



<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. 2. № 2(6). Июнь, 2013

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

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

Редакционная коллегия

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

Службы поддержки

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

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

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

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



Содержание Т. 2. № 2. 2013.

От редакции

Наш журнал читают 3 - 5

Оригинальные исследования

Брагазин А. А.	Экстерьерные отличия пород медоносной пчелы <i>Apis mellifera</i> L.	6 - 13
Горбач В. В.	Изучение динамики численности методом Джолли - Себера на примере имаго булавоусых чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea)	14 - 28
Екидин А. А., Васянович М. Е., Наливайко А. В.	Применение гамма-спектрометрии для выявления техногенного загрязнения почвы ураном	29 - 35
Филоненко И. В.	Факторы возникновения очагов местной малярии на территории Вологодской области	36 - 45
Шитиков В. К., Зинченко Т. Д.	Изменение индексов таксономического разнообразия сообществ макрозообентоса по продольному градиенту рек	46 - 56

Рецензия

Коросов А. В.	Рецензия на книгу В. А. Черлина «Термобиология рептилий. Общая концепция». СПб.: Изд-во «Русско-балтийский информационный центр БЛИЦ», 2012. 362 с.	57 - 68
---------------	--	---------

Мнения

Равкин Ю. С.	Экология и биогеография (некоторые соображения)	69 - 83
--------------	--	---------



Наш журнал читают

Очень удобный сервис "Яндекс-метрика" (<https://metrika.yandex.ru/>) позволяет оценить читаемость нашего сайта. На всех приведенных иллюстрациях представлено число визитеров (IP-адресов, с которых был осуществлен вход в систему).

За истекший год (с августа 2012 г.) страницы журнала смотрели 14.5 тыс. человек из разных стран мира. Пятая часть (19.3 %) сразу закрывала сайт (в Южной Америке таких – 75 %). Но некоторые смотрели и читали. Средняя глубина просмотров – неплохой показатель заинтересованности читателей.

По числу визитеров Россия (12 тыс.), естественно, доминирует (в том числе и Карелия – 4.4 тыс.). Однако не все посетители находят нужное для себя чтение: средняя глубина просмотров по России небольшая – 4.8 страницы. Некоторые европейцы с большим интересом относятся к нашим статьям – в Финляндии (399 человек!), Польше и Великобритании глубина просмотров выше; видимо, информацию ищут в основном их специалисты (а простые жители просто так не кликают на русские сайты).

Удивляет серьезное безразличие к нашим публикациям жителей СНГ, которым в среднем хватает посмотреть менее чем 2 страницы, чтобы уйти.

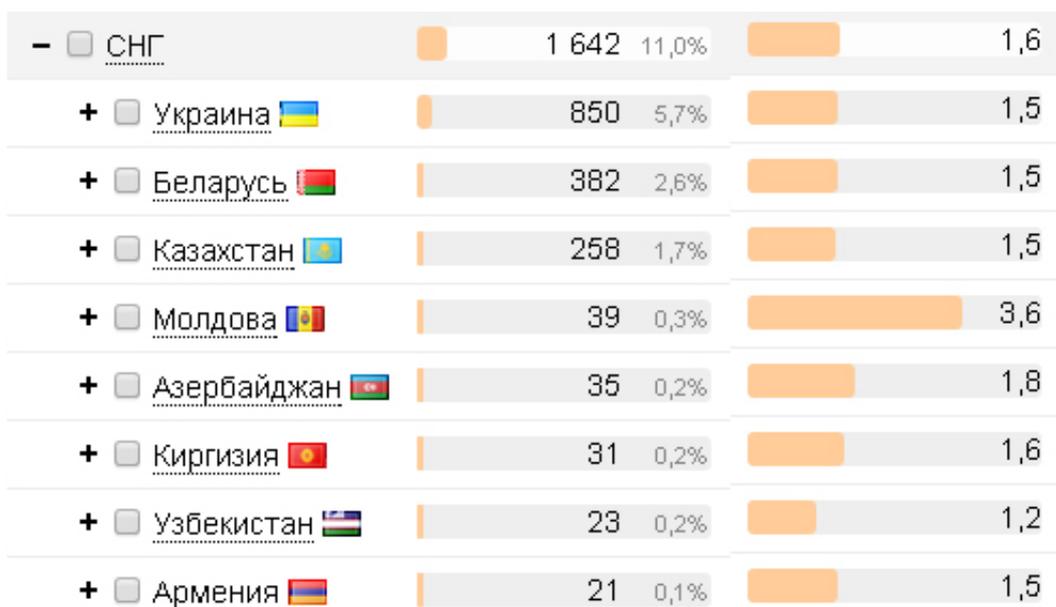
Почти такая же картина в российских столицах, хотя живущие там научные сотрудники повышают планку на полбалла. Только про Нижегородскую область по репрезентативным данным можно сказать, что там внимательно читают наш журнал. Приятно также, что ему уделяют внимание и специалисты Мурманской, Свердловской, Томской областей.

Хочется думать, что наши флюиды уже улавливаются в научном эфире.

Редколлегия журнала неизменно готова к сотрудничеству



<input checked="" type="checkbox"/> Местоположение	Визиты	Глубина просмотра
Итого и средние	14 870	4,4
1. <input checked="" type="checkbox"/> <u>Евразия</u>	14 413 96,9%	4,4
+ <input type="checkbox"/> <u>Россия</u>	12 074 81,2%	4,8
+ <input type="checkbox"/> <u>СНГ</u>	1 642 11,0%	1,6
+ <input type="checkbox"/> <u>Европа</u>	623 4,2%	4,5
+ <input type="checkbox"/> <u>Азия</u>	74 0,5%	3,3
2. <input checked="" type="checkbox"/> <u>Северная Америка</u>	61 0,4%	3,7
+ <input type="checkbox"/> <u>США</u>	55 0,4%	3,6
+ <input type="checkbox"/> <u>Канада</u>	6 0,0%	5,0
3. <input checked="" type="checkbox"/> <u>Африка</u>	11 0,1%	1,6
4. <input checked="" type="checkbox"/> <u>Южная Америка</u>	4 0,0%	1,0
5. <input checked="" type="checkbox"/> <u>Австралия и Океания</u>	2 0,0%	1,5
6. <i>Не определено</i>	379 2,5%	3,0



Регион	Визитеры	Глубина
+ Республика Карелия	4435	9.2
+ Брянская область	36	5
+ Нижегородская область	295	4.8
+ Мурманская область	172	4.5
+ Свердловская область	186	4.1
+ Республика Мордовия	19	3.9
+ Томская область	133	3.9
+ Магаданская область	11	3.5
+ Вологодская область	188	3
+ Санкт-Петербург и Ленинградская область	732	2.4
+ Москва и Московская область	1594	2.2



УДК 574.3

Экстерьерные отличия пород медоносной пчелы *Apis mellifera* L.

БРАГАЗИН

Александр Андреевич

Нижегородский государственный университет им. Н.
И. Лобачевского, abragazin73@yandex.ru

Ключевые слова:

медоносная пчела
семейная изменчивость
экстерьерные признаки
непараметрический
дискриминантный анализ

Аннотация:

С помощью непараметрического дискриминантного анализа оценён вклад стандартного комплекса экстерьерных признаков рабочих особей медоносной пчелы, относящихся к породам *Apis mellifera carnica* Pollmann, 1879 и *Apis mellifera caucasica* Gorbachev, 1916, во внутривидовые межсемейные и межпородные различия вида *Apis mellifera* L. На основе комплекса анализируемых признаков экстерьера для каждой породы были построены уравнения функции классификации, способные идентифицировать породу. Установлено, что общим для обеих пород признаком, статистически значимо дискриминирующим, по крайней мере, половину семей, является «длина крыла», что имеет значение для анализа групповой (семейной) изменчивости экстерьерных признаков.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 25 апреля 2013 года

Опубликована: 21 сентября 2013 года

Введение

Общественные насекомые, типичным представителем которых является *Apis mellifera* L. (медоносная пчела), занимают важное положение в наземных экосистемах (Брайен, 1986; Кипятков, 1991). Ареал медоносной пчелы очень широк, что обусловило возникновение на всём его протяжении ряда подвидов (географических рас), адаптированных к местным условиям, которые с давних пор были окультурены человеком и подвергались им искусственному отбору (Ruttner, 1978; Ильясов, 2006; Руттнер, 2006; De la Rúa et al., 2009). Вследствие этого в пчеловодстве по отношению к расам пчёл устоялся термин «порода». Несмотря на то что пчелы окультурены, они функционируют как элементы экосистем, опыляя не только монокультуры, но и массу цветковых растений естественных фитоценозов. Подвергаясь со стороны человека значительному влиянию, медоносная пчела остаётся важным природным звеном. Поэтому для неё, как и для других представителей общественных насекомых, актуальна проблема изучения популяционной структуры вида и механизмов ее становления и поддержания, являющаяся центральной как для теоретических исследований в области синтеза эволюционной теории и экологии, так и для практики сохранения биоразнообразия и организации управления хозяйственно значимыми видами (Биглова, 2013; Stamatopoulou et al., 2008).

Перемещение медоносных пчел (*Apis mellifera* L.) из одних биоклиматических зон в другие с целью повышения продуктивности провоцировало бессистемную гибридизацию и, как следствие, метизацию. В результате на месте естественно сложившихся местных популяций сформировались помеси неизвестного происхождения. Поэтому поиск методов изучения популяций медоносной пчелы, подвергшейся вмешательству хозяйственной деятельности человека, является необходимым для сохранения самовозобновляемой системы популяций этого вида и требует исследования потенциала медоносной пчелы на многих уровнях: внутривидовом, популяционном и внутривидовом.

(Гайнутдинова, 2004; Биглова, 2013). Как известно, в отличие от организмов, ведущих одиночный образ жизни, структурным элементом (единицей) популяций общественных насекомых (муравьи, термиты, осы, шмели и пчелы) является семья, или колония (Алпатов, 1948; Русина и др., 2004). Этот специфический вид групповой изменчивости животных, образующих сообщества — семьи (произошедших от одной самки), В. В. Алпатов (1948) назвал *семейной* изменчивостью

Классический метод различения внутривидовых таксонов медоносной пчелы — морфометрический анализ, был развит В. В. Алпатовым (1948). Для характеристики внутритаксономических групп (рас или пород) *A. mellifera* обычно используют ширину и длину 3-го тергита, длину правого переднего крыла, ширину правого переднего крыла, кубитальный индекс, дискоидальное смещение, длину хоботка — показатели, в основном отражающие специфику развития хозяйственно-полезных признаков (Николаенко, 2005; Симанков и др., 2012; Shaibi et al., 2009; Radloff et al., 2010). На протяжении большого периода в рамках традиционного морфолого-географического подхода большинство исследователей применяли методы одномерной статистики, имеющие ограниченную различительную способность. Более впечатляющие результаты дало использование многомерного статистического анализа морфометрических признаков вида *A. mellifera*, позволившего подразделить вид на четыре эволюционные ветви (Ruttner, 1978, Ruttner, 1988), объединяющие 26 подвидов (Ruttner, 1992; Sheppard et al., 1997; Sheppard, Meixner, 2003; Meixner et al., 2010), а по некоторым данным (Engel, 1999), 28 подвидов.

Изучая межсемейные различия отдельных популяций медоносных пчёл, можно выявить признаки, наиболее и наименее подверженные изменчивости, и тем самым лучше понять механизм приспособительных реакций организма в условиях изменения окружающей среды.

Вопрос, касающийся внутривидовых межсемейных различий медоносных пчёл по комплексу морфологических показателей, недостаточно освещён в литературе. С учетом вышесказанного, в настоящей работе предпринята попытка с помощью непараметрического дискриминантного анализа, служащего для различения и распознавания биологических объектов и явлений, отличия между которыми не очевидны, в том числе для установления групповой принадлежности отдельных особей (Ивантер, Коросов, 2011), дать оценку вклада стандартного набора экстерьерных признаков рабочих особей медоносной пчелы, относящихся к породам *Apis mellifera carnica* Pollmann, 1879 и *Apis mellifera caucasica* Gorbatchev, 1916, во внутривидовые межсемейные и межпородные различия вида *Apis mellifera* L.

Материалы

Пчелы породы *A. m. carnica* были собраны в 2011 г. на племенных пасеках, принадлежащих ФГУ ПППХ «Майкопское». Пчелы породы *A. m. caucasica* были получены в этом же году на пасеках ГНУ «Краснополянская опытная станция пчеловодства» НИИ Пчеловодства РСХА. Обучающие выборки каждой породы были представлены 240 особями рабочих пчёл, относящихся к 8 семьям (по 30 особей рабочих пчел из каждой семьи). В выборку породы *A. m. carnica* входили пчелы из семей № 1—8. В выборку породы *A. m. caucasica* — из семей № 9—16.

Методы

Анализ экстерьерных признаков проводили по шести основным морфометрическим признакам рабочих пчёл: ширина 3-го тергита (ШЗТ); длина 3-го тергита (ДЗТ), длина правого переднего крыла (ДППК), ширина правого переднего крыла (ШППК), кубитальный индекс (C_i), дискоидальное смещение: положительное дискоидальное смещение (ПДС), нейтральное дискоидальное смещение (НДС), отрицательное дискоидальное смещение (ОДС).

Все промеры экстерьерных признаков выполнялись по стандартной схеме, изображённой на рисунке. Измерения экстерьерных признаков производились с помощью стереоскопического микроскопа МБС-9, при этом пользовались окуляром 8х с диоптрийной наводкой со сменной шкалой. В ходе проверки на нормальность распределения исходных данных экстерьерных признаков, проведённой с помощью критериев Колмогорова – Смирнова, Лиллиефорса и Шапиро – Уилка, выяснилось, что среди большинства семей изучаемых пород нормальному распределению подчинялись только «кубитальный индекс» и «ширина 3-го тергита». Ввиду того что одни и те же нормально распределённые признаки встречались не во всех используемых в анализе выборках, мы воспользовались непараметрическим дискриминантным анализом. Для его проведения был применён модуль GDA (Общие модели дискриминантного анализа) программы STATISTICA 10.0.1, позволяющий, в том числе, использовать в анализе категориальные переменные (Халафян, 2007).

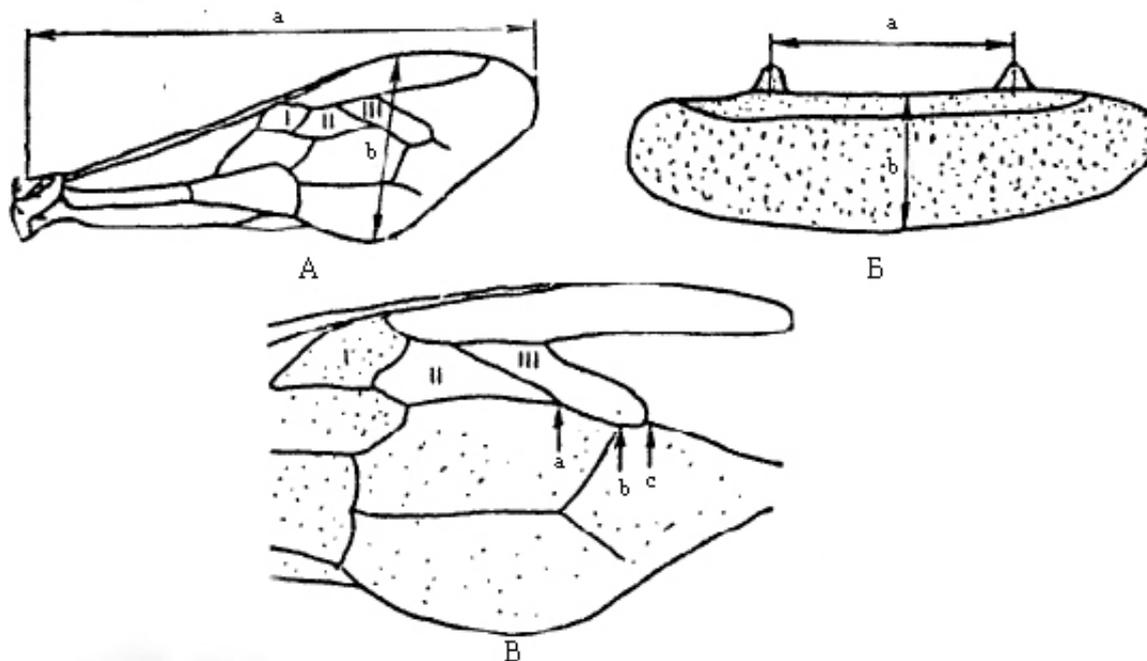


Рис. Экстерьерные признаки рабочих особей медоносной пчелы: А - промеры переднего правого крыла: a - длина, b - ширина; Б - промеры 3-го тергита: a - условная ширина, b - длина; В - переднее правое крыло с тремя кубитальными ячейками I, II, III (соотношение отрезков третьей кубитальной ячейки: $bc/ab \times 100\%$ - даёт кубитальный индекс). По Николаенко (2005)

Fig. Exterior features of honeybee working individuals : А - measurements of right front wing: a - length, b - width; Б - measurements of third tergite: a - conditional width, b - length; В - right front wing with three cubital cells I, II, III (the ratio of the segments of third cubital cell: $bc/ab \times 100\%$. - gives cubital index)

Была проведена верификация полученных уравнений функции классификации (Клекка, 1989) на основе двух экзаменационных выборок из каждой породы ($n = 20$), состоящих из пчёл, ранее не использовавшихся для анализа в составе обучающих выборок. Результаты верификации оценивали по количеству верно классифицированных объектов по отношению к их общему числу, выраженному в процентах. Полученные результаты сравнивали с аналогичными значениями, выдаваемыми модулем GDA в виде таблицы «Матрица классификации для анализируемой выборки», составленной по обучающим выборкам.

Результаты

Внутрипородные межсемейные различия экстерьерных признаков рабочих пчел пород *A. m. carnica* и *A. m. caucasica*

Результаты анализа межсемейных различий по шести экстерьерным признакам рабочих пчел, относящихся к породам *A. m. carnica* и *A. m. caucasica* приведены в табл. 1. Анализ экстерьерных признаков рабочих пчёл породы *A. m. carnica* показал, что между семьями наблюдалась статистически значимая дискриминация по всем экстерьерным признакам. Семьи больше всего различались по параметрам «длина крыла» и «ширина крыла», при этом наибольшей разделительной силой между семьями обладал признак «длина крыла», т. к. ему соответствовало наименьшее значение частной лямбды.

Непараметрический дискриминантный анализ межсемейных различий пчел породы *A. m. caucasica* свидетельствует, что семьи этой породы также имели статистически значимые различия по исходному набору экстерьерных признаков. Но в отличие от *A. m. carnica* для семей породы *A. m. caucasica* наибольшей дискриминирующей силой обладал признак «дискоидальное смещение».

Таблица 1. Внутрипородные межсемейные различия по экстерьерным признакам рабочих пчел пород *A. m. carnica* и *A. m. caucasica*

Признак	<i>A. m. carnica</i>			<i>A. m. caucasica</i>		
	Частная лямбда	<i>F</i>	<i>p</i>	Частная лямбда	<i>F</i>	<i>p</i>
Длина 3-го тергита	0.73	11.81	<0.01	0.90	3.62	<0.01
Ширина 3-го тергита	0.84	6.11	<0.01	0.86	5.08	<0.01
Ширина крыла	0.60	21.28	<0.01	0.80	8.31	<0.01
Длина крыла	0.42	43.69	<0.01	0.84	6.18	<0.01
Кубитальный индекс	0.81	7.51	<0.01	0.86	5.14	<0.01
Дискоидальное смещение	0.89	1.97	0.02	0.76	4.69	<0.01

Анализ квадратов расстояний Махаланобиса между центроидами классов объектов, образованных семьями породы *A. m. carnica*, показал, что статистически незначимые различия в расстояниях ($p > 0.05$) наблюдались между центроидами классов семей в следующих парах: № 1 и № 2; № 1 и № 6; № 4 и № 3. Следовательно, для этих пяти семей в пространстве 6-ти экстерьерных признаков имеет место сильное перекрывание значений признаков, что приводит к слабой дискриминации, причём в наименьшей степени отличалась от остальных семья № 6. Для породы *A. m. caucasica* статистически незначимые различия ($p > 0.05$) в значениях квадратов расстояний Махаланобиса были обнаружены между семьями № 10 и № 9, а также № 14 и № 16.

Анализ *beta*-коэффициентов, свидетельствующих о вкладе каждого из имеющихся экстерьерных признаков в дискриминацию семей каждой породы, показал, что более половины семей породы *A. m. carnica* статистически значимо различались ($p < 0.05$) по признакам «длина крыла» (7 семей) и «длина 3-го тергита» (6 семей). Для породы *A. m. caucasica* ключевыми признаками, по которым статистически значимо различались семьи, были «ширина крыла» (5 семей) и «длина крыла» (4 семьи).

На следующем этапе работы был проведён дискриминантный анализ межпородных различий рабочих пчел в многомерном пространстве экстерьерных признаков.

Межпородные различия экстерьерных признаков пород *A. m. carnica* и *A. m. caucasica*

Чтобы выяснить силу различий между анализируемыми породами, в качестве группирующей переменной в модуле GDA была задана принадлежность к породе. По результатам анализа выяснилось, что породы не различались по признаку «длина 3-го тергита» (табл. 2), по всем остальным признакам наблюдались статистически значимые различия. Наиболее существенный вклад в разделение пород вносил «кубитальный индекс», что оправдывает его общеизвестную первостепенную важность в породной идентификации медоносных пчёл (Алпатов, 1948; Руттнер, 2006).

Таблица 2. Межпородные различия по экстерьерным признакам рабочих пчел пород *A. m. carnica* и *A. m. caucasica*

Признак	Частная лямбда	<i>F</i>	<i>p</i>
Длина 3-го тергита	1.00	0.04	0.85
Ширина 3-го тергита	0.99	4.94	0.03
Ширина крыла	0.96	18.27	<0.01
Длина крыла	0.97	12.51	<0.01
Кубитальный индекс	0.72	180.86	<0.01
Дискоидальное смещение	0.83	49.70	<0.01

Оценка расстояния между центроидами классов объектов (пород) с помощью квадрата расстояния Махаланобиса показала их статистическую значимость ($p < 0.05$). Это свидетельствует о том, что в пространстве значений шести экстерьерных признаков их совокупное влияние дискриминирует центры изучаемых совокупностей на статистически значимое расстояние друг от друга.

Анализ знаков перед статистически значимыми *beta*-коэффициентами позволил сделать вывод о

характере различий между породами по каждому из шести признаков. Так, порода *A. m. carnica* отличалась меньшими значениями признаков «длина крыла» и «кубитальный индекс» от соответствующих значений признаков породы *A. m. caucasica*. В свою очередь, последняя имела статистически значимо меньшие значения параметров «ширина 3-го тергита» и «ширина крыла» по сравнению с породой *A. m. carnica*.

С помощью модуля GDA для переменных (экстерьерных признаков) обеих пород были получены коэффициенты и соответствующие уравнения функции классификации (Y), способные идентифицировать породу пчелы по набору экстерьерных признаков. Градацию «отрицательное дискоидальное смещение» программа удалила из моделей (1) и (2) для минимизации доли ошибочной классификации. При построении уравнения функции классификации признак «длина 3-го тергита» был исключён вследствие того, что его вклад в дифференциацию пород оказался статистически незначим (табл. 2).

Уравнения имеют следующий вид:

$$Y_{Carnica} = -1806,25 + 93,64 \cdot \text{ШЗТ} + 176,94 \cdot \text{ШППК} + 263,18 \cdot \text{ДППК} + 2,69 \cdot C_i - 3,08 \cdot \text{ПДС} + 8,81 \cdot \text{НДС}, \quad [1]$$

$$Y_{Caucasica} = -1809,33 + 91,03 \cdot \text{ШЗТ} + 168,43 \cdot \text{ШППК} + 266,71 \cdot \text{ДППК} + 2,95 \cdot C_i - 5,33 \cdot \text{ПДС} + 9,38 \cdot \text{НДС}, \quad [2]$$

Полученные уравнения позволили провести верификацию функций классификации, которая была проведена на основе двух экзаменационных выборок каждой породы ($n = 20$). Критерием отнесения наблюдения (т. е. пчелы) из экзаменационной выборки к той или иной породе является максимальное значение апостериорной вероятности классификации, рассчитанной в модуле GDA на основе квадратов расстояний Махаланобиса. В табл. 3 представлены результаты сравнения классификации наблюдений обучающих и экзаменационных выборок, полученных с помощью модуля GDA и уравнений функции классификации, свидетельствующие, что количество правильно классифицированных объектов в случае применения модуля GDA и уравнений функций классификации практически одинаково.

Таблица 3. Количество верно классифицированных объектов в обучающих и экзаменационных выборках рабочих пчел пород *A. m. carnica* и *A. m. caucasica*

Породы	Количество правильных классификаций, %		
	Обучающая выборка	Экзаменационная выборка	
	Модуль GDA	Модуль GDA	Уравнение функции классификации
<i>A. m. carnica</i>	92	95	90
<i>A. m. caucasica</i>	86	90	90

Обсуждение

Увеличение числа регистрируемых признаков требует усложнения методов статистической

обработки данных и перехода от одномерных методов (описательной статистики) к многомерному анализу, где главной характеристикой объектов становится расстояние между ними в многомерном пространстве изучаемых признаков. Так, в нашей предыдущей работе (Брагазин и др., 2012) с помощью критерия Крускала — Уоллиса были установлены статистически значимые внутривидовые межсемейные различия по каждому *отдельному* экстерьерному признаку у рабочих особей медоносной пчелы пород *A. m. carnica* и *A. m. caucasica*. Однако вопрос о совокупном вкладе *комплекса* экстерьерных признаков во внутривидовые, межсемейные и межвидовые различия оставался открытым. В настоящей работе применение дискриминантного анализа *комплекса* экстерьерных признаков позволило получить новые данные, которые дополнили и расширили имеющиеся представления об объекте — медоносной пчеле, а также явились приближением к целостному описанию объекта. Так, применяемый в данной работе для дискриминации разноуровневых внутривидовых группировок набор морфологических признаков демонстрирует различную эффективность, т. е. для внутривидовой дифференциации семей большее значение имеют одни признаки («длина крыла», «дискоидальное смещение»), а для межвидовой — другие («кубитальный индекс»). Таким образом, рассматривая подвидовую структуру *A. mellifera* L., можно отметить следующие особенности. На уровне пород в большей, по сравнению с другими признаками, степени варьируют значения кубитального индекса, что применяется для породной идентификации пчёл. На внутривидовом, т. е. межсемейном, уровне кубитальный индекс отходит на второй план и наибольшей дискриминирующей способностью характеризуются размерные признаки крыла и форма дискоидальной ячейки. Но как показал анализ *b eta*-коэффициентов, общим для обеих пород признаком, статистически значимо разделяющим, по крайней мере, половину семей, является «длина крыла», что имеет значение для анализа групповой (семейной) изменчивости экстерьерных признаков.

Заключение

Полученные результаты дают возможность сделать два существенных вывода. Во-первых, показано, что для обеих пород характерна внутривидовая морфологическая гетерогенность по *комплексу* экстерьерных признаков, но при этом надежная дискриминация не менее половины семей в каждой породе может быть осуществлена по признаку «длина крыла». Во-вторых, были успешно верифицированы уравнения функции классификации, способные на основе *комплекса* анализируемых признаков экстерьера идентифицировать породы *A. m. carnica* и *A. m. caucasica*. Следовательно, получен инструментальный анализ принадлежности рабочих особей медоносных пчёл к этим породам, который может быть востребован как в пчеловодстве, так и в демэкологических исследованиях общественных насекомых.

Библиография

Алпатов В. В. Породы медоносной пчелы. [Species of honeybee] М.: Изд-во Московского общества испытателей природы, 1948. 183 с.

Биглова Л. Ф. Разнообразие морфотипов медоносной пчелы в популяции лесостепной природно-сельскохозяйственной зоны республики Башкортостан [Diversity morphotypes of honeybees in population steppe natural and agricultural zones of the republic of Bashkortostan] // Современные проблемы науки и образования. 2013. № 2. URL: www.science-education.ru/108-8908 (дата обращения: 23.07.2013).

Брагазин А. А., Радаев А. А., Нижегородцев А. А., Гелашвили Д. Б. Статистический анализ экстерьерных признаков рабочих особей пород медоносной пчелы *Apis mellifera carnica* Pollmann и *Apis mellifera caucasica* Gorbatchev [Statistical analysis of exterior features of *Apis mellifera carnica* Pollmann and *Apis mellifera caucasica* Gorbatchev working individuals] // Вестн. Нижегород. ун-та. 2012. № 2 (3). С. 119–122.

Брайен М. Общественные насекомые: экология и поведение [Social insects: ecology and behavior] / Пер. с англ. М.: Мир, 1986. 400 с.

Гайнутдинова Л. М. Исследование экстерьерных признаков и популяционно-генетической структуры медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.) на Южном Урале. [The study of exterior features and population genetic structure of the honeybee (*Apis mellifera* L.) in the South Urals] Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Уфа, 2004. 24 с.

Брагазин А. А. Экстерьерные отличия пород медоносной пчелы *Apis mellifera* L. // Принципы экологии. 2013. № 2. С. 6–13.

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: Учеб. пособие. [Introduction in quantitative biology: study guide] Петрозаводск: изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.

Ильясов Р. А. Полиморфизм *Apis mellifera mellifera* L. на Урале. [Polymorphism of *Apis mellifera mellifera* L. in the Urals] Автореф. дисс. ... к.б.н. Уфа, 2006. 22 с.

Кипятков В. Е. Мир общественных насекомых. [World of social insects] Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1991. 408 с.

Клекка У. Р. Дискриминантный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ / Пер. с англ. [Discriminant Analysis // Discriminant, factor and cluster analysis] М.: Финансы и статистика, 1989. С. 78–138.

Николаенко В. П. Племенная работа с пчелами. [Breeding work with honeybees] Ростов н/Д: Изд-во БАРО-ПРЕСС, 2005. 144 с.

Русина Л. Ю., Скороход О. В., Гилев А. В. Дискретные вариации окраски осы *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) в Черноморском биосферном заповеднике [Discrete color variations of wasp *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) in the Black Sea Biosphere Reserve] // Труды Русского энтомологического общества. 2004. Т. 75. №1. С. 270–277.

Руттнер Ф. Техника разведения и селекционный отбор пчел: Практическое руководство... [Technique of breeding and selection of bees: a practical guide...] / Пер. с нем. 7-е изд., перераб. М.: АСТ Астрель, 2006. 166 с.

Симанков М. К., Макаров В. Л., Симанков В. М., Ильясов Р. А., Поскряков А. В., Николенко А. Г. Морфогенетическая характеристика медоносной пчелы Пермского края [Morphogenetic characteristics of honeybee of Perm region] // Материалы третьего международного форума пчеловодов «Медовый мир». Ярославль. 2012. С. 55–58.

Халафян А. А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных: Учебник. 3-е изд. [STATISTICA 6. Statistical data analysis] М: ООО «Бином-Пресс», 2007. 512 с.

De la Rúa P., Jaffé R., Dall'Olio R., Muñoz I., Serrano J. Biodiversity, conservation and current threats to European honeybees // Apidologie. 2009. V. 40. № 3. P. 263–284. DOI: 10.1051/apido/2009027.

Exterior differences between species of honeybee *Apis mellefera* L.

**BRAGAZIN
Alexander**

*Nizhny Novgorod Lobachevsky State University,
abragazin73@yandex.ru*

Keywords:

honey bee
family variability
exterior feature
nonparametric discriminant analysis

Summary:

Using nonparametric discriminant analysis the contribution of standard set of exterior features of working individuals honeybee, belonging to the *Apis mellifera carnica* Pollmann, 1879 and *Apis mellifera caucasica* Gorbatchev, 1916, in the inter-family inbreeding and interbreeding differences of the *Apis mellifera* L. was evaluated. Based on the complex of analyzed attributes of exterior the equations of classification function, which can identify the breed, were constructed for each breed. It was found, that for the both breeds the feature "wing length" significantly discriminates, at least half of the families, that has implications for the analysis of group (family) variability of exterior features.



УДК 574.34:595.789:57.087.1

Изучение динамики численности методом Джолли – Себера на примере имаго булавоусых чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera: Hesprioidea et Papilionoidea)

ГОРБАЧ
Вячеслав Васильевич

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

Ключевые слова:

булавоусые чешуекрылые
мечение с повторными отловами
стохастическая модель динамики численности
метод Джолли – Себера
абсолютная численность
элиминация
пополнение популяции

Аннотация:

Метод мечения с повторными отловами использовали для изучения сезонной динамики пяти видов дневных бабочек. Абсолютную численность и ход процессов элиминации и пополнения популяции оценивали методом Джолли – Себера. В статье обобщен опыт полевых исследований и обработки полученных выборок. Рассмотрен способ оптимизации модельных параметров в среде MS Excel.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: И. Н. Болотов

Получена: 06 июня 2013 года

Опубликована: 30 сентября 2013 года

Введение

Одной из ключевых задач при изучении динамики популяций является определение абсолютной численности особей для известных временных интервалов. Методы ее оценки применительно к булавоусым чешуекрылым были предложены уже в самых первых работах, посвященных экологии популяций этой группы насекомых (Ford, Ford, 1930; Dowdeswell et al., 1940, 1949). Однако более востребованным оказался подход, в основу которого положена стохастическая модель динамики численности (Jolly, 1965; Seber, 1965). Этот метод, известный как метод Джолли – Себера, позволяет по данным многократных отловов особей рассчитывать не только численность, но и другие демографические параметры. В настоящее время для вычислений обычно используют специальные компьютерные программы, наиболее популярными из которых являются JOLLY (Pollock et al., 1990), MARK (White et al., 1999) и POPAN (Arnason, Schwartz, 1999). Возможен и иной вариант расчетов – в среде MS Excel. Формат электронной таблицы позволяет лучше понять суть производимых операций для вычисления основных переменных, открывая путь к осмысленному применению готовых программных продуктов.

