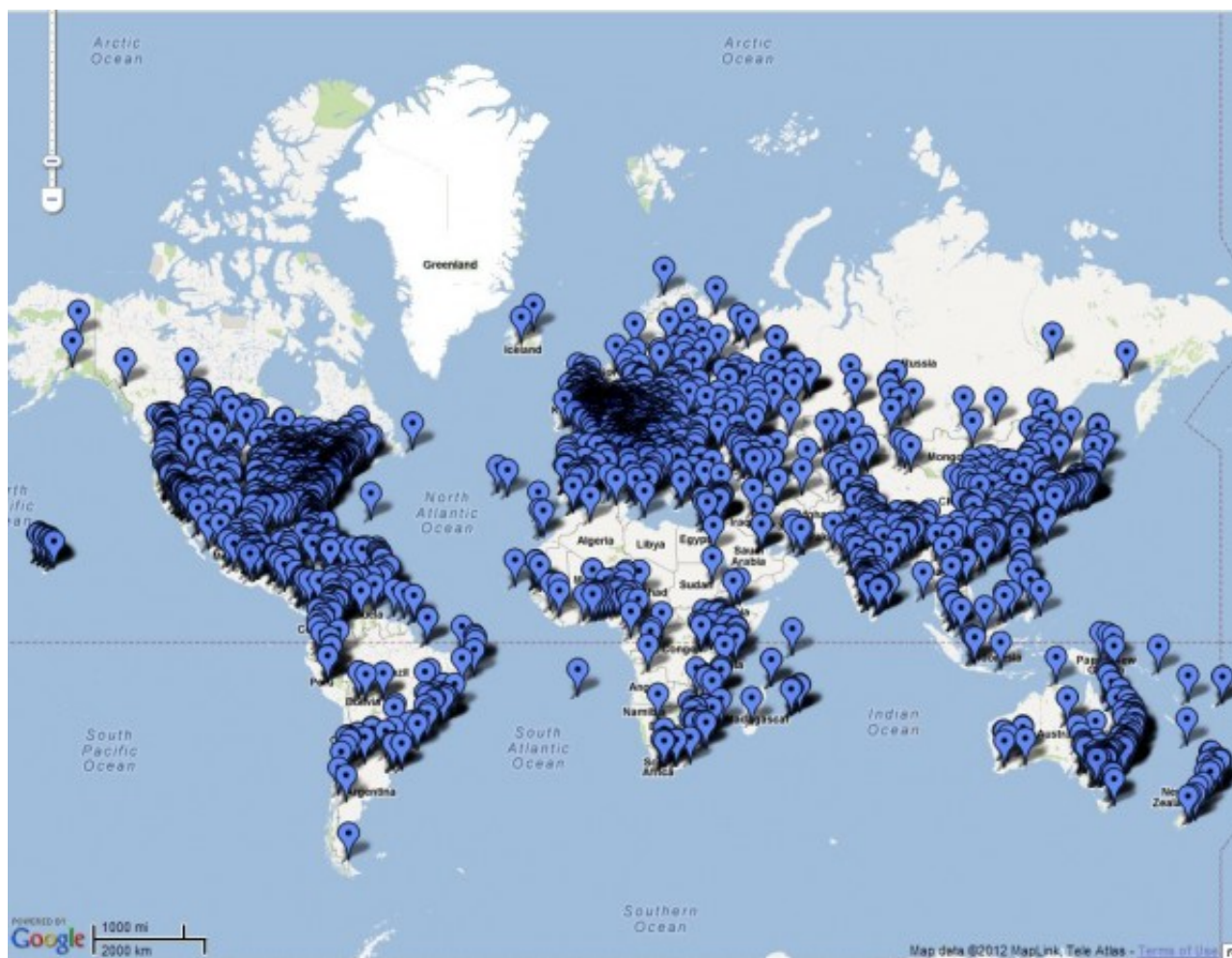


Рис. 3. Ботанические сады Земли (BGCI, 2012)
Fig. 3. The botanical gardens of the Earth (BGCI, 2012)

Многочисленные ботанические сады, являющиеся антропогенными центрами эволюции и распространения растений, оказывают влияние на формирование растительного мира Земли.

Библиография

Андреев Л. Н., Бер М. Н., Егоров А. А., Камелин Р. В., Лурье Е. А., Прохоров А. А., Стриханов М. Н., Селиховкин А. В. Ботанические сады и дендрологические парки высших учебных заведений. [Botanical gardens and arboreta of universities] // Hortus botanicus. 2005. Т. 3. С. 5–27.

