



<http://ecopri.ru>

<http://petsu.ru>

Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

Т. 1. № 4(4). Декабрь, 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. № 4. 2012.

От редакции

С наступающим Новым! 3 - 4

Аналитический обзор

Боровикова Е. А., Махров А. А. **Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании** 5 - 20

Оригинальные исследования

Бугмырин С. В., Беспятова Л. А. **Межвидовые связи паразитов рыжей полевки *Myodes glareolus* (Schreber, 1780)** 21 - 27

Иешко Е. П., Коросов А. В. **Оценка видового богатства паразитофауны рыб: экологический подход** 28 - 40

Рецензия

Кудинова Г. Э., Розенберг Г. С., Юрина В. С. **Навстречу «зеленой» экономике: Пути к устойчивому развитию и искоренению бедности. Найроби (Кения); Женева (Швейцария); Москва (Россия): ЮНЕП, 2011. 738 с.** 41 - 48

Мнения

Равкин Ю. С. **Ландшафтная, экологическая и факторная зоогеография (методы, подходы, реализация)** 49 - 60

Ивантер Э. В. **Биоразнообразие - история одного заблуждения** 61 - 64

Синопсис

Коросов А. В. **R - значит победа** 65 - 67



С наступающим Новым!

Дорогие читатели, авторы, рецензенты!

Редакция журнала «Принципы экологии» поздравляет всех с Новым годом! Пусть в нем будет много нового!

Не дожидаясь наступления 2013 года, редакция решила ввести некоторые новшества уже сейчас.

Изменяется принцип нумерации страниц: все отдельные выпуски журнала становятся частями одного годового тома со сквозной нумерацией страниц. Это значит, к сожалению, что в библиографических описаниях статей 2-го и 3-го выпусков поменяются номера страниц. Нововведение связано с решением выпускать отдельные бумажные копии каждого годового тома небольшим тиражом для библиотек. Одновременно с этим будут улучшены pdf-файлы с отображением текста.

Четвертый, декабрьский, выпуск до наступления 2013 г. не удалось сформировать в полном объеме. Часть запланированных статей не смогла преодолеть все этапы подготовки в необходимые сроки. Электронный журнал не связан физическим регламентом, требующим одновременной публикации всех статей, поэтому, имея негативный опыт с задержкой третьего номера, мы решили выпустить четвертый номер в неполном виде, зато в срок. В течение января оставшиеся статьи займут свои места в журнале. По причине отсутствия нескольких статей нумерация страниц четвертого выпуска временно отменяется.

Появилась новая рубрика – «Мнения». Вообще говоря, назначение рубрики в нашем журнале – не столько классификация статей по жанру, сколько организация структурированной среды (электронных форм) для ввода текста самими авторами. Однако новая рубрика в большей мере ориентирована именно на тематику публикаций. В ней планируется помещать статьи, выражающие размышления известных ученых о судьбах экологической науки. В отличие от материалов рубрики «Оригинальные исследования», эти тексты имеют черты яркой публицистики. Название рубрики напоминает «Особое мнение», однако не означает, что редакция не разделяет точки зрения своих авторов. Напротив, на наш взгляд, именно такие статьи, сочетающие элементы науки и публицистики, позволяют проводить в жизнь принцип «со-чувствия» С. В. Мейена. В этой связи следует сказать несколько слов о статье проф. Ю. С. Равкина, посвященной обсуждению исследований видного советского зоолога и зоогеографа А. П. Кузякина (1915–1988). Мнения рецензентов оказались неоднородными, включая отрицательные отзывы на самый факт подобной публикации: «Раз автор не может ответить, зачем же обсуждать его идеи?». Такая позиция, конечно, имеет право на существование. Но если через многие годы после публикации высказывания автора вновь вызывают стремление их обсудить, то тем самым доказываются их важность, а вовсе не уязвимость авторской позиции. Цитирование спустя десятилетия – это признак классицизма, а не обструкции. Критика Ч. Дарвина длится более 150 лет – и практически всегда на пользу эволюционизму. Как нам кажется, практика обсуждения научных произведений служит развитию науки. Другое дело – тональность обсуждения, однако в этом плане ни у кого нет претензий к автору статьи. По мнению ряда рецензентов, этот материал позволяет дать дальнейшее развитие идеям А. П. Кузякина, заслоненным временем и новшествами компьютерного анализа. Статья чл.-корр. Э. В. Ивантера, помещенная под этой же рубрикой, диаметрально противоположна по направленности: это критика научных стереотипов, сформированных на базе важных достижений экологии, но искусственно омертвляемых и фетишизируемых.

Следующее из новшеств состоит в предложении к читателям создать (написать) коллективную монографию в виде четвертого (или пятого) выпуска нашего журнала. Если проект окажется удачным, можно будет найти и средства на бумажную публикацию монографии. Для формата журнала важно,

чтобы структура книги была модульной, т. е. слагалась из серии блоков (глав – статей). В отличие от «тематического сборника», в монографии главы будут написаны по стереотипному плану, придающему целому идейное единство. Поскольку инициатива наказуема, ее авторы обязуются предложить тему, примерное содержание, общий план отдельной главы и, возможно, взять на себя общую редакцию. Первое предложение по теме такое: «Экологический метод: мечение с повторным отловом». Конкретика будет обозначена в следующем номере.

И последнее. По инициативе нескольких организаций (например, SAS Institute) наступающий 2013 г. объявлен Международным годом статистики (<http://www.statistics2013.org/>). Цель акции – повышение осведомленности общества о роли статистики в современном мире и развитие креативности в области теории вероятности и статистики (<http://youtu.be/nTBZuQR7dRc>). К проекту подключились десятки стран и сотни учреждений, в том числе наш журнал. Эту акцию можно рассматривать как прямую рекламу продуктов SAS, а можно воспринять как повод для расширения практики использования методов статистической обработки данных в области экологии. Тем более, что продуктам SAS есть замечательная альтернатива – R.

С поздравлениями и

с неизменным пожеланием сотрудничества,

редакция электронного журнала «Принципы экологии»



УДК 575.86:574.9

Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании

БОРОВИКОВА
Елена Александровна

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук, elenalex1@yandex.ru

МАХРОВ
Александр Анатольевич

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН), makhrov12@mail.ru

Ключевые слова:

видообразование
расселение
филогеография
ряпушка
гибридизация

Аннотация:

Филогеографический анализ, проведенный с помощью маркеров митохондриальной и ядерной ДНК, показал, что до последнего оледенения ряпушка постепенно расселялась из Сибири в Европу, при этом «типично сибирские» варианты генов заменялись «типично европейскими». Кроме того, в ходе расселения происходило изменение морфологических признаков, причем, что касается пропорций тела, данный процесс, по-видимому, был адаптивен и отражал переход ряпушки от полупроходного к озерному образу жизни, более характерному для европейской формы. Таким образом, адаптивная природа процесса видообразования в случае европейской ряпушки, по крайней мере для некоторых признаков, проявляется достаточно четко. Однако нельзя не отметить, что факты, обнаруженные в ходе работы, заставляют усомниться в том, что европейская ряпушка полностью обособилась от сибирской и процесс видообразования в данном случае завершился.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 06 декабря 2012 года

Опубликована: 05 марта 2013 года

Введение

В последние десятилетия исследования видообразования очень часто сводятся к поиску механизмов формирования репродуктивной изоляции (Cooper, Orr, 2004). Между тем большинству биологов-«полевиков» очевидно, что вид имеет «экологическое измерение» – он занимает определенный ареал и определенную экологическую нишу.

Это противоречие находит выход в появлении работ, посвященных «экологическому видообразованию» (как будто видообразование может быть «неэкологическим!»). В то же время обзор по этой проблеме (Rundle, Nosil, 2005) содержит в основном описание экологических механизмов формирования репродуктивной изоляции.

В настоящей работе мы постараемся показать, что видообразование – это только конечный этап длинного процесса адаптации предкового вида к новым условиям обитания. В этой связи интересны переходные зоны между ареалами близкородственных видов, исследование которых может быть полезно для понимания механизмов образования этих видов. Мы обобщили данные об экологических и морфологических признаках, применяемых для диагностики двух видов ряпушек – европейской (*C. albula*) и сибирской (*C. sardinella*) – в переходной зоне между их ареалами, занимающей практически весь север европейской части России. Отметим, что ряпушка принадлежит к семейству сиговых (*Coregonidae*), которое уже много лет служит моделью для решения фундаментальных проблем теории эволюции (Попов, Сендек, 2003).

Для определения направления расселения ряпушек анализировались результаты исследований полиморфизма молекулярно-генетических маркеров, прежде всего фрагментов митохондриальной ДНК, что наилучшим образом подходит для решения этой задачи (Avise, 2004). Для анализа гибридизации двух форм использованы данные о ядерных генах (изолюксах), кодирующих фермент креатинкиназу (Перелыгин, 1988).

Аналитический обзор

Распространение ряпушки

В Европе ареал ряпушки охватывает бассейны Северного, Балтийского, Белого и Баренцева морей, в Сибири – простирается до Берингова моря. Южная граница обитания проходит по Псковско-Чудскому водоему и озерам Верхней Волги (рис. 1); в Сибири же ряпушка не поднимается выше среднего течения крупных рек (Обь, Лена, Енисей и др.), хотя отдельные ее популяции отмечены в озерах Камчатки, забайкальском озере Баунт. В районе р. Печора, согласно последней сводке (Атлас... , 2003), происходит перекрытие ареалов европейской и сибирской ряпушек.

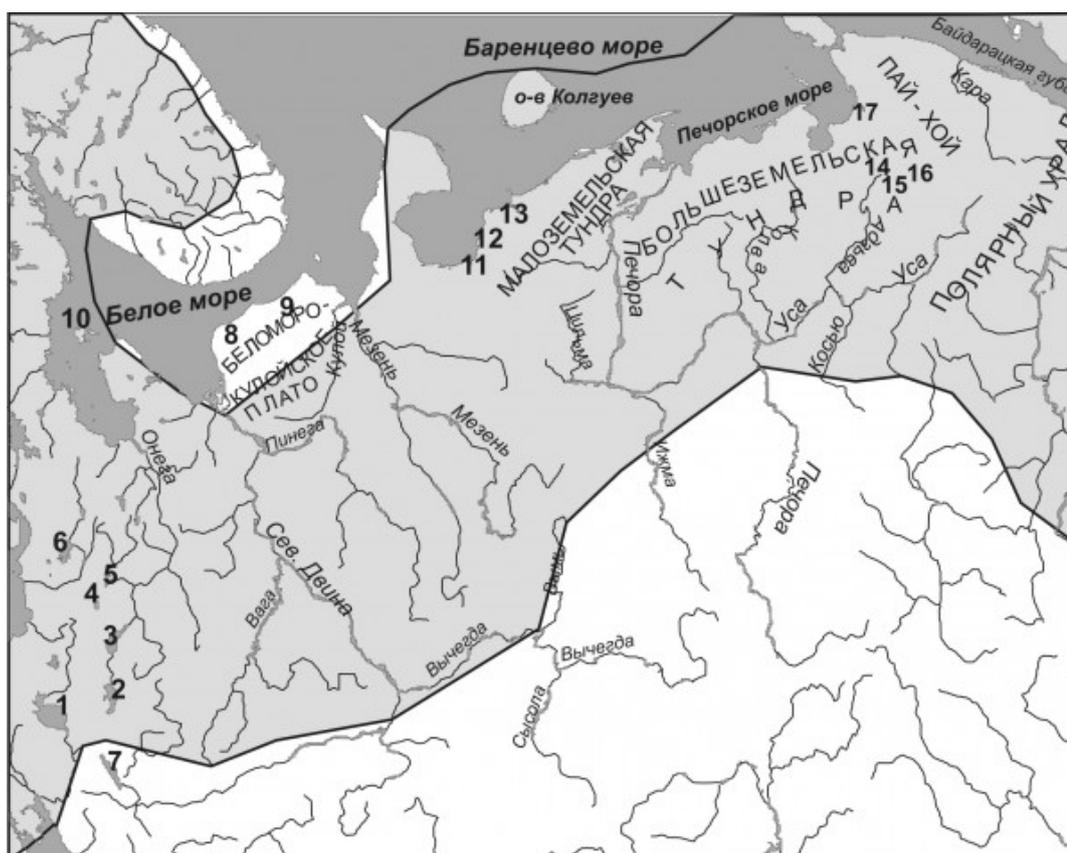


Рис. 1. Распространение ряпушки на Европейском Севере России. **Цифрами обозначены:** озера: 1 – Белое; 2 – Воже, 3 – Лача, 4 – Лекшмозеро, 5 – Кенозеро, 6 – Водлозеро, 7 – Кубенское, 14 – Вашуткины, 15 – Падимейские, 16 – Харбейские; устья рек: 8 – Зимняя Золотица, 9 – Мегра, 11 – Пежа, 12 – Волонга, 13 – Индига, 17 – Кортаиха; 10 – Соловецкие острова

(Fig. 1. The area of distribution of the vendace in the European North of Russia. Lakes are denoted by

figures as well as the estuaries of the rivers.)

На территории европейского северо-востока России ряпушка обитает во многих реках и озерах. Озера предпочитает площадью не менее 10 га и встречается, по данным Л. Н. Соловкиной (1974), тем чаще, чем крупнее озеро. Наибольшее число самых крупных озер, населенных ряпушкой, сосредоточено в верхней и левобережной части бассейна реки Онега (например, озера Лекшмозеро, Кенозеро, Воже (Чарандское), Лаче). Во всех прочих случаях озер с ряпушкой больше в приморских районах, т. е. в бассейнах нижнего течения рек (Соловкина, 1974; Дворянкин и др., 2008). Так, ряпушка встречается в озерах бассейна р. Сев. Двина (но не выше г. Холмогоры) (Соловкина, 1974); отмечена она и в бассейнах рек Мегра и Кулой (озера Волчье, Бол. Восточное, Ернозеро, Зап. Мегорские озера) (Сендек и др., 2010). В бассейне реки Мезень обитает в озере Варша (Танфильев, 1896).

В пределах **Малоземельской тундры** ряпушка известна в озерах Хуновейто и Янгутейто к северу от дельты Печоры, озерах Голодная Губа и Матервисочное Нижней Печоры (Соловкина, 1974). Несколько южнее полярного круга она отмечена в Мыльских озерах, озере Пустозерское долины нижнего течения Печоры (Танфильев, 1896; Зверева и др., 1953), озере Лемваты бассейна одного из уральских притоков р. Усы (Кучина, 1962), а также в озерах Косьминском, Волочанском, Смольном (Зверева и др., 1955).

Распространение ряпушки в водоемах **Большеземельской тундры** мало изучено. Популяции ряпушки обнаружены в трех крупных озерно-речных системах восточной части региона: Вашуткинской, Харбейской и Падимейской, в озерах Варьяты, Коматы, Нямдоты и Серветы (Сидоров, 1974), а также в системе реки Пильня (Антрошенко и др., 1979).

Из крупных рек региона ряпушка указана для р. Кара (Пробатов, 1934; Соловкина, 1974); кроме того, Г. И. Танфильевым (1896) она указана для р. Индига. В составе ихтиофауны р. Вычегда ряпушка не отмечена; нахождение ее в реках Северная Двина и Мезень спорно (Зверева и др., 1955).

В реке Печора ряпушка широко распространена от устья до впадения одного из крупнейших притоков, реки Уса. В среднем течении Печоры ряпушка встречается уже в гораздо меньшем количестве, а выше реки Кожва – единично (Зверева и др., 1955; Соловкина, 1974). В реке Уса ряпушка довольно обычна лишь в нижнем течении; только отдельные особи поднимаются до с. Петрунь и иногда – до с. Абезь (Зверева и др., 1955; Соловкина, 1962). Указывается наличие ряпушки в ряде озер долины Усы, а также ее притоков: Лемва, Косью (левобережные), Адзьва, Колва и Макариха (правобережные). Необходимо заметить, что нахождение ряпушки в р. Колва – явление довольно редкое (Кучина, 1962; Соловкина, 1962); ряпушка р. Лемва – предполагаемый ледниковый реликт (Пономарев, 2008).

Кроме озер материка, ряпушка населяет также озера островов – Большого Соловецкого (Захваткин, 1927; Мухомедияров, 1963; Анухина, 1972; Дворянкин, 2005; Алексеева, Решетников, 1997) и Колгуева (Михайловский, 1903; Покровский, 1967).

Экологические особенности популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками

Значительная экологическая изменчивость ряпушки выражена в Печорском бассейне, что связано с наибольшим разнообразием мест нагула и нереста. Так, Л. Н. Соловкина (1974), кроме полупроходной зельди, которая нагуливается в опресненных участках океана, а на нерест поднимается вверх по течению Печоры, упоминает ямную (обитает в глубоких плесах реки Уса) и озерную (саурей) ряпушек. В среднем течении Печоры, реке Уса, а также усинских притоках – реках Колве и Косью – отмечено появление жилой (туводной) пойменно-речной ряпушки, нагуливающейся в пойменных озерах и заливах, а нерестующей, как и зельдь, в русле реки (Зверева и др., 1955; Кучина, 1962; Соловкина, 1974; Туманов, 2010).

Отметим, что даже в пределах Печоры и ее притоков разные популяции имеют свои особенности. Например, обитающая в оз. Голодная Губа ряпушка-саурей, а также ряпушка реки Уса отличаются от зельди большей продолжительностью жизни и поздним созреванием (Соловкина, 1962; Корнилова, 1967; Туманов, 2010). Более того, анализ возрастных спектров выборок из реки Уса позволил сделать ряду авторов предположение о формировании в ней местной, туводной, формы (Зверева и др., 1955; Соловкина, 1962, 1974; Туманов, 2010), хотя морфологически усинская ряпушка мало отличается от печорской, заходящей в Усу на нерест (Кучина, 1962; Соловкина, 1962). Возможность формирования местных форм ряпушки указывается для разных участков течения Печоры и ряда усинских притоков (Кучина, 1962; Соловкина, 1974).

Л. Н. Соловкина (1974) отмечает, что темп роста и полового созревания ряпушки из различных водоемов не совпадают. Так, саурей по темпу линейного роста близок зельди, но созревает в массе на 1–2 года позднее при длине 19–20 см. Половая зрелость у лекшмозерской ряпушки наступает при достижении длины тела всего 10–12 см (Дворянкин и др., 2007). У ряпушки Вашуткиных озер

тугорослость сочетается с относительно ранней половозрелостью (Соловкина, 1974). Выделяется своими размерами, хорошим темпом роста и ряпушка ряда озер Большого Соловецкого острова. Однако в данном случае нельзя исключать последствий гибридизации с другими сиговыми, которых акклиматизировали в соловецких озерах (сиг, пелядь) (Захваткин, 1927; Мухомедияров, 1963; Дворянкин, 2005).

Подъем половозрелой ряпушки в реках Печора и Кара начинается в конце июля, пик хода приходится на август. Кроме августовского, есть еще сентябрьский ход, но он выражен гораздо слабее и, как правило, значительными миграциями не сопровождается (Пробатов, 1934; Зверева и др., 1953).

Дальность нерестовых миграций карской и печорской ряпушек различаются. Так, в Печоре зельдь поднимается для нереста достаточно высоко – граница ее подъема находится на участке верхней древнеозерной низины реки Уса у с. Абези. В то же время, хотя основные нерестилища находятся у местечка Адак, на участке гряды Чернышева и в районе устья реки Макариха (Зверева и др., 1955; Соловкина, 1974), нерест может происходить на разных участках миграционного пути – нерестилища зельди обнаружены даже в печорской дельте (Соловкина, 1974). Карская ряпушка нерестует в низовьях Кары и Сибирчи, в зоне действия морского прилива (Пробатов, 1934).

Основной период нереста в Печорском бассейне ограничивается 10 днями, предшествующими ледоставу или появлению шуги. На верхних нерестилищах зельди, в реке Уса, икрометание происходит раньше, чем в Печоре – в первой или во второй декаде октября, что связано с более суровыми температурными условиями (Соловкина, 1962, 1974). Нерест же ряпушки реки Кара сильно растянут, основная масса рыбы подходит уже подо льдом (Пробатов, 1934).

Условия и сроки нереста озерных популяций исследованы слабо. Предполагается, что ряпушка Харбейских (Сидоров, 1974) и Мыльских (Зверева и др., 1953) озер в основном нерестится подо льдом. Частично подо льдом происходит нерест более крупных особей в Лекшмозере, тогда как впервые нерестующие мелкие рыбы подходят к местам нереста еще по открытой воде (Дворянкин и др., 2007). Нерест соловецкой ряпушки, по-видимому, также подледный, поскольку нерестовые подходы начинаются лишь в начале ноября, а пик нереста приходится на вторую половину этого месяца (Мухомедияров, 1963).

Икра откладывается, как правило, на песчаный, галечно-песчаный и песчано-галечный грунты (Соловкина, 1962, 1974). Однако ряпушка, обитающая в тундровых озерах, по всей вероятности, способна откладывать икру на частично заиленный каменисто-галечный грунт, так как для большинства озер тундры грунт со значительной долей песка не характерен (Корнилова, 1967; Соловкина, 1974). Поскольку время нереста и нерестилища ряпушки и других сиговых, как в озерах, так и в реках, часто перекрываются, становится возможным образование межвидовых гибридов (Козьмин, 2011).

Абсолютная плодовитость ряпушки Печоры составляет в среднем 5.9 тыс. икринок и изменяется от 2.6 до 12.4 тыс. у формы «зельдь» и от 4.8 до 8.5 – у формы «саурей» (Соловкина, 1974). Значительно меньше плодовитость ряпушки, обитающей в озерах. Так, у ряпушки Кенозера и Лекшмозера значение этого показателя варьирует в среднем от 2.4 тыс. икринок у двухлеток до 6.1 тыс. икринок у рыб в возрасте 4+ (Дворянкин, 2010). Средняя индивидуальная плодовитость соловецкой ряпушки у трехлеток равна 1.8 тыс., у четырехлеток – 3.7 тыс. икринок (Мухомедияров, 1963).

Морфологическое разнообразие популяций ряпушки Европейского Севера России

В работах Л. С. Берга (1916, 1948) популяции региона были описаны как особый подвид сибирской ряпушки – беломорская, или печорская, ряпушка *C. sardinella marisalbi* (первоначальное написание названия *maris-albi* заменено на *marisalbi* в соответствии со статьей 32.5.2.3 Международного кодекса зоологической номенклатуры). Однако еще в конце XIX века исследователи указывали на ее неоднородность. Так, в ряде водоемов встречались особи, сходные по морфологическим критериям как с типичной европейской ряпушкой, так и с типичной сибирской, а часть особей имела промежуточные между двумя видами значения признаков (Танфильев, 1896).

Как правило, морфологически ближе к сибирскому виду оказывались речные и полупроходные формы ряпушки, а к европейскому – популяции, обитающие в озерах – как тундровых, так и пойменных и дельтовых (Иванова, Петрова, 1972; Соловкина, 1974; Новоселов, 1991; Туманов, 2010). Таким образом, сложилось представление о существовании зоны перекрывания ареалов двух видов ряпушки, где происходит (или происходила) их гибридизация и формируются смешанные (гибридные) популяции.

К подвиду *C. s. marisalbi* одно время относили также популяцию озера Водлозеро в восточной части бассейна Онежского озера (Покровский, 1967); эта популяция первоначально была описана как подвид европейской ряпушки, *C. a. vodlosericus* (Лукаш, 1939). Ряпушку озера Белого в верховьях Волги тоже считали сибирской, но рассматривали ее как другой подвид – *C. s. vessicus* (Дрягин, 1933). В то же

время было показано, что в западной части беломорского бассейна обитает уже европейская ряпушка (Первозванский, 1986 и ссылки в этой работе).

Отсутствие четкого хиатуса по видовым признакам, биологические и морфологические особенности, отсутствие репродуктивной изоляции между европейской и сибирской ряпушками в зоне перекрытия ареалов привели к формированию в 1960–70-х годах представления о едином виде ряпушки, включающем европейский и сибирский подвиды (Покровский, 1967; Дрягин и др., 1969; Соловкина, 1974).

Позже, однако, Ю. С. Решетников (1980) обобщил данные ряда исследователей и показал, что антедорсальное расстояние, которое использовали в качестве диагностического признака для ряпушек – критерий достаточно пластичный, и, следовательно, для целей систематики непригодный. В качестве диагностических признаков этим автором было предложено использовать число позвонков и отношение вентроанального расстояния к антедорсальному (в среднем 56 % у европейской и свыше 62 % – у сибирской ряпушек). По мнению Ю. С. Решетникова (1980), анализ этих характеристик подтверждает существование двух видов ряпушек.

Однако, как отмечал В. В. Кузнецов (1987), хиатуса по данным признакам между видами не наблюдается. Более того – при использовании морфологических критериев вида по Решетникову (1980) некоторые озерные популяции ряпушки Сибири могут быть классифицированы как европейская ряпушка (Романов, 2000).

В работе (Атлас... , 2003), наряду с числом позвонков (54–59 у европейской, 57–64 – у сибирской ряпушек), в качестве диагностического признака для двух видов вновь использовано отношение антедорсального расстояния к длине тела (больше 42 % и «часто менее 42 %» соответственно). Тем не менее, согласно упомянутой публикации, сибирская ряпушка не встречается западнее Печоры.

В то же время, как в цитированных выше, так и в новых работах (Кузищин и др., 1999; Дворянкин, 2005; Петрова, Кудерский, 2006; Боровикова, 2009) отмечено, что в озерах Белом, Водлозере и озерах Соловецких островов обнаружены экземпляры, у которых значение предложенных Ю. С. Решетниковым (1980, 2003) диагностических признаков соответствует характерным для сибирской ряпушки. В озере Имандра на Кольском полуострове выявлена популяция, число позвонков у особей которой – промежуточное между значениями, характерными для двух видов – 59–61 (Марченко, 1981).

Кроме того, если рассматривать комплекс признаков, а не отдельно взятые характеристики, то ряпушка озера Водлозеро оказывается более «сибирской», чем печорская зельдь (Покровский, 1967). Ряпушка озер Воже и Белое в работах (Покровский, 1967; Коновалов, Болотова, 2004) по комплексу признаков оказалась ближе *C. sardinella*, чем *C. albula*. В работе Н. Л. Болотовой (2010) ряпушка озера Воже отнесена к виду *C. sardinella*.

Особо следует остановиться на статусе **ряпушки Соловецких островов**, откуда происходит типовой экземпляр *C. s. marisalbi* (Берг, 1916). По данным из работы, где приводится первое описание значительной выборки ряпушки из озера Красное Большого Соловецкого острова, число позвонков у рыб варьировало от 54 до 58 при среднем значении 55.5 (Мухомедияров, 1963). Отношение вентроанального расстояния к антедорсальному (VA к AD), рассчитанное нами на основании данных, приведенных в этой работе, составило 56.3 %. Таким образом, оба показателя соответствуют признакам европейской ряпушки.

Последующие исследования ихтиофауны озер Большого Соловецкого острова выявили популяции ряпушки, в которых число позвонков у некоторых особей достигало 61, а отношение VA к AD – 66.7 %. При этом средние значения не выходили, однако, за пределы признаков, характерных для типичной *C. albula* (Кузищин и др., 1999; Дворянкин, 2005; Боровикова и др., 2008).

Хотя для ряпушки, как и для всех сиговых, характерна значительная **морфологическая пластичность**, в пределах рассматриваемого региона ее популяции можно разделить на две группы (формы). Так, у рыб речных популяций имеется тенденция в пользу признаков сибирской ряпушки (*C. sardinella*) – в частности, спинной плавник их более сдвинут вперед; для озерных форм характерно преобладание и большая выраженность признаков европейской ряпушки (*C. albula*) (Покровский, 1967; Соловкина, 1974). Согласно проведенному нами сравнению (табл. 1–4), озерная и речная ряпушки отличаются, кроме того, положением грудных, брюшных и анального плавников (индексы: вентроанальное (VA) расстояние в % антедорсального (AD), вентроанальное и пектровентральное (PV) расстояния в % от длины тела по Смитту), высотой анального (Ha) и длиной брюшных плавников (Lv). Отметим, что положение плавников определяется подвижностью рыбы и способностью ее к длительным миграциям (Покровский, 1967).

Поскольку происхождение популяций ряпушки Соловецких островов не до конца ясно и нельзя

исключить возможность гибридизации с пелядью, которая также вселялась в некоторые озера острова (Дворянкин, 2005), ряд морфологических признаков озерной и речной ряпушек мы сравнивали с учетом соловецких популяций и без них (группа озерных популяций, отмеченных звездочкой в таблице 1, столбец 5, не включает в себя популяции Большого Соловецкого острова; с учетом последних вычислены средние значения в столбце 3).

