научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

https://ecopri.ru

№ 4 (29). Ноябрь, 2018

Главный редактор
А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия

Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev
B. Krasnov
A. Gugołek
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции
185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Ленина, 33.
E-mail: ecopri@petrsu.ru
https://ecopri.ru

12+

© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru https://petrsu.ru

Содержание № 4. 2018

От редакции

	Итоги 2018	3

Аналитический обзор

Розенберг Г. С.	***Фрактальные методы анализа структуры сообществ***	4 - 43

Оригинальные исследования

Ваккер В. Г.	***Паразитарная система нематоды Oswaldocruzia filiformis (Strongylida: Molineidae) в Казахстане***	44 - 64
Высоцкая Р. У., Буэй Е. А., Мурзина С. А., Немова Н. Н.	***Кислые гидролазы лизосом в приспособительных реакциях сельди Clupea pallasi marisalbi Berg (Clupeidae) из разных заливов Белого моря***	65 - 76
Дубровина И. А., Юркевич М. Г., Сидорова В. А., Богданова Т. В.	***Влияние различных фракций и дозировок биоугля на некоторые агрофизические свойства дерново-подзолистых почв***	77 - 88
Макарова Т. В., Шитиков Д. А.	***Натальная и гнездовая дисперсия желтой трясогузки Motacilla flava в национальном парке «Русский Север» (Вологодская область)***	89 - 96
Попов С. В.	***Структура метасообщества птиц на границе тайги и лесостепи Зауралья: связь с градиентами среды, пространственными процессами и межвидовой конкуренцией***	97 - 119
Рыбаков Д. С.	***Химические элементы в почвах, грунтах и макромицетах городской территории Петрозаводска***	120 - 137
Седельникова Н. В., Равкин Ю. С., Цыбулин С. М., Чеснокова С. В.	***Территориальная неоднородность лихенобиоты Западной Сибири (в сравнении с другими сообществами)***	138 - 155

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

ИТОГИ 2018

КОРОСОВ Андрей Викторович *д. б. н., Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, пр. Ленина, 33), korosov@psu.karelia.ru*

Подписана к печати:
28 декабря 2018 года

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

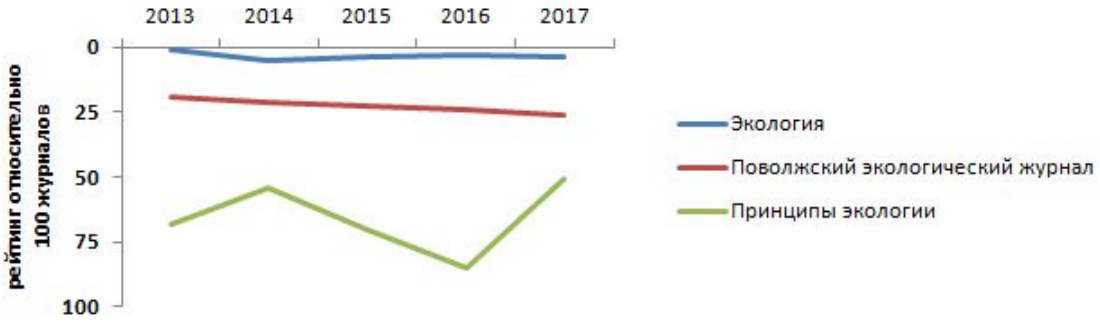
Вновь пришло время подвести некоторые итоги.

В проходящем году мы получили финансовую поддержку от Министерства образования и науки. Это позволило запланировать и выполнить ряд шагов по оптимизации нашей работы. Наиболее интересным нам показалось проведение конкурсов публикаций и рецензий. К сожалению, читатели абсолютно безразлично отнеслись к возможности голосовать и высказать тем самым свое мнение о статьях. Суммарно в трех номерах проголосовало 13 человек. Итоги подвело жюри из числа научных редакторов. Премии получат авторы четырех статей – по одной из каждого выпуска: №1 – Борщевский В. Г., Кошевой В. А. , №2 – Шитиков В. К., Маленёв А. Л., Горелов Р. А., Бакиев А. Г., №3 – Горбач В. В., №4 – Макарова Т. В., Шитиков Д. А.

Подводя итоги конкурса для рецензий, жюри решило выделить трех рецензентов, объемная, обстоятельная и конструктивная критика которых позволила авторам существенно улучшить свои рукописи, это – В. Н. Куранова, Ю. С. Равкин, Е. В. Лепская.

Редакция выражает признательность за работу всем рецензентам, взявшим на себя труд добровольно и добросовестно оценить рукописи, присланные нам в редакцию. Премии следовало бы выплатить всем рецензентам, но ограничения нашего финансирования позволяет выразить рецензентам только нашу искреннюю благодарность за их помощь.

Принятый нами курс на сужение тематики статей, которые обязательно должны рассматривать экологические закономерности, и соответственное ужесточение отбора рукописей постепенно приносят свои плоды. Для оценки эффективности своей работы мы пересчитали и привели к 100 «Показатель журнала в рейтинге SCIENCE INDEX (для тематики: Биология) РИНЦ» для трех журналов (среди 140). Можно заметить, что в прошлом году относительный рейтинг нашего журнала возрос и достиг среднего уровня. Остается надеяться, что усилия, предпринимаемые нами в 2018 г., позволят закрепить эту тенденцию.



Дорогие коллеги-экологи! Редакция поздравляет вас с наступающим Новым Годом и желает вам опубликовать свои статьи в нашем журнале !

С неизменной готовностью к сотрудничеству,
редколлегия электронного журнала «Принципы экологии»

RESULTS 2018

KOROSOV Andrey Victorovich *DSc, Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Lenina st., 33), korosov@psu.karelia.ru*

Published on:
28 December 2018

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
https://ecopri.ru https://petrsu.ru

УДК 574.1

ФРАКТАЛЬНЫЕ МЕТОДЫ АНАЛИЗА СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ

РОЗЕНБЕРГ Геннадий Самуилович — *д. б. н., Институт экологии Волжского бассейна РАН (445003, Россия, Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, 10), genarozenberg@yandex.ru*

Ключевые слова: фрактал, мультифрактал, сообщество, структура экосистемы, таксономическое разнообразие, Самарская Лука

Подписана к печати:
29 декабря 2018 года

Аннотация. В основе разнообразия жизни и сложности экосистем лежит порядок, обеспечивающий функционирование фундаментальных физических и биологических процессов. Степенные законы описывают эмпирические отношения масштабирования, которые интерпретируются как количественные характеристики биоразнообразия. Для этих целей используются представления о самоподобии и элементы фрактальной геометрии. Самоподобие предполагает, что копирование и масштабирование некоторого «эталонного» образа позволяет природе легко создавать сложную многомасштабную структуру. Реальные объекты имеют довольно четко ограниченный интервал масштабов, в которых они проявляют свою фрактальную природу. Степенные законы позволяют осуществлять экстраполяцию и прогнозировать в широком диапазоне масштабов. Некоторые из них представляются универсальными и встречаются практически во всех таксонах организмов и типов окружающей среды. Дано краткое жизнеописание выдающегося математика, создателя нового направления в геометрии – фрактальной геометрии, – профессора Бенуа Мандельброта (Benoît B. Mandelbrot, 1924-2010). Разработанная им теория фракталов оказала существенное влияние на разные области человеческой деятельности и знания – компьютерную графику, финансы, экологию и др. Наиболее общее описание внутреннего устройства самоподобных объектов позволяет дать теория мультифракталов, характеризуемых бесконечной иерархией размерностей. Рассмотрены отличия монофрактального и мультифрактального подходов. При применении мультифрактального формализма к структуре сообщества, это сообщество рассматривается как множество, состоящее из отдельных фрактальных подмножеств, которые можно интерпретировать как совокупности особей, относящихся к видам со сходной представленностью. Для таких подмножеств можно вычислить фрактальную размерность, которая и будет характеризовать видовое разнообразие. Обсуждаются результаты применения правила Виллиса к анализу таксономического разнообразия флоры Самарской Луки (бассейн р. Волги). Утверждается, что закономерности, выявленные для мультифрактального спектра видовой структуры сообщества, в известной мере, сохраняются и для спектра родовой структуры.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

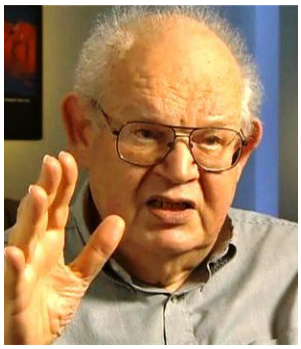
В своей лекции по современному состоянию количественных методов в фитоценологии (Розенберг, 2007), которую вполне можно было бы назвать «Мы все вышли из монографии Грейг-Смита», я вкратце описал некоторые методы фрактального анализа, используемые в экологии (Morse et al., 1985; Dicke, Burrough, 1988; Sugihara., May, 1990; Green, 1991; Scheuring, 1991; Zeide, 1991; Scheuring, Riedi, 1994; Пузаченко, Пузаченко, 1996; Seuront et al., 1996; Turchin, 1996; Азовский, Чертопруд, 1997, 1998; Пузаченко, 1997; Pachepsky, Ritchie, 1998;

Pachepsky, Timlin, 1998; Harte et al., 1999; With et al., 1999; Чертопруд, Азовский, 2000; Azovsky, 2000; Azovsky et al., 2000; Pachepsky et al., 2000a, b; Li, 2000; Иудин, Гелашвили, 2002; Brown et al., 2002; Iudin, Gelashvili, 2003; Иудин и др., 2003; Розенберг и др., 2003а, б, 2007; Green et al., 2003; Гелашвили и др., 2004, 2006а, б, 2007а, б, в; Bossuyt, Hermy, 2004; Иудин, 2006; Laurie, Perrier, 2006; Zhang et al., 2006; Gelashvili et al., 2007). Прошло десять лет и сегодня можно подводить некоторые итоги, констатировать, что модели фрактальной геометрии все шире находят свое приложение в экологических исследованиях (см.: Гелашвили и др., 2008а,б,в, 2009а, б, в, 2010а, б, 2011, 2012, 2013а, б; Иудин и др., 2010; Iudin et al., 2010; Seuront, 2010; Розенберг, 2013; Якимов и др., 2014а, б, в, 2016а, б, 2017; Yakimov et al., 2014 и мн. др.), и рекомендовать этот подход к более широкому применению как в геоботанических, так и экологических исследованиях.

Аналитический обзор

Несколько слов о Бенуа Мандельброте

Сначала – небольшой панегирик.



«Вспоминая славные имена прошлого, мы не должны забывать о нашем великом современнике, несравненном Бенуа Мандельброте… Как выяснилось, все эти годы мы *жили* с фрактальными артериями неподалеку от фрактальных речных систем, собирающих влагу со склонов фрактальных гор под фрактальными облаками и катящих свои воды к фрактальным берегам морей и океанов. Но как и мольерову мещанину во дворянстве, нам не доставало надлежащей прозы – существительного *фрактал* и прилагательного *фрактальный* (выделено автором. – *Г.Р. и др.*), который мы обрели благодаря Бенуа Мандельброту» (Шредер, 2001, с. 18–19).

В четверг, 14 октября 2010 г., в городе Кембридж (штат Массачусетс, США) после продолжительной и тяжелой болезни скончался выдающийся математик, создатель нового направления в геометрии – фрактальной геометрии, профессор Бенуа Мандельброт. Разработанная им теория фракталов оказала существенное влияние на разные области человеческой деятельности и знания – компьютерную графику, финансы, экологию и др. Некрологи о нем поместили такие влиятельные газеты и журналы, как «New York Times» и «The Atlantic» (США), «Telegraph» и «Guardian» (Великобритания), «Le Monde» (Франция) и др.

«Если Вы знаете начало и конец, то у меня была самая обычная карьера», – говорил Мандельброт в Йельском университете на церемонии присуждения ему почетного звания Sterling[1] Professor of Mathematical Sciences. – «Но это не была прямая линия между началом и концом. Это была очень изогнутая, фрактальная кривая» (http://mathnotations.blogspot.com/search/ label/mandelbrot).

Бенуа Мандельброт (фр. Benoît B. Mandelbrot) родился 20 ноября 1924 г. в Варшаве в семье литовских евреев. Его отец был галантерейщиком, а мать – врачом. В 1936 г. вся семья, спасаясь от нацистов, эмигрировала на юг Франции (городок Тюль [Tulle]), а потом перебралась и поселилась в Париже. Здесь Бенуа попал под влияние своих дядей[2], которые и заинтересовали его математикой. При этом выяснилось, что у Бенуа великолепное пространственное воображение – даже алгебраические задачи он решал геометрическим способом. Он поступает в Политехническую школу в Париже, а сразу после войны становится студентом Сорбонны, где обучается под руководством Гастона Жулиа [Gaston M. Julia] и Пауля Леви [Paul Lévy]. После окончания Сорбонны Мандельброт переезжает в США, где заканчивает Калифорнийский технологический институт. По возвращении во Францию в 1952 г. он защищает ученую степень PhD по математике в Парижском университете, в 1955 г. женится на Альетт Каган [Aliette Kagan] и переезжает в Женеву, «наездами» в Принстоне повышает свою квалификацию у Дж. фон Неймана [John von Neumann][3], а в 1958 г. окончательно поселяется в США, где приступает к работе в научно-исследовательском центре IBM (T. J. Watson Research Center) в Йорктауне [Yorktown Heights].

В IBM Мандельброт проработал 35 лет и 12 дней (до 1987 г.). Первоначально он занимался вопросами «чистой» математики. Потом решает задачу исследования ошибок, возникающих при передаче компьютерной информации по телефонным каналам связи компании. Анализируя природу этих, казалось бы, совершенно случайных ошибок,

Мандельброт находит периоды их появления и определяет самоподобную структуру этих периодов: ошибки не появляются хаотично, а «собираются» в серии-кластеры; каждый кластер состоит из своих кластеров. Это открытие позволило не только сохранить компании огромные денежные средства на преодоление помех, но и стало первым толчком для нового, геометрического осмысления мира. Работая в IBM, Мандельброт все дальше и дальше уходит в сторону от чисто прикладных проблем компании. Он работает в области лингвистики, теории игр, экономики, аэронавтики, географии, физиологии, астрономии, физики… и не раз оставляет еще не законченные исследования ради нового, «не освоенного» им раздела науки. Так, например, еще в 1951 г. Мандельброта «слегка заинтересовала закономерность, описывающая частотность употребления слов в речи, называемая законом Ципфа, причем узнал я о ней из книжного обозрения… Упомянутое обозрения я выудил из корзины для ненужных бумаг одного "чистого" математика, имея в виду разжиться легким чтением на время поездки в парижском метро. Закон Ципфа оказалось несложно объяснить, а в качестве побочного эффекта моя работа поспособствовала рождению новой дисциплины – математической лингвистики» (Мандельброт, 2002, с. 584–585). В экономике Мандельброт обнаружил, что внешне произвольные (случайные на вид) колебания цены на хлопок за большой временной интервал (более ста лет) следуют скрытому математическому порядку во времени, который не описывается стандартными кривыми; он проследил симметрию в длительных и кратковременных колебаниях цены. Это открытие оказалось неожиданностью для экономистов. Как говорится, «процесс пошел» и «я начал обращать внимание на аналогичные эмпирические закономерности в различных областях человеческой деятельности…» (Мандельброт, 2002, с. 585).

В середине 60-х годов Мандельброт задал себе вопрос: какой длины побережье Великобритании (Mandelbrot, 1967)? Оказалось, что все зависит от инструмента, с помощью которого эта длина будет измеряться. Опыт показывает, что длина береговой линии L зависит от масштаба l, которым проводятся измерения, и увеличивается с уменьшением последнего по степенному закону

$$L = \Lambda\, l^{-\alpha}, \qquad \Lambda = \text{const}.$$

Так, например, для побережья Великобритании $\alpha \approx 0{,}3$. Происхождение такой зависимости понятно: чем меньше масштаб мы используем, тем меньшие детали побережья будут учтены и дадут вклад в измеряемую длину (рис. 1). Наоборот, увеличивая масштаб, мы «спрямляем» побережье, уменьшаем тем самым его длину L. Таким образом, «понятие "длины" обычно бессмысленно для географических кривых» (Mandelbrot, 1967, p. 636).

Рис. 1. Береговая линия побережья Великобритании (http://en.wikipedia.org/wiki/Lewis_Richardson)
Fig.1. Coastal line of the Great Britain

В 1975 г.[4] в изданной во Франции книге «Les objets fractals: forme, hasard et dimension»

Мандельброт вводит в научный оборот понятие «фрактал»[5]. «Термин фрактал я образовал от латинского причастия *fractus*. Соответствующий глагол *frangere* переводится как ломать, разламывать, т. е. создавать фрагменты неправильной формы. Таким образом, разумно – и как кстати! – будет предположить, что, помимо значения "фрагментированный" (как, например, в словах фракция или рефракция), слово *fractus* должно иметь и значение "неправильный по форме"» (Мандельброт, 2002, с. 18). Иными словами, «вырезав» небольшую часть из структуры, имеющей свойства фрактальности, можно рассмотреть ее в некотором увеличении и обнаружить, что она подобна всей структуре в целом; выделив еще более мелкую часть из уже вырезанной части и увеличив ее, опять обнаружим, что и она подобна первоначальной структуре. Для идеальной фрактальной структуры такую операцию можно проделывать до бесконечности, и даже самые микроскопические частички будут подобны структуре в целом. Самоподобие предполагает, что копирование и масштабирование некоторого «эталонного» образа позволяет природе легко создавать сложную многомасштабную структуру. Реальные объекты имеют довольно четко ограниченный интервал масштабов, в которых они проявляют свою фрактальную природу.

«Фракталы вокруг нас повсюду, и в очертаниях гор, и в извилистой линии морского берега. Некоторые из фракталов непрерывно меняются, подобно движущимся облакам или мерцающему пламени, в то время как другие, подобно деревьям или нашим сосудистым системам, сохраняют структуру, приобретенную в процессе эволюции» (Пайген, Рихтер, 1993, с. 7). А вот еще одна цитата из работы В. Н. Беклемишева (1964, с. 37): «…живой организм (и экосистема. – *Г.Р. и др*.) не обладает постоянством материала – форма его подобна форме пламени, образованного потоком быстро несущихся раскаленных частиц; частицы сменяются, форма остается». Иными словами, подобно мольеровскому Журдену, экологи давно «говорят прозой» (о фракталах), не догадываясь об этом… И вновь Мандельброт (2002, с. 13): «Облака не являются сферами, горы – конусами, береговые линии нельзя изобразить с помощью окружностей, кору деревьев не назовешь гладкой, а путь молнии – прямолинейным. В более общем виде я заявляю, что многие формы Природы настолько неправильны и фрагментированы, что в сравнении с евклидовыми фигурами… Природа демонстрирует не просто более высокую степень, но совершенно иной уровень сложности». Пример фрактального множества, ставшего классическим, приведен на рис. 2.

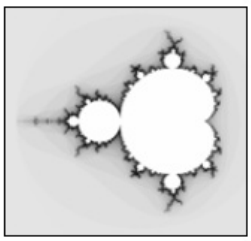


Рис. 2. Фрактальное множество Мандельброта, иногда называемое его автографом
Fig.2. Fractal set of Mandelbrot called sometimes his autograph

В арсенале современной математики Мандельброт нашел удобную количественную меру «неидеальности объектов» – извилистости контура, морщинистости поверхности и пористости объема (ее предложили два математика – Ф. Хаусдорф [Felix Hausdorff, 1868–1942] и А. С. Безикович [1891–1970]), которая носит сегодня имена своих создателей (*размерность Хаусдорфа – Безиковича* [она же – *хаусдорфова размерность*]). Как и любая количественная характеристика, эта размерность прошла проверку на работоспособность. В предельных случаях (применительно к идеальным объектам классической евклидовой геометрии) она давала те же численные значения, что и известная задолго до нее, так называемая *топологическая размерность* (иначе говоря, была равна нулю для точки, единице – для гладкой плавной линии, двум – для «ровной» фигуры и поверхности, трем – для тела и пространства). Однако новая размерность обладала более тонкой чувствительностью ко всякого рода несовершенствам реальных объектов, позволяя различать то, что прежде было безлико и неразличимо – степень «извилистости». Но самое непривычное[6] в размерности Хаусдорфа – Безиковича состоит в том, что она может принимать не только целые, но и дробные значения (именно чтобы подчеркнуть эту способность такого рода размерностей, Мандельброт и предложил называть их *фрактальными размерностями*).

Если «перевести» вышеизложенные рассуждения на «экологический язык», мы имеем дело с примером противостояния дискретности и континуума при описании сложных систем (в том числе и экологических; см., например: Миркин, Наумова, 1998; Шитиков и др., 2005, кн. 1, с. 77): топологическая размерность – дискретна (увеличивает свое значение скачком), фрактальная – непрерывна. И в этом контексте у фрактальной размерности Мандельброта открываются дополнительные методологические перспективы.

Интересно отметить, что само определение понятия «фрактал» («фракталом называется структура, состоящая из частей, которые в каком-то смысле подобны целому») предоставляет пищу для системологических рассуждений. Действительно, в своей монографии Мандельброт (2002, с. 31) дает математически более корректное определение: «...фракталом называется множество, размерность Хаусдорфа – Безиковича которого строго больше его топологической размерности». Это определение достаточно строго в математическом плане; однако именно это и является его недостатком, поскольку оно требует определения еще и понятий размерности (топологической и хаусдорфовой), к тому же оно исключает многие классы фрактальных объектов, встречающиеся в различных областях. Однако все виды математических фракталов являются абстракциями, непосредственное применение которых для описания реальных объектов возможно только с некоторыми оговорками. Математическое фрактальное множество, как это следует из его определения, должно обладать некоторыми «неестественными» свойствами (например, у него должны отсутствовать наибольший и наименьший масштабы самоподобия). С другой стороны, в любой физической структуре должен существовать конечный наименьший масштаб. Кроме того, такая структура всегда ограничена в занимаемом ею пространстве, что приводит к нарушению самоподобия вблизи границы (достаточно малая область, содержащая границу множества, не подобна области того же размера, находящейся вдали от границы). «Сила понятия фрактальной размерности, по Хаусдорфу, в том, что она позволяет различать категории "гладкий" и "хаотичный". Слабость же ее в том, что не удается различить категории "нерегулярный, но самоподобный" и "геометрически хаотичный". Это происходит из-за того, что определение является весьма общим, что и требуется для математики. Но для конкретной области науки общий характер этого определения оказывается чрезмерным: оно становится не только неудобным, но и совершенно неподходящим» (Мандельброт, 1993, с. 139). Иными словами, на примере определения понятия «фрактал» хорошо иллюстрируется один из важных системологических принципов – *принцип несовместимости Заде* [Lotfi Ali Asker Zadeh, 1921–2017]: чем глубже анализируется реальная сложная система, тем менее определенны наши суждения о ее поведении (Розенберг и др., 1999). Поэтому для решения задачи о фрактальности, например, видовой или родовой структуры сообщества, вполне подходящим является первое (может быть, более вербальное) определение фрактала. Можно сказать, что фрактальный объект статистически единообразен в широком диапазоне масштабов. В идеальном случае (математический фрактал) такое самоподобие приводит к тому, что фрактальный объект оказывается инвариантным относительно масштабных изменений пространства (растяжений и сжатий; см., например: Гелашвили и др., 2007в, 2008б).

Другим важным свойством фракталов является их *иерархичность*, т. е. способность повторяться в разных масштабах пространства и времени. Существует четкий *критерий принадлежности объекта к фракталам* – объект нельзя считать фрактальным, если он не обладает свойством самоподобия, но можно – если он не иерархичен.

Кроме самоподобия и иерархичности, диагностическими признаками фрактального объекта являются (Федер, 1991; Шредер, 2001; Морозов, 2004):

Степенная зависимость числа структурных элементов от масштаба, поскольку математическим выражением самоподобия являются степенные законы вида:

$f(x) = cx^{\alpha}$.

Масштабная инвариантность (*скейлинг*; от англ. *scaling* – масштабирование) – возможность воспроизводить объект при изменении масштабов.

Строгое отличие *фрактальной размерности* (α), которая может быть как целочисленной, так и дробной (например, размерность $\alpha = 2.87$), от топологической (всегда целочисленной).

«Фракталы были чужды уютному евклидовому миру с его регулярными структурами» (Макаренко, 2002, с. 122)[7].

Для реального природного фрактала существует некоторый минимальный масштаб длины l_{min}, такой, что на расстояниях $l \gg l_{min}$ его основное свойство – самоподобие – пропадает. Кроме того, на достаточно больших масштабах длин $l > l_{max}$, где l_{max} –

характерный геометрический размер объектов, это свойство самоподобия также нарушается. Поэтому свойства природных фракталов рассматриваются лишь на масштабах l, удовлетворяющих соотношению $l_{min} < l < l_{max}$.