Андрюсенко В. В., Прохоров А. А. «Калипсо» – система управления базами данных ботанических коллекций [«Calypso» — a database management system for botanical collections]: 2012615043: Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ. Российская Федерация, 6 июня 2012 г. Правообладатель: ФГБОУ ВПО «ПетрГУ».

Беляева И. В., Шабуров В. И., Дьяченко А. А. Гибридные ивы в декоративном садоводстве на Среднем Урале [Hybrid willows in ornamental horticulture in the Middle Urals] // Бюллетень Главного ботанического сада РАН. 2000. Т. 180. С. 102—109.

Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. [Black Book of Central Russians flora. Alien species in the ecosystems of Central Russia] М.: Геос, 2010. 512 с.

Глобальная стратегия сохранения растений. [Global Strategy of Plant Conservation] М.: Секретариат

Конвенции о биологическом разнообразии, ОМСБОР, 2003. 16 с.

Еглачева А. В., Андрусенко В. В., Дементьев П. А., Савченко О. Н., Прохоров А. А. Интродукция аборигенных видов хвойных Северной Америки в ботанических садах России [Introduction of North America native conifer species in the botanical gardens of Russia] // Ботанические сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 80-летию со дня рождения академика Л. Н. Андреева (5–7 июля 2011 г., г. Москва). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 179–185.

Ивантер Э. В. Периферические популяции политипического вида и их роль в эволюционном процессе [Peripheral populations of polytypic species and their role in the evolutionary process] // Принципы экологии. 2012. № 2. С. 71–75. URL: <http://ecopri.ru/journal/atricle.php?id=861>.

Инвентаризация коллекций национальных ресурсов растений, животных, микроорганизмов и клеточных культур [National Resources Inventory of the collections of plants, animals, microorganisms and cell cultures]: Отчет по проекту № ВК-458/43-1349. М.: ГНИИ «Биоэффект», 2002.

Камелин Р. В. Ботанические сады в системе образования = Уникальные объекты высшей школы. Ботанические сады и дендрологические парки высших учебных заведений [Botanical Gardens in education = Unique objects of higher school. Botanical gardens and arboreturns of universities] / Ред. А. А. Прохоров. Петрозаводск: Информационно-аналитический центр СБСР; «Копи-Диск», 2006. CD-ROM.

Карпун Ю. Н. Основы интродукции растений [The bases of plant introduction] // Hortus botanicus. 2003. Т. 2. С. 17–32. URL: <http://hb.karelia.ru/>.

Нестеренко М. И., Прохоров А. А., Груздева Е. А., Холодкова Е. Ю. «Калипсо» – база данных коллекционных фондов для ботанических садов [«Calypso» – a database of collection funds for botanic gardens] // Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях. СПб.: ЗИН РАН, 1997. С. 70–71.

Прохоров А. А. Обеспечение открытого доступа к информации о коллекционных фондах ботанических садов [Open access provisions to the information on the botanical gardens collections] // Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 11. С. 127–130.

Прохоров А. А., Андрусенко В. В. Информационно-аналитическая система «Ботанические коллекции России» [Information-analytical system «Botanical Collections of Russia»]: 2012613396: Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ. Российская Федерация, 10 апрель 2012 г. Правообладатель: ФГБОУ ВПО «ПетрГУ».

Прохоров А. А., Еглачева А. В. и др. Влияние климатических изменений на состояние и формирование коллекционных фондов ботанических садов России – резерва генетических ресурсов растений [The effects of climatic changes on the condition and formation of collection funds in botanical gardens of Russia – a reserve of plant genetic resources]: Отчет о НИР / Ботанический сад ПетрГУ; Петрозаводский государственный университет. Петрозаводск, 2012. 106 с. № ГР 01200901606. Инв. № 02201256108.

Прохоров А. А., Нестеренко М. И. Информационно-поисковая система «Ботанические коллекции России в Интернете» [Information search system «Botanical Collections of Russia in the Internet»] // Бюллетень Главного ботанического сада. 2000. Т. 180. С. 124–128.

Русанов Ф. Н. Метод родовых комплексов в интродукции растений [Method of generic complexes in plant introduction] // Бюллетень ГБС АН СССР. 1977. Т. 81. С. 15–20.

BGCI. Global Distribution of Botanic Gardens // Botanic Gardens Conservation International. [Б. м.]: InGraphix, 2012. URL: <http://www.bgci.org/map.php>.

Prokhorov A. Botanic gardens and their role in plant evolution // XVIII International Botanical Congress. Melbourne, 2011. Pp. 225–226.

Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy of in North America. New York: The Macmillan Company, 1949. 996 p.