Сложность изучения демографических процессов, происходящих в популяциях насекомых, обусловлена их скрытым образом жизни. В тех случаях, когда особи редко попадают на глаза и не идут ни в какие ловушки, вряд ли вообще возможно получить сколько-нибудь репрезентативные выборки. Дневные бабочки являются одной из немногих групп, к которым применимы подходы, успешно апробированные на позвоночных животных, в том числе и метод мечения с повторными отловами (Коли, 1979). Работы, посвященные популяциям чешуекрылых, появились еще в первой половине прошлого века в Великобритании, но признанным центром их изучения на следующие десятилетия стала школа, основанная Паулем Эрлихом в Стэнфордском университете (Ehrlich, Davidson, 1960; Ehrlich, 1961; Ehrlich, Raven, 1969; Ehrlich, Hanski, 2004 и др.). С тех пор бабочки являются одним из излюбленных объектов популяционных исследований (Harding, Green, 1991; Settele et al., 2009). Их выбирают в

качестве моделей по нескольким причинам. Во-первых, взрослые особи ведут открытый образ жизни, следовательно, за ними легко наблюдать и при необходимости отлавливать. Гусеницы некоторых видов живут на кормовых растениях группами, которые хорошо заметны и также доступны для изучения. Во-вторых, не имея территориального поведения, имаго свободно перемешиваются, обеспечивая случайность их поимки. Это особенно важно для адекватной оценки численности при использовании методов мечения с повторными отловами. В-третьих, многие из видов бабочек приурочены к обособленным местообитаниям, имеющим относительно небольшие размеры и ясно выраженные границы. Появляется возможность охватить исследованием всю населенную территорию и изучать именно популяции или естественным образом сложившиеся внутривидовые группировки особей, а не популяционные явления на некотором участке непрерывного ареала. И, наконец, в-четвертых: бабочки довольно многочисленны, что позволяет в короткие сроки получать достаточные для полноценного анализа выборки. Популяционные исследования, в качестве модельных объектов в которых выступали бы чешуекрылые, в нашей стране только начинаются. И это несмотря на тот факт, что дневные бабочки являются одной из наиболее многочисленных групп насекомых в Красных книгах различного уровня. Призывы к всестороннему изучению охраняемых видов реализуются в основном лишь посредством получения более точной информации об их распространении и особенностях биологии на различных участках ареала. Первые результаты изучения пространственной структуры и динамики популяций ряда карельских видов опубликованы (Горбач, 1998, 2011; Горбач, Кабанен, 2009; Горбач и др., 2010).

Целью настоящей работы является обобщение опыта, полученного при использовании метода Джолли – Себера, для оценки численности популяций булавоусых чешуекрылых на стадии имаго. Подробно рассмотрены два ключевых аспекта предлагаемого подхода: 1) методика мечения и 2) этапы вычисления основных демографических параметров, реализованные в среде MS Excel.

Материалы

Нашими объектами в разное время были пять видов булавоусых чешуекрылых. Перламутровок *Boloria aquilonaris* (Stich.), *B. eunomia* (Esp.) и *B. freija* (Vckl.) изучали на сфагновом болоте Близкое в заповеднике «Кивач» в 1995–1996 годах (Горбач, 1998; 2011). Тогда же, на шоссейной дороге Водопад Кивач – Сопоха метили ленточников *Limenitis populi* (L.) (Горбач и др., 2010). Популяцию парусника *Parnassius mnemosyne* (L.) исследовали на Большом Клименецком острове Онежского озера в 2003–2006 годах (Горбач, Кабанен, 2009). В общей сложности было помечено более 7 тысяч бабочек. Число повторных отловов составило около 2 тысяч.

Методы

Методы полевых исследований. Материал собирали в течение всего периода лета видов, используя метод мечения с повторными отловами. Исследуемые местообитания удавалось посетить за это время от 8 до 17 раз. Передвигаясь по заранее намеченному маршруту, производили отловы с помощью энтомологического сачка. Каждую бабочку регистрировали, впервые пойманных метили и тут же отпускали. В качестве меток использовали арабские цифры (рис. 1), которые наносили ручкой-маркером (PILOT-ID) на нижнюю поверхность левого заднего крыла. Такое расположение не позволяет отличить меченые экземпляры среди летающих бабочек, и идентифицировать особь можно только после её поимки. Следовательно, основополагающий принцип метода – случайность отлова меченых и немеченых особей – не нарушается. Этот аспект приобретает особую значимость при высокой численности популяции, когда невозможно отловить всех замеченных бабочек.



Рис. 1. Меченые особи парусника *Parnassius mnemosyne* - свежая и облетанная
 Fig. 1. Marked clouded Apollo butterflies, there are specimens with fresh and heavily damaged wings

Метки на крыльях сохраняются до конца жизни и могут быть утрачены лишь в случае сильного повреждения крыла, как это, например, происходило с ленточниками, сбитыми автотранспортом (Горбач и др., 2010). Более мелких бабочек и бабочек с темными крыльями удобнее метить посредством кодов, нанося на испод крыльев черточки и/или точки. Одна из систем кодирования представлена на рис. 2. Использование хорошо заметных в полете меток недопустимо, поскольку ведет к субъективизму при отлове особей, становясь причиной грубых ошибок в оценках демографических параметров. В классических работах (Brussard, Ehrlich, 1970 и др.) бабочек метили подобным образом лишь для того, чтобы, отслеживая траекторию движения, не путать их с другими особями. Нанесение меток на верхнюю поверхность крыла также нецелесообразно, поскольку возрастает риск травмирования бабочки.

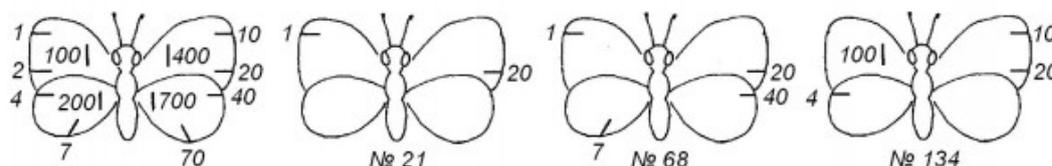


Рис. 2. Система меток 1-2-4-7 (по Watt et al., 1977). Расположение черточек кодирует порядковый номер особи, числа 3, 5, 6, 8 и 9 получают сложением имеющихся

Fig. 2. System of numbering 1-2-4-7 (from Watt et al., 1977). Disposition of dashes encodes the individual number of a butterfly, numbers 3, 5, 6, 8 and 9 are the sum of the basic elements

Манипуляции, производимые во время мечения, согласно данным Галла (Gall, 1984), не влияют существенным образом на выживаемость бабочек, но вызывает временное снижение их двигательной активности. Обычно этот эффект проявляется в течение нескольких часов, поэтому интервал между отловами не должен быть меньше одних суток. В противном случае снижение активности меченых особей может приводить к искажению оценки численности популяции. Действительно, двигательная активность бабочек снижается, но, по нашим наблюдениям, на более короткое время. Чем крупнее вид, тем легче его особи переносят производимые манипуляции. Опыт показывает, что оптимальная периодичность посещения исследуемых местообитаний составляет 2-3 дня. Другим негативным фактором, влияющим на оценку численности при применении данного метода, может стать уменьшение вероятности повторного отлова меченых бабочек. Было замечено (Singer, Wedlake, 1981), что особей, меченных без отлова (медленное приближение и нанесение метки), вылавливали в несколько раз чаще, чем тех, которых предварительно отлавливали. Причиной снижения вероятности отлова в этом случае может быть более высокая смертность среди бабочек, которых отлавливали (например, в результате травмирования). Предположение о закреплении специфических поведенческих реакций кажется сомнительным, поскольку предполагает наличие у насекомых более сложных форм нервной деятельности, чем нам известно. В любом случае вероятность повторного отлова зависит от

подвижности особей, т. е. от возможности для исследователя поймать каждую из встреченных бабочек. При невысокой плотности населения нам удавалось отлавливать почти всех замеченных особей, в том числе и хорошо летающих ленточников.

Наиболее серьезные ограничения на проводимые работы накладывали погодные условия. Метить бабочек при температуре менее 15 °С или сплошной облачности не имеет смысла. В таких условиях падает двигательная активность имаго, они забиваются в траву и становятся незаметными. Только в случае с перламутровкой *B. aquilonaris* плохая погода не мешала работе. Дело в том, что бабочки в состоянии покоя оставались на соцветиях сабельника - основного кормового растения имаго на исследуемом болоте. Эта особенность дала возможность, планомерно обходя скопления растений, собирать особей с цветков, метить их и возвращать назад. В результате удавалось выдерживать строгие двухдневные интервалы между посещениями местообитания (Горбач, 1998). В других случаях график работ приходилось корректировать: из-за неблагоприятных погодных условий перерывы порой увеличивались до недели и более.

Анализ данных. Демографические параметры оценивали методом Джолли - Себера (Jolly, 1965). Данный подход позволяет определить абсолютную численность для каждой, кроме первой ($i = 1$) и последней ($i = l$), даты исследования ($i = 2, 3, \dots, l - 1$), а также процессы роста и убыли популяции за время между отловами. Для этого необходимо иметь следующие данные о числе меченых особей и повторных отловах:

n_i - число отловленных особей в момент времени i ;

s_i - число выпущенных особей;

m_i - число особей в выборке n_i , помеченных до i -го отлова;

Z_i - число особей, помеченных до i -го отлова, не попавшихся при i -м отлове, но отловленных позже;

R_i - общее число особей из s_i , попавшихся при повторных отловах.

Исходные массивы данных представляли собой матрицы в среде MS Excel (рис. 3). Повторные отловы одной и той же особи в течение дня не учитывали. Численность для каждой даты рассчитывали по формуле:

$$N_i = \frac{M_i}{\alpha_i}, \text{ где } M_i = m_i + \frac{Z_i s_i}{R_i} \text{ и } \alpha_i = \frac{m_i}{n_i},$$

N_i - оценка численности особей в момент времени i ;

M_i - общее число особей, помеченных в популяции до i -го отлова;

α_i - доля меченых особей, попавшихся при i -м отлове.

Стандартная ошибка оценки численности равна

$$SE_i = \sqrt{N_i (N_i - n_i) \left(\frac{M_i - m_i + s_i}{M_i} \left(\frac{1}{R_i} - \frac{1}{s_i} \right) + \frac{1 - \alpha_i}{m_i} \right)}.$$

Коэффициент убывания численности (элиминации)

$$\phi_i = \frac{M_{i+1}}{M_i - m_i + s_i}$$

показывает долю особей среди непогибших и не эмигрировавших с исследуемой территории к моменту времени $i + 1$. Тогда число особей, появившихся из куколок и прибывших на исследуемую

территорию за то же время, будет составлять

$$B_i = N_{i+1} - \phi_i(N_i - n_i + s_i).$$

Для ϕ_i и B_i , так же как и для N_i , могут быть рассчитаны стандартные ошибки (Jolly, 1965), но на практике эти показатели используют редко.

Q9		Σ = СУММ(E9:P9)																
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	
1				i	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		
2	i	Дата	n_i	s_i	1 июня	2 июня	3 июня	4 июня	5 июня	6 июня	8 июня	9 июня	10 июня	11 июля	12 июня	18 июня	m_i	
3	1	1 июня	4	4														
4	2	2 июня	10	10	1												1	
5	3	3 июня	15	15		2											2	
6	4	4 июня	24	24			4										4	
7	5	5 июня	26	26		1	2	6	число особей в выборке n_s , меченых 2, 3 и 4 июня								9	
8	6	6 июня	22	22	1		1	2	4								8	
9	7	8 июня	27	27		1		1	1	2							5	
10	8	9 июня	32	32				1	3	1	3						8	
11	9	10 июня	34	34			1	1	3	2	2	4					13	
12	10	11 июля	37	37				2	1	5	4	5	4				21	
13	11	12 июня	31	31						1	2	2	5	5			15	
14	12	18 июня	7	7									1	1	3		5	
15	R_i				2	4	8	13	=СУММ(I6:I16)		11	11	10	6	3			
16	Z_i					1	2	4	=СУММ(H10:H16)		9	8	7	6	1			

Рис. 3. Результаты отловов имаго перламутровки *Boloria freija* на болоте Ближкое (заповедник «Кивач») в 1996 году. Обозначения переменных даны в тексте

Fig. 3. Results of mark-release-recapture of adult fritillaries *Boloria freija* on mires Blizkoe (Kivach Nature Reserve) in 1996. n_i is the number of individuals captured in a day i ; s_i is the number realized after marking on day i ; m_i is the number of individuals in the sample of n_i marked before day i ; Z_i - is the total number marked before day i which are not caught on day i , but are caught subsequently; R_i is the total number of the s_i individuals that are caught subsequently

Переменные вычисляли для всех особей и, где было возможно, для самцов и самок по отдельности (рис. 4). В случаях, когда из-за недостатка данных расчет по формулам для какого-либо из полов был невозможен, численность определяли исходя из равенства: $N_i = N_{mi} + N_{fi}$, где префиксами m и f обозначены самцы и самки соответственно. Если же пропуски исходных вариантов не позволяли определить ни N_{mi} , ни N_{fi} , то рассчитанную величину N_i делили согласно соотношению между n_{mi} и n_{fi} . Численность для первого (N_1) и последнего (N_l) дня эксперимента принимали равными n_1 и n_l соответственно. Общую численность популяции определяли согласно выражению $N_{общ} = N_2 + \sum B_i$ (Горбач, 1998). При этом допускали, что особи, вышедшие из куколок с момента начала лета до второго отлова (первой даты, для которой значение N_i может быть оценено по формуле), не погибали и не эмигрировали, а со времени последнего отлова с рассчитанным числом B_i до окончания лета в популяции не появлялись новые особи. Ошибку вычисляли как $SE_{общ} = N(SE)_{общ} - N_{общ}$, где $N(SE)_{общ} = (N_2 + SE_2) + \sum((N_{i+1} + SE_{i+1}) - \phi_i(N_i + SE_i - n_i + s_i))$. Другой способ оценки общей численности предложил В. Ватт с соавторами (Watt et al., 1977): $N_{общ} = (1 - \phi) \sum N_i$, где ϕ - средняя арифметическая коэффициентов убывания численности ϕ_i . Стандартную ошибку $SE_{общ}$ рассчитывали, руководствуясь описанным выше подходом, где $N(SE)_{общ} = (1 - \phi) \sum (N_i + SE_i)$. Подставив найденное значение коэффициента ϕ в выражение $T = -(\ln \phi)^{-1}$, можно определить среднюю продолжительность присутствия особи на

исследуемой территории в днях (Cook et al., 1976). Однако более адекватной переменной для расчета времени является значение коэффициента ежедневного убывания численности, поскольку он в меньшей степени зависит от величины интервалов между отловами. В настоящей работе мы рассчитывали T , подставляя в указанную выше формулу средние значения $\varphi_{i,t}$, где t – число дней между i и $i + 1$. Иные, более сложные алгоритмы вычислений, рассмотрены у Б. Табашника (Tabashnik, 1980).

К24		=КОРЕНЬ((J24*(J24-C24)*((I24-G24+D24)/I24*(1/E24-1/D24)+(1-H24)/G24))													
A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	
18															
19	i	Дата	n_i	s_i	R_i	Z_i	m_i	α_i	M_i	N_i	SE_i	φ_i	B_i		
20	1	1 июня	4	4	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
21	2	2 июня	10	10	4	1	1	=G21/C21		35	35	0.46	27		
22	3	3 июня	15	15	8	2	2	0.13	=G22+(F22*D22)/E22			0.61	42		
23	4	4 июня	24	24	13	4	4	0.17	11	=I23/H23		0.77	17		
24	5	5 июня	26	26	12	7	9	0.35	24	70	21	0.58	25		
25	6	6 июня	22	22	11	8	8	0.36	24	66	21	=I26/(I25-G25+D25)			
26	7	8 июня	27	27	11	9	5	0.19	27	146	67	0.64	=J27-L26*(J26-C26+D26)		
27	8	9 июня	32	32	11	8	8	0.25	31	125	48	0.67	13		
28	9	10 июня	34	34	10	7	13	0.38	37	96	31	1.00	6		
29	10	11 июля	37	37	6	6	21	0.57	58	102	36	0.34	17		
30	11	12 июня	31	31	3	1	15	0.48	25	52	24	-	-		
31	12	18 июня	7	7	-	-	5	-	-	-	-	-	-		
32															
33										$N_{общ}$	= J21+СУММ(M21:M29)				
34															

Рис. 4. Расчет демографических параметров по модели Джолли – Себера в среде MS Excel. Рамкой выделен блок исходных переменных (рис. 3), обозначения даны в тексте

Fig. 4. Calculation of the demographic parameters by the Jolly – Seber model in MS Excel. Frame allocates a block of original data (from fig. 3). α_i is proportion of marked individuals in sample n_i ; M_i is the total number of marked individuals in the population on day i ; N_i is estimate of daily numbers; SE_i is standard error of N_i ; φ_i is residence rate from day i to $i+1$; B_i is number of individuals which replenished the population at same time; $N_{общ}$ is estimate of the total number of the population

Практическое применение метода Джолли – Себера показало, что модельные параметры зачастую принимают биологически некорректные значения. Так, коэффициент φ_i порой оказывается больше единицы, что означает, что к моменту времени $i + 1$ на территории, занимаемой популяцией, осталось больше особей, чем их было в момент времени i . Число прибывших бабочек (B_i) при этом часто становится отрицательным, а общая численность может быть меньше числа отловленных особей. Один из таких вариантов показан на рис. 5: отрицательное значение B_i для 3 июля стало причиной заниженной оценки общей численности популяции. Для оптимизации модели использовали программу «Поиск решения» пакета MS Excel. Ввод ограничений для переменных φ_i и B_i позволил улучшить результаты вычислений. В некоторых специальных пакетах, например в программе MARK, реализована аналитическая процедура коррекции коэффициентов убывания численности.

Результаты

Основными демографическими показателями, вычисляемыми методом Джолли – Себера, являются общая численность и половой состав популяции, оценки абсолютной численности для каждой даты исследования, коэффициенты, измеряющие скорость убывания популяции вследствие гибели и эмиграции особей, и время присутствия особи на исследуемой территории. Рассмотрим каждую из этих характеристик на примере исследованных нами видов бабочек. Исходные выборки, полученные в результате эксперимента по мечению особей, содержали информацию о числе отловов каждой особи и времени между этими отловами (табл. 1, рис. 3). Динамика численности популяции в течение репродуктивного периода, рассчитанная по соответствующим алгоритмам (рис. 4), показана на примере перламутровки *B. aquilonaris* (рис. 6). Для значений численности имаго, вычисленным по формулам, даны величины стандартных ошибок (SE_i , у самцов и самок эти значения опущены), в остальных случаях $N_i = n_i$. Таким образом, лёт бабочек продолжался 29 дней в 1995 году и 37 дней в 1996 году. Падение численности популяции в середине июля 1996 года была связано с похолоданием, последовавшим за

появлением первых особей. Это привело к задержке вылета имаго и к увеличению репродуктивного периода. Вместе с тем продолжительность массового лета оставалась постоянной. Массовый лет длился около 10 дней: с 28 июня по 8 июля в 1995 году и с 24 июля по 1 августа в 1996 году.

K17		fx = .5+СУММ(M5.M15)											
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M
1													
2	<i>i</i>	Дата	n_i	s_i	R_i	Z_i	m_i	α_i	M_i	N_i	SE_i	Φ	B_i
3	1	22 июня	4	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	2	23 июня	28	28	9	-	-	-	-	-	-	-	-
5	3	24 июня	43	43	13	6	3	0.07	23	327	206	0.68	101
6	4	25 июня	68	68	16	8	9	0.13	43	325	132	0.51	318
7	5	26 июня	74	74	20	12	8	0.11	52	485	196	0.57	19
8	6	27 июня	70	70	15	11	16	0.23	67	295	97	0.40	55
9	7	28 июня	57	57	14	8	16	0.28	49	173	54	0.76	263
10	8	29 июня	58	58	9	9	10	0.17	68	394	180	0.33	53
11	9	1 июля	62	62	12	5	13	0.21	39	185	70	0.51	104
12	10	2 июля	53	53	8	5	12	0.23	45	199	88	0.46	21
13	11	3 июля	37	37	7	5	13	0.35	39	112	45	0.74	-15
14	12	4 июля	23	23	3	4	16	0.70	47	67	32	0.26	11
15	13	6 июля	14	14	2	1	7	0.50	14	28	17	-	-
16	14	8 июля	7	7	-	-	5	-	-	-	-	-	-
17										$N_{общ} =$	1256		

Рис. 5. Настройка параметров модели, описывающей сезонную динамику численности самцов перламутровки *Boloria eunomia* на болоте Ближкое в 1996 году. В ячейке M13 значение $B_i = -15$ (а), после настройки $B_i > 0$ во всех случаях (б), соответственно, выросла оценка общей численности ($N_{общ}$). Φ – значение невязки, другие обозначения даны в тексте

Fig. 5. Setting parameters of the model, which describes the seasonal dynamics of male of fritillaries *Boloria eunomia* on mires "Blizkoe" in 1996. There is $B_i = -15$ in table cell M13 (a) and $B_i > 0$ after setting (б). The result of the total number has increased ($N_{общ}$). Φ is value of the residual, other symbols are given in tables 3 and 4.

Таблица 1. Данные об отловах имаго четырех видов булавоусых чешуекрылых

n_m – число меченых особей; n_r – число повторно отловленных особей; n – число повторных отловов; T – число дней между последовательными отловами особи; T_{max} – максимальные значения; M – средняя арифметическая; S – стандартное отклонение; Me – медиана.

Table 1. The total data on mark-release-recapture of four species of butterflies

n_m is the number of marked individuals; n_r is the number of recaptured individuals; n is the number of recaptures; T is the number of days between consecutive captures; T_{max} is the maximum values; M is the mean; S is the standard deviation; Me is median value.

Показатель	<i>L. populi</i> , 1995 г.		<i>B. eunomia</i> , 1995 г.		<i>B. aquilonaris</i> , 1996 г.		<i>P. mnemosyne</i> , 2003 г.	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
n_m	118	5	316	314	690	514	237	96
n_r	23	-	71	76	114	87	106	39
n	25	-	77	83	122	92	151	56
T_{max}	7	-	10	11	12	10	22	19
M_T	3.0	-	3.7	3.2	3.5	3.0	5.0	5.6
S_T	2.0	-	2.3	2.6	2.5	1.6	3.8	4.0
Me_T	2	-	4	2	2	2	5	5

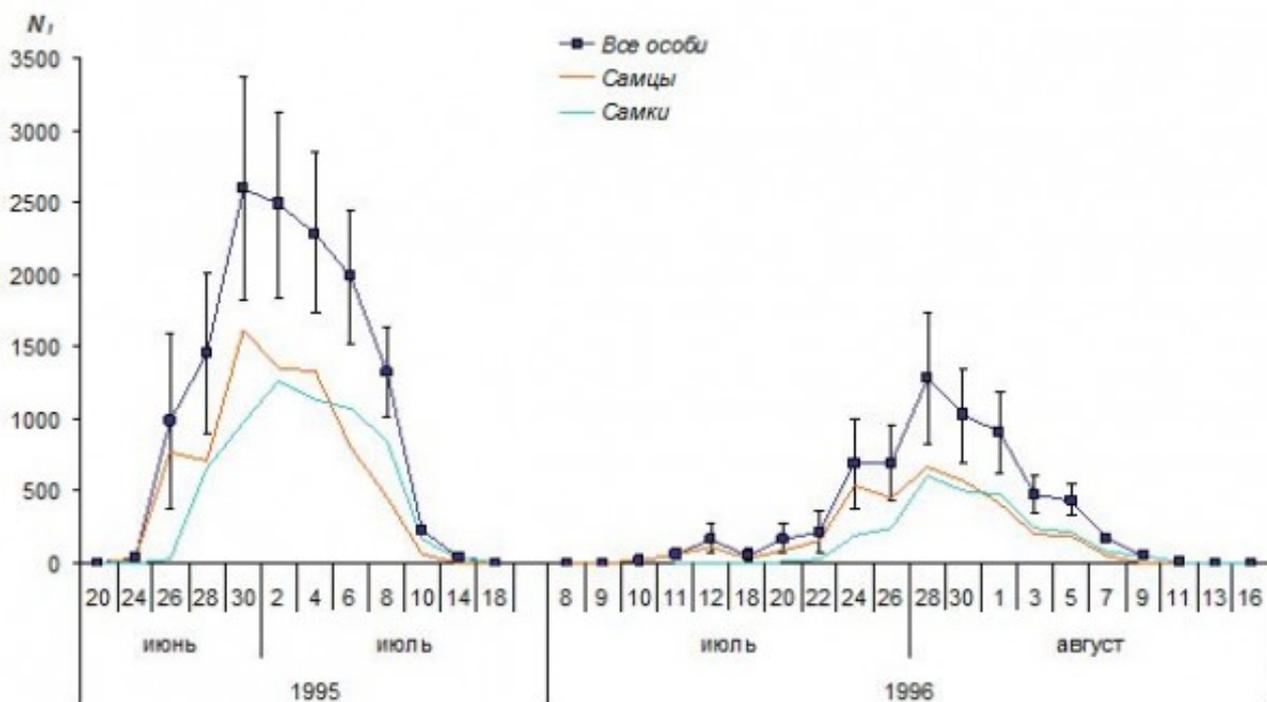


Рис. 6. Динамика численности имаго перламутровки *Boloria aquilonaris* на болоте Близкое
 Fig. 6. The dynamics of adult fritillary *Boloria aquilonaris* on mires Blizkoe. Lines are all individuals, males and females from top to bottom, respectively

Динамика численности самцов отличалась от динамики численности самок. Самцы появлялись на 3-4 дня раньше самок. Причем вылет самцов происходил одновременно с появлением первых цветущих растений сабельника, а вылет самок - с началом его обильного цветения. Устойчивое снижение численности бабочек совпадало с окончанием массового цветения этого растения. В первой половине лета в составе населения исследуемой территории преобладали самцы, в конце лета более многочисленными были самки. Их лёт длился примерно на неделю дольше лета самцов.

Изучение динамики численности имаго трех видов перламутровок показало, что с мая по август *B. freija*, *B. eunomia* и *B. aquilonaris* последовательно сменяли друг друга (рис. 7). Перекрытие периодов лёта было незначительным. Численность нарастала в направлении от *B. freija* к *B. aquilonaris* (табл. 2). Соотношение самцов и самок в исследованных популяциях варьировало от 1.2 : 1 до 1.9 : 1. Подгонка параметров модели под биологически разумные значения привела к незначительной коррекции оценок. Значения коэффициентов убывания численности оставались относительно постоянными. Рассчитанное по этим коэффициентам время присутствия особи на исследуемой территории достигало 3 дней. Близкие значения получены и в эксперименте, при этом максимальные время между отловами особи составляло от 7 до 12 дней.

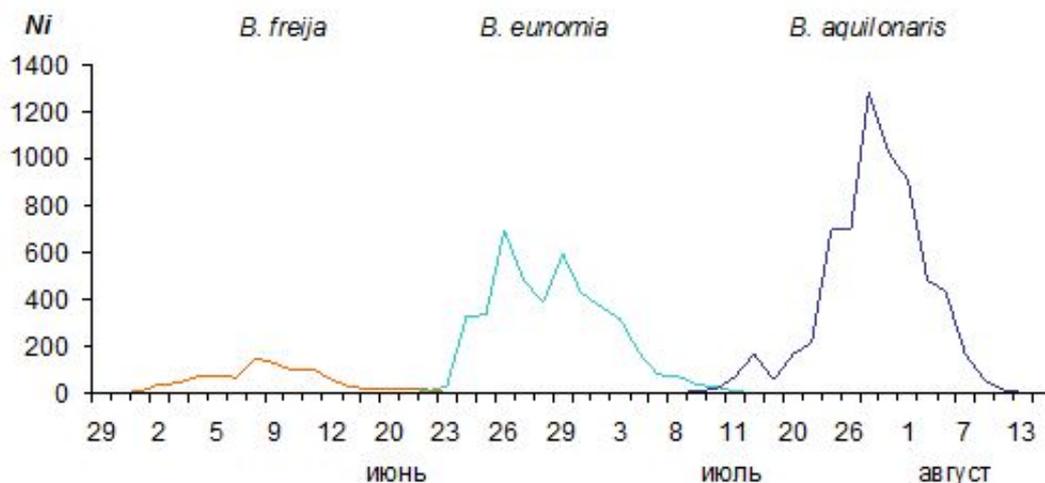


Рис. 7. Смена сезонных аспектов населения перламутровок на болоте Близкое в 1996 году
Fig. 7. Changing seasonal aspects of the fritillary population on mires Blizkoe in 1996

Таблица 2. Общая численность, коэффициент ежедневного убывания и время присутствия особи на исследуемой территории у трех видов перламутровок в 1996 году

1) общая численность ($N_{общ}$) рассчитана по исходной модели (рис. 5а), 2) оценки после настройки параметров модели (рис. 5б), 3) по Watt et al, 1977 после настройки. $\phi_{j,t}$ - коэффициент ежедневного убывания численности, T - время присутствия особи на исследуемой территории, M - средняя арифметическая; S - стандартное отклонение, T_M и T_{max} - среднее и максимальное число дней между отловами особи.

Table 2. Total number, residence rate and residence time of three species of fritillaries on mires "Blizkoe" in 1996

Показатель	<i>B. freija</i>		<i>B. eunomia</i>		<i>B. aquilonaris</i>		
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	
1	$N_{общ, экз}$	200	111	1256	893	2041	1590
2	$N_{общ, экз}$	216	114	1299	893	2041	1590
	$SE_{общ, экз}$	121	61	555	449	1028	783
	$\sigma : \varphi$	1.9 : 1		1.5 : 1		1.3 : 1	
3	$N_{общ, экз}$	181	95	1292	853	1882	1599
	$SE_{общ, экз}$	99	53	557	414	936	800
	$\sigma : \varphi$	1.9 : 1		1.4 : 1		1.2 : 1	
$\phi_{j,t}$	M	0.65	0.70	0.53	0.57	0.70	0.62
	S	0.18	0.22	0.14	0.16	0.10	0.06
	T , дни	2.3	2.8	1.6	1.8	2.8	2.1
	T_M , дни	2.8	2.9	2.5	2.4	3.5	3.0
T_{max} , дни	7	8	12	8	12	10	

Обсуждение

Практика применения рассмотренной методики выдвигает на первый план проблему адекватного выбора объекта для популяционного исследования. Первое по важности условие состоит в том, чтобы исследуемая группировка булавоусых чешуекрылых была локализована в пределах одного или нескольких местообитаний с четко выраженными границами (остров, луг, болото, вырубка и др.). Практически все известные исследования выполнены именно на таких экспериментальных площадках (Settele et al., 2009). Предпринятая нами попытка подтвердить гипотезу об оседлом образе жизни глазка цветочного *Aphantopus hyperantus* (L.) путем мечения на четырех небольших участках сообщающихся между собой обширных лугов закончилась неудачей: из 400 меченых особей повторно была отловлена лишь одна. Основная причина заключалась в быстрой смене населения на исследованных участках. Среда, по-видимому, никак не ограничивала процессы расселения, бабочки везде могли найти

необходимые ресурсы для питания и откладки яиц (Горбач, 2012). Результаты изучения популяций того же вида во фрагментированных ландшафтах были иными. Так, эксперимент с мечением бабочек на лесном лугу в Восточной Англии дал достаточное число повторных отловов, чтобы можно было получить серию оценок абсолютной численности (Pollard, 1977). В сельскохозяйственном ландшафте на севере Швейцарии, где глазок концентрируется на непригодных для обработки участках, разбросанных меж полей и каналов, число повторных отловов доходило до 60 % (Biletter et al., 2003). Исследование, проведенное в Юго-Восточной Финляндии (Valtonen, Saarinen, 2005), показало, что бабочки достаточно долго остаются и в придорожных биотопах, ограниченных древостоями. Из 2000 меченых здесь экземпляров удалось повторно отловить около 17 %. Помимо пространственной локализации, успех предприятия не в последнюю очередь зависит и от величины местообитаний: на больших площадях следует ожидать снижения частоты повторных отловов. Так, у перламутровок *B. eunomia* и *B. aquilonaris*, которых мы изучали на болоте размером более 50 га, отношение числа повторных отловов к числу повторно отловленных особей равнялось единице (табл. 1: $n/n_r \approx 1$), а у парусника *P. mnemosyne* в местообитаниях общей площадью менее 20 га это произведение приближалось к 1.5. В тех случаях, когда виды приурочены к небольшим обособленным местообитаниям, вклад меченых особей может достигать 50 и даже 70 % (Hanski et al., 1996; Musson et al., 1999; Wahlberg et al., 2002). Заметное снижение числа повторных отловов обычно происходит после длительных пауз, возникающих из-за ухудшения погодных условий, но, как показывает опыт, даже двухнедельный перерыв не приводит к полному исчезновению меченых особей с исследуемой территории (Горбач, Кабанен, 2009). И, наконец, численность населения не должна быть слишком низкой или слишком высокой. При низкой численности, как правило, возникают пропуски повторных отловов, из-за которых впоследствии невозможно выполнить расчеты. При высокой численности приходится метить большое число бабочек, в результате неоправданно возрастает продолжительность и трудоемкость работ. Оптимальное число отлавливаемых особей составляет 50-150 экз. в день на одного исследователя. Во время массового лёта перламутровки *B. aquilonaris* нам удавалось метить по 300 бабочек, но на это уходил целый день. Подобное затягивание работ рискованно, поскольку непредвиденная смена погоды может прервать их, не дав сформировать полноценную выборку. Само собой разумеется, что отловы необходимо производить, затрачивая каждый раз равные усилия и по возможности охватывая всю площадь исследуемого биотопа. Выборки, полученные в разные дни, не должны сильно отличаться по объему, если нет заметного роста или падения численности населения.

Оценки абсолютной численности булавоусых чешуекрылых обычно хорошо согласуются с данными об относительной плотности, получаемыми при учетах имаго на трансектах. Так, Е. Поллард (Pollard, 1977), используя для изучения динамики популяций сеницы *Coenonympha pamphilus* (L.) и глазка *A. hyperantus* метод Джолли - Себера и метод трансект, указал на значимую сопряженную изменчивость тестируемых переменных (значения коэффициентов корреляции (r) варьировали от 0.55 до 0.76 при $p < 0.001$). Для популяции червонца *Lycaena virgaurea* (L.) коэффициент корреляции аналогичных оценок составил 0.92 (Douwes, 1970), для популяции перламутровки *Boloria selene* (D.S.) - от 0.87 до 0.89 (Douwes, 1976). Полученные значения во всех случаях значимо отличались от нуля ($p < 0.001$). Повторив эксперимент с одной из колоний парусника *P. mnemosyne*, мы пришли к аналогичным выводам (рис. 8: $r > 0.96$, $df = 12$, $p < 0.001$). Оценки численности, полученные при пересчете на площадь местообитания, в пяти случаях из восьми не выходили за пределы стандартных ошибок модельных значений. Неожиданно сильная взаимосвязь между переменными, по-видимому, обусловлена оседлостью бабочек и их относительно равномерным размещением на небольшой по размеру территории (Горбач, 2013).