Продолжим краткое жизнеописание Бенуа Мандельброта. Параллельно с работой в IBM, «я стал популярным в разных крупных университетах как visiting professor, но ни один из них не хотел видеть меня на постоянной должности в силу непредсказуемости моих [научных] интересов[8]. Однажды, когда я все еще был относительно молодым, я получил от одного из ведущих американских университетов очень очаровательное предложение, от которого отказались на другой день, как только декан заинтересовался моей профессиональной деятельностью в других [смежных с математикой] областях» (A maverick's apprenticeship..., 2004). В это же время (1974 г.) Мандельброту присваивается звание Почетного сотрудника IBM (IBM Fellow)[9], которое является самым высоким знаком отличия для технических специалистов компании и признанием их выдающихся технических достижений и лидерства в таких областях, как проектирование, программирование, услуги, научная деятельность и технологии. Почетным сотрудникам предоставляются более широкие возможности, чтобы поддерживать их деятельность по разработке инноваций (Мандельброт возглавляет небольшую группу).

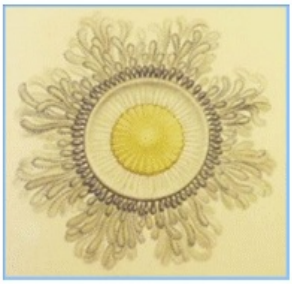
Только с 1987 г., после ухода из IBM, Мандельброт начал систематически преподавать на математическом факультете Йельского университета, а штатным профессором стал лишь в 1999 г. Как он сам отметил (A maverick's apprenticeship..., 2004): «Йельский университет, возможно, следует считать мировым рекордсменом, в моем случае, т. к. в штат я был зачислен в столь преклонном возрасте (75 лет. – *Г.Р. и др.*)». С этой должности Мандельброт ушел в 2005 г., став, как уже отмечалось выше, Sterling Professor. Среди огромного числа его наград и почетных званий следует, наверное, назвать чрезвычайно престижные премии Александра Гумбольдта (Alexander von Humboldt Prize, 1988), Вольфа по физике (Wolf Prize, 1993), Японии (Japan Prize[10], 2003) и др. Он был академиком Национальной академии наук США (с 1987), Американской академии искусств и наук, Академии IBM технологии, почетным членом Норвежской академии наук и литературы, почетным доктором (Honoris causa) более 15 крупнейших университетов мира, в мае 2010 г. он был удостоен Почетной ученой степени Университета Джона Хопкинса (Балтимор [Baltimore, Maryland]). Мандельброт был награжден орденами и медалями многих стран (орденом Почетного легиона [Франция], медалью Президента Республики Италия, медалью Ричардсона [Lewis Fry Richardson Medal] Европейского геофизического общества и пр.).

Примеры фракталов различных систем

Свойство частей быть подобными всей структуре в целом называется *самоподобием*. Интервал самоподобия различных природных объектов может содержать масштабы от долей микрометра (при рассмотрении структуры пористых горных пород) до десятков километров (при рассмотрении рельефа местности и формы облаков). Примеры самоподобия можно найти в различных, на первый взгляд, объектах или процессах. Так, броуновское движение является хорошей иллюстрацией вероятностного самоподобия, в математике примерами самоподобия являются канторовы множества и функция Вейерштрасса, в музыке самоподообие связано с темперированным двенадцатитоновым строем Баха, русские деревянные матрешки, так же как китайские коробочки, – иллюстрации дискретного ограниченного самоподобия, акустические системы (в частности, основная мембрана внутреннего уха) также функционируют на основе принципа самоподобия; перечень самоподобных природных объектов и явлений можно продолжить, включив в него крону деревьев, гифы актиномицетов, разряд молнии, бронхиальное дерево, кровеносную и речную системы и т. д.; наконец, самоподобие часто присуще таким иерархическим структурам, как филогенетические деревья (см. рис. 3). Самоподобие предполагает, что копирование и масштабирование некоторого «эталонного» образа позволяют природе легко создавать сложную многомасштабную структуру.

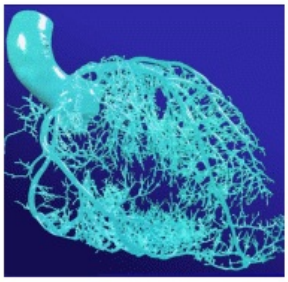
Фрактальный анализ структуры экосистем

Рассмотрим видовую структуру сообщества. Зависимость видового богатства (S) от «выборочного усилия», выраженного через площадь обследованной территории (A) или объем выборки (N), давно интересовала исследователей. Здесь уместно привести слова Ю. Одума (1975, с. 196–197): «...подобрав уравнения для таких кривых (зависимости между числом видов и их обилием в различных местообитаниях. – *Г. Р. и др.*), можно помочь выяснить, какими математическими "законами" определяется зависимость между S и N».



Радиолярия
(рис. Э. Геккеля, 1902 г.)

Кораллы



Сеть кровеносных сосудов сердца

Фракталы неживой природы Фракталы технических систем

Речная сеть

Молния

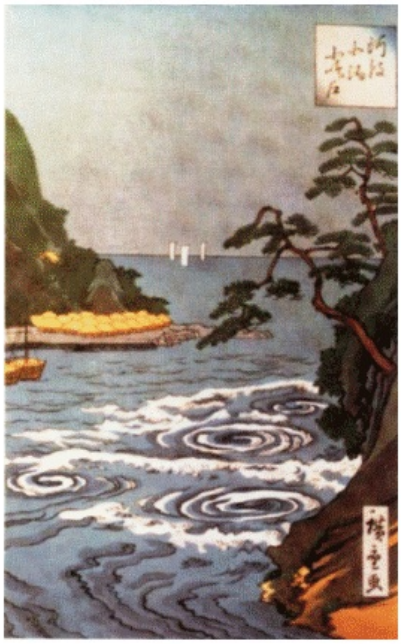
Дорожная сеть

Фракталы в искусстве

Ван Гог В. (Vincent Willem van Gogh, 1853–1890)
«Звездная ночь. Сен Реми», 1889,
Музей современного искусства, Нью-Йорк

Ван Гог В.
«Цветущий плодовый сад», 1888 г.,
Музей Ван Гога, Амстердам

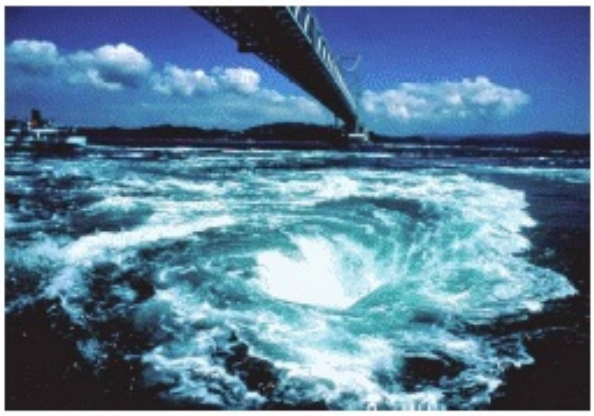
Кацусика Хокусай (Hokusai Katsushika, 1760–1849)
«Большая Волна в Канагаве», ок. 1831-1833; первая гравюра серии «36 видов горы Фудзияма»; Метрополитен-музей, Нью-Йорк; Британский музей, Лондон



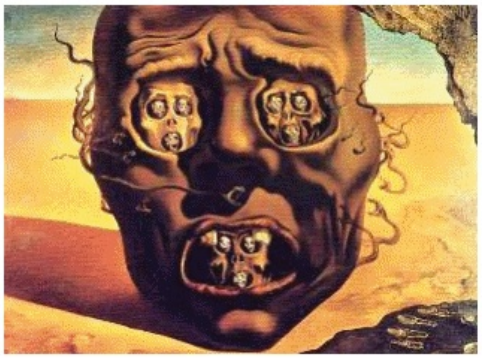
Утагава [Андо] Хиросигэ (Utagawa [Ando] Hiroshige, 1797–1858)

«Водовороты в проливе под мостом Конаруто», Государственный музей изобразительных искусств им. А. С. Пушкина, Москва

«Водовороты пролива Наруто в провинции Ава» (ок. 1820–1836); Британский музей, Лондон

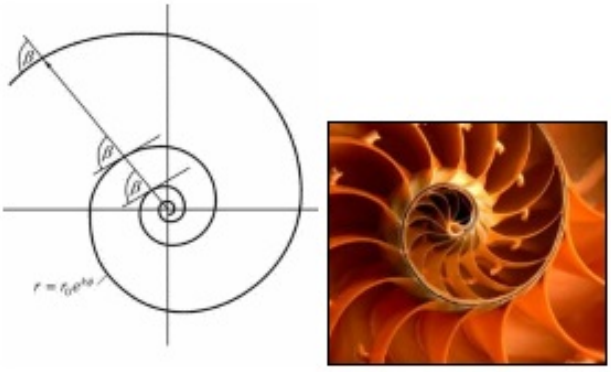


В проливе Наруто между японскими островами Авадзи и Сикоку находится один из самых больших приливно-отливных водоворотов в мире. Скорость воды может доходить до 20 км/час, тогда диаметр воронки достигает 20 м. [http://nature.1001chudo.ru/japan_979.html, http://nature.1001chudo.ru/japan_979_gallery.html?show=wel-shikokugrjp.jpg].



Храм Шри-Шива-Субраманья (Sri Siva Subramaniya temple) – самый большой индуистский храм Южного полушария (г. Нади, Фиджи)	**Дали С. (Salvador Domènec Felip Jacint Dalí i Domènech, Marqués de Dalí de Púbol; 1904-1989)** **«Лицо войны», 1940 г., Музей Бойманса-ван-Бёнингена, Роттердам, Нидерланды.** **Посещая Музей наук (Museu de la Ciencia) в Барселоне, Б. Мандельброт заметил его директору, что картина «Лицо войны» С. Дали дала ему «интуитивное понимание превосходства фрактальной геометрии, делая понятным всеобъемлющее сходство в формах природы» (Wagensberg, 2010, p. 37)**

Геометрический фрактал



Логарифмическая спираль (гладкая самоподобная кривая; в углу – фрагмент раковины моллюска жемчужный кораблик [*Nautilus pompilius*])

Рис. 3. Примеры фрактальных структур

Еще в 1859 г. британский ботаник-любитель, эволюционист Х. Уотсон (Hewett Cottrell Watson, 1804–1881) предложил зависимость S от A для сосудистых растений Британии в билогарифмических координатах (цит. по: Pounds, Puschendorf, 2004):

$\lg S = \lg c + z\lg A$, $S = cA^z$,

где c и z – некоторые константы.

Другим исследователем, описавшим в 20-х годах XX в. зависимость S от A, стал шведский агрохимик и ботаник О. Аррениус (Olof Wilhelm Arrhenius, 1896–1977):

$S/S_1 = (A/A_1)^n$,

где $S_1 > S$, $A_1 > A$ и $n < 1$ – константы (S – число видов, встреченных на площади A, S_1 – число видов на площади A_1). Фактически Аррениус «переоткрыл» уравнение Уотсона:

$\lg S = n(\lg A - \lg A_1) + \lg S_1 = (\lg S_1 - n\lg A_1) + n\lg A$,

если $c = S_1/A_1^n$ и $z = n$. Таким образом, Аррениус попытался формализовать известное эмпирическое правило, согласно которому на большей площади обитает большее число видов, указав в качестве своих предшественников ботаников – швейцарца П. Жаккара (Paul Jaccard, 1868–1944) и финна Э. Палмгрина (Alvar Palmgren, 1880–1960).

Практически в это же время, резко критикуя уравнение Аррениуса (прямой подстановкой данных была продемонстрирована нереалистичность оценок, получаемых степенной зависимостью, предложенной Аррениусом для целого ряда видов растений), сходное уравнение предложил и американский ботаник Г. Глизон (Gleason, 1922) при описании зависимости в полулогарифмических координатах видового богатства от площади ареала для тополиных ассоциаций северного Мичигана (лог-линейная модель оценки видового разнообразия; см. табл. 1):

$S = c + z\lg A$.

Таблица 1. Значение параметра z (*species-area relationship, SAR*) для различных местообитаний (по: Бигон и др., 1986 с изменениями)

Местообитание	**Диапазон значений**
Произвольно выбранные участки материковой суши	0.10 ÷ 0.16
Океанические острова	0.18 ÷ 0.37
Изолированные местообитания	0.17 ÷ 0.72

Степенные законы, описывающие зависимость видового богатства (S) от «выборочного усилия», выраженного через площадь обследованной территории (A), нашли свое логическое завершение в рамках *равновесной теории островной биогеографии* (MacArthur, Wilson, 1967).

Итак, основной вывод из этого краткого исторического экскурса состоит в том, что *видовая структура сообщества самоподобна*, что и отражает степенная зависимость числа видов от площади обследованной территории.

Главной количественной характеристикой фрактального объекта является его *размерность*. Наиболее просто понятие размерности можно ввести как количество переменных (или измерений), необходимых для полного описания положения точки в пространстве. Так, для описания положения точки на плоскости необходимо указать две координаты, поэтому плоскость, так же как и любая другая гладкая поверхность, имеет размерность, равную 2, то есть двумерна. Описать положение точки на линии можно с помощью одной координаты, поэтому линия одномерна, ее размерность равна 1. Аналогично размерность точки равна нулю, а пространство, в котором мы все живем, трехмерно. Введенное таким интуитивным образом понятие размерности соответствует тому, что в математике называется *топологической размерностью* (обозначается D_T). Эта размерность всегда является целым числом.

Для фракталов же чаще всего характерна дробная[11], нецелая размерность. В соответствие с этим классическим подходом (размерность регулярных объектов) объект имеет n измерений, если его можно разбить на части гиперплоскостями, которые сами являются (n – 1)-мерными объектами. Таким образом, получается рекуррентное определение размерности: объемы – части пространства, поверхности – границы объемов, линии – границы поверхностей, а точки – границы линий; «промежутки» между целыми числами d следует «отдать» фрактальным (самоподобным) объектам (*фрактальные размерности*). «Самоподобию, в конце концов, все равно, целочисленный у нас показатель или нет» (Шредер, 2001, с. 165). *Будем считать объект, который можно воспроизвести путем увеличения какой-либо его части, самоподобным, или инвариантным при преобразовании подобия, т. е. фракталом.*

Фрактальность видовой структуры сообщества выражается в степенной зависимости между видовым богатством (S) и численностью сообщества (N, эквивалент масштаба):

$$S = N^k, \quad k = \ln S / \ln N, \tag{1}$$

где $0 \le k \le 1$ – предлагается Р. Маргалефом (1992, с. 143) рассматривать как индекс разнообразия: «...зависимость между S и N можно выразить следующим образом:

$S = N^0$ $S = N^k$ $S = N^1$

хемостат *обычная экосистема* музейная экспозиция

Степень k – прекрасный *индекс разнообразия*. Он находится в пределах между 0 и 1. Он может выражать связь с энергией (энергия, проходящая через систему, наибольшая в хемостате и нулевая в музее). Он не характеризует детали, но может выражать фрактальную самоорганизацию внутри системы».

Однако, как и любая фрактальная размерность, индекс $k = (\ln S) / (\ln N)$ не дает исчерпывающего количественного представления о видовой структуре биотического сообщества: формула Маргалефа констатирует лишь сам факт наличия вида в выборке, но не содержит, например, сведений о распределении видов по численности или о степени их доминирования. Наиболее общее описание внутреннего устройства самоподобных объектов позволяет дать *теория мультифракталов* (основные понятия и положения этой теории были введены Б. Мандельбротом в начале 70-х годов прошлого века), характеризуемых бесконечной иерархией размерностей; она достаточно подробно изложена Е. Федером (1991)

и Д. И. Иудиным (2006). *Мультифракталы* – неоднородные фрактальные объекты, для полного описания которых, в отличие от регулярных фракталов, недостаточно введения всего лишь одной величины (фрактальной размерности *D*), а необходим целый спектр таких размерностей, число которых, вообще говоря, бесконечно (это объясняется тем, что наряду с чисто геометрическими характеристиками, определяемыми величиной *D*, такие фракталы обладают и некоторыми статистическими свойствами).

Рассмотрим отличия монофрактального и мультифрактального подходов. Еще раз подчеркнем, что главной характеристикой фрактального множества является его размерность. Однако стандартная процедура определения фрактальной размерности не позволяет обнаружить различия между *однородными* и *неоднородными* (мультифрактальными) объектами. Для этого вводятся новые характеристики. При этом процедура определения размерности несколько усложняется: для каждой заполненной ячейки подсчитывается число содержащихся в ней точек, которое затем преобразуется в долю, где *N* – общее число точек. Далее используется полученный набор $\{p_i\}$.

Пусть набор $\{p_i = n_i/N$; n_i – число особей *i*-го вида, *N* – размер пробной выборки, а *i* пробегает значения от единицы до полного числа видов *S*, обнаруженных в пробе$\}$ характеризует относительные частоты распределения особей по видам. Введем моменты распределения особей по видам и выясним характер их поведения при увеличении численности *N*:

$$M_q = \sum_{i=1}^{S} p_i^{\,q} = N^{\tau(q)}$$

,

где $-\infty \le q \le \infty$ называется порядком момента, а показатель τ характеризует скорость изменения соответствующего момента при увеличении размера выборки. Второе равенство в этом выражении характеризует масштабную инвариантность фрактального объекта (скейлинг), является обобщением формулы Маргалефа (1) и, очевидно, совпадает с последней при $q = 0$.

Обобщенной размерностью Реньи (D_q) распределения является убывающая функция *q*, вводимая определением (Федер, 1991):

$$D_q = \lim_{N\to\infty}\left\{\frac{1}{1-q}\frac{\ln M_q}{\ln N}\right\} = \frac{\tau(q)}{1-q}$$

.

Обобщенные размерности Реньи не являются, строго говоря, фрактальными размерностями в общепринятом понимании этого слова. Поэтому наряду с ними используется так называемая *функция мультифрактального спектра* $f(\alpha)$, или «*спектр сингулярностей*». Для ее получения необходимо произвести *преобразование Лежандра* функции $\tau(q)$:

$$\begin{cases} \alpha(q) = -\dfrac{d}{dq}\tau \\ f(\alpha) = q\alpha + \tau \end{cases}.$$

При применении мультифрактального формализма к структуре сообщества это сообщество рассматривается как множество, состоящее из отдельных фрактальных подмножеств, которые можно интерпретировать как совокупности особей, относящихся к видам со сходной представленностью. Для таких подмножеств можно вычислить фрактальную размерность, которая и будет характеризовать видовое разнообразие. Именно такой смысл имеет ордината точек α на графике мультифрактального спектра; абсцисса же точек $f(\alpha)$ характеризует относительную представленность (долю) видов того или иного подмножества (рис. 4). Наличие на графике спектра точек, лежащих по оси α («индекс сингулярности») близко к нулю (1), означает присутствие в сообществе сильных доминантов (причем, чем меньше абсцисса точек, тем сильнее доминирование – сообщество B); наличие же точек, лежащих близко к единице, означает присутствие в сообществе редких видов (2; сообщество A). Площадь под кривой спектра $\int f(\alpha)$ можно интерпретировать как показатель, обратно пропорциональный выравненности видов в сообществе: чем она больше (сообщество A), тем меньше выравненность, и наоборот. Крайним вариантом выравненности является равнопредставленность видов; при этом весь спектр «схлопывается» в одну точку.

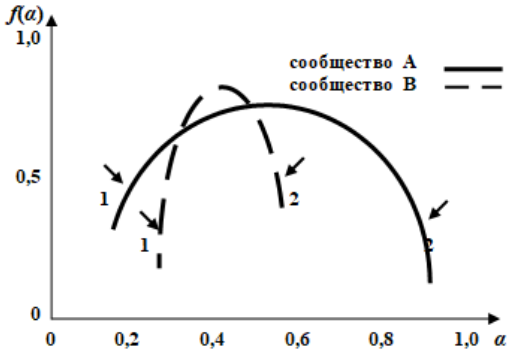


Рис. 4. Мультифрактальный спектр видовой структуры сообществ. По оси абсцисс отложен индекс сингулярности α, по оси ординат – значения функции мультифрактального спектра $f(\alpha)$

Fig. 4. Multi-fractal spectrum of species structure of communities. On the X-axis is singularity index a, on the Y-axis is the values of the function of multi-fractal spectrum f(a)

На практике величины D_q можно оценить, используя несколько различающихся значений N, по более простой формуле:

$$D_q = \frac{1}{1-q}\frac{\ln M_q}{\ln N}.$$

Примечательно, но факт: многие обобщенные размерности Реньи являются нормированными вариантами традиционных индексов видового разнообразия. Так, для $q = 0$ результат очевиден – это индекс Маргалефа-2:

$$D_0 = k_{Mar-2} = \frac{\ln S}{\ln N}.$$

Для $q = 0.5$,

$$D_{0,5} = \frac{\ln \mu}{\ln N}.$$

где μ – индекс Животовского.

Можно показать, что для $q = 1$,

$$D_1 = \frac{-\sum_{i=1}^{S} p_i \ln p_i}{\ln N} = \frac{\overline{H}}{\ln N},$$

где – есть не что иное, как *информационный индекс видового разнообразия Шеннона*.

Для $q = 2$,

$$D_2 = -\frac{\ln c}{\ln N}$$

где c – *индекс доминирования Симпсона – Джини*. Этот ряд можно продолжить и получить весь спектр обобщенных размерностей D_q для любых q в интервале от $-\infty$ до $+\infty$[12].

Мультифрактальный спектр видовой структуры сообщества (рис. 5) позволяет по-новому взглянуть на проблемы «индексологии». Действительно, используя для характеристики видовой структуры сообщества какой-либо индекс (пусть даже *очень корректный*), исследователь фактически описывает это сообщество одной точкой; фрактальный подход позволяет увидеть «портрет» сообщества в двухмерном пространстве $\{\alpha, f(\alpha)\}$. Естественно, что это открывает новые перспективы интерпретации экологической информации.

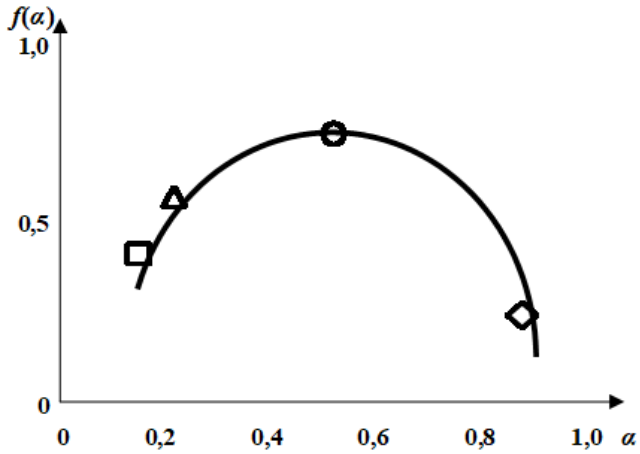


Рис. 5. Мультифрактальный спектр видовой структуры сообщества. Условные обозначения обобщенных фрактальных размерностей, соответствующих:

○ – видовому разнообразию по Маргалефу (D_0);

△ – видовому разнообразию по Шеннону (D_1);

□ – индексу доминирования по Симпсону (D_2);

◇ – доле редких видов (D_{-1})

Fig. 5. Multi-fractal spectrum of species structure of a community. Conventional signs of generalized fractal dimentions corresponding to:

○ – species diversity by Margalef (D_0);

△ – species diversity by Shennon (D_1);

□ – Simpson's index of domunance (D_2);

◇ – fraction of rare species (D_{-1}).

Флористический феномен Самарской Луки: фрактальная структура таксономического разнообразия

В качестве примера рассмотрим фрактальную структуру таксономического разнообразия по результатам исследования флоры Самарской Луки (Гелашвили и др., 2010б, 2011, 2013а).

Объект исследования

Самарская Лука представляет собой излучину Волги в среднем течении общей площадью свыше 1.5 тыс. км^2 (Рощевский, 1996), образующую как бы полуостров. С трех сторон она ограничена акваториями Саратовского (долина Волги) и Куйбышевского (долина Волги и ее притока Усы) водохранилищ. Центральная и южная части полуострова уплощены, представляют собой пологонаклонное плато с абсолютными отметками от 150 до 200 м над уровнем моря, со слабым падением пластов с севера на юг, густо изрезанное многочисленными древними долинами. Северная часть представляет собой горный массив, известный под названием Жигули, или Жигулевские горы, где абсолютные отметки достигают 370 м над уровнем моря (Саксонов, 2006).

Знакомство с флорой Самарской Луки изумляет ботаников не только большим числом видов, населяющих эту территорию, но и разнообразным ее составом. Прежде всего это относится к группе эндемичных видов (в общем списке эндемиков разного ботанико-географического ранга – 102 вида), включающих редкую для равнинных флор подгруппу узколокальных эндемиков. Особую ценность природному комплексу Самарской Луки придают виды, классические места произрастания которых расположены здесь. Вряд ли какая-либо еще равнинная территория площадью немногим более 150 тыс. га сможет

конкурировать с Самарской Лукой по плотности типовых территорий (по количеству новых для науки таксонов). В данное время выявлен 21 таксон, описанный по сборам с этой территории: 5 – в ранге вариаций и 16 – в ранге вида.