Wyse Jackson D. International Transfer Format for Botanic Garden Plant Records (version 2.00 draft 3.2.). Richmond: Botanic Gardens Conservation International, 1997. 60 p.
URL: <http://www.tdwg.org/standards/102/download/102-525-1-RV.pdf>

Благодарности

Исследования выполнены при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (проект 4.1700.2011) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект 12-04-90018).

Characteristics of plants distribution in botanical gardens outside the ecological optimum

PROKHOROV
Alexey

Petrozavodsk state university, alpro@onego.ru

KARPUN
Yuriy

*Subtropical botanical garden of Cuban,
05121944@mail.ru*

Keywords:

Botanical gardens
climatic factors
plants
introduction
distribution
invasion
evolution
biodiversity conservation

Summary:

This article discusses the results of the botanical gardens activity in the introduction and acclimatization of plants appearing: in the distribution of species beyond their natural ecological optimum, in the creation of collections of closely related species capable to spontaneous hybridization, in the formation of sources of invasive species. The role of botanic gardens as anthropogenic centers of evolution and distribution of plants is emphasized.



УДК 597.8

Об оценке состояния окружающей среды по уровню флуктуирующей асимметрии у бесхвостых амфибий на примере озерной лягушки (*Rana ridibunda*)

ЛАДА
Георгий Аркадьевич

ФГБОУ ВПО "Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина",
esculenta@mail.ru

ЛЕВИН
Алексей Николаевич

ФГБОУ ВПО "Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина",
esculenta@mail.ru

АРТЕМОВА
Людмила Викторовна

ФГБОУ ВПО "Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина",
esculenta@mail.ru

РЫБКИНА
Наталья Серафимовна

ФГБОУ ВПО "Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина",
esculenta@mail.ru

Ключевые слова:

Бесхвостые земноводные
Rana ridibunda
флуктуирующая асимметрия
окружающая среда

Аннотация:

Обсуждается возможность использования оценки состояния окружающей среды по уровню флуктуирующей асимметрии у бесхвостых земноводных. На основании собственных результатов и материалов литературных источников делается вывод, что подобные работы должны сопровождаться продуманным выбором объектов исследования и используемых признаков, а также объективным поиском причин с учетом всей совокупности экологических факторов, действующих на развитие организмов.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 28 октября 2012 года

Опубликована: 15 ноября 2012 года

Введение

Бесхвостые амфибии, играя роль консументов второго и более высокого порядков в трофических цепях экосистем, быстро реагируют даже на незначительное антропогенное воздействие. Будучи доступными для исследования животными, они могут служить индикаторами степени антропогенного воздействия (Петров, Шарыгин, 1981; Пястолова и др., 1981; Леонтьева, 1982, 1995; Бобылев, 1983; Пястолова, 1985; Пястолова, Вершинин, 1989; Елисеева и др., 1995; Леонтьева, Семенов, 1997; Вершинин, 2009). В последние десятилетия стал весьма популярен метод оценки состояния окружающей природной среды по уровню флуктуирующей асимметрии (Захаров и др., 2000). Исследования, проведенные на разных объектах, в том числе на амфибиях (Chubinishvili, 1997; Чубинишвили, 1998а, б; Ушаков, Образцов, 2000; Замалетдинов, 2001, 2003; Масалыкин, Венгеров, 2001; Устюжанина, Стрельцов, 2001а, б; Файзулин, 2004; Хицова и др., 2004; Желев, Пескова, 2010; Пескова и др., 2011), показали, что наиболее высокий уровень флуктуирующей асимметрии характерен для

популяций, обитающих в условиях сильного загрязнения среды, наиболее низкий – в контрольных «чистых» популяциях. Цель работы – проверка возможности биоиндикации состояния окружающей природной среды по уровню флуктуирующей асимметрии у бесхвостых земноводных.

Материалы

Работа проводилась на территории Тамбовской области. В качестве объекта исследования выбран массовый вид бесхвостых амфибий – озерная лягушка (*Rana ridibunda*). В общей сложности, использовано 854 особи: 2000 г. – 80 экз., 2002 г. – 124 экз., 2004–2005 гг. – 650 экз.

Методы

В качестве анализируемых признаков у *Anura* рассматриваются элементы рисунка (число пятен или полос на дорсальной или вентральной стороне тела), кожных покровов (число пор), число зубов на челюстных костях, остеологические показатели (Захаров и др., 2000). Если применять щадящие методы, с прижизненным снятием показателей, то приходится ограничиться особенностями рисунка и кожных покровов (Лада, Соколов, 1999). Именно поэтому мы использовали 11 признаков окраски и кожных покровов лягушек: число полос и пятен на бедре, голени и стопе, число пятен на спине, число белых пятен на плантарной стороне 2-го, 3-го и 4-го пальцев задней конечности, число пор на плантарной стороне 4-го пальца задней конечности (Захаров и др., 2000).