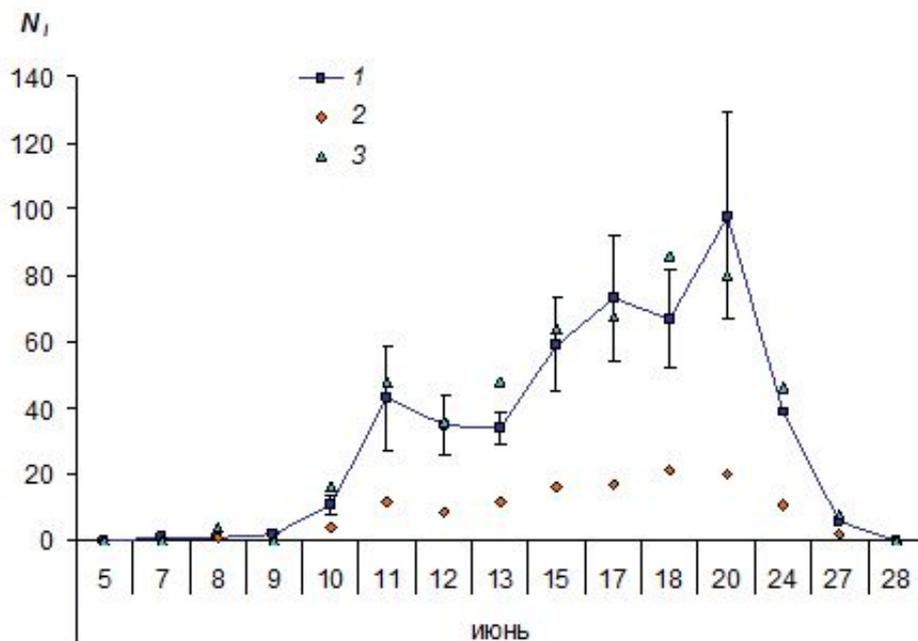


Рис. 8. Динамика численности парусника *Parnassius mnemosyne*: 1 - $N_i \pm SE_i$, рассчитанные методом Джолли - Себера по результатам мечения особей; 2 - число особей, зарегистрированных на трансектах; 3 - то же в пересчете на общую площадь местообитания

Fig. 8. The dynamics of adult clouded Apollo *Parnassius mnemosyne*: 1 - daily number of individuals ($N_i \pm SE_i$), calculated by the Jolly - Seber method; 2 - number of individuals, which were counted by transects; 3 - number of individuals after conversion transect data to total square of the habitat

Для адекватной оценки демографических параметров по данным об отловах рекомендуется использовать выборки с числом особей, помеченных к моменту времени i (m_i), не менее 10. Коэффициент ежедневного убывания численности (\emptyset_i) в таких случаях обычно принимает значения в диапазоне до 1. Незначительные превышения могут возникать лишь в краткие периоды быстрого нарастания численности, когда происходит массовый вылет имаго. Подгонка параметров модели под биологически разумные значения актуальна прежде всего для малых выборок, когда невозможно выполнить условие $m_i > 10$, например при изучении небольших группировок вида в пространственно разбросанных популяциях (метапопуляциях - Хански, 2010). Другая проблема связана с определением численности для первой ($i = 1$) и последней ($i = l$) дат исследования. Поскольку эти значения невозможно вычислить по модели, предложено использовать методы экстраполяции (Колли, 1979). Оценку численности во время первого отлова, например, можно получить, предположив равенство скоростей роста в начальный период лета имаго: $(\ln N_3 - \ln N_2) / t_{23} = (\ln N_2 - \ln N_1) / t_{12}$, где t_{23} и t_{12} время в днях между вторым и третьим, первым и вторым отловами соответственно. Значения N_2 и N_3 известны, следовательно, можно вычислить N_1 . Точно таким же способом определяют N_l для последнего отлова. Этот подход, в основу которого положена классическая экспоненциальная модель роста, на практике зачастую не оправдывает себя. Дело в том, что реальная скорость увеличения численности имаго в начальный период лета может быть столь высока, что оценка для первой даты оказывается существенно меньше числа отловленных особей. В самом конце эксперимента, наоборот, скорость уменьшения численности бывает такой низкой, что экстраполяция дает завышенные оценки, откладывая дату завершения лета на неправдоподобно большой срок. Мы видим два возможных выхода из такой ситуации. Первый заключается в том, чтобы использовать среднюю скорость, вычисленную для более широкого, чем в оригинале, диапазона, например для начального периода от N_2 до N_4 или даже до N_5 . Второй подход, реализованный в данной работе, предполагает, что $N_1 = n_1$ и $N_l = n_l$. Численность имаго в крайние даты обычно невелика, поэтому погрешности таких допущений не являются критическими.

Использованный нами способ определения коэффициента ежедневного убывания численности популяции ($\vartheta_j^{1/t}$) также отличается от других подходов простотой вычислений. Единственным эмпирическим показателем, по которому можно судить об адекватности оценок $\vartheta_j^{1/t}$, а значит и ϑ_j , является среднее число дней между отловами меченых особей. Этот показатель должен коррелировать со временем, вычисленным по средней от $\vartheta_j^{1/t}$, и быть больше него по значению, так как в последнем случае речь идет обо всех особях, в том числе и тех, что не попались ни разу или пропали сразу после мечения. Выдвинутым требованиям, как правило, отвечают все известные варианты коэффициентов ежедневного убывания численности (Tabashnik, 1980), поэтому невозможно оценить преимущества тех или иных подходов по существу. И поскольку применение сложных алгоритмов на практике не гарантирует большей точности оценок, то простые методы кажутся более предпочтительными. Значимость отличий численности самцов и самок оценивают, сравнивая модельные значения N_{mi} и N_{fi} с альтернативным распределением частот (критерий χ^2).

Заключение

Метод Джолли - Себера является одним из наиболее информативных способов описания хода демографических процессов в популяциях. По частоте повторных отловов меченых особей данный подход позволяет получать серии значений абсолютной численности, оценивать интенсивность элиминации и пополнения популяции за время между посещениями исследуемой территории. К исследованию популяций бабочек метод Джолли - Себера подходит лучше других: в условиях, когда за относительно короткое время численность имаго сначала многократно увеличивается, а затем падает до нуля, адекватность оценок могут обеспечить лишь отловы, многократно повторяемые на протяжении всего периода лета. Наиболее важными показателями, которые вычисляют, опираясь на полученные переменные, являются общая численность и соотношение полов. Ежедневная элиминация в изученных популяциях бабочек оценивается в 30–50 % особей в среднем за сезон. Сравнение коэффициентов убывания численности, полученных, например, для разных сезонов и популяций или для близкородственных видов, населяющих одно и то же местообитание, может быть весьма полезным, особенно если имеются данные о пространственной структуре изучаемых группировок и перемещениях особей. Использование MS Excel позволяет лучше понять суть производимых вычислений и в случае необходимости настраивать модельные параметры, используя процедуру оптимизации.

Библиография

- Горбач В. В. Внутрипопуляционная изменчивость элементов рисунка на крыльях глазка цветочного *Aphantopus hyperantus* (Lepidoptera, Satyridae) [A changeability of wing pattern elements in the population of ringlet butterfly *Aphantopus hyperantus* (Lepidoptera, Satyridae)] // Уч. зап. Петрозав. гос. ун-та. 2011. № 6. С. 27–31.
- Горбач В. В. Пространственная структура популяции и подвижность имаго перламутровки *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae) [Spatial distribution of the fritillary *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae) population and its mobility of imago] // Экология. 2011. № 4. С. 289–296.
- Горбач В. В. Сезонная динамика численности и половой состав популяции перламутровки *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae) [The seasonal dynamics and sex ratio of the fritillary *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae) population] // Зоол. журн. 1998. Т. 77, № 5. С. 576–581.
- Горбач В. В. Фауна и экология булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) Карелии [The fauna and ecology of butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) in Karelia]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. 254 с.
- Горбач В. В., Кабанен Д. Н. Пространственная организованность популяции черного аполлона (*Parnassius mnemosyne*) в условиях Заонежья [Spatial organization of the clouded apollo population (*Parnassius mnemosyne*) in Onega lake basin] // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 12. С. 1493–1505.
- Горбач В. В., Сааринен К., Резниченко Е. С. К экологии тополевого ленточника *Limenitis populi*

Горбач В. В. Изучение динамики численности методом Джолли – Себера на примере имаго булавоусых чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) // Принципы экологии. 2013. № 2. С. 14–28.

(Lepidoptera, Nymphalidae) Восточной Фенноскандии [On the ecology of the poplar admiral (*Limenitis populi*, Lepidoptera, Nymphalidae) in Eastern Fennoscandia] // Зоол. журн. 2010. Т. 89, № 11. С. 1340–1349.

Коли Г. Анализ популяций позвоночных. [Analysis of vertebrate populations] М.: Мир, 1979. 362 с.

Хански И. Ускользящий мир: экологические последствия утраты местообитаний. [Disappearing world: ecological consequences of habitat loss] М.: Т-во науч. изданий КМК, 2010. 340 с.

Arnason A. N., Schwartz C. J. Using POPAN-5 to analyse banding data // Bird Study. 1999. V. 46, Suppl. S. 157–168. URL: <http://www.cs.umanitoba.ca/~popan/>.

Billeter R., Sedivy I., Diekotter T. Distribution and dispersal patterns of the ringlet butterfly (*Aphantopus hyperantus*) in an agricultural landscape // Bulletin of the Geobotanical Institute ETH. 2003. V. 69. P. 45–55.

Brussard P. F., Ehrlich P. R. Adult behavior and population structure in *Erebia epipsodea* (Lepidoptera: Satyrinae) // Ecology. 1970. V. 51, № 5. P. 880–885.

Cook L. M., Brower L. P., Croze H. J. The accuracy of a population estimation from multiple recapture data // J. Anim. Ecol. 1967. V. 36, № 1. P. 57–60.

Douwes P. Size of, gain to and loss from a population of adult *Heodes virgaurea* L. (Lep., Lycaenidae) // Entomol. Scand. 1970. V. 1. P. 225–247.

Douwes P. An area census method for estimating butterfly population numbers // J. Res. Lepid. 1976. V. 15, № 3. P. 146–152.

Dowdeswell W. H., Fisher R. A., Ford E. B. The quantitative study of population in the Lepidoptera. 1. *Polyommatus icarus* Rott. // Ann. Eugenics. 1940. V. 10, № 1. P. 123–136.

Dowdeswell W. H., Fisher R. A., Ford E. B. The quantitative study of population in the Lepidoptera. 2. *Maniola jurtina* L. // Heredity. 1949. V. 3, № 1. P. 67–84.

Ehrlich P. R. Intrinsic barriers to dispersal in checkerspot butterfly // Science. 1961. V. 134. P. 108–109.

Ehrlich P. R., Davidson S. E. Techniques for capture-recapture studies of Lepidoptera populations // J. Lepidopt. Soc. 1960. V. 14. P. 227–229.

Ehrlich P. R., Hanski I. (eds.) On the wings of checkerspots: a model system for population biology. Oxford: Oxford University Press, 2004. 371 p.

Ehrlich P. R., Raven P. H. The differentiation of populations // Science. 1969. V. 165. P. 1228–1232.

Ford H. D., Ford E. B. Fluctuation in numbers, and its influence on variation, in *Melitaea aurinia* Rott. (Lepidoptera) // Trans. R. Entomol. Soc. Lond. 1930. V. 78, № 2. P. 345–351.

Gall L. F. The effects of capturing and marking on subsequent activity in *Boloria acrocnema* (Lepidoptera: Nymphalidae), with a comparison of different numerical models that estimate population size // Biol. Conserv. 1984. V. 28, № 2. P. 139–154.

Hanski I., Kuussaari M., Nieminen M. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia* // Ecology. 1994. V. 75, № 3. P. 747–762.

Harding P. T., Green S. V. Recent surveys and research on butterflies in Britain and Ireland: a species index and bibliography. Hantingdon: Biological Records Centre, 1991. 42 p.

Горбач В. В. Изучение динамики численности методом Джолли - Себера на примере имаго булавоусых чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) // Принципы экологии. 2013. № 2. С. 14-28.

Jolly G. M. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration - stochastic model // Biometrika. 1965. V. 52, № 1-2. P. 225-247.

Mousson L., Nève G., Baguette M. Metapopulation structure and conservation of the cranberry fritillary *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, nymphalidae) in Belgium. // Biol. Conserv. 1999. V. 87, № 3. P. 285-293.

Pollard E. A method for assessing changes in the abundance of butterflies // Biol. Conserv. 1977. V. 12, № 2. P. 115-134.

Pollock K. H., Nichols J. D., Brownie C., Hines J. E. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments // Wildlife Monographs. 1990. V 107. 97 p. URL: <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/jolly.html> .

Seber G. A. F. A note the multi-sample recapture census // Biometrika. 1965. V. 52, № 1-2. P. 249-259.

Settele J., Shreve T., Konvička M., Van Dyck H. (eds.). Ecology of Butterflies in Europe. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. 526 p.

Singer M. C., Wedlike P. Capture does affect probability of recapture in a butterfly species // Ecol. Entomol. 1981. V. 6, № 2. P. 215-216.

Tabashnik B. E. Population structure of pierid butterflies, III. Pestpopulation of *Colias philodice eriphyle* // Oecologia. 1980. V. 47, № 2. P. 175-183.

Valtonen A, Saarinen K. A highway intersection as an alternative habitat to a meadow butterfly: effect of mowing, habitat geometry and roads on the ringlet (*Aphantopus hyperantus*) // Ann. Zool. Fenn. 2005. V. 42, № 5. P. 545-556.

Wahlberg N., Klemetti T., Selonen V., Hanski I. Metapopulation structure and movements in five species of checkerspot butterflies // Oecologia. 2002. V. 130, № 1. P. 33-43.

Watt W. B., Chew F. S., Snyder L. G. F., Watt A. G., Rothschild D. E. Population structure of pierid butterflies. I. Numbers and movements of some montane *Colias* species // Oecologia. 1977. V. 27, № 1. P. 1-22.

White G. C., Burnham K. P. Program MARK: survival estimation from population of marked animals // Bird Study. 1999. V. 46, Suppl. S. 120-139. URL: <http://warnercnr.colostate.edu/~gwhite/mark/mark.htm> .

The study of population dynamics by the Jolly - Seber method in the butterflies (Insecta, Lepidoptera: Hesprioidea et Papilionoidea)

**GORBACH
Vyacheslav**

Petrozavodsk State University, gorbach@psu.karelia.ru

Keywords:

butterflies
mark-recapture studies
stochastic model of population dynamics
the Jolly-Seber method
absolute numbers
elimination
replenishment in populations

Summary:

Mark-release-recapture techniques were used to study seasonal dynamics in five butterfly species. The absolute numbers and rate of elimination and replenishment process in the populations were estimated by the Jolly-Seber method. The experience of field investigations and analysis of the experimental data are summarized and the way of optimizing the model parameters in MS Excel are suggested in this paper.



УДК 502.55

Применение гамма-спектрометрии для выявления техногенного загрязнения почвы ураном

ЕКИДИН

Алексей Акимович

*Институт промышленной экологии УрО РАН,
ekidin@ecko.uran.ru*

ВАСЯНОВИЧ

Максим Евгеньевич

*Институт промышленной экологии УрО РАН,
vasyanovich_maks@mail.ru*

НАЛИВАЙКО

Андрей Витальевич

*Агентство экологической безопасности "Альфа-Х91",
nalivaiko1@yandex.ru*

Ключевые слова:

Радионуклид
изотопы урана
спектрометрия
изотопное отношение

Аннотация:

В настоящей работе рассмотрены методы выявления техногенной составляющей урана в почве на основании анализа отношения удельной активности ^{238}U к удельной активности других природных радионуклидов. Существенный сдвиг в равновесии между ^{226}Ra и ^{238}U позволяет сделать предположение о наличии внешних причин изменения удельной активности радионуклидов в цепочке распада. В случаях достоверного определения удельной активности ^{235}U техногенное поступление урана подтверждается существенным отличием отношения $^{238}\text{U}/^{235}\text{U}$ от 21.7. В образцах почвы с низким содержанием ^{235}U подтвердить предполагаемое дополнительное содержание урана позволяет анализ отношений $^{238}\text{U}/^{232}\text{Th}$, $^{238}\text{U}/^{40}\text{K}$. Оценить продолжительность формирования техногенного загрязнения почвы возможно по значениям удельной активности ^{137}Cs .

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 29 июля 2013 года

Опубликована: 27 сентября 2013 года

Введение

Контроль содержания природных радионуклидов в объектах окружающей среды является неотъемлемой частью системы обеспечения радиационной безопасности предприятий по обращению с ураном. Мониторинг необходим для поддержания работы радиационного объекта и его отдельных технологических систем в рамках оптимального технологического регламента, гарантирующего охрану здоровья людей от воздействия источников ионизирующего излучения. Результаты мониторинга могут обеспечить оперативное выявление происходящих изменений, признаков развития аварийной ситуации, их причин и степени опасности, прогноз дальнейших изменений и возможных последствий для персонала и/или населения, определение необходимых мер по обеспечению радиационной безопасности и нормализации радиационной обстановки (Контроль..., 2001). Для решения отмеченных задач необходимо обоснованное определение избыточного количества урана в объектах долговременного накопления радионуклидов (почва, грунт, донные отложения), поступившего в результате деятельности радиационного объекта.

Матрицей для формирования почвы являются горные породы, характерные для территории

проведения мониторинга. Уровень радиоактивности почв зависит от содержания естественных радионуклидов в почвообразующих породах. Опубликованные результаты исследований показывают, что содержание природных радионуклидов в пределах одного и того же петрохимического типа пород может сильно варьироваться (Титаева, 2000). Максимальная радиоактивность обнаружена в почвах, сформированных на кислых магматических породах, а наиболее высокая концентрация радионуклидов наблюдается в мелкодисперсной фракции почв – в глинистых частицах. Кроме того, уровень радиоактивности почв зависит от ландшафта, климатических условий, процессов вертикальной и горизонтальной миграции в почвах, их биологической аккумуляции и т. д. (Дричко и др., 1977).

В процессе почвообразования изменяются как содержание естественных радионуклидов в сравнении с исходными почвообразующими породами, так и характер их распределения в пределах сформировавшихся почвенных профилей. Изменения определяются свойствами радионуклидов, физико-химическими особенностями почв, процессами почвообразования, что приводит к существенным различиям содержания естественных радионуклидов в почвах, сформированных на различных породах (Алексахин и др., 1990). В таких условиях определение естественного содержания урана в почве по составу почвообразующих пород превращается в трудновыполнимую задачу.

Выявить случаи загрязнения почвы обогащенным или обедненным ураном позволяет анализ отношения удельной активности ^{238}U к ^{235}U , которое в природе должно составлять 21.7. Явный сдвиг в данном соотношении без сомнения свидетельствует о наличии техногенного воздействия. Однако данный подход применим только для образцов с детектируемым количеством ^{235}U в почве. Для ситуаций загрязнения почвы ураном с естественным соотношением активности изотопов требуются другие принципы идентификации техногенного вклада.

Задачу идентификации техногенного загрязнения почвы природными радионуклидами позволяет решить анализ сдвига радиоактивного равновесия между ^{238}U и ^{226}Ra в цепочке ^{238}U (Екидин и др., 2005; Стамат и др., 2008). Обоснование количества дополнительного содержания урана, обусловленное деятельностью радиационно опасного объекта, можно получить из совместного анализа соотношений радионуклидов ^{238}U , ^{226}Ra , ^{232}Th , ^{40}K . Использование данных по формированию радиоактивного загрязнения почвы искусственными радионуклидами за счет глобальных выпадений, позволяет провести оценку времени формирования техногенного загрязнения ураном исследуемой территории (Селезнев, 2009; A. Seleznev et. al., 2010). В настоящей работе показана возможность применения гамма-спектрометра с детектором из особо чистого германия (ОЧГ) для идентификации техногенного загрязнения природными радионуклидами объектов окружающей среды и количественной оценки вклада техногенной составляющей в содержание ^{238}U в пробах почвы.

Материалы

На территории, прилегающей к предприятию по обращению с ураном, проводился отбор проб верхнего слоя почвы весом 2.0–3.0 кг по упорядоченной схеме. В лаборатории образцы почв просушивались при комнатной температуре до воздушно-сухого состояния. Просушенные образцы для получения гомогенной массы просеивались и измельчались (ГОСТ ..., 1984). Для уменьшения эманаии радона и снижения потерь активности ^{214}Bi и ^{214}Pb в каждую пробу добавляли активированный уголь (Жуковский и др., 2011). В 23 образцах почвы проводилось определение содержания радионуклидов: ^{226}Ra , ^{214}Pb , ^{214}Bi , ^{212}Pb , ^{235}U , ^{238}U , ^{40}K и ^{137}Cs .

Методы

Измерения удельной активности проводились на гамма-спектрометрической установке ПКГ-1 (BSI) с ОЧГ детектором, имеющим относительную эффективность регистрации для энергии 1.33 МэВ не менее 40 %. Образцы почв измерялись в геометрии Маринелли в течение 5.5–6 часов.

Гамма-спектрометрия образцов почвы информативна с точки зрения идентификации радионуклидного состава. В то же время сложность в обработке результатов гамма-спектрометрии состоит в учете вклада в исследуемый пик конкретного радионуклида от близлежащих гамма-линий других радионуклидов. Так, определение ^{235}U и ^{226}Ra в почве осложняется тем, что оба нуклида имеют собственные гамма-линии в области 186 кэВ. Для решения этой проблемы существуют два основных подхода, благодаря которым можно рассчитать активность ^{226}Ra . В первом случае, кроме активности ^{235}U и ^{226}Ra , рассчитывается активность ^{230}Th , ^{223}Ra , ^{228}Ac (De Corte et. al, 2005). В данной работе активность ^{226}Ra определена по дочерним продуктам распада радия – ^{214}Bi и ^{214}Pb , которые с ним находятся в равновесии. Для расчета активности ^{235}U из суммарной активности в пике 186.6 кэВ вычитали активность ^{214}Bi и ^{214}Pb .

Результаты

Анализ данных гамма-спектрометрических измерений проб почвы

Из 23 образцов почвы удельная активность ^{235}U определена только в трех пробах (U18, U20, U23). Полученные отношения активности $^{238}\text{U}/^{235}\text{U}$ в этих пробах (1.7; 3.1; 4.1) указывают на аномально высокое содержание ^{235}U , что свидетельствует о техногенном источнике поступления урана в почву.

Для оценки техногенного вклада урана в исследованных образцах почвы выполнен анализ радионуклидных отношений удельной активности (УА) ^{238}U к удельной активности ^{226}Ra , ^{232}Th , ^{40}K . Результаты радионуклидных отношений представлены ниже:

$^{238}\text{U}/^{226}\text{Ra}$:	0.14-1.81
$^{238}\text{U}/^{232}\text{Th}$:	1.6-6.1
$^{238}\text{U}/^{40}\text{K}$:	0.11-0.62

Для полученных совокупностей радионуклидных отношений выполнен анализ показателей асимметрии и эксцесса. Первоначально анализ показателей асимметрии и эксцесса проведен для упорядоченной по возрастанию выборки 23 последовательных значений радионуклидных отношений $^{238}\text{U}/^{226}\text{Ra}$. Установлено, что начиная с выборки из 19 последовательных результатов измерений, добавление последующего результата достоверно приводит к асимметрии распределения. Выборку из 17 измерений, в которой показатель эксцесса выборки радионуклидных отношений существенно не меняется, принимаем за однородную, сформированную без антропогенного фактора. Визуально не нарушенные радионуклидные отношения располагаются вдоль прямой, характеризующей корреляционные соотношения радионуклидов в минеральных и органических компонентах почвы (рис. 1). Данное корреляционное соотношение между активностью ^{238}U (y) и активностью ^{226}Ra (x) описывается простым линейным уравнением (1):

$$y = 0.1433x + 11.728 \quad (1).$$

Аналогично проведен анализ для отношений $^{238}\text{U}/^{232}\text{Th}$ и $^{238}\text{U}/^{40}\text{K}$. Получены корреляционное соотношение радионуклидов для образцов почвы, на которые не оказывалось антропогенное воздействие. Корреляционное соотношение между активностью ^{238}U и активностью ^{232}Th описывается уравнением

$$y = 1.0688x + 9.2517 \quad (2).$$

Корреляционное соотношение между активностью ^{238}U и активностью ^{40}K описывается уравнением

$$y = 0.0908x + 5.2613 \quad (3).$$

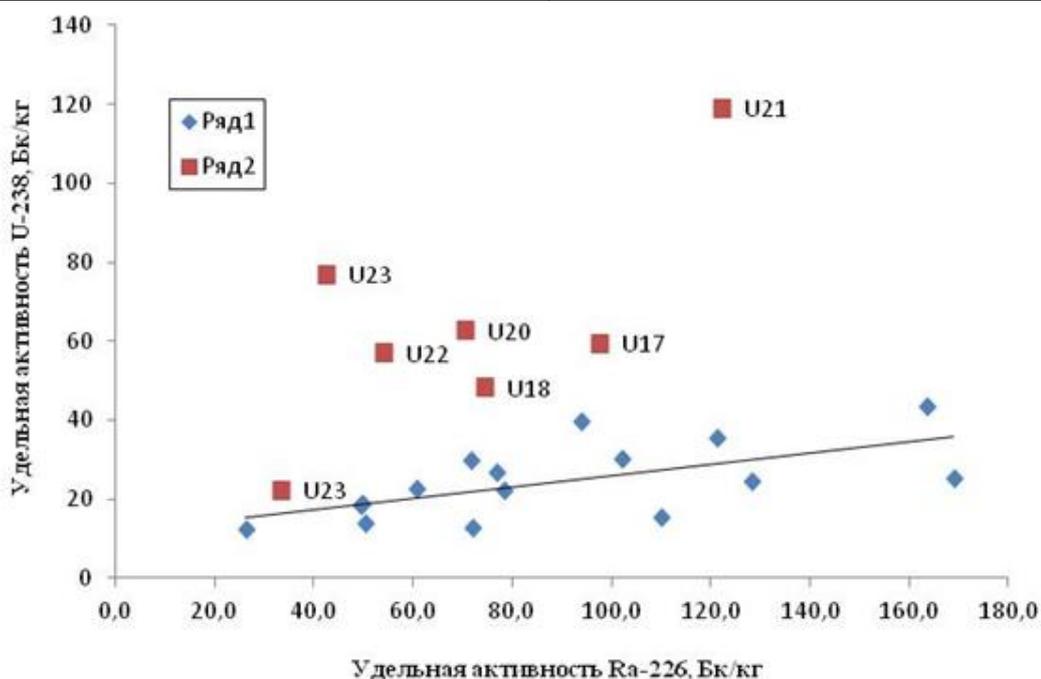


Рис. 1. Корреляционное соотношение между УА ^{238}U и УА ^{226}Ra .
Ряд 1 – значения УА в пробах почвы без антропогенного фактора.
Ряд 2 – значения УА в пробах почвы с техногенным загрязнением

Fig. 1. The correlation ratio between ^{238}U concentration Bq/kg and ^{226}Ra concentration Bq/kg.
 1 – concentration values in soil samples without anthropogenic factor.
 2 – concentration values in soil samples with anthropogenic factor

На основании полученных уравнений выполнена оценка дополнительного содержания ^{238}U в образцах почвы, отнесенных к категории загрязненных. Для этого, по измеренным значениям $\text{УА } ^{226}\text{Ra}$, ^{232}Th , ^{40}K загрязненных образцов, рассчитывались значения $\text{УА } ^{238}\text{U}$, обусловленные природным содержанием. Разница между рассчитанным и измеренным значением $\text{УА } ^{238}\text{U}$ соответствует дополнительному техногенному вкладу (табл. 1).

Таблица 1. Оценка дополнительного количество $\text{УА } ^{238}\text{U}$ в образцах почвы

Код пробы	УА* ^{238}U , Бк/кг	Техногенный вклад в $\text{УА } ^{238}\text{U}$ образцов почвы, %			
		по $\text{УА } ^{226}\text{Ra}$, формула 1	по $\text{УА } ^{232}\text{Th}$, формула 2	по $\text{УА } ^{40}\text{K}$, формула 3	ср. знач
1	2	3	4	5	6
U17	59	58 %	63 %	66 %	62 %
U18	48	54 %	54 %	60 %	56 %
U19	22	27 %	27 %	-	27 %
U20	63	65 %	51 %	49 %	55 %
U21	119	76 %	76 %	67 %	73 %
U22	57	67 %	58 %	72 %	65 %
U23	77	77 %	70 %	78 %	75 %

* - измеренное значение $\text{УА } ^{238}\text{U}$ в загрязненных образцах почвы.

В установленных загрязненных образцах почвы дополнительное содержание ^{238}U находится в диапазоне от 27 до 78 % от измеренного значения. Оценки дополнительного содержания ^{238}U , полученные по различным корреляционным соотношениям, отличаются друг от друга не более чем на 15 %.

Оценка периода поступления техногенного урана в почву

Оценка продолжительности формирования техногенного загрязнения почвы выполнена по результатам измерения удельной активности ^{137}Cs в исследуемых образцах почвы. Поверхностный слой почвы подвержен загрязнению ^{137}Cs от атмосферных выпадений радионуклидов, образовавшихся в результате атмосферных ядерных испытаний и аварий на радиационно-опасных объектах. Продолжительный период полураспада цезия приводит к его накоплению в верхнем слое почвы. Чем длительнее период ненарушенного состояния почвы, тем большее количество депонированного цезия можно ожидать. Отсутствие в исследуемых образцах почвы ^{134}Cs указывает на отсутствие выпадений от современных радиационных аварий, таких как на АЭС в Фукусиме, что позволяет воспользоваться ранее опубликованными данными по хронометрии поверхностного загрязнения почвы выпадениями ^{137}Cs (Селезнев, 2009; Seleznev et. al., 2010).

Для исследованных образцов $\text{УА } ^{137}\text{Cs}$ определена в диапазоне от 0.5 до 69.2 Бк/кг. Совокупность полученных результатов может быть разделена на две группы по времени формирования загрязнения цезием (рис. 2). В группу 1 попадают образцы, которые находились под воздействием атмосферных выпадений менее 25 лет. Группа 2 представлена образцами почвы с периодом накопления цезия более 25 лет.

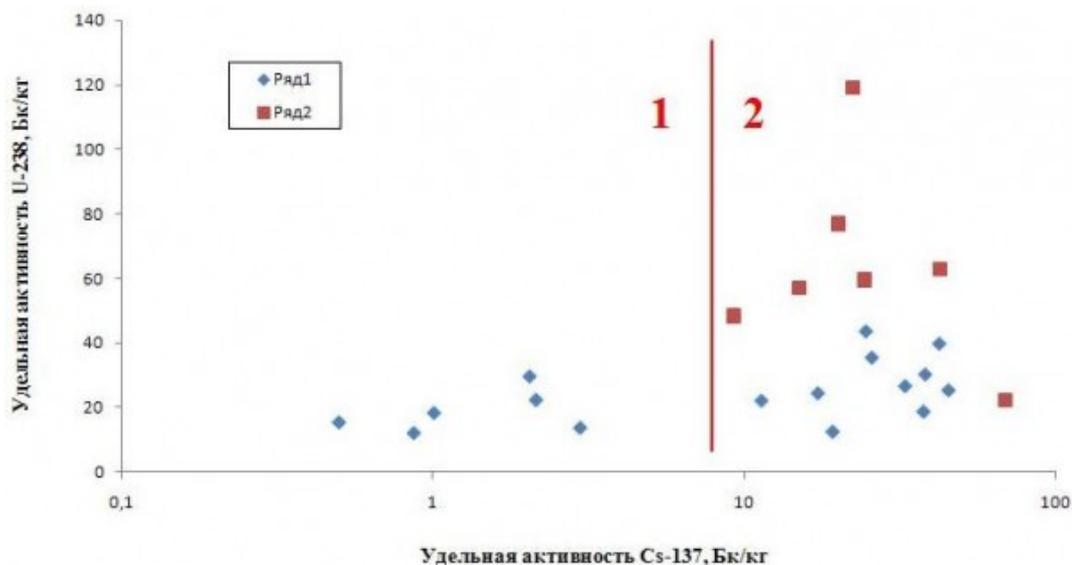


Рис. 2. Радионуклидные отношения между УА ^{238}U и УА ^{137}Cs в почве.

Ряд 1 – значения УА в пробах почвы без антропогенного фактора.

Ряд 2 – значения УА в пробах почвы с техногенным загрязнением

Fig. 2. Radionuclide relationship between ^{238}U and ^{137}Cs concentration Bq/kg in soil.

1 – concentration values in soil samples without anthropogenic factor.

2 – concentration values in soil samples with anthropogenic contamination

Все образцы, содержащие техногенный уран, находились в условиях длительного накопления радионуклидов из атмосферных выпадений. Выполненная оценка периода формирования загрязнения почвы ^{238}U позволяет сделать предположение, что существующая на радиационно опасном объекте технология по обращению с ураном обеспечивает низкую интенсивность поступления изотопов урана в атмосферу, которая не может быть выявлена гамма-спектрометрическим измерением почвы за период эксплуатации менее 25 лет.

Заключение

Результаты гамма-спектрометрического анализа позволяют идентифицировать радионуклидный состав, определить соотношения радионуклидов и оценить техногенную составляющую урана в удельной активности почвы. Из 23 проб почвы методами математической статистики установлены 7 образцов почвы с избыточным содержанием ^{238}U . По найденным корреляционным зависимостям определен вклад техногенной составляющей ^{238}U в УА почвы. В загрязненных образцах почвы дополнительное содержание ^{238}U оценено в диапазоне от 27 до 78 % от измеренного значения.

Гамма-спектрометрическое определение УА ^{235}U и ^{226}Ra осложняется тем, что оба нуклида имеют собственные гамма-линии в области 186 кэВ. На практике активность ^{226}Ra предпочтительно определять по дочерним продуктам распада радия – ^{214}Bi и ^{214}Pb , которые находятся в равновесии с материнским радием, а линию в 186.6 кэВ полностью присваивать ^{235}U .

Наличие в исследуемых образцах почвы техногенного ^{137}Cs позволяет получить примерный возраст загрязнения почвы техногенным ураном. Длительность накопления урана в почве на участках воздействия выбросов в атмосферу радиационноопасного объекта составляла не менее 25 лет.

Данная работа была выполнена в рамках Программы Президиума РАН 12-П-2-1042.

Библиография

Контроль радиационной обстановки. Общие требования: Методические указания МУ 2.6.1.14-2001. [Methodical instructions 2.6.1.14-2001. Radiation monitoring. General requirements]

Титаева Н. А. Ядерная геохимия. [Nuclear geochemistry] М.: Изд-во МГУ, 2000. 336 с.

Дричко В. Ф., Крисюк Б. Э. и др. Частотное распределение концентраций радия-226, тория-228 и калия-40 в различных почвах [The frequency distribution of radium-226, thorium-228 and potassium-40 in various soils]

concentrations in different soils] // Почвоведение. 1977. № 9. С 75–80.

Алексахин Р. М., Архипов. Н. П., Бархударов Р. М. и др. Тяжелые естественные радионуклиды в биосфере: Миграция и биологическое действие на популяции и биогеоценозы. [Heavy natural radionuclides in the biosphere: Migration and biological effects on populations and biogeocoenoses] // М.: Наука, 1990. 368 с.