При разработке флористического районирования Самарской Луки основополагающим было принято ландшафтное районирование (Мельченко, 1991), т. к. оно учитывает литогенную основу, почвенный покров и биоту (Саксонов, 1996). На Самарской Луке выявлено семь *элементарных флористических районов*, границы которых совпали с соответствующими ландшафтами: Жигулевский (Ж), Винновский (Вин.), Александровский (А), Переволокско-Усинский (П.-У.), Шелехметский (Ш), Волжский (Вол.), Рождественский (Р). Главным критерием выделения элементарных флористических районов послужил анализ видового состава флоры Самарской Луки и особенности распространения некоторых ее элементов – эндемичных, реликтовых, редких и малочисленных видов (Саксонов, 1996). Согласно уровням организации флористических комплексов, уровню конкретной флоры или элементарному флористическому району соответствует уровень ландшафтной организации – ландшафт (Лукичева, Сабуров, 1969; Саксонов, 2006). Таким образом, можно предположить, что на территории Самарской Луки различаются семь конкретных флор. Количественная оценка степени различия флор с точки зрения их пространственного разнообразия была проведена с помощью параметра z Престона (Preston, 1962; Иванова и др., 2006). Престон теоретическим путем установил критическую или пороговую величину $z = 0.27$. При значении $z > 0.27$ сравниваемые флоры являются изолированными.

Анализ показал, что почти все районы Самарской Луки различны между собой настолько, что могут называться конкретными флорами. Не достигает названного числового порога лишь различие между Переволокско-Усинским и Александровским районами, причем разница между Переволокско-Усинским и Винновским достаточно велика ($z = 0.35$). Видимо, граница проходит через Александровский флористический район. Следовательно, на территории Самарской Луки можно наблюдать шесть районов, которые могут быть названы конкретными флорами.

Таким образом, Самарская Лука по флористической структуре представляет собой очень неоднородное образование. На ее территории только шесть флористических районов могут быть названы конкретными флорами. Седьмой флористический район – Александровский – представляет собой «пограничный» по отношению к соседним с ним Переволокско-Усинским и Винновским районам (Саксонов, 2006). Группы сухопутных и прибрежно-водных районов показывают между собой достаточную степень различия, чтобы называться изолятами, т. е. «экологическими сообществами с более или менее отчетливо выраженными границами» (Уилкокс, 1983, с. 117).

Правило Виллиса

Большинство авторов при анализе таксономического разнообразия опираются на *правило* (*закон*) *Виллиса*, аппроксимирующее взаимосвязь между числом таксонов и их объемом ранговым распределением (Willis, 1940; Майр, 1971; Численко, 1977; Кафанов, Суханов, 1981; Филиппов, 1984; Поздняков, 2005 и др.). Напомним, что ранговое распределение представляет собой преобразованный вектор численностей: наиболее обильной группе присваивается первый номер, следующей по численности группе – второй и так далее до наименее обильной группы, номер которой совпадает с общим числом анализируемых групп. Известно, что исторически ранговые распределения обычно связывают с именем итальянского экономиста и социолога В. Парето ([Vilfredo Pareto, 1848–1923]; т. н. *принцип Парето*). Принцип Парето гласит, что небольшая доля причин, вкладываемых средств или прилагаемых усилий, отвечает за большую долю результатов, получаемой продукции или заработанного вознаграждения. Часто принцип Парето называют *принципом 80/20* (или, что не принципиально, 20/80). Действительно, 20% ассортимента продукции дают обычно 80% общего объема продаж в денежном выражении; 20 % преступников совершают 80 % преступлений; 80 % всех ложных тревог при срабатывании противоугонной сигнализации вызывается 20 % возможных причин и т. д. Принцип 80/20 говорит о том, что если мы изучим и проанализируем два набора данных, относящихся к причинам и результатам, то, скорее всего, мы получим картину несбалансированности. Численно этот дисбаланс может составлять 65/36, 70/30, 95/5 или принимать любые другие значения. При этом сумма двух чисел в подобных соотношениях не обязательно должна быть равна 100.

Широкую известность приобрел частный случай распределения Парето, изученный в 1949 г. профессором Гарвардского университета Дж. К. Ципфом [George Kingsley Zipf,

1902–1950], который показал, что если взять достаточно длинный текст или группу текстов (например, все пьесы Шекспира), то распределение слов в нем по частоте их встречаемости также подчиняется распределению Парето.

Распределение Парето, равно как и упоминаемые в литературе и отличающиеся деталями распределения Ципфа, Ципфа – Парето и Ципфа – Парето – Мандельброта, достаточно просто описывается математически. Так как в двойных логарифмических координатах оно представляет собой прямую, то, например, для модели распределения богатства среди населения отдельной страны уравнение можно записать в следующей форме:

$\ln M(i) = a - b \times \ln i$,

где i – ранг социальной группы; $M(i)$ – финансовые ресурсы, находящиеся в распоряжении этой группы; a и b – константы.

Потенцируя это выражение, получим уравнение

$M(i) = A \times i^{-b}$.

Величина A в этом уравнении есть доля богатства, находящегося в распоряжении первой по рангу группы. Величина b – тангенс угла наклона прямой – характеризует степень неравенства распределения богатств. При $b \to \infty$ практически все национальное достояние находится в распоряжении первой по рангу группы. Если $b \to 0$, то богатство примерно поровну распределено между всеми социальными группами. В экологии ранговые распределения под названием «кривые доминирования-разнообразия» по обилию того или иного вида характеризуют его успешность в конкуренции с другими видами за имеющийся в экосистеме ограниченный ресурс (Motomura, 1932; MacArthur, 1960; Рябко и др., 1978; Федоров, 1978). Теоретические модели, описывающие зависимость между числом видов и размером сообщества, также являются одной из форм представления видовой структуры сообщества. А. П. Левичем (1980) была показана эквивалентность всех этих типов описания видовой структуры, сформулировано правило экологической неаддитивности и разработан способ перевода ранговых распределений в зависимости числа видов в сообществе от числа организмов, названные функциями экологической неаддитивности.

В контексте таксономического разнообразия правило Виллиса связывает число таксонов и их объем, например, небольшое число родов представлено большим числом видов, тогда как большинство родов включают один-два вида (Willis, 1940; Численко, 1977; Кафанов, Суханов, 1981 и др.). Правило Виллиса в большинстве случаев справедливо для таких таксономических категорий, как виды, роды, отряды (порядки), тогда как для классов, типов и царств, в силу их малочисленности, подобные зависимости являются статистически некорректными. В качестве примера приведем зависимость «число родов – число видов» в билогарифмических координатах (рис. 6) из работы Willis (1940). В натуральных координатах графическая зависимость между числом таксонов и их объемом изображается т. н. вогнутой кривой систематиков, т. е. «распределением Парето или Ципфа», синонимом которым Мандельброт (2002) считает термин «асимптотически гиперболическое распределение».

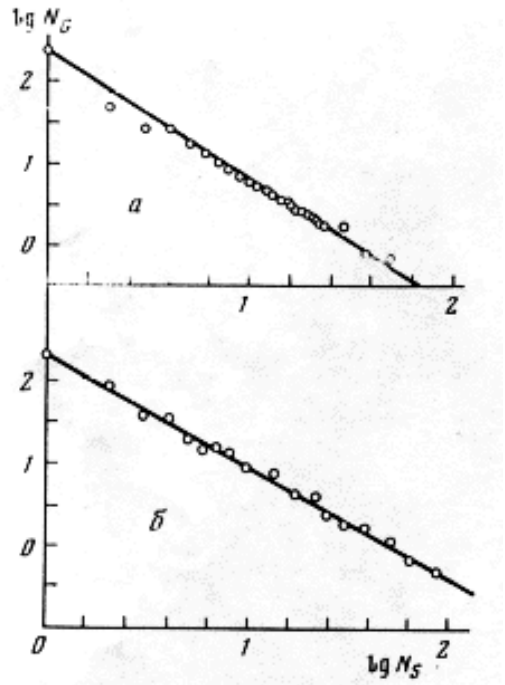


Рис. 6. Число родов N_G в зависимости от содержащихся в них видов N_S (по: Willis, 1940): *а* – семейство мареновых (Rubiaceae); *б* – семейство листоедов (Chrysomelidae); ось абсцисс – lg N_S, ось ординат – lg N_G (цит. по: Кафанов, Суханов, 1981).

Fig.6. The number of taxa NG depending on contained species NS (by Willis, 1940): a - madder family (Rubiaceae); b - chrysomelid beetles (Chrysomelidae). X-axis - Lg NS, Y-axis - lg NG (quoted after Kofanov, Sukhanov, 1981)

Отношение специалистов к правилу Виллиса колеблется от категорического отрицания (Кафанов, Суханов, 1981) до сдержанного оптимизма с элементами фрактальной фразеологии (Поздняков, 2005). Рассмотрим эти крайние точки зрения подробнее. Критика правила Виллиса (Кафанов, Суханов, 1981, с. 349) сводится к отрицанию его биологического смысла, авторы полагают: «...тот факт, что результаты таксономических исследований удовлетворительно описываются законом Ципфа, свидетельствует, по нашему мнению, что объем надвидовых таксонов главным образом определяется соображениями удобства». К такому выводу авторы приходят, отталкиваясь от основной теоретической предпосылки в своей работе: «...учитывая таксономическую и информационную равноценность видов одного рода, количество информации *h*, содержащейся в данном роде, с точностью до линейных преобразований может быть аппроксимировано формулой Хартли (частный случай уравнения Шеннона): $h = lnN$, где N – число видов в роде».

Действительно, *энтропия Хартли* задает максимально возможную неопределенность в системе из N ячеек для двухбуквенного алфавита, равную N бит, при равной вероятности ($p = const$) их появления. Однако, если вероятности появления символов в сообщении не равновероятны, то для вычисления средней неопределенности используется *информационная энтропия Шеннона*. Вряд ли можно согласиться с мнением Кафанова и Суханова, что в «книге природы» частота встречаемости символов – «видов» – равновероятна. Следовательно, основной вывод авторов о субъективизме в обосновании объемов надвидовых таксонов базируется на некорректной исходной посылке.

Безусловно, более перспективным и продуктивным является высказанное А. А. Поздняковым (2005) предположение о фрактальности *Естественной системы*, понимаемой как упорядоченная совокупность таксонов. Естественная система, по мнению автора, представляет собой биологическое разнообразие, и с этим трудно не согласиться. К сожалению, попытка автора подвести под высказанный тезис некоторое теоретическое обоснование представляется неудачной. Дело даже не в отсутствии математического базиса, а, скорее, в эклектичности рассуждений о топологических и фрактальных размерностях.

Особо следует остановиться на работе Ю. Пузаченко и А. Пузаченко (1996), в которой авторы, по-видимому, первыми в отечественной литературе акцентировали внимание на

аспектах самоподобия в контексте биоразнообразия на примере таксономической структуры классов Aves и Mammalia. К сожалению, эту попытку удачной назвать нельзя в силу следующих причин. *Во-первых*, непонятно, на базе каких мультифрактальных множеств авторы развивают декларированный ими «иконографический» подход. Семантика – это изучение смысла и значения конструкций формализованного языка теории. Для того чтобы говорить о мультифрактальности или хотя бы самоподобии конструкций формализованного языка, необходимо как минимум ввести соответствующую метрику. Авторы, однако, предлагают читателям лишь информационную меру, вообще говоря, далекую от семантики. *Далее*, отождествляя в пределе роста числа независимых реализаций два различных подхода к изучению семантики биоразнообразия – термостатистический (вольный авторский симбиоз понятий «термодинамический» и «статистический») и иконографический, авторы допускают существенную ошибку. Дело в том, что фрактальные структуры принципиально не являются и не могут являться состояниями термодинамического равновесия рассматриваемых систем. Они являются следствием сложнейшей нелинейной динамики открытых систем, где медленно изменяющаяся внешняя энергетическая накачка уравновешена процессами быстрой внутренней диссипации.

В рассматриваемом плане гораздо более продвинутыми являются работы B. Burlando (1990, 1993), которые, видимо, были незнакомы А. А. Позднякову. Б. Бурландо (Burlando, 1990) изучал ранговые распределения 44 списков видов, включающих следующие группы организмов: микроорганизмы, грибы, растения, насекомые, рыбы, амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие. Как и требует правило Виллиса, распределения имели гиперболический вид в натуральных координатах и линейный характер с отрицательными наклонами в билогарифмических координатах. Он полагает, что значения наклонов (по модулю) соответствуют фрактальной размерности D таксономических групп, при этом значение размерности является характерным для разных таксономических групп (и групп разного систематического уровня). Так, значение размерности D больше для морских организмов по сравнению с наземными. Для позвоночных значение D выше, чем для беспозвоночных. При этом для морских рыб $D > 2$, в то время как птицы и млекопитающие имеют значения $D = 1.66–1.67$. Наконец, у амфибий и рептилий отмечены самые низкие значения фрактальной размерности D. При обсуждении этих результатов вполне уместно привести точку зрения Мандельброта (2002, с. 475) относительно асимптотически гиперболических распределений: «...данные, которыми нам приходится оперировать, представляют собой весьма разнородную смесь. Поэтому распределение данных является результатом совместного действия базового фиксированного "истинного распределения" и в высшей степени изменчивого "фильтра"... я отмечаю, что асимптотически гиперболические распределения с $D < 2$ очень "крепки" в этом смысле, т. е. многие самые разнообразные фильтры практически не изменяют их асимптотического поведения. С другой стороны, почти все прочие распределения таким свойством не обладают. Следовательно, гиперболическое истинное распределение *можно* наблюдать всегда: всевозможные наборы искаженных данных предполагают одно и то же распределение с одинаковым показателем D. При попытке применить тот же подход к большинству других распределений мы получим "хаотически" несовместимые результаты». Иными словами, практической альтернативой асимптотически гиперболическому распределению является не какое-то другое распределение, но «хаос». Таким образом, значение $D < 2$ является верификацией истинности гиперболической формы рангового распределения таксономического разнообразия.

Кроме того, по мнению Бурландо, значение D для разных таксономических категорий может служить отражением их эволюции. Так, высокое значение размерности $D > 2$ для морских рыб можно объяснить резким увеличением их таксономического разнообразия в кайнозое. У тетрапод более низкие значения D для амфибий и рептилий, по сравнению с птицами и млекопитающими, объясняются разными путями адаптивной радиации этих групп в постмезозойский период.

Несомненный интерес представляет применение фрактального подхода к анализу эволюционных процессов. Так, Бурландо (Burlando, 1993) при анализе таксономии ископаемых остатков, филогенетических систематик и сравнении разных уровней таксономической иерархии обнаружил, что частотное распределение субтаксонов в таксонах описывается гиперболической кривой, тем самым подтверждая фрактальную модель.

Рассмотрим результаты применения правила Виллиса к анализу таксономического разнообразия флоры Самарской Луки, включающей 1302 вида сосудистых растений,

принадлежащих к 505 родам (табл. 2). В данном случае речь идет об экстенсиональном (Buck, Hull, 1966) определении таксона родового ранга, т. е. эмпирическом определении объема таксона путем указания (перечисления) содержащихся в нем видов (табл. 3).

Таблица 2. Число родов и видов сосудистых растений в элементарных флористических районах Самарской Луки

Элементарный флористический район	**Число родов**	**Число видов**
Жигулевский (Ж)	366	815
Винновский (ВИН)	357	778
Александровский (АЛЕ)	358	744
Переволокско-Усинский (ПЕУ)	323	654
Шелехметский (ШЕЛ)	240	460
Рождественский (РОЖ)	355	731
Волжский (ВОЛ)	276	531
Самарская Лука в целом	505	1302

Таблица 3. Количественные соотношения таксономических категорий видового и родового рангов сосудистых растений Самарской Луки

Категории	**Число таксонов**																	
Род	1	1	1	1	3	3	2	4	4	3	9	9	8	14	34	43	98	267
Вид	41	19	17	16	15	14	13	12	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1

Для флоры Самарской Луки зависимость между числом таксонов и их объемом удовлетворительно описывается степенной функцией, график которой имеет вид «вогнутой кривой систематиков» в обычных и билогарифмических координатах (рис. 7), подтверждая справедливость правила Виллиса (ср. с рис. 6). Заметим, что формально указанные выше зависимости не являются ранговыми распределениями в каноническом виде, поскольку по оси абсцисс отложены не ранги, а число видов, входящих в тот или иной род. Для построения ранговых зависимостей преобразуем данные табл. 3 таким образом, что наиболее обильный род *Carex,* состоящий из 41 вида, получает первый ранг и т. д. (табл. 4). Полученные ранговые распределения в натуральных и полулогарифмических координатах также не противоречат правилу Виллиса (рис. 8).

Таблица 4. Ранговое распределение числа родов (N_G) сосудистых растений Самарской Луки по числу входящих в них видов (N_S)

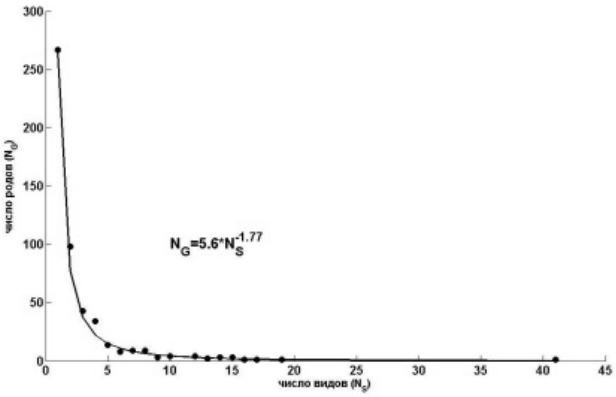
Номер ранга рода	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
N_S	41	19	17	16	15	14	13	12	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1

Не вдаваясь в подробности биологической содержательности ранговых распределений, рассмотренных ранее разными авторами, отметим, что, несмотря на широкое применение, метод ранговых распределений достаточно уязвим с точки зрения статистической обоснованности. Н. Г. Булгаков с соавторами (2003) весьма подробно анализирует *pro et contra* применения ранговых распределений в их каноническом виде.

Основные замечания и претензии сводятся к следующему. На каком основании первый ранг приписывается наиболее обильной группе? Более естественным явилось бы ранжировать группы по возрастанию их обилия, как это принято при построении ранговых статистик. Кроме того, поскольку ранги откладывают по оси абсцисс, то в силу устойчивой математической традиции это означает, что ранг рассматривается как независимая

переменная, а обилие соответствующей группы – как зависимая переменная. Однако очевидно, что ранг определяется самим исследователем в зависимости от обилия группы. Наконец, более серьезные претензии могут быть предъявлены к правомерности применения регрессионного анализа для получения уравнения связи между обилием группы и его рангом. Одно из требований к переменным, предусмотренное теорией регрессионного анализа, заключается в том, что независимая переменная должна быть детерминированной и непрерывной величиной, что не выполняется для дискретных рангов. К сожалению, нельзя не согласиться с выводом авторов, что в подавляющем большинстве случаев применения регрессионного анализа к экспериментальным данным экологических исследований теоретические требования к переменным не выполняются. Подводя итог критическому анализу ранговых распределений (Булгаков и др., 2003, с. 168), авторы подчеркивают, что «ранговые распределения в их традиционной форме являются, по сути, обычными эмпирическими функциями распределения, только построенными, так сказать, "задом наперед"».

а



б

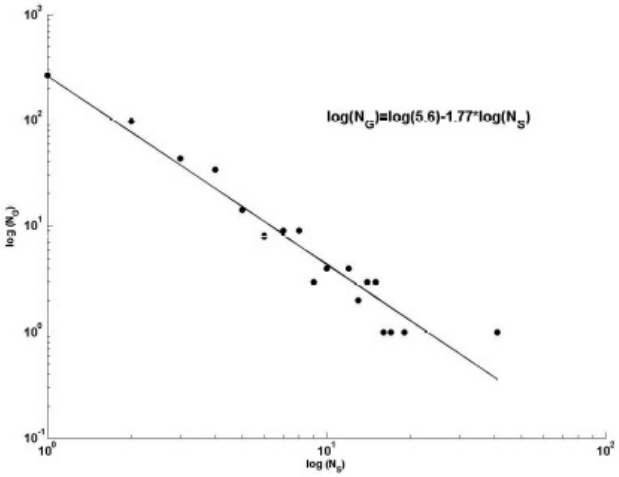
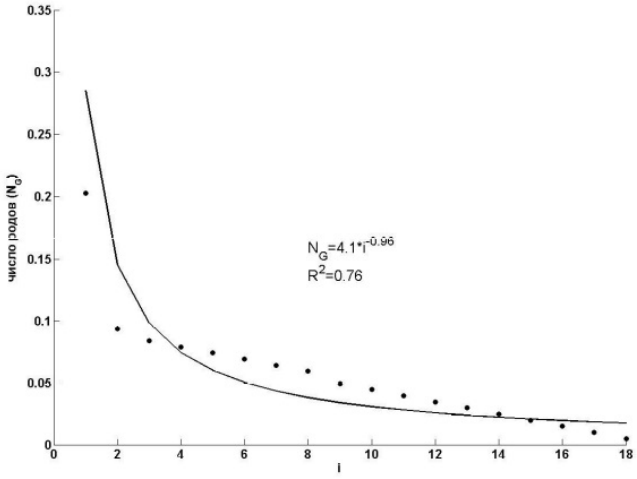


Рис. 7. Зависимость числа родов (N_G) сосудистых растений Самарской Луки от числа содержащихся в них видов (N_S) в натуральных (а) и билогарифмических (б) координатах

Fig.7. Dependence of taxa number (NG) of vascular plants of Samarskaya Luka on the number of contained species (NS) in natural (a) and log-log (b) coordinates

а



б

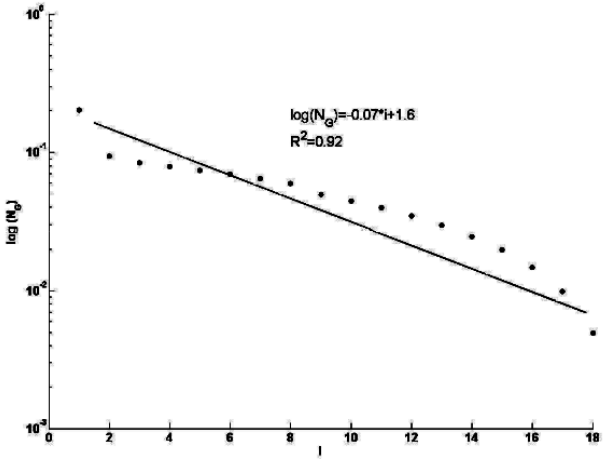


Рис. 8. Ранговое распределение числа родов (N_G) сосудистых растений Самарской Луки в зависимости от числа содержащихся в них видов (N_S) в натуральных (а) и полулогарифмических (б) координатах (*i* – номер ранга)

Fig. 8. Rank distribution of taxa number (NG) of vascular plants of Samarskaya Luka depending on the number of contained species (NS) in natural (a) and semilogarithmic (b) coordinates (i - rank number)

Ранговые распределения и «вогнутые кривые систематиков» фиксируют лишь «статический таксономический портрет» сообщества и не дают ответа на вопрос: как будет изменяться число родов по мере того, как в сообществе будут находиться (встречаться) новые виды? Напомним, что в рамках экстенсиональной характеристики таксона его объем фактически ограничивается лишь теми видами, которые реально известны систематику (Шаталкин, 1995). В то же время выяснение закономерности, которой подчиняется рост числа родов при увеличении числа видов, т. е. «динамический таксономический портрет», может оказаться полезным при анализе структурно-функциональной организации сообщества, в том числе и в прогностическом плане.

Список публикаций к настоящей статье однозначно свидетельствует о том, что признание фрактальной организации видовой структуры биотического сообщества можно считать свершившимся фактом (Гелашвили и др., 2007в, 2008в, 2009а, 2010б, 2013а, б; Якимов и др., 2014б, Yakimov et al., 2014 и др.). С физической точки зрения это вполне естественно, поскольку сильно неравновесные системы, так или иначе связанные переносом интенсивных потоков вещества, энергии, заряда, обладают имманентной структурной универсальностью и являются фракталами. Потоки энергии и вещества, проходящие через открытые системы, обеспечивают возникновение в них эффектов самоорганизации – образования макроскопических диссипативных структур. Эти структуры очень часто демонстрируют в широком диапазоне параметров *пространственно-временной скейлинг* – свойство самоподобия или масштабной инвариантности – один из фундаментальных видов

симметрий физического мира, играющих формообразующую роль во Вселенной. Пространственно-временной скейлинг характеризуется сильными, спадающими по степенному закону, корреляциями, которые типичны для критических явлений. Поэтому качественно динамика подобных систем производит впечатление самоорганизованного и самонастраивающегося критического режима. Явления такого рода были объединены недавно общим наименованием систем с самоорганизованной критичностью (self-organized criticality; Bak et al., 1988). Самоорганизованная критичность соединяет в себе два направления современной физической парадигмы – самоорганизацию и критические явления, и актуализирует новый подход к анализу сложного поведения нелинейных распределенных систем. Этот новый подход связывает динамику критических флуктуаций с появлением фракталов в конфигурационном пространстве нелинейной распределенной системы при кинетическом фазовом переходе. Все это в полной мере относится к биоэкологическим системам (Иудин, 2006). Более того, постановка вопроса о фрактальной структуре биотического сообщества является вполне логичной и в контексте дискуссии о видовом насыщении сообществ (Джиллер, 1988; Бигон и др., 1989 др.). Именно степенной закон, не предполагающий насыщения функции $f(x)$, учитывает вклад редких видов, или видов с «единичной численностью» (Rozenzweig, 1975), не противоречит «правилу экологической неаддитивности» (Левич, 1980) и, наконец, дает возможность применить фрактальный формализм для характеристики видовой структуры сообщества.