Результаты

В 2000 г. (табл. 1) уровень флуктуирующей асимметрии в трех выборках лягушек (Чистые Пруды в Тамбовском районе, оз. Рамза в Кирсановском районе и р. Ворона в Инжавинском районе) оказался низким (от 0.29 до 0.36) (балльная оценка I). Выборка из р. Карай (Инжавинский район) отличалась высоким показателем стабильности развития – 0.61 (балльная оценка IV). При этом в последней точке нет явно выраженных антропогенных воздействий. Причина повышенного уровня флуктуирующей асимметрии неизвестна.

Таблица 1. Уровень флуктуирующей асимметрии в различных выборках озерной лягушки в 2000 г.
Table 1. The level of fluctuating asymmetry in different samples of the lake frog in 2000

№	Выборки (samples)	Показатель стабильности развития (The rate of stability in development)	Балльная оценка (Score)
1	Чистые Пруды (Chistie Prudy)	0.36±0.03	I
2	р. Ворона (Vorona River)	0.29±0.02	I
3	р. Карай (Karaï River)	0.61±0.05	IV
4	оз. Рамза (Ramza Lake)	0.29±0.02	I

В 2002 г. исследованы выборки лягушек из 5 точек бассейна р. Цна (Тамбовский район) с предполагаемым различным уровнем антропогенного загрязнения (табл. 2). Самый высокий показатель нарушения развития (0.69, балльная оценка V) зарегистрирован в выборке из водоемов Тамбовской ТЭЦ. Далее следуют две выборки из р. Цна: из д. Лесная Опушка (0.63), где река принимает стоки промышленных предприятий г. Котовска, находящегося выше по течению, и из с. Кузьмина-Гать (0.60) – места, расположенного выше основных источников загрязнения и рассматривающегося в качестве условного контроля. Несмотря на столь разную предварительную оценку уровня антропогенного загрязнения, балльная оценка в обеих выборках – IV. На следующем месте – выборка из р. Цна в п. Перикса (0.56, балльная оценка III), располагающегося выше Тамбова, но значительно ниже Котовска. Наименьший показатель (0.54, балльная оценка II) получен для выборки лягушек из р. Жигалка, протекающей и впадающей в р. Цна в пределах г. Тамбов. Таким образом, имеет место противоречивая картина: часть результатов носила предсказуемый характер, другая часть отличалась от ожидаемых результатов.

Таблица 2. Уровень флуктуирующей асимметрии в различных выборках озерной лягушки в 2002 г.
Table 2. The level of fluctuating asymmetry in different samples of the lake frog in 2002

№	Выборки (samples)	Показатель стабильности развития (The rate of	Балльная оценка (score)
---	-------------------	---	-------------------------

stability in development)			
1	р. Цна, с. Кузьмина-Гать (Tsna River, Kuz'mina-Gat' village)	0.60±0.05	IV
2	р. Цна, д. Опушка (Tsna River, Opushka village)	0.63±0.06	IV
3	р. Жигалка, г. Тамбов (Zhigalka River, Tambov Town)	0.54±0.02	II
4	р. Цна, с. Перикса (Tsna River, Periksa village)	0.56±0.03	III
5	Водоемы Тамбовской ТЭЦ (ponds of Tambov termal power station)	0.69±0.06	V

В 2004–2005 гг. подобная работа была выполнена на выборках лягушек из 7 мест бассейна р. Цна (Тамбовский и Сампурский районы) с предполагаемым различным уровнем антропогенного загрязнения (табл. 3). Некоторые из точек взятия выборок (р. Цна в п. Перикса, р. Жигалка, Тамбовская ТЭЦ) совпали с местами выполнения предшествующей работы, другие точки новые. Во всех выборках отмечен низкий показатель стабильности развития (балльная оценка 1), но при этом его величина незначительно увеличивается по мере предполагаемого роста уровня антропогенного загрязнения.

Таблица 3. Уровень флуктуирующей асимметрии в различных выборках озерной лягушки в 2004–2005 гг.