Стамат И. П., Лисаченко Э. П. Эффективная удельная активность природных радионуклидов в средах с нарушенным радиоактивным равновесием в рядах урана и тория [Effective specific activity of natural radionuclides in the environment with impaired radioactive equilibrium in uranium and thorium ranks] // Радиационная гигиена. 2008. Т. 1. № 1.

Екидин А. А., Кирдин И. А., Пахолкина О. А., Ярмошенко И. В. Оценка радиационного воздействия на окружающую среду нефтеперерабатывающего предприятия [Evaluation of radiation effects on the environment of the oil refining enterprise] // Вопросы радиационной безопасности. 2005. № 1. С. 35–44.

Селезнев А. А. Поверхностная локальная миграция ^{137}Cs в условиях экосистемы города [Surface local migration of ^{137}Cs in urban ecosystem] // Вопросы радиационной безопасности. 2009. № 3. С. 70–76.

Seleznev A. A., Yarmoshenko I. V., Ekidin A. A. Accumulation of ^{137}Cs in puddle sediments within urban ecosystem // Journal of Environmental Radioactivity. 101 (2010). P. 643–646.

ГОСТ 17.4.4.02-84 «Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа» [Methods of sampling and preparation of samples for chemical, bacteriological, helminthological analysis] // М.: Изд-во стандартов. 1985. С. 7.

Жуковский М. В., Новиков Д. В. Модифицированный метод измерения удельной активности Ra-226 в образцах грунта [A modified method for measuring of ^{226}Ra specific activity in soil samples] // АНРИ. 2011. N 2. С. 25–30.

De Corte F., Umans H., Vandenberghe D., de Wispelaere A., van den Haute P. Direct gamma-spectrometric measurement of the ^{226}Ra 186.2 keV line for detecting $^{238}\text{U}/^{226}\text{Ra}$ disequilibrium in determining the environmental dose rate for the luminescence dating of sediments // Applied Radiation and Isotopes. № 63 (2005). P. 590.

Благодарности

Выражаем благодарность М. В. Жуковскому за идею работы и И. В. Ярмошенко за помощь в подготовке статьи.

Gamma-Ray Spectrometry Application for Detection of Anthropogenically Uranium-Polluted Soil

EKIDIN
Alexey

*Institute of Industrial Ecology UB RAS,
ekidin@ecko.uran.ru*

VASYANOVICH
Maksim

*Institute of Industrial Ecology UB RAS,
vasyanovich_maks@mail.ru*

NALIVAJKO
Andrej

*Agency of ecological safety "Alpha-X91",
nalivaiko1@yandex.ru*

Keywords:

Radionuclide
isotopes of uranium
gamma-spectrometry
the natural isotope ratio.

Summary:

In this article are considered detection methods of anthropogenic uranium component in the soil on the basis of the relational analysis of ^{238}U specific activity to the specific activity of other natural radionuclides. Significant shift in the balance between ^{226}Ra and ^{238}U allows to make the assumption about the existence of external causes of modification in the radionuclides specific activity in the decay chain. In the cases when specific activity of ^{235}U is reliably determined anthropogenic uranium supply is confirmed by a significant difference in $^{238}\text{U}/^{235}\text{U}$ ratio from 21.7. There are several soil samples with low-activity of ^{235}U , in which $^{238}\text{U}/^{232}\text{Th}$, $^{238}\text{U}/^{40}\text{K}$ ratio's analysis allows to confirm the estimated additional uranium content. Formation length of anthropogenic soil pollution can be determined by ^{137}Cs specific activity.



УДК 595.771:576.893.192.6+614.449.57(470.313)

Факторы возникновения очагов местной малярии на территории Вологодской области

ФИЛОНЕНКО

Игорь Владимирович

Вологодская лаборатория ФГБНУ "ГосНИОРХ",
igor_filonenko@mail.ru

Ключевые слова:

малярия
малярийный плазмодий
малярийный комар
заболеваемость
экологические факторы
фенология
эпидемиология

Аннотация:

Малярия – одно из наиболее распространенных инфекционных заболеваний на Земле с высоким риском смертельного исхода. В Вологодской области малярия как массовое заболевание была ликвидирована в 1958 г., и на территории регистрируются только завозные случаи. Сегодня вероятность развития местной малярии сохраняется. Малярийные комары распространены на всей территории Вологодской области. Каждый год отмечают завозы малярии из других регионов. Данные, относящиеся к концу XIX века, свидетельствуют о значительной заболеваемости малярией на территории современного Устюженского района: регистрировалось до 300 случаев болезни в год. В начале XX века заболеваемость достигала 40 тысяч случаев. Появлению местной малярии способствует высокая численность малярийных комаров в районе населенных пунктов, расположенных на Волго-Балтийском канале и Северо-Двинской водной системе. При появлении лиц с трехдневной малярией, оставшихся без внимания врача, возможно, что определенное время инфекция будет существовать незамеченной. Завозные случаи могут спровоцировать очаг постликвидационной малярии, который будет иметь характер вспышки. Наиболее вероятными территориями потенциального риска возникновения малярии сегодня являются населенные пункты, расположенные вдоль Волго-Балтийского канала, и крупные административные центры – города Вологда, Череповец и Великий Устюг.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 07 сентября 2013 года

Опубликована: 07 сентября 2013 года

Введение

Природные условия Вологодской области благоприятны для развития многих членистоногих комплекса гнуса. Важным компонентом последнего являются кровососущие комары сем. Culicidae. Значительное количество временных и постоянных водоемов на территории области способствует выводу кровососущих насекомых в течение всего теплого сезона. Около трети всех представителей сем. Culicidae составляют малярийные комары р. Anopheles (виды *An. messeae Falleroni, 1926* и *An. beklemishevi Stegniy, Kabanova, 1976*). Наличие кровососущих насекомых в городе является мощным раздражающим фактором, а многие членистоногие также способны передавать различные инфекции. В частности, малярийные комары могут стать источником возникновения на территории области очагов малярии. Изучение экологических факторов и участков концентрации комаров позволит оценить риски распространения этого серьезного заболевания.

Малярия – одно из наиболее распространенных инфекционных заболеваний на Земле с высоким риском летального исхода. В 2010 году в мире отмечено 219 миллионов случаев малярии и 660 000 случаев смерти от нее (Информационный бюллетень ... , 2013). Несмотря на значительные усилия мирового сообщества, покончить с этим заболеванием не удастся. Программа по ликвидации малярии во всем мире, заявленная в 1955 г. на VIII Ассамблее Всемирной организации здравоохранения, потерпела неудачу, и сегодня действует программа ВОЗ по борьбе против малярии (Глобальная программа ... , 2013). С учетом территориальных особенностей для Европы разработана и действует стратегия перехода от борьбы к элиминации малярии на субрегиональном и страновом уровнях (Региональная стратегия ... , 2006).

Эффективной борьбе с малярией в немалой степени препятствует развитие резистентности у возбудителей малярии и их переносчиков (Резистентность переносчиков ... , 1995; Алиев, 2005; Информационный бюллетень ... , 2013), а также изменение их экологии под влиянием климата (Изменение климата ... , 2003). В СССР малярия была ликвидирована в 1960 г., но сегодня на территории стран СНГ эта инфекция регистрируется снова. На данный момент в Республике Таджикистан зафиксированы местные очаги трехдневной – возбудитель *Plasmodium vivax* – и тропической малярии – возбудитель *Plasmodium falciparum* (Алиев, 2005). В период с 1999 по 2005 гг. зафиксирован процесс восстановления передачи трёхдневной малярии в Москве и Московской области (Миронова, 2006). В 2011 г. в Московской области, по данным Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека, зарегистрированы два случая с местной передачей (О маляриологической ситуации ... , 2012).

В ситуации, когда очаги местной малярии возникают на территориях, где это заболевание было когда-то ликвидировано, важно определить факторы, способствующие его постликвидационному появлению. Анализ динамики заболеваемости малярией на территории Вологодской области во время эпидемических вспышек начала XX века совокупно с изучением фенологии переносчиков возбудителя болезни позволит представить вероятный сценарий этого процесса.

Материалы

Наблюдения за кровососущими комарами на территории Вологодской области проводятся с момента создания первой противомаларийной станции в г. Вологде в 1934 г. Энтомологическая служба районных центров санитарно-эпидемиологических станций (СЭС) проводила комплекс фенологических наблюдений за жизненным циклом комаров р. Anopheles. Подробные наблюдения за фенологией малярийных комаров организованы с 1938 г (Куллэ, 1946). Данные, характеризующие наиболее длительный период, накоплены для г. Вологда (1937–2005 гг). Стационарные энтомологические наблюдения (на постоянных водоемах и дневках имаго) проводились в Бабаевском, Вологодском, Череповецком, Тотемском и Великоустюгском районах. Основными характеристиками для анализа состояния популяции малярийных комаров являлись вылет комаров с зимовок, первая генерация имаго, последние комары и личинки, динамика имаго на дневках.

Состояние популяций малярийных комаров соотнесено с климатическими характеристиками, полученными с метеостанций Вологодской области в период 1937–45 гг. Наиболее важным из этих данных показателем является среднесуточная температура воздуха за вегетационный период.

Данные о количестве случаев малярии в кон. XIX – нач. XX в. приводятся по записям врача-эпидемиолога Устюженской СЭС С. И. Адрианова (Адрианов, 1939). Медицинская статистика заболеваемости малярией за 1937–1945 гг. получена из объяснительных записок и отчетных форм СЭС г. Вологда.

Методы

В общем виде методика наблюдений за кровососущими комарами не претерпела значительных изменений (Малярийные комары ... , 2000). В основе получения данных лежат ежедекадные наблюдения за личинками и имаго кровососущих комаров с учетом природных особенностей изучаемой территории. Фенологические даты активности малярийных комаров служат источником для формальных расчетов элементов малярийного сезона на основе накопления эффективных температур: начала и конца заражения плазмодием малярийного комара – сезон эффективной заражаемости комаров; начала и конца передачи малярии человеку – сезон передачи малярии (Мошковский, 1950).

Данные фенологии малярийных комаров с 1937 по 1945 гг. характеризуют период, в который на территории Вологодской области происходила циркуляция малярийного плазмодия. Расчетные

характеристики течения малярии, произведенные на основе климатических показателей этого периода, сопоставляются с фактической заболеваемостью ею. Анализ развития и угасания эпидемического процесса проводится путем сравнения фенологических дат жизненного цикла малярийных комаров и заболеваемости людей за год.

Результаты

Вологодская область относится к зоне неустойчивого риска передачи малярии (Малярийные комары ... , 2000). В Вологодской области малярия как массовое заболевание была ликвидирована в 1958 г., и сейчас регистрируются только завозные случаи (Филоненко, Рыбакова, 2006). В тоже время в связи с увеличением числа мигрантов из стран, где отмечена малярия, со снижением качества диагностики этой инфекции в лечебных учреждениях, вероятность развития местной малярии сохраняется.

На территории Вологодской области малярийные комары распространены повсеместно, а для их фенологии сейчас характерны более ранние сроки всех фаз жизненного цикла по сравнению с аналогичными показателями 1940-х гг. (Филоненко, Рыбакова, 2006). Данные, относящиеся к кон. XIX в., свидетельствуют о значительной заболеваемости малярией на территории, занимаемой ныне Устюженским районом (рис. 1). Тогда в Устюженском уезде регистрировалось до 300 случаев болезни, что составляло 10 % от всех регистрируемых тогда заболеваний (Адрианов, 1939). Высокая заболеваемость малярией на этой же территории Вологодской области также отмечалась и в нач. XIX в. (рис. 1).

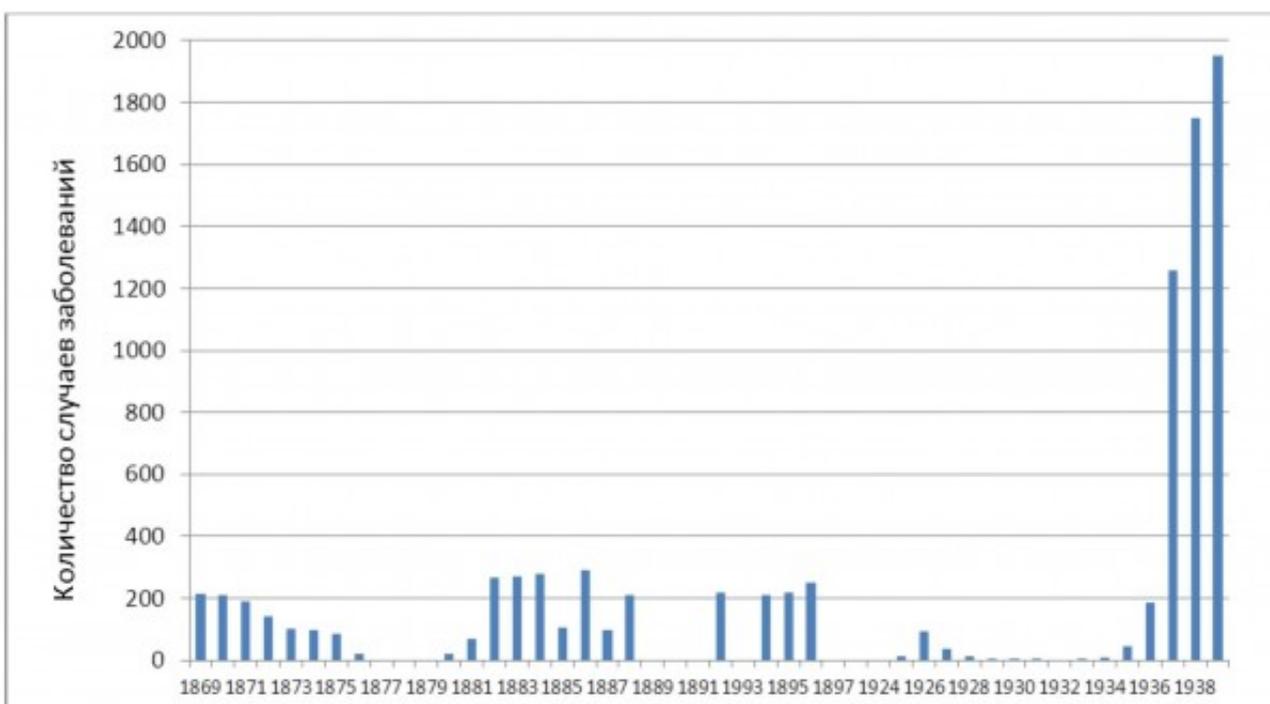


Рис. 1. «Перемежающаяся лихорадка» в Устюженском уезде (1869–1882 гг.) и малярия в Устюженском районе (1883–1896 гг., 1925–1939 гг.)

Fig. 1. "Remittent fever" in Ustyuzhenskiy county (1869–1882) and malaria in Ustyuzhenskiy area (1883–1896, 1925–1939)

В период с 1903 по 1911 г. в районах, расположенных по р. Сухоне, показатель заболеваемости составлял 50–100 на 10 тысяч населения, а в районе г. Котлас малярией переболело 72,5 % всего населения (Добрейцер, 1931). Столь высокие показатели заболеваемости этой инфекцией нетипичны для северных территорий. Тем не менее факты свидетельствуют, что при определенных условиях малярия принимала здесь характер эпидемических вспышек.

В 40-х годах прошлого века на территории Вологодской области существовала развитая сеть станций для наблюдения за погодой (Климат Вологды, 1988). Данные ряда метеорологических пунктов административных районов с 1936 по 1945 гг. позволяют оценить климатические условия в тот

период (табл. 1). Наиболее высокая среднегодовая температура воздуха характерна для г. Устюжна, наиболее низкая – для г. Великий Устюг. Самые высокие средние температуры за период вегетации отмечались в г. Череповец, а самые низкие – в г. Вытегра. Климатические показатели по Вологодской области показывают усиление континентального характера климата по направлению от юго-западной ее части к северо-восточной.

Таблица 1. Климатические показатели метеостанций Вологодской области за период с 1936 по 1945 гг.

Table 1. Climate indexes of weather stations in Vologda region over the period of 1936-1945

Метеорологические станции	Среднегодовая температура воздуха, °С	Среднемесячная температура воздуха в июле, °С	Среднемесячная температура воздуха в январе, °С	Средняя температура воздуха с апрель по сентябрь, °С
Вытегра	2.9	17.9	-11.7	10.9
Белозерск	2.9	18.5	-12.1	11.5
В. Устюг	1.9	18.0	-14.4	11.2
Никольск	2.0	17.8	-13.8	11.2
Вологда (Молочное)	3.0	18.3	-12.1	11.6
Череповец	2.8	18.2	-12.1	11.7
Бабаево	3.1	18.0	-11.7	11.5
Устюжна	3.3	18.3	-11.7	11.9

Оптимальные температурные условия для развития малярийного плазмодия сформировались в юго-западной части области. В то же время наиболее полные данные по разным аспектам, связанным с малярией, накоплены для административного центра области – г. Вологда. Здесь уже с 1938 проводились детальные фенологические наблюдения за малярийным комаром.

Первые местные случаи малярии в Вологодской области во многом обусловлены активностью комаров первой генерации (в перезимовавшей популяции на севере малярийный плазмодий часто не успевает развиваться). В г. Вологда вылет первой генерации малярийных комаров в этот период приходился в среднем а 7 июля, а потенциальная возможность развития в комаре плазмодия трехдневной малярии появлялась с 25 июня. При расчете элементов малярийного сезона принимается, что при температуре окружающего воздуха ниже 16 °С плазмодий трехдневной малярии не развивается и через некоторое время погибает (Мошковский, 1950). В результате день, после которого температура не поднимается выше 16 °С, является важной фенологической датой для прогноза по малярии. Некоторые данные за 1938-1945 гг. по фенологии и малярийному сезону в г. Вологда приводятся в таблице 2.

Таблица 2. Элементы малярийного сезона в г. Вологда за период 1938-1945 гг.

Table 2. Malarial season items in Vologda over the period of 1938-1945.

Год	Вылет первой генерации	Начало сезона эффективной заражаемости комаров	Дата установления температуры ниже 16 °С
1938	20.06	02.07	10.09
1939	18.06	18.06	25.08
1940	22.06	22.06	26.08
1941	06.07	06.07	25.08
1942	19.07	25.06	20.08
1943	13.07	13.06	11.08
1944	20.07	20.06	09.09
1945	28.07	04.07	23.08

Количество заболевших людей в первую очередь должно зависеть от времени активности той части популяции малярийных комаров, в которой малярийный плазмодий может пройти весь цикл развития. Обычно в Вологодской области самки, вылетевшие с зимовок, существуют при температуре окружающего воздуха ниже пороговых значений, необходимых для развития плазмодия, и случаи заражения малярией могут произойти только от имаго новой генерации сезона. По наблюдениям 1937-1945 гг. показатели активности комаров новой генерации в значительной степени повторяют кривую первичных обращений больных малярией даже в годы с неблагоприятными температурными условиями для развития плазмодия. Соответственно, показатели развития спорозоитов, полученные по

данным среднесуточных температур воздуха, не всегда согласуются с заболеваемостью малярией (рис. 2).

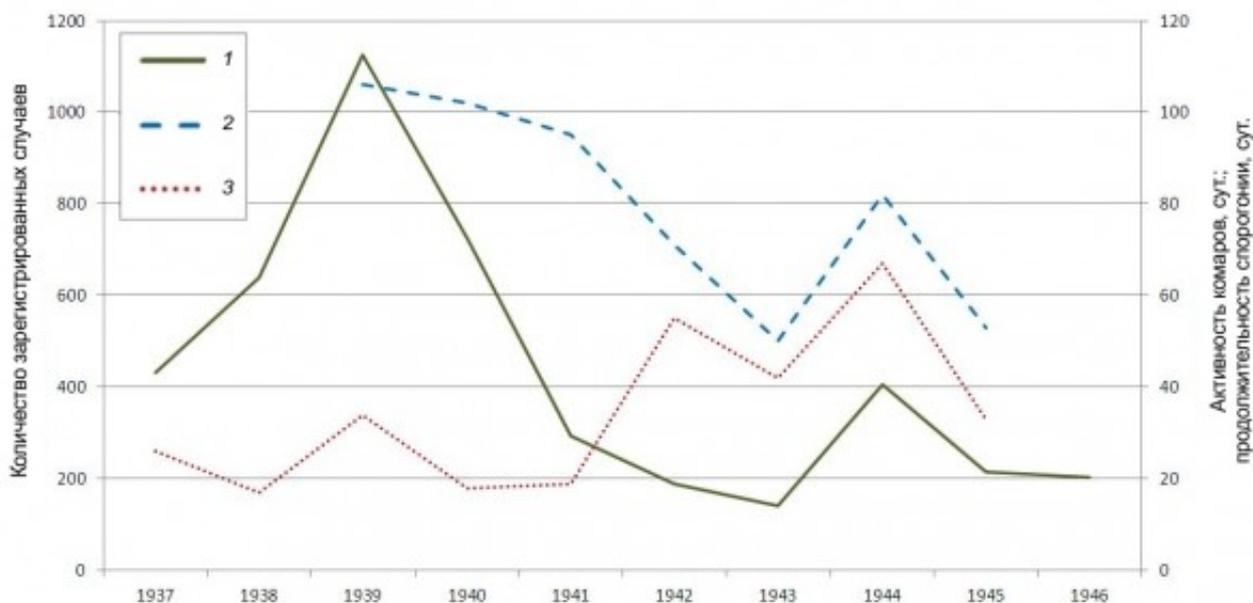


Рис. 2. Регистрация заболеваний малярией и период активности комаров первой генерации в г. Вологда. 1 – количество первичных обращений заболевших малярией по г. Вологда, 2 – продолжительность периода активности малярийных комаров первой генерации, 3 – продолжительность спорогонии, рассчитанная по среднесуточным температурам

Fig. 2. Registration of malaria and the period of activity of the first generation mosquitoes in the city of Vologda. 1 – number of initially registered patients with malaria in the city of Vologda, 2 – activity duration of mosquitoes of the first generation, 3 – duration of sporogony calculated on the basis of the daily average temperature

Фактором, заметно влияющим на заболеваемость малярией, являются климатические особенности отдельных регионов Вологодской области. Некоторые данные по фенологии малярийных комаров и расчетные даты начала сезона эффективной заражаемости комаров по городам Устюжна, Вологда и Великий Устюг 1939-1945 гг. показывают различия этих территорий (рис. 3) в интересующем нас аспекте: наиболее ранний вылет малярийных комаров новой генерации отмечен в г. Устюжна, а наиболее поздний – в г. Вологда. В г. Великий Устюг вылет первой генерации отмечен раньше, чем в г. Вологда, расположенном значительно южнее. Другие показатели, такие как начало сезона эффективной заражаемости комаров и появление первых местных случаев малярии, изменялись в закономерном порядке – на более южных территориях раньше, чем на северных. Наиболее продолжительный период с температуры выше 16 °С отмечен в г. Вологда.

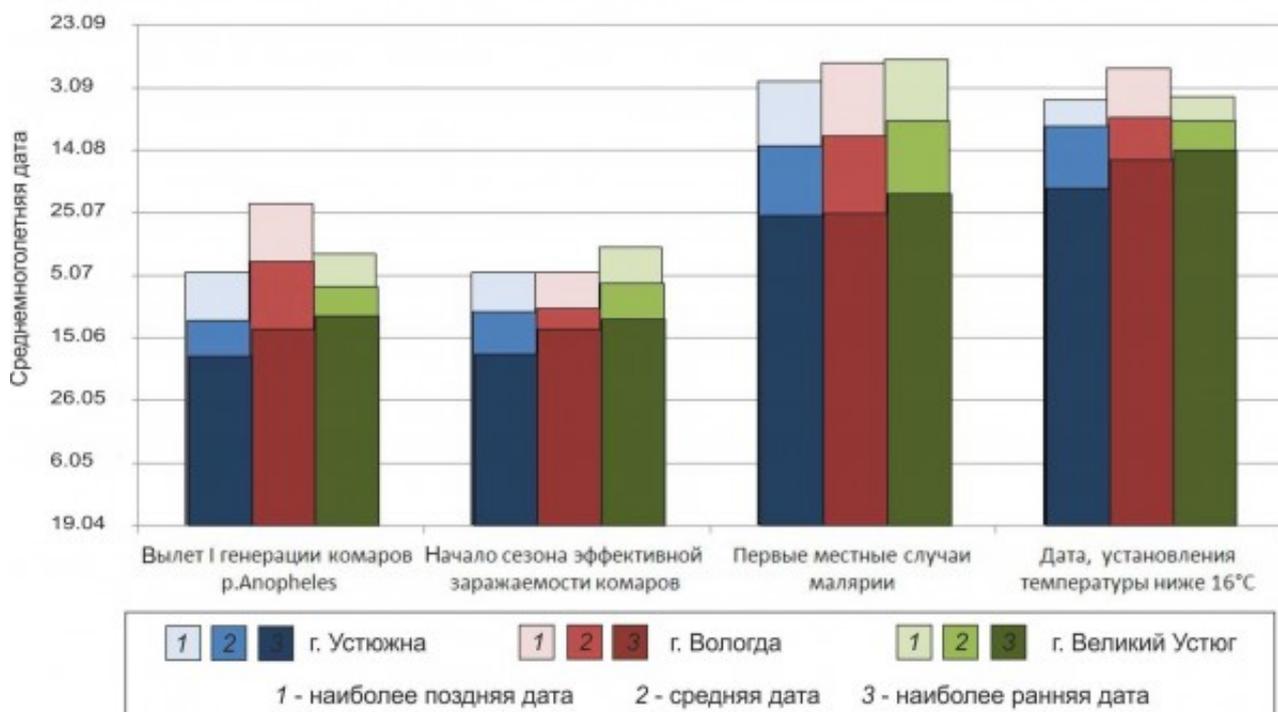


Рис. 3. Различия в фенологии малярийных комаров и течения малярийного сезона в разных районах Вологодской области в 1939–1945 гг.

Fig. 3. The difference in the phenology of malarial mosquitoes and the run of malarial season on the territory of Vologda region in 1939–1945.

В целом можно отметить, что наиболее благоприятные климатические условия для развития как возбудителя малярии, так и переносчика существовали в юго-западных районах Вологодской области. В восточных же малярийный сезон короче, но протекает интенсивно – среднесуточные температуры растут заметно быстрее. Аналогичные закономерности сохраняются и сейчас (Филоненко, Рыбакова, 2006).

В условиях, когда по причине недостаточного количества тепла периодически прерывается циркуляция возбудителя малярии, повышается значение завозных случаев инфекции. Крупные населенные пункты Вологодской области в начале прошлого века были связаны достаточно развитой сетью железных и автомобильных дорог (рис. 4). Тем не менее в этот период большое значение для территории области имел водный транспорт. Особенно велика роль водного маршрута была для г. Великий Устюг. Железнодорожное сообщение с этим городом осуществлялось через Архангельскую область, и большая транспортная нагрузка приходилась на Северо-Двинскую водную систему.

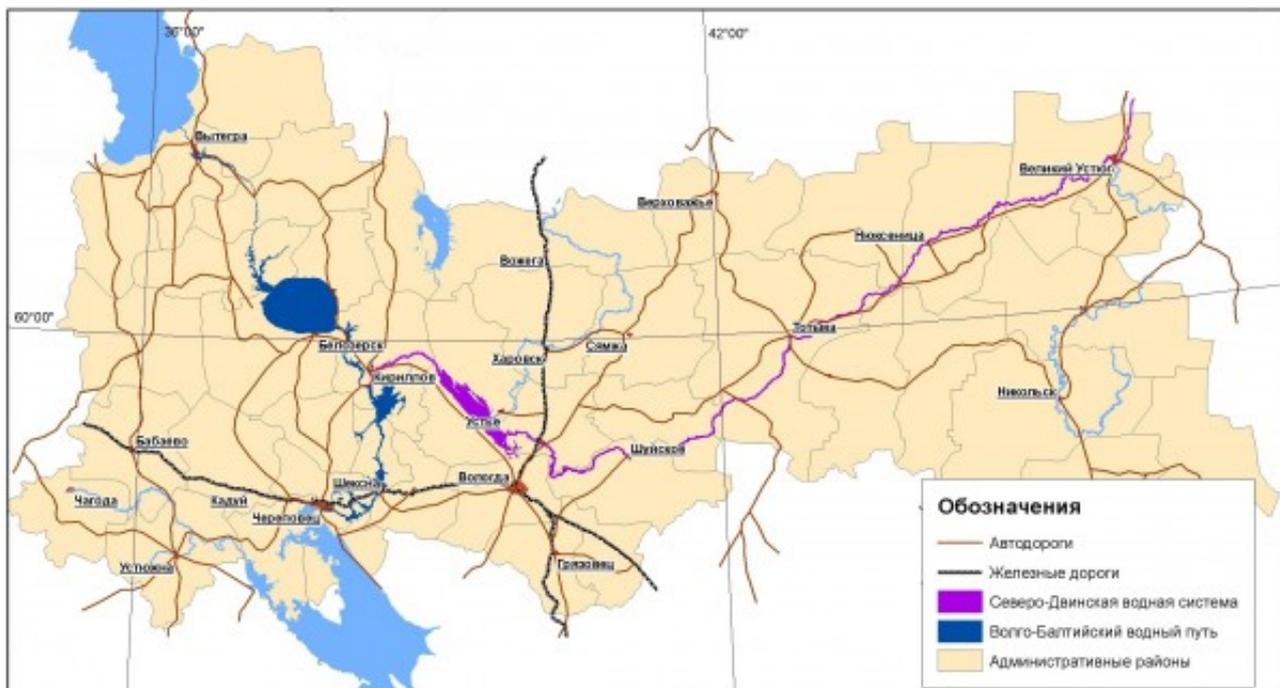


Рис. 4. Основные транспортные пути в Вологодской области в 1945 г.

Fig. 4. The main transport routes in Vologda region in 1945.

Заболоченные водоемы области не обладают оптимальными условиями для развития личинок малярийных комаров. Поэтому доля заболоченной территории не может быть использована для выявления участков повышенной концентрации малярийных комаров. Наибольшие площади аноксигенных водоемов в Вологодской области сосредоточены в районах стариц достаточно крупных рек. Такие участки располагаются в пойме рек Молога, Кема, Сухона, Юг и Малая Северная Двина. В непосредственной близости от этих территорий находятся и крупные узловые населенные пункты – города Устюжна, Вологда и Великий Устюг. Вероятно, «водный фактор» является вторым (после температурного режима) по значимости при активизации малярии на территории Вологодской области.

Картографический материал демонстрирует, что в пространственном отношении наиболее высокие показатели заболеваемости характерны для крупных населенных пунктов, расположенных рядом с основными водными транспортными путями Вологодской области – Северо-Двинской и Волго-Балтийской водными системами (рис. 4). Из районов, прилегающих к водным путям, заболеваемость распространяется на соседние территории, а в дальнейшем сходит на нет (рис. 5).

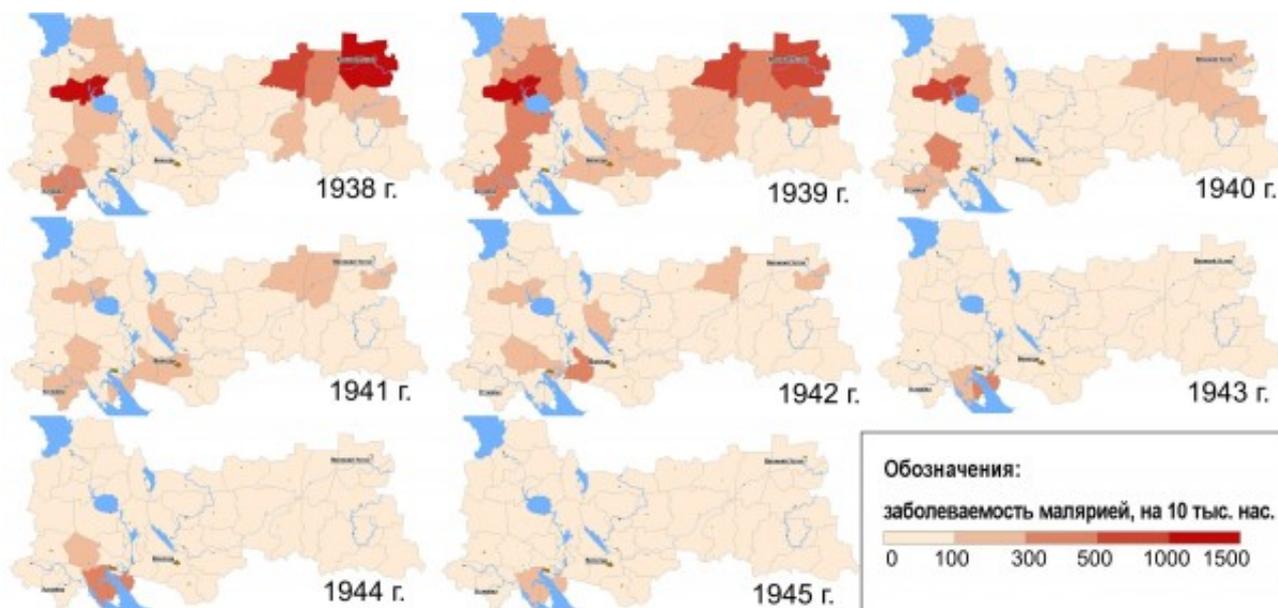


Рис. 5. Заболеваемость малярией по районам Вологодской области в 1938–1945 гг.
Fig. 5. The malaria incidence in the districts of Vologda region over the period of 1938-1945.

Обсуждение

Заболеваемость малярией в Вологодской области в XVIII-XIX вв. показывает, что вспышки этой инфекции здесь могут принимать значительные масштабы. Показатели для формального расчета элементов малярийного сезона в системе санэпидслужбы обычно получают с постов Росгидромета. Расчетные характеристики по таким данным в условиях Вологодской области демонстрируют, что период, когда человек может заразиться малярией, очень непродолжителен. Поэтому объем наблюдений за переносчиками малярии сокращается или не проводится совсем.

Расчеты по данным среднесуточных температур показывают, что периодически местные случаи малярии возможны на всей территории Вологодской области. В местах дневок эндофильных малярийных комаров температура держится на значительно более высоком уровне, чем на открытом воздухе. Расчеты малярийного сезона с поправкой на дневки комаров р. *Anopheles* значительно удлиняют период, благоприятный для спорогонии. Условия на разных дневках сильно различаются, и контрольные стационары санитарной службы не всегда обладают наилучшим микроклиматом для комаров. Максимальные шансы для нападения и поиска добычи имеют комары именно из оптимальных стадий обитания, которые могут быть не учтены и не обследованы.

При отсутствии на территории Вологодской области случаев местной малярии наиболее вероятно возникновение этого заболевания в населенных пунктах с большим количеством мигрантов и наличием больших площадей анофелогенных водоемов. При появлении лиц с трехдневной малярией, оставшихся без внимания врачей, возможно, что определенное время инфекция будет существовать незамеченной. При условии, что на протяжении нескольких лет температура в течение вегетационного сезона будет достаточно высокой, вероятна эпидемическая вспышка – сразу несколько случаев местной малярии, возможно, одновременно в нескольких населенных пунктах.