Мы полагаем, что вышеприведенная точка зрения относительно фрактальной природы видового разнообразия биотического сообщества в полной мере относится и к «таксономическому разнообразию», поскольку последнее должно реально отражать природную структурную иерархию биологических систем разного ранга, т. е. уже упоминавшуюся Естественную систему (Поздняков, 2005). Однако, в отличие от Позднякова (2005), опирающегося при обосновании Естественной системы как фрактала на структурное подобие, выражающееся в ранговых распределениях таксонов по их объему либо дифференциальных признаков по частоте их использования, а также других авторов, использующих косвенную аргументацию (Burlando, 1991, 1993; Ю. Пузаченко, А. Пузаченко, 1996), мы намерены продемонстрировать прямые доказательства фрактальной структуры таксономического разнообразия на основе классических представлений фрактальной геометрии и мультифрактального анализа (Федер, 1991; Мандельброт, 2002; Иудин, 2006).

Фрактальный анализ таксономического разнообразия флоры Самарской Луки

При знакомстве с фракталами центральной оказывается формообразующая идея самоподобия, суть которой сводится к репликации фрагмента структуры в ее целое при воспроизведении свойств целого в каждом фрагменте. Ранее нами были разработаны методологические основы фрактальной теории видовой структуры сообщества (Гелашвили и др., 2013а, б), что позволило адаптировать существующий математический аппарат и логику обоснований для анализа фрактальной структуры таксономического разнообразия. С математической точки зрения фрактальный объект оказывается инвариантным (демонстрирует скейлинг, или масштабную инвариантность) относительно масштабных изменений (растяжений и сжатий) пространства. Так, например, при фрактальном анализе видовой структуры сообщества математическим выражением этого факта (скейлинга) является степенная зависимость числа видов (S) от численности (N) сообщества

$$S = N^k, \quad k = \ln S / \ln N, \qquad (2)$$

где $0 \leq k \leq 1$ предлагается Маргалефом (1992) рассматривать как индекс разнообразия. Выражение (1) эквивалентно утверждению о самоподобии системы. Оно показывает, что структура сообщества инвариантна относительно преобразования его численности, выступающей в данном случае эквивалентом масштаба. Следует отметить, что все алгоритмы расчета фрактальной размерности основаны на степенных законах. Такого рода зависимости характерны для фракталов и являются математическим выражением их свойства самоподобия. Однако это свойство у реальных природных фракталов выполняется лишь на некотором конечном характерном диапазоне масштабов, вне этого диапазона самоподобие и фрактальные свойства пропадают.

Для таксономического разнообразия, рассматриваемого в координатах «число родов, NG» – «число видов, NS», зависимость (2) может быть записана в виде:

$$N_G = N_S^k, \quad k = \ln N_G / \ln N_S.$$

При этом все вышеприведенные рассуждения остаются в силе, и число видов (NS) в данном случае также является эквивалентом масштаба.

Рассмотрим этот вопрос подробнее. Нас интересует, насколько структура таксономического разнообразия инвариантна относительно преобразования его масштаба, выражаемого через рост числа видов. Для решения этого вопроса воспользуемся данными табл. 3 и преобразуем их для построения кумулятивной кривой зависимости накопления числа родов при кумулятивном накоплении числа видов (см. табл. 4), что в рассматриваемом контексте эквивалентно увеличению масштаба. Алгоритм кумулятивного накопления родов или видов прост. Например, очевидно, что «накопленное» число одно- и двувидовых родов равно их сумме – 365, при этом в состав этих родов входит 463 вида (табл. 5). График зависимости «число родов, *NG*» – «число видов, *NS*» (см. рис. 4) удовлетворительно аппроксимируется степенным законом, как в натуральных, так и в билогарифмических координатах. Показатель $k = 0.377$ можно трактовать как соответствующую фрактальную размерность: число элементов таксономического разнообразия (родов) меняется по степенному закону с дробным показателем k при увеличении размеров системы, т. е. с ростом числа видов. Этот факт указывает, что процесс роста числа родов есть процесс самоподобный, а следовательно, проявляет свойства фрактала.

Таблица 5. Накопление числа родов сосудистых растений Самарской Луки при увеличении видового богатства

А	267	463	592	728	798	864	909	981	1008	1048	1096	1122	1164	1209	1225	1242	1261	1302
Б	267	365	408	442	456	464	473	482	485	489	493	495	498	501	502	503	504	505
В	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	13	14	15	16	17	19	41

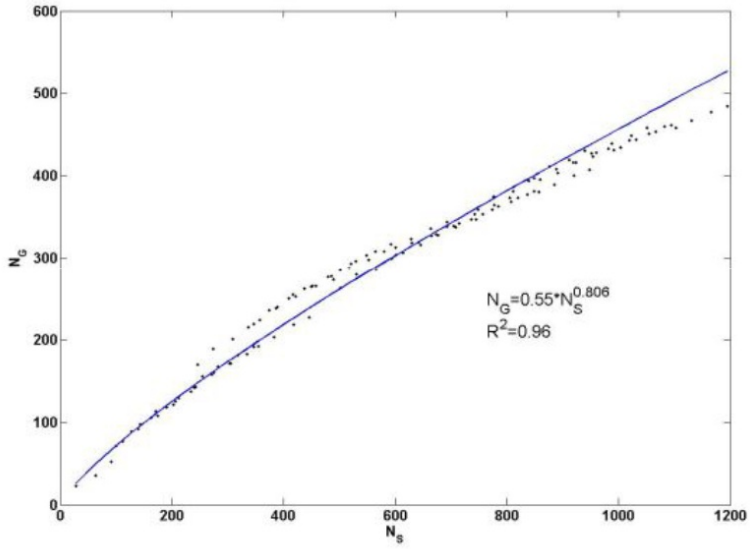
Примечание. А – кумулятивное накопление видов; Б – кумулятивное накопление родов; В – число видов в роде.

Следует подчеркнуть, что рассмотренные выше примеры и теоретические положения использованы для характеристики только одного из компонентов таксономического разнообразия – числа родов. Соответствующим математическим образом являются т. н. монофракталы, т. е. множества, характеризующиеся единственным параметром – фрактальной размерностью. В рассматриваемом примере показатель k соответствует фрактальной размерности, применяемой при описании т. н. регулярных фракталов. В рамках такого описания роли отдельных родов в формировании таксономического разнообразия нивелированы: зависимость фиксирует лишь факт наличия того или иного рода в выборке, игнорируя его объем, т. е. наполненность видами.

Вместе с тем сама по себе фрактальная размерность не дает исчерпывающего количественного представления о структуре самоподобного объекта: множества с одинаковой фрактальной размерностью могут иметь различную структуру. В реальности мы имеем дело с принципиально неоднородным распределением видов по родам анализируемой выборки, что и констатирует правило Виллиса. Для учета гетерогенности таксономического разнообразия необходим переход от анализа числа родов к анализу их относительных представленностей видами и, соответственно, от монофрактального анализа к мультифрактальному.

Это обстоятельство указывает на необходимость использования теории мультифракталов – неоднородных фрактальных объектов, для полного описания которых, в отличие от регулярных фракталов, недостаточно введения всего лишь одной величины, его фрактальной размерности, а необходим целый спектр таких размерностей, число которых, вообще говоря, бесконечно.

а



б

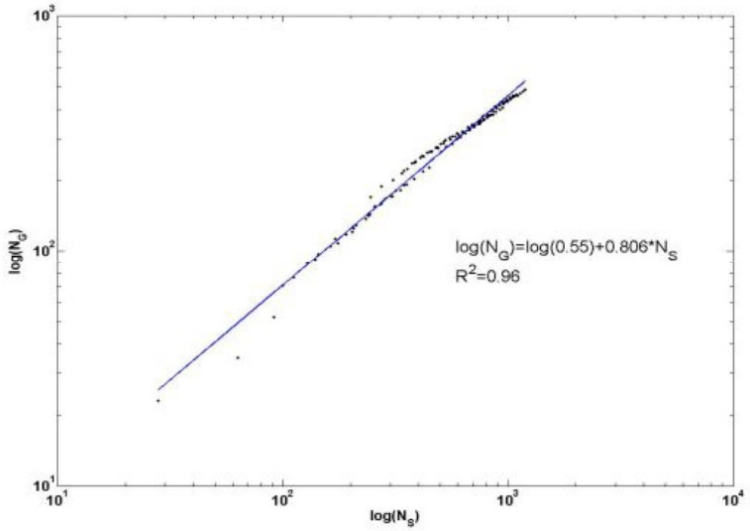


Рис. 9. Графики накопления числа родов сосудистых растений Самарской Луки при увеличении видового богатства в натуральных и билогарифмических координатах
Fig. 9. Graph of accumulation of taxa number of vascular plants of Samarskaya Luka in increasing species richness in natural and log-log coordinates

Пусть набор $\{pi\}$ характеризует относительные частоты распределения видов по родам: $p_i = n_i/N_S$, где n_i – число видов i-го рода, N_S – общее число видов в выборке, а i пробегает значения от единицы до полного числа видов N_S, обнаруженных в выборке. Введем моменты распределения видов по родам и выясним характер их поведения при увеличении численности N_S:

$$M_q = \sum_{i=1}^{N_G} p_i^q = N_S^{\tau(q)}, \quad (3)$$

где $-\infty \le q \le +\infty$ называется порядком момента, а показатель τ характеризует скорость изменения соответствующего момента при увеличении размера выборки.

Второе равенство в выражении (3) характеризует масштабную инвариантность фрактального объекта (скейлинг).

Для построения мультифрактального спектра таксономического разнообразия сначала необходимо проверить гипотезу о степенном характере скейлинга. Для этого рассмотрим, как ведут себя моменты M_q при асимптотическом увеличении числа видов.

В табл. 6 приведены данные, необходимые для построения матрицы моментов. Исходно

мы имеем данные по числу видов в родах для 7 флористических районов, рассматриваемых как выборки, или пробы. Для построения адекватного спектра этого числа выборок недостаточно, поэтому применяется следующая процедура. К исходному числу проб (флористических районов) мы добавляем пробы, полученные в результате суммирования комбинаций исходных проб. Комбинации составлялись исходя из сходства флористических районов. Анализ сходства (рис. 10) приведен в работе (Иванова и др., 2006) и основан на показателе Престона (Preston, 1962).

Таким образом, в дополнение к 7 исходным пробам мы получаем еще 6 дополнительных: [3 4] [5 7] [5 7 6] [2 3 4] [1 2 3 4] [1 2 3 4 5 6 7]. Следующий шаг: вычисление набора моментов M_q ($-6 \le q \le +6$) для каждой пробы (рис. 11). Значения наклонов графиков $M_q(N)$ составляют вектор $\tau(q)$.

Обобщенной размерностью D_q (*обобщенной размерностью Реньи*) распределения является убывающая функция q, вводимая определением (Федер, 1991):

$$D_q = \lim_{N\to\infty}\left\{\frac{1}{1-q}\frac{\ln M_q}{\ln N}\right\} = \frac{\tau(q)}{1-q}.$$

Таблица 6. Данные по распределению видов по выборкам

	Род	**Номера элементарных флористических районов*, составивших пробу**							**Номера элементарных флористических районов, вошедших в объединенную пробу**					
		1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**		**[5 7]**		**[1 2 3 4]**	**[1 2 3 4 5 6 7]**	**Общее число видов**
1	*Equisetum*	3	1	0	0	1	0	0	…	1	…	4	5	5
2	*Hippochaete*	2	0	0	0	0	0	0	…	0	…	2	2	2
3	*Asplenium*	0	0	0	1	0	0	1	…	1	…	1	2	2
4	*Botrychium*	0	0	0	0	1	0	0	…	1	…	0	1	1
5	*Dryopteris*	1	1	1	0	0	0	0	…	1	…	3	3	3
6	*Polystichum*	0	0	0	0	0	0	1	…	1	…	0	1	1
…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…	…
500	*Parietaria*	0	0	0	0	0	0	1	…	1	…	0	1	1
501	*Urtica*	0	3	0	0	0	0	1	…	1	…	3	4	4
502	*Valeriana*	0	2	0	0	1	0	0	…	1	…	2	3	3
503	*Viburnum*	0	1	0	0	0	0	0	…	0	…	1	1	1
504	*Viola*	0	5	0	0	2	1	3	…	6	…	5	11	11
505	*Parthenocissus*	0	1	1	0	0	0	0	…	0	…	3	2	2
	Число видов в пробе	**63**	**502**	**246**	**28**	**143**	**100**	**112**	**…**	**565**	**…**	**983**	**1302**	**1302**

Примечание. * 1 – Жигулёвский район; 2 – Винновский район; 3 – Александровский район; 4 – Переволокско-Усинский район; 5 – Шелехметьевский район; 6 – Рождественский район; 7 – Волжский район.

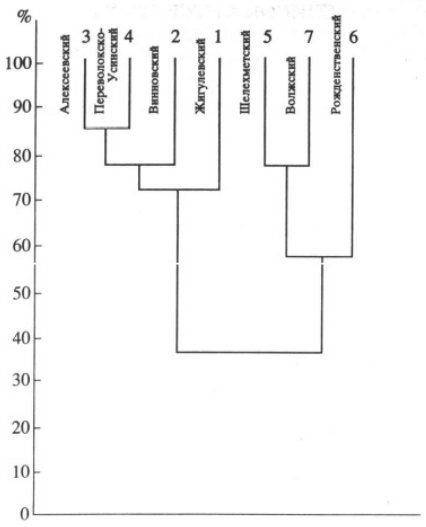


Рис. 10. Сходство флористических районов Самарской Луки
Fig.10. Similarity of floristic areas of Samarakaya Luka

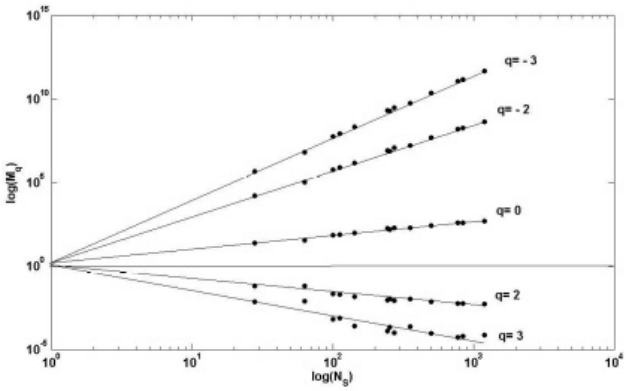


Рис. 11. График поведения моментов M_q при росте числа видов
Fig.11. Graph of behavior of moments MQ in increasing the number of species

Примечательно, что многие обобщенные размерности Реньи являются нормированными вариантами традиционных индексов видового разнообразия (об этом говорилось и в первой лекции (Розенберг, 2007)). Обобщенные размерности Реньи не являются, строго говоря, фрактальными размерностями в общепринятом понимании этого слова. Поэтому наряду с ними используется так называемая функция мультифрактального спектра $f(\alpha)$, или «спектр сингулярностей». Для ее получения необходимо произвести преобразование Лежандра функции $\tau(q)$:

$$\begin{cases} \alpha(q) = -\dfrac{d}{dq}\tau \\ f(\alpha) = q\alpha + \tau \end{cases}.$$

При применении мультифрактального формализма к анализу таксономического разнообразия на уровне родов («родовое разнообразие») совокупность таксонов родового ранга рассматривается как множество, состоящее из отдельных фрактальных подмножеств, которые можно интерпретировать как совокупности родов определенного объема. Для таких подмножеств можно вычислить фрактальную размерность, которая и будет характеризовать родовое разнообразие. Именно такой смысл имеет ордината точек на графике мультифрактального спектра. Абсцисса же точек характеризует относительный объем рода того или иного подмножества. Наличие на графике спектра точек, лежащих по оси «а» («индекс сингулярности») близко к нулю, означает присутствие в изучаемой таксономической совокупности доминантов (таксонов родового ранга с наибольшей видовой представленностью), причем, чем меньше абсцисса точек, тем сильнее доминирование.

Наличие точек, лежащих на оси «a» близко к единице, означает присутствие в изучаемой таксономической совокупности родов с малой видовой представленностью (по аналогии с редкими видами).

Площадь под кривой спектра можно интерпретировать как показатель, обратно пропорциональный выравненности родов по относительному объему: чем она больше, тем меньше выравненность, и наоборот.

На рис. 12 представлен мультифрактальный спектр таксономического разнообразия сосудистых растений Самарской Луки.

Спектр «1» – мультифрактальный спектр родовой структуры растительного сообщества Самарской Луки. Сообщество характеризуется высокой долей одно- и двувидовых родов (238 и 100 соответственно).

Проведем следующую операцию: для всех родов, число видов в которых больше 2, заменим число содержащихся в них видов на произвольное число в интервале от 1 до 4. Таким образом, произойдет увеличение общей выравненности сообщества и исчезнут рода с много большим, чем у основной массы, числом видов. На графике спектров (см. рис. 12) этому случаю соответствует спектр «2». При этом левая ветвь спектра сокращается и поднимается вверх. Можно показать, что дальнейшее увеличение выравненности приведет к вырождению спектра в точку. Таким образом, левая ветвь спектра соответствует родам, содержащим большое число видов (т. е. доминирующим родам). Выравненность в выборке увеличилась в силу того, что теперь диапазон значений числа видов в роде находится в интервале [1, 4] (в исходной выборке интервал [1, 40]). На увеличение выравненности в сообществе спектр реагирует уменьшением площади под кривой.

Проведем обратную операцию: для всех родов, число видов в которых меньше или равно 2, заменим число содержащихся в них видов на произвольное число от 1 до 5. Тем самым мы «увеличиваем» разнообразие в сообществе, частично «избавляясь» от одно- и двувидовых родов. На графике спектров этому случаю соответствует спектр «3». Спектр реагирует на такое изменение структуры удлинением правой ветви. Следовательно, правая ветвь спектра соответствует родам, содержащим малое число видов. И чем она короче и выше, тем большее количество таких родов содержится в сообществе. Площадь под кривой сократилась, но, в отличие от предыдущего случая, увеличение выравненности произошло за счет удаления «перекоса» в сторону одно- и двувидовых родов.

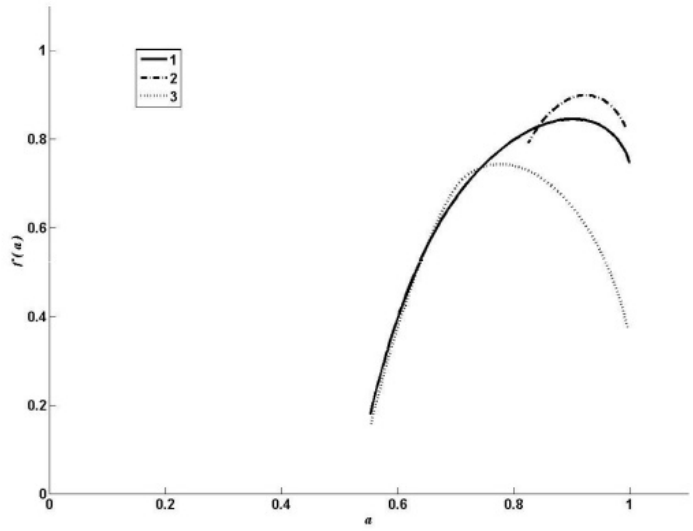


Рис. 12. Мультифрактальный спектр таксономического разнообразия сосудистых растений Самарской Луки

Fig. 12. Multi-fractal spectrum of taxonomic diversity of vascular plants of Samarskaya Luka

[1] Самое высокое ученое звание в Йельском университете, присуждается с 1920 г. Джон Уильям Стерлинг (John William Sterling; 1844–1918) был адвокатом и филантропом; он завещал свое состояние Йельскому университету ($18 млн, которые в 2003 г. «превратились» в $180 млн). На эти средства построена библиотека, химическая лаборатория, факультеты правоведения, богословия, школа медицины и пр.

[2] Один из них был парижским математиком, членом группы, известной под общим псевдонимом «Николя Бурбаки [Bourbaki Nicolas]», которая выступала с концепцией построения математики с точки зрения принципов логики и аксиоматики теории множеств.

[3] Интересный факт: грант Рокфеллерского фонда (A maverick's apprenticeship..., 2004) по рекомендации фон Неймана был устроен У. Уивером [Warren Weaver], который с 1932 г. более 20 лет возглавлял отдел естественных наук этого Фонда и как менеджер науки способствовал поддержке наиболее талантливой молодежи. Достаточно часто информационный индекс разнообразия называют *индексом Шеннона – Уивера*, хотя в совместной работе с К. Шенноном [Claude E. Shannon] над книгой «Математическая теория связи», Уивер «отвечал» за философско-методологическое обоснование построений Шеннона (см.: (Розенберг, 2010)). Еще одна «точка пересечения», в которой «встретились» видовая структура сообществ и фракталы…

[4] Правда, англоязычные исследователи ведут свой «отсчет» от перевода этой работы на английский язык (Mandelbrot, 1977).

[5] «Дайте чудовищу какое-нибудь уютное, домашнее имя, и вы удивитесь, насколько легче будет его приручить!» (Мандельброт, 2002, с. 18).

[6] Хотя, чего тут непривычного? Любые усреднения «уходят» от изначальной целочисленности исходных значений. Например, «По данным ЦРУ США, в среднем женщины в России рожают 1,39 ребенка» (Газета «Ведомости», 22 ноября 2007 г.) или детская классика Самуила Маршака – стихотворение «Про одного ученика и шесть единиц»:

– Задачу задали у нас. Её решал я целый час, И вышло у меня в ответе: Два землекопа и две трети.

[7] Приведем еще одну цитату из работы Н. Г. Макаренко (2002, с. 122): «Позднее оказалось, что фракталами являются и давно известные в анализе нерегулярные функции, вызывавшие отвращение аналитиков прошлого века». Подтверждением тому служат слова из письма 20 мая 1893 г. французского математика Ш. Эрмита [Charles Hermite, 1822–1901] – нидерландскому математику Т. Стилтьесу [Thomas Johannes Stieltjes, 1856–1894], которые также приводит Макаренко: «С омерзением и ужасом я отворачиваюсь от этой зловредной язвы – непрерывных функций, нигде не имеющих производных…». Мандельброт (2002, с. 61) так цитирует эти же слова: «Это наказание Господне, эти жалкие функции без производных…».

[8] Мандельброт приводит такую аналогию (In his own..., 1985): «Соревнование важно в жизни, следовательно, и в науке; но почему наука должна подражать спорту, где гонку на милю и 1500 метров (только на 7.3 % короче!) часто выигрывают разные чемпионы? И хуже того, в то время как десятиборье является Олимпийской дисциплиной, "научное десятиборье", которое я, казалось, практиковал, не приветствовалось в академии».

[9] За всю историю компании IBM («Голубого Гиганта») этого звания были удостоены чуть более 200 специалистов.

[10] Эта в высшей степени престижная международная премия учреждена Фондом науки и технологий Японии. Она вручается в присутствии императора ежегодно в двух областях за «оригинальные и выдающиеся достижения, способствующие прогрессу науки и технологий и продвижению человечества к миру и процветанию».

[11] Понятие дробной размерности на первый взгляд может показаться абсурдным, однако при работе с фрактальными объектами оно совершенно необходимо, и литература изобилует множеством примеров, ставших хрестоматийными (Федер, 1991; Пайген, Рихтер, 1993). Заметим, что математикам давно известны эти представления, и нецелые размерности и некоторые основные свойства фрактальных объектов изучались начиная с XIX в.

[12] В частности, В. Н. Якимов (2007) приводит пример обобщенной размерности Реньи для $q = -1$, где и наибольший вклад в значение величины момента M_{-1} вносят именно редкие виды.

Заключение

Таким образом, можно утверждать, что закономерности, выявленные ранее для мультифрактального спектра видовой структуры сообщества (Гелашвили и др., 2013а), в известной мере сохраняются и для спектра родовой структуры. Другими словами, в пространстве $\{p_i\}$, характеризующих относительные частоты распределения видов по родам, мультифрактальный спектр представляет собой ***обобщенный геометрический образ родовой структуры таксономического разнообразия.***

Напомним, что в рамках фрактальной методологии нас интересовал вопрос, насколько структура таксономического разнообразия (в данном случае – родовой структуры) инвариантна относительно преобразования его масштаба, выражаемого через рост числа видов. В то же время, А. А. Поздняков (2003, с. 62) приводит точку зрения А. Виганда и Ю. А. Филипченко, согласно которой «увеличение количества видов в результате видообразования еще не означает появление нового рода, т. е. "природа" видов и родов различна и роды не могут возникать из видов». Не вдаваясь в детали дискуссии по этому вопросу, отметим, что вне зависимости от того, как идет процесс образования новых родов во времени (на эволюционном масштабе), на любом временном срезе таксономическое разнообразие должно иметь самоподобный, или фрактальный, характер.