Table 3. The level of fluctuating asymmetry in different samples of the lake frog in 2004–2005

№	Выборки (Samples)	Средняя частота асимметричного проявления на признак (The mean frequency of asymmetric manifestation on the sign)			
		2004		2005	
		показатель стабильности развития (The rate of stability in development)	балльная оценка (score)	показатель стабильности развития (The rate of stability inf development)	балльная оценка (score)
1	р. Цна, с. Сампур (Tsna River, Sampur village)	0.28±0.02	I	0.27±0.02	I
2	р. Цна, с. Перикса (Tsna River, Periksa village)	0.30±0.02	I	0.30±0.02	I
3	р. Цна, парк «Дружба» (Tsna River, woodland park "Druzhba")	0.26±0.02	I	0.28±0.03	I
4	р. Жигалка, г. Тамбов (Zhigalka River, Tambov town)	0.32±0.02	I	0.33±0.02	I
5	р. Студенец, с. Ласки (Studenets River, Laski village)	0.36			

Обсуждение

На основании полученного опыта, демонстрирующего противоречивые результаты, мы вправе сделать следующие методические замечания. Во-первых, судя по литературным данным, метод оценки флуктуирующей асимметрии показал свои достоинства в регионах с мощной антропогенной нагрузкой, фактически – в зонах экологического бедствия. Они характеризуются очень высоким уровнем радиационного (Новозыбковский район Брянской области) или химического (район г. Чапаевска Самарской области) загрязнения. По-видимому, в подобных условиях загрязнение среды оказывает решающее воздействие на ход онтогенеза, нарушая его и приводя к проявлениям значительной асимметрии. В местах же со сравнительно низким уровнем антропогенного воздействия (как в нашем случае) уровень флуктуирующей асимметрии определяется всей совокупностью экологических факторов, действующих на развитие организмов – и антропогенных, и естественных.

Во-вторых, вызывает целый ряд вопросов выбор признаков внешней морфологии, используемых

для оценки флуктуирующей асимметрии амфибий, и их трактовка. Так, описание формальных различий между «полосой» и «пятном» (Захаров и др., 2000), мягко говоря, не повышает доверия к применяемой методике. Не лучше ли, опираясь на объективные данные, признать, что земноводные, в отличие от членистоногих, рыб, рептилий и птиц, фактически не имеют внешних морфологических признаков, подходящих для биотеста? Однако в таком случае данный метод можно считать вообще неприменимым к амфибиям, поскольку для изучения остеологических показателей и надежного подсчета числа зубов пришлось бы умерщвлять массу животных, что недопустимо.

Кроме того, хотелось бы отметить следующее: совершенно недопустимо упрощать методику сбора материала, объединяя в анализируемых выборках животных разных (точно не определенных) видов. Это, прежде всего, относится к группе видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex), которые популярны как объекты исследования, но сложны для определения. Несмотря на близость трех видов этого комплекса, между ними существуют заметные морфологические, физиологические, генетические и экологические различия. Поэтому сравнивать между собой обобщенные выборки зеленых лягушек, как это иногда делается (Жданова, Гелашвили, 1997; Логинов, Гелашвили, 2001, 2005; Логинов и др., 2003а, б; Романова, 2005), некорректно.

Заключение

Применение популярных методов оценки состояния окружающей среды (в частности, по уровню флуктуирующей асимметрии) должно сопровождаться продуманным выбором объектов исследования и используемых признаков, а также поиском объективных причин варьирования показателей с учетом всей совокупности экологических факторов, действующих на развитие организмов.

Библиография

- Бобылев Ю. П. Бесхвостые амфибии как объект информационного мониторинга центрального степного Приднепровья [Anuran amphibians as an object of information monitoring of central steppe of Pridneprovye] // Исчезающие и редкие растения, животные и ландшафты Днепропетровщины: Сб. научных трудов. Днепропетровск, 1983. С. 111–118.
- Вершинин В. Л. Адаптивные и микроэволюционные процессы в популяциях амфибий урбанизированных территорий [Adaptive and microevolutional processes in populations of amphibians of urbanized territories] // Праці Українського Герпетологічного Товариства. 2009. № 2. С. 7–20.
- Елисеева К. Г., Войтович А. М., Трусова В., Огурцова С. Э. Цитогенетический мониторинг популяций амфибий [Cytogenetic monitoring of populations of amphibians] // Животный мир в зоне аварии Чернобыльской АЭС. Минск, 1995. С. 148–156.
- Жданова Н. П., Гелашвили Д. Б. Анализ стабильности развития лягушек рода *Rana* на антропогенной и заповедной территориях [Analysis of stability in the development of frogs of genus *Rana* in anthropogenic and reserved territories] // Проблемы общей биологии и прикладной экологии: Сборник трудов молодых ученых. Саратов, 1997. С. 52–54.
- Желев Ж. М., Пескова Т. Ю. Флуктуирующая асимметрия краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina* Linnaeus, 1761 (Amphibia, Anura, Discoglossidae) у южной границы ареала вида [Fluctuating asymmetry of fire-bellied toad *Bombina bombina* Linnaeus, 1761 (Amphibia, Anura, Discoglossidae) near the south border of species area] // Проблемы изучения и сохранения позвоночных животных антропогенных водоемов: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием. Саранск, 2010. С. 45–49.
- Замалетдинов Р. И. Использование показателя флуктуирующей асимметрии для оценки состояния популяций зеленых лягушек урбанизированных территорий [Using of the rate of fluctuating asymmetry for the evaluation of the condition of green frogs populations in urbanized territories] // Вопросы герпетологии: Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. Пущино – М., 2001. С. 105–106.
- Замалетдинов Р. И. Экология земноводных в условиях большого города (на примере г. Казани): [Ecology of amphibians in the conditions of large city (on an example of Kazan' city)] Автореф. дис. ... канд. биол. наук.