Заключение

Данные о характере динамики заболеваемости малярией на территории Вологодской области в прошлом позволяют говорить о возможности возникновения местных случаев инфицирования. Фактором, повышающим вероятность появления местной малярии, является значительная численность малярийных комаров в районе крупных населенных пунктов, расположенных близ водных транспортных путей.

Случаи завозной малярии могут спровоцировать постликвидационный очаг заболевания, который будет иметь характер вспышки. Наиболее вероятными территориями потенциального риска возникновения малярии сегодня являются населенные пункты, расположенные вдоль Волго-Балтийской системы, и крупные административные центры – города Вологда, Череповец и Великий Устюг. Для предупреждения распространения малярии от завозных случаев необходим комплекс наблюдений за

полным циклом развития малярийных комаров на постоянных стационарах, осуществляемый квалифицированными специалистами.

Библиография

Адрианов С. И. Годовой отчет по малярии Устюженской Малярийной станции за 1939 г. [Ustyuzhna malaria station annual report on malaria for 1939]. Устюжна, 1939. 5 с. Рукопись.

Алиев С. П. Эпидемия малярии в Таджикистане, разработка научно обоснованных мер борьбы и профилактики [Malaria epidemic in Tajikistan, development of scientifically justified measures on struggle and prevention]: Дис. ... канд. мед. наук. М., 2005. 113 с.

Глобальная программа ВОЗ по борьбе против малярии. [WHO Global Malaria Programme] URL: http://www.who.int/malaria/about_us/ru/index.html (дата обращения: 21.04.2013).

Добрейцер И. А. Малярия [Malaria] // Бол. мед. энцикл. М., 1931. Т. 16. С. 321.

Изменение климата и здоровье человека: угрозы и ответные меры [Climate change and human health - Risks and responses]: Резюме. Женева: ВОЗ, 2003. 41 с.

Информационный бюллетень. 2013. №94, апр. [Fact sheet №94 Reviewed March 2013] URL: <http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs094/ru/> (дата обращения: 21.04.2013).

Климат Вологды. [Vologda climate] Л.: Гидрометеиздат, 1988. 174 с.

Куллэ Е. А. К эпидемиологии малярии Вологодской области. [The epidemiology of malaria in Vologda region] Вологда, 1946. 104 с. Рукопись.

Малярийные комары и борьба с ними на территории Российской Федерации. [Malaria mosquitoes and their control on the territory of the Russian Federation]: Метод. указания МУ 3.2.974-00 (утв. Гл. гос. санитар. врачом РФ 16.05.2000). URL: <http://www.bestpravo.ru/rossijskoje/so-akty/c2r.htm>.

Миронова В. А. Географические предпосылки восстановления малярии в различных экосистемах: оценка и прогноз [Geographical preconditions for restoration of malaria in various ecosystems: assessment and forecast]: Дис. ... канд. геогр. наук М., 2006. 159 с.

Мошковский Ш. Д. Основные закономерности эпидемиологии малярии. [The main regularities of the epidemiology of malaria] М., 1950. 320 с.

О маляриологической ситуации в Российской Федерации в 2011 году ["On the malaria situation in the Russian Federation in 2011"]: Письмо от 18.05.2012 №01/5660-12-32 / Роспотребнадзор. URL: http://ru31.fmbaros.ru/normativnaia_baza/pravila_i_rekomendacii/item/7145.

Региональная стратегия: От борьбы к элиминации малярии в Европейском регионе ВОЗ. 2006-2015 гг. [Regional strategy: From malaria control to its elimination in European region] Копенгаген: Европ. регион. бюро ВОЗ, 2006. 44 с.

Резистентность переносчиков болезней к пестицидам: 15-й доклад комитета экспертов ВОЗ по биологии переносчиков и борьбе с ними. [Vector resistance to pesticides. 15th report of the WHO Expert Committee on Vector Biology and Control] Женева, 1995. 78 с.

Филоненко И. В., Рыбакова Н. А. Опыт изучения эпидемиологической значимости малярийных комаров на территории Вологодской области [Experience in studying the epidemiological significance of malarial mosquitoes on the territory of Vologda region] // Материалы I Всерос. совещания по кровососущим насекомым (г. С.-Петербург, 24-27 окт. 2006 г.). С.-Пб., 2006. С. 205-208.

Points of origin and regional dispersal of malaria on the territory of Vologda region

**FILONENKO
Igor**

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

Keywords:

tertian
malaria Plasmodium
anopheles mosquito
incidence
environmental considerations
phenology
epidemiology

Summary:

Malaria is one of the most widespread infectious diseases in the world. In 1958 malaria was eliminated on the territory of the Vologda region as a large-scale disease. Nowadays the conditions for emergence of malaria are still presented.

Malarial mosquitoes are common throughout all the territory of Vologda region.

Each year there are cases of bringing this disease from other regions.

In the late 19th - early 20th century a high incidence (up to 40 000 cases) was recorded.

The high number of malarial mosquitoes in the populated areas of the Volga-Baltic Canal and the Northern Dvina water system contributes to the emergence of local malaria.

The first cases of malaria can be unnoticed.

High temperatures in summer can cause the outbreak of malaria. Malaria is most likely to arise in the cities of Vologda, Cherepovets and Velikiy Ustyug.



УДК 504.064.36:574 + 574.587(28)

Изменение индексов таксономического разнообразия сообществ макрозообентоса по продольному градиенту рек

ШИТИКОВ
Владимир Кириллович

Институт экологии Волжского бассейна РАН,
stok1946@gmail.com

ЗИНЧЕНКО
Татьяна Дмитриевна

Институт экологии Волжского бассейна РАН,
tdz@mail333.com

Ключевые слова:

таксономическое разнообразие
квадратичная энтропия Рао
сообщества макрозообентоса
продольный профиль реки

Аннотация:

Обсуждаются индексы таксономического разнообразия, основанные на квадратичной энтропии Рао. С использованием данных гидробиологической съемки донных сообществ средней равнинной реки Сок (приток Саратовского водохранилища) сформирована матрица таксономических дистанций между 277 видами макрозообентоса на основе 11-уровневого иерархического дерева линнеевской систематики. Рассматривается динамика изменения показателей таксономического разнообразия Δ и своеобразие $\Delta+$ по продольному профилю водотока. Выполнен сравнительный анализ чувствительности индексов и оценка их доверительных интервалов. Монотонный рост разнообразия на естественном градиенте от верховьев реки к устью признается одной из закономерностей речного континуума, вызываемой эффектом вложенности композиций видов.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 29 мая 2013 года

Опубликована: 28 сентября 2013 года

Введение

Прежде чем приступить к теме нашего сообщения, выскажем несколько комментариев к статье Э. В. Ивантера (2012), отмечающего искусственность бума научных исследований в области биологического разнообразия. Нельзя не признать справедливость замечаний автора, который подчеркивает спекулятивный характер использования этого термина в экологии. Однако, во-первых, понятие разнообразия вовсе не является прерогативой экологии, поскольку многокомпонентность и структурная неоднородность всех наблюдаемых явлений во Вселенной есть аксиома, которая не нуждается в обосновании. Поэтому *разнообразие in pleno* есть важнейшая «наднаучная» категория оценки свойств любой системы от абстрактных теоретико-множественных конструкций до социально-экономических ценозов любого уровня. Можно говорить о разнообразии выпускаемых электромоторов (см. работы Б. И. Кудрина), товаров в супермаркете, морфем языка, политических групп в парламенте и проч. Нелишне также отметить, что основные индексы и модели разнообразия были разработаны В. Парето, К. Джини, Дж. Ципфом, А. Реньи, Г. Тейлом именно для экономических и лингвистических приложений.

Понятие *биологического* разнообразия, несомненно, значительно шире представлений

биоценологии, поскольку относится ко всем уровням организации жизни, а не только к локальным сообществам. На одном краю этой иерархии фигурирует «геноцентрическая» концепция Р. Докинза, сводящая биологическое разнообразие к отличиям между индивидуальными генами. Классическая «организмоцентрическая» концепция И. И. Шмальгаузена рассматривает разнообразие уже как проявление особого рода «морфопротекста» на множестве индивидуальных особей (Павлинов, 2010). В глобальном биогеографическом масштабе разнообразие трактуется почти исключительно как некоторый оставшийся на сегодняшний день фонд видов флоры и фауны, который необходимо всемерно поддерживать и сберегать. И здесь, конечно, речь не идет о неуклонном повышении всеобщего индекса Шеннона, а об оперативных, эффективных и тщательно продуманных мероприятиях по сохранению стремительно исчезающих популяций.

В экологии сообществ *видовое* разнообразие представляет собой основной и наиболее объективный слой знаний об экосистеме, полученный в ходе мониторинга и включающий таксономический состав изучаемых биоценозов и пространственно-временную изменчивость популяционной плотности каждого вида. Разумеется, экологи стараются сформировать на этой основе последующие слои знаний, состоящие из гипотез (догадок, предположений и просто шаблонов смутных идей) относительно трофической структуры сообществ, межвидовых взаимодействий, функционального значения отдельных синтаксонов или трансформации «вещества, энергии и информации (!)». К сожалению, насколько невняты практические методы количественного обоснования всех этих гипотез, столь же сомнительны попытки представить биоразнообразие сообществ «одним числом». Поэтому «заблуждения» вокруг диверситологии относятся не к переоценке глобальности ее понятий, а к несовершенству способов их количественного измерения. Если вспомнить притчу о слепых мудрецах, которые по-разному представляют слона, ощупывая ногу, хвост, хобот и т. д., то «все мы – слепцы, пытающиеся описать чудовищного слона экологического и эволюционного разнообразия...» (Nanney, 2004).

Предложено большое количество императивных мер для оценки биоразнообразия, таких как индексы Джини-Симпсона или Шеннона, которые имеют смысл вариации численностей в многокомпонентных системах. Они не столько отражают подлинную видовую структуру сообществ, сколько основываются на «экономности объясняющих принципов» (Левич, 1980). В результате «разнообразие как экологическое понятие стало весьма отличаться от разнообразия как статистического индекса» (Ricotta, 2005). В частности, предполагается, что все виды в сообществе нейтральны и эквивалентны (т. е. в равной степени отличны между собой), а информация относительно «связанности» этих видов не учитывается (Chao et al., 2010).

Однако еще Е. Пиелу (Pielou, 1975) заметила, что понятие разнообразия может быть существенно расширено, если включить, в частности, филогенетические различия между видами. Например, индекс биоразнообразия для сообщества из таксономически различных видов (орел, сорока и чернозобик) должен быть при прочих равных условиях выше, чем у сообщества из близких между собой популяций (сорока, голубая сорока и древесная сорока). Это вполне естественное соображение вызвало появление ряда новых концепций и постоянно увеличивающееся множество мер разнообразия, учитывающих таксономическое или функциональное дифференцирование видов.

Важной особенностью экосистем является иерархичность их построения (Саймон, 1972), поскольку такой способ организации во многом определяет высокую функциональную устойчивость и филогенетическую направленность эволюции биологических сообществ. Хотя изменение биоразнообразия может иметь в природе не только поступательно-иерархический, но и циклический характер (Чернов, 1975), в каждый момент времени морфология экосистемы может быть представлена как определенная иерархия компонент, составляющих ее структуру. В ряде работ (Faith, 1992; Crozier, 1997) *филогенетическое* разнообразие (PD, Phylogenetic Diversity) было определено как сумма длин ветвей филогенетического дерева, соединяющих все виды в целевом сообществе, что по существу является общей мерой значимости событий эволюционной истории, воплощенных со времени появления общего предка составляющих сообщество видов. Длина каждой ветви дерева пропорциональна времени дивергенции, числу генетических преобразований или изменению иных наблюдаемых маркеров.

Другое направление (Vane-Wright et al., 1991; Warwick, Clarke, 1998) рассматривает *таксономическое* разнообразие (TD, Taxonomic Diversity), которое является обобщением видового разнообразия, учитывающим не только богатство видов в сообществе и их относительное обилие, но и таксономическое различие видов между собой. Оно основывается на подсчете сумм длин ветвей или числа узлов дерева систематики, построенного на основе линнеевской классификации, либо с использованием кладистического подхода (Емельянов, Расницын, 1991). Если эволюционное время при

расчете PD мысленно заменить на число таксономических категорий, используемых для оценки TD, то легко показать (Chao et al., 2010), что алгоритмы анализа топологии деревьев практически идентичны между собой, поэтому в обоих случаях используются одни и те же математические выражения для мер разнообразия.

Основным элементом количественного анализа пространственного распределения гидробионтов является оценка структурно-функциональной неоднородности таксоценозов вдоль градиентов естественного или антропогенного происхождения и поиск характерных границ, относительно которых видовой состав сообществ претерпевает резкие изменения сукцессионного характера. Важное место в развитии биотических концепций лотических экосистем, таких как теория речного континуума и динамика «пятен» (Vannote et al., 1980), занимает оценка изменчивости видového разнообразия и перераспределение ведущей роли в сообществе между отдельными систематическими или функциональными группами.

Цель настоящей работы – сравнительный анализ результатов использования различных мер таксономического разнообразия для изучения структурной динамики сообществ пресноводного макрозообентоса по продольному градиенту водотока. Выбор объекта исследования обусловлен тем, что макрозообентос является наиболее стабильным и малоподвижным звеном экосистемы, чутко реагирующим на изменения факторов окружающей среды (Зинченко, 2011), что позволяет обоснованно оценивать степень изменчивости сообществ гидробионтов на основе параметров его видовой структуры.

Материалы

Расчет индексов таксономического разнообразия проводился по данным гидробиологической съемки, выполняемой в течение ряда лет на всем протяжении р. Сок (длина 375 км), которая является незарегулированной равнинной рекой II-IV класса качества вод (Особенности пресноводных, 2011). Всего по результатам 97 проб было обнаружено 277 видов и таксономических групп донных организмов. С учетом гидрологических характеристик по продольному профилю реки было выделено 9 биотопически однородных участков, на каждом из которых выполнено примерно одинаковое количество гидробиологических проб (от 9 до 11). Для проведения расчетов были сформированы матрицы **N** и **P** размерностью 9×277 , которые включали суммарные значения численности N_i особей каждого i -го вида и их относительные доли p_i от общей численности бентосных организмов во всех пробах, взятых на каждом из 9 участков.

Методы

Большинство предложенных мер таксономического разнообразия являются генерализацией классических нейтральных метрик видového разнообразия: богатства видов, энтропии Шеннона и индексов Джини – Симпсона. Наиболее целенаправленные попытки учесть в явном виде структурную информацию, необходимую для оценки биологической сложности экосистемы, связаны с квадратичной энтропией Рао (Rao, 1982):

$$Q = \mathbf{pDp}^T = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} p_i p_j \quad (1)$$

где **D** – квадратная симметричная матрица, состоящая из оценок d_{ij} различий между каждой парой видов, $d_{ii} = 0$, $d_{ij} = d_{ji}$, $i, j \in S$, S – число видов в изучаемом сообществе. В зависимости от поставленной задачи исследований d_{ij} могут интерпретироваться как те или иные экологические расстояния: таксономическая удаленность, генетическая дивергенция (результат сравнения участков последовательностей ДНК, принадлежащие двум генотипам), функциональные отличия и др. Значениями p_i вектора **p** относительной популяционной плотности могут быть, например, доли численности особей i -го вида по отношению к численности всего сообщества N , $p_i = N_i / N$.

Квадратичная энтропия Рао представляет собой обобщенную форму индекса видového

$$C = \sum_{i=1}^S p_i^2$$

доминирования Симпсона и определяет среднее экологическое различие между двумя случайно извлеченными из сообщества особями. При этом индекс Рао может быть разложен на следующие составляющие (Shimatani, 2001; Жуков, 2005):

$$Q = C D_m + B, \quad (2)$$

где C – индекс Симпсона, D_m – среднее экологическое расстояние между видами, B – фактор баланса относительных частот, который рассчитывается как ковариация между d_{ij} и $p_i p_j$, если считать их случайными переменными.

Индексы таксономического разнообразия, предложенные Р. Уорвиком и К. Кларком (Warwick, Clarke, 1995; Clarke, Warwick, 1998), основаны на подсчете сумм длин ветвей, соединяющих узлы таксономического дерева для видового состава изучаемого сообщества. Если виды расположить в соответствии с линнеевской классификацией по типам, классам, отрядам, семействам, родам, то меру таксономического различия w_{ij} двух видов i и j можно задать как длину половины пути, который связывает эти виды по ветвям дерева иерархии. Например, если два вида принадлежат к одному роду, то нужно пройти один шаг для того, чтобы достичь общего узла, следовательно, $w_{ij} = 1a$, где a – стандартное расстояние между смежными узлами. Если виды принадлежат к разным родам, но к одному семейству, то потребуется два последовательных шага («вид – род» и «род – семейство») и т. д.

Если данные представлены в формате 1/0, т. е. «присутствие/отсутствие видов», то индекс среднего таксономического своеобразие (average taxonomic distinctness), предложенный Р. Уорвиком и К. Кларком (Warwick, Clarke, 1995), равен средней длине ветвей w_{ij} , соединяющих любую пару видов на дереве иерархии:

$$\Delta^+ = \frac{2}{S(S-1)} \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S w_{ij}. \quad (3)$$

Длина шага a стандартизирована таким образом, чтобы максимальное расстояние w_{ij} было бы равно 100, т. е. значение индекса Δ^+ изменяется в пределах от 0 до 100.

Если в формуле для Δ^+ дополнительно учесть относительное обилие видов p_i , то получим индекс таксономического разнообразия (taxonomic diversity – Clarke, Warwick, 1998), который является простой модификацией квадратичной энтропии Рао:

$$\Delta = \frac{2}{S(S-1)} \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S w_{ij} p_i p_j. \quad (4)$$

Еще два индекса, названных Р. Уорвиком и К. Кларком (1998) вариациями (variation) таксономического своеобразие/разнообразия, оценивают размах (дисперсию) распределения таксонов в пределах иерархического дерева:

$$\Lambda^+ = \frac{2}{S(S-1)} \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S (w_{ij} - D_m)^2; \quad \Delta^* = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S w_{ij} p_i p_j}{\sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S p_i p_j}, \quad (5)$$

где $D_m = \Delta^+$ - среднее таксономическое расстояние между видами, представленное также в формуле (2).

При сравнении значений индексов для двух или нескольких обследованных биотопов важной составляющей является статистический анализ, в ходе которого проверяется нулевая гипотеза об отсутствии различий между ними. Кларк и Уорвик (Clarke, Warwick, 1998) разработали рандомизационную процедуру оценки стандартной ошибки среднего таксономического своеобразие Δ^+ для произвольного местообитания. При этом многократно (не менее 1000 раз) для каждого участка с исходным видовым богатством S генерируются частные псевдовыборки, являющиеся случайной комбинацией S видов, извлеченных из общего видового списка видов $S_{\text{общ}}$, обнаруженных во всех выборках ($S_{\text{общ}} > S$). На основе этих итераций восстанавливается неизвестное статистическое распределение значений Δ^+ , и по гистограмме находятся оценки дисперсии и математического ожидания.

Для каждого из 277 видов было сделано систематическое описание по 11 таксономическим уровням: вид → род → триба → подсемейство → семейство → подотряд → отряд → подкласс → класс → подтип → тип. Выделение трибы в качестве отдельного уровня обуславливалось тем, что 122 вида относились к семейству Chironomidae, для которого эта градация имеет важное самостоятельное значение. Общая таксономическая таблица, описывающая сообщество донных организмов р. Сок, представляла собой матрицу **T** размерностью 11x277, состоящую из наименований представленных систематических уровней каждого вида. Таксономическое дерево видового состава для одной из 97 выполненных проб макрозообентоса представлено на рис. 1.

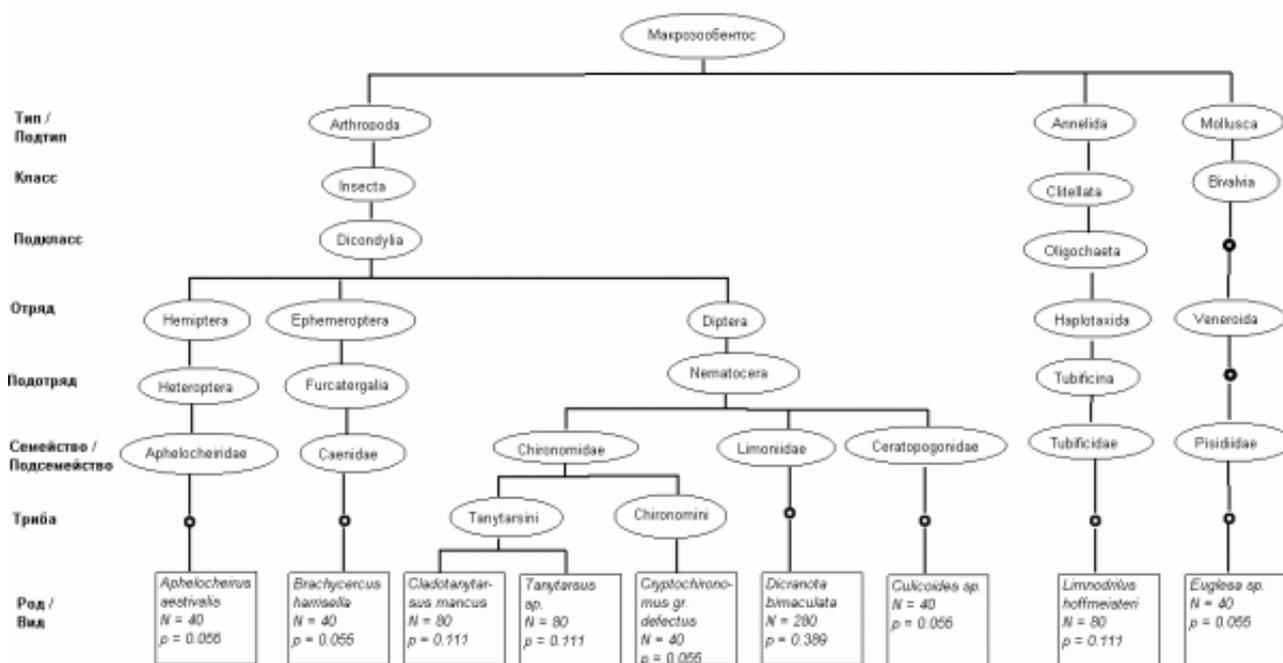


Рис. 1. Пример таксономического дерева для видового состава макрозообентоса в пробе, взятой 14.07.1998 г. на станции 5 р. Сок

Fig. 1. Examples of taxonomic trees for a sample of 9 species macrozoobenthos (from st. 5 river Sok at 14.07.1998 y.)

Для примера на рис. 1 могут быть легко рассчитаны следующие показатели разнообразия: число видов $S = 9$; общая численность $N = 720$ экз/м²; индекс видового разнообразия Шеннона $H = 1.9$ нит; индекс доминирования Симпсона $C = 0.204$; среднее таксономическое своеобразие по формуле (3) $\Delta^+ = 66.8$; таксономическое разнообразие $\Delta = 48.8$ (4); вариации таксономического различия $\Lambda^+ = 956$ и $\Delta^* = 61.2$ (5).

Расчеты проводились в статистической среде R с использованием функций пакета vegan. Сначала с помощью процедуры taxa2dist(**T**) формировалась матрица **D** размером 277x277 таксономических дистанций w_{ij} между каждой парой видов, а на втором этапе с использованием функции taxondive(**P**, **D**)

для каждого участка реки рассчитывались таксономические индексы по формулам (3)–(5).

Результаты

Пространственная динамика основных индексов разнообразия, представленная на рис. 2, достаточно адекватно отражает основные тенденции в изменении ценотической структуры донных сообществ по продольному профилю р. Сок.

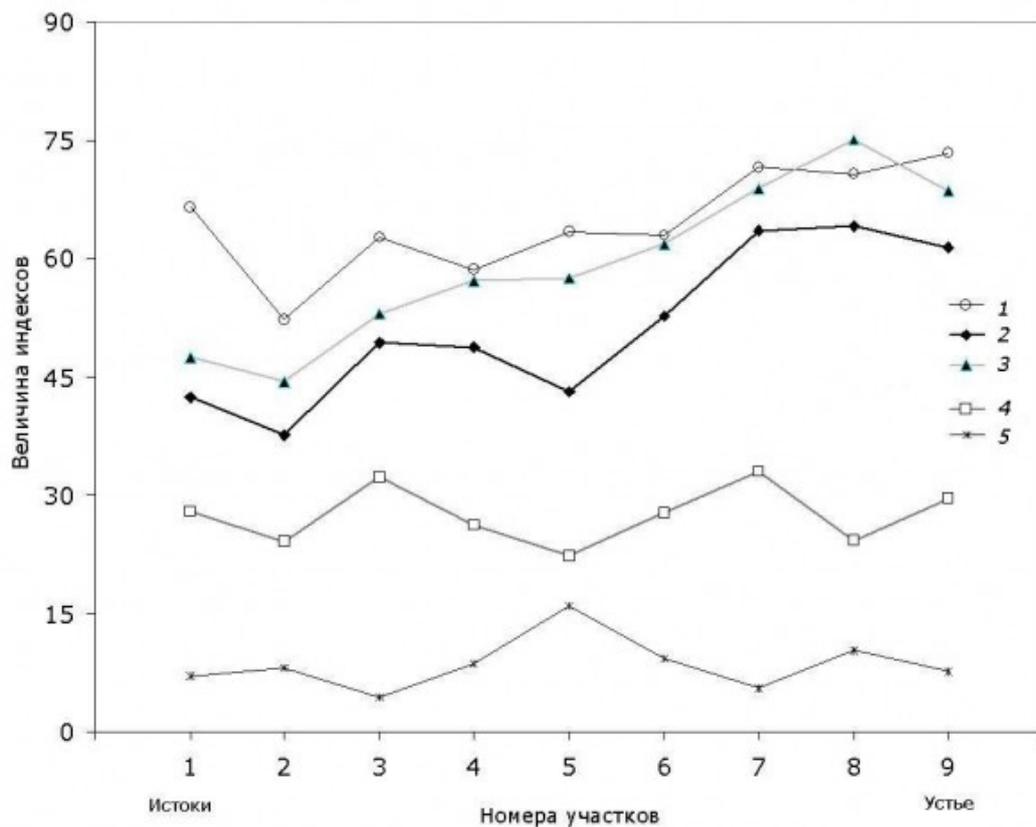


Рис. 2. Изменение индексов таксономического разнообразия сообществ макрозообентоса от истоков к устью р. Сок: 1 – среднее таксономическое своеобразие Δ^+ (3); 2 – таксономическое разнообразие Δ (4); 3 – вариация таксономического своеобразия Δ^* (5); 4 – индекс видового разнообразия Шеннона $H \times 10$; 5 – индекс доминирования Симпсона с учетом среднего таксономического расстояния CD_m (2)

Fig. 2. Variation of indexes of the taxonomic diversity of macrobenthos communities from the river's Sok sources to its mouth: 1 – average taxonomic distinctness Δ^+ (3); 2 – taxonomic diversity Δ (4); 3 – variation of taxonomic distinctness Δ^* (5); 4 – Shannon's index of species diversity $H \times 10$; 5 – Simpson's dominance index with taking into account an average taxonomic distances CD_m (2)

По мере развития бентоценозов видовое богатство в верхнем течении р. Сок постепенно возрастает, достигая максимума на участке 4 ($S = 100$), после чего стабилизируется. На участках в верховьях реки 1–3 с песчано-галечным субстратом и относительно чистой водой наблюдается таксономически компактный видовой состав макрозообентоса, типичный для ритральных сообществ, а основную долю фаунистического разнообразия составляют литореофильные группы личинок амфибиотических насекомых Diptera, Ephemeroptera, Trichoptera. На участке 4 происходит некоторое изменение экоморф за счет развития эврибионтных видов. Далее на участках 5–6 под воздействием органического загрязнения и снижения содержания кислорода происходит коренная перестройка донного сообщества и ведущая роль переходит к различным по своим аутоэкологическим характеристикам эвритопным и эвриоксибионтным таксонам. Наконец, на устьевом участке 9 под влиянием подпора вод Саратовского водохранилища происходит перераспределение ценотических ролей за счет развития лимнофильных моллюсков, пелофильных хирономид и ракообразных.

На фоне этих изменений для изученного водотока не наблюдается теоретическое «колоколообразное» изменение биологического разнообразия сообществ гидробионтов с максимумом в среднем течении, что традиционно предсказывается в рамках теории речного континуума (Vannote et al., 1980). В частности, индекс видового разнообразия Шеннона H какой-либо тенденции вообще не обнаруживает (рис. 2).

В то же время отмечается характерное возрастание по продольному градиенту водотока общего разнообразия систематических групп рангом выше вида, оцениваемого как по индексу среднего таксономического своеобразия Δ^+ , не зависящего от численности особей N_i , так и по индексам Δ и Δ^* , учитывающим относительное обилие видов P_i . Это подтверждается также расчетом модели линейной регрессии на порядковый номер участка L , которая имеет высокий уровень значимости ($p = 0.027$ по перестановочному тесту, коэффициент корреляции $r = 0.713$): $\Delta^+ = 52.3 + 2.45 L$.

Важно отметить также локальное снижение таксономического разнообразия Δ на участке 5, где в наибольшей мере имеет место антропогенное воздействие. Здесь отмечается характерный скачок доминирования отдельных видов, оцениваемый по индексу Симпсона – см. кривую CD_m на рис. 2.

Последовательный рост таксономического разнообразия от истока к руслу может быть объяснен эффектом «вложенности» сообществ (nestedness), когда биоценозы, расположенные ниже по течению, претерпевают влияние со стороны вышерасположенных композиций видов и «наследуют» часть их видового богатства (Шитиков, Зинченко, 2011). Разумеется, многие виды, для которых новые экологические условия оказываются неприемлемыми, будут «выпадать» из сообщества, и индексы видового разнообразия при этом могут даже уменьшаться, но таксономическое дерево в естественных условиях по продольному профилю реки имеет очевидную тенденцию к разветвлению.

Для последовательности участков водотока была построена «туннельная» диаграмма (рис. 3), на которой представлены рандомизированное среднее Δ^+_m , кривые доверительных интервалов для 95%-й вероятности в зависимости от видового богатства S и облако рассеяния точек эмпирических значений Δ^+ для отдельных участков. За пределами нижней доверительной границы CI_{95} расположились индексы своеобразия для участков 2-4, что указывает на статистически значимое увеличение таксономического разнообразия биоценозов по продольному градиенту водотока.

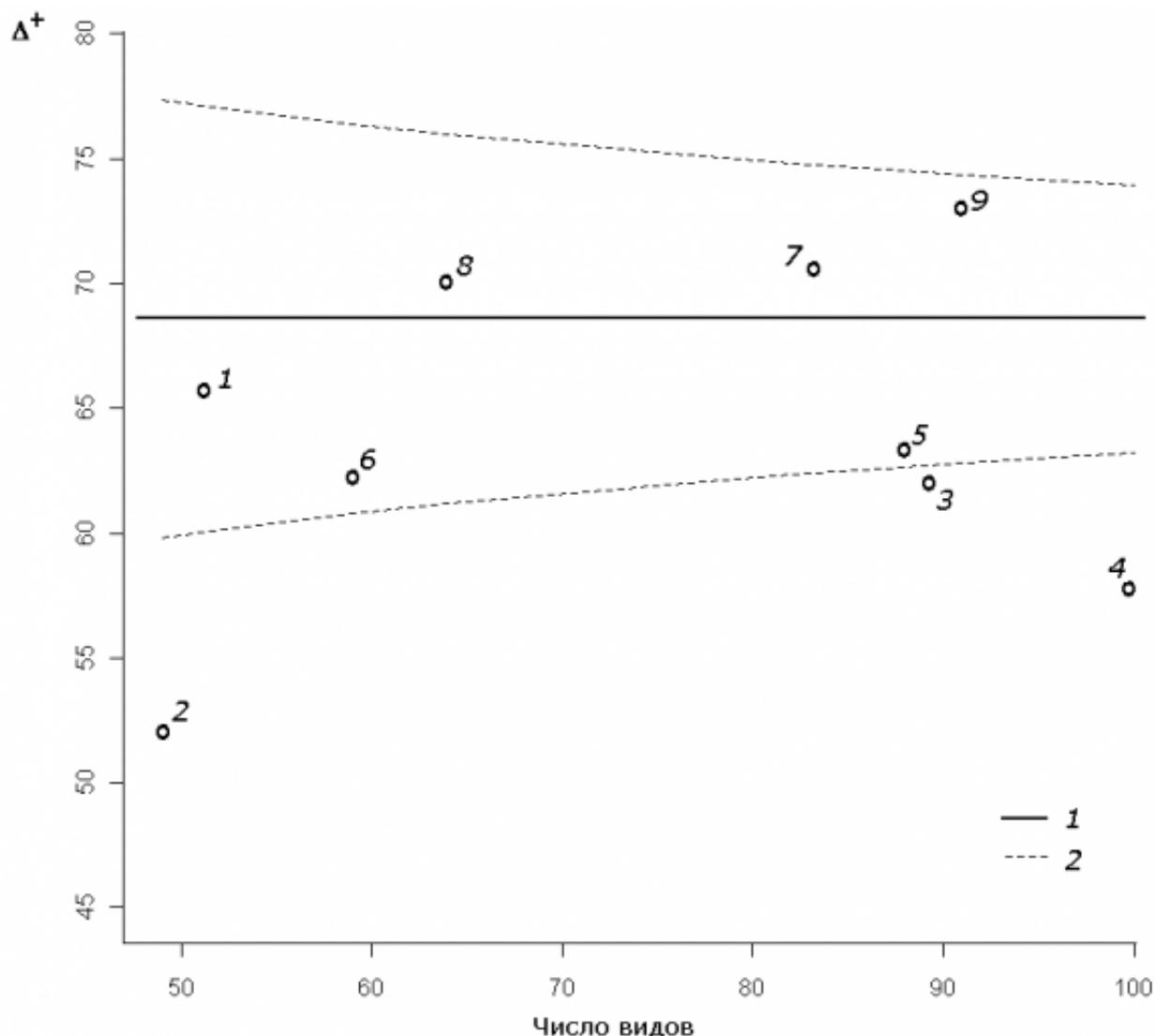


Рис. 3. «Туннельная» диаграмма 95%-й вероятности для математического ожидания индекса таксономического своеобразия Δ^+ в зависимости от числа видов на отдельных участках р. Сок: 1 – среднее значения индекса Δ^+_m ; 2 – верхний и нижний пределы доверительного интервала Cl_{95}
 Fig. 3. The 95% probability funnels for population mean of index taxonomic distinctness Δ^+ depending on the number of species on separate sites of the river Sok: 1 – average value of an index Δ^+_m ; 2 – upper and lower confidential intervals Cl_{95}

Заклучение

Использование индексов таксономического разнообразия Δ и своеобразия Δ^+ является весьма интересной возможностью оценить структурную изменчивость биоценозов по продольному градиенту водотоков, что вносит элементы теоретической новизны в развитие концепции речного континуума. Индексы Δ и Δ^+ обладают хорошей чувствительностью и практически не зависят от выборочного усилия, в том числе, величины наблюдаемого видового богатства S и суммарной плотности гидробионтов N (Bevilacqua et al., 2009). Однако, несмотря на настойчивую рекламу (Clarke, Warwick, 1998), нам представляется не вполне убедительной необходимость дополнительно рассчитывать и анализировать индексы вариации Λ^+ и Δ^* , которые на нашем материале не вносят ничего нового в конечные выводы (см. рис. 2) и являются «излишней частностью Оккама».