Среди меристических признаков, по которым различаются озерные и речные популяции – число неветвистых лучей в анальном плавнике и число ветвистых лучей в брюшных плавниках. Кроме того, при сравнении популяций озер бассейна реки Онеги с речными популяциями оказывается, что число позвонков у ряпушки первых – меньше. Таков же результат сравнения числа позвонков речной ряпушки и ряпушки из озер Соловецкого острова (табл. 1). Видимо, здесь сказывается влияние температурного фактора на эмбриогенез. Так, показано, что у эмбрионов сиговых рыб при низких температурах формируется большее число метамерных структур, дающих начало, среди прочих, и позвоночнику, чем при более высоких температурах, когда скорость развития эмбриона выше (Черняев, 2007).

Таблица 1. Достоверность различий разных групп популяций региона по ряду морфологических признаков (группы сравниваются попарно)

Признаки	Сравниваемые группы популяций						
	речные	озерные	речные	озерные*	речные	озера тундровые	
длина тела по Смитту, мм	186,1	143,24	186,1	129,11	186,1	130,3	
вес, г	83,21	37,96	83,21	32,52	83,21	37,05	
VA в % AD	60,80	55,82	60,80	56,40	60,8	57,65	
в % от длины тела по Смитту	AD	41,55	42,66	41,55	42,38	41,55	42,10
	PD	-	-	-	-	-	-
	VA	25,50	23,76	25,50	23,66	-	-
	AV	44,81	45,40	44,81	44,90	44,81	44,46
	PV	26,95	26,86	26,95	25,88	26,95	25,60
	H	19,67	19,64	19,67	20,04	19,67	19,36
	h	-	-	-	-	-	-
	Ld	10,56	10,75	10,56	10,78	10,56	10,99
	Hd	15,35	16,36	15,35	16,41	15,35	16,22
	La	12,23	13,05	12,23	13,05	12,23	12,78
	Ha	9,15	10,23	9,15	10,08	9,15	9,71
	Lp	15,27	15,52	15,27	15,59	15,27	15,86
	Lv	15,10	15,71	15,10	15,91	15,10	16,06
	Lc	18,18	20,18	18,18	20,30	18,18	21,05
длина хвостового стебля	-	-	-	-	-	-	
число позвонков	58,57	57,40	58,57	57,20	58,57	57,97	
число жаберных тычинок	41,36	42,73	41,36	40,07	41,36	40,39	
число лучей	простых в D	3,56	3,40	3,56	3,34	-	-
	ветвистых в D	9,40	9,10	9,40	9,22	9,40	9,35
	простых в A	3,80	3,50	3,80	3,10	-	-
	ветвистых в A	11,91	12,01	11,91	11,92	11,91	11,83
	ветвистых в V	10,22	9,70	10,22	9,68	-	-
	ветвистых в P	14,12	13,20	14,12	12,63	-	-

Таблица 1 (продолжение). Достоверность различий разных групп популяций региона по ряду морфологических признаков (группы сравниваются попарно)

Признаки	Сравниваемые группы популяций						
	речные	озера Соловецкого о-ва	озера тундровые	озера юго-западной части региона	озера Соловецкого о-ва	озера материка	
длина тела по Смитту, мм	186,1	173,9	130,3	126,4	173,9	129,1	
вес, г	83,21	47,74	37,05	23,47	47,74	32,52	
VA в % AD	60,80	55,82	57,65	54,91	54,90	56,40	
в % от длины тела по Смитту	AD	41,55	43,09	42,10	42,77	43,09	42,38
	PD	-	-	41,82	41,76	42,83	41,78
	VA	25,50	23,80	-	-	23,80	23,66
	AV	44,81	46,40	44,46	45,51	46,40	44,90
	PV	26,95	28,03	25,60	26,03	28,03	25,88
	H	19,67	19,18	19,36	20,55	19,18	20,04
	h	-	-	7,01	6,89	6,49	6,95
	Ld	-	-	10,99	10,41	-	-
	Hd	15,35	16,14	16,22	16,74	16,14	16,41
	La	-	-	12,78	13,53	-	-
	Ha	9,15	11,07	9,71	10,73	11,07	10,08
	Lp	-	-	15,86	15,31	-	-
	Lv	-	-	16,06	15,75	-	-
	Lc	18,18	20,06	21,05	19,75	20,06	20,30
длина хвостового стебля	-	-	-	-	14,61	13,01	
число позвонков	58,57	57,67	57,97	56,58	57,67	57,20	
число жаберных тычинок	41,36	46,16	40,39	39,66	46,16	40,07	
число лучей	простых в D	3,56	3,45	-	-	3,45	3,34
	ветвистых в D	9,40	8,81	9,35	9,07	8,81	9,22
	простых в A	3,80	3,78	-	-	3,78	3,10
	ветвистых в A	11,91	12,14	11,83	12,02	12,14	11,92
	ветвистых в V	10,22	9,72	-	-	9,72	9,68
	ветвистых в P	14,12	13,65	-	-	13,65	12,63

Признаки	Сравниваемые группы популяций						
	озера юго-западной части региона	озера Соловецкого о-ва	озера тундровые	озера Соловецкого о-ва	речные	озера юго-западной части региона	
длина тела по Смитту, мм	126,4	173,9	130,3	173,9	186,1	126,4	
вес, г	23,47	47,74	37,05	33,14	83,21	23,47	
VA в % AD	54,91	55,82	57,65	54,90	60,80	54,91	
в % от длины тела по Смитту	AD	42,77	43,09	42,10	43,09	41,55	42,77
	PD	41,76	42,83	41,82	42,83	-	-
	VA	23,66	23,80	-	-	25,50	23,66
	AV	45,51	46,04	44,46	46,40	44,81	45,51
	PV	26,03	28,03	25,60	28,03	26,95	26,03
	H	20,55	19,18	19,36	19,18	19,67	20,55
	h	6,89	6,49	7,01	6,49	-	-
	Ld	-	-	-	-	10,56	10,41
	Hd	16,74	16,14	16,22	16,14	15,35	16,74
	La	-	-	-	-	12,23	13,53
	Ha	10,73	11,07	9,71	11,07	9,15	10,73
	Lp	-	-	-	-	15,27	15,31
	Lv	-	-	-	-	15,10	15,75
	Lc	19,75	20,06	21,05	20,06	18,18	19,75
длина хвостового стебля	13,01	14,61	-	-	-	-	
число позвонков	56,58	57,67	57,97	57,67	58,57	56,58	
число жаберных тычинок	39,66	46,16	40,39	46,16	41,36	39,66	
число лучей	простых в D	3,34	3,45	-	-	3,56	3,34
	ветвистых в D	9,07	8,81	9,35	8,81	9,40	9,07
	простых в A	3,10	3,78	-	-	3,80	3,10
	ветвистых в A	12,02	12,14	11,83	12,14	11,91	12,02
	ветвистых в V	9,68	9,72	-	-	10,22	9,68
	ветвистых в P	12,63	13,65	-	-	14,12	12,63

Пояснения к таблице 1. Для оценки достоверности различий использован критерий Стьюдента (t). **Жирным курсивом** отмечены признаки, различающиеся при уровне значимости 0.01; **жирным шрифтом** – различающиеся при уровне значимости 0.05, *курсивом* – 0.1. В таблице приняты обозначения признаков: расстояния: VA – вентроанальное; AD – антедорсальное; PD – постдорсальное; AV – антевентральное; PV – пектровоентральное; H – максимальная высота тела; h – минимальная высота тела; Ld – длина основания спинного плавника; Hd – высота спинного плавника; La – длина основания анального плавника; Ha – высота анального плавника; Lp – длина грудного плавника; Lv – длина брюшного плавника; Lc – длина головы; плавники: D – спинной; A – анальный; P – грудной; V – брюшной. Признаки, указанные в таблице, измерялись согласно схеме, предложенной в работе (Правдин, 1966). Информация о местах сбора выборок и ссылки на первоисточники приведены в таблицах 2–4.

Таблица 2. Речные популяции, для которых имеются данные по пластическим признакам

Водоем	Источник	Объем выборки
Печора (у дер. Климовка)	Зверева и др., 1953	78
Печора (Барашечное плесо)		10
Печора	Покровский, 1967	11
Уса, устье р. Макарихи	Соловкина, 1962	21
Уса, тоня Артысьель		35
Уса, дер. Адак		34
Уса, у с. Петруни		19
Индига (бассейн Баренцева моря)	Покровский, 1967	1

Боровикова Е. А. , Махров А. А. Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании // Принципы экологии. 2012. № 4. С. 5–20.

Кара	Пробатов, 1934	379
------	----------------	-----

Таблица 3. Речные популяции, для которых имеются данные по меристическим признакам

Название водоема	Источник	Объем выборки
Печора (у дер. Климовка)	Зверева и др., 1953	78
Печора (Барашечное плесо)		10
Печора	Покровский, 1967	11
Печора, с. Усть-Цильма	Туманов, 2002	42
Уса (туводная)		86
Уса (полупроходная)		131
Уса, устье р. Макарихи	Соловкина, 1962	21
Уса, тonya Артысьель		35
Уса, дер. Адак		34
Уса, у с. Петруни		19
Колва (туводная)	Туманов, 2002	92
Индига (бассейн Баренцева моря)	Покровский, 1967	1

Таблица 4. Озерные популяции, для которых имеются данные по пластическим признакам (отсутствовали данные по меристическим признакам для ряпушки из озер № 1, Большой Торавей, Науль-То)

Группа	Регион, бассейн	Название водоема	Источник	Объем выборки
тундровые озера	Бассейн Нижней Печоры	Большое Мыльское	Зверева и др., 1953	100
		Малое Мыльское		50
	Малоземельская тундра	Пустозерское	Покровский, 1967	2
		Большеземельская тундра	Вашуткины озера	Соловкина, 1974
	№ 1		Есипов, 1941	94
	Большой Торавей Науль-То		Пономарев, 1996	-
	О-в Колгуев	Песчаное	Покровский, 1967	6
	Басс. р. Мезень	Варша и Бормат		12
озера западной части региона	Система р. Онега, восточная часть бас. Белого моря	Лекшмозеро	Дворянкин и др., 2007	40
			Покровский, 1967	40
	Бас. Онежского озера	Водлозеро, 1956	Петрова, Кудерский,	-
		Водлозеро, 2000	2006	25
Соловецкий архипелаг, Большой Соловецкий остров		Водлозеро	Боровикова и др., 2006	-
		Большое Остречье	Дворянкин, 2005	52
		Большое Остречье (Горелое)	Боровикова и др., неопубл. данные	20
		Средний Перт	Дворянкин, 2005	26
			Боровикова и др., неопубл. данные	42-64
		Нижний Перт (Хуторское)	Боровикова и др., неопубл. данные	99-154
		Красное	Мухомедияров, 1963	-
Большое Красное	Боровикова и др.,	31-93		
Большое Гремячье	неопубл. данные	7		

Молекулярно-генетические особенности популяций переходной зоны

Поскольку морфологические критерии, различающие *C. albula* и *C. sardinella*, нельзя назвать строгими, для уточнения видового статуса ряпушки ряда популяций рассматриваемого региона были привлечены результаты изоферментного (аллозимного) анализа (Сендек, 1998; Sendek, 2002; Махров и др., 2003; Боровикова и др., 2006, 2008; Боровикова, 2009; Borovikova et al., 2009; Сендек и др., 2010). В качестве маркерного использован дуплицированный локус креатинкиназы *CK-A1,2**, по электрофоретическим спектрам которого ранее было показано различие между *C. albula* и *C. sardinella* (Перельгин, 1988).

Применение метода изоферментного анализа позволило выявить большую генетическую близость печорской ряпушки к *C. sardinella*, чем к *C. albula*, причем сходство с тем или иным видом оказалось

зависимым от гидрологических режимов, в которых обитает конкретная популяция (Сендек, 1998; Sendek, 2002). Так, ряпушка из участков основного русла Печоры по распределению частот аллелей креатинкиназы имеет большее сродство с *C. sardinella*; ряпушка же из участков с невысокой проточностью и стоячих вод дельтовой части реки тяготеет более к *C. albula*. Кроме того, в результате исследования были выявлены генотипы, свидетельствующие о гибридизации между двумя этими формами (Сендек, 1998; Sendek, 2002).

Популяции ряпушки озер Беломоро-Кулойского плато (озера Волчье, Большое Восточное, Западные Мегорские озера, Ернозеро) оказались отнесены по данным изоферментного анализа к типичной европейской ряпушке (Сендек и др., 2010), что, впрочем, соответствует их видовому диагнозу и по морфологическим критериям (Решетников, 1980; Атлас... , 2003; Новоселов, 1991).

Позднее аллель, характерный для сибирской ряпушки, был выявлен в популяциях из водоемов, расположенных намного западнее общепринятой зоны гибридизации, бассейна Печоры. Так, высокие частоты одного из «сибирских» аллелей обнаружены у ряпушки озера Белое (верховья Волги, бас. Каспийского моря) (Махров и др., 2003), озера Водлозеро (бас. Онежского озера) (Боровикова и др., 2006), в ряде озер западной части Архангельской области – Кенозере, Лекшмозере, Наглимозере, Масельском (Гордеева и др., 2009) (табл. 5).

Таблица 5. Частоты аллелей локусов креатинкиназы *CK-A1,2** в популяциях переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (аллели локусов обозначены условно согласно их повышающейся подвижности при электрофорезе; для сравнения приведены данные для ряда «типичных» европейских и сибирских популяций). Озера Большое Красное, Большое Остречье (Горелое), Нижний Перт, Гремячее расположены на Большом Соловецком острове.

Популяция	Аллель				Источник
	1	2	3	4	
оз. Коитере (Koitere), Финляндия	0,000	1,000	0,000	0,000	Vuorinen et al., 1981
оз. Плещеево	0,000	0,974	0,026	0,000	Боровикова, 2009
оз. Онежское	0,014	0,986	0,000	0,000	Боровикова и др., 2006
оз. Белое	0,000	0,102	0,898	0,000	Боровикова и др., 2006
оз. Водлозеро	0,005	0,583	0,412	0,000	Боровикова, 2009
оз. Большое Красное	0,000	1,000	0,000	0,000	Боровикова, 2009
оз. Нижний Перт (Хуторское)	0,000	1,000	0,000	0,000	Боровикова, 2009
оз. Горелое (Большое Остречье)	0,000	1,000	0,000	0,000	Боровикова, 2009
оз. Большое Остречье (Горелое)	0,000	0,500	0,500	0,000	Гордеева и др., 2009
оз. Лекшмозеро	0,000	0,474	0,513	0,013	Гордеева и др., 2009
оз. Кенозеро	0,000	0,444	0,426	0,130	Гордеева и др., 2009
р. Печора (саурей)	0,000	0,346	0,475	0,179	Sendek, 2002
р. Печора (зельдь)	0,000	0,164	0,517	0,319	Sendek, 2002
р. Уса	0,000	0,185	0,543	0,272	Боровикова и др., 2006
Западный Ямал	0,000	0,047	0,500	0,453	Боровикова и др., 2006
о-в Котельный	0,000	0,222	0,500	0,278	Боровикова и др., 2006
р. Индигирка	0,000	0,114	0,500	0,386	Боровикова и др., 2006

Кроме того, с использованием ПЦР-ПДРФ (полимеразная цепная реакция, полиморфизм длин рестриктных фрагментов) анализа *ND-1* фрагмента митохондриальной ДНК (мтДНК) в популяции Водлозера показано присутствие гаплотипа, ранее отмеченного только у ряпушки Сибири (Боровикова и др., 2006; Боровикова, Махров, 2009).

Единственная особь из Вашуткиных озер (Большеземельская тундра), которую нам удалось изучить, согласно результатам ПЦР-ПДРФ анализа оказалась сибирской ряпушкой (Боровикова и др.,

неопубл. данные).

Ряпушка большинства популяций Большого Соловецкого острова, по данным о полиморфизме маркерного локуса креатинкиназы *СК-А1,2**, является типичной европейской ряпушкой (Боровикова и др., 2008; Боровикова, 2009; Borovikova et al., 2009). В то же время, согласно работе Н. В. Гордеевой с соавт. (2009), в популяции озера Большое Остречье зарегистрированы высокие частоты одного из «сибирских» аллелей (табл. 5). Однако нами в ходе исследования выборки из этого озера «сибирских» аллелей *СК-А1,2** не выявлено.

Кроме того, согласно данным ПЦР-ПДРФ анализа *ND-1* фрагмента мтДНК в популяциях ряпушки исследованных соловецких озер, в том числе и озера Большое Остречье, преобладает гаплотип *E*, широко распространенный у ряпушки европейских водоемов; «сибирский» гаплотип *S* и/или его производные в популяциях Соловков не выявлены (Боровикова и др., 2008; Borovikova et al., 2009).

Таким образом, генетические данные показывают, что на Европейском Севере России есть два региона, где обнаружены популяции ряпушки с вариантами генов, характерными для сибирских популяций: бассейн Печоры и водораздел Балтийского, Белого и Каспийского морей.

Анализ нуклеотидной последовательности участка *ND-1* фрагмента мтДНК длиной 300 н. п. в популяциях ряпушки позволяет сделать вывод, что европейская ряпушка произошла от сибирской, причем по мере продвижения ряпушки на запад происходило формирование новых, все более отличающихся, гаплотипов (Боровикова, 2009).

С учетом генетических данных, имеющихся для других видов (Махров, Болотов, 2006), можно дать объяснение особенностям распределения генотипов в переходной зоне между двумя формами ряпушек. До последнего оледенения ряпушка постепенно расселялась из Сибири в Европу, при этом типично «сибирские» варианты генов заменялись «типично европейскими». В ходе последнего оледенения в районе современного водораздела Балтийского, Белого и Каспийского морей существовал рефугиум, где ряпушка сохранила «переходные» признаки. Но основная часть Европейского Севера заселялась из водоемов, расположенных западнее, где ряпушка имела «типично европейские» генотипы. В бассейне Печоры этот поток встретился с «типично сибирской» ряпушкой; только в этом бассейне возникли гибриды двух форм.

Существование «западного» и «восточного» рефугиумов, где переживали оледенение европейская и сибирская формы ряпушки, ранее обосновано Л. А. Кудерским (1977). Наше предположение о наличии отдельного, третьего, рефугиума в районе современного водораздела Балтийского, Белого и Каспийского морей опирается, кроме генетических данных, еще на три факта. Первый из них – существование мощной лопасти последнего ледника восточнее этого региона (Svendsen et al., 2004). Второй – отсутствие ряпушки в расположенном юго-восточнее Кубенском озере (рис. 1). Третий – отсутствие естественных популяций сига (*C. lavaretus*) в бассейне современной Волги (Кесслер, 1870), но наличие рефугиума сига в районе современного Кубенского озера (Боровикова, 2011): если бы связь между этими бассейнами существовала, высока была бы вероятность заселения сигом и водоемов бассейна Волги.

Заключение

Таким образом, европейская ряпушка возникла относительно недавно. В ходе вселения в Европу предковой формы – сибирской ряпушки – параллельно происходило изменение морфологических признаков и изменение генофонда; оба процесса, видимо, шли постепенно, и к началу последнего ледникового периода hiatus между формами не было.

Изменение признаков, связанных с формой тела, было адаптивно и отражало переход от полупроходного к озерному образу жизни, имевший место в ходе заселения Европы. Изменение же меристических признаков, очевидно, неадаптивно и определялось повышением температуры воды по мере продвижения ряпушки на юг и запад.

Дифференциация по частотам аллелей креатинкиназы, как и по ряду морфологических признаков, может быть также связана с разным образом жизни речной и озерной ряпушек. Ведь креатинкиназа – один из основных ферментов, регулирующих метаболизм в мышцах, а сибирская и европейская ряпушки обитают в условиях, требующих разной мышечной активности. Прямых данных, которые свидетельствовали бы об отборе в пользу того или иного аллеля креатинкиназы в определенных условиях среды, пока нет, однако такую возможность необходимо учитывать при трактовке данных, касающихся распространения аллелей этого фермента. Отметим, что предположение об адаптивности распространения разных аллелей в популяциях в зависимости от условий обитания высказывалось в отношении локуса, кодирующего фермент лактатдегидрогеназу

(LDH-B2*) (Vuorinen et al., 1991).

Итак, адаптивная природа процесса формирования европейской ряпушки, по крайней мере для некоторых признаков, проявляется достаточно четко. Можно считать, что основная цель нашей работы достигнута. Однако нельзя не отметить, что факты, обнаруженные в ходе работы, заставляют усомниться в том, что европейская ряпушка полностью обособилась от сибирской и процесс видообразования завершен.

Так, хиатус между двумя изученными формами, как по морфологическим, так и по генетическим признакам, отсутствует; во многих популяциях встречаются особи с «промежуточными» признаками; в бассейне Печоры происходит гибридизация двух форм ряпушки. Особенно интересны «промежуточные» популяции из района водораздела Белого, Балтийского и Каспийского морей. Эти популяции, видимо, являются реликтом обширной доледниковой переходной зоны между европейской и сибирской формами ряпушек.

По нашему мнению, незавершенность процесса видообразования – в значительной степени неизбежная и даже необходимая характеристика «модельных» объектов, на которых оно изучается. Ведь именно наличие реликтовых переходных форм позволяет реконструировать процесс формирования новых видов. Ранее нами выявлена такая «незавершенность» у другого «модельного» объекта – атлантического лосося (Махров, 2005).

Библиография

Алексеева Я. И., Решетников Ю. С. Современная ихтиофауна Соловецких островов Белого моря // Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. (Астрахань, сентябрь 1997 г.). М.: Изд-во ВНИРО, 1997. С. 7.

Антрошенко И. В., Буркова В. П., Ермакова О. Н., Козьмин А. К., Леженина Н. И., Шатова В. В. Лимнологическая характеристика и рыбохозяйственное использование озера Пильня // Тез. докл. респ. конф. по проблемам рыбохоз. исслед. внутр. водоемов Карелии, 14–16 нояб. 1979 г. Петрозаводск, 1979. С. 46–48.

Анухина А. М. Ихтиофауна Соловецких озер // Тр. СевНИОРХ. 1972. Т. 6. С. 94–110.

Атлас пресноводных рыб России / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 2003. Т. 1. 379 с.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод Российской империи. М.: Департамент земледелия, 1916. 563 с.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Ч. 1. 466 с.

Болотова Н. Л. Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848) // Красная кн. Вологод. обл. Вологда: Вологод. гос. пед. ун-т, 2010. Т. 3. Животные. С. 102.

Боровикова Е. А. Особенности филогеографии сиговых рыб северо-запада европейской части России // Любичевские чтения – 2011: Сб. материалов междунар. конф. (Ульяновск, 5–7 апреля 2011 г.). Ульяновск: УлГПУ, 2011. с. 93–100.

Боровикова Е. А. Филогеография ряпушек *Coregonus albula* (L.) и *C. sardinella* (Valenciennes) Европейского Севера России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 24 с.

Боровикова Е. А., Алексеева Я. И., Артамонова В. С., Махров А. А., Шрейдер М. Ю. Систематическое положение ряпушки Соловецких озер (по морфологическим и генетическим данным) // Проблемы мониторинга природной среды Соловецкого архипелага: Материалы III Всерос. науч. конф. (Архангельск, 8–11 дек. 2008 г.). Архангельск, 2008. С. 20–22.

Боровикова Е. А., Балдина С. Н., Гордон Н. Ю., Махров А. А., Политов Д. В. Генетическое разнообразие, особенности морфологии и происхождения ряпушки оз. Водлозера // Водлозерские чтения: Естеств.-науч. и гуманитар. основы природоохран., науч. и просвет. деятельности на охраняемых природ. терр. Русского Севера: Материалы науч.-практ. конф., посвящ. 15-летию НП «Водлозерский». Петрозаводск: КарНЦ, 2006. С. 69–74.

Боровикова Е. А., Махров А. А. Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании // Принципы экологии. 2012. № 4. С. 5–20.

Боровикова Е. А., Махров А. А. Обнаружение гаплотипа митохондриальной ДНК, характерного для сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848), в популяции европейской ряпушки *C. albula* (Linnaeus, 1758) Водлозера (бассейн Балтийского моря) // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2009. № 1. С. 95–99.

Гордеева Н. В., Холод О. Н., Дворянкин Г. А., Сендек Д. С., Стерлигова О. П. О происхождении соловецкой ряпушки *Coregonus albula* и корюшки *Osmerus eperlanus* Сязозера // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49. № 1. С. 28–36.

Дворянкин Г. А. Озера Соловецкого архипелага: особенности ихтиофауны и состояние промысла // Материалы отчет. сессии СевПИНО по итогам НИР 2002–2003 гг. Архангельск: СевПИНО, 2005. С. 239–246.

Дворянкин Г. А. Современное состояние ихтиофауны и пути управления рыбными ресурсами озер Кенозерского Национального парка: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 2010. 24 с.

Дворянкин Г. А., Козьмин А. К., Кулида С. В. Биология и промысел ряпушки оз. Лекшмозеро // Пробл. изучения, рационального использования и охраны природ. ресурсов Белого моря: Материалы X Междунар. конф., 18–20 сент. 2007 г., Архангельск. Архангельск: Изд-во СГМУ, 2007. С. 113–116.

Дворянкин Г. А., Кулида С. В., Портнов В. В. Биология и рыбохозяйственное значение ряпушки Кенозерского Национального парка // Современ. состояние вод. биоресурсов: Материалы науч. конф., посвящ. 70-летию С. М. Коновалова. Владивосток: ТИНО-центр, 2008. С. 61–63.

Дрягин П. А. Белозерская ряпушка и вопрос акклиматизации сиговых в Белом озере // Изв. ВНИОРХ. 1933. Т. 16. С. 22–39.

Дрягин П. А., Пирожников П. Л., Покровский В. В. Полиморфизм сиговых рыб (*Coregonidae*) и его биологическое и рыбохозяйственное значение // Вопр. ихтиологии. 1969. Т. 9. Вып. 1. С. 14–25.

Есипов В. К. Ряпушка (*Coregonus sardinella* Valenciennes) северной части Обской губы и Гыданского залива // Тр. Науч.-исслед. ин-та поляр. земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва. Сер. «Промысловое хоз-во». Л.: Изд-во Главсевморпути, 1941. Вып. 15. С. 7–36.

Захваткин А. А. Соловецкие озера. Соловки: Соловец. о-во краеведения, 1927. 142 с.

Зверева О. С., Кучина Е. С., Остроумов Н. А. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 230 с.

Зверева О. С., Кучина Е. С., Соловкина Л. Н. Рыбные богатства Коми АССР и пути их освоения. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1955. 106 с.

Иванова Н. В., Петрова Л. М. Некоторые данные о морфометрии ряпушки рек Печоры и Каратайки // Конф. молодых ученых ПИНО по результатам исслед. 1971 г.: Тез. докл. Мурманск, 1972. С. 32–33.

Кесслер К. Ф. Об ихтиологической фауне реки Волги // Тр. С.-Петербур. о-ва естествоиспытателей. 1870. Т. 1. Вып. 2. С. 236–310.

Козьмин А. К. Рыбные ресурсы рек и озер европейского северо-востока России: их сохранение и использование. Мурманск: Изд-во ПИНО, 2011. 314 с.

Коновалов А. Ф., Болотова Н. Л. Жилые формы ряпушки на Европейском Севере России: Материалы Междунар. конф. Апатиты, 2004. С. 59–61.

Корнилова В. П. Результаты изучения сиговых рыб в Голодной губе дельты Печоры // Тр. Карел. отд-ния ГосНИОРХ. 1967. Т. V. Вып. 2. С. 102–111.

Боровикова Е. А., Махров А. А. Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании // Принципы экологии. 2012. № 4. С. 5–20.

Кудерский Л. А. О путях проникновения сибирской ряпушки в водоемы Балтийского и Каспийского бассейнов // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 111. С. 54–62.

Кузищин К. В., Груздева М. А., Андреева А. П., Махров А. А., Голубев А. В., Новиков Г. Г. К вопросу о таксономическом статусе ряпушки (*Coregonidae*, *Osteichthyes*) Соловецких островов // Биол. основы изучения, освоения и охраны животного и раст. мира, почв. покрова Вост. Фенноскандии: Тез. докл. междунар. конф. и выезд. сес. Отд-ния общей биологии РАН, г. Петрозаводск, 6–10 сент. 1999 г. Петрозаводск, 1999. С. 135–136.

Кузнецов В. В. Определение видовой принадлежности и биометрическое исследование молоди сиговых рыб в дельте Печоры // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 1. С. 50–58.

Кучина Е. С. Ихтиофауна притоков р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 176–211.

Лукаш Б. С. Рекогносцировочное рыбохозяйственное исследование Водлозера // Рыб. хоз-во Карелии. 1939. Вып. 5. С. 121–148.

Марченко Л. П. Ряпушка оз. Имандра // Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европейского Севера: Материалы семинара (Петрозаводск, 23–25 янв. 1980 г.). Петрозаводск, 1981. С. 74–75.