Лада Г. А. , Левин А. Н. , Артемова Л. В. , Рыбкина Н. С. Об оценке состояния окружающей среды по уровню флуктуирующей асимметрии у бесхвостых амфибий на примере озерной лягушки (*Rana ridibunda*) // Принципы экологии. 2012. № 3. С. 82–88.

Казань, 2003. 24 с.

Захаров В. М., Баранов А. С., Борисов В. И., Валецкий А. В., Кряжева Н. Г., Чистякова Е. К., Чубинишвили А. Т. Здоровье среды: методика оценки. [Health of environment: methodology of evaluation.] М., 2000. 68 с.

Лада Г. А., Соколов А. С. Методы исследования земноводных: Научно-методическое пособие. [Methods of study of amphibians: scientific and methodic manual.] Тамбов, 1999. 75 с.

Леонтьева О. А. Индикаторная роль герпетофауны в биоценозах с различной антропогенной трансформацией [Herpetofauna as an indicator in biocenoses with different anthropogenic transformation] // Животный мир центра лесной зоны европейской части СССР. Калинин, 1982. С. 49–62.

Леонтьева О. А. Бесхвостые земноводные как биоиндикаторы антропогенной трансформации экосистем Подмоскovie [Anuran amphibians as bioindicators of anthropogenic transformation of ecosystems in the vicinity of Moscow] // Экологические исследования в Москве и Московской области: Животный мир. М., 1995. С. 37–50.

Леонтьева О. А., Семенов Д. В. Земноводные как биоиндикаторы антропогенных изменений среды [Amphibians as bioindicators of anthropogenic transformations of environment] // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117, вып. 6. С. 726–737.

Логинов В. В., Гелашвили Д. Б. Морфогенетическая и цитогенетическая характеристики природных популяций зеленых лягушек гибридного комплекса *Rana esculenta* в естественных условиях Нижегородской области [Morphogenetic and cytogenetic characteristics of natural populations of green frogs of hybridogenetic complex *Rana esculenta* in the natural conditions of Nizhny Novgorod Region] // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сборник научных трудов. Тольятти, 2001. Вып. 5. С. 62–69.

Логинов В. В., Гелашвили Д. Б. Меры фенотипической изменчивости природных популяций зеленых лягушек, обитающих на антропогенно-трансформированных и заповедных территориях Нижегородской области [Measures of phenotypic variation in natural populations of green frogs inhabiting the anthropogenically transformed and reserved territories of Nizhny Novgorod Region] // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сборник научных трудов. Тольятти, 2005. Вып. 8. С. 117–124.

Логинов В. В., Гелашвили Д. Б., Чупрунов Е. В., Силкин А. А. Структурно-информационные показатели стабильности развития амфибий на антропогенно трансформированных территориях [Structural and information parameters of stability in the development of amphibians on anthropogenically transformed territories] // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сборник научных трудов. Тольятти, 2003а. Вып. 6. С. 85–90.

Логинов В. В., Гелашвили Д. Б., Чупрунов Е. В., Силкин А. А. Структурно-информационный анализ стабильности развития амфибий [Structural and information analysis of stability in the development of amphibians] // 3-я конференция герпетологов Поволжья: Материалы региональной конференции. Тольятти, 2003б. С. 44–47.

Масалыкин А. И., Венгеров П. Д. Амфибии и рептилии [Amphibians and reptiles] // Зоологические исследования в заповедниках Центрального Черноземья: Труды Ассоциации ООПТ Центрального Черноземья России. Тула, 2001. Вып. 2. С. 230–233.