Как и для любого иного индекса квадратичной формы, значительная доля энтропии Pao (1) формируется за счет небольшого количества слагаемых с высокими значениями p_i . Так, для устьевового участка 9 ровно половина общего таксономического разнообразия Δ связана только с 15 (т. е. 16 % от S) видами-доминантами семейства Chironomidae (*Polypedilum nubeculosum*, *Chironomus nudiventris*, *Lipiniella*

Шитиков В. К. , Зинченко Т. Д. Изменение индексов таксономического разнообразия сообществ макрозообентоса по продольному градиенту рек // Принципы экологии. 2013. № 2. С. 46–56.

araenicola, *Chironomus agilis*, *Endochironomus albipennis*, *Tanytarsus* sp, *Cladotanytarsus mancus* и др.), которые имеют одновременно высокие филогенетические различия с олигохетами семейства Nais.

Динамика изменения индексов разнообразия может сигнализировать о предполагаемой неоднородности видовой структуры сообществ или обозначить границы биотопов, однако не дает ответа, за счет каких конкретно экологических групп это произошло. Безусловно, по своей информативности диверситология, как любой метод, основанный на суммарных обобщенных показателях, уступает многомерным методам, использующим полное пространство видов.

В то же время методы оценки таксономического разнообразия активно развиваются. Например, общий подход к оптимизации мер Кларка – Уорвика был предложен с использованием концепции «филогенетической репрезентативности» (Plazzi at al., 2010). Авторы разработали алгоритм автоматической «подстройки» длины шага между двумя последовательными иерархическими уровнями пропорционально потере биологической вариативности (то есть уменьшению числа таксонов на каждом из них). Наконец, обобщение и генерализация мер таксономического разнообразия с использованием чисел Хилла была выполнена А. Чао с соавторами (Chao at al., 2010).

Библиография

Емельянов А. Ф., Расницын А. П. Систематика, филогения, кладистика [Systematics, phylogeny, cladistics] // Природа. 1991. № 7. С. 26–37.

Жуков А. В. Экологическое разнообразие и таксономическая организация сообществ животных [Ecological diversity and taxonomic organization of animal communities] // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. 2005. № 3/2. С. 96–104.

Зинченко Т. Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги: Атлас. [Ecological and faunistic characteristics of chironomids (Diptera, Chironomidae) of small rivers of the Middle and Lower Volga (atlas)] Тольятти: Кассандра, 2011. 258 с.

Ивантер Э. В. Биоразнообразие – история одного заблуждения [Biodiversity - the story of a delusion] // Принципы экологии. 2012. Т. 1. № 4. С. 61–64.

Левич А. П. Структура экологических сообществ. [The structure of ecological communities] М.: Изд-во МГУ, 1980. 182 с.

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

Павлинов И. Я. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики [Morphological diversity: Concept and characteristics] // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. 2010. Т. 49. С. 343–388.

Саймон Г. Науки об искусственном. [The sciences of the artificial] М.: Мир, 1972. 147 с.

Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. [Natural zoning and land wildlife] М.: Мысль. 1975. 222 с.

Шитиков В. К., Зинченко Т. Д. Анализ статистических закономерностей организации видовой структуры донных речных сообществ [Analysis of the statistical regularities of the organization structure of the benthic species of river communities] // Журн. общей биологии, 2011. Т. 72, № 5. С. 355–368.

Bevilacqua S., Frascchetti S., Terlizzi A., Boero F. The use of taxonomic distinctness indices in assessing patterns of biodiversity in modular organisms // Marine Ecology. 2009. V. 30. P. 151–163.

Chao A., Chiu C.-H., Jost L. Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers // Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B – Biol. Sci. 2010. № 365. P. 3599–3609.

Clarke K. R., Warwick R. M. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic

Шитиков В. К. , Зинченко Т. Д. Изменение индексов таксономического разнообразия сообществ макрозообентоса по продольному градиенту рек // Принципы экологии. 2013. № 2. С. 46-56.

distinctness // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2001. V. 216. P. 265-278.

Clarke K. R., Warwick R. M. A taxonomic distinctness index and its statistical properties // J. Appl. Ecol. 1998. V. 35. P. 523-531.

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

Faith D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity // Biol. Conserv. 1992. V. 61. P. 1-10.

Nanney D. L. No trivial pursuit // BioScience. 2004. V. 54. P. 720-721.

Pielou E. C. Ecological Diversity. N. Y.: Wiley, 1975. 165 p.

Plazzi F., Ferrucci R. R., Passamonti M. Phylogenetic representativeness: a new method for evaluating taxon sampling in evolutionary studies // BMC Bioinformatics. 2010. V. 11. P. 209.

Rao C. R. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach // Theor. Popul. Biol. 1982. V. 21. P. 24-43.

Ricotta C. Through the jungle of biological diversity // Acta Biotheor. 2005. V. 53. P. 29-38.

Shimatani K. On the measurement of species diversity incorporating species differences // Oikos. 2001. V. 93. P. 135-147.

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

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W. et al. The river continuum concept // Canad. J. Fish. Aquatic Sci. 1980. V. 37. P. 130-137.

Warwick R. M., Clarke K. R. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress // Mar. Ecol. Prog. 1995. Ser. 129. P. 301-305.

Warwick R. M, Clarke K. R. Taxonomic distinctness and environmental assessment // J. Appl. Ecol. 1998. V. 35. P. 532-543.

Благодарности

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

Variability indexes of a taxonomic diversity of macrozoobentos communities on the longitudinal gradient of the rivers

SHITIKOV
Vladimir

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

ZINTCHENKO
Tatjana

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

Keywords:

taxonomic diversity
Rao's quadratic entropy
communities of macrozoobenthos
longitudinal profile of rivers

Summary:

Indexes of the taxonomic diversity, based on Rao's quadratic entropy, are discussed. On an example of macrobenthos communities of the average flat river Sok (inflow of the Saratov water basin) the matrix of taxonomic distances between 277 species of macrozoobenthos on the basis of 11 levels of a hierarchical tree of Linnaean classification system is generated. The dynamics of variability of indexes of taxonomic diversity Δ and distinctness $\Delta+$ is considered on a longitudinal profile of a waterway. Monotonous growth of indexes on a natural gradient from a river source to its mouth which is possible to consider as the law of a river continuum caused by nestedness effect of compositions of species is shown. The comparative analysis of sensitivity of the indexes and estimate of confidence intervals are made.



Рецензия на книгу В. А. Черлина «Термобиология рептилий. Общая концепция». СПб.: Изд-во «Русско-балтийский информационный центр БЛИЦ», 2012. 362 с.

КОРОСОВ
Андрей Викторович

Петрозаводский государственный университет,
korosov@psu.karelia.ru

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 16 сентября 2013 года

Опубликована: 30 сентября 2013 года

Наконец появилась объемная монография В. А. Черлина, известного специалиста по термобиологии рептилий, которая дает полноценное представление о его воззрениях на этот предмет. Текст семи глав книги (объемом 362 с.) содержит как теоретические построения, так и описание богатой натурной фактологии. Личный лейтмотив рецензии состоит в том, чтобы, опираясь на заложенный в монографии фундамент, попытаться наметить пути построения общей модели терморегуляции рептилий.

Введение написано не вполне привычно – от первого лица, но ярким, живым языком. В кратком обзоре состояния дел автор отдает дань уважения своим предшественникам, выражает признательность своим учителям и коллегам. Далее он обсуждает фундамент своих воззрений, в частности базовые принципы аутоэкологии, структуру термобиологии (по Huey, 1982) (в которой, однако, доминирует не син-, но демэкологические взаимосвязи), оценивает достижения советской герпетологии, критикует современное бессознательное увлечение герпетологов-термобиологов вариационной статистикой, часто неоправданное.

Такое введение воодушевляло предвкушением действительно стоящей работы. Забегая вперед, можно смело сказать, то эти ожидания не были обмануты.

Рассматривая тему терморегуляции имело бы смысл, на наш взгляд, отвести специальный подраздел проблеме собственно регуляции, теория которой хорошо развита в физиологии. Автор уделяет внимание этой теме в разделе 2.7, где рассказывается о схеме терморегуляции, но очень кратко и без выхода в практику.

Главу 1 «**Рептилии – высшие эктотермы**» автор начинает с уместного очерка термобиологии животных, в том числе и рептилий (холоднокровных, брадиметаболических, эктотермных), дает дефиниции основным понятиям.

Оценку эффективности метаболизма рептилий автор строит на собственных материалах по зависимости от температуры тела интенсивности серии физиолого-биохимических процессов рептилий, амфибий и млекопитающих сходных размеров. Было показано, что связанный с увеличением температуры тела рост интенсивности обменных процессов у рептилий приближается к показателям млекопитающих. В частности, при физиологически оптимальных температурах тела «для каждого из видов (37° для мыши и 42° для агамы) ... скорость фосфорилирующего окисления ... одинакова» (с. 27). Следующий далее краткий предметный обзор иллюстрирует авторскую мысль о зависимости от температуры тела практически всех физиологических функций рептилий. При этом впервые начинает складываться впечатление о существовании некой постоянной реакции рептилий на одинаковую температуру, об однозначности жесткой видовой нормы, «физиологически оптимальных» температурах.

К сожалению, в тексте практически ничего не говорится об акклимационных способностях рептилий, о варьировании их температурных реакций по сезонам, в зависимости от возраста, пола,

состояния животного (исключением являются данные по сезонному варьированию температурной устойчивости мышечной ткани). Как известно, даже непродолжительная жизнь при пониженных температурах (неделя-две) приводит к биохимическим перестройкам, обеспечивающим «температурные компенсации», возрастание уровня метаболизма рептилий до нормального (Шмидт-Ниельсен, 1982; Хочачка, Сомеро, 1988; Шилов, 1998). Возможно, при этом будут меняться и температурные предпочтения.

В заключительной части главы для характеристики рептилий как высших эктотермных животных автор использует, на наш взгляд, очень удачный термин «диалектика связи температуры тела рептилий со средой» (с. 34). Он призван подчеркнуть противоречие между полной зависимостью температуры тела рептилий от температуры (теплоты) среды и терморегуляционными адаптациями рептилий, избавляющими их от этой зависимости путем стабилизации температуры тела «в течение нескольких часов суток» (с. 30). Возможно, здесь была бы полезна простая иллюстрация этого феномена (аналогичная рис. 43, с. 274).

В двух начальных разделах главы 2 «**Терморегуляция у рептилий**» В. А. Черлин приводит детальную, тщательно разработанную и ранее представленную в авторских публикациях (но частично дополненную) классификацию всех мыслимых понятий, актов и характеристик, связанных с терморегуляционным поведением рептилий. Многие из этих понятий уже широко используются в термобиологии, иные составляют предмет для дискуссии, однако очевидно одно – на основании обобщения огромного объема наблюдений автором подготовлен детальный теоретический базис для дальнейшего развития термобиологии рептилий. Очевидно, что эта глава играет роль идейного ядра всей книги.

В первом же разделе автор вводит принципиально важное деление состояния рептилий на три категории – активное, неактивное и переходное, подчеркивая, что «рептилии способны выбирать и эффективно регулируют температуру тела только в период активности...» (с. 37). Здесь же обсуждается проблема сложности определения у рептилий активного состояния, которое «нужно научиться достаточно четко различать» (с. 37).

В следующем разделе (2.2) приводится дробная классификация форм «термозависимого» поведения в данном контексте. Для активного состояния выделяется ТПС (термостабилизирующее поведение), ТНП (термонеutralное поведение), баскинг, терминг, добровольный перегрев, дневной отдых; для переходного состояния – нагревание, остывание, псевдо-ТСП; для неактивного состояния – ночной покой, анабиоз.

Раздел 2.3 посвящен описанию показателей, призванных характеризовать состояние животных. Автор разделяет их многообразие на две группы. Термофизиологические показатели характеризуют температурные «предпочтения и границы» существования рептилий в максимально широком диапазоне условий среды. Эти значения выражает видовую норму, тогда как термоэкологические показатели, определенные в ограниченном диапазоне проявления факторов среды, демонстрируют лишь часть потенциально возможного диапазона температурных реакций рептилий.

К числу термофизиологических показателей автор относит

- диапазон температур тела активного состояния,
- максимальную и минимальную добровольные температуры,
- узкий диапазон оптимальных температур тела,
- критические минимальные и максимальные температуры наступления шока,
- температуру ночного покоя,
- диапазон суточных колебаний температуры тела,
- «запас температурной прочности вида».

В число термоэкологических показателей отнесены

- диапазон добровольных температур тела,
- минимальные и максимальные добровольные температуры тела,
- предпочитаемые температуры,
- ночные температуры,
- суточный перепад температур.

Классификация визуализирована с помощью серии широко известных по авторским публикациям кросс-диграмм, на которых качественные категории типов поведения рептилий четко ограничены

количественными термофизиологическими порогами. Они необходимо дополняют полноценную картину детально описанной феноменологии термозависимого поведения рептилий. Диаграммы имеют сложную структуру, богатое эмпирическое и теоретическое содержание. Ось ординат характеризует температуру тела, ось абсцисс несет единицы времени суток. На плоскости осей изображен график усредненного хода температуры тела особей данного вида (при определенных условиях среды). Типичная кривая температуры тела утром поднимается вверх, днем колеблется в некоторых пределах и опускается вечером до температуры укрытий. Существенно на этой диаграмме то, что ось абсцисс несет еще и шкалу этологических проявлений, шкалу элементарных актов поведения, которые проявляются в течение суток в зависимости от температур тела животного (термозависимое поведение). Наблюдая большое число видов рептилий, автор пришел к выводу о том, что разные формы термозависимого поведения осуществляются в специфически различных диапазонах температур тела. Отсюда следует, что отдельные поведенческие акты, соответствующие специфическому состоянию особи, могут быть охарактеризованы вполне определенными температурными границами, обретающими поэтому ясное физиологическое содержание. Шкала актов термозависимого поведения придает простому графику динамики температур смысл полной физиологической характеристики состояния особи в течение суток. Как справедливо отмечает автор, многие исследователи, к сожалению, не считаются с корреляцией между состоянием животного и температурой его тела и при выполнении статистической обработки полевых материалов получают не экологические характеристики рептилий, а рукотворные артефакты.

Однако магия этих замечательных диаграмм, учитывающих почти все явления жизни рептилий, настолько велика, что, на наш взгляд, уже мешает дальнейшему развитию термобиологии рептилий. Практически все науки проходили (или проходят) путь от вербализации – к квантификации, от категорий – к числам, от классификаций – к количественным моделям. В этом контексте позволительно будет высказать ряд предварительных замечаний против готовой и работающей системы авторских наработок. Во-первых, при построении модели терморегуляции рептилий (по названию главы) следует не маскировать смешанный характер эколого-физиологических категорий термином «термозависимое поведение», а четко отделить все формы поведения, прямо не являющиеся терморегуляционными, в том числе термонеutralное поведение, терминг, анабиоз, а также соответствующие им показатели, оставив только те понятия, которые относятся собственно к регуляции. Во-вторых, стоит критически переосмыслить деление состояний рептилий на активное (при высокой температуре), полу- и вовсе неактивное (при пониженной температуре), поскольку в этом пункте автор противоречит и самому себе, и фактам. Так, оказывается, что температура ночного покоя – это та, «которую рептилии выбирают...» (с. 48); получается, что остывшие особи активно выбирают себе неактивное состояние. Сюда же следует отнести приведенный ниже (с. 247) пример добровольной регуляции температуры тела днем (Nauveau, 1979), также пример ухода змей на холодную зимовку из теплого террариума (Nauveau, 1975). Другие факты: еще холодная рептилия с восходом солнца выходит «на баскинг», расплывается (увеличивая площадь восприятия излучения), в поверхностных сосудах открываются шунты для быстреего теплообмена с внутренними слоями тела ... а к вечеру или в напользающей тени они скручиваются в петли, клубки, меняя плотность колец и поверхность потери тепла, к ночи уходят в убежище. Если таких особей во всех своих (и мн. др. – см. раздел 2.5) важнейших терморегуляторных отправлениях считать «неактивными», то отличие активных животных от неактивных останется лишь делом «умения», а не научной методики. На наш взгляд, принятые автором критерии отличия «неактивного» состояния от «активного» вполне адекватны, но только с точки зрения этологии; они всего лишь разделяют ситуации, когда рептилии «... быстры и ... точны» (с. 35) от ситуаций, когда животные «...вынуждены совершать поведенческие акты... но делают это крайне неэффективно, неточно» (с. 36), поэтому их «движения недостаточно быстры, точны и результативны» (с. 44). Таковую особенную активность отделить от прочей активности следовало бы каким-либо специальным термином. Общий же критерий «жизненной» активности (целесообразности) должен быть не узким, а широким, экологическим – если поведенческий акт способствует достижению популяционной «цели» – выжить, то все подобные акты можно считать целесообразными, а животных, их совершающих, активными. Соответствие самому общему, экологическому, критерию достигается при стремлении соответствовать физиологическому критерию, оптимальному состоянию внутренней среды организма, в терморегуляции – стремлением поддерживать комфортное температурное состояние тела. Модель терморегуляции должна включать в себя все формы поведения, выполняющие терморегуляторные функции, независимо от текущей температуры тела животного.

Все сказанное не ставит под сомнение авторские наработки, а именно – всестороннее и

полноценное описание феномена терморегуляционного поведения рептилий. Больше того, авторский подход находит свое оправдание еще и в том, что при нем формируется целостное впечатление о «температурной жизни» рептилии вообще, а не только о том небольшом фрагменте суток, когда животное так или иначе реагирует на температуру собственного тела и тепловую обстановку.

В начале следующего интересного раздела 2.4 дана характеристика основных источников тепла для рептилий – теплопередача от воздуха, почвы, солнца. *Правда, почему-то автор уделил свое внимание только инфракрасному излучению, на которое приходится лишь половина энергии солнечного потока.* Здесь же приводятся разнообразные сведения о морфологических особенностях рептилий, обеспечивающих теплообмен со средой. Оценивается роль размеров тела (в контексте географической и биотопической изменчивости факторов среды), связь характера щиткования со способностью к терморегуляции за счет транспирации, роль окраски тела в отражательной способности (*хотя это свойство относится только к видимой части излучения солнца*), способности животных к использованию в терморегуляции разных органов.

Пожалуй, самая интересная часть – 2.5. Здесь на фоне серьезного литературного обзора собраны и классифицированы, наверное, все формы физиологической и поведенческой терморегуляции рептилий. Даны конкретные примеры полипноэ, транспирации с покровов, эндогенной теплопродукции (при насыщении, пищеварении, патологии), вазомоторики, выпучивания глаз. Выполнен анализ терморегуляционных способностей ряда видов ящериц в контексте их экологии. С фактами и библиографическим анализом детально описаны в общей сложности 16 типов элементарных поведенческих актов, обслуживающих терморегуляцию рептилий. В заключении раздела показано, что точность терморегуляции рептилий зависит от многих факторов: текущих энергетических трат, знакомства с территорией, конкурентными отношениями и другими естественными и «стрессовыми» воздействиями. *К сожалению, подраздел «точность терморегуляции» не содержит никаких абсолютных или относительных количественных показателей и тем самым по содержанию не соответствует названию. Между тем это очень важная тема, которую в рамках физиологической теории регуляции можно переформулировать так: что отражает наблюдаемая изменчивость температуры тела – варьирование температурных факторов среды, низкую (и переменчивую) чувствительность рептилий к их изменению, вообще слабые возможности механизма терморегуляции рептилий удерживать заданную температуру тела или же просто методические ошибки?*

Подойти к ответу на этот вопрос достаточно близко позволяет раздел 2.6 «Стабильность и изменчивость термобиологических показателей». В первой части раздела автор, обобщая огромный горький опыт (в основном чужой), высказал пять важнейших соображений о корректности получаемых количественных оценок: следует разделять полноценные термофизиологические и неполноценные термоэкологические характеристики (оцененные во всех возможных или только в ограниченных диапазонах температурных факторов среды соответственно); следует различать характеристики, относящиеся к разным состояниям активности; не следует рассматривать усреднение некорректных данных как процедуру повышения их репрезентативности; нельзя абсолютизировать важность статистического различия оценок (главным критерием остаются биологически значимые различия); следует ответственно пользоваться терминами, в частности «предпочитаемые температуры», за которым должен стоять феномен активного выбора животным, а не простая констатация факта наблюдения. Далее следует крупный блок фактических данных, собранных строго в соответствии с авторской методикой, подробно изложенной в главе 6. Сравнительный анализ термобиологии, выполненный на примере нескольких видов ящериц, позволил автору выделить действительно реальные видовые отличия температурных предпочтений и связать эти особенности с биологией объектов исследования. Опираясь на эту богатую фактуру, автор вновь возвращается к обсуждению различий между термофизиологическими и термоэкологическими показателями, но теперь гораздо более предметно и детально. На многочисленных примерах он показывает, что обобщенные статистические («термоэкологические») характеристики температуры тела рептилий могут сильно зависеть не только от географического положения местности, сезона, типа биотопа, но даже от микрорельефа одной местности, от структуры социальных связей, межвидовых отношений и пр. Обсуждая содержание «термофизиологических» показателей, автор делает вывод, что «максимальные и минимальные добровольные температуры показывают вполне очевидное постоянство», следовательно, «определяются не экзогенными, а эндогенными причинами» (с. 111). В свою очередь, поддержание диапазона постоянных температур «обеспечивается у рептилий благодаря устройству и деятельности систем терморегуляции» (с. 114), а «границы температур активного состояния регулируются чувствительностью верхнего и нижнего регуляторов» (с. 113) (причем, в зависимости от

типов терморегуляции у одних видов рептилий более развит один, у других – другой из регуляторов). Большое ничего о механизме терморегуляции в этом разделе не говорится, но делается отсылка с разделу 2.7. Резюмируя, автор делает серию важных заключений о существовании термобиологических показателей: физиологические видовые показатели активности стабильны по ареалу и сезонам, физиологические видовые показатели покоя изменчивы... термоэкологические показатели могут заметно различаться... стабильность видовых термофизиологических требований рептилий к среде ограничивает области видового ареала и др. В своем стремлении обнаружить у рептилий эндогенные параметры физиологической регуляции температуры тела автор совершенно прав, однако, на наш взгляд, показатели, предложенные в качестве термофизиологических, всего лишь описывают эколого-физиологическую феноменологию, но не позволяют описать этолого-физиологический механизм терморегуляции. Причина состоит в том, что для объяснения терморегуляции автор почему-то не привлекает теорию регуляции. Типичная физиолого-этологическая схема регуляции описывается фреймом отрицательной обратной связи (Меницкий, 1979; Эккерт и др., 1991; Леках, 2002; Коросов, 2008). В нем четко обозначены главные показатели гомеостаза – это, во-первых, некая **физиологическая переменная**, которая в силу внешних (экологических) и внутренних причин постоянно меняется, во-вторых, сохраняемое в памяти системы неизменное «штатное» значение (уровень) этой переменной (**физиологическая константа**). Обратная связь, как бы она ни была организована, призвана отслеживать отклонения **переменной** от **константы** и в случае биологически значимых отклонений активировать компенсаторные функции организма. Для нашего случая в первом приближении можно считать, что физиологической переменной является текущая температура тела (или части тела), константой – некое целевое значение температуры, на которое животное реагирует (стремится или избегает), а компенсаторные реакции – поведенческие акты терморегуляции. Автор единственный раз сказал о штатном параметре, назвав его регулятором (который может быть верхним или нижним), но не включил его в схему дальнейших рассуждений. Однако предмет заслуживает внимания, поскольку физиологический параметр нельзя точно количественно определить с помощью натуральных наблюдений, используя предложенную автором методику деления особей на активных и неактивных, т. е. применяя качественный маркер уже достигнутого состояния. Дело в том, что регуляция с помощью обратной связи вообще характеризуется некоторой инерционностью, в том числе физиологическая, а особенно поведенческая. Во-первых, животное реагирует на **отклонение** температуры от штатного параметра, которое может быть достаточно большим (несколько градусов) и зависеть от состояния или статуса особи. Поведенческое реагирование не может быть очень оперативным (в отличие от физиологической реакции гомойотермных организмов на охлаждение или нагревание), иначе рептилиям пришлось бы все время быть в движении в стремлении поддержать положенный уровень температуры тела (что вряд ли энергетически оправдано). В результате довольно большая доля особей, еще не отреагировавших на предкритическое состояние, будет иметь температуру, превышающую физиологическую константу. Во-вторых, даже после реализации терморегуляторного поведенческого акта температура тела не сразу придет «в норму», а вначале будет изменяться в том же направлении. Таким образом, экстремальные значения температуры тела, наблюдаемые в природе (выделенные для всех или для части, например активных, особей), не будут соответствовать физиологическим константам, а представляют собой статистические термоэкологические характеристики (поскольку определяются действием внешних обстоятельств). Складывается формула: $T_{\text{максимальная}} = T_{\text{пороговая}} + T_{\text{отклонения}} + T_{\text{инерции}}$. Для простоты можно в качестве физиологической константы, стимулирующей к терморегуляторному поведению, принять величину $T_{\text{критическая}} = T_{\text{пороговая}} + T_{\text{отклонения}}$. В этом случае должна измениться методика наблюдений, а именно: термофизиологическую критическую температуру тела (T_k) следует **фиксировать в момент осуществления терморегуляторного акта**. Вопрос о других способах оценки термофизиологических показателей будет рассмотрен ниже. Итак, разделение особей на активных и неактивных оправдано как методический прием приближения к оценке термофизиологических констант, однако эти оценки по смыслу являются хотя и довольно точными, но термоэкологическими характеристиками проявления феномена терморегуляции рептилий. Вторая группа показателей, справедливо названная автором термоэкологическими, должны быть снабжена эпитетом «неточные», или «неполные». Здесь уместно уточнить терминологию. Физиология стремится описать регулятор температуры (обратную связь), поэтому термофизиологические показатели уместно обозначать словом «терморегуляторные» (или «терморегулирующие»); экологические наблюдения дают характеристику феномена терморегуляции, поэтому термоэкологические показатели лучше обозначать как «терморегуляционные» (или «терморегулируемые»).

Название следующего раздела (2.7) – «Общая схема организации терморегуляции в нервной системе рептилий» – не соответствует содержанию. Здесь приведены ссылки на источник и иллюстрация морфологической схемы терморегуляторных структур у рыб (нейроны, рецепторы, эффекторные системы) (при этом остается непонятным, чему соответствуют линии на рисунке), но практически отсутствует описание функционирования этой структуры. Далее следует необъясненный вывод о наличии четкой верхней и нижней размытой «границы температуры тела», от которого автор (опять-таки непонятным образом) переходит к классификации типов терморегуляции рептилий, иллюстрируя эту мысль весьма сложной и никак не объясненной диаграммой. Если к сказанному добавить, что отсылка к рисунку и содержанию этого раздела была сделана десятью страницами ранее, можно в целом констатировать довольно неудачную компоновку данного материала. Частично эта краткость компенсируется развернутым анализом проблемы в разделе 2.8, но тогда возникает вопрос о том, зачем этот текст был разделен? В книге представлены всего три структурных схемы регуляции (в разделах 2.7, 3.4, 3.5), но объяснение первой из них выполнено, на наш взгляд, нечетко. Кроме структурных, есть и содержательные претензии. Если ведется описание феномена терморегуляции отдельной особи, рационально ли в поисках его механизма перешагивать через ряд структурных уровней иерархии и сразу переходить к клеточному (нейроны, рецепторы)? В частности, возникает вопрос, в каких частях тела локализованы те рецепторы, о которых говорит автор? В термоградиент-приборе доминировать будут, видимо, брюшные рецепторы, при инсоляции – спинные, но решение о проявлении акта будет принимать не отдельный нейрон или два. Для построения принципиальной модели терморегуляции в обычных условиях, когда ЦНС получает большой объем разнообразной рецепторной информации, следовало бы говорить не о чувствительности отдельного нейрона, а о формировании мотивации к той или иной форме терморегуляторного поведения в некоем условном «центре», например «гипоталамусе». Тогда мы приходим к известной схеме регуляции мотивированного поведения (Анохин, 1979) с помощью отрицательной обратной связи, включающей такие показатели, как обстановочная афферентация (у нас – тепловые потоки и стрессовые воздействия среды), контролируемая переменная состояния системы (температура тела), штатное значение и предельное отклонение этой переменной, эффекторные системы (морфологические, физиологические и поведенческие свойства вида), программы компенсаторного действия (акты физиологической и поведенческой терморегуляции). Такую схему можно обсуждать в алгоритмическом и количественном аспектах, использовать при построении имитационной модели.

В разделе 2.8 рассматриваются два основных типа устройств терморегуляции рептилий. Термонеутрально активные рептилии (ранее называемые автором «потенциально ночные животные») отличаются от термостабильно активных («потенциально дневных животных») тем, что «у них не очень определена регуляция нижнего предела активности» (с. 127). В результате у первой группы «температура тела... почти не отличается от температуры среды», т. е. они «осваивают зону, лежащую вблизи или ниже... оптимальных температур тела». Представители же второй группы «осваивают температурную зону, лежащую вблизи и немного выше диапазона оптимальных температур тела», «у них присутствует определенная регуляция верхней и нижней границы температуры активного состояния» (с. 128). Количественно это отличие выражается в том, что у термонеутрально активных рептилий минимальная температура активности существенно ниже, чем у термостабильно активных животных. По мнению автора, к первой группе относятся гекконы, змеи и клювоголовые, ко второй – в основном все остальные рептилии; они рассматриваются как два «филогенетически самостоятельных направления развития пресмыкающихся» (с. 129). В развернутом виде этот тезис обосновывается в главе 5 (с. 225).

Глава 3 «Способы адаптации рептилий к термальным условиям среды» представляет обширный фактический материал по вариантам терморегуляции разных видов рептилий в сходных и различных термальных условиях (термин «термальный» ассоциируется только с чем-то теплым – «термальные источники», хотя должен относиться ко всему диапазону температуры среды обитания рептилий, включая низкие). Автор избрал эффективный прием демонстрации терморегуляторных адаптаций при сравнении пар видов, обитающих совместно, но обладающих как разными морфологическими свойствами, так и термобиологическими характеристиками. Существенную роль в этом изложении играют представленные разнообразные типы иллюстраций, в то числе графики температуры тела с наложением на графики температуры компонентов среды и типов терморегуляторного поведения, частотные диаграммы встречаемости животных в зависимости от времени суток и температуры среды, графики динамики температуры тела принудительно нагреваемых животных, диаграммы зависимости температуры тела от температуры среды с

изотермами. Этот специфический набор иллюстраций не только обеспечивает наглядность объяснениям, но должен рассматриваться как алгоритм последовательного анализа термобиологических способностей вида, как необходимый трафарет презентации любых исследований по термобиологии рептилий. Выпадение какой-либо из этих форм анализа неизбежно обеднит выводы. Этот богатый фактический материал (из раздела 3.2) служит обоснованием общих заключений раздела 3.1. Автор указывает на то обстоятельство, что в любой отдельной географической точке живут виды с разными термобиологическими показателями, и поэтому величины этих показателей не являются специфическими адаптациями к климату данного района. Из этого следует, что ориентируясь только на значения термобиологических характеристик, невозможно объяснить закономерности географического распространения разных видов рептилий. Существенное значение в специфике терморегуляционного поведения имеют как морфологические особенности видов, так и пространственное (микробиотопическое) и временное (суточное, сезонное) распределение активности особей.

На основании этих фактов и соображений в разделе 3.3 автор предлагает схему «механизма формирования пространственно-временной суточной структуры активности», из которой должно следовать, что в конкретных температурных условиях среды для рептилий данного вида (с определенными морфологическими, физиологическими и поведенческими особенностями) имеется единственно возможный вариант пространственно-временной структуры активности. Среда как бы предоставляет рептилиям богатый «шведский стол» температурных «блюдов», из которых каждый вид, исходя из собственных потребностей и возможностей, составляет собственную вполне специфическую «диету». Представленная на рис. 28 (с. 180) блок-схема «механизма формирования... структуры активности» призвана наглядно, емко представить взаимодействие всех обсуждавшихся выше компонентов термобиологии. На ней изображено 8 блоков и 8 стрелок между блоками. На наш взгляд, она удалась как хорошая основа для обсуждения общего «механизма пространственно-временной структуры активности». *В то же время схема частично противоречит предыдущим высказываниям автора и некоторым принципам логики. Как пишет автор, «термофизиологические показатели характеризуют ... потенциальные пределы температурных предпочтений (с. 46) ... диапазоны температур тела в рамках физиологически стабильных границ, которые рептилии имеют возможность выбирать... (с. 45). Таким образом, по логике автора, поведение особей контролируется (задается, определяется) термофизиологическими характеристиками (ТФХ), однако на схеме эта связь отсутствует. Термоэкологические характеристики (ТЭХ) обозначены как эндогенные характеристики видов, хотя ранее определены как такие, которые «имеют возможность проявиться в данных климатических и экологических условиях» (с. 45), т. е. существенно модифицированы экзогенными причинами. Также неясно, зачем разделять среду на «экологические условия-ограничения» и «пространственно-временную организацию "термальной среды"», в которой эти ограничения и реализованы. С точки зрения построения алгоритма для моделирования в схеме эклектично объединяются «системы», «структуры» и «параметры», аналитическая (или количественная) расшифровка которых неизбежно приведет к существенной перестройке схемы. Также можно обратить внимание на неточности в терминах. Наблюдая терморегуляционное поведение рептилий (ТРП), мы получаем термобиологические характеристики, эта связка на блок-схеме должна была бы обозначаться так: поведение -> показатели. На рисунке же поведение и показатели взаимодействуют друг с другом (в терминах автора: (ТФХ ->ТЭХ) + ТРП ->...). С учетом высказанных выше наших замечаний названную последовательность логично представить иначе: физиологические параметры - (определяют, задают) - вид терморегуляционного поведения особи - (которое количественно выражается как) - показатели терморегуляции; или ТФХ -> ТРП ->...->ТЭХ.*

В разделе 3.4 представлена схема «механизма формирования пространственно-временной структуры сезонной активности» рептилий, сущность которой, казалось бы, очевидна и совершенно четко выражена автором в первом абзаце: «В течение сезона изменяется суточная динамика термальных факторов среды и физиологическое состояние животных» (с. 181). Однако эти положения в схеме совершенно не развиты: блоки изменчивой среды отсутствуют вовсе, а блок физиологического состояния (в форме ТФХ) представлен в единственном числе, т. е. выражает сезонное постоянство. Вместе с тем вновь звучит странный тезис «термоэкологические характеристики... участвуют в формировании структуры суточной активности»; его противоречивость показана нами выше - следуя автору, ТЭХ являются неполным представлением ТФХ из-за ограниченности тепловых потоков от среды, ТЭХ - следствие (количественное выражение), а не причина сезонной динамики суточной активности. Указанные базовые противоречия не позволяют обсуждать другие компоненты схемы. Можно только отметить нерасшифрованные аббревиатуры «СПВА» «БВ».