Махров А. А. «Диалектическое» видообразование: от кумжи (*Salmo trutta* L.) к атлантическому лососю (*S. salar* L.) // Эволюц. факторы формирования разнообразия живот. мира. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 248–256.

Махров А. А., Болотов И. Н. Пути расселения и видовая принадлежность пресноводных животных севера Европы (обзор молекулярно-генетических исследований) // Генетика. 2006. Т. 42. № 10. С. 1319–1334.

Махров А. А., Политов Д. В., Коновалов А. Ф., Болотова Н. Л., Думнич Н. В. Гибридная популяция европейской (*Coregonus albula*) и сибирской (*C. sardinella*) ряпушек в верховьях Волги // Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европ.о Севера: Тез. докл. междунар. конф. Сыктывкар, 11–15 февр. 2003 г. Сыктывкар, 2003. С. 56–57.

Михайловский М. Кое-что о промыслах на острове Колгуеве // Изв. Арханг. отд-ния Имп. о-ва судоходства. Год первый. 1903. С. 110–113.

Мухомедияров Ф. Б. Ряпушка соловецкая (бассейн Белого моря) // Пробл. использования промысловых ресурсов Белого моря и внутр. водоемов Карелии. 1963. Вып. 1. С. 206–210.

Новоселов А. П. Сиговые рыбы в озерах Европейского Северо-востока России // Биол. пробл. Севера. Современные проблемы сиговых рыб. Ч. 1. Материалы 4-го Всесоюз. совещания по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Владивосток: ИБПС ДВО АН СССР, 1991. С. 23–37.

Первозванский В. Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения. Петрозаводск: Карелия, 1986. 216 с.

Перелыгин А. А. Популяционно-генетический анализ белков европейской (*Coregonus albula*) и сибирской (*Coregonus sardinella*) ряпушек: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1988. 16 с.

Петрова Л. П., Кудерский Л. А. Водлозеро: природа, рыбы, рыбный промысел / НП «Водлозерский», Ин-т озераведения РАН. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 196 с.

Покровский В. В. О морфологических особенностях, происхождении и географическом распространении беломорской ряпушки *Coregonus sardinella maris-albi* Berg // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 100–114.

Пономарев В. И. Некоторые популяционные характеристики рыб разнотипных озер северной части

Боровикова Е. А. , Махров А. А. Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании // Принципы экологии. 2012. № 4. С. 5–20.

Большеземельской тундры // Тр. Коми НЦ УрО РАН. 1996. № 147. С. 139–151.

Пономарев В. И. Рыбы предгорных озер водосбора реки Пага // Вестн. ОГУ. 2008. № 87. С. 96–100.

Попов И. Ю., Сендек Д. С. Квинтэссенция эволюции // Эволюц. биология: история и теория. СПб., 2003. Вып. 2. С. 172–189.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.

Пробатов А. Н. Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары. М.: Изд-во ВНИРО, 1934. С. 74–78.

Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.

Романов В. И. Морфоэкологическая характеристика ряпушки из оз. Томмот (бассейн р. Хатанги) и некоторые дискуссионные вопросы систематики евразийских ряпушек // Сибир. экол. журн. 2000. № 3. С. 293–303.

Сендек Д. С. О видовой принадлежности ряпушки, обитающей в реке Печоре // Сб. тр. ГосНИОРХ. 1998. Т. 323. С. 191–198.

Сендек Д. С., Новоселов А. П., Студенов И. И. Связана ли история становления популяций ряпушек восточного берега Белого моря с постледниковой гибридизацией европейской ряпушки (*Coregonus albula*) и сибирской ряпушки (*Coregonus sardinella*)? // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб: Материалы седьмого междунар. науч.-производств. совещания / Под ред. А. И. Литвиненко, Ю. С. Решетникова. Тюмень: ФГУП Госрыбцентр, 2010. С. 59–64.

Сидоров Г. П. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1974. 164 с.

Соловкина Л. Н. Рыбы среднего и нижнего течения р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 88–135.

Соловкина Л. Н. Ряпушка *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна Печоры // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. Вып. 5. С. 769–781.

Танфильев Г. И. О рыбных и звериных промыслах Мезенского и Печорского края // Вестн. рыбопром-сти. 1896. № 2–3. С. 53–64.

Туманов М. Д. Морфоэкологическая характеристика рыб нижнего течения р. Усы в условиях техногенного загрязнения (на примере сиговых, *Coregonus*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2010. 24 с.

Туманов М. Д. Особенности морфологии, темпа роста и возрастной структуры полупроходной и речной форм ряпушки *Coregonus albula* (L.) бассейна реки Печора // Тр. КНЦ УрО РАН. 2002. № 170. С. 137–144.

Черняев Ж. А. Факторы и возможные механизмы, вызывающие изменения темпа эмбрионального развития костистых рыб (на примере сиговых *Coregonidae*) // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47. № 4. С. 475–485.

Awise J. C. Molecular Markers, Natural History and Evolution. Second Edition. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers, 2004. 684 p.

Borovikova E. A., Schreider M. J., Makhrov A. A., Artamonova V. S. Populations of North-Eastern Europe with intermediate characteristics of vendace (*Coregonus albula*) and least cisco (*C. sardinella*) // 13th European Congress of Ichthyology. 6th–12th September. Klaipeda, Lithuania. Abstracts book. 2009. P. 17–18.

Боровикова Е. А. , Махров А. А. Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании // Принципы экологии. 2012. № 4. С. 5–20.

Coyne J. A., Orr H. A. Speciation. Sunderland, Massachusetts U. S. A.: Sinauer Associates, Inc., 2004. 545 p.

Rundle H. D., Nosil P. Ecological speciation // Ecology Letters. 2005. V. 8. P. 336–352.

Sendek D. S. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from across Russia // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 2002. V. 57. P. 35–55.

Svendsen J. I., Alexanderson H., Astakhov V. I. et al. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia // Quaternary Science Review. 2004. V. 23. P. 1229–1271.

Vuorinen J., Himberg M. K.-J., Lankinen P. Genetic differentiation in *Coregonus albula* (L.) (Salmonidae) populations in Finland // Hereditas. 1981. V. 94. P. 113–121.

Vuorinen J., Nasje T. F., Sandlund O. T. Genetic changes in a vendace *Coregonus albula* (L.) populations, 92 years after introduction // J. Fish Biology. 1991. V. 39. P. 193–201.

Благодарности

Авторы признательны Я. И. Алексеевой, В. С. Артамоновой, Ю. Ю. Дгебуадзе, С. П. Китаеву, А. К. Козьмину, Л. А. Кудерскому, К. В. Кузищину, М. В. Мине, А. П. Новоселову, Л. П. Петровой, В. Я. Первозванскому, Ю. С. Решетникову, В. И. Романову за обсуждение затронутых в работе тем и критические замечания. Подготовка работы осуществлялась при финансовой поддержке гранта РФФИ № 11-04-00697-а и программы «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Динамика и сохранение генофондов»).

Study of Coregonus Populations in the Zone of Intergradation between the Vendace and Least Cisco: the Role of the Environment in Speciation

BOROVIKOVA
Elena

I. D. Papanin Institute for biology of inland waters of RAS,
elenalex1@yandex.ru

MAKHROV
Alexander

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
makhrov12@mail.ru

Ключевые слова:

speciation
distribution
phylogeography
Coregonus
hybridization

Аннотация:

Phylogenetic analysis using mitochondrial and nuclear DNA markers showed that the Least Cisco gradually spread from Siberia to Europe until the last glaciation. This was accompanied by gradual replacement of "typically Siberian" gene variants with "typically European" ones. Morphological traits also changed as the species expanded, the changes in the body proportions being apparently adaptive. They are likely to reflect the transition of the cisco from the semi-anadromous life history type to the lacustrine type, which is more characteristic of the European form. Thus, the speciation of the vendace is clearly adaptive, at least with respect to some traits. It should be noted, however, that the results of this study raise doubt as to whether the vendace has entirely diverged from the Least Cisco, and the speciation has completed.



УДК 576.895

Межвидовые связи паразитов рыжей полевки *Myodes glareolus* (Schreber, 1780)

БУГМЫРИН

ИБ КарНЦ РАН, sbugmyr@mail.ru

Сергей Владимирович

БЕСПЯТОВА

ИБ КарНЦ РАН, gamasina@mail.ru

Любовь Алексеевна

Ключевые слова:

рыжая полевка
паразиты
совместная встречаемость
корреляция

Аннотация:

Проведен анализ совместной встречаемости паразитов рыжей полевки. Все полученные значимые корреляции численности паразитов разных видов друг с другом были положительные и невысокие. Наблюдаемые зависимости возникают вследствие сходных требований паразитов, предъявляемых к условиям среды I и II порядка.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 23 января 2013 года

Опубликована: 15 марта 2013 года

Введение

У большинства особей хозяина в течение жизни встречается более одного вида паразитов. Эти паразитарные сообщества (инфрасообщества) характеризуются высокой изменчивостью и формируются под действие внутренних (например, иммунный, гормональный, физиологический статус хозяина) и внешних (сезонность, тип местообитания, особенности поведения хозяина и др.) факторов (Cattadori et al., 2006). Помимо этого, на структуру инфрасообществ могут оказывать влияние и межвидовые взаимодействия между паразитами.

Можно предположить, что адаптация к совместному паразитированию, главным образом, должна сводиться к уравниванию патогенного действия комплекса паразитов с иммуно-физиологическими возможностями хозяина. В связи с этим, при анализе паразитарного сообщества любого хозяина могут наблюдаться отрицательные зависимости между разными видами паразитов. К примеру, возрастание численности одного вида, в соответствии с принципом конкурентного исключения, приведет к снижению другого.

Целью нашего исследования был анализ межвидовых взаимоотношений паразитов рыжей полевки, направленный на выявление связей между показателями зараженности паразитами разных экологических и систематических групп.

Материалы

Материалом для исследований послужили сборы паразитов мышевидных грызунов, выполненные в мае-октябре 1994– 2000 гг. в районе стационара ИБ КарНЦ РАН (62°04' с.ш, 33°55' в.д) в среднетаежной подзоне Карелии. Мелких млекопитающих отлавливали линиями ловушек Геро. При сборе и обработке материала применяли стандартные зоологические и паразитологические методики (Жмаева и др., 1964; Коросов, 1994; Аниканова и др., 2010).

По степени развития генеративной системы выделяли 4 основных класса зрелости мышевидных грызунов (Коросов, 1994): молодые, взрослые, созревающие, старые. Молодые (неполовозрелые) самки имеют нитевидную матку, влагалище – без пробки; у самцов – мелкие семенники (3 мм) и придатки (1

мм). У взрослых (половозрелых) самок матка утолщена, во влагалище после оплодотворения появляется хрящевая пробка, на поздних стадиях беременности видны эмбрионы, у рожавших на рогах матки остаются плацентарные пятна. У самцов увеличиваются семенники (11-12 мм). Созревающие животные имеют промежуточные размеры половых органов, к размножению не способны. Старые особи имеют дегенерировавшие половые органы темного цвета, по размерам большие, чем у молодых; к размножению не способны. Зрелость животного рассматривали как критерий возраста.

Всего проанализированы данные по 409 экз. рыжей полевки *Myodes glareolus* (Schreber, 1780), из которых 217 молодых, 25 созревающих и 167 взрослых животных. Возраст молодых животных составил 1-2 месяца, взрослых – 6-10 мес. (зимовавшие полевки) и 3-4 мес. (сеголетки первой генерации).

При паразитологическом вскрытии животного подсчитывали число (шт.) особей каждого вида эндо- и эктопаразитов. Отдельная особь рыжей полевки – это единица местообитания N -го количества видов паразитов с n -ой численностью.

Методы

Соответствие эмпирических данных значений паразитарной нагрузки (количество всех паразитов на одной особи хозяина) с основными законами распределения оценивали по критерию χ^2 .

Для оценки конкурентной напряженности в сообществе паразитов рыжей полевки применяли индекс C -score (Stone, Roberts, 1990). Показатель C -score рассчитывают как среднее значение числа "единиц шахматной доски" для всех пар видов в наборе данных. Число единиц шахматной доски (CU) для каждой пары видов вычисляют как

$$CU = (r_i - S) (r_j - S),$$

где S – число общих мест (особь хозяина, где встречаются оба вида), r_i и r_j – количество рядов (животных) с паразитом i и j . В нашем случае единица шахматной доски имеет вид:

	Полевка 1	Полевка 2
Паразит 1	0	1
Паразит 2	1	0

где 1 – вид отмечен; 0 – вид отсутствует.

Значение полученного индекса C -score сравнивают с ожидаемым, который рассчитывается при условии, что виды в сообществе распределены случайно независимо друг от друга. Если эмпирический C -score больше теоретического, то наблюдается сегрегация видов (некоторые виды встречаются менее часто, чем ожидается), что может быть следствием их конкуренции. И наоборот, если эмпирический C -score меньше теоретического, в сообществе наблюдается определенная агрегированность некоторых видов, что в свою очередь, может быть связано с их сходной реакцией на действие какого-либо фактора. Расчеты проводили в программе EcoSim (Gotelli, Entsminger, 2004).

Для оценки зависимости численности паразитов в смешанных инвазиях попарно рассчитывали ранговый коэффициент корреляции Спирмена (Ивантер, Коросов, 1992) массовых видов: нематод – *Heligmosomum mixtum*, *Heligmosomoides glareoli*, *Syphacia petruszewiczi*; иксодовых клещей – *Ixodes trianguliceps*, *I. persulcatus*; гамазовых клещей – *Echinonyssus isabellinus*, *Haemogamasus nidi*, *Eulaelaps stabularis*; блох – *Ctenophthalmus uncinatus*, *Megabothris rectangulatus*, *Peromyscopsylla silvatica*; у трех групп полевок.

Расчеты значений индексов C -score и r Спирмена проводили для трех групп полевок: случайная выборка, половозрелые животные и зрелые самцы.

Результаты

Анализ распределения значений паразитарной нагрузки в популяции рыжей полевки показал, что наблюдаемые эмпирические частоты логарифма численности совокупности паразитов согласуются с законом логнормального распределения $\chi^2 = 11.1$, $df = 7$, $p = 0.14$ (рис. 1). Характер кривой определяется наличием в популяции хозяина особей с высокой зараженностью, что может быть и результатом взаимодействия разных видов паразитов.

Значения наблюдаемого индекса C -score для трех групп рыжей полевки (случайная выборка, половозрелые особи и половозрелые самцы) значимо не отличались от теоретических, рассчитанных при допущении, что паразиты распределены случайным образом независимо друг от друга (табл. 1).

Следовательно, при анализе встречаемости видов нами не выявлено ни конкурентного, ни синергетического действия паразитов друг на друга.

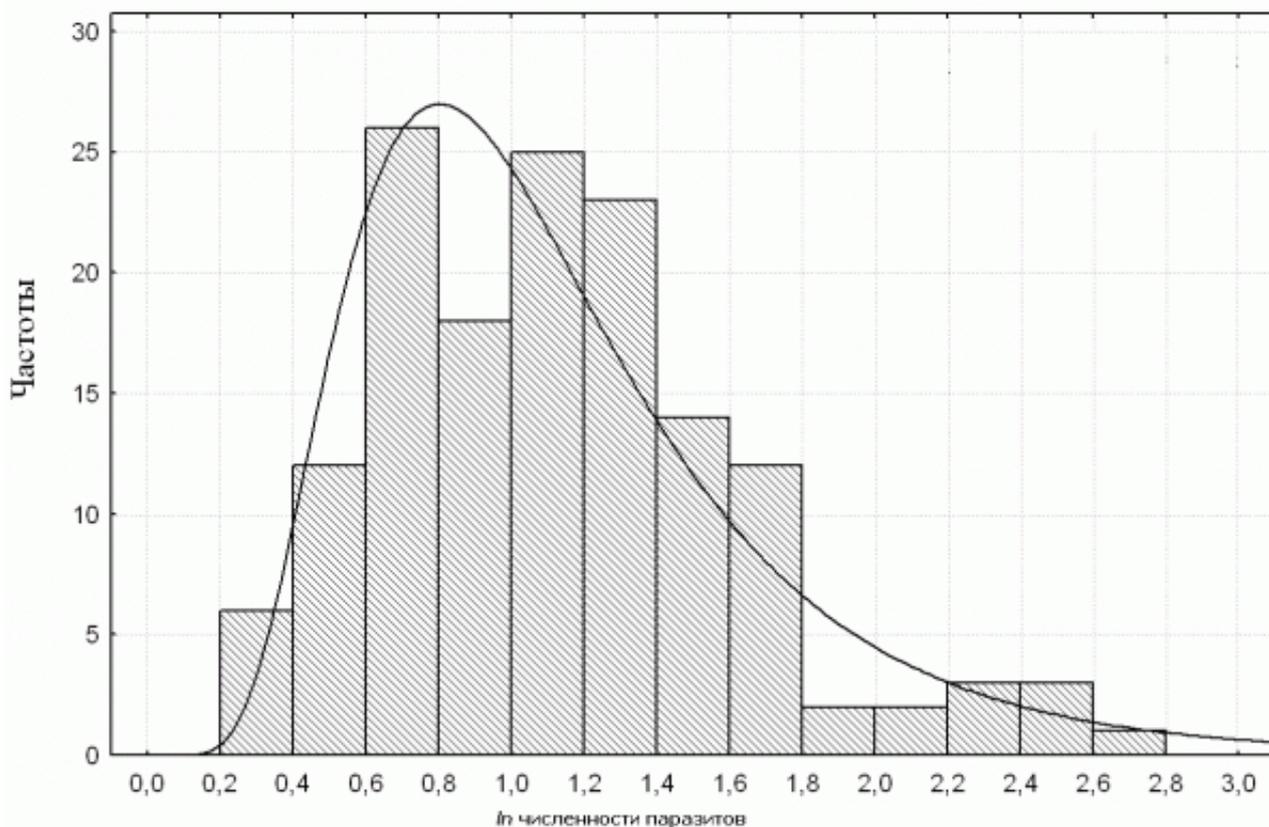


Рис. 1. Согласование частот распределения логарифма общей численности паразитов у рыжей полевки с логнормальным типом распределения. Гистограмма – эмпирические; график – теоретические частоты

Fig. 1. The observed frequency distribution (histogram) and the probability lognormal distribution (curve) of parasite burdens in the bank vole.

Таблица 1. Расчеты индекса C-score для разных групп рыжей полевки *Myodes glareolus*

	Случайная выборка	Половозрелые особи	Половозрелые самцы
<i>N</i> рыжей полевки	255	167	86
Значение наблюдаемого индекса	177.3	101.5	43.5
Среднее значение ожидаемого индекса (при условии, что виды распределены независимо друг от друга)	177.8	101.3	43.5
Дисперсия ожидаемого индекса	1.24	0.62	0.18
<i>p</i> (наблюдаемый ≤ ожидаемого)	0.34	0.54	0.48
<i>p</i> (наблюдаемый ≥ ожидаемого)	0.66	0.46	0.52

В выборке, составленной из всех животных, значимые коэффициенты ранговой корреляции Спирмена ($p < 0.05$) получены для 10 пар паразитов из 55 проанализированных (табл. 2). При разделении животных по полу и возрасту наблюдается снижение числа корреляций. Так, при анализе выборки из половозрелых особей и зрелых самцов значимые зависимости получены для 7 пар паразитов в каждой группе (табл. 3, 4). Значимые отрицательные корреляции не выявлены, все наблюдаемые зависимости были положительными. В трех выборках общими парами паразитов, для которых отмечена положительная корреляция, были: *Ixodes persulcatus* – *I. trianguliceps* (иксодовые

клещи), *Haemogamasus nidi* - *Eulaelaps stabularis* (гамазовые клещи) и *Eulaelaps stabularis* - *Megabothris rectangulatus*, *Peromyscopsylla silvatica* (блохи). Если у некоторых взрослых (более старших) особей указанные пары паразитов могли одновременно встречаться, то у молодых они одновременно, как правило, отсутствовали. Это обстоятельство и породило положительную корреляцию в смешанной группе животных.

Таблица 2. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена численности паразитов рыжей полевки

	<i>Hm</i>	<i>Hg</i>	<i>Sp</i>	<i>Ip</i>	<i>It</i>	<i>Eis</i>	<i>Hgn</i>	<i>Es</i>	<i>Cun</i>	<i>Mr</i>	<i>Ps</i>
<i>H. mixtum</i>	1	-0.04	0.05	0.04	0.03	0.08	0.15*	0.05	0.11*	0.06	-0.00
<i>H. glareoli</i>		1	0.04	-0.03	-0.00	0.04	0.07	0.01	0.05	0.10	-0.05
<i>S. petruszewiczi</i>			1	-0.05	-0.08	-0.06	-0.04	-0.06	-0.01	0.05	-0.00
<i>I. persulcatus</i>				1	0.23*	0.13*	-0.06	0.07	0.06	-0.01	0.11*
<i>I. trianguliceps</i>					1	0.03	0.05	0.05	0.06	0.08	0.06
<i>E. isabellinus</i>						1	0.09	0.05	-0.04	-0.02	-0.08
<i>Hg. nidi</i>							1	0.12*	-0.00	0.08	-0.07
<i>E. stabularis</i>								1	0.02	0.25*	0.15*
<i>C. uncinatus</i>									1	0.21*	0.05
<i>M. rectangulatus</i>										1	0.14*
<i>P. silvatica</i>											1

* - значимо отличается от нуля при $p < 0.05$

Таблица 3. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена численности паразитов рыжей полевки (половозрелые особи)

	<i>Hm</i>	<i>Hg</i>	<i>Sp</i>	<i>Ip</i>	<i>It</i>	<i>Eis</i>	<i>Hgn</i>	<i>Es</i>	<i>Cun</i>	<i>Mr</i>	<i>Ps</i>
<i>H. mixtum</i>	1	-0.05	0.06	-0.00	0.00	0.10	0.13	0.05	0.17*	0.12	0.07
<i>H. glareoli</i>		1	0.22*	0.03	0.11	0.08	0.08	0.01	0.16	0.13	0.03
<i>S. petruszewiczi</i>			1	-0.05	-0.06	-0.05	-0.10	-0.12	0.03	0.04	0.03
<i>I. persulcatus</i>				1	0.21*	0.12	-0.05	0.10	0.08	0.05	0.14
<i>I. trianguliceps</i>					1	0.05	0.01	0.00	0.02	0.14	0.10
<i>E. isabellinus</i>						1	0.12	-0.00	0.01	-0.02	-0.15
<i>Hg. nidi</i>							1	0.24*	0.05	0.00	-0.01
<i>E. stabularis</i>								1	0.27*	0.36*	0.46*
<i>C. uncinatus</i>									1	0.15	-0.05
<i>M. rectangulatus</i>										1	0.06
<i>P. silvatica</i>											1

* - значимо отличается от нуля при $p < 0.05$

Таблица 4. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена численности паразитов рыжей полевки (половозрелые самцы)

	<i>Hm</i>	<i>Hg</i>	<i>Sp</i>	<i>Ip</i>	<i>It</i>	<i>Eis</i>	<i>Hgn</i>	<i>Es</i>	<i>Cun</i>	<i>Mr</i>	<i>Ps</i>
<i>H. mixtum</i>	1	-0.16	0.07	-0.14	-0.03	0.05	0.21*	-0.04	0.04	0.17	0.10
<i>H. glareoli</i>		1	0.18	0.02	0.05	0.15	0.13	-0.06	-0.04	0.15	0.21
<i>S. petrusewiczii</i>			1	-0.07	-0.14	-0.07	-0.10	-0.20	-0.21	0.04	0.16
<i>I. persulcatus</i>				1	0.22*	0.30*	-0.06	0.07	-0.02	0.10	0.00
<i>I. trianguliceps</i>					1	0.10	0.08	0.01	-0.05	0.01	0.10
<i>E. isabellinus</i>						1	-0.01	-0.10	-0.16	0.00	-0.03
<i>Hg. nidi</i>							1	0.29*	0.30*	0.05	0.04
<i>E. stabularis</i>								1	0.13	0.30*	0.35*
<i>C. uncinatus</i>									1	-0.06	0.14
<i>M. rectangulatus</i>										1	0.20
<i>P. silvatica</i>											1

* - значимо отличается от нуля при $p < 0.05$

Обсуждение

Согласование полученных данных по индивидуальной зараженности рыжей полевки с логнормальным типом распределения может быть связано с асимметричным действием некоторых факторов, приводящих к возникновению характерного «хвоста» гистограммы. Наблюдаемая правосторонняя асимметрия обусловлена наличием в популяции хозяина гиперинвазированных особей, и может быть результатом определенного синергизма паразитов разных видов, когда высокая зараженность каким-либо видом приводит к снижению иммунитета хозяина, и делает его более доступным для других паразитов.

Выполненный нами анализ совместной встречаемости (индекс *C-score*) не показал ни синергетического, ни конкурентного действия паразитов в смешанных инвазиях. Присутствие любого вида в хозяине не сказывается на вероятности обнаружения другого (табл. 1). Однако при анализе количественных данных по численности массовых видов паразитов получено большое число значимых положительных коэффициентов корреляции, которые в свою очередь и отражают наблюдаемую асимметрию распределения паразитов (рис. 1). Отмеченные нами корреляционные связи, видимо, обусловлены сходной реакцией (например, рост или снижение численности) разных видов на действие какого-либо фактора.

К таким факторам, очевидно, относится пол и возраст хозяина. Анализ паразитофауны разных половозрастных групп рыжей полевки на территорию южной Карелии показал, с одной стороны, увеличение зараженности с возрастом животных, с другой – большую зараженность половозрелых самцов по сравнению с самками (Бугмырин, 2003). Следовательно, наблюдаемые положительные корреляции могли возникать вследствие того, что у старших особей указанные пары паразитов одновременно встречались, а у молодых они, как правило, отсутствовали. Для нивелирования влияния пола и возраста хозяина на совместную встречаемость паразитов мы рассчитали коэффициенты корреляций отдельно для зрелых полевок (исключили возраст) и зрелых самцов (исключили пол и возраст). И в том и в другом случае появились новые положительные зависимости, а общее число корреляций уменьшилось. Соответственно, можно предположить, что те корреляции, которые наблюдались при анализе всей выборки животных и не проявились при расчетах у половозрастных групп, отражали как раз связь паразитов с этими факторами. Таким образом, общее снижение числа положительных корреляций может свидетельствовать и об отсутствии прямого синергетического действия паразитов разных видов друг на друга в смешанных инвазиях, когда все наблюдаемые положительные корреляция – лишь результат влияния каких-либо неучтенных внешних условий, однонаправленных для данных паразитов.

Другими авторами получены аналогичные результаты для гельминтов (Montgomery, Montgomery, 1990; Naukiasalmi, Henttonen, 1993) и эктопаразитов (Lundqvist, Brinck-Lindroth, 1990) мышевидных грызунов. В этих работах говорится о преобладании нейтральных и положительных межвидовых отношений в паразитарных сообществах. Отрицательные ассоциации гельминтов рыжей полевки были показаны только у видов одной таксономической группы (нематоды или цестоды), имеющих одинаковую локализацию (Kisielewska, 1970). Возможно, отрицательные связи имеют место в более южных районах, где паразитофауна рыжей полевки характеризуется большим разнообразием.

Заключение

Наши исследования межвидовых взаимоотношений паразитов рыжей полевки не выявили антагонистического действия паразитов друг на друга. Наблюдаемые положительные зависимости могут определяться сходной, независимой друг от друга, реакцией разных видов паразитов на изменения среды I (организм хозяина) или II (место обитания хозяина) порядка.

Библиография

Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих: Учебное пособие. [Methods for collection and study of helminths in small mammals] Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 145 с.

Бугмырин С. В. Эколого-фаунистический анализ паразитов мышевидных грызунов южной Карелии. [Ecological analysis of small rodent parasites in Southern Karelia]: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2003. 18 с.

Жмаева З. М., Земская А. А., Шлугер Е. Г. Кровососущие клещи (Arthropoda, Frachnoidea, Chelicerata): Общие вопросы сбора и обработки материалов. [Blood-sucking acari (Arthropoda, Frachnoidea, Chelicerata): the General questions of sampling and methods] // Методы изучения природных очагов болезней и человека / Под ред. П. А. Петрищевой, Н. Г. Олсуфьева. М.: Медицина, 1964. С. 68–73.

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Основы биометрии: Введение в статистический анализ биометрических явлений и процессов: Учебное пособие. [Basic biometry: Introduction in the statistical analysis of the biometric events and processes] Петрозаводск: ПетрГУ, 1992. 168 с.

Коросов А. В. Организация летней практики по зоологии позвоночных животных: Учебное пособие. [The organization of field investigation on zoology of vertebrates] ПГУ. Петрозаводск, 1994. 67 с.