Библиография

Азовский А. И., Чертопруд М. В. Анализ пространственной организации сообществ и фрактальная структура литорального бентоса // Докл. Академии наук (ДАН). 1997. Т. 356. № 5. С. 713–715.

Азовский А. И., Чертопруд М. В. Масштабно-ориентированный подход к анализу пространственной структуры сообществ // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 2. С. 117–136.

Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 2. С. 22–38.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции, сообщества : В 2 т. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.

Булгаков Н. Г., Левич А. П., Максимов В. Н. Региональный экологический контроль на основе биотических и абиотических данных мониторинга // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Ч. V. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2003. С. 93–259.

Гелашвили Д. Б., Дмитриев А. И., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Солнцев Л. А. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ мелких млекопитающих Волго-Уральского палеоценоза // Докл. Академии наук (ДАН). 2008а. Т. 421. № 4. С. 562–566.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С. Фрактальная структура перколяционного кластера и пространственное распределение доминантных видов // Докл. Академии наук (ДАН). 2006а. Т. 408. № 4. С. 560–563.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Снегирёва М. С., Солнцев Л. А., Федюнин В. А., Якимов В. Н. Фрактальная характеристика видовой структуры сообществ наездников-ихневмонид Среднего Урала // Докл. Академии наук (ДАН). 2010а. Т. 434. № 6. С. 838–841.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Солнцев Л. А., Иванова И. О. Биоразнообразие и климат с позиции теории фракталов // Изв. СамНЦ РАН. 2007а. Спец. выпуск «ELPIT-2007». Сер. «Экология». С. 139–150.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Солнцев Л. А., Иванова И. О. Биоразнообразие и климат с позиции теории фракталов // Сб. тр. Первого междунар. экологического конгресса (третьей междунар. научно-техн. конф.) «Экология и безопасность жизнедеятельности промышленно-транспортных комплексов» ELPIT 2007. (20–23 сентября 2007 г., Тольятти, Россия). Т. 1. Тольятти: ТолГУ, 2007б. С. 214–219.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Солнцев Л. А., Якимов В. Н. Мультифрактальные структуры в биоэкологии // Нелинейный мир. 2008б. Т. 6. № 11–12. С. 697–703.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н. Степенной характер накопления видового богатства как проявление фрактальной структуры биоценоза // Журн. общ. биол. 2007в. Т. 68. № 3. С. 170–179.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н. Элементы фрактальной теории видовой структуры гидробиоценозов // Изв. СамНЦ РАН. 2006б. Т. 8. № 1. С. 70–79.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н., Солнцев Л. А. Основы мультифрактального анализа видовой структуры сообщества // Успехи соврем. биол. 2008в. Т. 128. № 1. С. 21–34.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н., Солнцев Л. А. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии . Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2013а. 370 с.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н., Солнцев Л. А., Снегирёва М. С., Варичев А. Н. Фрактальные аспекты популяционной экологии // Вестн. Удмурт. ун-та.

2009а. Вып. 1. С. 15–22.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н., Шурганова Г. В. Степенной закон и принцип самоподобия в описании видовой структуры сообществ // Поволж. экол. журн. 2004. № 3. С. 227–245.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Солнцев Л. А., Снегирёва М. С., Розенберг Г. С., Евланов И. А., Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ гельминтов мелких млекопитающих Самарской Луки // Докл. Академии наук (ДАН). 2009б. Т. 427. № 5. С. 703–706.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Якимов В. Н., Солнцев Л. А., Розенберг Г. С., Шурганова Г. В., Охапкин А. Г., Старцева Н. А., Пухнаревич Д. А., Снегирёва М. С. Мультифрактальный анализ видовой структуры пресноводных гидробиоценозов // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 3. С. 327–335.

Гелашвили Д. Б., Розенберг Г. С., Иудин Д. И., Якимов В. Н., Солнцев Л. А. Фрактальные аспекты структурной устойчивости биотических сообществ // Биосфера. 2013б. Т. 5. № 2. С. 143–159.

Гелашвили Д. Б., Розенберг Г. С., Саксонов С. В., Иванова И. О., Вехник В. П. Видовая структура сообществ крупных млекопитающих Самарской Луки в связи с проблемой изменения климата // Изв. Самар. НЦ РАН. 2009в. Т. 11. № 1 (2). С. 28–41.

Гелашвили Д. Б., Саксонов С. В., Розенберг Г. С., Иудин Д. И., Снегирева М. С., Солнцев Л. А., Якимов В. Н. Флористический феномен Самарской Луки: фрактальная структура таксономического разнообразия // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюл. 2011. Т. 20. № 2 (36). С. 80–104.

Гелашвили Д. Б., Якимов В. Н., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Солнцев С. А., Саксонов С. В., Снегирёва М. С. Фрактальные аспекты таксономического разнообразия // Журн. общ. биол. 2010б. Т. 71. № 2. С. 115–130.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша . М.: Мир, 1988. 184 с.

Иванова А. В., Розенберг Г. С., Саксонов С. В. Опыт количественного анализа флористического разнообразия и флористической структуры Самарской Луки // Экология. 2006. № 5. С. 332–339.

Иудин Д. И. Методология принципа самоподобия в исследовании видовой структуры биотических сообществ : Дис. … д-ра биол. наук. Тольятти, 2006. 273 с.

Иудин Д. И., Гелашвили Д. Б. Применение мультифрактального анализа структуры биотических сообществ в экологическом мониторинге // Проблемы регионального экологического мониторинга: Материалы науч. конф. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2002. С. 49–52.

Иудин Д. И., Гелашвили Д. Б., Розенберг Г. С. Мультифрактальный анализ видовой структуры биотических сообществ // Докл. Академии наук (ДАН). 2003. Т. 389. № 2. С. 279–282.

Иудин Д. И., Гелашвили Д. Б., Розенберг Г. С., Солнцев Л. А., Якимов В. Н. Биологические и экологические аспекты теории перколяции // Успехи совр. биол. 2010. Т. 130. № 5. С. 446–460.

Кафанов А. И., Суханов В. В. О зависимости между числом и объемом таксонов // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. № 3. С. 345–350.

Левич А. П. Структура экологических сообществ . М.: Изд-во МГУ, 1980. 180 с.

Лукичева А. Н., Сабуров Д. Н. Конкретная флора и флора ландшафта // Бот. журн. 1969. № 12. С. 1911–1920.

Майр Э. Принципы зоологической систематики . М.: Мир, 1971. 454 с.

Макаренко Н. Г. Фракталы, аттракторы, нейронные сети и все такое // Научная сессия МИФИ-2002. IV Всероссийская научно-техн. конф. «Нейроинформатика – 2002». Лекции по нейроинформатике. Ч. 2. М.: МИФИ, 2002. С. 121–169.

Мандельброт Б. Б. Фракталы и возрождение теории итераций // Пайген Х.-О., Рихтер П. Х. Красота фракталов. Образы комплексных динамических систем. М.: Мир, 1993. С. 131–140.

Мандельброт Б. Б. Фрактальная геометрия природы . М.; Ижевск: Ин-т компьют. иссл., 2002. 656 с.

Маргалеф Р. Облик биосферы . М.: Наука, 1992. 214 с.

Мельченко В. Е. Ландшафты Самарской Луки // Самарская Лука: Бюл. 1991. № 1. С. 45–62.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние

основных концепций) . Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

Морозов А. Д. Введение в теорию фракталов . М.; Ижевск: Ин-т компьют. иссл., 2004. 160 с.

Одум Ю. Основы экологии . М.: Мир, 1975. 740 с.

Пайген Х.-О., Рихтер П. Х. Красота фракталов. Образы комплексных динамических систем . М.: Мир, 1993. 176 с. (Peitgen H.-O., Richter P. H. The Beauty of Fractals. Images of Complex Dynamical Systems. Heidelberg; N. Y.: Springer-Verlag, 1986. 199 p.).

Поздняков А. А. Проблема индивидности в таксономии // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 1. С. 55–64.

Поздняков А. А. Значение правила Виллиса для таксономии // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66. № 4. С. 326–335.

Пузаченко Ю. Г. Приложение теории фракталов к изучению структуры ландшафта // Изв. РАН. Сер. геогр. 1997. № 2. С. 24–40.

Пузаченко Ю. Г., Пузаченко А. Ю. Семантические аспекты биоразнообразия // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57. № 1. С. 5–43.

Розенберг Г. С. Статистические методы в фитоценологии на рубеже тысячелетий (к 50-летию выхода монографии П. Грейг-Смита) // Актуальные проблемы геоботаники: III Всерос. школа-конф: Лекции. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 72–116.

Розенберг Г. С. Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер… // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюл. 2010. Т. 19. № 2. С. 4–25.

Розенберг Г. С. Введение в теоретическую экологию : В 2 т. Тольятти: Кассандра, 2013. Т. 1. 565 с.; Т. 2. 445 с.

Розенберг Г. С., Гелашвили Д. Б., Иудин И. Д. Фрактальная организация экосистем: нужно ли это нам // Экологические проблемы заповедных территорий России. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003а. С. 61–68.

Розенберг Г. С., Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И. Фрактальная организация экосистем: cui prodest? // Эколого-географические проблемы природопользования нефтегазовых регионов: Теория, методы, практика: Материалы II Междунар. научно-практ. конф. Нижневартовск: НГПИ, 2003б. С. 342–347.

Розенберг Г. С., Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И. Фракталы – новый язык теоретической экологии // Сб. тр. Первого междунар. экологического конгресса (третьей междунар. научно-техн. конф.) «Экология и безопасность жизнедеятельности промышленно-транспортных комплексов» ELPIT 2007 (20–23 сентября 2007 г., Тольятти, Россия). Т. 1. Тольятти: ТолГУ, 2007. С. 4–9.

Розенберг Г. С., Мозговой Д. П., Гелашвили Д. Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии . Самара: СНЦ РАН, 1999. 396 с.

Рощевский Ю. К. Самарская Лука // Заповедники СССР. Национальные парки и заказники. М.: ABF, 1996. С. 34–43.

Рябко Б. Я., Кудрин Б. И., Завалишин Н. Н., Кудрин А. И. Модель формирования статистической структуры биоценоза // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1978. Вып. 1. С. 121–127.

Саксонов С. В. Основы крупномасштабного флористического районирования Самарской Луки (Восток Центральной части Приволжской возвышенности) // Самарская Лука: Бюл. 1996. № 7. С. 70–98.

Саксонов С. В. Самаролукский флористический феномен . М.: Наука, 2006. 263 с.

Уилкокс Б. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 117–142.

Федер Е. Фракталы . М.: Мир, 1991. 254 с. (Feder J. Fractals. N. Y.: Plenum Pub. Corp., 1988. 283 p.).

Федоров В. Д. Относительное обилие симпатрических видов и модель экспоненциально разломанного стержня // Человек и биосфера. М.: Изд-во МГУ, 1978. Вып. 2. С. 17–41.

Филиппов А. Э. Дискретное видообразование и закон Виллиса // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45. № 3. С. 410–418.

Чертопруд М. В., Азовский А. И. Размещение макробентоса беломорской литорали в различных масштабах пространства // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61. № 1. С. 47–63.

Численко Л. Л. О структуре таксонов и таксономическом разнообразии // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38. № 3. С. 348–358.

Шаталкин А. И. Иерархии в систематике. Теоретико-множественная модель // Журн. общ. биол. 1995. Т. 56. № 3. С. 277–290.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения : В 2 кн. М.: Наука, 2005. Кн. 1. 281 с.; Кн. 2. 337 с.

Шредер М. Фракталы, хаос, степенные законы. Миниатюры из бесконечного рая . М.; Ижевск: Ин-т компьют. иссл., 2001. 528 с.

Якимов В. Н. Фрактальность видовой и пространственной структуры биологических сообществ: разработка концепции и верификация : Дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2007. 125 с.

Якимов В. Н., Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Маркелов И. Н. Универсальность скейлинга разнообразия в нейтральных и нишевых моделях экологических сообществ // Междунар. науч.-исслед. журн. 2016а. № 12 (54). Ч. 1. С. 40–45.

Якимов В. Н., Гелашвили Д. Б., Розенберг Г. С., Безель В. С. Скейлинг филогенетического разнообразия в сообществах мелких млекопитающих (на примере Нижегородского Поволжья) // Экология. 2017. № 3. С. 210–215.

Якимов В. Н., Гелашвили Д. Б., Розенберг Г. С., Кривоногов Д. М. Современные методы количественного анализа филогенетического разнообразия экологических сообщества // Аспекты биоразнообразия: Сб. трудов Зоологического музея МГУ им. М. В. Ломоносова. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2016б. Т. 54 (1). Ч. 1. С. 72–98.

Якимов В. Н., Солнцев Л. А., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Гелашвили Д. Б. Нарушения канонической формы мультифрактального спектра пространственной структуры сообщества: причины возникновения и пути решени // Изв. Самар. НЦ РАН. 2014а. Т. 16. № 1. С. 19–26.

Якимов В. Н., Солнцев Л. А., Розенберг Г. С., Иудин Д. И., Гелашвили Д. Б. Масштабная инвариантность биосистем: от эмбриона до сообщества // Онтогенез. 2014б. Т. 45. № 3. С. 207–216.

Якимов В. Н., Солнцев Л. А., Розенберг Г. С., Иудин Д. И., Широков А. И., Локтева О. А., Гелашвили Д. Б. Локальный мультифрактальный анализ пространственной структуры луговых сообществ в малых масштабах // Докл. Академии наук (ДАН). 2014в. Т. 458. С. 613–617.

A maverick’s apprenticeship. The Wolf Prize for Physics / Ed. by D. Thouless. Singapore: World Scientific, 2004.

Azovsky A. I. Concept of scale in marine ecology: linking the words or the worlds? // Web Ecol. 2000. № 1. P. 28–34. URL: http://www.oikos.ekol.lu.se/we/we.html (дата обращения: 25.10.2007).

Azovsky A. I., Chertoprood M. V., Kucheruk N. V., Rybnikov P. V., Sapozhnikov F. V. Fractal properties of spatial distribution of intertidal benthic communities // Marine Biol. 2000. Vol. 136. No 3. P. 581–590.

Bak P., Tang C., Weisenfeld K. Self-organized criticality // Phys. Rev. 1988. A 38. P. 364–374.

Bossuyt B., Hermy M. Species turnover at small scales in dune slack plant communities // Basic and Applied Ecol. 2004. Vol. 5. P. 321–329.

Brown J. H., Gupta V. K., Li B. L., Milne B. T., Restrepo C., West G. B. The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and biodiversity // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 2002. Vol. 357. No 1421. P. 619–626.

Buck R. C., Hull D. L. The logical structure of the Linnean hierarchy // Syst. Zool. 1966. Vol. 15. P. 97–111.

Burlando B. The fractal dimension of taxonomic systems // J. Theor. Biol. 1990. Vol. 146. P. 99–114.

Burlando B. The fractal geometry of evolution. // J. Theor. Biol. 1993. Vol. 163. P. 161–172.

Dicke M., Burrough P. A. Using fractal dimensions for characterizing tortuosity of animal trails // Physiol. Entomol. 1988. Vol. 13. P. 393–398.

Gelashvili D. B., Iudin D. I., Rozenberg G. S., Solntsev L. A., Ivanova I. O. Species structure of communities: explanation and forecast under "global warming" scenario (fractal theory approach) // Climate Change and Possible Implications for the Volga Basin Ecosystem. The Volga River Basin in 50 Years: Perspectives and Forecast: Materials of the Conference. Togliatti: British Council, 2007. P. 11–13.

Gleason H. A. On the relation between species and area // Ecology. 1922. Vol. 3. P. 158–162.

Green D. M. Chaos, fractals and nonlinear dynamics in evolution and phylogeny // Trends in Ecology and Evolution. 1991. Vol. 6. P. 333–337.

Green J. L., Harte J., Ostling A. Species richness, endemism and abundance patterns: tests of two fractal models in a serpentine grassland // Ecol. Letters. 2003. Vol. 6. P. 919–928.

Harte J., Kinzig A. P., Green J. L. Self-similarity in the distribution and abundance of species // Science. 1999. Vol. 284. P. 334–336.

In his own words: BBM Interview by Anthony Barcellos // Mathematical People / Ed. by D. J. Albers & G. L. Alexanderson. Boston: Birkhäuser, 1985. P. 205–225.

Iudin D. I., Gelashvili D. B. Multifractality in ecological monitoring // Nucl. Instr. Meth. Phys. Res. 2003. Vol. 502. P. 799–801.

Iudin D. I., Gelashvili D. B., Rozenberg G. S., Solntcev L. A., Yakimov V. N. Bases of the multifractal analysis of species structure of community // Types of Strategy and Not Only... (Materials of the Fourth Russian-Polish School of Young Ecologists; Togliatti, September, 6–12 th, 2010) / Editor-in-chief G. S. Rozenberg. Togliatti: Kassandra, 2010. P. 17–19.

Laurie H., Perrier E. A multi-fractal model for the species–area relationship. 2006. 18 p. URL: www.mth.uct.ac.za/~henri/multfrac6par.pdf (дата обращения: 12.12.2009).

Li B.-L. Fractal geometry applications in description and analysis of patch patterns and patch dynamics // Ecol. Model. 2000. Vol. 132. P. 33–50.

MacArthur R. H. On the relative abundance of species // Amer. Nat. 1960. Vol. 94. P. 25–36.

MacArthur R. H., Wilson E. O. The Theory of Island Biogeography. Princeton (NJ): Princ. Univ. Press, 1967. 203 p. .

Mandelbrot B. B. How long is the coast of Britain? Statistical self-similarity and fractional dimension // Science. 1967. Vol. 156. No 3775. P. 636–638.

Mandelbrot B. B. Fractals: Form, Chance and Dimension. San Francisco (CA): W. H. Freeman and Co., 1977. 265 p.

Morse D. R., Lawton J. H., Dodson M. M., Williamson M. H. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths // Nature. 1985. Vol. 314. No 6013. P. 731–733.

Motomura I. A statistical treatment of associations // Jap. J. Zool. 1932. Vol. 44. P. 379–383.

Pachepsky Ya. A., Gimenez D., Crawford J. W., Rawls W. J. Conventional and fractal geometry in soil science // Fractals in Soil Science / Ed. by Ya. Pachepsky, J. Crawford, W. Rawls. Amsterdam; N. Y.: Elsevier, 2000a. P. 7–18.

Pachepsky Ya. A., Gimenez D., Crawford J. W., Rawls W. J. Bibliography on applications of fractals in soil science // Fractals in Soil Science / Ed. by Ya. Pachepsky, J. Crawford, W. Rawls. Amsterdam; N. Y.: Elsevier, 2000b. P. 273–295.

Pachepsky Ya. A., Ritchie J. C. Seasonal changes in fractal landscape surface roughness estimated from airborne laser altimetry data // Int. J. Remote Sensing. 1998. Vol. 19. P. 2509–2516.

Pachepsky Ya. A., Timlin D. Water transport in soils as in fractal media // J. Hydrology. 1998. Vol. 204. No 1. P. 98–107.

Pounds J. A., Puschendorf R. Clouded futures // Nature. 2004. Vol. 427. P. 107–109.

Preston F. W. The canonical distribution of commonness and rarity: Part I // Ecology. 1962. Vol. 43. No 2. P. 185–215.

Rosenzweig M. L. On continental steady states of species diversity // M. L. Cody, J. M. Diamond (Eds.). Ecology and Evolution of Communities. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1975. P. 121–140.

Scheuring I. The fractal nature of vegetation and the species-area relation // Theor. Populat. Biol. 1991. Vol. 39. P. 170–177.

Scheuring I., Riedi R. H. Application of multifractals to the analysis of vegetation patterns // J. Veg. Sci. 1994. Vol. 5. P. 489–496.

Seuront L. Fractals and Multifractals in Ecology and Aquatic Science. Boca Raton (FL): CRC Press, 2010. 344 p.

Seuront L., Schmitt F., Lagadeuc Y., Schertzer D., Lovejoy S., Frontier S. Multifractal analysis of phytoplankton biomass and temperature in the ocean // Geophys. Res. Lett. 1996. Vol. 23. P. 3591–3594.

Sugihara G., May R. M. Applications of fractals in ecology // Trends in Ecology and Evolution. 1990. Vol. 5. P. 79–86.

Turchin P. Fractal analysis of animal movement: a critique // Ecology. 1996. Vol. 77. P. 2086–2090.

Wagensberg J. In memoriam. Benoit Mandelbrot y la fractalidad del mundo // El País. 19.10.2010. 44 p.

Willis J. C. The Course of Evolution by Differentiation or Divergent Mutation Rather than by Selection. London: Cambridge Univ. Press, 1940. 207 p.

With K. A., Cadaret S. J., Davis C. Movement responses to patch structure in experimental fractal landscapes // Ecology. 1999. Vol. 80. P. 1340–1353.

Yakimov B. N., Gelashvili D. B., Solntsev L. A., Iudin D. I., Rozenberg G. S. Nonconcavity of mass exponents' spectrum in multifractal analysis of community spatial structure: The problem and

possible solutions // Ecological Complexity. 2014. Vol. 20. P. 11–22.

Zeide B. Fractal geometry in forestry applications // For. Ecol. Manage. 1991. Vol. 46. P. 179–188.

Zhang Y., Ma K., Anand M., Fu B. Do generalized scaling laws exist for species abundance distribution in mountains? // Oikos. 2006. Vol. 115. P. 81–88.

Благодарности

Я выражаю глубокую благодарность своим коллегам – профессору, д. б. н. Д. Б. Гелашвили, профессору, д. ф.-м. н. и д. б. н. Д. И. Иудину и доценту, д. б. н. В. Н. Якимову (Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского) – за многолетнее сотрудничество по внедрению в отечественное «экологическое сознание» методов фрактальной геометрии. Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013–2020 годы по теме «Экологические закономерности структурно-функциональной организации, ресурсного потенциала и устойчивого функционирования экосистем Волжского бассейна», № АААА-А17-117112040039-7.

FRACTAL METHODS OF THE ANALYSIS OF A COMMUNITY STRUCTURE

ROZENBERG Gennady Samuilovich

D.Sc., Institute of ecology of the Volga basin RAS (10, Komzin st., Njgliatti, Samarsky region, Russia, 445003), genarozenberg@yandex.ru

Keywords:
fractal, multifractal, community, the structure of the ecosystem, taxonomic diversity, Samarskaya Luka

Published on:
29 December 2018

Summary: The order maintaining fundamental physical and biological processes is the basis of the diversity of life and the complexity of ecosystems. Power laws describe empirical scaling relationships that are interpreted as quantitative characteristics of biodiversity. For these purposes, self-similarity concepts and the elements of fractal geometry are used. Self-similarity suggests that copying and scaling a certain “reference” image allows nature to easily create a complex multi-scale structure. Real objects have a quite clearly limited range of scales, in which they manifest their fractal nature. Power laws allow for extrapolation and prediction in a wide range of scales. Some of them appear to be universal and are found in almost all taxa of organisms and environmental types. We present a brief biography of an outstanding mathematician, Professor Benoit Mandelbrot (1924-2010), the originator of a new direction in geometry – fractal geometry. The theory of fractals developed by him had a significant impact on various areas of human activity and knowledge: computer graphics, finance, ecology, etc. The theory of multi-fractals characterized by an infinite hierarchy of dimensions provides the most general description of the internal structure of self-similar objects. The differences of the mono-fractal and multi-fractal approaches are considered. In applying multi-fractal formalism to a community structure, it is considered as a set consisting of individual fractal subsets which can be interpreted as the sets of individuals belonging to species with similar representation. For such subsets it is possible to calculate the fractal dimension characterizing the species diversity. The results of the application of the Willis rule to the analysis of taxonomic diversity of the flora of Samarskaya Luka (the Volga river basin) are discussed. It is stated that the patterns identified for the multi-fractal spectrum of the species structure of the community are also maintained for the spectrum of a generic structure to a certain extent.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
https://ecopri.ru https://petrsu.ru

УДК 576.895.132.2: 598.126.3

ПАРАЗИТАРНАЯ СИСТЕМА НЕМАТОДЫ OSWALDOCRUZIA FILIFORMIS (STRONGYLIDA: MOLINEIDAE) В КАЗАХСТАНЕ

ВАККЕР Виктор Георгиевич — *кандидат биол. наук, Павлодарский педагогический институт (140000 Павлодар, ул. Мира, 60), vgwacker@gmail.com*

Ключевые слова: Nematoda, Oswaldocruzia filiformis, паразитарная система, Rana arwalis, Lacerta agilis, степная зона, Казахстан

Получена: 27 января 2018 года
Подписана к печати: 24 декабря 2018 года

Аннотация. В степной зоне Республики Казахстан половозрелые нематоды Oswaldocruzia filiformis обнаружены у остромордой лягушки (Rana arvalis), прыткой ящерицы (Lacerta agilis) и обыкновенного ужа (Natrix natrix). В пойменных биотопах р. Иртыш Os. filiformis формирует простые двухчленные паразитарные системы, опирающиеся только на популяции R. arvalis. В притеррасных участках поймы р. Иртыш и в ряде биоценозов мелкосопочника, где границы популяций остромордой лягушки и прыткой ящерицы перекрываются, формируются сложные двухчленные паразитарные системы Os. filiformis. В последних ведущую роль играют популяции R. arvalis, которые обеспечивают от 88 до 95 % потока инвазии. Популяции прыткой ящерицы контролируют на входе и выходе из системы лишь 5–12 % потока инвазии. Оптимальные условия для образования и длительного существования паразитарных систем Os. filiformis присутствуют на увлажненных, заросших густой мезофитной растительностью берегах ряда озер, рек, других водотоков колочной лесостепи, право- и левобережной степи, мелкосопочника, р. Иртыш. Относительно высокая степень зараженности R. arvalis, ее главная роль в паразитарной системе нематоды указывают на облигатный гостальный статус этого вида. Подчиненное значение в поддержании потоков инвазии в паразитарной системе, невысокая зараженность, наблюдаемая лишь при симпатрии с зараженными Os. filiformis остромордыми лягушками, свидетельствуют о факультативном статусе прыткой ящерицы. Несмотря на такой ранг, ящерица, как менее гигрофильный вид, могла способствовать выходу нематоды из экологических желобов (реки Иртыш и Урал) в биотопы озерных впадин колочной лесостепи и степи.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

В период формирования экологического направления в паразитологии В. Н. Беклемишев (1956) привлек внимание к структурообразующей роли паразитов в биоценозах и ввел в научный оборот понятие «паразитарная система». Автор рассматривал паразитарную систему как совокупность популяции паразита вместе со всеми популяциями хозяев, непосредственно поддерживающими ее существование. В наибольшей степени изучены паразитарные системы гельминтов рыб, птиц и

млекопитающих (Контримавичус, Атрашкевич, 1982; Фортунато, 1985; Батькаев, Ваккер, 1985, 1988, 1992; Аникиева, 2003; Русинек, 2003; Галактионов, Атрашкевич, 2015). Паразиты земноводных и пресмыкающихся в этом аспекте практически не изучены.