В разделе 3.5 реализуется программное высказывание предыдущего раздела: «зная критический минимум суммы эффективных температур для данного вида, можно... определить, в каких районах он может жить...» (с. 183). С помощью 8 принципов автор четко обозначил стандартный способ расчета суммы температур (*при этом правильнее говорить о количестве теплоты, а не о «количестве тепла»*). По существу была построена количественная (арифметическая) модель динамики температуры тела (в зависимости от времени суток, сезона и погоды), реализованная у разных видов рептилий. Автор приводит 13 объемных таблиц (на книжный разворот) с расчетами теплообеспечения четырех видов ядовитых змей (две гадюки, гюрза, эфа) в 12 регионах стран СНГ. Модель наглядно показала, например, что при общем сходстве оптимальных температур у всех исследованных видов змей, сумма температур у «теплолюбивых» видов в 3 раза больше, чем у «холодолобивых», т. е. период осуществления одних и тех же жизненных процессов у них в 3 раза больше. Можно смело полагать, что придание этой модели большей реалистичности и дробности позволит прийти к новым открытиям. Общие результаты моделирования (сведенные в табл. 26), позволили автору с иной стороны подойти к заключению о факторах географического распространения рептилий.

Это объемное обобщение сформулировано в отдельном разделе 3.6 с ярким названием «Самый главный вывод (NB!)». Его примерный смысл состоит в том, что структура нервной организации терморегуляции задает жесткую видовую «матрицу» активности животных; виды выживают только в тех условиях, где реализация этой матрицы активности обеспечивает их жизненные потребности; видовой ареал ограничивается неспособностью вида набрать нужный объем теплоты при реализации видового типа терморегуляционного поведения. На первый взгляд, это общее место: рептилии не живут там, где условия обитания им не подходят. Однако вывод ориентирован вовсе не на среду, а на видовые особенности: рептилии не живут в тех условиях, в которых реализация их видового терморегуляционного стереотипа не позволяет получить нужного количества тепла. Это уже совсем другой ход мысли: границы видового ареала этих эндотермных животных детерминируются не теплообеспечением среды, но стереотипами терморегуляторного поведения. Уровень рептилий поднимается от пассивных червей до активных высших животных. *На наш взгляд, эта интересная теория (гипотеза) очень хорошо обоснована и проиллюстрирована, но не доказана. Требуется еще, как минимум, три компонента – 1) прозрачная (простая) модель терморегуляции, параметры которой для разных видов оцениваются однозначно, непротиворечиво, объективно и статистически значимы; 2) сравнительные термобиологические исследования по ареалам серии видов (или специальный подбор соответствующих данных); 3) описание теплообеспеченности местообитаний (в терминах автора – пространственно-временной организации термальной среды), которые в количественной форме иллюстрировали бы авторскую мысль ПВС -> БВ .*

Глава 4 «**Физиолого-экологическая матрица вида и ее возможное применение**» посвящена именно тому, как можно решить обозначенные проблемы. «Физиолого-экологическая матрица» (ФЭМ) – это описание параметров гомеостаза и значений факторов среды, благодаря которым животные могут удерживать физиологические характеристики в оптимальном диапазоне, это «система показателей, описывающих связь рептилии с условиями среды» (с. 218). Здесь автор кратко перечисляет основные теоретические посылки для создания ФЭМ, в основном представленные выше, дает обзор потоков информации, необходимых для создания описаний применительно к конкретному виду. Ниже приведена (упрощенная нами) структура ФЭМ, состоящая из 7 пунктов:

1. термофизиологические характеристики,
2. связь температуры тела с условиями среды,
3. отношение к влажности,
4. отношение к инсоляции,
5. особенности репродуктивного цикла,
6. особенности питания,
7. особенности поведения.

Далее автор рассматривает пример ФЭМ для среднеазиатской эфы (*в которой, правда, уже 8 пунктов*). На основании этого описания автор делает вывод о невозможности обитания эфы в северных пустынях, *однако отсутствие фактических данных о теплообеспечении этих регионов делает вывод условным, не доказанным*. Несмотря на это, следует безусловно признать, что идея создания комплекса структурированных описаний термозависимого поведения рептилий очень интересна, поскольку побуждает к строгим оценкам вполне однозначно обозначенных параметров и переменных,

обоснованных теоретически. С характеристикой области применения ФЭМ, приведенной в разделе 4.2, также можно полностью согласиться. Действительно, практически любые экологические исследования рептилий корректно вести только через призму их терморегуляторного поведения, определяющего возможности и скорости всех процессов жизнедеятельности. Знание, структурированное в виде полноценной ФЭМ, видимо, реально может освободить от ненужного накопления данных по активности рептилий во всех возможных комбинациях факторов среды. Вероятно, ФЭМ позволяет выполнить анализ факторов географического распространения рептилий. Как хорошо показано автором, ФЭМ приносит огромную пользу в содержании и разведении рептилий в неволе. Приведенные примеры эффективности применения ФЭМ подтверждает, в первую очередь, тот факт, что знания автора по термобиологии рептилий глубоки и обширны. *Вместе с тем, на наш взгляд, автор заблуждается, рассматривая факт существования стабильного видоспецифического комплекса характеристики ФЭМ как единственно возможного, а значит, и универсального. В существующей форме она может вызывать ощущение полноты и завершенности термобиологической теории, когда набор исследуемых переменных, метод их получения и обработки стандартизован до уровня заполнения бланков. Однако возможны варианты. Например, теория регуляции с помощью обратной связи утверждает, что контроль с помощью одного критерия за уровнем единственной переменной внутренней среды организма (Ттела) в изменчивых условиях среды порождает богатую феноменологию (варьирование температур тела). Границы этой изменчивости Ттела (ТЭХ) не являются агентами регуляции, но всего лишь ее следствием. С точки зрения теории регуляции вести поиск и давать численную оценку следует именно и только физиологическим константам регуляции, что может принципиально изменить методику наблюдений (или их анализа), а также сильно упростить технологию полевых исследований. Может оказаться, например, что число параметров, управляющих терморегуляторным поведением, будет не больше трех (Коросов, 2008а). При этом может упроститься статистическая оценка терморегуляторных констант всего по нескольким наблюдениям. Возможно даже косвенное определение характеристик; например, преферентные температуры тела для рыб на 12-15° ниже верхних летальных (Голованов, 2012), а для рептилий (судя по табл. 27) - на 10-14°.*

Главу 5 «**Аспекты эволюции термобиологии рептилий**» автор посвятил рассуждениям о роли «эндогенных» и «экзогенных» факторов эволюции терморегуляции. По мнению автора, терморегуляторные «адаптации к различным условиям окружения», хотя и важны как «подгонка» видов к среде, но не являются причиной «появления новых высоких таксонов» (с. 241); «скорее всего, появление новых видов может иметь эндогенные причины» (с. 242), т. е. генетические.

Глава 6 «**Некоторые проблемы методики термобиологических исследований и интерпретации данных**» представляет собой замечательное руководство по исследованию термобиологии рептилий, глубоко продуманное и многократно верифицированное. Вначале (раздел 6.1) рассматривается предложенная нами модель баскинга обыкновенной гадюки. Автор совершенно точно и справедливо определяет ее как количественное построение, которое не противоречит модели автора и описывает лишь часть наблюдаемых явлений. *Однако этот «один из видов терморегуляторных реакций» полностью объясняет наблюдаемую в природе динамику температуры тела гадюки (связанную с терморегуляцией).* Автор, возможно, не захотел увидеть, что простота модели похитила из арсенала термобиологической терминологии почти все понятия - преферентные температуры, оптимальные температуры, диапазон критических температур. Физиологическая модель обратной связи терморегуляции ликвидировала большинство экологических характеристик, обнажая действительно важный параметр, целевую температуру. *На наш взгляд, есть основания для построения столь же простых моделей и для рептилий с другим (термостабильным) типом активности.* В следующих разделах автор описывает как азы, так и тонкости технологии натуральных полевых наблюдений (6.3) и лабораторных экспериментов (6.6). Здесь представлена общая схема исследования (6.2), при выполнении которой строго выдерживается общая методология оценки термобиологических показателей, характеризующих температурные границы диапазонов проявления тех или иных форм поведения животных (6.5, 6.8). Представлены варианты графического отображения и анализа материалов. Рассмотрены основные варианты ошибок при проведении исследований (6.4, 6.7). В разделе 6.9 автор высказывает свое отношение к способности некоторых статистических показателей отображать полученные материалы и дает рекомендацию «единственно правильным определять именно моду» (с. 300). *В этом методическом разделе обнаружились некоторые неточности. Вопреки мнению автора, выборочную среднюю арифметическую можно рассчитывать для любой совокупности; другое дело, что она, действительно, может и не давать «верное» (интуитивно ожидаемое?) представление о наиболее характерных ее свойствах. Можно посоветовать использовать простую и*

показательную статистическую характеристику, удобную в использовании при отклонении от нормальности, – медиану (вместо средней) и медианное отклонение (вместо стандартного). Отметим, что для моды также можно рассчитать статистическую ошибку (например, методом бутстрепа). Мы дали лишь краткий обзор этой интересной главы, поскольку множество важных деталей все равно не рассмотреть, к тому же автором издана еще одна книга с более детальным описанием своей методики (Черлин, 2010).

Последние разделы книги – это объемные **Реферат**, **Abstract**, а также **Литература**, представленная списком из 500 источников.

Если кратко резюмировать общее впечатление от книги, то это будет много более полное осознание сложности проблемы терморегуляции, которую исследовали множество герпетологов и физиологов, с одной стороны, и воодушевление от авторской технологии четкого структурирования термозависимого поведения разных видов рептилий – с другой. Автор предлагает уйти от рыхлых феноменологических описаний по множеству промеров температуры тела рептилий и принять на вооружение совокупность термофизиологических показателей, которые выражают границы определенных типов поведенческих реакций. Для оценки пороговых физиологических характеристик рептилий предлагаются достаточно строгие этологические критерии. Оправданность этого подхода доказывается на обширном собственном материале. Своей замечательной книгой В. А. Черлин, безусловно, сделал существенный вклад в развитие экологической физиологии рептилий.

Библиография

Анохин П. К. Системные механизмы высшей нервной деятельности. [System mechanisms of higher nervous activity] М.: Наука, 1979. 453 с.

Голованов В. К. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях [Ecological and physiological patterns of distribution and behavior of freshwater fish in the temperature gradient conditions]: Автореф. дисс. ... докт. биол. н. М., 2012. 46 с.

Коросов А. В. Двухконтурная отрицательная обратная связь и модель терморегуляции гадюки [Dual negative feedback and thermoregulation model of the viper] // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. Естественные и технические науки. №1. 2008. С. 74–82.

Коросов А. В. Простая модель баскинга обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) [A simple basking model of common viper (*Vipera berus* L.)] // Современная герпетология. 2008а. Т. 8. Вып. 2. С. 118–136.

Леках В. А. Ключ к пониманию физиологии. [The key to understanding physiology] М.: Едиториал УРСС, 2002. 360 с.

Меницкий Д. Н. Принципы самоорганизации функциональных систем [Principles of self-organization of functional systems] // Системный анализ механизмов поведения. М. Наука, 1979. С. 81–91.

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

Черлин В. А. Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований (руководство). [Thermal biology of reptiles. General information and research methods (manual)] СПб.: Русско-балтийский информационный центр БЛИЦ, 2010. 124 с.

Шилов И. А. Экология. [Ecology] М.: Высш. шк., 1998. 512 с.

Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. [Animal Physiology] Приспособление и среда. [] В 2 кн. М.: Мир, 1982. 384 с., 414 с.

Эккерт Р., Рэндалл Д., Огастин Д. Физиология животных: механизмы и адаптации. [Animal Physiology: Mechanisms and adaptation.] Т. 1. М.: Мир, 1991. 424 с.

Huey R. B. Temperature. Physiology and the Ecology of Reptiles // Biology of the Reptilia. 1982. Vol. 12. London: Academic Press. P. 25–92.

Коросов А. В. Рецензия на книгу В. А. Черлина «Термобиология рептилий. Общая концепция». СПб.: Изд-во «Русско-балтийский информационный центр БЛИЦ», 2012. 362 с. // Принципы экологии. 2013. № 2. С. 57-68.

Naulleau G. Cycle d'activite de Vipera aspis (L.) et choix entre des conditions climatiques naterelles et artificielles // Vie et Milieu, 1975. 25. N 1. sec. C. P. 119-136.

Naulleau G. Etude biotelemetrique de la thermoregulatoin chez Vipera aspis (L.). Elevee on conditions artificielles // J. Herpetol., 1979. 13. N 2. P. 203-208.

Благодарности

Автор глубоко признателен А. Ю. Целлариусу за обсуждение рукописи.

Book Review: V.A. Cherlin. "Thermal Biology of Reptiles. The General Concept. " St. Petersburg.: Publishing House of the "Russian-Baltic information center BLITZ", 2012. p. 362.

**KOROSOV
Andrey**

Petrozavodsk State University, korosov@psu.karelia.ru



УДК 574:591.9

Экология и биогеография (некоторые соображения)

РАВКИН
Юрий Соломонович

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

Ключевые слова:

методология
понятия и методы зоогеографии
флора
фауна
растительность
животное население
системы
кластерный анализ
разнообразие
зональность
факторы
режимы

Аннотация:

Рассмотрены методы и подходы к выявлению и оценке связи факторов среды и изменчивости суммарных показателей и облика флоры, фауны, растительности и животного населения по заданным градиентам среды и поиска трендов имманентной неоднородности сообществ. Обращено внимание на целесообразность оценок связи не только с отдельными факторами, но их неразделимыми сочетаниями – природно-антропогенными режимами. Показаны различия целевой и ценностной устремлённости в исследованиях и связанной с этим их большей «географичности» или «экологичности».

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Опубликована: 11 октября 2013 года

Памяти Юрия Ивановича Чернова

К 75-летию Ю. И. Чернова вышла книга его избранных трудов – «Экология и биогеография» (2008). Когда я перечитывал её, у меня возникло желание высказать ряд соображений, взяв за основу структуру этой работы. В статье сохранены заголовки, подзаголовки и номера разделов упоминаемой монографии.

1. Понятия, методы, методология

1.1. Флора и фауна, растительность и животное население

В первой фразе этого раздела утверждается, что разграничение аспектов изучения композиций видов (флоры, фауны) и совокупностей особей разных видов (растительности и животного населения) – важнейший принцип исследования растительного и животного мира. Мне кажется, что дело не в принципиальных отличиях в научных подходах и задачах, а в объёме и детальности анализируемого материала и в большей сложности, трудоёмкости сбора данных о растительности и населении. Поэтому до сих пор чаще анализируют флору и фауну, т. е. списки видов, а не растительность и население животных, особенно вместе взятые. В первом варианте обследованность территории выше и полнее. Сбор количественных данных, особенно о животном населении, начат позднее, требует стационарных работ и больших затрат времени и сил. Если надеяться, что вся поверхность Земли будет обследована достаточно полно в рамках этого подхода, то оба подхода сольются в единый методологический и ценностный комплекс, и разделение их не будет иметь смысла. Но если это и случится, то не скоро, и разделение – вынужденное и непринципиальное – сохранится ещё долго. Хотя уже есть примеры одновременного описания и анализа фаунистического состава сообществ по числу видов и количеству особей, отнесённых к разным типам фауны, и использования населенческих подходов и методов обработки данных при фаунистическом районировании (Равкин, 1973; Блинова, Равкин, 2008 и др.). Все классические задачи изучения флоры и фауны можно решать с использованием количественных характеристик видов или иных таксонов систематики. Скорее всего, это только увеличило бы

информативность представлений. Причины или корреляции с факторами группирования видов в сообщества как в прошлом, так и в настоящем связаны с ранее существовавшим и современным флоро-фаунистическим составом. Поэтому размежевание подходов и объектов анализа связано с ограничением задачи по обеспеченности имеющимися материалами, чтобы её решение стало выполнимым в обозримый отрезок времени.

Различия во флоро-фаунистических представлениях связаны в данном случае с разным объёмом используемой информации, а не с принципами анализа и получения результатов. Представления, формируемые на данных разных объёмов, отличаются лишь по полноте. При этом полного охвата быть не может по определению, т. к. анализ и описание всегда ограничены своей задачей. Но это вовсе не значит, что закономерности, выявленные, например, при фаунистическом и населенческом анализе, вступают в противоречие между собой. Они дополняют друг друга. Биота может быть рассмотрена как статистический ансамбль с внешним ограничением, в котором отдельные естественные или гносеологические части (блоки) в значительной степени независимы и лишь за счёт эмерджентности образуют единое целое. Возможно и иное рассмотрение населения как системы, организованной иерархически. Все выявленные закономерности входят в единую систему формирования (организации) биоты, в том числе её пространственной неоднородности. Разные подходы и методы лишь способствуют в большей или меньшей степени выявлению, описанию и демонстрации закономерностей формирования составляющих биоту блоков или выделенных в ней частей при ограничении исследовательских задач.

Доминирование в зоогеографии ландшафтно-зональных аспектов изучения сообществ происходит не от смешения экологии и биогеографии, а от навязывания зонально-ландшафтных границ животному населению, в то время как методологически корректно проведение их исключительно по признакам изучаемых или классифицируемых объектов. Совпадения и несовпадения с различиями в условиях правомерно использовать лишь для объяснения неоднородности животного населения и растительности, а также выявления факторов среды, её определяющих. Однако рассмотрение и описание отличий флоры и фауны, растительности и животного населения по зональному градиенту вполне допустимо.

Различия в биогеографии и экологии, с моей точки зрения, подобны разнице в изучении функционирования и морфологии, в данном случае пространственной неоднородности растительности, животного населения и биоценозов в целом. При этом изучение территориальной неоднородности сообществ, в том числе пространственной изменчивости в функционировании, следует относить к географии, а принципиальную (локальную, типологическую) изменчивость в функционировании – к экологии. Причём одни и те же данные, выводы, результаты и публикации могут быть одновременно отнесены к обеим наукам. В каждом конкретном случае их деление правомерно по целевому использованию и устремлённости в обобщении. То же относится и к различию зоогеографии и геозоологии. Материал нередко собирают и обобщают, объединяя его с зоологическими данными и сведениями по морфологии, экологии и другим зоологическим направлениям, для углубления знаний в рамках этой науки. Такие работы и публикации следует считать зоологическими, экологическими, биологическими. В случае когда обобщение, сопоставление и т. п. идёт в общем географическом плане, исследования надо считать зоогеографическими и, соответственно, географическими (Равкин, Лукьянова, 1976). При этом граница исследования и использования его результатов может быть смещена как угодно далеко в сферу влияния или область познания соседней науки или направления. Единственным основанием для соответствующих ограничений служит лишь целесообразность в решении поставленной задачи.

От неправомерного навязывания границ зон, подзон и биогеоценозов флоре, фауне, растительности или животному населению может избавить использование кластерного или факторного анализа по сходству в признаках, характеризующих только классифицируемые объекты. Так, для животного населения это видовой состав, соотношение видов по численности, биомассе, трансформируемой энергии и т. п., но не заданная принадлежность к зонам, подзонам, ландшафтам, провинциям и другим параметрам среды. Заданность границ среды правомерна лишь на начальном этапе разделения животного населения и/или фауны при сборе данных, когда проводят учёты животных или выявляют виды, встречающиеся на исследуемой территории. В этом случае выявленные в процессе анализа границы таксонов классификации сообществ справедливы лишь в более мелком масштабе (более крупном иерархически территориальном ранге). При изучении растительности такой необходимости нет, т. к. размер пробных площадок невелик и их заведомо закладывают на условно однородных участках растительности. Далее по сходству фауны или населения выделяют кластеры проб, похожие по условиям выбранного алгоритма агрегации (классифицирования), которые отличны от

всех остальных групп. В этом случае есть возможность сопоставлять выявленные границы этих групп с географическими, климатическими, экологическими и другими границами среды и объяснять по предметным соображениям совпадение их коррелятивными или причинными связями.

О физико-географической, ландшафтной предопределённости, вопреки трактовке свойств фауны у сторонников ландшафтно-зональной концепции фаунистического комплекса, Ю. И. Чернов пишет достаточно определённо. Путаницу иногда вносит смешение двух разных задач в пределах одной и той же проблемы. С одной стороны, классификации видов по сходству распространения (выявление типов фауны по Б. К. Штегману, 1938) или распределения (с учётом их обилия), с другой – фаун или вариантов населения. В первом случае по результатам кластерного анализа выделяют типы, подтипы, классы населения, во втором, при фаунистическом районировании, – районы, округа, провинции, подобласти, регионы и ряды (Равкин и др., 2010а, б; 2011). Таким образом, классификацию видов осуществляют по сходству их распространения, а населения или фауны – по сходству их облика.

При фаунистическом анализе используют индексы общности по присутствию и отсутствию видов, а при классификации населения – по его сходству с учётом обилия (индексы для количественных признаков). При фаунистическом районировании возможно использование количественных признаков с учётом частоты встречаемости вида не в отдельно взятых участках исходного разделения, а по отношению суммы числа встреч вида в том или ином выбранном таксоне классификации к числу вошедших в него участков. Этот приём использован для повторной агрегации, т. к. на исходных ноль-единичных показателях классификация видов очень неопределённа из-за трудности выявления сгущений по сходству в многомерном пространстве признаков.

Мои представления о флоре и фауне имеют нечто общее со взглядами Б. А. Юрцева (1982, по Чернову, 2008). Только Б. А. Юрцев считал растительность частью флоры (соответственно, животное население – частью фауны), а я, напротив, флору рассматриваю как часть характеристики растительности. При этом он считал флорой и фауной списки видов, встреченных на той или иной территории, в случае достаточно полного выявления. Видовой состав растительности и животного населения – это, с моей точки зрения, часть фауны того или иного местообитания при крупномасштабном рассмотрении или обусловленная неполнотой выявления.

Эти представления, так же как и высказанные Б. А. Юрцевым, вовсе не исключают отдельного анализа флоры и растительности, фауны и населения. Они провозглашают допустимость флористического и фаунистического анализа растительности и животного населения. Такой анализ возможен как минимум в двух аспектах. Первый из них – анализ флористического состава растительности (фаунистического анализа животного населения) и, соответственно, видового состава (при неполноте выявления флоры и фауны). Во втором аспекте анализ ведут при помощи подходов и методов, принятых при изучении растительности и населения, но по спискам встреченных видов (Блинова, Равкин, 2008, 2009).

В общем, похоже, что нет чёткого разграничения флоро-фаунистического, синэкологического, популяционного и иных аспектов изучения биоты. Видимо, допустимо любое смешение подходов, так же как и исследование этих аспектов в чистом виде. Важен лишь результат: при любом подходе и любой их совокупности должны быть получены новая информация, новые представления, дополняющие ранее существующие, или хотя бы подтверждающие уже известное, или опровергающие прежние взгляды. Возможны ошибочные решения, методические и методологические просчёты. Они могут быть выявлены при продолжении работ иными средствами. Как правило, имеет место смещение акцентов, иная иерархия границ таксонов и взаимное дополнение различных представлений.

1.2. Понятие «животное население» и принципы геоэкологических исследований

Прежде всего, следует заметить, что речь должна идти не о двух подходах – геоэкологическом и зоогеографическом, а скорее о четырёх. Кроме первых двух, надо разобраться, видимо, ещё и с геоэкологическим и эколого-географическим подходами. Специфика моих представлений заключена в том, что на характер, объём и направленность исследований существенно влияют целевая установка и система ценностей исследователя. В связи с невозможностью полного охвата биоценоза в конкретных исследованиях, обычно пытаются осознанно сократить объём задачи. Можно выделить из биоценотического (синэкологического) направления его зоологический аспект. Это приводит к ослаблению комплексности работ и отходу от биоценологии к исследованию животного населения как такового, отодвигает на будущее синтез представлений о взаимоотношении и взаимовлиянии растительности, микробного и животного населения в полном объёме. В результате животное население остаётся центральным объектом исследования, а всё остальное считают средой, отличиями которой объясняют неоднородность сообществ.

Подобную дифференциацию целей и задач можно продолжить, отчлняя изучение только географических изменений животного населения. Однако в этом случае поставленную задачу следует относить не к зоологии и синэкологии, а к географии, вернее, к её экологической или морфологической части. При этом так же, как при выделении геоэкологии видов из синэкологии, основными причинами разъединения служат, с одной стороны, необходимость сокращения объёма работ настолько, чтобы они были реально выполнимы в обозримое время, а с другой – ограничение, накладываемое профессиональной подготовкой исполнителя, его интересами и системой ценностей. Это, в свою очередь, диктует направленность работ и приоритеты. Экологи и зоологи, упрощая представления, устремлены в своих исследованиях вглубь, а географы – вширь. Первые вынуждены жертвовать подробностью анализа в пространстве, решать задачу выявления принципов функционирования, а вторые игнорируют или нивелируют временные и локальные отличия в функционировании, ибо невозможно одновременно быть во всех точках пространства.

Обычно не выделяют географический аспект симфизиологии (в понимании В. Н. Беклемишева, 1970) хотя одновременное проведение исследований локально с принципиальной стороны и в пространстве на больших площадях почти невозможно. Конкретное исследование и публикацию можно отнести к геоэкологии, зоогеографии, геоэкологии или экогеографии лишь по целевой направленности работ или по их использованию. Одни и те же исследования и визуализацию их результатов при обобщении с объектами экологического или географического изучения можно отнести при необходимости к разным направлениям и наукам. Поэтому заранее монополизировать понятие «животное население» для применения только в рамках геоэкологических исследований, едва ли целесообразно. То же самое может быть отнесено и к структурным представлениям. Использование их, естественно, геоэкологическое направление не исчерпывает. Системный подход применяют в самых различных науках. При этом объекты изучения рассматривают как системы. В этом случае термин «структура» (инвариант системы), можно употреблять при исследовании самых разнообразных объектов. В геоэкологии это порядок сочетания животного населения отдельных ярусов (страт, слоёв), в зоогеографии – порядок территориальных изменений животного населения. Поэтому отнесение тех или иных работ и их результатов к определённым направлениям хотя и имеет некоторое значение, особенно при их планировании, но не может быть однозначным. Как я уже говорил, оно связано с их целью или использованием.

Понятие «типология животного населения» тоже неоднозначно. Нередко этот термин применяют как синоним классификации, хотя есть ещё одна трактовка. Типологию можно понимать как формирование представлений об идеальных типах, подобных идеальному газу. Его не существует в реальности, но использование представлений о нём наилучшим образом отражает общие свойства газов, без искажений и отклонений, связанных с сочетанием условий и индивидуальной специфики конкретного вещества. В географии типологию противопоставляют хорологии и топологии. В первом случае в типологии игнорируют так называемую хорологическую аксиому, т. е. территориальную смежность географических выделов. При этом каждый индивидуальный территориальный выдел рассматривают как представителя типа сходных участков и не принимают во внимание его индивидуальные свойства (Нееф, 1974). Топологию отличает запрет на навязывание каких-либо априорных границ при крупномасштабном географическом исследовании и обязательность выявления «естественных» границ после изучения реальной неоднородности.

1.3. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы

Едва ли можно согласиться с утверждением, что организмы и клетки имеют статистическое содержание, а сообщества – структурно-типологическое, и что оценка их разнообразия полярна количественным показателям. Скорее наоборот, степень системности у клеток и организмов выше, чем у сообществ. С моей точки зрения, число особей и число видов – количественные показатели, а показатель качества – то, какие именно виды образуют это число. В понятие разнообразия входят как количественные, так и качественные характеристики. Сообщества в целом, и особенно население отдельных систематических групп, вполне можно рассматривать как наиболее примитивные системы с наименьшей внутренней интеграцией – статистические ансамбли с внешним ограничением (Сержантов, 1972). То есть было бы болото, а лягушки напрыгают, и ровно столько, сколько может прокормиться и жить на данной территории.

1.4. Экология – задачи и перспективы

Экологию определяют как систему научных дисциплин, изучающих жизнь на надорганизменном уровне организации. Такое определение лишено информации о специфике экологии, т. к. значительная часть зоологии и ряда других биологических наук не входит в экологию, но исследует жизнь на

надорганизменном уровне, например систематика или эволюционное учение. С моей точки зрения, в самом общем представлении экология – это наука о функционировании надвидовых сообществ. Частные экологические дисциплины (экология видов) входят в соответствующие науки – ботанику, зоологию и т. п., а дисциплины, изучающие пространственную неоднородность (горизонтальную изменчивость или морфологию сообществ), должны входить в состав географии в соответствии с целевой направленностью работ, публикаций, а также использования результатов исследования и собранных данных. Естественно, что без знания закономерностей взаимосвязей и взаимоотношений особей вида и популяций нельзя говорить о функционировании сообществ, поэтому, как я писал раньше, речь идёт о цели, для достижения которой проводят исследования или о направленности анализа и обобщения собранных материалов. Ю. И. Чернов (2008) общей задачей экологии считал раскрытие механизмов функционирования природных комплексов.

1.5. Проблема эволюции на биоценотическом уровне организации жизни в отечественной биологии

Флоро-фауногенез и филоценогенез

Главным критерием при флористическом и фаунистическом районировании Ю. И. Чернов (2008) считал эндемизм. Это справедливо в исторической зоогеографии. При районировании по современной флоре или фауне все виды равноценны, и больший вес в районировании должны иметь чаще встречающиеся виды. Только в этом случае можно надеяться на оценку иерархии влияния факторов прошлой и современной среды на формирование рецентных флор и фаун. Тождества нет не только в результатах районирования по флоре и фауне, но даже по отдельным классам наземных позвоночных, несмотря на определяющее влияние одних и тех же факторов среды (Равкин, Богомолова, Николаева, 2013). Различия связаны с разной степенью толерантности отдельных классов позвоночных, и тем более растений и животных, так же, как с разной реакцией видов на одни и те же факторы при равной силе их проявления на местности. Однако это вовсе не препятствует единому флоро-фаунистическому районированию, если при анализе считать равным вес каждого вида. При желании не потерять информацию о малопредставительных группах возможно районирование их с равным весом, например, отдельно по фауне или населению беспозвоночных и позвоночных (Равкин и др., 2011).

1.7. Комплекс беспозвоночных – обитателей травостоя как ярус животного населения

Возможна и иная трактовка понятия яруса животного населения. Мне кажется, лучше говорить о распределении животных по ярусам среды. Суточные миграции беспозвоночных из почвы в травостой и обратно при рассмотрении видов как ярусных групп (ярусов населения) или одновременное/поочерёдное использование разных ярусов растительности, почв или биогеоценоза в целом позвоночными неизбежно создадут трудности разделения населения на ярусы. В то же время оценка динамического обилия разных видов (с учётом времени пребывания) вполне соответствует задаче дифференцированного рассмотрения населения. При этом ряд проблем будет снят, но возникнут иные трудности, связанные с необходимостью отдельного учёта по ярусам. Правда, грубое, априорное разделение возможно и по имеющимся данным.

1.8. Синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа*

Всё многообразие показателей, используемых при анализе структуры сообществ, по мнению Ю. И. Чернова, можно разделить на три категории: 1 – показатели качественного состава (видов и других систематических категорий); 2 – количественные характеристики населения (обилие, встречаемость и др.); 3 – трофо-энергетические характеристики. Возможен и иной взгляд. Во-первых, трофо-энергетические характеристики – тоже количественные, поэтому, видимо, стоит проводить первое разделение показателей на качественные и количественные или на первичные (исходные) и вторичные (рассчитанные по первичным). В первом случае группу 2 и 3 сначала следует рассматривать вместе. Во втором варианте часть первой и второй групп (только видовой состав, обилие по видам и, видимо, биомассу по размерным группам) следует считать первичными, а все остальные – вторичными, т. е. рассчитанными по первичной информации. Ко второй группе следует отнести и облик населения (его «физиономию»). Составными частями его служат все показатели как отдельно взятые, так и сводные – в виде индексов, простых или парных, которые могут служить основой для самых разнообразных классификаций. Последние могут быть методом и итогом анализа, его результатом или основанием для дальнейшего исследования, в частности для выявления факторов среды и внутринаселенческих отношений, определяющих пространственно-типологическую неоднородность сообществ. Классификации могут быть иерархическими без оценки межгрупповых связей или с расчётом и использованием последних для построения графов, на одном или нескольких уровнях классификации (том или ином ранге её таксона).

* Этот раздел включает подходы, методы и результаты исследований по наземным беспозвоночным и позвоночным.

Графы служат для выявления трендов (градиентов), широко, а не локально в пространстве действующего влияния факторов или их неразделимых сочетаний (природно-антропогенных режимов), а также для качественной оценки их связи с неоднородностью населения. В качестве примера использования графа рассмотрим изменчивость летнего населения птиц Северо-Восточного Алтая. Предположим, что все пробы (варианты населения без сообществ посёлков, рек и озёр) по результатам кластерного анализа разделены на пять групп, совпадающих с высотно-поясным делением этой провинции на части: предгорно-лесостепную, предгорно-низкогорную лесную, среднегорно-таёжную, среднегорно-редколесную (подгольцовую) и высокогорно-тундровую (гольцовую). В этом случае ясно, что неоднородность населения связана с высотной поясностью, которую, в свою очередь, формирует гидротермический режим (соотношение тепла и влаги). Его определяют абсолютные высоты местности и направленность хребтов. Кроме того, высотная поясность связана с характером растительности, в частности с облесённостью. Их тоже определяет гидротермический режим. При этом, если не рассчитано и не указано значимое сходство кластеров между собой, мы не можем сказать, какие тенденции (тренды) преобладают в этой совокупности. Возможны два варианта: максимальные (или значимые) связи объединяют группы сообществ последовательно в ряд от предгорных, через низкогорные, к среднегорным и, наконец, к высокогорным. В этом случае доминирование влияния высотной поясности очевидно. Возможна и иная последовательность смены сообществ: от темнохвойно-таёжных среднегорных лесов к низкогорным хвойно-лиственным, затем к мозаичным участкам (среднегорным редколесным и предгорным лесостепным) и далее – к открытым и закустаренным местообитаниям предгорий и высокогорий. В этом случае мы должны констатировать преобладание влияния облесенности. При первом рассмотрении доминирующей тенденцией была высотная поясность. Этот ряд, хотя и построен по матрице коэффициентов сходства, в одномерном пространстве отражает лишь одну тенденцию. На самом деле в населении птиц, как в статистическом ансамбле с внешним ограничением, число значимых структурообразующих факторов гораздо больше, т. к. блоки или виды имеют разные закономерности распределения. Так, можно выделить виды птиц лесных и открытых пространств; предгорных, низкогорных и высокогорных и т. д. От соотношения их встречаемости и зависит основной тренд.