Пескова Т. Ю., Жукова Т. И., Величко Т. С. Флуктуирующая асимметрия озерной лягушки и зеленой жабы [Fluctuating asymmetry of lake frog and green toad] // Вопросы герпетологии: Материалы IV съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского. СПб., 2011. С. 219–223.

Петров В. С., Шарыгин С. А. О возможности использования амфибий и рептилий для индикации загрязнения окружающей среды [On the possibility of using of amphibians and reptiles for the indication of pollution of environment] // Наземные и водные экосистемы. Горький, 1981. С. 41–48.

Лада Г. А. , Левин А. Н. , Артемова Л. В. , Рыбкина Н. С. Об оценке состояния окружающей среды по уровню флуктуирующей асимметрии у бесхвостых амфибий на примере озерной лягушки (*Rana ridibunda*) // Принципы экологии. 2012. № 3. С. 82–88.

Пястолова О. А. Амфибии как индикаторы промышленного загрязнения окружающей среды [Amphibians as indicators of industrial pollution of environment] // Вопросы герпетологии: Авторефераты докладов 6-й Всесоюзной герпетологической конференции. Л., 1985. С. 174.

Пястолова О. А., Бугаева Е. А., Большаков В. Н. Личинки амфибий как биоиндикаторы загрязнения среды [Amphibian larvae as bioindicators of pollution of environment] // Вопросы герпетологии: Авторефераты докладов 5-й Всесоюзной герпетологической конференции. Л., 1981. С. 112.

Пястолова О. А., Вершинин В. Л. Практика экологического мониторинга на основе индикационных показателей амфибий [Practice of ecological monitoring on the basis of indicators of amphibians] // Вопросы герпетологии: Авторефераты докладов 7-й Всесоюзной герпетологической конференции. Киев, 1989. С. 205–206.

Романова Е. Б. Гематологические аспекты механизмов адаптации природных популяций зеленых лягушек в условиях антропогенного средового стресса [Haematological aspects of the mechanisms of adaptation of natural populations of green frogs in the conditions of anthropogenic environmental stress] // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сборник научных трудов. Тольятти, 2005. Вып. 8. С. 169–176.

Устюжанина О. А., Стрельцов А. Б. Биоиндикационная оценка качества среды в поймах рек Оки и Угры по гомеостазу развития озерных лягушек (*Rana ridibunda*) [Evaluation of bioindicators of the environment quality in the floodplains of Oka and Ugra rivers on the basis of the homeostasis of the development of lake frogs (*Rana ridibunda*)] // Вопросы герпетологии: Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. Пушино – М., 2001а. С. 298–299.

Устюжанина О. А., Стрельцов А. Б. Сравнительная оценка состояния природной среды по стабильности развития травяных (*Rana temporaria*) и озерных (*R. ridibunda*) лягушек [Comparative evaluation of the condition of natural environment on the basis of the stability of the development of grass (*Rana temporaria*) and lake (*R. ridibunda*) frogs] // Вопросы герпетологии: Материалы 1-го съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. Пушино – М., 2001б. С. 296–298.

Ушаков В. А., Образцов А. А. Морфогенетические, фенетические и морфометрические подходы в определении стабильности развития популяций зеленых лягушек на территории Нижегородской области [Morphogenetic, phenetic and morphometric approaches to the detection of stability in the development of green frogs populations in the territory of Nizhny Novgorod Region] // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сборник научных трудов. Тольятти, 2000. Вып. 4. С. 49–55.

Файзулин А. И. Эколого-фаунистический анализ земноводных Среднего Поволжья и проблемы их охраны. [Ecological and faunistic analysis of amphibians of Middle Volga Area and problems of their protection] Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2004. 20 с.

Хицова Л. Н., Шерстяных В. А., Бутов Г. С. К оценке состояния окружающей среды по гомеостазу развития озерной лягушки в условиях Центрального Черноземья [To an evaluation of the condition of environment on the basis of the homeostasis of the development of the lake frog in the conditions of Central Black-soil Area] // Труды биологического учебно-научного центра ВГУ. Воронеж, 2004. Вып. 18. С. 122–124.

Чубинишвили А. Т. Оценка состояния природных популяций озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в районе Нижней Волги по гомеостазу развития: цитогенетический и морфогенетический подходы [Evaluation of the status of natural populations of the lake frog (*Rana ridibunda*) in the Lower Volga Area on the basis of homeostasis of the development: cytogenetic and morphogenetic approaches] // Зоологический журнал. 1998а. Т. 77, № 8. С. 942–946.