Одним из обычных видов, населяющих тонкий кишечник амфибий и рептилий, является нематода *Os. filiformis*. Ее ареал простирается от Якутии и Забайкалья на востоке Евразии и до Испании на западе (Однокурцев, Седалищев, 2008; Щепина, Балданова, 2010; Щепина, Дугаров, 2008; Sanchis et al., 2000). Хозяевами нематоды являются: обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris*), серая (*Bufo bufo*), монгольская (*B. raddei*) и зеленая (*B. viridis*) жабы, обыкновенная квакша (*Hyla arborea*), обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus*), травяная (*Rana temporaria*), остромордая (*R. arvalis*), сибирская (*R. amurensis*), озерная (*Pelophylax ridibundus*) и прудовая (*P. lessonae*) лягушки (Рыжиков и др., 1980). Из пресмыкающихся *Os. filiformis* установлена у прыткой (*Lacerta agilis*), полосатой (*L. strigiata*), зеленой (*L. viridis*) и живородящей (*Zootoca vivipara*) ящериц, веретеницы (*Anguis fragilis*), желтопузика (*Pseudopus apodus*), долгохвостки амурской (*Tachydromus amurensis*), обыкновенного (*Natrix natrix*) и водяного (*N. tessellata*) ужей, медянки (*Coronella austriaca*), кошачьей змеи (*Telescopus fallax*), гадюки обыкновенной (*Vipera berus*) (Шарпило, 1976). У названных видов амфибий и рептилий *Os. filiformis* найдена в Западной Сибири (Жигилева и др., 2002; Буракова, 2010; Жигилева, Кирина, 2014; Жигилева, 2017), на Урале и в Зауралье (Буракова, Вершинин, 2016), в Волжском бассейне (Кириллова и др., 2008; Лукиянов и др., 2008; Ручин, Чихляев, 2013), в Черноземье (Равковская и др., 2015) и других регионах России (Радченко, Шабунов, 2008). *Os. filiformis* констатирована в Белоруссии и Украине (Шарпило, 1976; Рыжиков и др., 1980; Шималов, 2002, 2009; Schimalov et al., 2000, 2001a, b). Данный представитель круглых червей проник в Скандинавию (Кудинова и др., 1985; Новохацкая, 2008б; Cedhagen, 1988) и Ирландию (Griffin, 1989). *Os. filiformis* встречается у хозяев не только в лесных, лесостепных и степных биотопах, но и в стациях лесо-лугово-степного пояса горных систем, например Карпат (Kozak, 1973; Sharpilo et al., 2001), Альп (Singer, Sattmann, 2007), Анатолийского плоскогорья и Армянского нагорья в Турции (Yildirimhan et al., 2009). На территории Республики Казахстан вид найден у обыкновенной жабы, травяной, остромордой и озерной лягушек и у прыткой ящерицы (Соболева, 1975; Ваккер, 1984; Ваккер и др., 1990; Тарасовская, 2009). Обширный ареал, широкий спектр хозяев делают нематоду *Os. filiformis* перспективной для изучения паразитарных систем.

Цель представляемой работы – установление наличия и описание паразитарных систем *Os. filiformis* в степной зоне Казахстана. Для достижения цели решались следующие задачи: 1) исследовали на зараженность *Os. filiformis* представителей батрахо- и герпетофауны в биотопах степной зоны Казахстана; 2) изучали развитие личинок из яиц, полученных от самок нематоды из разных видов хозяев; 3) анализировали характеристики различных типов паразитарных систем *Os. filiformis* и установливали роль отдельных видов хозяев; 4) определяли гостальный статус *Os. filiformis.*

Материалы

В течение 1973–1997 гг. в северо-восточной части степной зоны Республики Казахстан (Павлодарская область) на зараженность *Os. filiformis* исследованы: остромордая лягушка (2704 экз.), обыкновенная жаба (1 экз.), такырная круглоголовка (*Phrynocephalus helioscopus*, 3 экз.), разноцветная ящурка (*Eremias arguta*, 14 экз.), прыткая (344 экз.) и живородящая ящерицы (6 экз.), обыкновенный уж (5 экз.), узорчатый полоз (*Elaphe dione*, 7 экз.), степная (*Vipera ursinii*, 13 экз.) и обыкновенная (5 экз.) гадюки, обыкновенный щитомордник (*Gloydius halys*, 6 экз.). Номера пунктов ручного отлова хозяев приведены на рис. 1, в табл. 1 и 2 или в тексте. На изучаемой территории господствуют три основных типа ландшафтов – ландшафты междуречных равнин (левобережная и правобережная сухая степь), Казахского

мелкосопочника (Сарыарка), речных долин и озерных впадин (Чупахин, 1973). Мелкосопочник включает лесной ландшафт гранитных гор и ландшафт сглаженных невысоких сопочных гряд. Кроме названных ландшафтов на северо-востоке представлена колочная лесостепь, на юго-востоке – боровая лесостепь (см. рис. 1). На юге левобережья находится территория, занятая полупустыней. Река Иртыш с ее интразональными ландшафтами прорезает район исследования почти точно с юга на север.

Наибольшее число хозяев собрано в ходе гельминтологического мониторинга остромордой лягушки в 1984–1997 гг. на притеррасной площадке в правобережной пойме р. Иртыш. Подопытная площадка (под названием Усолка) длиной около 500 м и шириной 0.5–7.0 м расположена на правом берегу протоки Иртыша Усолки, в 15 км выше г. Павлодар (52 12' 32.15'' СШ и 77 01' 05.70'' ВД). Берега Усолки покрыты луговым разнотравьем, тростником *(Phragmites communis)* и аиром *(Acorus calamus).* Встречаются отдельно стоящие деревья и кустарники. Побережье протоки увлажнено, а местами слегка заболочено за счет многочисленных родников, через которые на неогеновых глинах ложа реки идет выклинивание грунтовых вод. Вверху площадки размещается нерестовый водоем, заросший хвощом *(Equisetum arvense)*, а по берегам – тростником. Внизу находится еще один нерестовый водоем, вокруг которого хозяев не отлавливали. Симпатрично с остромордой лягушкой обитает прыткая ящерица. Убежища последней находятся преимущественно на поверхности первой надпойменной террасы. Однако пресмыкающиеся совершают регулярные кормовые миграции на берег протоки. Относительная численность лягушек и ящериц на подопытной площадке, подсчитанная в июне маршрутным методом, равна 5 : 1.

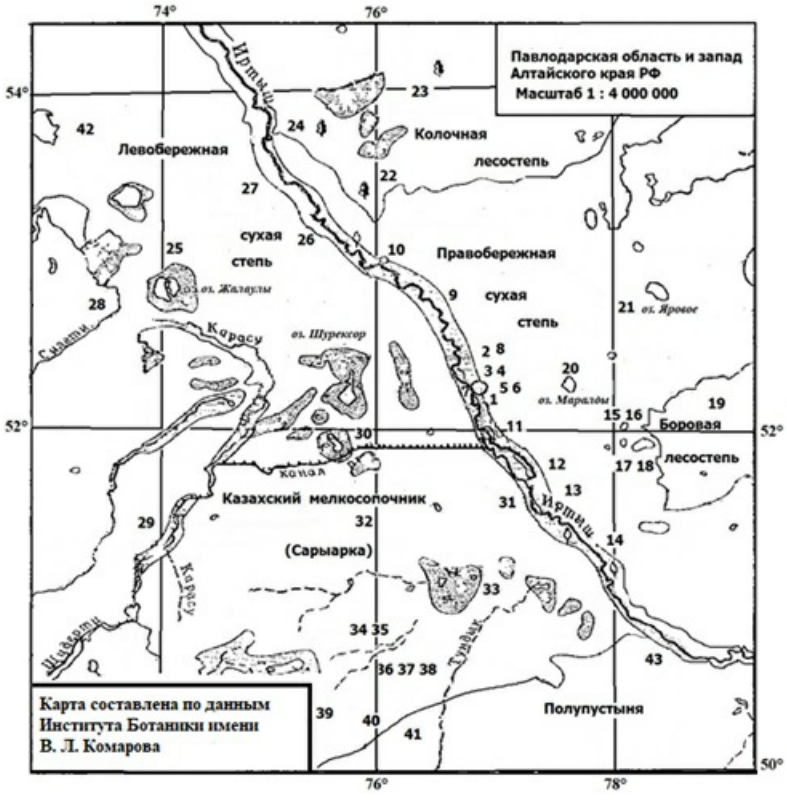


Рис. 1. Карта района исследования. Условные обозначения: боровая лесостепь – сосновые и сосново-березовые остепненные леса; колочная лесостепь – богаторазнотравно-ковыльные степи с березовыми колками; право- и левобережная степь – в северной части с разнотравно-ковыльной, в южной части и мелкосопочнике – типчаково-ковыльной растительностью; полупустыня – с полынно-ковыльными ассоциациями; озерные впадины Жалаулы, Шурексор, Маралды, Малыбай и др. – с лугово-галофитной и галофитной растительностью на солонцах и солончаках; в поймах рек Иртыш, Селеты, Шидерты, Карасу и др. – пойменные луга и кустарники, в пойме р. Иртыш – тополевые леса. Арабскими цифрами обозначены номера выборок хозяев (см. табл. 1 и 2). Границы, отделяющие основные ландшафты, показаны сплошной линией

Fig. 1. Map of the study area. Legend: forest-steppe – pine and pine-birch steppe-heath forests; forest-steppe with kolkis – birch grove with motley and feather-grass -steppe; the motley and feather grass steppe – the fescue and feather grass dry steppe; semi-desert – wormwood and feather grass deserted steppe; landscapes of lake basins – meadow-halophytic and halophytic vegetation on saline soil and salt-marsh; landscapes of river valleys. Arabic numerals indicate the numbers of the hosts samples (see Tables 1 and 2). The

boundaries separating the main landscapes are shown by a solid line

Второе место сбора обоих видов хозяев для изучения паразитарной системы *Os. filiformis* находится в заросшей травой и кустарником долине ручья Кафар в 5 км от места его впадения в оз. Сабандыколь. Пункт расположен в мелкосопочнике в Баянаульском горном поднятии (50° 47' 20'' СШ 75° 41' 44'' ВД) и назван Баянаул. В июне отношение числа лягушек к количеству ящериц на маршруте равнялось 1 : 2. Три исследованных антропогенных биотопа (Яблонька, Карьер и АБС) расположены на территории Большого Павлодара. В двух километрах восточнее Усолки, в зеленом поясе г. Павлодар, находится надпойменный пункт Яблонька. Амфибий в нем отлавливали около заполненного водой понижения рельефа, оставшегося от строительства шоссе. В надпойменной точке с названием Карьер хозяев собирали на берегу озерца, возникшего на месте отработанного песчаного карьера. Биотоп расположен в промышленной зоне города, в 3 км северо-восточнее Яблоньки. Третий антропогенный пункт – АБС – находится рядом с агробиологической станцией Павлодарского государственного педагогического института и представляет собой водоем, образовавшийся в понижении рельефа за счет талых вод и инфильтрационной воды из поливных земель Черноярской агропромышленной фирмы.

Методы

Хранение и вскрытие хозяев, сбор и обработку гельминтов проводили по общепринятым в гельминтологии методикам (Боев и др., 1962; Pritchard, Kruse, 1982).

Экстенсивность инвазии хозяина j-й выборки (P, prevalence) определяли по формуле:

$P = (N_{ij}/N_j) \cdot 100 \pm \sqrt{((P \cdot (100 - P))/N_j)}$,

где N_{ij} – число хозяев j-й выборки, зараженных i-м видом гельминтов, N_j – объем j-й выборки, √ – квадратный корень, • – знак умножения.

При нулевой или стопроцентной зараженности экстенсивность инвазии хозяина подсчитывали по формуле Ван дер Вардена:

$P = ((N_0 + 1) / (N_j + 2)) \cdot 100 \pm \sqrt{((P \cdot (100 - P))/(N_j + 3))}$,

где N_0 – число хозяев j-й выборки, свободных или стопроцентно зараженных i-м видом гельминтов (Рокицкий, 1973). Индекс обилия гельминта i-го вида (M, mean abundance) рассчитывали по формуле:

$M = n_{ij}/N_j \pm \sigma/\sqrt{N_j}$,

где σ – среднее квадратичное отклонение, √ – квадратный корень (Плохинский, 1970).

Достоверность различий между выборками по экстенсивности инвазии определяли при помощи критерия Стьюдента (t_φ), полученного после преобразования долей зараженных амфибий в углы φ (Ивантер, Коросов, 2010). Сравнение проб хозяина по индексу обилия можно проводить с использованием критерия Стьюдента (t_{st}), но этот метод приемлем только при нормальном распределении числа паразитических организмов. В изученных биотопах отношение дисперсии к индексу обилия (s^2/M) гельминта превышает единицу (см. табл. 1). Это говорит о перерассеянном распределении численности паразита у *R. arvalis* (Бреев, 1972). Поэтому отличие выборок хозяина по численности i-го вида гельминтов мы устанавливали, сравнивая фактическую численность i-го вида гельминтов с теоретической. Подсчет последней проводили, исходя из нулевой гипотезы (H_0) о равномерном распределении обилия гельминта относительно проб, по формуле:

$n_{ij}^* = (n_i / N) \bullet N_j$,

где n_i – общее число гельминта i-го вида во всех пробах хозяина, N – число хозяев во всех выборках, n_{ij}^* – теоретическая численность гельминта i-го вида в j-й выборке хозяина (Песенко, 1982). Достоверность различия между фактическим и теоретическим значениями численности устанавливали по критерию Пирсона (χ^2) в соответствии с формулой:

$\chi^2 = (n_{ij} - n_{ij}^*)^2/n_{ij}^*$.

Значения χ^2, подсчитанные для отдельных выборок, суммировали и сравнивали с критическим при данном числе степеней свободы. Последнее определяли по формуле: $df = k - 1$, где k – число выборок.

Уровень смещения численности гельминта i-го вида относительно сравниваемых проб хозяина вычисляли с помощью показателя степени относительной биотопической приуроченности вида по формуле (Песенко, 1982):

$F_{ij} = ((n_{ij}/N_j) - (n_i - n_{ij}) / (N - N_j)) / ((n_{ij}/N_j) + (n_i - n_{ij}) / (N - N_j))$.

Величина F_{ij} изменяется в интервале от +1 и до –1. При $F_{ij} = +1$ i-й вид гельминтов полностью предпочитает, а при $F_{ij} = -1$ полностью избегает j-ю выборку хозяина. При $F_{ij} = 0$ i-й вид относится к j-й выборке нейтрально, т. е. не отвергает, но и не предпочитает ее.

Результаты

1. Распространение *Oswaldocruzia filiformis* и параметры заражения хозяев

Нематода зарегистрирована в выборках остромордой лягушки из колочной лесостепи, поймы р. Иртыш, озерных котловин правобережной сухой степи, межсопочных озер и водотоков Казахского мелкосопочника, антропогенных биотопов г. Павлодар (см. рис. 1). По экстенсивности заражения хозяина и численности гельминта биотопы распадаются на три группы (см. табл. 1). В первой (Фёдоровка, оз. Кожа, Усолка, Черноярка, Баянаул) оба (или один) параметра зараженности превышают их среднее значение, рассчитанное по всем исследованным лягушкам. Так, значение экстенсивности инвазии хозяина из Фёдоровки, оз. Кожа, Усолки и Черноярки достоверно выше, чем среднее значение показателя ($t_\varphi = 2.24–7.54$). Лишь в Баянауле зараженность *R. arvalis* равна среднему значению показателя ($t_\varphi = 0.05$). В каждой пробе данной группы фактическая численность *Os. filiformis* у хозяина достоверно выше теоретической в 1.2–2.5 раза. Величина критерия χ^2 превышает критическую, равную 3.84, при $\alpha = 0.05$ и $df = 1$.

Таблица 1. Параметры инвазии и размещение численности *Oswaldocruzia filiformis* у *Rana arvalis* в степной зоне Республики Казахстан (Павлодарская область)

Table 1. Parameters of invasion and allocation of *Oswaldocruzia filiformis* in *Rana arvalis* from the steppe of the Republic of Kazakhstan (Pavlodar region)

Название (номер) выборки [1]	N_j	P	M	s^2/M	n_{ij}	n_{ij}^*	χ^2	F_{ij}
Фёдоровка (22)	25	96.0 ± 3.9	8.3 ± 1.5	7.0	207	82.5	188.0	+0.44
Оз. Кожа (15)	25	80.0 ± 8.0	5.2 ± 1.5	11.3	129	82.5	26.2	+0.22
Усолка (1)	1269	71.8 ± 1.3	4.0 ± 0.2	7.7	5082	4186.5	191.5	+0.21
Черноярка (2)	274	67.2 ± 2.8	4.7 ± 0.4	9.7	1288	903.9	163.2	+0.20
Баянаул (35)	49	59.2 ± 7.0	4.0 ± 0.9	9.4	198	161.7	8.17	+0.10
Оз. Сабандыколь (34)	67	62.7 ± 5.9	2.4 ± 0.5	6.6	163	221.0	15.2	-0.15
Карьер (4)	345	51.9 ± 2.7	2.3 ± 0.2	7.6	788	1138.2	107.7	-0.20
Яблонька (3)	284	46.8 ± 3.0	2.2 ± 0.2	6.1	623	936.9	105.2	-0.22
Оз. Борли (16)	18	44.4 ± 11.7	1.3 ± 0.5	2.9	24	59.4	21.1	-0.43
Оз. Тлеуберды (17)	35	28.6 ± 7.6	2.3 ± 0.7	8.4	80	115.5	10.9	-0.18

Оз. Малыбай (18)	39	7.7 ± 4.3	0.2 ± 0.1	2.9	6	128.7	116.9	-0.91
АБС [2] (5)	147	7.5 ± 2.2	0.1 ± 0.0	1.5	16	485.0	453.5	-0.94
Сарыолен (37)	31	3.0 ± 2.9[3]	0.0 ± 0.0		0	102.3	102.3	-1.00
Всего:	2608	59.5 ± 1.0	3.3 ± 0.1	8.5	8604	8604.0		

Примечание. [1] – расположение пунктов исследования, см. рис. 1; N_j – объем выборки, экз.; P – экстенсивность инвазии, %; M – индекс обилия, экз.; s^2/M – отношение дисперсии к индексу обилия; [2] – агробиологическая станция пединститута; [3] – значение получено по формуле Ван дер Вардена.

Показатель F_{ij} имеет положительный знак, т. е. гельминт достоверно предпочитает биотопы данной группы. Во вторую группу выборок входят оз. Сабандыколь, антропогенные биотопы Карьер и Яблонька, оз. Борли и оз. Тлеуберды (см. табл. 1). Экстенсивность инвазии хозяина из Карьера, Яблоньки и оз. Тлеуберды достоверно меньше (t_φ = 2.71–4.12), а из озер Борли и Сабандыколь – равна средней величине (t_φ = 1.29 и 0.06 соответственно). Ожидаемое при равномерном размещении число *Os. filiformis* в каждом из биотопов этой группы, в отличие от первой, достоверно больше фактического в 1.4–2.5 раза. Отрицательный знак при показателе F_{ij} указывает на то, что нематода избегает выборки *R. arvalis* из данных пунктов. В сравнении с третьей группой амфибий (оз. Малыбай, антропогенный биотоп АБС и Сарыолен), в которой величина F_{ij} приближается или равна единице, можно считать, что степень избегания гельминтом второй группы проб хозяина – средняя. Теоретическое обилие *Os. filiformis* у лягушек из оз. Малыбай в 21, а из АБС в 30 раз меньше фактического. Это на порядок больше, чем во второй группе проб. Значение экстенсивности инвазии нематодой земноводных из АБС и Малыбая значительно ниже средней величины (t_φ = 14.3 и 7.45). Очевидно, что данную группу *R. arvalis* нематода избегает сильнее, чем вторую. Особняком стоит выборка – Сарыолен, в которой *Os. filiformis* вообще отсутствует.

В биотопах первой группы места обитания и кормовые участки *R. arvalis* приурочены к хорошо увлажненной, относительно широкой прибрежной полосе водоемов и водных потоков. Побережья в них покрыты густой мезофитной растительностью, часто затенены отдельными деревьями, кустарником или тростником. Для второй группы биотопов характерны более узкие прибрежные полосы, покрытые менее плотным растительным покровом, изредка затененные тальником (Salix sp.) или тростником. Две пробы лягушек – Малыбай и АБС – отловлены на узкой, покрытой относительно редкой луговой растительностью, быстро переходящей в зону ксерофитов. Хозяева из пункта Сарыолен добыты в конце августа среди ила почти высохшего руслового водоема в одноименной степной речке. В Сарыарке подобные водные потоки обычно к осени (часто и летом) пересыхают и представляют собой цепочку отдельных плесов.

Обнаруженные различия в зараженности *R. arvalis* связаны, по нашему мнению, с тем, что в трех группах биотопов существуют различные условия для развития яиц, миграционной активности инвазионных личинок нематоды, следовательно, для заражения хозяев. Развитие сравнительно крупных яиц освальдокрузии происходит в течение 8–10 дней во влажной почве при температуре +14...+15 °C (Griffin, 1988). Из яиц выходят личинки, которые после двух линек становятся инвазионными (Л3). Заражение хозяев происходит перорально, при неудачных попытках схватить объект питания на почве (Hendrikx, 1983). Кроме того, мы полностью принимаем предположение Б. Шайкенова (устное сообщение), что личинки *Os. filiformis* мигрируют на растения по водяной пленке, образующейся после дождя или выпадения росы. Миграция инвазионных личинок на растения, облегчающая контакт с хозяином,

является одной из важных адаптаций, приведших к эволюционному расцвету всей группы стронгилят (Шульц, Гвоздев, 1972). Опытным путем также показано, что личинки *Os. filiformis* могут распространяться, используя дождевых червей в качестве транзитных хозяев (Свiтiн, 2016). Широкая, хорошо увлажненная прибрежная полоса, плотный растительный покров на ней, наличие создающих тень отдельно стоящих деревьев, кустарников и тростника, характерные для первой группы биотопов, предоставляют оптимальные условия для развития яиц и передвижения личинок *Os. filiformis* и, следовательно, для инвазии хозяев. Менее подходящие условия наблюдаются во второй группе биотопов, с чем связаны пониженные параметры заражения *R. arvalis* нематодой. Наихудшие условия для успешного развития яиц и личинок, заражения хозяев представлены в третьей группе биотопов. В районе Сарыарки, где находится пункт Сарыолен, средняя температура июля равна +22...+25 °С, максимальная доходит до +42 °С (Гвоздецкий, Михайлов, 1963). Очевидно, температурные условия на открытых, слабо заросших ивняком песчаных берегах степных речек типа Сарыолен полностью препятствуют развитию яиц и личинок освальдокрузии.