Cattadori I. M., Naukiasalmi V., Henttonen H., Hudson P.J. Transmission ecology and the structure of parasite communities in small mammals. In: Micro mammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management (Morand S., Krasnov B, Poulin R. eds.). Springer-Verlag, 2006. P. 349–369.

Gotelli N. J., Entsminger G. L. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. 2004. Acquired Intelligence Inc. & Kelsey-Bear. Jericho, VT 05465. URL: <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm> (дата обращения: 29.11.2002).

Naukiasalmi V., Henttonen H. Co-existence in helminths of the bank vole *Clethrionomys glareolus*. I. Patterns of co-occurrence // Journal of Animal Ecology. Vol. 62. N 2. 1993. P. 221–229.

Kisielewska K. Ecological organization of intestinal helminth groupings in *Clethrionomys glareolus* (Schreb.) (Rodentia). V. Some questions concerning helminth groupings in the host individuals // Acta Parasitologica Polonica. Vol. 17. 1970. P. 197–208.

Lundqvist L., Brinck-Lindroth G. Patterns of coexistence: ectoparasites on small mammals in northern Fennoscandia // Ecography. Vol. 13. N 1. 1990. P. 39–49.

Montgomery S. S. J., Montgomery W.I., Structure, stability and species interactions in helminth communities of wood mice *Apodemus sylvaticus* // International Journal for Parasitology. Vol. 20. N 2. 1990. P. 225–242.

Schluter D. A variance test for detecting species associations, with some example applications // Ecology. Vol. 65. N 3. 1984. P. 998-1005.

Stone L., Roberts A. The checkerboard score and species distributions // Oecologia. Vol. 85. N 1. 1990. P. 74-79.

Благодарности

Авторы выражают признательность В. С. Аникановой за помощь в сборе и анализе паразитологического материала, Е. П. Иешко за общую организацию и руководство и А. В. Коросову за обсуждение результатов.

Исследования выполнены при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации, соглашение 8101.

Interspecific relations of parasites of bank vole *Myodes glareolus* (Schreber, 1780)

BUGMYRIN
Sergey

IB KarRC RAS, sbugmyr@mail.ru

BESPYATOVA
Lyubov

IB KarRC RAS, gamasina@mail.ru

Ключевые слова:

bank vole
parasites
co-occurrence
correlation

Аннотация:

The material for the investigation was collected in Southern Karelia for the period of 1998-2000. The host sample consisted of 384 specimens of bank vole. Correlation analysis was applied for quantitative data: parasite abundance in the host. Co-occurrence of species (presence-absence data) were estimated by the C-score index (Stone, Roberts, 1990). Calculations were carried out using the program EcoSim (Gotelli, Entsminger, 2004). We observed 38 parasite species belonging to 6 taxonomic groups. The core of the bank vole parasite community (93 % of all collected bank vole parasites) was represented by 11 species: *Heligmosomum mixtum*, *Heligmosomoides glareoli*, *Syphacia petrusewiczii* (nematodes), *Ixodes persulcatus*, *I. trianguliceps* (ticks), *Hirstionyssus isabellinus*, *Eulaelaps stabularis*, *Haemogamasus nidi* (gamasid), *Ceratophyllus rectangulatus*, *Leptopsylla silvatica*, *Ctenophthalmus uncinatus* (fleas).

Adaptation to coexistence had a tendency to the balancing of a pathogenic action of a parasite complex with an immunophysiological status of the host. The observed frequency distribution of the number of parasites in the bank vole complies with a lognormal distribution (Fig. 1). The analysis of co-occurrence of bank vole parasites showed that the presence or absence of one parasite in the host does not affect the presence of another. The results on the co-occurrence of parasites indicate that they don't influence each other negatively (Table 1). Correlation of abundance in the concurrent infections were statistically reliable ($p < 0.05$) for 6 of 55 examined parasite pairs. There were *H. glareoli* - *I. trianguliceps* (Pearson's correlation coefficient: 0.21), *I. persulcatus* - *Hi. isabellinus* (0.12), *I. persulcatus* - *Ct. uncinatus* (0.35), *Hg. nidi* - *E. stabularis* (0.13), *E. stabularis* - *M. rectangulatus* (0.25), *M. rectangulatus* - *P. silvatici* (0.52). All significant associations were positive (Table 2-4). It might be explained by the similar requirements of the parasites to the conditions of their habitat.



УДК УДК 591.5+576.89:597.2/.5

Оценка видового богатства паразитофауны рыб: экологический подход

ИЕШКО

Институт биологии КарНЦ РАН, ieshko@mail.ru

Евгений Павлович

КОРОСОВ

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

Андрей Викторович

Ключевые слова:

паразитофауна
компонентное сообщество
инфрасообщество
популяционная биология
математические модели видового богатства

Аннотация:

Изучали биологическое разнообразие паразитофауны щуки в четырех местообитаниях северных озер Карелии. Построены кривые зависимости ожидаемого видового богатства от затраченного выборочного усилия (числа исследованных особей). Предложен универсальный подход к описанию динамики пополнения видового списка – поиск (путем комбинаторики) срединных значений между самой быстрой и самой медленной траекториями прироста видового богатства с последующей аппроксимацией логарифмической функцией. Анализ показал, что в число важнейших экологических факторов формирования богатства фауны паразитов данного водоема входят богатство инфрасообществ и возрастной состав выборки хозяина. Выборка объемом 15 экз. хозяина содержит не менее 80 % всех видов паразитарного сообщества.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 05 февраля 2013 года

Опубликована: 02 марта 2013 года

Введение

Фауна паразитов представляет собой группу видовых популяций, совместно обитающих в популяции того или иного хозяина (или нескольких хозяев). Такое «компонентное сообщество» (Esch et al., 1990) следует рассматривать как некое организованное целое, отражающее взаимодействие между входящими в его состав видами и сложившимися эволюционными отношениями с хозяином (как местом обитания). Для паразитов характерно понятие специфичности или облигатности, т. е. есть целый ряд видов, которые способны существовать только на данном хозяине или близких видах. В то же время, в состав фауны могут входить и виды, способные паразитировать на многих видах рыб. Таким образом, паразитофауна отдельного вида хозяина включает (по аналогии со свободноживущими животными) стено- и эврибионтные виды. При этом в большинстве случаев оказывается, что специфичные виды доминируют по встречаемости в паразитофауне отдельного хозяина, тогда как из широко распространенных видов только единичных представителей можно отнести к массовым (Иешко и др., 1982).

Существуют определенные трудности при определении размеров природных сообществ, в связи с чем концепция сообщества часто рассматривается как некая абстракция, просто набор видов (Vandermeer, 1972). Однако существует метод объективного определения размеров сообщества, который учитывает зависимость видового богатства от площади обследованной территории (или числа собранных проб, что почти эквивалентно обследованной величине площади). Даже на простой

диаграмме зависимости числа видов от увеличения обследованной площади можно определить минимальную площадь территории, содержащую репрезентативное количество видов данного сообщества, – как то значение, в котором оценки видового богатства выходят на плато (Джиллер, 1988). Этот метод можно взять на вооружение для исследования паразитарных сообществ.

Изучению закономерностей формирования видового богатства паразитофауны рыб посвящена практически единственная в отечественной литературе работа Г. К. Петрушевского и М. Г. Петрушевской (1960). На основе анализа большого фактического материала ими было показано, что видовое богатство паразитофауны имеет закономерную связь с числом исследованных рыб. Вместе с тем в работе отсутствовали какие-либо аналитические построения.

Создание модели зависимости паразитофауны или видового богатства компонентного сообщества от количества исследованных хозяев позволяет оценить репрезентативность параметров видового богатства, а также послужить основанием для сравнения видового разнообразия различных выборок.

Цель нашей публикации состоит в том, чтобы апробировать некоторые технологии изучения биоразнообразия наземных сообществ для оценки видового богатства паразитофауны рыб озер Карелии (на примере одного вида) и выявить существенные факторы, влияющие на характер и динамику показателей видового богатства паразитарного сообщества при росте выборки рыб.

Материалы

В качестве исходной информации нами были использованы данные по паразитофауне щуки (*Esox lucius*) системы р. Каменной за 1974–1977 гг. (озера Нюк, Лувозеро, 2 точки отлова в Кимасозере – западная и восточная части) (рис. 1) (Иешко и др., 1982). Озера Лувозеро и Кимасозеро облавливали по всей акватории, оз. Нюк – преимущественно в западной половине; состав рыбного населения был сходным.

В анализе использовано 103 щуки. Для каждой особи хозяина регистрировали факт встречи разных видов паразитов. Всего обнаружено 28 видов паразитов (из 133 видов паразитов, обнаруженных у всех исследованных видов рыб, включая сиговых и лососевых). Основную группу паразитов составляют представители бореально-равнинного комплекса. Это эвритермные, широко распространенные в Палеарктике паразиты щуки, ерша, плотвы, ельца, язя.

Для каждого из четырех изученных местообитаний были сформированы исходные таблицы данных, состоящие из s строк (по числу видов паразитов: $j = 1, 2, \dots, s$) и n столбцов (по числу исследованных особей хозяина: $i = 1, 2, \dots, n$). В ячейки были помещены оценки численности или отмечены факты регистрации j -го вида паразита для i -го хозяина.



Рис. 1. Места отбора проб в озерах системы р. Каменной (Карелия)
Fig. 1. Sampling locations in the lakes system of Kamennaya river (Karelia)

Методы

Лов рыбы на озерах проводился стандартным набором одностенных сетей с ячейей от 14 до 60 мм. Лабораторная обработка ихтиологического материала, определение размеров, пола и возраста, проводилась по методикам И. Ф. Правдина (1966), Н. И. Чугуновой (1959), с учетом рекомендаций Ю. С. Решетникова (1980) и М. В. Мины (1981). Исследования зараженности рыб проводились методом полного паразитологического вскрытия, с изучением всех основных систематических групп паразитов, включая паразитов крови. Для видовой идентификации обнаруженных паразитов использовали Определитель ... (1962).

Первичная обработка числовых данных для каждого местообитания состояла в том, чтобы получить ряды чисел, характеризующих постепенное накопление числа зарегистрированных видов паразитов при увеличении выборки изученных рыб. Так, если в первой особи случайной выборки было обнаружено 6 видов паразитов, то первое значения ряда накопления видового богатства равно 6. Если вторая случайно взятая особь имела 8 видов паразитов, из которых 3 было обнаружено в первой рыбе, а 5 встречено впервые, то второе число накопленного видового богатства становится равным $s_2 = 6 + 5 = 11$. Составление ряда продолжается до исчерпания выборки (n). Так получали ряды $(s_1, s_2, \dots, s_i, \dots, s_n)$ роста видового богатства паразитов в каждом местообитании.

Процесс регистрации новых видов был автоматизирован в среде Excel. Для каждой таблицы исходных данных на листе Excel была построена дополнительная таблица, в которой с помощью операторов попарного сравнения смежных особей щуки выяснялось, был ли учтен данный вид паразита у предыдущих особей. Отсутствие паразита обозначалось числом 0. При первой встрече j -го паразита в i -м хозяине ячейке приписывалось число 1 и повторялось вплоть до n . Сумма таких значений для всех паразитов s_i (для очередного i -го хозяина) представляет собой видовой список фауны паразитов, известных к моменту учета j -й особи хозяина. Таким образом, получали ряды чисел $(s_1, s_2, \dots, s_i, \dots, s_n)$, отображающие динамику пополнения видового списка паразитов по мере увеличения числа обследованных особей хозяина. Организация автоматического пересчета значений s_i позволяет получать новые ряды s_i при перестановке особей хозяина в матрице исходных данных.

Изменение порядка следования особей хозяина существенно влияет на результирующую кривую насыщения видового списка. Заметим, что включение в анализ рыб в порядке очередности их отлова в общем случае не будет оптимальным со статистической точки зрения, поскольку такая случайная траектория насыщения видового списка является всего лишь одно из большого числа возможных траекторий. Для конкретной выборки особей хозяина все многообразие кривых насыщения можно уложить между двумя крайними рядами s_i : в первом ряду особи хозяина расположены в порядке роста богатства индивидуальной паразитофауны, во втором ряду – в порядке снижения богатства инфрафауны. Первый ряд будет давать плавно возрастающую кривую пополнения видового списка паразитов (s_{min}), второй – кривую, круто возрастающую и быстро достигающую плато (s_{max}). Для характеристики каждой выборки мы взяли промежуточную, среднюю кривую: $s = (s_{min} + s_{max})/2$ (рис. 2).

Зависимости средней кривой видового богатства от числа изученных особей аппроксимировали с помощью логарифмических уравнений регрессии (Коросов, 2007). Поскольку для нулевой особи хозяина число видов паразитов также составляет 0, в ряды s_i для всех озер мы добавили одинаковое «нулевое» значение: при $i = 0.1$, $s = 0.1$ (значение 0 нельзя добавлять, поскольку логарифм 0 не определен). В результате все кривые прошли через начало осей координат. Уравнение регрессии было призвано выразить долю видового богатства паразитов, привносимого очередной особью относительно оценок общего видового богатства. Базы данных готовились в среде Excel. Комбинирование (ресамплинг), сортировка, фильтрация данных, расчет уравнений регрессии и их значимости выполнялись в среде R (Шитиков, Розенберг, 2012). Статистическое сравнение распределений выполняли по критерию Колмогорова – Смирнова с помощью пакета Statgraphics (Коросов, Горбач, 2010).

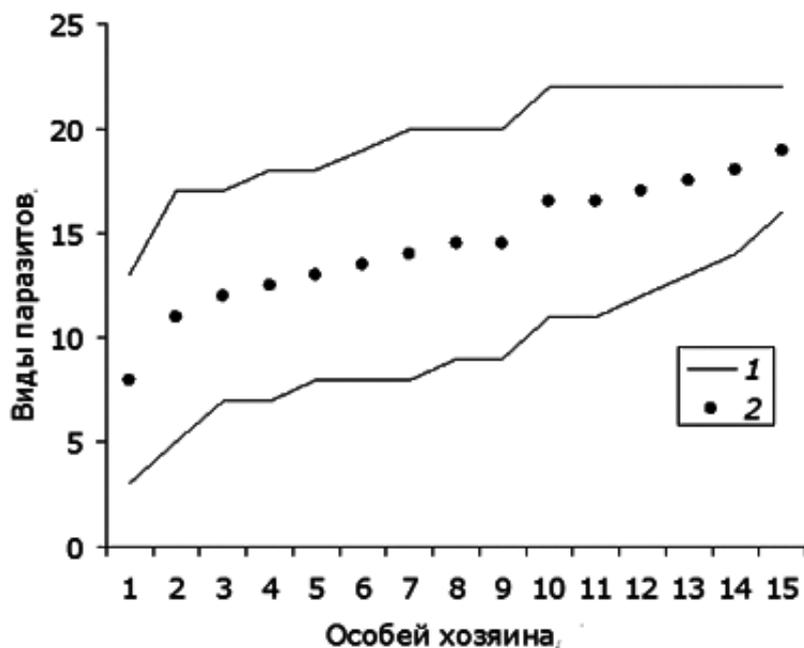


Рис. 2. Границы диапазона (1) возможных траекторий накопления видового богатства инфрасообществ паразитов и срединное значение между ними (s, 2) (фрагмент данных для оз. Нюк)

Fig. 2. The range (1) of possible trajectories of the accumulation of species richness in parasites infracommunity and their median value (s, 2) (data fragment for the lake Nook)

Результаты

Щука в озерах системы реки Каменной является широко распространенным и массовым видом. Фауна паразитов разнообразна и состоит из 11 видов простейших, 1 вида моногеней, 5 – цестод, 3 – трематод, 3 – нематод, и 1 вида ракообразных. Из 28 видов 10 являются массовыми и встречаются практически во всех исследованных озерах (табл. 1), формируя тем самым ядро фауны специфичных для щуки видов паразитов. Встречаемость оставшихся видов преимущественно состоит из неспецифичных видов, которых можно отнести к редким.

Таблица 1. Встречаемость (%) специфичных паразитов щуки в озерах системы реки Каменной

	Лувозеро	Кимасозеро ¹	Кимасозеро ²	Нюк
<i>Myxidium liberkuhni</i>	78	88	84	73
<i>Chloromyxum isocinum</i>	26	14	52	33
<i>Myxosoma anurus</i>	35	12	32	70
<i>Tetraonchus monenteron</i>	91	64	84	80
<i>Triaenophorus crassus</i>	91	36	56	80
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	65	48	72	87
<i>Azigia lucii</i>	35	56	52	27
<i>Cammallanus lacustris</i>	22	24	32	37
<i>Phylometra obturans</i>	52	8	20	27
<i>Raphidascaris acus</i>	78	16	64	87
Всего видов паразитов	17	11	17	23

Наибольшее видовое разнообразие паразитов щуки (23 вида) обнаружено в оз. Нюк, самом крупном из исследованных водоемов, самая бедная фауна (11) – в выборке из оз. Кимасозеро¹ (табл. 2).

Видовое богатство паразитов инфрасообщества (количество видов паразитов на одной особи хозяина) варьирует от 1 до 13. Минимальное значение обнаружено в оз. Кимасозеро¹, максимальное – в оз. Нюк. Среднее богатство инфрасообществ имеет тот же порядок отличий (4.2 против 7 видов), что и показатели вариабельности (дисперсии состава инфрасообщества): наименьшее значение (2.5) отмечено для оз. Кимасозеро¹, наибольшее (4.5) – оз. Нюк.

Таблица 2. Показатели видового богатства инфрасообществ и паразитофауны щуки из различных озер Карелии

	Нюк	Кимасозеро ¹	Кимасозеро ²	Лувозеро
Исследовано рыб	30	25	25	23
Число видов / особь, мин.	3	1	3	4
Число видов / особь, макс.	13	8	11	11
Число видов / особь, средн.	6,8	4,2	6,7	6,5
Ошибка средней	0,4	0,3	0,4	0,3
Дисперсия	4,5	2,5	3,8	2,5
Медиана	7,0	4,0	6,0	6,0
Паразитофауна в целом	23	11	17	17

Средний уровень и вариабельность видового состава паразитов, которые регистрируются на конкретном хозяине, определяют характер динамики роста видового богатства паразитофауны при изучении большего числа особей хозяина. В разных озерах она имеет разный ход (рис. 3). При этом траектории кривых роста видового богатства щуки оз. Нюк и Кимасозеро¹ визуальнo отличаются. Сообщества паразитов в выборках щук Кимасозеро² и Лувозеро, представленные близким количеством видов (17 и 17 видов), имели сходные кривые роста пополнения видового списка.

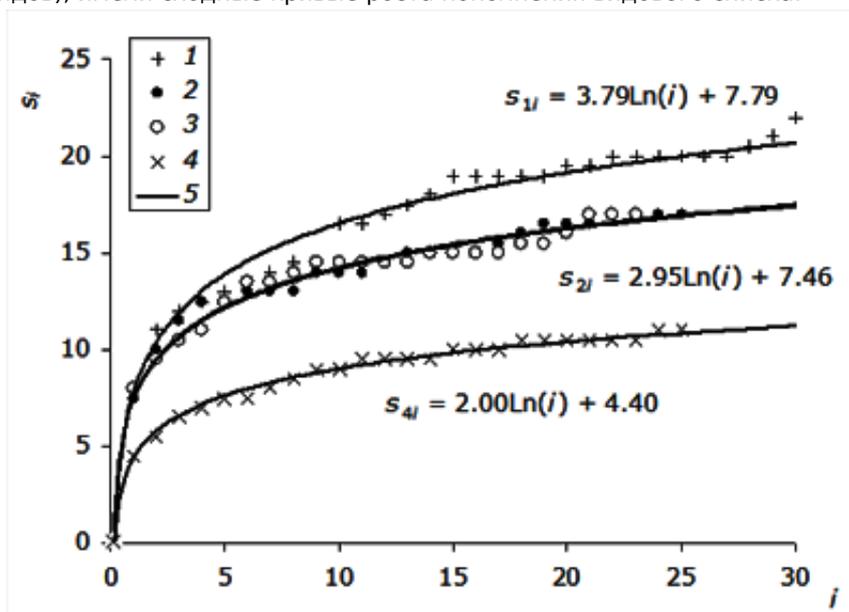


Рис. 3. Средняя динамика пополнения видового списка паразитов щуки в озерах Нюк (1), Кимасозеро¹ (2), Лувозеро (3), Кимасозеро² (4); 5 - логарифмические тренды

Fig. 3. Mean change in species replenish inventory of parasites of pike in the lake Nook (1), Kimasozero¹ (2), Luvozero (3), Kimasozero² (4) 5 - logarithmic trend

Подходя к сравнению выборок из разных озер, следует уяснить смысл коэффициентов логарифмической регрессионной модели $s_i = a \times \ln(i) + b$. Свободный член b представляет собой среднюю величину видового богатства паразитов рыб, которую дает изучение первой случайно взятой рыбы ($s_1 = a \times \ln(1) + b = a \times 0 + b = b$); это среднее число паразитов, представленных в каждой рыбе данного вида (в данном местообитании). Коэффициент пропорциональности a стоит перед логарифмом номера особи хозяина. Он выражает средний прирост оценки видового богатства, полученный после исследования

очередной особи, пропорциональный логарифму номера этой особи. У первой рыбы этот прирост равен нулю, но чем больше изучено рыб, тем больше видов паразитов уже учтены.

При сопоставлении свободных членов уравнений (рис. 3) видно, что в озерах Нюк, Лувозеро, Кимасозеро¹ они примерно одинаковы и равны 7.5-7.8. Для оз. Кимасозеро² это значение почти в два раза ниже – 4.4. Таким образом, общая зараженность щук первых трех выборок существенно выше, чем четвертой выборки. Коэффициенты пропорциональности a выше для выборки из оз. Нюк, существенно ниже для озер Кимасозеро¹ и Лувозера и еще ниже – для выборки из оз. Кимасозера². Это значит, что в оз. Нюк среди исследованных рыб доминируют щуки с большим количеством видов паразитов, в оз. Лувозеро и Кимасозеро¹ видовое богатство инфрасообществ меньше, а в оз. Кимасозеро² фауна паразитов самая бедная, и при этом большая часть рыб несет малое число видов паразитов.

Более детальную картину дает гистограмма распределения числа видов паразитов в особях хозяина в различных водоемах (рис. 4). Для оз. Нюк распределение оказалось широким и плосковершинным и смещенным вправо с медианой 7, для озер Кимасозеро² и Лувозеро – более островершинным с медианами 6, для Кимасозеро¹ – островершинным с медианой 4. По критерию Колмогорова – Смирнова значимо ($p < 0.01$) отличаются распределения видового богатства инфрасообществ паразитов щуки из озер Нюк и Кимасозеро¹, Кимасозеро¹ и Кимасозеро².



Рис. 4. Распределение значений видового богатства инфрасообществ паразитов щуки оз. Нюк (1) и Кимасозера¹ (2), Кимасозера² (3)

Fig. 4. Distribution of the values of species richness in the parasites infracommunity of pike in the lake Nook (1) and Kimasozera¹ (2), Kimasozera² (3)

Иными словами, распределение видового богатства исследованных рыб варьирует в зависимости от особенностей выборки: в популяции щуки есть группы с высоким и низким видовым богатством. Одним из возможных факторов, определяющих характер варьирования количества видов паразитов, является возраст исследуемых рыб.

В нашем случае отсутствует простая положительная зависимость числа паразитов в особи от возраста щуки. Как видно на диаграмме (рис. 5) наибольшая зараженность хозяина с возрастом вначале возрастает, потом стабилизируется около среднего уровня. Наибольшую зараженность имеют средневозрастные 4-6 летние особи, которые и играют основную роль в поддержании популяций паразитов.

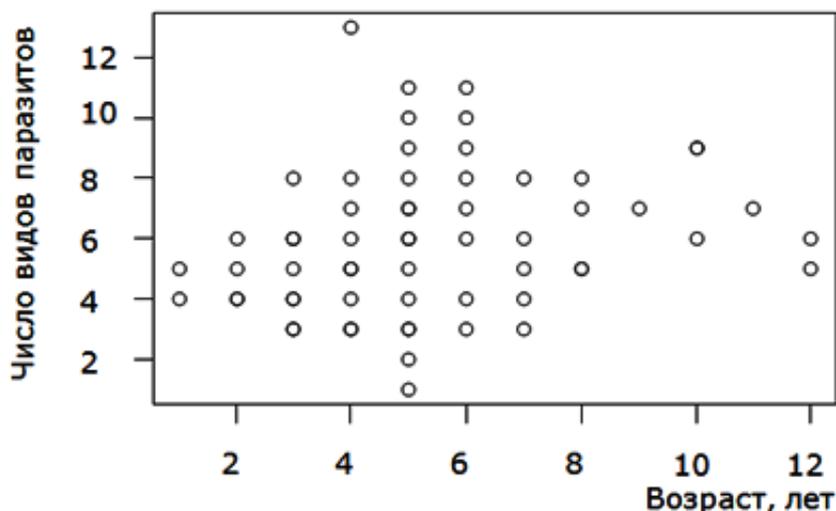


Рис. 5. Зависимость числа видов паразитов от возраста щуки в изученных озерах
 Fig. 5. Dependence of the number of parasites on the age of pike in the studied lakes

Анализ возрастного состава исследованных выборок рыб показал следующее (рис. 6). В озерах Нюк, Лувозеро и Кимасозеро² щуки имели близкие по своему характеру возрастное распределения (медиана составляет 5 лет). Высокая доля рыб младших возрастных групп среди щук из Кимасозера¹ (медиана 4 года) вызвала достоверное ($p < 0.05$) отличие их возрастного распределения от прочих. С другой стороны, при определенном сходстве выборка из оз. Нюк отличалась большим числом особей старше 7 лет (и достоверно большей дисперсией), чем выборки из других озер.

В силу общего сходства возрастной структуры, у исследованных рыб были обнаружены практически все специфичные виды паразитов (табл. 1) и среднее количество паразитов у одной исследованной рыбы из оз. Нюк, Кимасозеро² и Лувозеро имели близкие значения (табл. 2). Только щуки из Кимасозера¹, представленные в основном молодыми особями, имели минимальные значения видового богатства инфрасообществ паразитов (4,2 вида на рыбу).

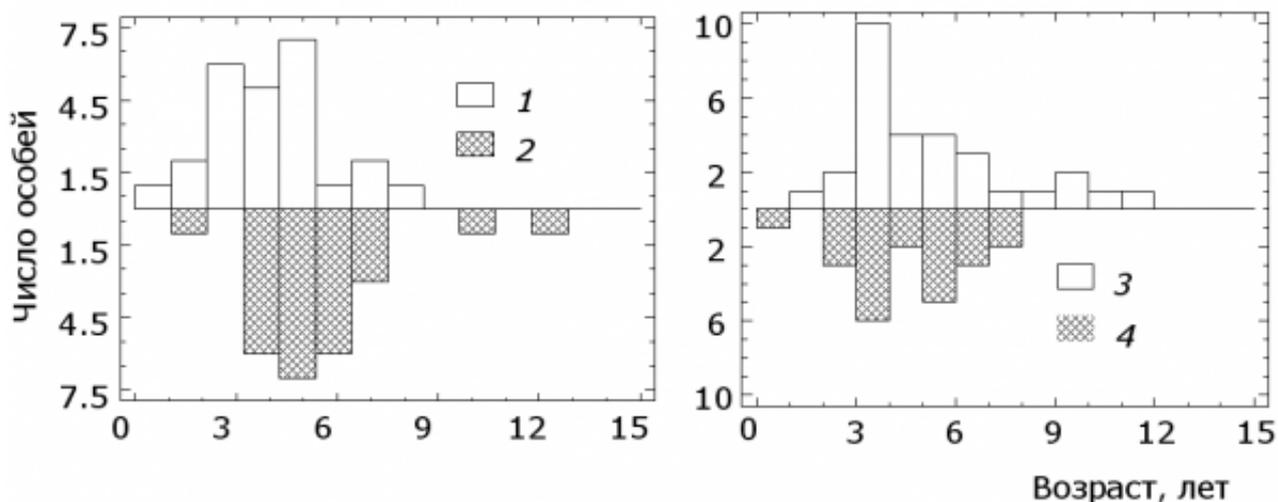


Рис. 6. Возрастной состав исследованных щук в оз. Кимасозеро¹ (1) и Кимасозеро² (2), Нюк (3) и Лувозеро (4)

Fig. 6. The age composition of the investigated pike in the lake Kimasozero¹ (1) and Kimasozero² (2) Nook (3) and Luvozero (4)

Эти материалы показывают превалирование наиболее зараженных возрастных классов именно в тех озерах, где выше и общая зараженность рыб (оз. Нюк).