Чубинишвили А. Т. Гомеостаз развития в популяциях озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), обитающих в условиях химического загрязнения в районе Средней Волги [The homeostasis of development in populations of marsh frog (*Rana ridibunda* Pall.) inhabiting in conditions of chemical pollution in the Middle Volga Area] // Экология. 1998б. № 1. С. 71–74.

Chubinishvili A. T. The status of natural populations of the *Rana esculenta*-complex in response to anthropogenic influences: a morphogenetic approach // Advances in amphibian research in the former Soviet Union. 1997. V. 2. P. 117–124.

Благодарности

Работа проводилась при финансовой поддержке федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (госконтракт № 14.B37.21.0202).

On the evaluation of environmental condition by the level of fluctuating asymmetry in anuran amphibian of lake frog (*Rana ridibunda*) as an example

LADA
Georgiy

Tambov State University, esculenta@mail.ru

LYOVIN
Aleksey

Tambov State University, esculenta@mail.ru

ARTYOMOVA
Lyudmila

Tambov State University, esculenta@mail.ru

RYBKINA
Natalia

Tambov State University, esculenta@mail.ru

Keywords:

Anuran amphibians
Rana ridibunda
fluctuating asymmetry
environment

Summary:

The possibility of the usage of environmental condition evaluation by the level of fluctuating asymmetry in anuran amphibians is discussed. On the basis of original results and literature cited the conclusion is made that similar studies must be provided with the thought-over choice of studied objects and used characteristics as well as by the objective search of the causes with the account of all the assemblage of ecological factors acting on the development of an organism.



Борьба со лженаукой можно по-разному...

ИЛЮХА

Виктор Александрович

*Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт биологии Карельского
научного центра РАН, ilyukha@bio.krc.karelia.ru*

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 14 ноября 2012 года

Опубликована: 15 ноября 2012 года

Единственным разногласием с автором книги, которую хотелось бы порекомендовать читателям – любителям экологии, может оказаться взгляд на социалистическое прошлое нашей страны. Но, очевидно, и автор согласится с тем, что, несмотря на низкую эффективность работы общества «Знание» (было такое в советские времена – пропагандировало научные знания среди трудящихся), оголтелых лженаучных теорий в различных областях науки существовало значительно меньше (это утверждение читателю придется принять на веру, несмотря на все требования редакционной политики нашего журнала приводить доказательную базу в явном виде). Сейчас же от лавинообразного нарастания количества различных псевдонаучных открытий не спасает даже комиссия по лженауке при Российской академии наук.

К сожалению, мы привыкли считать, что мифы, как и любые другие проявления лженауки, могут быть в каких-то других, базовых, областях научного знания, а в такой области, как экология, никаких мифов быть не может. А если кто-то не совсем правильно трактует то или иное экологическое явление, то это вовсе не миф и уж тем более не лженаучные воззрения, а просто личная точка зрения автора. И если в других областях, чтобы считаться специалистом, нужно было хотя бы иметь определенные знания, то чтобы считаться экологом, достаточно оказалось объявить, что ты хочешь сохранять природу. И сразу же экологами стали политики, ратующие за охрану природы, хотя не понятно, почему они автоматически не стали стоматологами, ведь они не против здоровых зубов. Экологами стали и те, кто решил защищать объекты, вымирание которых приостановить или замедлить невозможно, и те, кто ратует за борьбу с озоновыми дырами, хотя природа их возникновения на сегодня до конца не ясна.

Вышедшая в издательстве Петрозаводского университета книга Э. В. Ивантера «Размышления о проблемах современной экологии» посвящена именно мифам в экологии. При внимательном прочтении оказывается, что в экологии их ничуть не меньше, а может быть – и больше, чем в других науках. Поразительно, но даже само определение дисциплины «экология» окутано мифами, и уже мифологизация этого понятия ведет к ряду других мифов и заблуждений. Еще одну медвежью услугу экологии оказали политики, которые в большинстве своем являются борцами «за хорошую экологию». Нет смысла детально пересказывать содержание издания. Единственным пожеланием будет скорейшее его размещение в свободном доступе в Интернете, чтобы с книгой ознакомились как можно больше читателей, поскольку тираж ее невелик (всего 300 экземпляров), а экологические мифы – явление достаточно частое.



Библиография

Ивантер Э. В. Размышления о проблемах современной экологии. Введение в лекционный курс «Экология и природопользование»: учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2012. 103 с.

The different ways of battle against pseudo-science.

**ILYUKHA
Viktor**

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Sciences, ilyukha@bio.krc.karelia.ru*