Таблица 2. Зараженность рептилий *Oswaldocruzia filiformis* (Павлодарская область)
Table 2. Infection of reptiles with *Oswaldocruzia filiformis* (Pavlodar region)

Название (номер) выборки[2]	Ландшафт	Вид хозяина	N_j	P
С-з Техникум (11)	Пойма р. Иртыш	*Lacerta agilis*	17	47.1 ± 12.1
С-з Заря (12)	Пойма р. Иртыш	*Lacerta agilis*	14	14.3 ± 9.4
С. Ямышево (13)	Пойма р. Иртыш	*Lacerta agilis*	24	20.8 ± 8.3
С. Белогорье (31)	Пойма р. Иртыш	*Natrix natrix*	5	20.0 ± 17.9
		R. arvalis	5	20.0 ± 17.9
Акшиман (33)	Мелкосопочник, ручей	*Lacerta agilis*	48	8.3 ± 4.0
		Rana arvalis	3	33.3 ± 27.2
Оз. Сабандыколь (34)	Мелкосопочник	*Lacerta agilis*	16	12.5 ± 8.3
		Rana arvalis	61	62.7 ± 5.9
Кызылтау (40)	Мелкосопочник, родник	*Lacerta agilis*	5	60.0 ± 21.9
		Rana arvalis	5	80.1 ± 7.9

Примечание. [1] – для сравнения добавлены выборки остромордой лягушки из тех пунктов, где встречены инвазированные рептилии; [2] – расположение пунктов исследования, см. рис. 1; N_j – объем выборок, экз.; P – экстенсивность инвазии хозяев, %.

Кроме остромордой лягушки *Os. filiformis* обнаружена в трех выборках *L. agilis*, взятых в правобережной пойме р. Иртыш (табл. 2). Симметричные пробы лягушек из этих пунктов отсутствуют. Кроме того, нематода найдена у прытких ящериц, обитающих около озер, ручьев и родников в межсопочных понижениях Сарыарки. На оз. Сабандыколь экстенсивность инвазии амфибии паразитом достоверно выше, чем у рептилии (t_φ = 3.97). Выборки *R. arvalis* и *L. agilis* из горных поднятий Акшиман и Кызылтау также отличаются по зараженности *Os. filiformis*, но надежно (t_φ = 1.09 и 0.70 соответственно). Очевидно, это связано с малым объемом выборок. Следует отметить, что при обнаружении *Os. filiformis* в пробах ящерицы всегда отмечается перекрывание ее ареала с таковым остромордой лягушки, обязательно зараженной обсуждаемым видом гельминтов (см. табл. 2). В пунктах из мелкосопочника, где в пробах обоих видов хозяев установлена *Os. filiformis*, буквально в 50–100 м выше по травянистому склону сопок, куда из-за сухости лягушки не поднимаются, ящерицы

всегда свободны от освальдокрузии. В аллопатричных с *R. arvalis* выборках *L. agilis*, взятых у подножья горных поднятий Каракуз (№ 36; 48 экз.), Баянаул (№ 35, 31 экз.), Акшиман (№ 33, 22 экз.) и Кызылтау (№ 40, 33 экз.), на канале Иртыш-Караганда (№ 30; 25 экз.) и в окр. г. Павлодар (№ 5 и 6; 31 экз.) *Os. filiformis* не обнаружена. Нематода также отсутствует в аллопатричных с *R. arvalis* пробах прыткой (30 экз.) и живородящей (6 экз.) ящериц, взятых в долине ручья, впадающего в оз. Маралды (№ 20). Остромордая лягушка здесь не обитает. В целом экстенсивность заражения *L. agilis* нематодой в наших сборах (12.9 ± 1.4 %, N = 582 экз., t_{φ} = 1.03) близка к величине показателя в биотопах Волыно-Подольской возвышенности и Приднепровской равнины Украины (15.5 ± 2.3 %, N = 252 экз.) (Sharpilo et al., 2001).

Кроме ящериц освальдокрузия установлена у одной особи обыкновенного ужа в пункте Белогорье (№ 31) из левобережной поймы р. Иртыш. У остальных видов рептилий и обыкновенной жабы в наших сборах *Os. filiformis* не найдена.

2. Экспериментальное изучение развития личинок *Oswaldocruzia filiformis* из яиц, происходящих от самок нематоды из разных видов хозяев

Половозрелые самки *Os. filiformis*, извлеченные в июне из *R. arvalis* и *L. agilis* (Усолка) и отсаженные по отдельности в чашки Петри с отстоявшейся водопроводной водой и физраствором, выделяли яйца. В трех случаях у самок, извлеченных из ящериц, мы, вслед за В. П. Шарпило (1976), в дистальных частях маток наблюдали яйца со сформированными личинками. Число яиц, выметанных нематодами, собранными у лягушек, колебалось между 14 и 128, у ящериц – между 11 и 107 экз. Очевидно, что плодовитость самок *Os. filiformis*, паразитирующих в лягушках и ящерицах, приблизительно одинакова. Из яиц, независимо от вида хозяина, служившего источником самок нематоды, на вторые сутки при комнатной температуре развивались личинки. Активность личинок в чашках Петри с водой сохранялась 22, с физраствором – 25 суток. При подсушивании личинки становились неподвижными, после увлажнения их движения возобновлялись. Первая линька личинок наблюдалась на третий день после начала опыта. Вторая – между 8-м и 20-м днем. Трехдневные личинки, выплодившиеся из яиц *Os. filiformis*, собранных у лягушек и ящериц, достигали статистически одинаковой длины, соответственно 128.7–308.0 (293.5 ± 23.4) и 120.7–310.1 (233.3 ± 34.6) мкм. Критерий $t_{st,}$ равный 1.44, меньше критического значения, которое при $\alpha = 0.05$ и $df = 53$ равно 2.02. У отдельных личинок кутикулярные чехлики от линьки сохранялись до 20-го дня после выхода из яиц. К этому времени длина личинок, полученных из яиц от самок *Os. filiformis* из лягушек, равнялась 372.6 ± 97.2 мкм (N = 25), из ящериц – 312.7 ± 89.5 мкм (N = 23). Отличия не достоверны $t_{st} = 0.45, df = 46, t_{крит} = 2.02$. При посеве яиц нематоды на питательную среду (культура кишечной палочки на агаре) уже на следующий день появлялись отдельные подвижные личинки *Os. filiformis* первой стадии развития (Л1). На 8-й день их число достигало 70 экз. При комнатной температуре личинки сохраняли подвижность. Первую линьку личинок на агаре наблюдали на 8-й день. До второй линьки гельминты в этом опыте не доживали и погибали через 8–10 дней. Очевидно, агар слишком плотная для них среда. В целом личинки из яиц, полученных от самок *Os. filiformis*, извлеченных из *R. arvalis* и *L. agilis*, одинаково успешно развивались при комнатной температуре в физрастворе и водопроводной воде. В темпах роста и длительности развития в искусственных условиях, размерах одновозрастных Л1 и Л2, развившихся из яиц, полученных от самок *Os. filiformis* из двух видов хозяев, статистически существенных отличий мы не установили.

Таблица 3. Характеристики *Oswaldocruzia filiformis* из разных видов хозяев (по литературным и нашим данным)

Table 3. Characteristics of *Oswaldocruzia filiformis* from different host types (according to literature and our data)

Признаки	Виды хозяев

	Rana temporaria (Moravek, Voitkova, 1975)	*Lacerta agilis* (Шарпило, 1976)	*Bufo viridis* (Рыжиков с соавт., 1980)	*Rana arvalis* (Ваккер, Тарасовская, 1988)	*Vipera berus* (Новохацкая, 2008б)
Самки *Oswaldocruzia filiformis*, мм.					
Длина тела	9.75–24.2	10.0–15.2	12.0–20.0	8.38–15.9	5.90–9.20
Ширина тела	0.177–0.408	0.16–0.21	0.23–0.28	0.16–0.36	0.12–0.20
Длина везикулы	0.090–0.105		0.077–0.082	0.040–0.116	0.07–0.08
Длина передней части везикулы	0.033–0.045			0.032–0.060	0.03–0.04
Ширина передней части везикулы		0.011	0.049–0.55	0.048–0.064	
Длина пищевода	0.516–0.612	0.42–0.47	0.45–0.49	0.32–0.54	0.33–0.46
Длина хвоста	0.267–0.367	0.23–0.33	0.26–0.33	0.14–0.32	0.14–0.28
Вульва-терминус	3.47–8.5	4.1–5.5	4.2–7.1	3.36–6.52	2.60 –3.40
Размеры яиц	0.096–0.117 x 0.057–0.060	0.082–0.104 x 0.055–0.060	0.099–0.104 x 0.055	0.068–0.100 x 0.036–0.056	0.06–0.08 x 0.03–0.05
Самцы *Oswaldocruzia filiformis*, мм.					
Длина тела	5.47–11.8	6.4–8.9	5.9–6.2	6.00–10.4	3.50–6.70
Ширина тела	0.109–0.231	0.11–0.17	0.13–0.16	0.14–0.26	0.10 –0.24
Длина везикулы	0.060–0.117	0.077–0.099	0.077–0.082	0.063–0.087	0.06–0.07
Длина передней части везикулы	0.033–0.039			0.036–0.048	0.03–0.03
Ширина передней части везикулы		0.049	0.049	0.040–0.056	
Длина пищевода	0.420–0.598	0.37–0.42	0.38–0.42	0.22–0.52	0.32–0.40
Длина спикулы	0.201–0.240	0.187–0.203	0.193–0.231	0.184–0.232	0.16–0.18

В линейных размерах взрослых *Os. filiformis* из *R. arvalis* и *L. agilis,* по нашим и литературным данным, значительных отличий не наблюдается (табл. 3). Так, длина самок *Os. filiformis* от прыткой ящерицы практически (7.7–14.5 мм) такая же, что у остромордой лягушки. Нет существенных отличий по длине везикулы (0.030–0.087 мм), положению вульвы от терминуса (3.20–6.10 мм) и размерам яиц (0.05–0.90 x 0.04–0.05 мм). Величина самцов из ящериц приближается к таковым у R. *temporaria*. Согласно нашим данным, длина самцов от прыткой ящерицы равна 6.20–12.8 мм.

Спикулы по цвету, количеству и характеру отростков такие же, как у остромордой лягушки. Длина спикул – 0.22–0.24 мм.

3. Паразитарная система *Oswaldocruzia filiformis*

По числу хозяев, необходимых для осуществления цикла развития паразитических организмов, В. Н. Беклемишев (1956) выделил простые паразитарные системы: двухчленные (1 вид окончательного хозяина), трехчленные (2 вида окончательных хозяев и 1 вид промежуточных) и многочленные (3 или более видов окончательных хозяев и 2 или более промежуточных). Включение в простую паразитарную систему одного или более видов хозяев, выполняющих ту же функцию, переводит ее в ранг сложной. Например, вместо одного окончательного и одного промежуточного хозяев при простой трехчленной системе в сложную трехчленную систему акантоцефалы *Arhythmorhynchus petrochenkoi* входят 5 облигатных, 2 вида факультативных, 20 видов абортивных окончательных хозяев и один промежуточный хозяин (Контримавичус, Атрашкевич, 1982). Разнообразные способы заражения, сложные трофические связи паразита и хозяина (или хозяев) придают паразитарным системам статус особых экосистем, обладающих собственными пространственными и временными границами, способных к самовоспроизведению и саморегуляции (Балашов, 2011).

Таблица 4. Параметры инвазии *Rana arvalis* и *Lacerta agilis* нематодой *Oswaldocruzia filiformis* в пойме р. Иртыш (Усолка) и Казахском мелкосопочнике (Баянаул)

Table 4. Parameters of the invasion of *Rana arvalis* and *Lacerta agilis* by the nematode *Oswaldocruzia filiformis* in River Irtysh (Usolka) and Kazakh hilly steppe (Bayanaul)

Виды хозяев	N_j	n_{ij}	n_{ij}^*	χ^2	F_{ij}	P	M	s^2/M
р. Иртыш (Усолка)								
Rana arvalis	1269	5082	4808.3	15.6	+0.48	71.7 ± 1.3	4.0 ± 0.2	7.7
Lacerta agilis	115	162	435.7	172.0	-0.48	33.9 ± 4.4	1.4 ± 0.3	6.1
Всего:	1384	5244	5244.0	187.6		t_φ =7.96	t_{st} = 7.21	
Казахский мелкосопочник (Баянаул, долина ручья Кафар)								
Rana arvalis	49	198	97.1	104.9	+0.87	59.2 ± 7.0	4.0 ± 0.9	9.4
Lacerta agilis	59	16	116.9	87.1	-0.87	6.8 ± 3.3	0.3 ± 0.2	12.0
Всего:	108	214	214.0	192.0		t_φ = 6.35	t_{st} = 4.06	

Примечание. N_j – объем выборок, экз.; n_{ij} – фактическая численность нематоды, экз.; n_{ij}^* – теоретическая численность нематоды, экз.; χ^2 – критерий согласия; F_{ij} – показатель степени приуроченности относительного обилия нематоды; P – экстенсивность инвазии, %; M – индекс обилия, экз.; t_φ – критерий Фишера; t_{st} – критерий Стьюдента при сравнении параметров инвазии хозяев из Усолки и Баянаула.

На исследованной территории *Os. filiformis* образует двухчленную паразитарную систему двух типов: простую и сложную. В пункте Черноярка, где единственным хозяином *н*ематоды является популяция *R. arvalis*, функционирует простая двухчленная паразитарная система. Параметры инвазии хозяина приведены в табл. 1. В биотопах р. Иртыш (Усолка) и Казахского мелкосопочника (долина ручья Кафар, Баянаульское горное поднятие), где заражены два вида хозяев – *R. arvalis* и *L. agilis*, образовались и существуют сложные двухчленные паразитарные системы. Значение экстенсивности инвазии лягушки на Усолке достоверно выше, чем ящерицы (табл. 4). Критическая величина критерия Стьюдента равна 1.96. Распределение численности нематоды на Усолке и Кафаре относится к перерассеянному типу, так как отношение дисперсии к индексу обилия у обоих видов хозяев больше единицы (см. табл. 1).

Размещение гельминта относительно выборок хозяев неравномерно (см. табл. 4). Теоретическое число гельминта в Усольской популяции лягушки в один раз достоверно меньше эмпирического. Величина критерия χ^2 превышает критическую, равную 3.84, при одной степени свободы и $\alpha = 0.05$. Ожидаемое в соответствии с H_0 количество нематод у прыткой ящерицы, в отличие от лягушки, больше эмпирического в 2.7 раза. Положительный знак при F_{ij} свидетельствует о том, что численность *Os. filiformis* достоверно и в значительной степени смещена к выборке амфибии. В Баянауле величина экстенсивности инвазии лягушки также достоверно превышает таковую ящерицы (см. табл. 4). Ожидаемое число освальдокрузий в выборке амфибии в 0.45 раза меньше, а рептилии – в 7.3 раза больше, чем найдено фактически. Для этого биотопа характерна высокая степень приуроченности обилия *Os. filiformis* к пробе *R. arvalis*.

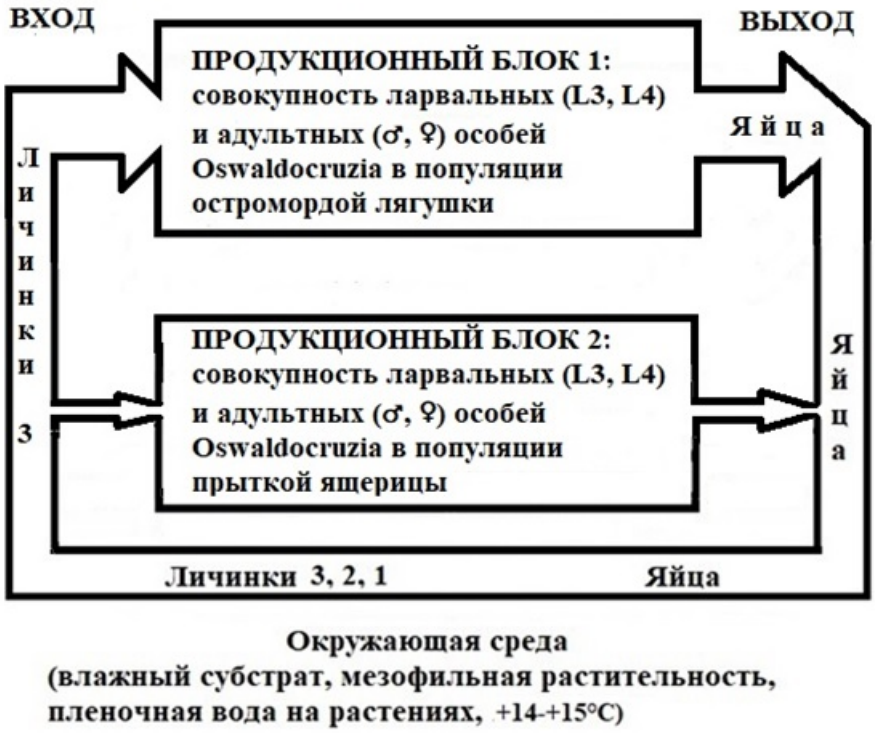


Рис. 2. Схема сложной двухчленной паразитарной системы *Os. filiformis* в биотопах степной зоны Республики Казахстан (объяснения в тексте)

Fig. 2. Scheme of the complex two-member parasitic system *Os. filiformis* in biotopes of the steppe of the Republic of Kazakhstan (explained in the text)

Сложная двухчленная паразитарная система *Os. filiformis*, опирающаяся на популяции *R. arvalis* и *L. agilis*, состоит из двух подсистем (рис. 2). Одна представлена освальдокрузиями, населяющими популяцию остромордой лягушки. Другая включает червей, паразитирующих в популяции прыткой ящерицы. Каждая подсистема состоит из трех обязательных частей – вход, продукционный блок (трофико-репродуктивный блок по Грановичу, 2009, с. 333) и выход. Вход образуют инвазионные личинки 3, продукционный блок – ларвальные (Л3, Л4) и адультные особи гельминта, выход – яйца, продуцируемые самками нематоды (см. рис. 2). Значение остромордой лягушки и прыткой ящерицы в паразитарной системе *Os. filiformis* подсчитывали по методике В. Л. Контримавичуса и Г. И. Атрашкевича (1982). Величина потока инвазии, поступающего из окружающей среды в популяцию хозяина, согласно названным авторам, равна произведению индекса обилия гельминта на относительную численность вида хозяина.

Таблица 5. Потоки инвазии в сложных двухчленных паразитарных систем *Oswaldocruzia filiformis* на р. Иртыш (Усолка) и в Казахском мелкосопочнике (Баянаул)

Table 5. Flows of invasion in complex two-membered parasitic systems *Oswaldocruzia filiformis* on the river. Irtysh (Usolka) and in the Kazakh hilly steppe (Bayanaul)

Вид хозяина	N_i:N_j	M	$M_♀$	Потоки инвазии в паразитарной системе			
				на входе		на выходе	
				экз.	%	экз.	%
Пойма р. Иртыш (Усолка)							
Rana arvalis	5:1	4.00	2.10	20.0	93.5	10.5	93.1
Lacerta agilis	1:5	1.40	0.78	1.40	6.5	0.78	6.9
Всего:				21.4	100.0	11.28	100.0
Казахский мелкосопочник (Баянаул, долина ручья Кафар)							
Rana arvalis	1:2	4.00	2.16	4.00	88.1	2.16	88.5
Lacerta agilis	2:1	0.27	0.14	0.54	11.9	0.28	11.5
Всего:				4.54	100.0	2.44	100,0

Примечание. N_i : N_j – отношение численности остромордая лягушка (i): прыткая ящерица (j); M – индекс обилия, экз.; $M_♀$ – индекс обилия половозрелых самок *Os. filiformis*, экз.

Умножением индекса обилия половозрелых самок на их плодовитость и на относительную численность вида хозяина авторы определяли размер потока инвазии на выходе из популяции хозяина во внешнюю среду. По данным табл. 5, на Усолке поток инвазии *Os. filiformis* на входе в подсистему «остромордая лягушка» равен 4.0 · 5 = 20.0, а в подсистему «прыткая ящерица» – 1.4 · 1 = 1.4. Если принять величину всего потока инвазии на входе за единицу (20.0 + 1.4 = 21.4), то на подсистему «лягушка» приходится (20.0 / 21.4) · 100 = 93.5 %, а на подсистему «ящерица» – (1.4 / 21.4) · 100 = 6.5 % потока инвазии. При подсчете величины потоков инвазии на выходе из подсистем мы использовали два сомножителя: индекс обилия зрелых самок нематоды и относительную численность видов хозяев. Третий сомножитель – плодовитость самок гельминта – мы приняли равным единице, т. к. надежных различий в числе яиц у самок, добытых из *R. arvalis* и *L. agilis*, не установили. На Усолке доля потока инвазии на входе из продукционного блока «популяция *R. arvalis*» в 14.3, а на выходе в 13.5 раза больше, чем из «популяции *L. agilis*» (табл. 5). В Баянауле в паразитарной системе *Os. filiformis* доля инвазионного потока на входе в подсистему «остромордая лягушка» почти 7.4 раз, а на выходе в 7.7 раз больше, чем из подсистемы «прыткая ящерица» (см. табл. 5). Относительная численность рептилии в Баянауле немного больше, чем на Усолке. С этим связана чуть большая доля потока инвазии в паразитарной системе *Os. filiformis,* зависящая от прыткой ящерицы в мелкосопочнике, сравнительно с припойменным биотопом р. Иртыш.

Таким образом, в степной зоне Казахстана в зависимости от биотопических условий популяции остромордой лягушки могут обеспечивать от 88 до 93 % потока инвазии на входе и выходе из паразитарной системы *Os. filiformis*. Это вместе с более высокой экстенсивностью инвазии и повышенной степенью приуроченности обилия нематоды к пробам *R. arvalis* указывает на ведущее значение популяций остромордой лягушки в сложной паразитарной системе *Os. filiformis*. Прыткая ящерица заражена достоверно меньше остромордой лягушки, показатель степени приуроченности относительного обилия (F_{ij}) имеет отрицательное значение и в сложной паразитарной системе нематоды играет второстепенную роль. Как было показано, инвазированность рептилии *Os. filiformis* наблюдается только в условиях симпатрии с зараженными популяциями *R. arvalis.* Исходя из этого мы считаем, что в степной зоне Казахстана

L. agilis не может, подобно *R. arvalis,* самостоятельно поддерживать существование простой двухчленной паразитарной системы *Os. filiformis.*

Обыкновенный уж в пойме р. Иртыш, наряду с остромордой лягушкой и прыткой ящерицей, видимо, также может вовлекаться в паразитарную систему нематоды. Его вероятную роль предстоит изучить. Так же, как обыкновенной жабы и озерной лягушки, у которых зараженность установлена в окрестностях Риддера и Усть-Каменогорска (Ваккер и др., 1990).

Одним из важных результатов межвидовых взаимодействий в паразитарных системах является формирование гостальной специфичности. По степени естественной восприимчивости к паразитам выделяются следующие основные категории хозяев: облигатные, факультативные, резервуарные (транспортные) и абортивные (тупиковые, каптивные) (Шульц, Давтян, 1954; Догель, 1962; Щульц, Гвоздев, 1972; Балашов, 2001; Нигматуллин, 2004). Обычно определение гостального статуса гельминтов решается путем сравнения морфологических и физиологических признаков, величины экстенсивности инвазии хозяев, реже – индекса обилия (Нигматуллин, 2004). Применение последнего ограничено редко встречающимся в природе нормальным типом распределения численности паразитов. В биотопах степной зоны половозрелые формы *Os. filiformis*, в том числе самки со зрелыми яйцами, найдены у зараженных остромордых лягушек, прытких ящериц и обыкновенного ужа. Следовательно, к последним применимы категории облигатных или факультативных хозяев, поскольку только у таких хозяев гельминты проходят полное, без существенных морфологических и физиологических изменений, развитие всех органов и достигают половой зрелости. Согласно нашим данным, заметных морфологических отличий у половозрелых форм и личинок нематоды не отмечено. Ведущая роль в паразитарной системе *Os. filiformis*, высокий уровень заражения, широкое распространение гельминта у остромордой лягушки в биотопах лесостепи, степи, мелкосопочника, поймы Иртыша и озерных впадин говорят в пользу облигатного статуса этого вида хозяев. Второстепенная роль прыткой ящерицы в сложной паразитарной системе гельминта, заражение рептилии только при симпатрии с инвазированной нематодой амфибией, невысокая величина экстенсивности инвазии, отсутствие приуроченности относительного обилия *Os. filiformis* к *L. agilis* свидетельствуют о том, что в степной зоне Казахстана этот вид хозяев является факультативным хозяином нематоды. Мы полагаем, что, являясь, по сравнению с *R. arvalis*, менее гигрофильным видом (Прыткая ящерица, 1976; Банников и др., 1977), *L. agilis* в ранге факультативного хозяина могла способствовать проникновению *Os. filiformis* из экологических желобов (реки Иртыш и Урал) в биотопы озерных впадин колочной лесостепи и степи.