Построенную нами регрессионную модель можно использовать для прогноза числа обнаруженных

видов паразитов при исследовании определенного числа особей рыбы (например, для оз. Нюк). Так, 25 щук в среднем будет содержать 20 видов паразитов, 50 – 23 вида (реальный объем), 100 – 25 видов. Если использовать эти цифры для расчета относительной скорости прироста видового разнообразия, то окажется (рис. 7), что первые 3-4 особи содержат 50 % видов паразитов, 7 особей – 60-67 %, а 15 рыб несут до 80 % всех представителей фауны паразитов.

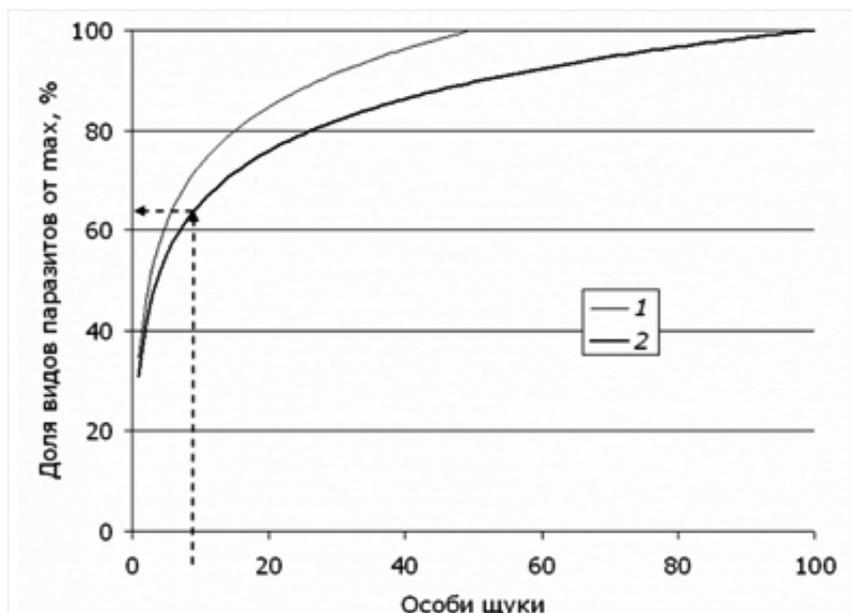


Рис. 7. Прогноз среднего видового богатства паразитофауны при росте числа обследованных особей щуки для оз. Нюк (с помощью уравнения для оз. Нюк $y = 3.79\ln(x) + 7.79$). 1 – за максимум приняты показатели видового богатства для 50 экз. рыбы, 2 – за максимум приняты показатели для 100 экз. рыбы

Fig. 7. Forecast of the average species richness of parasite fauna with the number of studied samples of pike in the lake Nook (using equations for the lake Nook $y = 3.79\ln(x) + 7.79$). 1 – indicators of species richness for 50 specimens of fish are taken for maximum, 2 – Indicators for 100 specimens of fish are taken for maximum

Сопоставление этих цифр с динамикой пополнения списка специфических для щуки паразитов (табл. 1), образующих половину фауны (11 из 23 видов), показывает, что первые 3-4 особи хозяина несут до 80 %, 7 особей – 95 %, а 15 особей – 100 % специфических паразитов (рис. 8). Сравнение рядов для всей фауны и для специфических видов говорит о том, что в среднем в выборке из 15 особей хозяина обнаруживаются все специфические виды паразитов и около 2/3 от списка широко распространенных видов паразитов (а в целом около 80 % ото всей паразитофауны).

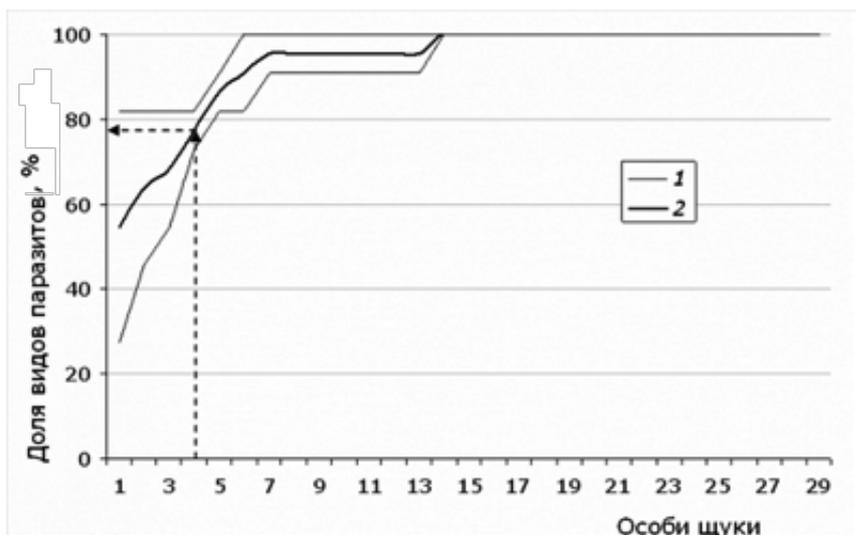


Рис. 8. Границы диапазона (1) возможных траекторий накопления видового богатства инфрасообществ специфических для щуки паразитов (всего 11 видов) и срединное значение между ними (2) (данные для оз. Нюк)

Fig. 8. The range (1) of possible trajectories of accumulation of species richness in infracommunity of specific pike parasites (11 species altogether), and the their median value (2) (data for the lake Nook)

В этом контексте становится актуальным вопрос, в какой мере небольшая случайная выборка (например, из 15 рыб) способна воспроизвести характеристики разнообразия паразитофауны. Для его предварительного решения был выполнен следующий анализ (для рыб из оз. Нюк). Из полной выборки в 30 особей случайным образом отобрали 5 выборок по 15 экз. Для них построили тренды срединных значений (рис. 9). Некоторые из этих трендов точно совпали с трендом, полученным для полной выборки (30 экз.), другие давали заниженный или завышенный прогноз. На уровне 15 экз. хозяина варьирование показателя видового богатства составило 3 вида (+1 и -2, или +7 % и -13 %).

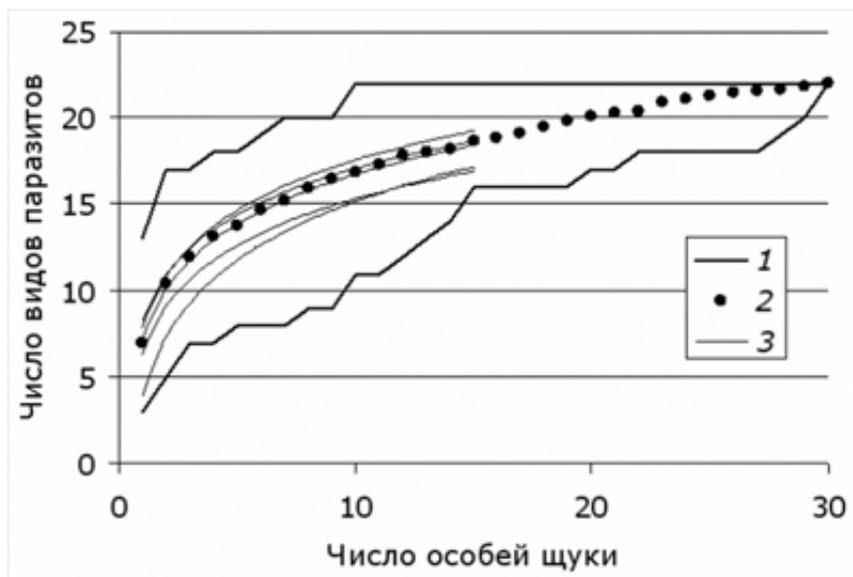


Рис. 9. Тренды для срединных значений пяти выборок по 15 экз. щуки (3) и для полной выборки (30 экз., 2) в границы диапазонов возможных траекторий накопления видового богатства паразитофауны оз. Нюк (1)

Fig. 9. Trends for the median values of five samples of 15 specimens of pike (3) and for the full sample (30 specimens., 2) in the ranges of possible trajectories of accumulation of parasite species richness in the lake Nook (1)

Обсуждение

Представленные материалы позволяют обсудить следующие три темы: насколько обосновано описание большого семейства рядов динамики накопления видового богатства единственной кривой? каковы причины различия динамики накопления видового богатства паразитов в изученных местообитаниях? позволяет ли полученная модель дать количественный прогноз репрезентативного объема паразитофауны данного местообитания?

Как показано в ряде работ (Джиллер, 1988, Poulin, 2007 и др.), одна из причин, затрудняющая сравнение паразитофаун (или компонентных сообществ) – это неравномерность выборочного усилия. Низкие показатели видового богатства могут действительно соответствовать бедной паразитофауне, а могут быть связаны с тем, что большая часть видов паразитов не была обнаружена, хотя паразитофауна составлена большим числом видов. При этом предлагаются различные варианты оценки видового богатства, при которых учитывается эффект неравномерности исследуемой выборки (Poulin, 2007). Следует отметить, что при этом мало уделяется внимания технике формирования рядов накопления видового богатства. Нельзя обсуждать характер этой динамики в отрыве от метода формирования ряда. Как было показано выше, простая (случайная) перестановка проб (рыб) приводит к появлению динамических рядов разной формы (соответственно, и разных моделей); значит, необходим унифицированный алгоритм их формирования. На наш взгляд, таким универсальным приемом может быть усреднение двух рядов с крайними скоростями накопления – максимально быстрого (особи ранжированы в порядке убывания богатства инфрасообщества) и самого медленного (особи ранжированы в порядке возрастания богатства инфрасообщества). Выполненный нами ресамплинг показал, что уже 5 рандомизированных выборок дают средний ряд накопления, практически совпадающий с рядом, построенным по двум крайним траекториям. Технология построения срединного ряда накопления видового богатства позволяет корректно выполнить описание биоразнообразия выборки с помощью логарифмической функции ($s_i = a \times \ln(i) + b$) и подойти к сравнению выборок с разными объемами.

Наши расчеты (которые не отражены в результатах) показали, что логарифмическая функция хорошо подходила только для описания динамики срединного ряда, но плохо соответствовала крайним рядам. Ряд самого медленного накопления видового богатства лучше всего описывался степенной функцией. Ряд накопления с максимальной скоростью одинаково плохо описывался всеми видами простых функций, и высокую адекватность имела только динамическая модель, основанная на зависимости величины прироста биоразнообразия паразитов от добавления очередной новой особи хозяина. Эти факты означают, что те отмеченные в литературе случаи, когда логарифмическая функция плохо описывает кумуляту видового богатства, не следует относить к биологическим феноменам. По большей части – это артефакты, связанные с отсутствием адекватной методики формирования анализируемого ряда; чаще всего такие ряды соответствуют всего лишь последовательности получения данных, но не вариациям структуры изучаемых сообществ. С другой стороны, если логарифмическая функция подходит не к любой динамике накопления биоразнообразия, то ее нельзя считать специфическим «выразителем» процесса пополнения видового списка при росте объемов исследований. Это биологически «бессмысленный», но статистически адекватный инструмент для описания обобщенной динамики серии случайных процессов.

Возвращаясь к биологическому предмету исследований, следует отметить, что эффективнее было бы не только искать возможности нивелировать неоднородность выборочного усилия с применением математического аппарата, но и использовать корректную методологию сбора данных. Репрезентативность выборочного усилия обеспечивается в тех случаях, когда учитываются видовые и экологические особенности хозяина. Необходимо чтобы исследуемая выборка в полной мере характеризовала особенности популяционной структуры фауны паразитов. Это значит, что обязательно следует учитывать соотношение молодых и взрослых особей хозяина. Рыбы разного возраста физиологически и экологически различаются, что определяет их неодинаковую функциональную роль в поддержании численности и видового разнообразия паразитов. Благодаря особенностям экологии, поведения, питания, реактивности внутренней среды и пр. на разных фазах онтогенеза хозяин имеет неодинаковые шансы заразиться. Особи разного возраста получают разные дозы заражения, создают разные условия для выживания паразитов (Иешко, Голицына, 1984). Наблюдаемая на организменном уровне регуляция паразитом своих отношений с окружающей средой через хозяина (Шульман, Добровольский, 1977) прослеживается и при взаимодействии популяций паразита и хозяина. По этой причине при выполнении популяционных исследований важно знать, какая размерно-возрастная группа

обеспечивает наиболее благоприятные условия для поддержания численности паразита, а какая играет подчиненную роль. В этих случаях различия в богатстве исследуемых паразитофаун будут связаны не с неравномерностью выборочного усилия, а с действием существенных для паразитов экологических факторов.

При сопоставлении представленных фактов складывается следующее объяснение разного хода кривых роста видového богатства в разных местообитаниях. В крупных озерах, каким является оз. Нюк, структура популяции щуки представлена многочисленными литоральными и пелагическими группировками (Первозванский, 1985), в силу этих причин в опытных уловах часто встречались рыбы старших возрастов. В малых озерах доля рыб старших возрастов, ведущих пелагический образ жизни, значительно меньше, и поэтому в уловах преобладают рыбы средних и младших возрастов. Отмеченные особенности в возрастной структуре исследованных в разные годы рыб Кимасозера связаны с различной долей возрастных групп щуки в опытных уловах. При доминировании младших возрастов рыб в уловах (Кимасозеро¹) наблюдается обеднение видového богатства фауны паразитов, которая представлена преимущественно облигатными видами паразитов, а при увеличении доли старших возрастов (Кимасозеро²), разнообразие и число обнаруженных видов возрастает.

Таким образом, можно полагать, что основным фактором, непосредственно определяющим богатство паразитарного сообщества щуки, является возрастной состав популяции, который, в свою очередь, определяется особенностями популяционной динамики в специфических условиях обитания (размером озера, разнообразием биотопом, антропогенной нагрузкой и пр.).

Для практики паразитологических исследований остается немаловажным вопрос: позволяют ли построенные кривые зависимости числа обнаруженных видов паразитов от количества обследованных хозяев определить то минимальное число особей, которое содержит репрезентативное число видов в паразитарном сообществе или в паразитофауне конкретного хозяина, его «конечный» репрезентативный объем? Как отмечается в литературе (Петрушевский, Петрушевская, 1960), исследование уже первых 15 экз. рыб позволяет учесть все специфические виды паразитов, зараженность которыми превышает 20 %. Наши данные также показывают, что 15 экземпляров хозяина несут около 100% специфических и до 70 % широко распространенных видов паразитов. «Удача» или «неудача» при сборе полевого материала по паразитофауне отличаются весьма небольшой величиной: прирост объема выборки на 100 % (с 15 до 30 экз.) в лучшем случае повысит информационную насыщенность материалов на 10 %.

Заключение

Под экологическим подходом к изучению фауны паразитов рыб мы понимаем, во-первых, представление о том, что «совокупность паразитов, обитающих в одном каком-либо хозяине, представляет собой своеобразный биоценоз, имеющий свои закономерности развития и свою динамику» (Догель, 1962, с. 227). Следовательно, во-вторых, к этим объектам применимы экологические методы количественного описания биоразнообразия свободно живущих организмов. В-третьих, для объяснения картины паразитарного разнообразия нами были привлечены экологические факторы. Особенность исследования фауны паразитов состоит в том, что в отличие от прочих организмов, для которых единицей оценки биоразнообразия является площадь местообитания, имеющая размер, зависящий от воли и возможностей исследователя, для сообществ паразитов минимальная единица биоразнообразия дискретна и четко определена – это организм одной особи хозяина (в нашем случае – одной рыбы). В этом контексте исследование причин изменчивости видového богатства паразитофауны определенного водоема следует начинать с анализа процесса формирования инфрасообщества (становления биоразнообразия «своеобразного биоценоза» паразитов одной особи хозяина). При таком подходе реализуется важный аспект изучения динамики видového богатства паразитов: распределение паразитофауны рассматривается на разных пространственных уровнях – не только на уровне популяции хозяина, но и на уровне особи хозяина, поскольку хозяин для паразита есть не просто среда обитания, но и территория, определяющая границы биоценоза (инфрасообщества), а значит, и паразитофауны (компонентного сообщества). Выполненное исследование показало, что высокое богатство паразитофауны разных местообитаний связано с более высоким количеством видов паразитов обнаруженных на отдельных особях хозяев (щука оз. Нюк). Кривые наполнения видového списка паразитов по мере роста числа исследованных особей будут существенно отличаться для выборок рыб с разным возрастным составом. При выраженном преобладании в популяции хозяина молодых особей с малым числом видов паразитов, кривая нарастания видového богатства имеет более пологий характер, тогда как при большой доле хозяев с высоким богатством инфрасообществ, темп насыщения

паразитофауны происходит более динамично. При этом группы одновозрастных животных обладают относительно сходным разнообразием паразитов и кривые насыщения видового списка, построенные для разных унивозрастных выборок, будут сходными. Выборки же с разновозрастными особями хозяев будут характеризоваться широким размахом состава индивидуальных инфрасообществ и широким варьированием траекторий кривых биоразнообразия. Это значит, что для стабилизации показателей видового богатства паразитов следует контролировать факторы формирования выборок хозяина, в частности по сезону отлова и возрастному составу (средствами планирования исследований). Еще один путь стабилизации оценок разнообразия фауны паразитов состоит в унификации методов описания показателей биоразнообразия. Однородные результаты для выборок разного объема дает определение срединных значений между крайними траекториями кумуляты видового состава и их сглаживание с помощью логарифмической функции. В данной работе нами предложен общий подход к количественному описанию накопления видового богатства паразитов, в дальнейшем планируется использование предложенного метода для исследования паразитов других хозяев.

Ряд вопросов, рассмотренных в статье, может получить решение только после привлечения более длинных и объемных рядов данных. В числе таких перспективных тем – исследование зависимости типа кривой, описывающей динамику пополнения списка паразитов, от характера распределения числа паразитов в одном хозяине.

Библиография

Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. [Parasites of fish. Study Guide.] Л.: Наука, 1985. 121 с.

Джиллер П. Структура и экологическая ниша. [Structure and ecological niche.] М.: Мир, 1988. 184 с.

Догель В. А. Общая паразитология. [General parasitology.] Л: ЛГУ, 1962. 463 с.

Иешко Е. П., Голицына Н. Б. Анализ пространственной структуры популяции трематоды *Bunodera luciopercae* из окуня *Perca fluviatilis*. [Analysis of the spatial structure of the population fluke *Bunodera luciopercae* perch *Perca fluviatilis*] // Паразитология. 1984. Т. 18, Вып. 5. С. 374–382.

Иешко Е. П., Малахова Р. П., Голицына Н. Б. Экологические особенности формирования фауны паразитов рыб озер системы р. Каменной. [Ecological peculiarities of the fauna of fish parasites Lakes system р. Stone] // Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск, 1982. С. 5–25.

Коросов А. В. Специальные методы биометрии. [Special methods of biometrics.] Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 364 с.

Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных. [Computer analysis of biological data.] Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 84 с.

Мина М.В. Задачи и методы изучения роста рыб в природных условиях. [Objectives and methods of study of the growth of fish in the wild] // Современные проблемы ихтиологии. М.: Наука. 1981. С. 177–195.

Определитель фауны пресноводных паразитов рыб водоемов СССР. Серия определителей по фауне СССР. [Determinant of freshwater fish parasites fauna reservoirs of the USSR. A series of determinants on the fauna of the USSR.] М.-Л.: Изд. ЗИН АН СССР, 1962. Т. 80. 776 с.

Первозванский В. Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование). [Fish ponds area Kostomuksha iron ore deposit (ecology, reproduction, use).] Петрозаводск, «Карелия», 1986. 216 с.

Петрушевский Г. К., Петрушевская М. Г. Достоверность Количественных показателей при изучении паразитофауны рыб. [Reliable quantitative indicators in the study of parasitic fish.] // Паразитологический сборник ЗИН РАН, 1960. Вып. 19. С. 333–343.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. [Study Guide fish.] М.: Пищ. пром-сть. 1966. 376 с.

Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. [Ecology and Systematics of whitefish.] М.: Наука. 1980. 301 с.

Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. [Guide age and growth of fish.] М.: Изд-во АН СССР. 1959. 162 с.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии с использованием R. [Randomization and bootstrap: a statistical analysis in biology using R.] Тольятти, 2012. 151 с. URL: <http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Article/A32/Starb.pdf> (дата обращения: 21.12.2012).

Шульман С. С., Добровольский А. А. Паразитизм и смежные с ним явления. [Parasitism and allied phenomena] // Паразитологический сборник ЗИН АН СССР. 1977. Т. 27. С. 230–263.

Esch G. W., Bush A. O., Aho J. M. Parasite Communities: Patterns and Processes. London: Chapman & Hall, 1990. P. 197–232.

Poulin R. Evolutionary Ecology of Parasite (second edition). New Jersey 08540. Princeton University Press, 2007. 332 p.

Vandermeer J. H. Niche theory // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1972. Vol. 3. P. 107–132.

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации, соглашение 8101.

Estimation of the species richness of fish parasite fauna: an ecological approach

IESHKO
Evgeny

Institute of biology KarSC RAS, ieshko@mail.ru

KOROSOV
Andrey

Petrozavodsk state university, korosov@psu.karelia.ru

Ключевые слова:

parasite fauna
component community
infracommunity
population biology
mathematical models of species richness

Аннотация:

We studied the biological diversity of the parasite fauna in pike from four habitats found in northern lakes of Karelia. The curves of the expected species richness versus sampling effort (the number of examined specimens) dependency were plotted. A universal approach to the description of the new species replenishment dynamics is proposed – including finding (through combinatorial analysis) the median value between the fastest and the slowest paths of the species richness growth followed by approximation using logistic function. Our analysis showed that the leading ecological factors controlling the formation of the parasite species richness in a specific waterbody are the richness of infracommunities and the age composition of the host sample. The sample of 15 host specimens contains at least 80% of all species in the parasite community.



Навстречу «зеленой» экономике: Пути к устойчивому развитию и искоренению бедности. Найроби (Кения); Женева (Швейцария); Москва (Россия): ЮНЕП, 2011. 738 с.

КУДИНОВА
Галина Эдуардовна *Институт экологии Волжского бассейна РАН, gkudinova@yandex.ru*

РОЗЕНБЕРГ
Геннадий Самуилович *Институт экологии Волжского бассейна РАН, genarozenberg@yandex.ru*

ЮРИНА
Владлена Сергеевна *Поволжский государственный университет сервиса, v.yurina@yandex.ru*

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 21 ноября 2012 года

Опубликована: 26 декабря 2012 года

Неснижающийся за последние 20 лет интерес к проблемам устойчивого развития (конференция ООН на высшем уровне под названием «Планета Земля» (Рио-де-Жанейро, 3-14 июня 1992 г.), конференция ООН по устойчивому развитию «Рио + 20» (Рио-де-Жанейро, 20-22 июня 2012 г.) с девизом «Будущее, которое мы хотим – The Future We Want») связан с тем, что экономическое развитие может привести к быстрому накоплению физического и человеческого капитала за счет чрезмерного истощения и деградации природного капитала (даже если совокупный их запас будет постоянным). Главное беспокойство заключается в том, что безвозвратное исчерпание мировых запасов природных богатств (невозобновляемых природных ресурсов) в современном мире имеет пагубные последствия для благосостояния будущих поколений. Поэтому круглая дата – это действительно неплохой повод соотнести планы и результаты их реализации, а также возможность представить, каким бы мог стать и каким стал окружающий нас мир спустя 20 лет, укрепить партнерство в движении к устойчивому развитию на всех уровнях (правительства, корпоративные лидеры, представители гражданского общества и благотворительных организаций), наметить и согласовать методы достижения поставленных целей. Именно в этом контексте и следует рассматривать новый доклад ЮНЕП – Программу ООН по окружающей среде¹ (англ. UNEP, United Nations Environment Programme).

¹ Программа, способствующая координации охраны природы на общесистемном уровне; учреждена на основе резолюции Генеральной Ассамблеи ООН № 2997 от 15 декабря 1972 г. (A/RES/2997(XXVII)); основной целью ЮНЕП является организация и проведение мер, направленных на защиту и улучшение окружающей среды на благо нынешнего и будущих поколений; девиз программы – «Окружающая среда в интересах развития».

В предисловии к докладу (Навстречу «зеленой» экономике..., 2011, с. 7) один из его инициаторов, исполнительный директор ЮНЕП, заместитель Генерального секретаря ООН Ахим Штайнер (Achim Steiner, Германия) подчеркивает, что этот доклад находится «среди ключевых вкладов ЮНЕП в процесс «Рио + 20» и в общие цели решения проблем бедности и формирования устойчивого 21-го столетия». Доклад состоит из введения, трех частей и выводов; он готовился в течение двух лет (с 2009 г.), в его написании были задействованы (если судить по спискам благодарностей) более 650 специалистов, ученых, представителей бизнеса, общественных организаций (сразу заметим, что, к сожалению, следов участия российских представителей мы не нашли).

«Введение: Подготовка перехода к "зеленой" экономике» вводит читателя в проблему. Авторы отмечают, что «притягательности "зеленой" экономики, несомненно, способствовало широко распространенное разочарование в преобладающей экономической парадигме, а также чувство усталости, возникшее из-за многих одновременных кризисов и сбоев рыночных механизмов первого десятилетия нового тысячелетия, включая, в частности, финансовый и экономический кризис 2008 года» (Навстречу «зеленой» экономике..., 2011, с. 14). Основную функцию доклада они видят в развенчивании двух главных мифов – о неизбежном компромиссе между экологической устойчивостью и экономическим прогрессом и о том, что «зеленая» экономика является роскошью, которую могут себе позволить только богатые страны.

ЮНЕП определяет «зеленую» экономику как экономику, которая приводит к «улучшенному благосостоянию людей и социальному равенству, значительно уменьшая экологические риски и экологические дефициты – A Green Economy can be defined as one that results in improved human wellbeing and social equity, while significantly reducing environmental risks and ecological scarcities» (Green Economy Developing..., 2010, p. 7). Сразу заметим, что, как обычно это бывает, только что возникшие представления о «зеленой» экономике вызвали многочисленные споры о самом понятии (во многом именно так и создается видимость «бурной научной деятельности», хотя приблизительно всем понятно, о чем идет речь).

Таким образом, главный вывод, который можно сделать после знакомства с проблемой, состоит в том, что «зеленая» экономика признаёт целью устойчивого развития «улучшение качества жизни людей в пределах ограничений окружающей среды, которые включают борьбу с глобальным изменением климата, за обеспечение энергетической безопасности и устранение экологического дефицита. Однако "зеленая" экономика не может быть сосредоточена исключительно на устранении проблем охраны окружающей среды и дефицита. Она также должна способствовать снятию озабоченностей, связанных с проблемами устойчивого развития и справедливостью с точки зрения разных поколений и искоренения бедности» (Навстречу «зеленой» экономике..., 2011, с. 21-22).

Первая и вторая части доклада посвящены подробному описанию ведущих тенденций в переходе к «зеленой» экономике (увеличивающееся благосостояние людей и социальное равенство, сокращающиеся экологические риски и экологические дефициты). Особый акцент сделан на ожидаемых результатах «озеленения» экономики в большинстве из этих отраслей для увеличения богатств, роста экономики, уровня достойной занятости и сокращения масштабов бедности.

Первая часть – «Инвестиции в природный капитал» – состоит из четырех глав, в которых описываются отрасли, извлекающие выгоду из природного капитала – «Сельское хозяйство» (автор-координатор Ханс Р. Херрен (**Hans Rudolf Herren**)), «Рыболовство» (Рашид Сумайла (**Rashid Sumaila**)), «Вода» (Майк Янг (**Mike Young**)) и «Лес» (Мэриэнн Григ-Грэн (Marianne Grieg-Gran) и Стив Бэсс (**Steve Bass**)); два последних раздела правильнее было бы перевести как «Водное хозяйство» и «Лесное хозяйство». Эти главы содержат много интересной и полезной информации (глобальные и сравнительные оценки для разных стран тех или иных параметров, связанных с «зеленой» экономикой). Пересказывать их нет необходимости; эти материалы вполне могут стать дополнением к лекционным курсам по устойчивому развитию. Укажем только на некоторые результаты, которые должны были бы рекомендовать для включения в доклад отечественные исследователи и специалисты.