Для выявления этих направлений изменчивости служат методы многомерного шкалирования. Их использование показывает, что ряд изменений по высоте не одномерен, поэтому граф изогнут и имеет вид полумесяца, в середине которого расположено население птиц лесов, а в «рогах» полумесяца – сообщества сначала мозаичных местообитаний, а потом – открытых. Изгиб ряда связан со степенью облесённости территории, поскольку за счёт сходства в составе птиц открытых пространств «рога» полумесяца сближаются, и можно говорить о влиянии как поясности, так и облесённости (Равкин, 1984). Факторное пространство в данном случае уже двухмерно.

На самом деле количество факторов, определяющих пространственно-типологическую изменчивость населения птиц, значительно больше. Оценку их влияния и иерархии значимости следует относить к задачам факторной зоогеографии (Равкин, Ливанов, 2008), которая вообще-то входит в географию, а не в зоологию и экологию, поскольку её цель – изучение географической (горизонтальной) морфологии сообществ (населения). При этом в качестве основы для расчёта коэффициентов сходства можно использовать как видовые показатели обилия, встречаемости, биомассы, трансформируемой энергии, так и показатели любых экологических или систематических групп (вместо видов). Каждый из этих показателей «акцентирует» внимание исследователя на облике населения по числу особей встреченных видов, по их доле в сообществе, а также по иным видовым показателям или по группам видов. Так, для выявления неоднородности населения вполне удовлетворительный результат даёт обычно анализ обилия, а при существенных годовых колебаниях, как, например, у мелких млекопитающих, – встречаемость (доля от суммарного обилия). Использование встречаемости сглаживает разницу, но не учитывает различий в обилии при одинаковом соотношении. Так, скажем, при плотности населения в 100 и 10000 особей/км², при одинаковом соотношении видов, сходство будет 100-процентным, а по обилию – очень низким (разница в 100 раз).

Однако иногда оценка по числу особей также не соответствует нашим представлениям о сходстве. Например, если велика разница в массе и, соответственно, в биоценотической значимости как у крупных и мелких млекопитающих. Как правило, чем крупнее животное, тем реже его встречают, и ошибка оценки обилия больше. Поэтому нередко переход на биомассу приводит к артефактам из-за низкой надёжности оценок обилия редких видов, которые по биомассе выходят в преобладающие и

определяют сходство сообществ по этому признаку. В этом отношении более сбалансированную оценку дают показатели количества трансформируемой энергии по видам. И все эти и остальные показатели можно использовать как в морфологическом анализе неоднородности (горизонтальной, пространственно-географической), так и в оценке вертикальной неоднородности по ярусам и трофическим соотношениям во времени или на локальном уровне для выявления принципов функционирования сообществ (синэкологической, биоценотической). В реальности эти подходы зачастую используют как при временном, так и пространственном, и в итоге – в пространственно-временном и локальном анализе. Поэтому, как я уже неоднократно писал, одни и те же данные и итоги их анализа можно использовать при разных подходах, и дело лишь в системе ценностей исследователя, т. е. в том, что его больше интересует: изменения во времени, пространстве или в принципе, без учёта пространственно-временных отличий. Последнее очень трудно выдержать в чистом виде, и постоянно выявляют пространственно-временные отличия, а не чисто локальные. Поэтому и нередки споры: что есть зоогеография и геоэкология, география и экология и т. д. Поскольку мир един и многогранен, то такое разделение имеет смысл лишь при ограничении задачи для решения её в обозримые сроки. Дело в возможностях, вкусах и профессиональной подготовке исследователя – какую часть объективной реальности выбирает он в качестве объекта изучения. Однако система ценностей исследователя определяет то, чем он в большей степени готов пренебречь или пожертвовать при невозможности объять необъятное. Поэтому при неизбежности ограничения «экологи» жертвуют пространством и временем, оставляя функционирование, а «географы» – временем и функционированием, отдавая приоритет пространственной изменчивости.

Исходя из всего этого, деление одних и тех же показателей следует проводить по сфере их использования, т. е. применения в симфизиологическом (функциональном) или симморфологическом анализе, каждый из которых можно делить на анализ локальной, пространственной и временной направленности.

Систематический состав

Как мне кажется, понятия «фауна», «фаунистический состав», «видовое богатство», «разнообразие» и «фаунистический комплекс» (тип фауны) – т. е. всё, что связано с видами без количественных показателей обилия, встречаемости и т. п., – образуют одну группу признаков сообществ (населения). Фауна – это список видов, встреченных на той или иной территории. Конкретная (локальная) фауна – это тоже фауна, но меньшей территории, хотя чётких границ по площади или особенностям границ (ландшафтным, административным, формальным) нет. Поэтому можно говорить о крайних состояниях на экспертном уровне (большие или малые по территории участки). Понятие фауны включает дополнительные характеристики и ограничения (полная–неполная, ископаемая–рецентная, сезонная–годовая). Полная фауна – чисто умозрительное понятие, поскольку фауна постоянно меняется в результате проникновения одних видов или вымирания других. Поэтому фауна всегда неполна вследствие неполноты обследования и всегда отнесена к тому или иному времени и территории. Дополнительную изменчивость порождают постоянные уточнения в систематике. Видовой состав населения – это тоже фауна, но уже не все встреченные когда-либо виды, а зарегистрированные в приводимых или используемых материалах количественных учётов животных. Не следует отождествлять видовой состав с видовым богатством и разнообразием. Первый – это число видов в фауне (любых территорий и временных отрезков), второе – оценка его в виде любого коэффициента, в первую очередь как соотношение числа видов и выравненности по любому параметру – обилию, биомассе и т. д.

К этой же группе следует отнести понятия «тип фауны» и «фаунистический комплекс». Нередко для одного и того же понятия используют или тот, или другой термин. Для видов, встреченных на определённой территории, чаще используют слово «комплекс», а типом фауны, вслед за Б. К. Штегманом (1938), считают группу видов с гипотетически единым генезисом, но фактически – с похожими ареалами. Следует отметить, что слово «комплекс» очень неопределённо, а «тип» плох тем, что при классификации это, как правило, универсальное название таксона, причём сравнительно высокого ранга. Противоречие состоит в том, что у Б. К. Штегмана это тип не фауны, а распространения и происхождения оцененных по зрительному сходству ареалов и частоты встречаемости видов, отнесённых к одному роду, семейству, а для подвидов – к виду. При классификации фаун типом фауны следует считать ранг таксона (группы фаун участков со сходным по тем или иным признакам и алгоритмам объединения, очередности проявления в процессе классифицирования и т. д.). Поэтому каждый раз следует оговаривать, что подразумевается под использованным термином.

Фаунистическим составом я считаю соотношение (долю) видов или особей разных типов фауны

(комплексов видов, если считать их синонимами) в населении той или иной территории. Исходя из этих соображений, следует принять, что фауна – это одна из характеристик населения (состав и соотношение видов с учётом обилия) или, с равной правомочностью, что население – это фауна с характеристикой обилия. А посему нет принципиальных отличий и тем более необходимости противопоставления фауны и населения – так же, как исторического и рецентного рассмотрения их неоднородности. Это всё об одном и том же – о животном мире – при разной полноте имеющейся или использованной информации, подходах и вынужденных ограничениях объёма решаемых задач.

Я не могу согласиться с мнением, что нужно стремиться не к единому объёму собираемых данных, а выявлять статистическими методами размер выборки, ориентируясь на полноту выявления фауны и обилия каждого встреченного вида. Конечно, это было бы здорово, но не реализуемо в конкретных исследованиях из-за бесконечного увеличения трудоёмкости работ, а также избыточности затрат по многочисленным видам и недостатком (в любом варианте) – по редким. Поэтому специфичной задачей можно считать анализ видового состава и богатства в географическом плане. При этом используют так называемый типологический подход, когда сначала определяют по физиономическим признакам среды наименьшую единицу рассмотрения, одного ранга ландшафтной или геоботанической классификации, т. е. однотипное местообитание из числа характерных и представительных. Конечно, похожесть населения при сходных типологически условиях не стопроцентна, но, как правило, указанное допущение оправдывает уменьшение трудозатрат при мелком и среднем масштабе рассмотрения. Однотипность и единый ранг исключает сбор материала для одной и той же задачи в таких разных по рангу выделах, как плакорная дубрава и центральная часть поляны среди дубравы или край поляны, днище оврага в лесу и облесённый лог в степи. Или надо рассматривать всё в более мелком ранге: центр дубравы, край дубравы; днище оврага в лесу; склоны оврага в лесу; или облесённый лог в степи; облесённый лог в дубраве и т. п. или степь косимая и некосимая, дубрава плакорная, облесённый лог в степи, овраг в лесу. При этом единый ранг наименьшей единицы рассмотрения исследователь выбирает по принципу: подробнее исследовать выбранную территорию я не могу или не хочу (Беклемишев, 1970; Харвей, 1974). Этот подход приемлем при изучении морфологии сообществ и в общем может быть использован для любой группы животных, исходя из представлений, что выбранный индивидуальный участок, если он достаточно репрезентативен по отношению к выделу, как представитель определённого типа местообитания, будет иметь, как правило, более сходное население внутри определённого типа, чем любой участок другого типа. При сборе материала для каждого выдела необходимо записывать экспертные оценки среды (рельеф, тип растительности, увлажнение, антропогенная нарушенность и использование и т. п.). Если выделы достаточно велики по площади или рангу, то такие оценки вполне надёжны и «по воспоминаниям» в грубом, естественно, виде: рельеф (междуречья, надпойменные местообитания, пойма – на равнине; высотный уровень – предгорье, низкогорье, среднегорье, высокогорье – в горах), увлажнение (суходол, влажные, полузаболоченные и заболоченные участки) и т. д. и т. п. При изучении функционирования экосистем, наверное допустим и разный ранг расчленения территории, но не произвольный, а выбранный по определённой схеме в соответствии с поставленной задачей.

Норма учёта в наименьшей единице рассмотрения должна быть одинаковой или приведённой к ней при разном объёме собранного материала. Что касается иного уровня систематической принадлежности в исследуемой группе (над- или подвидового), а также различных экологических или фаунистических групп, то в географическом плане любое такое объединение видов приводит к потере информации, хотя и может рельефнее показать какую-либо сторону сообществ или их неоднородность. Исходя из своего опыта, я считаю допустимым такое огрубление лишь в случае резкого возрастания трудоёмкости или невозможности дифференцированного рассмотрения.

Встречаемость – это сугубо количественный показатель, который может быть использован как самостоятельно, так и для выравнивания сильно флюктуирующих значений или как имитация обилия при классификации видов по сходству распространения (Блинова, Равкин, 2009; Равкин, Богомолова, Николаева, 2013).

Сравнительный анализ многовидовых группировок почвенных беспозвоночных

Стандартные программы статистической обработки требуют случайного распределения проб при сборе и нормального распределения исследуемых объектов и в основном ориентированы на оценки сходства с помощью евклидова расстояния. В. И. Шадрина (1987) показала, что этот коэффициент даёт очень расплывчатое облако сходства в факторном пространстве, что препятствует агрегации проб в интерпретируемые группы при их классификации. Однако после нормировки по максимальному значению связи анализ матрицы евклидовых расстояний даёт классификацию, очень близкую к

выполненной по коэффициентам сходства Жаккара – Наумова. Метрика этих коэффициентов почти одинакова (Levandowsky, Winter, 1971). Классификации на их основе, с предметной точки зрения, даже при использовании различных алгоритмов классификации дают сходный результат. Отличия прослежены в дробности разбиения по типологической неоднородности, а факторы среды, их определяющие, одинаковы. Современные вычислительные возможности снимают проблему выбора коэффициента сходства. Используя стандартное математическое обеспечение, можно рассчитать евклидовы расстояния матриц любых коэффициентов сходства. Дальнейшее использование стандартных программ позволяет проводить анализ с сохранением специфики избранных мер связи. Для морфологического анализа пространственной неоднородности сообществ вполне удовлетворительные по интерпретируемости результаты получены по коэффициентам Жаккара – Наумова.

Задачи, которые решают с помощью кластерного анализа и неметрического шкалирования, используют не только для сжатия (обобщения) информации по изменчивости сообществ, но и для выявления основных факторов среды и их неразделимых сочетаний (режимов). Построенные при этом графы сходства позволяют выявить структуру (тренды) и организацию (факторы и режимы среды и внутринаселенческих отношений) пространственно-типологической неоднородности сообществ. При этом разными классификациями и алгоритмами получают, как правило, похожие результаты, хотя и с различной дробностью и местом проведения границ между кластерами. Использование разных коэффициентов и алгоритмов даёт непротиворечивые результаты и дополняющие друг друга представления с различным акцентом (упором) на разные особенности изменчивости сообществ в пространстве. Поэтому не приходится надеяться на создание одной единственной и определённо лучшей классификации. Все классификации могут быть сведены в одну многомерную ретикулярную (сетчатую), подобно кубуку Рубика, или в одну классификацию, выполненную на усреднённой матрице из матриц по всем коэффициентам (Равкин, Богомолова, Николаева, 2013). Классификации, полученные при помощи разных алгоритмов, можно тоже привести к усреднённому виду, считая за сходство всех проб внутри каждого класса среднее по нему значение или объединяя все признаки в один ряд перед расчётом коэффициентов сходства.

Некоторые показатели видовой структуры животного населения почв

Несовпадение оценки сходства по видовому составу сообществ с результатами оценки сходства облика населения по видам с учётом обилия, представляет собой отдельную тему для обсуждения. Я не усматриваю здесь никакого противоречия. Просто это разные задачи, выявление разных сторон сообществ, в значительной степени не перекрывающихся, хотя желательность разностороннего анализа не вызывает сомнений. Проблема заключена в неясности объединения разных классификаций в обобщённую концепцию пространственной, временной или функциональной структуры изменчивости животного населения, т. е. в системе представлений, полученных разными подходами, методами и по различным признакам для классификаций.

1.10. Природная зональность распределения видов биоты Арктики

1.13. Животный мир России

Ряд отечественных зоогеографов считали, что важнейшая зоогеографическая граница на территории России проходит по Енисею (Сушкин, 1914, 1925; Тугаринов, 1925, 1927; Johansen, 1955; Чернов, 2008). М. А. Мензбир (1934), А. П. Семёнов-Тян-Шанский (1936) такой границы не проводили. Нет основания для её проведения и согласно карте Б. К. Штегмана (1938). Э. В. Рогачёва (1988) считает, что по Енисею проходит важнейшая меридиональная зоогеографическая граница, однако она имеет разрывы и разный ранг на различных участках. Формализованный анализ фауны всех классов наземных позвоночных по отдельности и вместе показал, что такую границу можно провести лишь для фауны птиц, пресмыкающихся и всех наземных позвоночных вместе взятых на участке от впадения реки Нижней Тунгуски, а для земноводных и фауны всех наземных позвоночных – от Подкаменной Тунгуски до Ангары. Для фауны млекопитающих это границы третьего-четвёртого порядка. Такие границы хотя и прослежены индивидуально для фауны земноводных и пресмыкающихся, но не могут быть проведены в этом же ранге для этих классов, рассмотренных вместе. Эти и другие границы не вдалеке от Енисея проходят не западнее него, как считали И. И. Пузанов (1938) и Б. А. Кузнецов (1950), а восточнее, и определяет их не Енисей, который не служит абсолютной преградой в распространении животных, а изменение условий, связанных с высотами местности на Енисейском кряже и плато Путорана (Блинова, Равкин, 2008; Равкин и др., 2010а, б). В итоге, важнейшими границами можно считать не только проходящие широтно, обусловленные соответствующими изменениями гидротермического режима. Они лишь в общих чертах совпадают с зональными и проходят примерно между полярными пустынями и

тундрами, тундрами и срединной температурной или температурными полосами, а также южной температурной полосой и пустынно-степной частью. Столь же значимых меридиональных границ по наземным позвоночным нет. Они менее выражены, имеют диагональное смещение с северо-запада на юго-восток и лишь иногда на отдельных участках имеют меридиональную направленность. Это связано, как правило, не с историческими, а современными экологическими причинами из-за разницы в абсолютных высотах местности в горах или при формализованном анализе – из-за деления территории строго по 10° широты. Эти границы сугубо условны и служат лишь для выявления трендов. Диагональное смещение «меридиональных» границ связано с дифференциальностью, т. е. различным углом наклона изменений в результате интегрального воздействия зональности и континентальности климата и различий в толерантности растений и животных, как различных видов, так и классов в целом (Равкин, Богомолова, Николаева, 2010; Holt et al., 2013).

1.14. Направления, состояние и перспективы отечественных исследований биологического разнообразия Арктики

В этом разделе Ю. И. Чернов пишет об увлечении компьютерными технологиями в сфере инвентаризации, создания баз данных, технологии и классификации, а также картографирования явно в ущерб глубокому концептуальному осмыслению материала. Я считаю, что глубокому концептуальному осмыслению такого рода увлечения не только не препятствуют, а даже способствуют. Хотя, конечно, они требуют дополнительных затрат времени, сил и средств. Гораздо чаще имеет место увлечение сбором материала при каждой возможности, без предварительного осмысления, планирования и понимания задач, без соблюдения достаточной нормы сбора. Сплошь и рядом материал собирают "на всякий случай", где и сколько возможно, а не нужно. В какой-то мере это оправдано при коллектировании и выявлении фауны той или иной группы животных. В синэкологическом и населенческом плане такие сборы, как правило, в дальнейшем не обрабатывают и не используют. Но даже и в подобном случае накопление такой информации в базах данных делает их потенциально доступными для последующего использования. Поэтому создание компьютерных баз – явление положительное, способствующее выработке концепций, а не наоборот. При обработке больших массивов данных компьютерные технологии совершенно необходимы. Так же, как при картографировании, они открывают ряд дополнительных возможностей. Типологии и классификации тоже в нынешнее время совершенно необходимы и служат не только методом упорядочения материала и анализа, но и их результатом. До появления компьютерных технологий из-за ограниченности возможностей исследователя доминировал мозаичный подход к анализу данных: из них делали нужную подвыборку, подтверждающую догадку или гипотезу исследователя, а всё остальное, в том числе противоречащее выдвинутой гипотезе, обычно не рассматривали. Такой подход, часто вынужденный, из-за трудоёмкости анализа всех данных одновременно, создаёт иллюзию подтверждения гипотезы, хотя любое априорное утверждение должно быть «взвешено» по всей совокупности имеющихся материалов. Такой подход зачастую отсекает целый ряд «красивых» концепций, сокращая их количество «на выходе». Это особенно заметно при вероятностном формировании объектов, когда при исследовании любое утверждение в какой-то степени соответствует представлению: «Это действительно так, но одновременно и совсем не так».

Кстати, концептуальное осмысление не всех привлекает и не каждому дано, тем более в экологии и географии, в которых исторически сбор материала (и впечатлений) ценен и привлекателен сам по себе, в то время как кабинетное «мудрствование» считают чуть ли не профессиональным недостатком. Правда компьютерные технологии иногда могут быть предметом пагубной зависимости и в этом случае препятствовать осмыслению результатов анализа, но это очень редкий случай.

2.2. Биологическое разнообразие и климат

Этот раздел начинается фразой «Связи органического мира с климатическими факторами – важнейшая проблема современной биогеографии, приобретающая всё большее значение при возрастающей актуальности оценки процессов глобальных изменений климатических условий» (Чернов, 2008, с. 308). Сказанное не вызывает никаких сомнений в том, что к биогеографии автор относит не только историческое направление как прежде, но и изучение современной неоднородности сообществ. Раньше это было отнесено им к географической зоологии, по крайней мере, в географической части проблемы. Это ещё раз подтверждено на следующей странице фразой: «Региональные изменения разнообразия обусловлены в значительной мере историческими причинами (изоляция, барьеры расселения, мосты миграций и т. д.), хотя на них, безусловно, влияют и современные экологические условия» (там же). Непонятно только, почему прошлые экологические условия не упомянуты в числе исторических причин формирования современной неоднородности сообществ, хотя, конечно, можно

предположить, что они подразумеваются в «... и т. д.» Кстати, изоляции, барьеры, мосты влияли не только в прошлом, но могут влиять и в настоящее время. Кроме того, как в прошлом, так и сейчас они влияют не только при наличии мостов, но и при благоприятных экологических условиях на местах эмиграции и иммиграции или территориях, по которым животные могут огибать барьеры и т. п. изолирующие преграды.

Следует отметить, что изучение этих проблем Ю. И. Чернов относит к современной экологической биогеографии и одновременно к «факториальной экологии» (с. 312, 316). Экологию, в данном случае, следует называть факторной (Новые идеи в географии, 1979). Использованное название, видимо, – калька с английского (Rees, 1971), поскольку факториалом называют произведение натуральных чисел (Советский энциклопедический словарь, 1987).

Ю. И. Чернов (2008) писал, что «применение современных методов факториальной экологии весьма затруднено..., поскольку... климат (как и все факторы среды) на больших территориях сильно варьирует и «нереальность» усреднённых характеристик растёт пропорционально увеличению площади» (с. 312). Использование метода главных компонент и линейной качественной аппроксимации матриц связи (качественного аналога регрессионной модели) снимает эти трудности, т. к. в расчётах используют не конкретные показатели проявления факторов среды, а качественную оценку территории, где проявляется сходная, судя по коэффициентам общности, реакция населения изучаемой группы животных. Все расчёты проводят по силе и общности этой реакции (изменчивости сообществ). Границы территории со сходной реакцией на ней и отличиями с остальной частью, выявляют при кластерном и факторном анализе (Куперштох, Трофимов, Равкин, 1978).

Не совсем ясна для меня фраза «... увеличение тепла компенсируется уменьшением влажности...» (с. 323). Едва ли можно говорить о компенсации положительного фактора (достаточная теплообеспеченность) отрицательным действием дефицита влаги (аридность). Даже, если речь идёт о невозможности косвенного использования животными тепла при нехватке влаги или растениями – влаги при недостатке тепла. Это лимитирование, а не компенсация (возмещение). Неясна и трактовка термина «стратегия» развития в использовании ресурсов. Корректнее, наверное, в данном случае термин «способ», как считает Б. М. Миркин с соавторами (1989), поскольку стратегия – осознанный выбор способа, в то время как способ может быть реализован стохастически, «естественным отбором более приспособленных форм» (с. 174). Это не стилистические различия, а скорее, концептуальный характер оценки сообщества, как саморегулирующейся или стохастической системы.

Ю. И. Чернов считал необходимым «тестирование как можно большего числа климатических факторов с целью выявления наиболее информативных из них» (с. 324). Наверное, это не самый рациональный подход в связи с тем, что действие факторов обычно не ортогонально, т. е. зависит от других факторов, проявляющихся на исследуемой территории. Вся совокупность значимых факторов образует их неразделимую совокупность – природно-антропогенный режим. Полный перебор всех, даже простых, факторов, не даст полной картины, а перебрать все возможные сочетания из-за их огромного количества – весьма трудоёмкое занятие. Проще и быстрее применять предварительный кластерный или факторный анализ, а потом просчитывать связь с выявленными по сходству-отличию факторами и их сочетаниями, а не перебирать все возможные сочетания.

Что касается понятия компенсации (возмещения), то, наверное, лучше использовать для названия принципа слова: «смена в формировании», поскольку «продвинутых» видов в Арктике никогда не было и «примитивные формы» не заменяют их во времени, возмещая (кому – сообществу?) число потерянных особей, а просто арктические сообщества формируют в основном иные, чем в тропиках, виды, имеющие иной набор способов и возможностей удовлетворения энергетических потребностей. Одновременно с этим на свободных территориях численность этих видов возрастает за счёт освоения бóльшего ресурса, при отсутствии конкурентов.

Видимо, Ю. И. Чернов понимал или ощущал неполную адекватность термина «компенсация» для случаев увеличения обилия при уменьшении разнообразия. В толковании этого термина по И. С. Ожегову (1984) первые три слова (компенсация, возмещение, восполнение) вообще не применимы, как мне кажется, в рассматриваемом случае и можно применять лишь термин «уравновешение», да и то если опустить имеющееся в словаре дополнение «чего-нибудь нарушенного». Арктические экосистемы нельзя считать нарушенными, они такими сформировались при меньшем числе видов. То же примерно можно говорить и про большинство относительно мелких островов вулканического происхождения. Что касается антропогенных сообществ, то они, конечно, возникли после уничтожения естественных экосистем, но не по принципу компенсации (репарации), а в основном за счёт отдельных видов, преадаптированных к сложившимся условиям, при использовании избыточного ресурса в отсутствие

конкурирующих видов. Это наглядно демонстрирует известная многим фотография мёртвой собаки, которую клюют сизые голуби.

Последний раздел монографии «Проблема экологической целостности надвидовых таксонов» один из наиболее интересных и одновременно непонятных для меня. В более ранних работах мысль о целостности, системности, блоковости биоты и конкретных фаун Ю. И. Чернов высказывал неоднократно. Блоковость он противопоставлял стохастичности в формировании биоты.

Сходство в распространении биотических блоков доказательством системности, по-моему, служить не может, т. к. равнозначным объяснением его будет сходство экологических требований к среде. Принятие трактовки биоты как статистического ансамбля с внешним ограничением, всё упрощает и вовсе не отрицает блоковости, хотя и низводит её до чисто описательного приёма. Так, биотический блок, по такой трактовке, может сформироваться из видов, разных по месту происхождения и, соответственно, пришедших из разных совокупностей с различным набором преадаптаций, часть из которых из-за различий в толерантности к среде, скажем арктической, не могли сформировать здесь единого блока. Точно так же блок, сформировавшийся из разных источников, из-за низкой степени целостности, может разделиться при дальнейшем освоении пространства и образовать иной блок, состоящий из другого набора видов. Ю. И. Чернов (2008) пишет: «Каждый таксон реагирует на климатический градиент не стохастически на видовом уровне, но вполне закономерно и индивидуально, как целостная система с высокими показателями корреляции с тем или иным фактором» (с. 565). Даже высокая степень корреляции не исключает стохастичности связи и не служит доказательством причинности и абсолютной целостности блока. Последнее можно утверждать только в случае, если части блока настолько связаны друг с другом, что исключение какой-либо неизбежно приводит к разрушению системы. В рассматриваемом случае виды, составляющие блоки, в достаточной степени автономны и независимы друг от друга и зачастую связаны только одинаковой толерантностью к среде или даже потреблением разных ресурсов в одних и тех же границах, т. е. внешним ограничением.

Что касается надвидовых таксонов, то их целостность тоже невелика и её нельзя считать незыблемой. Несомненна только та часть их общности, которая связана с их филогенетическим родством. Возможно, сходство условий среды «проживания» за счёт конвергенции увеличивает сходство в распределении, консолидируя блок. Различия в миграционных потенциях, степень экологической лабильности и открытость экосистем приводит к его дестабилизации. Это подобно противоположным по направленности действия центробежным и центростремительным силам «в одном флаконе». Те же соображения могут быть высказаны и в отношении надвидовых таксонов. Поэтому утверждение, что «флоро- и фауногенез это отнюдь не совокупность случайных актов, обусловленных расселительными, миграционными и эволюционными явлениями, совершающимися на видовом уровне, но процесс весьма строго детерминированный экологической спецификой, адаптивными потенциалами крупных систематических групп» (Чернов, 2008, с. 571) не кажется мне очевидным. В определении отсутствует самая важная сторона – ограничивающее влияние внешней среды и стохастичности заполнения пространства со сходными условиями. При этом процесс протекает как на видовом, так и групповом уровне. Группа одинаково реагирующих на среду видов может как совпадать, так и не совпадать с тем или иным систематическим таксоном.

Заключение

Выявление и оценку связи изменчивости факторов среды и суммарных показателей населения, а также их биологического разнообразия в пространстве можно считать одной из главных задач биогеографии. Не менее значима проблема изучения неоднородности облика населения в целом, которую отражает матрица парных коэффициентов сходства, рассчитанных по видовому составу сообществ и с учётом обилия или других показателей, характеризующих животное население. В настоящее время доминирует анализ изменений животного населения по заданным исследователем градиентам среды. Корректнее и информативнее выявлять основные тренды из имеющегося материала, хотя это не исключает при описании использование и первого подхода. Кроме того, обычно считают главным поиск основных структурообразующих факторов среды и их широкое тестирование для поиска наиболее значимых в изменчивости сообществ. Поскольку в природе ортогональность факторов – явление редкое, эффективным для характеристики неоднородности населения следует считать выявление природно-антропогенных режимов как неразделимых сочетаний ряда скоррелированных факторов.

Использование максимально различающихся мер сходства, алгоритмов, подходов, масштабов исследования и т. д., т. е. мозаичный анализ с устремлённостью вглубь, сближает такие

зоогеографические работы с экологическими. Использование выборочно ограниченных подходов и т. д. для единообразия анализа и сравнимости результатов на значительных территориях (предпочтение анализа вширь) больше соответствует решению географических задач. Кроме того, нередко считают необходимым соблюдать различные нормы сбора материалов, в зависимости от площади, занимаемой разными видами со сходным обилием и степени внутренней неоднородности сообществ. Рациональнее использовать единую норму учёта и ранг наименьшей единицы рассмотрения, поскольку это увеличивает возможности сопоставления собранных данных и уменьшает затраты труда на их сбор. Для получения обобщённых характеристик в последнем варианте правомерно использование расчётных показателей с учётом площадей, занимаемых местообитаниями. В общем, складывается впечатление, что зоогеографические исследования могут быть более или менее экологичными и, соответственно, отличаться разной степенью «географичности». Особенно это касается локальных исследований и в меньшей степени – обобщений по широким территориям.

Библиография

- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 502 с.
- Блинова Т. К., Равкин Ю. С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибир. экол. журн. 2008. Т. 15. № 1. С. 101-121.
- Блинова Т. К., Равкин Ю. С. Классификация птиц Северной Евразии по сходству распространения // Орнитогеография Палеарктики (современные проблемы и перспективы). Махачкала, 2009. С. 70-77.
- Кузнецов Б. А. Очерк зоогеографического районирования СССР. М. : Изд-во Моск. об-ва испытателей природы, 1950. 179 с.
- Мензбир М. А. Очерк истории фауны Европейской части СССР (от начала третичной эры). М.; Л., 1934. 223 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Т. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. С. 174.
- Новые идеи в географии. М.: Прогресс, 1976. Ч. 1. 276 с.; Ч. 2. 248 с.; Ч. 3. 317 с.; Ч. 4. 397 с.
- Пузанов И. И. Зоогеография. М., 1938. 358 с.
- Равкин Ю. С. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск: Наука, 1973. 375 с.
- Равкин Ю. С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). Новосибирск: Наука, 1984. 264 с.
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Николаева О. Н. Териофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибир. экол. журн. 2013. Т. 20. № 1. С. 111-121.
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Чеснокова С. В. Районирование Северной Евразии отдельно по фауне амфибий и рептилий // Сибир. экол. журн. 2008. Т. 17. № 5. С. 773-780.
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Юдкин В. А. Герпетофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибир. экол. журн. 2010а. Т. 17. № 1. С. 87-103.
- 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 // Сибир. экол. журн. 2011. Т. 18. № 6. С. 773–788.

Рогачёва Э. В. Птицы Средней Сибири. М.: Наука, 1988. 309 с.

Семёнов-Тян-Шанский А. П. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жёсткокрылых насекомых. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 16 с.

Сержантов В. Ф. Введение в методологию современной биологии. М., 1972. 282 с.

Советский энциклопедический словарь. М.: Сов. энцикл., 1987. С. 1401.

Сушкин П. П. Зоологические области Средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Н. с. 1925. Т. 34. С. 7–86.

Сушкин П. П. Птицы Минусинского края, Западного Саяна и Урянхайской земли // Материалы к познанию фауны и флоры Рос. империи. Отд. зоол. М., 1914. Вып. 13. С. 1–551.

Тугаринов А. Я. Зоогеографические участки Приенисейской Сибири // ДАН. Серия А. Л., 1925. С. 115–118.

Тугаринов А. Я. Птицы Приенисейской Сибири. Список и распространение // Зап. Ср.-Сиб. отд-ния РРГО. Красноярск, 1927. Т. 1. Вып. 1. С. 1–43.

Чернов Ю. И. Экология и биогеография (избранные работы). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 580 с.

Чернов Ю. И., Пенев Л. Д. Биологическое разнообразие и климат // Успехи соврем. биологии. 1993. Т. 113. Вып. 5. С. 515–531.

Шадрина В. И. Экспериментальное сопоставление индексов сходства, используемых в экологии и зоогеографии // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Фауна Сибири. Новосибирск: Наука, 1987. С. 128–141.

Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 157 с.

Holt Ben G. Lessard., Jean-Phitippe, Borregaard Michael K., Fritz Susanne A., Araújo Miguel B., Dimitrov Dimitar, Fabre Pierre-Henri, Graham Catherine H., Graves Gary R., Jansson Knud A., Nogués-Bravo David, Wang Zhiheng, Whittaker Robert J., Fjeldsá Jon, Rahbek Carsten. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World // Science. 2013. Vol. 339. № 4. P. 74–79.

Johansen H. Die Jennissei-Faunenscheide // Zool. Jahrb. 1955. Bd. 83. № ¾. S. 237–247.

Levandowsky M. Winter D. Distance between Sets // Nature. 1971. № 234 (5323) P. 34–35.

Rees Ph. H. Factorial ecology: an extended definition, survey, and critique of the field // Econ. Geography. 1971. Vol. 47. № 2. (Supplement). P. 220–223.

Благодарности

Автор искренне признателен В. В. Дубатолу, Э. В. Ивантеру, А. В. Коросову, В. Г. Мордковичу, Е. С. Равкину и С. М. Цыбулину за ценные замечания по статье, высказанные при обсуждении её до

публикации.

Исследования, послужившие основой для написания настоящей статьи, поддержаны грантами Президиума РАН по подпрограмме «Биологическое разнообразие» (№ 30.20) и РФФИ (№ 13.04.00582).

Ecology and Biogeography (some ideas)

RAVKIN
Yury

ISEA SB RAS, zm@eco.nsc.ru

Keywords:

methodology
concepts and methods of zoogeography
flora
fauna
vegetation
animal populations
systems
cluster analysis
diversity
zoning factors
modes

Summary:

The article discusses methods and approaches to identify and assess the communication of environmental factors and variability of totals and the character of flora, fauna, vegetation and animal population by the given environment gradients and search of trends inherent in heterogeneity of communities. Attention is paid to the feasibility assessment of connections not only with single factors, but their inseparable combinations - natural and man-made modes. The differences are shown between targeted and value approaches in the researches and connected with this either their greater geographical or ecological bias.