Одним из направлений «озеленения» экономики сельского хозяйства должна стать оптимизация агроландшафтов (Миркин и др., 1992, 1993, с. 26-28; Миркин, Хазиахметов, 2000а, б). Об этом писал еще в XIX в. патриарх отечественной агроэкологии А. Т. Болотов (1988, с. 121): «Соблюдение должной пропорции между скотоводством и хлебопашеством есть главнейший пункт внимания сельского хозяйства. Сии две вещи так между собою связаны, что если одна упущена будет, то неминуемо нанесет вред и другой». За последние десятилетия из сельскохозяйственного оборота Российской Федерации было выведено свыше 26 млн га земель, что составляет 22 % посевных площадей (примерно равно территории поднятой когда-то целины). С одной стороны (экологической) – это позитивный процесс, особенно в степных и лесостепных районах страны; однако его стихийное течение снижает экономическую и природоохранную эффективность. Естественно, что соотношение «пашня : сенокосы : пастбища» будет разным для каждой природно-климатической зоны (а может, будет еще более «тонко» обусловлено). Такого рода анализ был проведен для территории Волжского бассейна (Розенберг, 2009, с. 409-414). В результате были сделаны следующие выводы: во-первых, в Волжском бассейне в целом имеет место «перевыпас» крупного рогатого скота (КРС; еще раз повторимся – по существующей структуре агроландшафтов) – на 21.6 % (весьма заметная величина). Во-вторых, лишь на 7 территориях из 41 имеется возможность незначительно увеличить стадо КРС – это, прежде всего, Республика

Башкортостан (за счет высокой доли сенокосов), Рязанская и Астраханская области (за счет пастбищ). Наконец, имеется группа территорий (Республики Татарстан, Мордовия, Удмуртия, Чувашия; Саратовская, Самарская, Московская области), где даже для поддержания существующего количества голов КРС необходимо за счет пашни увеличить долю сенокосов и пастбищ. Все это позволит оптимизировать структуру сельскохозяйственных территорий, что и работает на «зеленую» экономику.

Одной из главных причин нарушения нормального функционирования водных экосистем и ухудшения качества вод в нашей стране является несовершенство системы нормирования антропогенной нагрузки. В частности, в качестве критериев нормирования применяются одинаковые для всей территории России предельно допустимые концентрации (ПДК), которые зависят только от вида водопользования и не учитывают региональных особенностей формирования природных вод. В результате устанавливаются ошибочные приоритеты управления антропогенной нагрузкой. Таким образом, экологическое нормирование является ключевой проблемой в формировании и экологической безопасности, и принципов «зеленой» экономики. Более чем два десятилетия назад в России был поставлен вопрос о необходимости определения допустимых экологических нагрузок и адекватных ограничений (нормирования) существующих антропогенных воздействий с учетом всей совокупности возможного вредного воздействия многих факторов и природной специфики объектов. В этом контексте представляется целесообразным ввести региональные нормативы качества вод или бассейновые допустимые концентрации (БДК) в целях нормирования антропогенной нагрузки для веществ двойного генезиса (формирующихся под действием природных и антропогенных факторов) (Селезнёв, Селезнёва, 1998; Селезнёва, 2007; Селезнёва, Селезнёв, 2010; Селезнёва и др., 2012; Розенберг и др., 2011). Разработка и внедрение БДК позволит исправить ситуацию, когда ПДК, с одной стороны, необоснованно завышены (для Куйбышевского и Саратовского водохранилищ на Волге, например, – по нитратам и фосфатам), а с другой – занижены (по меди и цинку) и не могут быть соблюдены в силу естественных причин, обусловленных природными особенностями водных объектов.

Вторая часть «Инвестиции в энерго- и ресурсоэффективность» обсуждаемого доклада состоит из семи глав: «Возобновляемая энергетика» (авторы-координаторы Тон ван Дрил (van Dril Ton), Рауф Саиди (Saidi Raouf), Ксандер ван Тилбург (van Tilburg Xander) и Дерек Итон (Derek Eaton)), «Производство» (лучше – «Промышленность»; Роберт Айрис (Robert U. Ayres) и Корнис ван дер Лугт (Cornis van der Lugt)), «Отходы» (Прасад Модак (Prasad Madoka)), «Здания» (лучше – «Строительный комплекс»; Филипп Роуд (Philipp Rode), Рики Бёрдетт (Richard Burdett) и Хоана Карла Соарес Гонзалвес (Joana Carla Soares Gonsalves)), «Транспорт» (Холгер Далкман (Holger Dalamann) и Ко Сакамото (Kou Sakamoto)), «Туризм» (Лоуренс Пратт (Lawrence R. Pratt)), «Города» (лучше – «Городское (коммунальное) хозяйство»; Филипп Роуд (Philipp Rode) и Рики Бёрдетт (Richard Burdett)). Здесь обсуждаются те отрасли, которые могут быть охарактеризованы как «созданный капитал» и традиционно считаются «коричневыми» отраслями экономики. В докладе отмечаются большие возможности именно этих отраслей в сбережении ресурсов и энергии. В частности, показано, что это сбережение может стать ведущим элементом экономического роста и повышения уровня занятости, а также, в некоторых случаях, иметь важные последствия для искоренения бедности. Эффективность использования ресурсов является многоаспектной темой, поскольку охватывает энергоэффективность производств и мест обитания, эффективность материалов в производстве и улучшение управления отходами. Здесь также можно сделать некоторые комментарии.

Авторы доклада считают (Навстречу «зеленой» экономике..., 2011, с. 236), что «возобновляемая энергия может дать ответы на два основных вызова современности: удовлетворить растущий глобальный спрос на энергетические услуги и уменьшить при этом негативные воздействия, связанные с современным производством и использованием». Заметим, что о возобновляемой энергетике в «Стратегии-2020» (Итоговый доклад..., 2012) лишь вскользь упоминается в главе 13 «Политика охраны здоровья», когда говорится об охране окружающей среды и экологической политике (с. 411, 414, 423). То же самое можно сказать и о другом документе, подготовленном к саммиту «Рио + 20» (Доклад «О реализации...», 2012), где о возобновляемой энергии немного говорится только в разделах 2.2 «Зеленая экономика» (с. 52, 53) и 2.3 «Устойчивая энергетика» (с. 57–59). В какой-то степени, возможно, это и оправданно. По крайней мере, правительство выступает достаточно последовательно и, отмечая, что на долю атомной и гидроэнергетики у нас в стране приходится порядка 33 % производства электроэнергии, основное направление своей деятельности видит в выполнении Указа Президента Российской Федерации от 4 июня 2008 г. № 889 «О некоторых мерах по повышению энергетической и экологической эффективности российской экономики», в котором поставлена задача снижения на 40 % уровня энергоёмкости ВВП² к 2020 г. На достижение этих же целей направлены «Энергетическая

Кудинова Г. Э., Розенберг Г. С., Юрина В. С. Навстречу «зеленой» экономике: Пути к устойчивому развитию и искоренению бедности. Найроби (Кения); Женева (Швейцария); Москва (Россия): ЮНЕП, 2011. 738 с. // Принципы экологии. 2012. № 4. С. 41-48.

стратегия России на период до 2030 года» (утверждена распоряжением Правительства РФ от 13 ноября 2009 г., № 1715-п) и государственная программа «Энергосбережение и повышение энергетической эффективности на период до 2020 года» (утверждена распоряжением Правительства РФ от 27 декабря 2010 г., № 2446-п). Естественно, отечественное ЖКХ, являющееся основным потребителем (можно сказать, «разбазаривателем») электроэнергии, нуждается в экстренной модернизации; но не будем забывать и о других возобновляемых источниках энергии (солнечной, ветровой, гидротермальной, переработки отходов и биомассы), которые могут иметь серьезное региональное значение. «Настоящее и ближайшее будущее развитие использования ВИЭ (*возобновляемые источники энергии – авторы*) связаны в первую очередь с установками, использующими биомассу (отходы древесины, технических культур), а также с малыми ГЭС, для развития которых значительные возможности существуют **во многих регионах России** (выделено нами – авторы)... Россия является крупным производителем биотоплива. Около 140 предприятий выпускают почти 1,9 млн т биотоплива в год, в том числе около 1 млн т древесных пеллет (*англ. pellets – топливные гранулы; 6 % мирового производства*)» (Доклад «О реализации...», 2012, с. 58). Это ставит (как и в двух вышеприведенных примерах с региональными соотношениями «пашня : сенокосы : пастбища» или БДК) **важную задачу районирования территории России как по отдельным параметрам, так и по всему комплексу «зеленой» экономики**. Такого рода атлас может оказаться весьма полезным при выработке конкретных мер достижения целей, например, сформулированных в «Экологической доктрине Российской Федерации» (2002) и «Основах государственной политики в области экологического развития Российской Федерации на период до 2030 года» (утверждены Президентом 30 апреля 2012 г.).

² Валовой внутренний продукт; «ВВП не является адекватным показателем для отражения многих важных аспектов социально-экономического развития, в частности социальных и экологических факторов» (Доклад «О реализации...», 2012, с. 44).

Ярким примером отрасли «зеленой» экономики может служить **экологический туризм**. Для жителей Европы, Японии и Америки путешествия по охраняемым природным территориям давно стали одним из самых популярных видов отдыха, а принципы экологического туризма – незыблемыми правилами поведения на природе. Слово «экотуризм» стало синонимом «эковоспитания». Возрастающий спрос в этом секторе туризма приводит к созданию новых особо охраняемых природных территорий, в первую очередь национальных и природных парков. Экотуризм, как отрасль экономики, оказывает существенное влияние на развитие регионов. Он позволяет увеличить поступления в бюджет, создать дополнительные рабочие места и в результате улучшить экономическую ситуацию, что ведет к снижению уровня бедности. Большое значение экотуризма заключается и в том, что он способствует росту финансовых инвестиций в поддержание и развитие природных экофондов региона. Все эти положительные моменты, которые уже действуют в «туристически развитых» государствах (например, граждане США совершают внутри страны приблизительно 800 млн туристических поездок в год; из них более 300 млн поездок приходится на посещение национальных парков США (Дегтярев и др., 2003)), должны найти свое место и в «зеленой» экономике России. Однако сегодня уровень развития туризма в России не соответствует ни потребностям населения в рекреационных услугах, ни возможностям экономики. На туризм в начале нового века приходилось лишь 0.4 % ВВП и 1.8 % экспорта страны (Природные ресурсы..., 2001). Причем основная часть иностранцев, приезжающих в Россию с частными, деловыми и туристическими целями, приезжает из стран СНГ. Что касается внутреннего туризма, то за последние годы популярность его снизилась, чему способствовало расширение предложений зарубежных поездок, которые сравнимы по стоимости с поездками по стране (а в некоторых случаях – дешевле и с несравненно более качественным набором услуг). И в этой сфере «зеленой» экономики необходимо провести **инвентаризацию, районирование** и создать общероссийский атлас рекреационных услуг (пример такого рода атласа имеется (Атлас туристических..., 2007)).

Некоторым методическим подходам посвящена последняя, третья, часть доклада «Поддержка перехода к глобальной "зеленой" экономике», которая состоит из трех глав. В первой из них – «Моделирование глобальных "зеленых" инвестиционных сценариев» (автор-координатор – Андреа М. Баси (Andrea M. Bassi)) – проверяется основная гипотеза, положенная в фундамент доклада: «инвестиции в окружающую среду дают положительные макроэкономические результаты в дополнении к улучшению окружающей среды» (Навстречу «зеленой» экономике..., 2011, с. 596). В качестве инструмента-модели используется Threshold-21 (T21)³, разработанная в 1980 г. в Millennium Institute (США) для комплексного долгосрочного планирования национального развития. За 30 лет были построены модели T21 устойчивого развития для мира в целом (1980), Китая, Канады, Бангладеш,

Кудинова Г. Э. , Розенберг Г. С. , Юрина В. С. Навстречу «зеленой» экономике: Пути к устойчивому развитию и искоренению бедности. Найроби (Кения); Женева (Швейцария); Москва (Россия): ЮНЕП, 2011. 738 с. // Принципы экологии. 2012. № 4. С. 41-48.

Туниса, Малави, Италии, Камбоджи, Гайаны, Папуа, Таиланда, США (2002), Мозамбика, Кабо-Верде, Ганы, США (вторая версия, 2004), Ямайки, США (третья версия, 2007), Северной Америки, США (четвертая версия, 2009), Свазиленда, Сенегала, глобальная модель по заказу ЮНЕП в рамках «зеленой» экономики (Qu et al., 2001), Кении, Мали (Historical..., 2012).

³ Название «Threshold-21» – «Порог-21» принято из убеждения авторов модели в том, что XXI в. должен стать пороговым для человечества.

T21 интегрирует экономический, социальный, природный, ресурсный блоки в единую имитационную модель достижения устойчивого состояния в отдельно взятом государстве (более 800 параметров и еще большее число связывающих их уравнений), в группе государств и для мира в целом. Это позволяет строить динамические модели для комплексного долгосрочного планирования национального развития. Модель несет функцию обучения: «разыгрывание» с ее помощью и сравнительный анализ различных политических сценариев углубляет у пользователей понимание проблем в области развития и помогает им определить комплекс мер, которые, как правило, ведут к поставленной цели. Особенностью T21 является ее «прозрачность»: структура модели содержательно интерпретируется в терминах, понятных не только разработчикам с высокой математической квалификацией, но и заказчикам (политикам, экономистам, менеджерам, природоохранникам, врачам и др.). Поэтому, если результаты моделирования того или иного сценария не удовлетворяют исследователя, он может посмотреть на процесс моделирования и определить, какие переменные оказали влияние на нежелательный результат; эти переменные в дальнейшем могут быть скорректированы в новом сценарии, и моделирование повторяется до тех пор, пока желаемый результат не будет достигнут.

Две следующие главы – «Благоприятные условия» (Питер Вудерс (Peter Wooders)) и «Финансы» (Пол Клементс-Хант (Paul Clements-Hunt)) – вполне логичны после краткого, но всестороннего обзора результатов моделирования. В них рассматриваются благоприятные условия, гарантирующие успешный переход к «зеленой» экономике, а также соответствующие внутренние финансовые меры и стратегические реформы, международное сотрудничество через торговлю, финансы, инфраструктуру рынка и пр. В докладе подчеркивается, что для того чтобы быть «зеленой», экономика должна стать не только эффективной, но и справедливой (на отечественном сленге – «социально ориентированной»). Благоприятность условий сведена авторами в пять ключевых сфер, «которые могли бы быть использованы правительствами на всех уровнях при принятии политических решений в краткосрочной и среднесрочной перспективе с целью введения инновационных и трансформационных изменений, которые могут появиться в дальнейшем в результате координации совместной деятельности по "зеленой" экономике между различными отраслями» (Навстречу «зеленой» экономике..., 2011, с. 675). Это государственные инвестиции и расходы (оптимизация затрат в областях, стимулирующих «зеленую» экономику); использование экологических налогов и других рыночных инструментов, чтобы минимизировать внешние воздействия на окружающую среду и компенсировать слабость рынка; реформы экологически вредных правительственных субсидий (ограничение правительственных расходов в областях, истощающих природный капитал); улучшение основ (повышение надежности) нормативно-правового регулирования и усиление международного управления. Для нашей страны все это абсолютно ново и находится в нулевой точке отсчета.

В последней главе «Финансы» подчеркивается, что глобальный переход к «зеленой» экономике потребует значительных финансовых ресурсов. При этом финансовые инвестиции (по данным Международного энергетического агентства, субсидии на ископаемое топливо в мире в пять раз больше, чем на возобновляемые источники энергии), банковское дело и страхование представляются главными каналами финансирования «зеленой» экономики (рост и все нарастающее «позеленение» капитала, появление новых рыночных инструментов («углеродное» финансирование, «зеленые» стимулирующие фонды, банки «зеленых» инвестиций, «зеленые» облигации и пр.) открывают возможности для крупномасштабного финансирования глобального «зеленого» экономического преобразования (Навстречу «зеленой» экономике..., 2011, с. 688)). Авторы доклада подчеркивают, что государственная поддержка выступает только в качестве пускового механизма такого экономического преобразования. Аналогичные мысли находим и в отечественном документе (Доклад «О реализации...», 2012, с. 58-59): «Учитывая, что в настоящее время без государственной поддержки экономически эффективное использование возможно лишь в отношении незначительно части доступных ресурсов ВИЭ, государством предусматриваются дополнительные механизмы стимулирования реализации

Кудинова Г. Э., Розенберг Г. С., Юрина В. С. Навстречу «зеленой» экономике: Пути к устойчивому развитию и искоренению бедности. Найроби (Кения); Женева (Швейцария); Москва (Россия): ЮНЕП, 2011. 738 с. // Принципы экологии. 2012. № 4. С. 41-48.

проектов использования ВИЭ, включающие предоставление субсидий, меры тарифного и налогового регулирования, меры институционального характера. Долгосрочная задача в этой области – добиться естественной конкурентоспособности использования большинства видов ВИЭ по сравнению с ископаемыми видами органического топлива».

Между 2007 г. и серединой 2010 г. около 557 млрд дол. (\approx 160 млрд дол. в год) было использовано только на глобальном рынке возобновляемой энергетики (произошло 4-кратное увеличение ежегодных инвестиций (Навстречу «зелёной» экономике..., 2011, с. 696)). Для сравнения: ежегодная «стоимость» государственной программы «Энергосбережение и повышение энергетической эффективности на период до 2020 года» составляет приблизительно 30 млрд дол. (Доклад «О реализации...», 2012, с. 53) и если учесть (повторимся), что по официальной отчетности возобновляемая энергетика (атомная и гидроэнергетика) для России составляют треть производства всей электроэнергии, то отечественный рынок возобновляемой энергетики должен быть оценен примерно в 10 млрд дол. в год (чуть более 6 % от всех ежегодных затрат в этом сегменте экономики). Цифра вполне разумная, была бы политическая воля ее достичь...

Моделирование и анализ перехода к «зеленой» экономике показали, что «уровень необходимых дополнительных инвестиций составляет 1–2.5 % глобального ВВП ежегодно до 2050 г.» (Навстречу «зелёной» экономике..., 2011, с. 729). Авторы доклада уверены, что такие средства вполне можно привлечь при условии реализации **продуманной государственной политики и использования инновационных механизмов финансирования**. Собрать, поделить и эффективно использовать их – цель следующего десятилетия под флагом «Будущее, которое мы хотим».

Библиография

Атлас туристических ресурсов Республики Башкортостан / Под ред. А. Н. Дегтярева. Уфа, 2007. 275 с.

Болотов А. Т. Избранные труды. М.: Агропромиздат, 1988. 416 с.

Дегтярев А. Н., Усманов Ю. И., Солодилова Н. З., Матвеева Л. Д. Природный комплекс Южного Урала как туристический ресурс: эколого-экономические аспекты // Изв. Самар. НЦ РАН. 2003. Т. 5, № 2. С. 240–248.

Доклад «О реализации принципов устойчивого развития в Российской Федерации. Российский взгляд на новую парадигму устойчивого развития. Подготовка к "Рио + 20"». М., 2012. 80 с.

Итоговый доклад о результатах экспертной работы по актуальным проблемам социально-экономической стратегии России на период до 2020 г. «Стратегия-2020: Новая модель роста – новая социальная политика». [Б. м.], 2012. 864 с. URL: <http://2020strategy.ru/documents/32710234.html> (дата обращения: 28.03.2012).

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Злобин Ю. А. Плодородие вашего участка (Советы фермеру и садоводу-любителю). М.: Знание, 1993. 48 с. (Усадьба. Подворье. Ферма, № 1–2).

Миркин Б. М., Хазиахметов Р. М. Устойчивое развитие – продовольственная безопасность – агроэкология // Экология. 2000а. № 3. С. 180–184.

Миркин Б. М., Хазиахметов Р. М. О концепции экологически ориентированного управления степной агроэкосистемой // Степной бюл. 2000б. № 8. С. 30–34.

Миркин Б. М., Хазиев Ф. Х., Хазиахметов Р. М. Сестайнинг агроэкосистем: история, концепция, конструктивный подход. Препринт. Уфа: Башк. НЦ УрО РАН, 1992. 36 с.

Навстречу «зелёной» экономике: Пути к устойчивому развитию и искоренению бедности. – Найроби (Кения); Москва: ЮНЕП, 2011. 738 с. (Towards a Green Economy: Pathways to Sustainable Development and Poverty Eradication. Nairobi (Kenya); Geneva (Switzerland): UNEP, 2011. 626 p.)

Природные ресурсы и окружающая среда России (Аналитический доклад) / Под ред. Б. А. Яцкевича, В. А. Пака, Н. Г. Рыбальского. М.: НИИ-Природа, РЭФИА, 2001. 572 с.

Кудинова Г. Э. , Розенберг Г. С. , Юрина В. С. Навстречу «зеленой» экономике: Пути к устойчивому развитию и искоренению бедности. Найроби (Кения); Женева (Швейцария); Москва (Россия): ЮНЕП, 2011. 738 с. // Принципы экологии. 2012. № 4. С. 41-48.

Розенберг Г. С. Волжский бассейн: на пути к устойчивому развитию. Тольятти: ИЭВБ РАН; Кассандра, 2009. 477 с.

Розенберг Г. С., Евланов И. А., Селезнёв В. А. и др. Опыт экологического нормирования антропогенного воздействия на качество воды (на примере водохранилищ Средней и Нижней Волги) // Вопросы экологического нормирования и разработка системы оценки состояния водоемов: Материалы объединенного пленума Научного совета ОБН РАН по гидробиологии и ихтиологии, Гидробиологического общества при РАН и Межведомственной ихтиологической комиссии (Москва, 30 марта 2011 г.). М.: Т-во науч. изданий КМК, 2011. С. 5-29.

Селезнёв В. А., Селезнёва А. В. Методика расчета предельно допустимых сбросов и временно согласованных сбросов веществ в поверхностные водные объекты со сточными водами (проект) // Экология и пром-сть России. 1998. № 12. С. 32-36.

Селезнёва А. В. Экологическое нормирование антропогенной нагрузки на водные объекты. Самара: Самар. НЦ РАН, 2007. 107 с.

Селезнёва А. В., Селезнёв В. А. Проблемы восстановления экологического состояния водных объектов // Водное хозяйство России. 2010. № 2. С. 28-44.

Селезнёва А. В., Селезнёв В. А., Сайридинов С. Ш. Инструмент превентивного воздействия. Экологическое нормирование биогенной нагрузки на источники питьевого водоснабжения (на примере Саратовского водохранилища) // Вода-Magazine. Водопользование, водоснабжение, водоотведение. 2012. № 4 (56). С. 40-43.

Экологическая доктрина Российской Федерации (одобрена распоряжением Правительства РФ от 31 августа 2002 г., № 1225-п). М., 2003. 32 с.

Green Economy Developing Countries Success Stories / Sukhdev P., Stone S., Nuttall N. Geneva (Switzerland): United Nations Environment Programme, 2010. 26 p.

Historical Development and Applications of the T21 Model. [Б. м.]: Millennium Institute, 2012. URL: http://threshold21.com/integrated_planning/tools/T21/timeline.html (дата обращения: 11.11.2012).

Qu Weishuang, Barney G. O., Symalla D. J., Martin L. A. The Threshold-21: national sustainable development model // Integrated Global Models of Sustainable Development: Encyclopedia Technology, Information, and Systems Management Resources: Part of Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS) / Ed. by Akira Onishi. Oxford(UK): Developed under the Auspices of the UNESCO, EOLSS Publ., 2001. V. II. P. 78-87.

Towards a "green" economy: The way to sustainable development and poverty eradication. Nai-robi (Kenya), Geneva (Switzerland), Moscow (Russia): UNEP, 2011. 738 p.

KUDINOVA
Galina

Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS,
gkudinova@yandex.ru

ROZENBERG
Gennady

Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS,
genarozenberg@yandex.ru

Кудинова Г. Э. , Розенберг Г. С. , Юрина В. С. Навстречу «зеленой» экономике: Пути к устойчивому развитию и искоренению бедности. Найроби (Кения); Женева (Швейцария); Москва (Россия): ЮНЕП, 2011. 738 с. // Принципы экологии. 2012. № 4. С. 41-48.

**YURINA
Vladlena**

**Povolzhsky State University of Service,
v.yurina@yandex.ru**



УДК 574:591.9

Ландшафтная, экологическая и факторная зоогеография (методы, подходы, реализация)

РАВКИН
Юрий Соломонович

*Институт систематики и экологии животных СО РАН,
zm@eco.nsc.ru*

Ключевые слова:

зоогеография ландшафтная
факторная
экологическая

Аннотация:

Рассмотрены реализация и развитие идей А. П. Кузякина в области ландшафтной зоогеографии. Показано, что методы сбора и обработки данных претерпели за 50 лет существенные изменения в сторону увеличения надёжности и разрешающей способности собираемой информации, а также глубины её анализа. Рекомендации А. П. Кузякина по оптимизации объёма трудозатрат на проведение исследований с необходимой и достаточной точностью оказали положительное влияние на ход решения поставленных задач. По сравнению с перспективами намеченного А. П. Кузякиным направления, отмечены бóльшая детализация и упорядочение сбора данных, повышенное внимание к аналитической части исследований, в частности использование современных методов обработки и визуализации результатов, а также к их теоретическому осмыслению.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 12 декабря 2012 года

Опубликована: 28 февраля 2013 года

Памяти Александра Петровича Кузякина

В 2012 г. исполнилось 50 лет со дня выхода в свет книги Александра Петровича Кузякина «Зоогеография СССР» (1962). Недавно, подводя итоги работы лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН, я с благодарностью назвал его имя в числе своих учителей (Равкин, 2012; Ravkin, 2012). Фактически А. П. Кузякину принадлежит формулировка направления наших исследований и задач, которые мы решали и решаем до сих пор. Недавно я перечитал его упомянутую выше основную зоогеографическую публикацию (Кузякин, 1962) и мне показалось интересным сопоставить предположенный автором ход развития ландшафтной зоогеографии с его реализацией, а также различия в наших представлениях.

Раздел монографии «От автора» Александр Петрович начинает с утверждения о необходимости в пособии для учителей специального рассмотрения всей территории СССР, а не только Голарктической области, как это сделано Н. А. Бобринским и Н. А. Гладковым (1961). А. П. Кузякин отличался искренним патриотизмом, даже в науке. Мы же нередко и теперь стыдливо прячемся за ущербное понятие «Северная Евразия» или не менее «патриотично» ограничиваемся территорией России, хотя логичнее было бы поступать подобно, скажем, Б. К. Штегману (1938) и Б. А. Кузнецову (1950), рассматривавшим зоогеографические закономерности в пределах более естественных границ, чем государственные. А. П. Кузякин, проявляя свойственный ему полемический темперамент, пишет о неприемлемости смешения географических и зоологических принципов в описании, хотя «смежность» зоогеографии часто делает это неизбежным, а разная полнота изложения связана с различиями в возможностях описания.

Александр Петрович считал также недопустимым относить переходные зоны (лесостепье и полупустыни) в качестве подзон к основным «типичным» зонам (к степной и пустынной). Наверное, это не столь принципиально, т. к. сам подход к рассмотрению конкретных фаун и животного населения по ландшафтным зонам и подзонам, выделенным по растительности, есть приём анализа изменений по заданным градиентам среды. Он вполне правомерен и оправдан, но не избавляет от необходимости выявления собственного, имманентного, градиента фаунистических или населенческих изменений по различным группам животных и сопоставления выявленных различий с градиентами климата, растительности и т. д., оценки степени их корреляции или причинно-следственных связей. А. П. Кузякин так же, как и ряд его предшественников и многие современные исследователи, считал, что границы зон, подзон, ландшафтов и т. д. едины для всей биоты и составляющих её блоков, в то время как это утверждение требует предварительного исследования и оценки степени совпадения их границ (Равкин, 1991).

В том же разделе автор сетует, что у предшественников и в программе курса зоогеографии для пединститутов слабо показаны аспекты приложения результатов зоогеографических работ и не отражены способы воздействия на вредоносные виды, а также методы учёта животных. С этими упреками можно согласиться, если рассматривать курс не как учебно-фактологическое изложение общих представлений, а как наставление для будущих исследователей. А. П. Кузякин рассматривал свой труд именно так и рассчитывал на школьных учителей и преподавателей других учебных заведений, а также на студентов как на потенциальных участников сбора материалов. К сожалению, надежды автора на широкое распространение изложенной системы ценностей не оправдались; как и прежде, зоогеографические материалы собирают в основном профессиональные зоологи.

Здесь же и далее во введении А. П. Кузякин разъясняет различие понятий зоогеографии и геозоологии, объединяя их в географию животных, правда, только суши. При этом он, ссылаясь на представления Л. С. Берга (1947), к геозоологии относит изучение географического распространения зоологических «предметов и явлений», а к зоогеографии – рассмотрение закономерных группировок этих вещей на поверхности Земли (Кузякин, 1962, с. 4). Географию Л. С. Берг называл учением о географических ландшафтах. Ландшафтом он считал совокупность или группировку «предметов или явлений, в которой особенности рельефа, климата, вод, почвенного и растительного покрова и животного мира, а также, до известной степени, деятельности человека сливаются в единое гармоническое целое, типически повторяющееся на протяжении данной зоны Земли» (Кузякин, 1962, с. 26). Из этого определения следует, что «предметы и явления» входят в ландшафт и, соответственно, их тоже изучают в рамках географии. Кроме того, целостность и гармоничность почти всегда принимали (в части животного населения) как априорную данность и почти никогда не исследовали специально. А. П. Кузякин в личной беседе со мной говорил со свойственной ему уверенностью, что все границы зон, подзон и ландшафтов «обязательны» для животного населения, а если они не совпадают, то такие ландшафтные границы надо пересматривать. Однако эти представления существенно идеализированы, поскольку все границы в значительной мере условны, как правило, размыты и не совпадают один к одному по разным блокам, составляющим ландшафты, особенно по населению отдельных групп животных, которые всегда в той или иной мере подвижны и нередко реагируют на стык разных ценозов увеличением обилия или постепенностью изменений.

А. П. Кузякин ввёл диагностическое (распознавательное) определение ландшафта, которое формально распространено только на зональные ландшафты. Поэтому неясно, как быть с азональными и интразональными ландшафтами. Автор настоящей публикации, как и А. П. Кузякин, относит их к зональным же, но, в отличие от своего предшественника, считает, что у этих ландшафтов собственная зональность, не обязательно совпадающая с изменением растительности плакоров. А. П. Кузякин относил их к зонам, в которых они находятся. Вообще, навязывание чему-либо границ, проведённых по признакам, не свойственным объекту изучения (животному населению – по растительности или ландшафтам), методологически некорректно и оправданно в двух случаях: 1) для проведения условных границ наименьшей единицы рассмотрения (при сборе) и 2) при заданном градиенте рассмотрения, например по подзонам, зонам, высотным поясам. Тогда степень совпадения границ не обсуждают и рассматривают лишь тренды – направленные изменения по заданным исследователем градиентам. В принципе, они могут отчасти совпадать с естественными (имманентными) изменениями сообществ, но это необходимо доказывать либо принимать в качестве исходного допущения, не забывая о его гипотетичности.

А. П. Кузякин считал, что зоогеография должна изучать животное население ландшафтных зон, районов и ландшафтов, а геозоология – распространение (ареалы) отдельных видов, систематических

групп и фаунистических комплексов. Теоретически такое разделение возможно, но фактически из него не ясно: куда, скажем, относить изучение распределения отдельных составляющих население видов и ареалов с их внутренней дифференциацией. Так, зоогеограф, изучая население птиц, оценивает обилие всех или части встреченных видов, собирает данные, пригодные для анализа в рамках обоих направлений, так же как и геозоолог, проводя учёты для выявления распределения птиц внутри ареала, собирает материал, пригодный для изучения населения, по крайней мере для уточнения обилия отдельных видов. О взаимной пригодности таких данных с некоторыми оговорками пишет и А. П. Кузякин.

Нам кажется, что в данном примере оба исследователя работают в рамках географии животных, но из-за специфики поставленных задач и систем ценностей могут быть устремлены в область или зоологии, или географии (Равкин, Лукьянова, 1976; Равкин, Ливанов, 2008). В первом случае они дополняют совокупность зоологических знаний о надорганизменных системах (их систематических и морфологических, экологических и биологических особенностей) информацией о распространении и обилии животных, а также о факторах, определяющих эти характеристики. Во втором случае дополняют географические знания о ландшафтах – той же информацией, включая закономерности пространственных изменений животного населения (любого объёма – от одного вида до совокупности всех животных). К зоогеографическим или эколого-географическим и, соответственно, географическим могут быть отнесены все исследования территориальной неоднородности зоологических объектов и явлений, а также их соотношений и функциональных особенностей, если эти работы выполнены или их результаты использованы при изучении ландшафтной сферы Земли. В случае если они выполнены, использованы или направлены для формирования иных представлений, они должны быть отнесены к геоэкологическим или геоэкологическим исследованиям и, соответственно, к зоологии или экологии. Основное различие заключено в системе ценностей исследователя, в его стремлении вширь (зоогеограф) или вглубь (зоолог, эколог).

Это хорошо может быть показано на примере эволюции исследовательских интересов О. В. Бурского (Бурский и др., 1978; Бурский, 2007). Сначала он вместе с коллегами изучал население птиц приенисейской тайги на разрезе от южных тундр до подтаёжных лесов. Позднее стал проводить стационарные экологические исследования и с методики маршрутных учётов перешёл на площадочные. Круг интересов был сужен до видов певчих птиц в гнездовой период (только воробьиные, без врановых, ласточек и клестов), т. е. только тех, кого можно считать на площадках по песням самцов. Вместо разреза он более 25 лет работал на одних и тех же площадках лишь в некоторых местообитаниях и фактически сосредоточил своё внимание на отдельных видах (в анализе пока не более десяти), но зато со значительной детализацией и сбором данных в многолетнем аспекте. Сотрудники нашей лаборатории за тот же период провели однолетние учёты птиц, повторяя их через каждые две недели в течение 3.5 месяцев и зимой, попутно учитывали земноводных, пресмыкающихся и мелких млекопитающих на трёх разрезах – от арктических тундр до степей Казахстана на Западно-Сибирской равнине и в четырёх провинциях Алтая от предгорий до высокогорий (всё в ранге ландшафтного урочища во всех местообитаниях, включая водно-околоводные и антропогенные сообщества). Конечно, специалистов было задействовано значительно больше, но дело именно в цели, в устремлённости, а не в объёме данных.

В задачи зоогеографии А. П. Кузякин включал «изучение количественного состава животного населения, выявление состава фоновых (ландшафтных) видов животных в разных зонах, районах и ландшафтах; изучение связей и взаимоотношений фоновых животных как между собой, так и с другими элементами географической среды, влияния животных на ландшафт в особенности; изучение изменений животного населения во времени» (Кузякин, 1962, с. 5). Первые две задачи чисто инвентаризационные, т. е. сводятся к сбору материала. Это, конечно, необходимый этап исследования, но не совсем понятно, почему задан единственный ранг (ландшафт в пределах зоны и района), в то время как работы можно проводить и в частях ландшафтов (местность, урочище¹, фация и даже внутри последней). Видимо, автор стремился как можно больше упростить задачу, а также методики, чтобы эти работы могли быть выполнены школьниками, школьными учителями, студентами и преподавателями. Но такое огрубление по территории не соответствует изучению связей и взаимоотношений животных как между собой, так и с географической средой, о которых А. П. Кузякин пишет в том же предложении. Теоретическая цель, намеченная учёным, сведена к выявлению закономерностей распределения животных, что приводит к перекрытию с геоэкологической проблематикой. Правильнее, наверное, было бы считать целью выявление закономерностей пространственной изменчивости животного населения и её причин или корреляций с факторами, определяющими эту неоднородность. Влияние животных на

ландшафт, о котором пишет А. П. Кузякин, как мне кажется, – задача биоценотическая (синэкологическая), а изучение развития сообществ во времени входит в зоогеографию лишь в части временных изменений пространственной изменчивости населения. Что касается практических целей, то в настоящее время в их список включили оценку предполагаемого или нанесённого биосферного и хозяйственного ущерба животному миру от реализации крупных хозяйственных проектов. Александр Петрович писал об использовании собранных и иных данных при эксплуатации зоогенных ресурсов и минимизации вреда, наносимого животными.

¹ Следует отметить, что представление А. П. Кузякина о ландшафте примерно совпадает с объёмом понятия урочища в нашем понимании.

Почти всё, что А. П. Кузякин относил к задачам географической зоологии, с моей точки зрения, может быть также отнесено и к проблемам зоогеографии. Весь вопрос в том, для каких целей эти исследования выполнены. В очерке, посвящённом вкладу в зоогеографию Н. А. Северцова, А. П. Кузякин пишет, что Северцов проводил деление Европы преимущественно по растительности, т. е. биогеографически. Едва ли это можно считать биогеографическим подходом, для которого необходимо проанализировать неоднородность изменений растительности и животного мира или вместе, или порознь, и лишь убедившись в значительном совпадении неоднородности, проводить объединённое районирование или индцировать отличия животного населения по изменениям растительности. В. В. Докучаев (Кузякин, 1962) считал, что «результат (иначе функция) совокупностей деятельности... воды, воздуха, растительных и животных организмов и пр., не может не быть зональным». В определённых условиях это, конечно, бесспорно, но границы и число зон в представлениях разных исследователей могут не совпадать. По мнению А. П. Кузякина, декларации М. А. Мензбира, когда он писал лишь о **совпадении**, а не о причинных связях физико-географического и зоологического деления, с моей точки зрения, вполне обоснованы. Одно другому не противоречит, т. к. причина может быть одна и та же, а реакция за счёт различий в толерантности растений и разных групп животных может существенно различаться. Степень совпадения выделенных разными исследователями границ тоже может быть различной.

В разделе «Учение Л. С. Берга о ландшафтах» Александр Петрович пишет: «Задачей географа... является расшифровка содержания и взаимных связей в сложном комплексе, который называют ландшафтом». «Специальные науки изучают лишь отдельные звенья этого сложного клубка взаимоотношений, отдельные кирпичи этого здания, география же должна понять и объяснить структуру и механизм ландшафта в целом» (Кузякин, 1962, с. 27). Мне кажется, что это задача биоценологии (синэкологии).

Далее написано: «Каждый ландшафт имеет свои границы. А "география есть наука о том, чем и как заполнено пространство внутри естественных границ любого реального земного многообразия", каковым и является ландшафт (Берг, 1947)» (Кузякин, 1962, с. 29). Тут явное противоречие с прежним утверждением: то, чем заполнено пространство, входит в сферу изучения «систематических» наук (Там же, с. 4), а сложные комплексы этих блоков – географии. С моей точки зрения, в прерогативу географии входит только территориальная изменчивость ландшафтов и всех блоков, составляющих их, а также территориальная неоднородность особенностей структуры и функционирования ландшафтов (биогеоценозов). Она призвана изучать территориальную смену ландшафтов и составляющих их блоков, а также функционирования. А. П. Кузякин считал, что «проведение» естественных границ есть начало и конец каждой географической работы. Прежде всего, в таких сложных системах, как ландшафты, проведение «естественных» границ невозможно без формулировки предварительных концепций и системы допущений. Это, в свою очередь, делает проведённые границы «комплексными». Этот комплекс состоит из естественных (объективных, объектных) компонентов и субъектных (субъективных, идущих от исследователя).

Дальнейшие споры о большей или меньшей значимости зональных и провинциальных границ не могут быть решены ссылками на чьи-либо представления, поскольку мнение авторитетов доказательством служить не может. А. П. Кузякин предполагал, что геоботаническая карта по внешнему виду не будет отличаться от ландшафтной, однако «Ландшафтная карта СССР» (Ландшафтная..., 1987) существенно отличается, в основном за счёт доминирования при делении территории признаков рельефа и подстилающих пород по сравнению с растительностью. Остальной информации, о которой пишет А. П. Кузякин, в том числе о животном населении, эта карта не содержит.

Он считал, что без ландшафтной основы немислима и ландшафтная зоогеография. Однако это возможно при упрощённой трактовке ландшафта как «пейзажа», с использованием такого ландшафтного разделения, как координатной, адресной сетки, для сравнения по зонально-провинциальным и поясным направлениям. При таком подходе главным признаком служит растительность в первую очередь, а также рельеф, увлажнение, водность, трофность экосистем и антропогенная их трансформация. При этих условиях ландшафтная зоогеография вполне может существовать, как в представлениях А. П. Кузякина, так и в факторной интерпретации (Равкин, Ливанов, 2008). Если две карты внешне неотличимы друг от друга, то это одна и та же карта, но с разным содержанием или с разными легендами. Карту можно считать «другой» лишь тогда, когда она отражает иные концепции и закономерности. Так, геоботаническая карта остаётся таковой, как бы ни дополняли информацию в её легенде, до той поры, пока она иллюстрирует закономерности в неоднородности растительного покрова. Карта животного населения будет таковой, если на ней отражены именно его закономерности, а не те, что свойственны растительности. Основа, конечно, может быть ландшафтной или даже административной, но на ней должен быть отражён характер территориальных изменений картографируемого объекта, например плотности, биомассы, видового богатства и т. п. Естественными Л. С. Берг (1947) считал «границы, положение которых определяется свойствами самих разграничиваемых объектов, а не искусственно навязанных им» (Кузякин, 1962, с. 29). Однако А. П. Кузякин и многие другие считали возможным навязывание границ, проведённых по растительности, животному населению на всех уровнях рассмотрения.

В разделе 4 А. П. Кузякин предложил в связи с отсутствием в то время ландшафтной основы для зоогеографических исследований упрощённую схему зонально-ландшафтного районирования СССР как адресную сетку для сбора и упорядочения данных о зоотах – животном населении ландшафтов – с последующим размещением собранной информации по ландшафтным районам (меридиональным отрезкам зон). В принципе, при умозрительном, пейзажном выделении ландшафтов, если учитывать непрофессионализм предполагаемых исполнителей в ландшафтоведении, такой подход вполне оправдан. Представление А. П. Кузякина о ландшафтах близко нашему о ландшафтном урочище, животное население которого принято за наименьшую единицу рассмотрения. Он считал ландшафт основной единицей ландшафтоведения. Далее план сбора и собранные данные мы дифференцировали по принадлежности к зоне, подзоне, ландшафту и ключевому участку как отражению индивидуальности ландшафта. Такое деление дифференцировано в большей степени, чем предлагал А. П. Кузякин, но, в общем, соответствует его идее. Это оправдало себя, так как, скажем, различия в населении птиц северной и средней тайги настолько существенны, что сообщества первой ближе к таковым предтундровых редколесий и образуют вместе с населением тундр северную надтиповую группировку (Равкин Е. С., Равкин Ю. С., 2005). Среднетаёжные орнитокомплексы ближе к южнотаёжным и отнесены к срединной группировке. Без подзональной дифференциации эта специфика не могла бы быть выявлена. Кроме того, население разных классов позвоночных подтаёжных лесов может быть ближе к южнотаёжным или лесостепным вариантам (Равкин и др., 2011; Ravkin et al., 2011). Однако предлагаемое А. П. Кузякиным упрощение нельзя считать ошибочным, т. к. любое разделение существенно зависит от сделанных допущений, и, по мнению Д. Харвея (1974) и Э. Неефа (1974), исследователь вправе выбрать уровень рассмотрения и начать его с любой части ландшафта или высших таксонов ландшафтной классификации. Список зональных типов растительности, составленный А. П. Кузякиным по Геоботанической карте СССР (1954), – великолепное подспорье для сборщиков данных по животному населению, не владеющих навыками специальных геоботанических и ландшафтных исследований.

Раздел 5 «Ландшафтная зоогеография и смежные с ней направления» А. П. Кузякин начинает с утверждения, что география животных должна быть ориентирована на обслуживание нужд народного хозяйства и здравоохранения. Это, видимо, проявление духа времени. Всё-таки главное предназначение любой науки заключено в познании, которое может и не иметь непосредственного применения. Призыв к игнорированию учёта и анализа распределения редких видов при изучении населения, неоднократно повторенный А. П. Кузякиным, себя не оправдал. Последние десятилетия именно им, исходя из природоохранных задач, предлагают уделять особое внимание как видам, которым грозит исчезновение. Да и вообще, без учётных работ отделить редких животных от фоновых трудно, а уж после учёта грех не накапливать и эту, уже собранную, информацию для дальнейшего использования. Тем более то, что сегодня встречаются редко, завтра может дать вспышку численности и принести ощутимый хозяйственный ущерб, или наоборот, фоновый вид может угаснуть из-за изменения условий среды обитания или в результате перепромысла. А. П. Кузякин и здесь стремился сократить количество

анализируемых данных и объём описания.

Он писал, что районирование не может быть зоогеографическим. Мне же кажется, что необходимо сначала доказать, что результаты частного районирования в той или иной мере совпадают и только тогда возможно индизирование одних блоков ландшафта по другим, если это «дешевле», чем непосредственный сбор информации. Утверждение А. П. Кузякина, что ландшафт – основная единица и основной объект изучения зоогеографии, видимо, случайная оговорка, т. к. зоогеограф изучает лишь часть ландшафта – его животное население, которое несводимо к фоновым видам и тем более к доминантам (лидерам), т. к. то, что сегодня второстепенно, завтра может лидировать. И вообще, «мерилом» населения в ряде задач служит его облик – состав и соотношение видов, отражённое матрицей коэффициентов сходства-различия, в которой содержится в сжатом (снятом) виде информация об итоговом (интегральном) влиянии факторов среды и внутринаселенческих отношений, определяющих изменчивость сообществ в пространстве. Вклад отдельных видов в значение коэффициента сходства зависит от их обилия, и исключение редких видов нефатально скажется на оценках общности. Видимо нельзя приравнивать виды-эдификаторы растений и доминанты среди животных (правильнее, наверное, считать их лидерами – преобладающими по численности или биомассе). Эдификаторы – скажем, лесообразующие породы, определяют состав и обилие других подчинённых видов растений травяного покрова или кустарников, в то время как доминанты среди животных лишь преобладают по обилию или биомассе, связаны только общей территорией (биогеоценозом) и не определяют, как правило, численность других видов животных.

В разделе «Ландшафтная зоогеография и экология животных» можно согласиться с мнением А. П. Кузякина (1962, с. 55), что «выявление основного состава зооты» составляет лишь начальную фазу ландшафтной зоогеографии. Это только инвентаризационная часть её. Второй фазой он считал изучение экологии важнейших видов. С моей точки зрения, перекрывание задач экологии и зоогеографии и формирование самостоятельного в какой-то мере направления – экологической зоогеографии – может включать лишь изучение пространственной неоднородности в связях территориальной изменчивости животного населения и факторов среды или особенностей функционирования экосистем (биоценозов или биогеоценозов).

Направленное изменение животного населения в соответствии с потребностями человека вообще не может быть зоогеографической задачей, даже с оговоркой «на территориях географического масштаба», хотя зоогеографическая информация в этом случае может быть использована. Целесообразность и возможность реализации направленного изменения сообществ весьма сомнительны. Это, опять же, скорее всего, влияние духа времени.

Раздел б «Методы количественных учётов...», несомненно, содержит ряд ценных предложений, но с некоторыми из них можно согласиться только после тщательной проверки, в частности утверждение, что «результаты учётов в зоогеографии отражаются числом особей в баллах на 1 км²» (Кузякин, 1962, с. 56). Конечно, это написано в 1962 г., когда из вычислительной техники доступны были лишь арифмометры и бухгалтерские счёты, а исследователи больше доверяли умозрительным сравнениям без проведения трудоёмких расчётов. С появлением электронных вычислительных машин и пакетов статистических программ необходимость перехода на баллы в описании населения отпала, а различия в единицах пересчёта не играют роли, однако балльную шкалу А. П. Кузякина и поныне используют многие при описании распределения отдельных видов. Тем не менее в утверждениях А. П. Кузякина есть рациональное зерно. Ему удалось снять страх и предубеждение в использовании упрощённых методик, дающих примерные оценки обилия. В этом случае переход на баллы в значительной степени нивелирует годовые и сезонные различия, индивидуальные погрешности учётчиков с разной квалификацией и незначительные случайные различия. Правда, для расчётов в этом случае баллы необходимо всё равно переводить в численные показатели, например в показатели, равные середине градации соответствующего балла. Это имеет выравнивающее значение.

Идея А. П. Кузякина об оптимизации затрат на учёты в соответствии с необходимым и достаточным уровнем «точности» для решения поставленной задачи актуальна до сих пор. А. П. Кузякин неоднократно возвращался к попытке упрощения методик сбора и обработки, уменьшения объёмов сбора – так, чтобы сделать их доступными не только для профессионалов, но и любителей и за счёт этого увеличить число потенциальных сборщиков материала.

Использование вычислительной техники и приборов спутниковой навигации минимизирует затраты на измерение расстояния и обработку собранных данных, поэтому теперь можно не использовать часть предлагаемых А. П. Кузякиным приёмов, сокращающих время на проведение соответствующих замеров и расчётов. Так, при пересчёте обилия птиц по времени учётного хода,

потери, связанные с игнорированием различий в дальности обнаружения или скорости перемещения птиц и учётчиков, могут привести к существенным ошибкам не только в балльной оценке, но и в выделении доминантов. Желательность использования и разработки методов учёта как можно большего числа видов одновременно, указанная А. П. Кузякиным, сохраняет актуальность и в наши дни. Что касается учётов в негнездовое время, то за прошедшие годы эти трудности сняты благодаря использованию методики пересчёта по расстояниям до птиц в момент обнаружения (Наупе, 1949; Равкин, 1967; Равкин, Челинцев, 1990).

По методам учёта мелких млекопитающих для «зоогеографических» целей за прошедшие 50 лет усовершенствований значительно меньше. Так, в заболоченных местообитаниях и на вечной мерзлоте стали использовать заборчики из полиэтиленовой плёнки, а вместо цилиндров – полиэтиленовые ёмкости из-под воды или конусы, которые удобнее перевозить, но их надо на четверть заливать формалином. В остальном всё осталось по-старому, разве что предложены примерные коэффициенты пересчёта результатов отлова на единицу площади (Равкин, Ливанов, 2008).

В разделе «Ближайшие задачи, перспективы и затруднения в развитии зоогеографии в СССР» А. П. Кузякин повторяет в общем ранее высказанные положения. Он сетует, что за 10 лет, прошедшие с его программного выступления в Киеве (Кузякин, 1950), надежды на быструю реализацию высказанных им идей не оправдались. Следует отметить, что не произошло этого и в последующие 50 лет. А. П. Кузякин пишет, что затруднения связаны с трудоёмкостью сбора материала, соответствующего задаче, с неразработанностью методов учёта, с неопределённостью понятия «ландшафт» и с силой традиции. Главные из этих причин – несомненно, трудоёмкость и сила традиции, включая образование. Проводить учёты в достаточном количестве – трудная и однообразная работа, а если для её выполнения требуется ещё и каждый год проводить исследования на новом месте или совершать многократные переезды в течение одного сезона, то трудоёмкость и нагрузка на исполнителей ещё больше возрастают. Плюс к этому увеличиваются финансовые расходы на транспорт. Работы усложняет ещё и отсутствие жилья и лабораторных помещений. В настоящее время затруднения, связанные с неопределённостью понятия «ландшафт», в значительной степени устранены путём использования упрощённых (пейзажных) представлений о нём. Для зоогеографов это фактически совокупность местообитаний животных со сходными характеристиками рельефа, увлажнения и ряда других условий. Разработаны менее трудоёмкие методы учёта животных, дающие достаточную для решения поставленных задач надёжность оценок. Споры о неточности используемых методов учёта в целом утихли и, хотя каждая сторона осталась при своём мнении, дискуссии прекратились, и теперь каждый может проводить учёты так, как считает нужным для решения поставленных задач. Заслугу А. П. Кузякина в этом плане трудно переоценить. Сложность заключена ещё и в том, что зоологи, которые «делают» зоогеографию, и даже дипломированные биогеографы продолжают мыслить видами, а не сообществами, а если и сообществами, то не с географической, а с экологической стороны. А. П. Кузякин тоже мыслил зоогеографию как изучение численности видов животных в рамках ландшафтов и ландшафтных районов. Так, в 1974 г. на орнитологической конференции, где автор данной публикации говорил об изменчивости состава и плотности населения птиц, А. П. Кузякин сказал: «Надо же умудриться – говорить о населении птиц 20 минут и не назвать ни одного вида!»

Эта традиционность формирования зоологического мышления и влияние профессионального окружения часто возвращают потенциальных зоогеографов на зоологические и экологические «круги своя». Кроме того, сказывается почти полное отсутствие зоогеографических «рабочих» мест. Это положение было, есть и будет препятствовать развитию зоогеографических идей и их реализации. Трудоёмкость зоогеографических исследований слабо компенсирует и накопление материала, т. к. ограничение размера журнальных публикаций препятствует помещению в них объёмных таблиц с результатами учётов, а сборники, в которых эти таблицы печатали, нынче не в моде, их не учитывают при подведении итогов, в отчётах и на конкурсах проектов. Частнособственнические, как говорили раньше, инстинкты препятствуют передаче разрозненных материалов в электронные банки данных коллективного пользования. Затруднения существуют не только в сборе, накоплении, хранении и обработке данных, хотя технологии этих процессов, в общем, отработаны. Трудности возникают и в написании и издании результатов зоогеографических исследований. Значительный объём, однообразие текста, справочный и констатационный характер его определяет непригодность подобных зоогеографических публикаций в качестве увлекательного и познавательного «чтива». Не способствует реализации намеченных планов отсутствие в сборе и подготовке к печати простого и понятного «неприкрытого» натурализма. Вместо него исследователь и читатель имеет абстракционизм и «лукавое мудрствование». Это приводит к тому, что в начале пути, по молодости, «зоогеографы» охотнее

собирают материал, чем обрабатывают его и тем более доводят до публикации. А. П. Кузякин не ставил задачи анализа собранных материалов до того, пока не будет «сделана» вся территория СССР. На первых порах это должно было бы способствовать сбору материала профессионалами и полупрофессионалами. Но такая постановка постоянно приводила и приводит к потере интереса к ландшафтной зоогеографии и затуханию такого рода работ. Правда, это свойственно и многим другим направлениям. Возврат на исходные позиции неизбежен и всё повторяется снова и сначала, не доходя до завершения хотя бы инвентаризационного этапа.

Итак, в чём же сходство и отличия в подходах к изучению животного населения в ландшафтной и факторной зоогеографии?

Ландшафтная зоогеография	Факторная зоогеография
<i>Основная цель</i>	
Выявление закономерностей распределения животных по ландшафтам и зонам, расшифровка исторических и современных условий, определяющих зональную (заданную) структуру животного населения	Выявление закономерностей пространственной неоднородности животного населения и факторов среды, их определяющих (выявление имманентной, а не заданной, структуры и организации населения)
<i>Особенности подхода</i>	
Хорологическая фактология	Типологическая фактология, анализ и отображение в факторном (виртуальном) пространстве
<i>Предметная область исследования: зоогеография как часть географии²</i>	
<i>Прикладное использование</i>	
Любое вторичное использование собранных материалов и результатов их анализа для решения возникающих практических задач ²	
<i>Методы сбора</i>	
Проведение количественных учётов животных на больших территориях ²	
<i>Особенности сбора</i>	
По принципу: считай везде, считай всегда, всё что можешь и сколько можешь, но лучше на границе зон, чтобы уменьшить транспортные расходы	Сбор должен быть нормированным во времени и пространстве, относиться ко всем подразделениям территории в определённом (выбранном) и одинаковом ранге и масштабе (принятой наименьшей единице рассмотрения) на разрезах в типичных местообитаниях срединной части подзон и провинций в пределах исследуемой территории по максимально возможному числу видов и групп животных
<i>Основные уровни рассмотрения</i>	
Зона, ландшафтный район, ландшафт	Зона (пояс), подзона (подпояс), провинция (ключевой участок), ландшафт Урочище

² Для обоих направлений.

Методы обработки в ландшафтной зоогеографии, рекомендованные А. П. Кузякиным, включают расчёты обилия по видам, желательнее как можно более простыми способами, перевод их в баллы, занесение в таблицы по трём позициям адресной схемы (зона, ландшафт, ландшафт). Картографирование и районирование по таксонам жёстко заданных ландшафтных классификаций. Анализ и описание изменений только по заданным ландшафтным схемам и картам.

Наши подходы к обработке в факторной зоогеографии включают:

1. Расчёты обилия стандартным (принятым) методом на единицу площади, занесение показателей в базы данных, при разном объёме собранных материалов – усреднение по выделам карты-основы, использованной при сборе;

2. Расчёт суммарных показателей населения – плотности, видового богатства, биомассы, трансформируемой энергии, разнообразия, ярусного распределения, фаунистического состава по числу видов и особей;

3. Анализ изменчивости показателей, рассчитанных по заданным градиентам среды;

4. Кластерный и факторный анализ населения по выбранным коэффициентам сходства, составление классификаций населения и конкретных фаун, а также видов по сходству распространения. Выявление значимых факторов среды и внутринаселенческих отношений по этим классификациям и графам сходства (классификациям с учётом сверхпорогового межклассового сходства);

5. Использование шкалирования для проверки правильности ориентации графов и оценка корреляции выявленных факторов и изменчивости населения. Качественная факторная (регрессионная) оценка силы и общности связи изменчивости сообществ и структурообразующих факторов;

6. Картографирование на основе выполненных классификаций населения и видов. Типолого-хорологическое районирование на базе составленных типологических карт;

7. Монографическое описание собранных данных и его публикация с приведением исходных данных в качестве приложения, чтобы сделать возможной проверку полученных представлений другими, в том числе с использованием вновь разрабатываемых методов анализа;

8. Накопление данных для расширения охвата исследуемых территорий и выявления многолетней динамики населения.

Балльные оценки обилия используют только при описании распределения видов, а для описания населения служат суммарные и интегральные показатели. Последние характеризуют эмерджентные свойства сообществ, не сводимые к простой сумме его частей (коэффициенты сходства, разнообразия, выравненности).

Все показатели служат для выявления имманентных трендов – направленных изменений и факторов, их определяющих (структуры и организации населения).

Я отдаю себе отчёт в том, что вести полемику через 50 лет после выхода в свет работы и почти через 25 лет после того, как не стало её автора, не совсем корректно хотя бы потому, что он уже не может ответить и не имел времени для дальнейшего совершенствования своих представлений. Тем не менее я всё-таки решил написать эту статью, чтобы показать роль А. П. Кузякина в развитии зоогеографии. Поскольку его публикация (Кузякин, 1962) – уже библиографическая редкость, она выставлена на сайте www.eco.nsc.ru/zoomonit/zoomonit_r.htm, в разделе "Публикации, доступные в электронном виде", чтобы читатели могли сопоставить их с текстом настоящей статьи.

Заключение

Таким образом, реализация и развитие зоогеографических идей А. П. Кузякина в Западной Сибири шли в рамках так называемой факторной зоогеографии (Равкин, Ливанов, 2008). От его представлений это направление отличают строгое нормирование собираемого материала во времени и пространстве, относительно новые методы сбора, обработки данных и визуализации результатов. Главное отличие заключено в выявлении собственных (имманентных) трендов в животном населении, в то время как ранее было декларировано использование собираемых данных лишь в заданных границах ландшафтно-зональной схемы. Отработана технология выявления и оценки связи этих изменений с использованием в качестве объяснения отличий в среде и внутринаселенческих отношений. И вообще, усилена аналитическая направленность работ одновременно с накоплением данных, в отличие от ограничения только сбором на первом этапе, рекомендованном А. П. Кузякиным. Не использован ряд его предложений по упрощению методов учёта и обработки собираемых сведений из-за широкого внедрения персональных компьютеров и в связи с разработкой новых методических комплексов из ранее известных приёмов. Несомненная заслуга А. П. Кузякина связана с формированием новой системы ценностей в изучении географии животного населения, снятия страхов и запретов на применение менее «точных» методов учёта животных в соответствии с оптимизированным (необходимым и достаточным) уровнем разрешающей способности собираемых данных.

Итак, рассмотрены три методологически близкие направления в зоогеографии – ландшафтное, экологическое и факторное. Мое авторское представление о них сводится к следующему.

В ландшафтной зоогеографии провозглашено, что основная ее цель заключена в сборе количественной информации о животном населении на ландшафтной основе для изучения пространственной неоднородности ландшафтов. В рамках экологической географии, как мне представляется, изучают территориальную неоднородность функционирования ландшафтов как экосистем, а в зоогеографии только животного населения.

В факторной зоогеографии исследования ограничены выявлением пространственной изменчивости животного населения и его территориальной организации, т. е. факторов среды и их сочетаний (природно-антропогенных режимов), а также внутринаселенческих взаимоотношений, коррелирующих и по предметным соображениям определяющих эту неоднородность. Однако главным отличительным признаком последнего направления служит переход в анализе и отображении результатов из реального в факторное (виртуальное) пространство. При этом основной направленностью работ следует считать выявление собственной (имманентной) структуры территориальной изменчивости сообществ и выявление иерархии основных структурообразующих факторов. В действительности же факторная зоогеография сформирована как самостоятельное

направление за счёт сужения задач двух первых направлений, включает часть их сферы изучения. От ландшафтной зоогеографии используют основу при сборе данных в определённом таксономическом ранге – урочища, фации, ландшафта, подзоны (подпояса), зоны (пояса) и т. п. От экологического направления включено выявление связей с факторами среды. Механизмы организации, полный состав населения и доказательства причинных зависимостей в предметную область факторной зоогеографии не входят, хотя никаких запретов на расширение сферы изучения в ней, естественно, быть не может (см. рис.).



Рис. Взаимосвязь и специфика направлений в зоогеографии

Fig. Interconnection and specificity of the directions in zoogeography.

На рисунке: landscape zoogeography, factorial zoogeography, environmental zoogeography.

Однако фактически в рамках факторной зоогеографии, кроме инвентаризационного блока (нормированного сбора данных во времени и пространстве) на основе использования типологического подхода, предусмотрен анализ данных методами многомерной статистики, районирование и типологическое картографирование территориальной неоднородности животного населения, аппроксимации её факторами среды и прогнозирование как один из методов оценки надёжности и обоснованности представлений о территориальной изменчивости сообществ и временных изменений её в пространственном аспекте.

Характеристики населения включают ограниченный набор общенаселенческих параметров: плотности и видового богатства и фаунистического состава, а также производных от них показателей – лидирующего состава видов, разнообразия, биомассы, количества трансформируемой энергии, состава потребляемых кормов (в энергетическом эквиваленте), распределения животных по ярусам местообитаний. Изучение полного состава видов животных, их взаимоотношений и механизмов влияния на неоднородность сообществ, по крайней мере пока, в сферу реализации направления не входят из-за трудоёмкости этих работ и подчинённости реальных исследований основной задаче – выявлению территориальной изменчивости населения и её аппроксимации, т. е. примерного объяснения. Эти показатели рассматривают по заданным и выявленным значимым градиентам среды, а имманентную пространственно-типологическую структуру сообществ – по интегральной характеристике – облику населения, отражением которого служит матрица коэффициентов сходства-отличия.

Оказались предпочтительными расширение площади исследований, числа изучаемых групп животных и временных изменений в рассматриваемых показателях, изучение пространственных особенностей сообществ, а не экологической специфики составляющих их видов.

Библиография

- Берг Л. С. Географические зоны Советского Союза. М.: Географгиз, 1947. Т. 1. 397 с.
- Берг Л. С. Фауны, географические аспекты и географические зоны // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1945. Т. 77. Вып. 3. С. 162–164.
- Бобринский Н. А., Гладков Н. А. География животных: курс зоогеографии. Изд. 2-е, перераб. М.: Учеб.-пед. изд-во М-ва просвещения РСФСР. 1961. 384 с.
- Бурский О. В. Структура населения и динамика популяций воробьиных птиц Центральной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 2007. 29 с.
- Бурский О. В., Вахрушев А. А., Шадрин В. И. К характеристике пространственных изменений населения птиц приенисейской тайги // Докл. 1-й конф. молодых учёных ЦНИЛОП МСХ СССР. С. 49–61. Деп. в ВИНТИ 15 мая 1978 г. № 1599–78.
- Геоботаническая карта СССР / под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. М., 1954.
- Кузнецов Б. А. Очерк зоогеографического районирования СССР. М.: Изд-во Москов. о-ва испытателей природы, 1950. 179 с.
- Кузякин А. П. Зоогеография СССР // Уч. зап. Москов. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской, 1962. Т. 59. С. 3–182. (Биогеография, вып. 1).
- Кузякин А. П. О характеристиках распространения наземных животных // Тез. II экол. конф. Киев, 1950. Ч. 2. С. 34–38.
- Ландшафтная карта СССР / гл. ред. И. С. Гудилин. М., 1987.
- Нееф Э. Теоретические основы ландшафтоведения. М.: Прогресс, 1974. 220 с.
- Равкин Е. С., Равкин Ю. С. Птицы равнин Северной Евразии: численность, распределение и пространственная организация сообществ. Новосибирск: Наука, 2005. 304 с.
- Равкин Е. С., Челинцев Н. Г. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учёту птиц. М.: ВНИИприрода, 1990. 33 с.
- Равкин Ю. С. К методике учёта птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967. С. 66–75.
- Равкин Ю. С. Пространственно-типологическая организация животного населения (подведение итогов) // Сиб. экол. журн. 2012. Т. 19. № 1. С. 3–25.
- Равкин Ю. С. Реализация и развитие зоогеографических представлений А.П.Кузякина в Западной Сибири // Систематика животных, практическая зоология и ландшафтная зоогеография (Чтения памяти А. П. Кузякина). М.: Наука, 1991. С. 47–58.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука, 2008. 205 с.
- Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 360 с.
- Равкин Ю. С., Седельников В. П., Сергеев М. Г., Титлянова А. А., Хмельёв В. А., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М. Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины.

Сообщение V. Экосистемы суши // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18. № 6. С. 773–788.

Харвей Д. Научное объяснение в географии. М.: Прогресс, 1974. 503 с.

Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. М.; Л., 1938. Т. 1. Вып. 2. 156 с.

Hayne Don W. An examination of the strip census method for estimating animal populations // J. Wildlife Manag. 1949. Vol. 13. № 2. P. 145–147.

Ravkin Yu. S. Spatial-Typological Organization of Assemblages (Results and Conclusions) // Contemporary Problems of Ecology. 2012. Vol. 5. № 1. P. 1–16.

Ravkin Yu. S., Sedel'nikov V. P., Sergeev M. G., Titlyanova A. A., Khmelev V. A., Bogomolova I. N. and Tsybulin S. M. Spatial-Typological Differentiation of the West Siberian Plain. Communication V: Terrestrial Ecosystems // Contemporary Problems of Ecology. 2011. Vol. 4. № 6. P. 568–581.

Благодарности

Автор искренне признателен Д. И. Берману, Е. Н. Бочкарёвой, Л. Г. Вартапетову, В. В. Дубатолу, И. Ф. Жимулёву, В. А. Кузякину, П. А. Пантелееву, Е. С. Равкину, С. М. Цыбулину и В. А. Юдкину за плодотворное обсуждение статьи до её публикации, особенно О. В. Бурскому – за резкую, но полезную критику.

Landscape, ecological and factor zoogeography (methods, approaches, implementation)

RAVKIN
Yury

ISEA SB RAS, zm@eco.nsc.ru

Ключевые слова:

landscape zoogeography
factorial
environmental

Аннотация:

The realization and development of the ideas of A.P.Kuzyakin in the field of landscape zoogeography are considered. It was showed that the methods of collecting and processing results had been changed for recent 50 years significantly towards the rise of reliability and resolution of the collected information as well as the profoundness of its analysis. The recommendations of A.P.Kuzyakin dealing with the optimization of labor expenditures for investigations in accordance with with the necessary and sufficient precision influenced positively the process of the solution of the raised problem. Comparing with the prospects of the direction outlined by A.P.Kuzyakin, greater detailing and ordering were noted, the attention to the analytical part of an investigation increased significantly, particularly the use of up-to-date methods of processing and visualisation of results as well as their theoretical interpretation.



УДК 574

Биоразнообразие – история одного заблуждения

ИВАНТЕР
Эрнест Викторович

Петрозаводский государственный университет,
ivanter@petsu.ru

Ключевые слова:
биологическое разнообразие

Аннотация:
Обсуждается история и современное состояние проблемы биологического разнообразия. Анализируются ее истоки, гносеологические, терминологические и методологические корни, а также значение и место в системе современных экологических знаний. С современных позиций обсуждается принятая в 1992 г. в Рио-де-Жанейро «Концепция о биологическом разнообразии». Вслед за А. М. Гиляровым (1992, 1996, 2001) главную причину разброда и противоречивости современных представлений о «биоразнообразии» автор сообщения видит в характерном для околонаучных кругов мифологическом мышлении и созданном на этой основе искусственном буме вокруг данного термина.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 10 декабря 2012 года

Опубликована: 26 декабря 2012 года

Трудно найти сегодня более употребляемое научное понятие, чем «биоразнообразие». И к месту, и не к месту его используют все – от старших школьников до пенсионеров, но лишь очень немногие вкладывают в него хоть какой-то смысл, для остальных это не более, чем модный наукообразный термин, своеобразный антураж, формальное свидетельство о некоем приобщении к корпорации современных передовых ученых. Сегодня биологическое разнообразие – это «наше все», а ведь каких-то 30–40 лет назад о нем никто и не слышал. Этого слова нельзя было найти ни в толковых словарях, ни в энциклопедиях. Теперь же оно из специального научного термина превратилось в целую науку наук, особое мировоззрение со своей теорией, понятийным аппаратом, методологией, отцами-основателями, признанными авторитетами, апологетами и знатоками.

Между тем все это не более чем массовое гипнотическое заблуждение, подобно эпидемии охватившее как людей, безоговорочно верящих в магию слова «биоразнообразие», так и тех, кто, казалось бы, вполне способен достаточно трезво оценивать суть этого явления. На самом же деле, вопреки бытующим сегодня представлениям, биоразнообразие – не какая-то специальная наука, тем более не особая область знаний, а всего лишь одно из важнейших экологических свойств любой живой системы (и биоценоза в том числе), и как таковое должно рассматриваться не само по себе и не отдельно от других свойств живого сообщества, а в рамках давно сложившейся научной дисциплины, получившей название *биоценология* (известная также как *синэкология*, или *экология сообществ*). При этом сама идея биоразнообразия далеко не нова и уж никак не может считаться последним достижением современной науки. О закономерном разнообразии живых существ писал еще Аристотель (цит. по изд. 1976 г.), а в строго научном плане эту тему впервые обсуждал Ч. Дарвин. В своей знаменитой книге «Происхождение видов путем естественного отбора» (цит. по изд.: Дарвин, 1939) он уделил этому вопросу целую главу. Именно в ней он сформулировал и свой (ныне, правда, всеми забытый) «закон суммы жизни», согласно которому «жизнь достигает наибольшей суммы при максимальном разнообразии». Однако ни у Аристотеля, ни у Дарвина, ни у более поздних их

последователей мы не найдем утверждений о том, что для повышения стойкости и процветания любого сообщества необходима якобы самая высокая степень биоразнообразия, и чем выше разнообразие, тем будто бы лучше для сообщества. Сегодня этот примитивный по сути взгляд находит свое крайнее воплощение в призывах вместо охраны природы как таковой всемерно поддерживать и добиваться увеличения ее разнообразия. С учетом того, что, например, в лесу биоразнообразие резко возрастает именно в результате рубок древостоя, подобная позиция выглядит по меньшей мере странно. Не нашло подтверждения и существование прямой унимодальной корреляционной связи между видовым разнообразием (числом видов в сообществе) и его продуктивностью (Tilman, 1982; Гиляров, 2001).

Тем не менее до начала 1990-х годов вопрос о биологическом разнообразии оставался мало кому интересным и никого не беспокоил. Но все изменилось буквально за один день, а именно 5 июня 1992 года, когда собравшиеся в Рио-де-Жанейро министры иностранных дел ряда стран приняли некую «Конвенцию о биологическом разнообразии», тут же объявленную ее авторами историческим манифестом цивилизованного человечества, обязательным для выполнения всеми государствами планеты. Не прошло и недели, как его подписало уже 145 государств.

В преамбуле документа торжественно декларировалась «непреодолимая ценность биологического разнообразия, а также экологическое, генетическое, социальное, экологическое, научное, воспитательное, культурное, рекреационное и эстетическое значение биологического разнообразия и его компонентов, значение его для эволюции и сохранения поддерживающих жизнь систем биосферы» и еще несколько десятков столь же напыщенных, сколь и банальных заявлений, в числе которых особенно курьезное, заслуживающее специального цитирования и поэтому выделенное нами курсивом положение об особой *«важной роли женщин в деле сохранения и устойчивого использования биологического разнообразия и необходимости полномасштабного участия женщин в выработке и осуществлении на всех уровнях политики, направленной на сохранение биологического разнообразия»*. Именно с этого момента и началась настоящая вакханалия с использованием слов «биологическое разнообразие», навсегда скомпрометировавшая как само истинное значение этого явления, так и его научное содержание.

Неоднозначны и многие из рекомендуемых для использования методических подходов к изучению и оценке самого явления биоразнообразия. В качестве примера можно сослаться на обзор О. А. Жигальского, помещенный в книге Е. В. Карасевой с соавторами (2008). Дело в том, что большинство предлагаемых критериев (индексы Шеннона, Симпсона, Фишера, Животовского, Стьюдента, Бергера-Паркера и др.) оценивает обычно лишь одну достаточно формальную сторону природной вариативности – ее количественные характеристики; качественная же специфика, такая, например, как соотношение между удельными значениями видов в трофике экосистем (кстати, не менее, а нередко и более значимое) вообще не учитывается.

Усложняет ситуацию и отсутствие единых, согласованных научных подходов к проблеме биоразнообразия. Даже само это понятие трактуется различными авторами по-разному. В него вкладываются подчас совершенно противоположные, часто взаимоисключающие представления. Так, в вышедшем в 1982 г. «Словаре терминов и понятий, связанных с охраной живой природы» Н. Ф. Реймерса и А. В. Яблокова биоразнообразию определяется как «1) число видов в данном сообществе или данной области» и «2) общее число видов одной трофической группы, сообщества или экосистемы, определяющее возможность *экологического дублирования* в проведении потока энергии через звенья *экологической пирамиды*» (с. 102); в «Экологическом энциклопедическом словаре», изданном в 2000 г. под редакцией В. И. Данилова-Данильяна, под биоразнообразием понимается «разнообразие живых организмов во всех областях их существования: наземных, морских и других водных экосистем и сообществ организмов; это разнообразие видов, разнообразие внутри видов, разнообразие сообществ организмов и экосистем» (с. 70); в увидевшем свет в 2008 г. словаре В. В. Снакина «Экология и природопользование в России» биоразнообразию трактуется как «число различных типов биологических объектов или явлений и частота их *встречаемости* на фиксированном интервале пространства и времени, в общем случае отражающие сложность *живого вещества*, способность его к *саморегуляции* своих функций и возможность его *разностороннего использования*» (с. 575); наконец, в выпущенном в 2010 г. О. П. Негрובым с соавторами «Словаре эколога» оно подается как «степень внутри- и (или) межвидового разнообразия *животных и растений*» (с. 74).

Подобный перечень многочисленных попыток разных авторов дать собственное определение биоразнообразия можно было бы и продолжить. Но и из приведенного достаточно ясно, что до создания объективных представлений о биоразнообразии, тем более согласования всех позиций на этот счет все еще достаточно далеко. Между тем давно созрела необходимость выработки единых взглядов на

биоразнообразии и их обсуждения широкой научной общественностью. Без этого мы рискуем завязнуть в известном своей безнадежностью споре глухого со слепым.

Прекрасно отдавая себе отчет в том, что представленное на суд читателей сообщение вряд ли поможет даже приблизиться к решению этой весьма спорной научной проблемы, мы все же надеемся, что оно по крайней мере будет способствовать разворачиванию полезной дискуссии на эту тему и тем самым послужит необходимым первым шагом на тернистом пути ее окончательного решения. Соответственно, хотелось бы еще раз вернуться к определению возможного предмета подобной дискуссии.

И начать следовало бы с признания в том, что автор настоящего сообщения отнюдь не первый, кто, подобно мальчику из сказки Андерсена о голом короле, не побоялся сказать правду о надуманности проблемы «биоразнообразия». Впервые, еще полтора десятка лет назад, развенчать этот миф попытался наш известный ученый-эколог Алексей Меркурьевич Гиляров (1992, 1996, 2001). Вот подлинная и без купюр цитата из опубликованной им в 2001 году в журнале «Природа» статьи «Связь биоразнообразия с продуктивностью – наука и политика» (с. 20): «Сегодня «биоразнообразии» – чрезвычайно популярное слово, производящее на чиновников от науки почти магическое воздействие. Услышав его, они сразу готовы поддержать такие проекты, которые в другой раз с порога отвергли бы. Во всяком случае расследование, предпринятое автором, показало, что безудержный рост числа публикаций, использующих (хочется сказать, эксплуатирующих) термин «биоразнообразии», не связан с каким-либо прорывом в соответствующей области экологии, внедрением специальных методов или появлением таких прикладных задач, которые ранее были неактуальны». И далее (с. 24): «Автор отдает себе отчет в том, что этой и другими публикациями вряд ли удастся убедить все научное сообщество в искусственности бума вокруг термина «биоразнообразии». Мифологическое мышление, увы, куда более стойкое и распространенное, чем мышление научное, но время от времени все же неудержимо хочется называть вещи своими именами...». Со всем сказанным нельзя не согласиться – и с пророческими словами о бессмысленности попыток переубедить в чем-то научное сообщество, и со справедливостью оценки массового использования «биоразнообразия» как (перефразируя известное выражение Остапа Бенндера) одного из честных способов отъема денег у государства на экологические исследования. Тем не менее сам А. М. Гиляров так и остался не услышанным.

Так что же все-таки такое *биологическое разнообразие* сегодня? Одно из многих, пусть даже и очень важных, но отнюдь не самых главных свойств любой биологической системы – от клетки, органа и отдельного живого организма до экосистемы и биосферы в целом, или же это совершенно особое проявление и свойство живой материи, самостоятельно существующее наряду с другими всеобщими биологическими процессами и явлениями? В первом случае изучение биоразнообразия следует относить к одной из специальных научных дисциплин – биоценологии, а во втором – считать его особой областью глобальных научных знаний со статусом всеобщей «науки наук». Какого из этих взглядов придерживаться, – пусть решает сам заинтересованный читатель. Не хотелось бы только одного – «мирного сосуществования» этих противоположных позиций в одном сознании. И если данная статья поможет каждому, кто с ней ознакомится, поскорее в этом определиться, автор будет считать свою задачу успешно выполненной.

Библиография

Дарвин Ч. Происхождение видов // Соч.: В 8 т. М.; Л., 1939. 589 с.

Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. – М.: Изд. ЛКИ, 2008. 416 с.

Негробов О. П., Логвиновский В. Д., Яковлев Ю. В. Словарь эколога. 2-е изд., перераб. и доп. Воронеж: Изд. ВГУ, 2010. 630 с.

Реймерс Н. Ф., Яблоков А. В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. М.: Наука, 1982. 143 с.

Снакин В. В. Экология и природопользование в России. Энциклопедический словарь. М.: Academia, 2008. 816 с.

Экологический энциклопедический словарь / под ред. В. И. Данилова-Данильяна. М.: Ноосфера, 2000.

930 с.

Tilman D. Resource competition and communitie structure. Princeton; N.Y., 1982. 737 p.

Biodiversity - the story of a delusion

**IVANTER
Ernest**

Petrozavodsk state university, ivanter@petsu.ru

Ключевые слова:

biodiversity

Аннотация:

The history and current state of the problem of biological diversity is discussed. The origin of the problem , its gnoseological, methodological and terminological basis as well as its significance and pjsition in the system of modern environmental knowledge are analysed. "The concept of biological diversity" adopted in 1992 in Rio de Janeiro is discussed from modern point of view,. Following A.M.Gilyarovym (1992, 1996, 2001), the author considers that the main reason for the confusion and contradictions of modern concepts of "biodiversity" lies in a typical mythological thinking characteristic for pseudo-scientific circles and the artificial boom around the term created on this base.



R - значит победа

КОРОСОВ
Андрей Викторович

*Петрозаводский госуниверситет,
korosov@psu.karelia.ru*

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Опубликована: 28 декабря 2012 года

Excel всех расслабил. Формулы, ссылки, базы данных, базовая статистика, сводная таблица, поиск решения, макросы, диаграммы, векторные рисунки, Visual Basic, интеграция в MS-среду – эти и многие другие возможности, организованные самым дружелюбным образом, нашептывают: «Биологу для расчетов лучше Excel ничего не найти». И правда, – все здорово (хотя и здорово дорого), все устраивает, но только до тех пор, пока не столкнешься с серьезными или новыми задачами. Стоит захотеть найти собственные векторы, выполнить шкалирование, применить набирающую популярность технологию бутстреп-анализа, сделать статистику по данным о биоразнообразии – и функций универсального пакета не хватает, требуются специальные программы, причем несколько разных и дорогих.

Однако есть прекрасная бесплатная альтернатива, точнее дополнение к Excel или LibreOffice.Calc, в лице языка R.



Звучит странно, но это объектно-ориентированный интерпретатор, по словам авторов – калькулятор-переросток. В среде R с клавиатуры вводится строка команды, например $3+4$, строчной ниже появляется результат. Команды могут быть разными и ну очень эффективными: $a\%*\%b$ – дает произведение матриц a и b , $t(x)$ транспонирует матрицу x ; $rbinom(n,M,S)$ – создает набор n случайных значений, распределенных по биномиальному закону со средней M и стандартным отклонением S ; $f=\text{splinefun}(x,y)$ – из векторов точек с координатами x и y создает сплайн-сглаживание; $\text{curve}(f,...)$ – рисует линию с координатами в векторе f ; $\text{nlm}(\text{fun},p)$ – минимизирует функцию fun с p значениями ее параметров (аналог «Поиска решения» в Excel), $\text{princomp}(x, ...)$ – дает расчет главных компонент для матрицы x ; $\text{hclust}(d)$ – кластеризует объекты по матрице расстояний d методом Варда. Можно писать длинные коды (скрипты – программы), сохраняя в файлах; можно редактировать файлы с данными, строить разнообразные диаграммы и пр.

Разнообразие функций необычайно велико (несколько тысяч). Этот продукт свободно распространяется (The Comprehensive R Archive Network, 2012; The R Project for Statistical Computing, 2012), он дает возможность самим пользователям создавать новые команды (пакеты) и добавлять в общую копилку. Существенно то, что международная организация CRAN взялась объединять и стандартизировать этот язык. Для биологов разработано несколько специальных пакетов функций, которыми можно воспользоваться, усвоив достаточно простой синтаксис этого языка.

Те, кто изучал в школе Бейсик, легко освоит и R. К счастью, на русском языке имеется немало удачных учебных пособий, многие из которых представлены в группе «Язык программирования R для статистических вычислений...» на сайте vk.com. Начать можно с небольшого вики-учебника (Язык программирования R, 2011), а продолжить – учебником А. Шипунова и Е. Балдина (2008) и книгами с сайта twirpx.com (2012), например (Зарядов, 2010). Многие функции обработки биологической

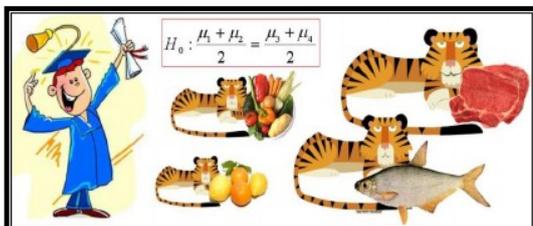
информации описаны только по-английски (Seefeld, Linder, 2007; Burns, 2010). Для тех пользователей, кто привык к развитым интерфейсам среды Windows, разработана серия свободно распространяемых оболочек программирования, например RStudio (Мастицкий, 2010); многие сочтут, что в ней очень удобно работать.

Мое знакомство с R началось с замечательной книги В. К. Шитикова и Г. С. Розенберга «Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии с использованием R» (2012). В ней на конкретных примерах разбираются сложные эколого-биологические задачи, решение которых иными методами крайне затруднительно или вовсе невозможно. Серьезно звучащий лейтмотив книги – «как из эмпирических данных извлечь всю доступную информацию, не впадая в ошибки любого рода?». Такая постановка вопроса вполне соответствует политике нашего журнала, ориентированной на поиск экологических закономерностей количественными методами. Остается освоить R.

Российская академия наук
Институт экологии Волжского бассейна

В.К. Шитиков, Г.С. Розенберг

Рандомизация и бутстреп:
статистический анализ в биологии и экологии
с использованием R.



Версия 5.4 от 12.11.2012

Тольятти 2012

Библиография

Зарядов И. С. Введение в статистический пакет R. [Introduction to the R statistical package] М.: Изд-во РУДНБ, 2010. 207 с. URL: <http://www.twirpx.com/file/556977/?rand=5181753> (дата обращения 21.12.2012).

Мастицкий С. R: Анализ и визуализация данных. [Data analysis and visualization] 2011. URL: <http://r-analytics.blogspot.de/p/rstudio.html> (дата обращения: 21.12.2012).

Шипунов А., Балдин Е. Введение в R. Ч. 1. [Introduction to R. Part 1.] // Linux Format. 2008. Vol. 100/101: Н. 98-101. URL: <http://www.inp.nsk.su/~baldin/DataAnalysis/R/> (дата обращения: 21.12.2012).

Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии с использованием R. [Randomization and bootstrap: a statistical analysis in biology using R.] Тольятти, 2012. 151 с. URL: <http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Article/A32/Starb.pdf> (дата обращения: 21.12.2012).

Язык программирования R [Programming language R] // Викиучебник, 2011. URL:

Коросов А. В. R - значит победа // Принципы экологии. 2012. № 4. С. 65–67.

http://ru.wikibooks.org/wiki/Язык_программирования_R (дата обращения: 21.12.2012).

Burns P. The R Inferno // Burns statistics. 2011 URL: http://www.burns-stat.com/pages/Tutor/R_inferno.pdf (дата обращения: 21.12.2012).

<http://www.twirpx.com> (дата обращения: 21.12.2012).

Seefeld K., Linder E. Statistics Using R with Biological Examples. University of New Hampshire. 2007. URL: http://cran.r-project.org/doc/contrib/Seefeld_StatsRBio.pdf (дата обращения: 21.12.2012).

The Comprehensive R Archive Network. URL: <http://cran.gis-lab.info/> (дата обращения: 21.12.2012).

The R Project for Statistical Computing. URL: <http://www.r-project.org/> (дата обращения: 21.12.2012).

R means victory

KOROSOV
Andrey

Petrozavodsk state university, korosov@psu.karelia.ru