В. П. Шарпило (1976) относит прыткую ящерицу к облигатным хозяевам *Os. filiformis.* И действительно, в лесо-луговых стациях Карпат значение экстенсивности инвазии *L. agilis* в среднем равно 80 %, что указывает на ее возможный облигатный гостальный статус. Однако в 18 выборках (342 экз.), сделанных из южной части степной зоны Украины, лишь три ящерицы (0.88 ± 0.03 %) заражены *Os. filiformis* (Sharpilo et al., 2001). Это, по-видимому, свидетельствует о том, что на юге Украины статус прыткой ящерицы меняется на факультативный. Смена гостального статуса у паразитических организмов – обычное явление. Так, форма *Echinococcus granulosus*, вызывающая у домашних овец цистный гидатидоз, установлена у необычных хозяев: у девяти вынужденно оперированных детей и у одной забойной коровы (Лукманова и др., 2006). На птичьих базарах Земли Франца-Иосифа в паразитарную систему скребня *Polymorphus phippsi*, кроме облигатного хозяина обыкновенной гаги (*Somateria mollissima*), как факультативный хозяин включается полярная крачка (*Sterna paradisaea*) и обеспечивает до 1 % потока инвазии (Галактионов, Атрашкевич, 2015). Указанные авторы также установили, что люрик (*Alle alle*) на острове Врангеля сменил по отношению к *P. phippsi* каптивно-абортивный статус на факультативный. Свидетельством потенциальной смены гостальности в самом начале процесса служат постциклические паразиты (Odening, 1974). Например, освальдокрузия, найденная у

совершенно необычного хозяина – налима, очевидно, съевшего зараженную лягушку (Новохацкая, 2008а). Экспериментально показана приживаемость нематоды у обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки (Свiтiн, 2016). У последнего вида на Кижских островах в Онежском озере установлен стабильно высокий уровень зараженности *Os. filiformis* (Новохацкая, 2008б). Феномен связан с тем, что ведущим пищевым объектом рептилии являются травяные лягушки, в том числе инвазированные нематодой.

Заключение

В северо-восточной части степной зоны Республики Казахстан паразитарной системой *Os. filiformis* охватываются самые массовые виды местной батрахо- и герпетофауны – остромордая лягушка и прыткая ящерица. Заметных морфологических отличий у нематод из названных видов хозяев не отмечено. У обоих видов гельминт достигает половой зрелости, плодовитость самок, обитающих у них, приблизительно одинакова. Самки *Os. filiformis*, добытые из лягушек и ящериц, откладывают яйца в чашках Петри с водой или физраствором. На вторые сутки из яиц выходят личинки. Их первая линька происходит на 8-й день, вторая – на 20-й. Активность личинок в физрастворе наблюдается до 25 дней. Личинки выносят подсушивание, при увлажнении их движения возобновляются. В условиях эксперимента особых отличий в выживаемости, темпах роста и развития, линьках личинок I и II стадий, развившихся из яиц, полученных от самок *Os. filiformis* из лягушек и ящериц, не наблюдалось.

В пойменных биотопах р. Иртыш *Os. filiformis* формирует простую двухчленную паразитарную систему, опирающуюся только на популяцию *R. arvalis*. В притеррасных участках поймы р. Иртыш и в ряде биоценозов мелкосопочника, где ареалы популяций остромордой лягушки и прыткой ящерицы перекрываются, формируется сложная двухчленная паразитарная система. Популяции остромордой лягушки обеспечивают на входе и выходе из сложной паразитарной системы от 88 до 95 % потока инвазии. Прыткая ящерица контролирует лишь 5–12 % потока. Оптимальные условия для образования и длительного функционирования паразитарных систем *Os. filiformis* существуют на увлажненных, заросших густой мезофитной растительностью прибрежных частях ряда озер, рек и ручьев в колочной лесостепи, право- и левобережной степи, Казахского мелкосопочника.

Границы паразитарных систем *Os. filiformis* зависят от нескольких факторов. Во-первых, пространство, занимаемое паразитарными системами *Os. filiformis* в степной зоне, ограничивается температурой и влажностью субстрата, которые обеспечивают (или нет) нормальные условия для развития яиц и свободного передвижения инвазионных личинок *Os. filiformis*. В связи с этим простые и сложные двухчленные паразитарные системы гельминта приурочены к увлажненным, покрытым густым растительным покровом прибережным частям водоемов и водотоков. Во-вторых, необходимым условием существования паразитарных систем освальдокрузии является расположение на указанных побережьях кормовых участков остромордой лягушки и прыткой ящерицы. В-третьих, площади, занимаемые в биотопах сложными паразитарными системами *Os. filiformis*, зависят от величины симпатричной зоны хозяев нематоды.

Относительно высокая зараженность, ведущая роль в сложной паразитарной системе *Os. filiformis* говорят в пользу облигатного гостального статуса остромордой лягушки в степной зоне Казахстана. Подчиненное значение в паразитарной системе нематоды, относительно невысокий уровень заражения, наблюдаемый лишь при симпатрии с инвазированной *Os. filiformis* остромордой лягушкой, указывают на факультативный гостальный статус прыткой ящерицы. Несмотря на такой ранг, ящерица благодаря меньшей гигрофильности могла способствовать выходу нематоды из экологических желобов (реки Иртыш и Урал) в биотопы озерных впадин колочной лесостепи и степи.

Библиография

Аникиева Л. В. Гостальность и внутривидовое фенотипическое разнообразие цестод рода Proteocephalus // Материалы конф., посвящ. памяти д. б. н, проф. Б. И. Купермана. Борок, 2003. С. 10.

Балашов Ю. С. Паразитизм и экологическая паразитология // Паразитология. 2011. Т. 45. № 2. С. 81–93.

Балашов Ю. С. Специфичность паразито-хозяинных связей членистоногих с наземными позвоночными // Паразитология. 2001. Т. 35. № 6. С. 473–489.

Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР . М.: Просвещение, 1977. 415 с.

Батькаев А. И., Ваккер В. Г. Паразитарная система трихинеллы в ландшафтах Среднего Прииртышья // Материалы докл. к 4-й Всес. конф. по проблеме трихинеллеза, человека и животных / Ред. А. С. Бессонов. Ереван, 1985. С. 35–36.

Батькаев А. И., Ваккер В. Г. Роль диких хищных млекопитающих в паразитарной системе трихинеллы в ландшафтах Среднего Прииртышья // Материалы докл. к 5-й Всесоюзной конф. по проблеме трихинеллеза человека и животных / Ред. А. С. Бессонов. Новочеркасск, 1988. С. 8–11. Научная библиотека диссертаций и авторефератов: http://www.dissercat.com/content/posleuboinaya-diagnostika-trikhinelleza-zhivotnykh#ixzz5Nrq2ke38

Батькаев А. И., Ваккер В. Г. Роль корсака в циркуляции трихинелл в Среднем Прииртышье // Материалы докл. 6 науч. конф. по проблеме трихинеллеза человека и животных. Киров, 1992. С. 24–26. Научная библиотека диссертаций и авторефератов: http://www.dissercat.com/content/epizootologiya-epidemiologiya-trikhinelleza-usovershenstvovanie-mer-borby-s-nim-v-uralskom-p#ixzz5NrpILNdy

Беклемишев В. Н. Возбудители болезней как члены биоценозов // Зоологический журнал. 1956. Т. 35. Вып. 12. С. 1765–1779.

Боев С. Н., Соколова И. Б., Панин В. Я. Гельминты копытных животных Казахстана . Алма-Ата, 1962. Т. 1. 377 с.

Бреев К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. . Л.: Наука, 1972. 72 р. (Методы паразитологических исследований. № 6).

Буракова А. В. Эколого-генетические особенности и гельминтофауна остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в градиенте урбанизации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук . Екатеринбург, 2010. 22 с.

Буракова А. В., Вершинин В. Л. Анализ паразитофауны синтопически обитающих представителей бесхвостых амфибий // Вестник СПбГУ. Сер. 3. 2016. Вып. 3. С. 31–36. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.306.

Ваккер В. Г. Популяционные особенности гельминтов у прыткой ящерицы в Среднем Прииртышье // Тезисы докл. 8 Всес. совещ. зоологов пединститутов / Ред. С. П. Наумов, Н. М. Чернова, Л. С. Шалдыбин. Витебск: ВГПИ, 1984. Ч. 2. С. 56–58.

Ваккер В. Г., Брушко З. К., Тарасовская Н. Е. К гельминтофауне амфибий Казахстана // Материалы Всесоюзного научно-методич. совещания зоологов пед. вузов СССР / Ред. С. П. Наумов, А. Г. Юсуфов. Махачкала: ДГУ, 1990. С. 59–61.

Ваккер В. Г., Тарасовская Н. Е. Биология *Oswaldocruzia. filiformis* (Goeze, 1782) (Trichostrongylidae) в Среднем Прииртышье . Деп. в ВИНИТИ. 1988. № 4149 – В8. С. 1–21; Анн. в РЖБ. 1988. 6К 122, М.

Галактионов К. В., Атрашкевич Г. И. Специфика циркуляции паразитов морских птиц в высокой Арктике на примере паразитарной системы скребня *Polymorphus phippsi* (Palaeacanthocephala, Polymorphidae) // Паразитология. 2015. Т. 49. № 6. С. 393–411.

Гвоздецкий Н. А., Михайлов Н. И. Физическая география СССР. Азиатская часть . М.: Географгиз, 1963. 572 с.

Гранович А. И. Паразитарная система как отражение структуры популяции паразитов: концепция и термины // Труды ЗИН РАН. 2009. Т. 313. № 3. С. 329–337.

Догель В. А. Общая паразитология . Л., 1962. 464 с.

Жигилева О. Н. Взаимосвязь зараженности гельминтами и генетического разнообразия популяций животных: Дис. ... д-ра биол. наук . Тюмень, 2017. 327 с.

Жигилева О. Н., Кирина Ю. И. Заражение гельминтами сибирской лягушки (*Rana amurensis* Boulenger, 1886) на западной границе ареала // Паразитология. 2014. Т. 47. № 2. С. 165–169.

Жигилева О. Н., Сурель О. В., Злобина Л. С. Паразитарные сообщества остромордой лягушки на юге Западной Сибири // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень, 2002. Вып. 3. С. 63–68.

Ивантер Е. В., Коросов А. В. Биометрия . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 104 с.

Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А., Чихляев И. В. Анализ гельминтофауны позвоночных животных юга Среднего Поволжья и факторы ее формирования // Материалы IV Всероссийского Съезда Паразитологического общества при Российской академии наук «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения». СПб., 2008. Т. 2. С. 313–317.

Контримавичус В. Л., Атрашкевич Г. И. Паразитарные системы и их изучение в популяционной биологии гельминтов // Паразитология. 1982. Т. 16. № 30. С. 177–187.

Кудинова М. А., Жерихова Г. В., Петрова О. Е. Гельминтофауна лягушки травяной в Южной Карелии // Гельминты и их промежуточные хозяева / Ред. Л. С. Шалдыбин. Горький, 1985. С. 24–27.

Лукиянов Л. В., Ручин А. Б., Чихляев И. В., Рыжов М. К. Гельминтофауна остромордой лягушки *Rana arvalis* (Amphibia, Anura) // Материалы IV Всероссийского съезда Паразитологического общества при Российской академии наук «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения». СПб., 2008. Т. 2. С. 149–151.

Лукманова Г. И., Гумеров А. А., Туйгунов М. М., Викторова Т. В. Геномное типирование изолятов *Echinococcus granulosus* из районов Южного Урала // Паразитология. 2006. Т. 40. № 5. С. 479–484.

Нигматуллин Ч. М. К теории жизненных циклов паразитов. Терминология и классификация хозяев по их роли в жизненных циклах гельминтов // Современные проблемы паразитологии, зоологии и экологии: Материалы I и II международных чтений, посвященных памяти и 85-летию со дня рождения С. С. Шульмана (март 2002 г. и февраль 2003 г., Калининград) / Ред. Ч. М. Нигматуллин. Калининград: Изд-во КГТУ, 2004. С. 96–119.

Новохацкая О. В. Паразитофауна рыб эвтрофируемых озер (на примере Сямозера): Автореф. дис. ... канд. биол. наук . СПб., 2008а. 26 с.

Новохацкая О. В. К вопросу о встречаемости нематоды *Oswaldocruzia filiformis* (Strongylida: Molineidae) в Карелии // Паразитология. 2008б. Т. 42. № 3. С. 204–210.

Однокурцев В. А., Седалищев В. Г. Гельминтофауна сибирской лягушки Якутии, ее половозрастная и сезонная изменчивость // Поволжский экологический журнал. 2008. № 2. С. 112–119.

Песенко Ю. А. Принципы и методы в фаунистических исследованиях . М.: Наука, 1982. 288 с.

Плохинский Н. А. Биометрия . М.: Изд-во МГУ, 1970. 359 с.

Прыткая ящерица / Ред. А. В. Яблоков. М.: Наука, 1976. 376 с.

Равковская Е. А., Хворова И. А., Пятова М. В., Лада Г. А. Гельминты обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) и озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus)* на востоке Центрального Черноземья // Вестник ТГУ. 2015. Т. 20. Вып. 1. С. 185–188.

Радченко Н. М., Шабунов А. А. Эколого-гельминтологические исследования амфибий Вологодской области // Материалы IV Всероссийского съезда Паразит. об-ва РАН «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения». СПб., 2008. Т. 3. С. 72–75.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика . Минск: Вышэйша школа, 1973. 320 с.

Русинек О. Т. Паразитарная система *Diphyllobotrium dendriticum* (Cestoda: Pseudophyllidea) и оценка ее возраста в озере Байкал // Паразиты рыб: современные аспекты изучения: Материалы конф., посвящ. памяти д. б. н., проф. Б. И. Купермана.

Борок, 2003. С. 46–47.

Ручин А. Б., Чихляев И. В. Изучение гельминтофауны остромордой –*Rana arvalis* Nilsson, 1842 и травяной – *Rana temporaria* L., 1758 лягушек (Amphibia: Anura) при совместном обитании // Современная герпетология. 2013 Т. 13. № 3/4. С. 130–136.

Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н. Гельминты амфибий фауны СССР . М.: Наука, 1980. 279 с.

Соболева Т. Н. К гельминтофауне водных амфибий и рептилий Казахстана // Экология водных животных / Ред. Е. В. Гвоздев. Алма-Ата: АН Каз. ССР, 1975. С. 186–192.

Тарасовская Н. Е. Значение бесхвостых амфибий в оздоровлении пастбищных и околоводных биотопов от гельминтов // Экология. Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2009. № 10 (60). С. 76–79.

Фортунато Э. Связь гостальной специфичности паразита с популяционной структурой вида хозяина. // Журнал общей биологии. 1985. Т. XLVI. № 3. С. 625–632.

Чупахин В. М. Основы ландшафтоведения . М.: Мысль, 1973. 224 с.

Шарпило В. П. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР . Киев: Наукова Думка, 1976. 287 с.

Шималов В. В. Гельминтофауна земноводных открытых каналов в мелиорированных районах Белорусского Полесья // Паразитология. 2002. Т. 36. № 2. С. 304–309.

Шималов В. В. Гельминтофауна амфибий (Vertebrata: Amphibia) в Республике Беларусь // Паразитология. 2009. Т. 43. № 2. С. 118–129.

Шульц Р. С., Давтян Э. А. О формах хозяинно-паразитных отношений в гельминтологии // Зоологический журнал. 1954. Т. 6. С. 1201–1205.

Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Биология гельминтов . М.: Наука, 1972. Т. 2. 517 с.

Щепина Н. А., Балданова Д. Р. Гельминтофауна монгольской жабы *Bufo raddei* Strauch, 1876 в Забайкальи // Паразитология. 2010. Т. 44. № 2. С. 153–159.

Щепина Н. А., Дугаров Ж. Н. Трематоды сибирской лягушки бассейна оз. Байкал // Материалы IV Всероссийского съезда Паразитологического общества при Российской академии наук «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения». СПб., 2008. Т. 3. С. 732–734.

Свiтiн Р. С. Нематоди роду Oswaldocruzia Travassos, 1917 західної Палеарктик: Автореф. дис. ... канд. біологічних науки . Київ, 2016. 20 с.

Cedhagen T. Endoparasites in some Swedish amphibians // Acta Parasitologica Polonica. 1988. Vol. 33. № 2. P. 107–113.

Griffin C. T. The effect of constant and changing temperatures on the development of the eggs and larvae *Oswaldocruzia filiformis* (Nematoda: Trichostrongyloidea) // J. of Helminthology. 1988. Vol. 62. Issue 4. P. 281–292.

Griffin C. T. *Oswaldocruzia filiformis* (Nematoda: Trichostrongyloidea) in frogs (*Rana temporaria*) from three locations in Ireland. // J. Helminthol. 1989. Vol. 63. P. 53–62.

Hendrikx W. M. L. Epidemiological aspects of the infection with *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) Travassos 1917 (Nematoda, Trichostrongylidae) in the common toad *(Bufo bufo* L.,1785) in the Netherlands // Neth. J. Zool. 1983. Vol. 33 (2). P. 99–124.

Kozak A. Die Nematodenfauna der Frösche in dem Karpathengebiet der CSSR // Biologia Bratislava. 1973. Vol. 28. P. 325–334.

Moravec F., Vojtkova L. Variabilität von zwei Nematodenarten – *Oswaldocruzia filiformis (Goeze, 1782),* und *Oxysomatium brevicaudatum (Zeder, 1800),* der gemeinsamen Parasiten der europäischen Amphibien und Reptilien // Scripta Fac. Sei. Nat. UJEP Brunensis, Biologia 2. 1975. 5. S. 61–76.

Odening K. Parasitismus. Grundfragen und Grundbegriffe. WTW, 1974. Band 113. Reihe Biologie. 170 s.

Pritchard M. H., Kruse G. O. W. The collection and preservation of animal parasites. Nebraska, 1982. P. 19–30, 41–44.

Sanchis V., Roig J. M., Carretero M. A., Roca V., Llorence G. Host-parasite relationships

of *Zootoca vivipara* (Sauria: Lacertidae) in the Pyrenees (North Spain) // Folia Parasitologia. 2000. Vol. 47. P. 118–122.

Sharpilo, V. P., Biserkov, V., Kostadinova, A., Behnke, J. M., Kuzmin, Y. I. Helminths of the sand lizard, *Lacerta agilis* (Reptilia, Lacertidae), in the Palaearctic: faunal diversity and spatial patterns of variation in the composition and structure of component communities // Parasitology. 2001. Vol. 123 (4). P. 389–400.

Schimalov V. V., Schimalov V. T., Schimalov A. V. Helminth fauna of lizards (Reptilia, Sauria) in sousern part of Belarus // Parasitol. Res., Short Communication. 2000. Vol. 86. P. 343.

Schimalov V. V., Schimalov V. T. Helminth fauna of toads in Belarussian Polesie // Parasitol. Res., Short Communication. 2001a. Vol. 87 (1). P. 84.

Schimalov V. V., Schimalov V. T., Schimalov A. V. Helminth fauna of newts in Belarussian Polesie // Parasitol. Res., Short Communication. 2001b. Vol. 87 (4). P. 356.

Singer E., Sattmann H. Zur Kenntnis der Parasiten Österreichischer Amphibien // Helminthologische / Parasitologische Fachgespräche. Naturhistorisches Museum, 3. Zoologische Abteilung, Wien, 2007. S. 1–3.

Yildirimhan H. S, Goldberg S. R., Bursey R. C. Helminth Parasites of the Banded Frog *Rana camerani* (Ranidae) from Turkey. // Comparative Parasitology. 2009. Vol. 73 (2). July. P. 222–236. URL: http://www.bioone.org/doi/full/10.1654/4229.1. DOI: http://dx.doi.org/10.1654/4229.1.

Благодарности

Выражаю мою искреннюю признательность профессору, доктору биологических наук Шайкенову Блоку Шайкеновичу за его ценные советы и дружескую поддержку. Отдаю глубокую дань памяти моим научным руководителям – академику Боеву Сергею Николаевичу и профессору Маркову Георгию Сергеевичу. В моем сердце жива благодарность Анвару Идрисовичу Батькаеву, которого уже нет с нами. Его профессиональные советы и помощь неоценимы.

THE PARASITIC SYSTEM OF THE NEMATODE OSWALDOCRUZIA FILIFORMIS (STRONGYLIDA: MOLINEIDAE) IN KAZAKHSTAN

VAKKER Viktor *Ph.D., Pavlodar Pedagogical Institute (140000 Pavlodar, Mira st., 60), vgwacker@gmail.com*

Keywords: Nematoda, Oswaldocruzia filiformis, parasitarian system, Rana arvalis, Lacerta agilis, steppe, Kazakhstan

Received on: 27 January 2018
Published on: 24 December 2018

Summary: In the steppe of the Republic of Kazakhstan mature nematodes Oswaldocruzia filiformis were found in the populations of moor frogs (Rana arvalis), sand lizards (Lacerta agilis) and grass snakes (Natrix natrix). In the flood plain biotopes of the Irtysh river Os. filiformis forms simple two-member parasitic systems based only on the population of R. arvalis. In the terrace areas near flood plain of the Irtysh and in a number of biocenoses of the Kazakh Hummocks, where the areas of the frog and lizard populations overlap complex two-member parasitic systems are formed. In last case Os. filiformis plays a key role and provides from 88 to 95% of the invasion flow. Sand lizard populations control only 5–12% of the invasion flow. Optimal conditions of the formation and long-term existence of parasitic systems of Os. filiformis are present on wetted shores overgrown with dense mesophytic vegetation by some lakes, rivers, other streams of the wooded steppe with kolkis, right-bank and left-bank steppe, hillocky area of the Irtysh. The relatively high degree of contamination of R. arvalis and its main role in the parasitic system of nematodes indicates the obligate status of this host species. The subordinate value in maintaining the parasitic system, the low degree of contamination observed only with sympatry with Os. filiformis infected frogs indicates the facultative status of sand lizards. Despite such a rank, the lizard, as a less hygrophilous species, could promote the release of nematodes from ecological gutters (Ural and Irtysh rivers) into biotopes of the lake basins of the wooded steppe with kolkis and steppe.

Высоцкая Р. У., Буэй Е. А., Мурзина С. А., Немова Н. Н. Кислые гидролазы лизосом в приспособительных реакциях сельди Clupea pallasi marisalbi Berg (Clupeidae) из разных заливов Белого моря // Принципы экологии. 2018. № 4. С. 65–76. DOI: 10.15393/j1.art.2018.8083

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 577.152.3:591.524.1:597.541(268.46)

КИСЛЫЕ ГИДРОЛАЗЫ ЛИЗОСОМ В ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЯХ СЕЛЬДИ CLUPEA PALLASI MARISALBI BERG (CLUPEIDAE) ИЗ РАЗНЫХ ЗАЛИВОВ БЕЛОГО МОРЯ

ВЫСОЦКАЯ Римма Ульяновна	*д. б. н., ФИЦ Карельский научный центр РАН (185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11, КарНЦ РАН), rimma@bio.krc.karelia.ru*
БУЭЙ Елизавета Андреевна	*ФИЦ Карельский научный центр РАН (185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11, КарНЦ РАН), elizaveta.vdovichenko@gmail.com*
МУРЗИНА Светлана Александровна	*к. б. н., ФИЦ Карельский научный центр РАН (185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11, КарНЦ РАН), murzina.svetlana@gmail.com*
НЕМОВА Нина Николаевна	*д. б. н., ФИЦ Карельский научный центр РАН (185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11, КарНЦ РАН), nemova@krc.karelia.ru*

Ключевые слова: сельдь Clupea pallasi marisalbi Berg, лизосомальные ферменты, заливы Белого моря, биохимическая адаптация

Рецензент:
О. Н. Лукьянова

Получена:
30 мая 2018 года
Подписана к печати:
24 декабря 2018 года

Аннотация. Проведено сравнительное изучение активности лизосомальных ферментов (кислой фосфатазы, РНКазы, ДНКазы, β-глюкозидазы, β-галактозидазы, β-глюкуронидазы) в органах сельди Clupea pallasi marisalbi Berg из Кандалакшского, Онежского и Двинского заливов Белого моря, отличающихся по гидрологическим характеристикам и степени антропогенной нагрузки. Показано, что у исследованных рыб в печени, жабрах и мышцах активность большинства кислых гидролаз была значительно выше у особей, обитающих в Онежском и Двинском заливах. Это может свидетельствовать об участии лизосом органов сельди в адаптивных перестройках метаболизма к воздействию комплекса экологических факторов, сложившихся в данных биотопах. В Онежском заливе такими факторами являются пониженная температура и хозяйственно-промышленные стоки, в Двинском – распреснение, дефицит кислорода и высокая степень загрязнения воды. Основными органами-мишенями влияния вышеназванных факторов среды на рыб являются жабры, участвующие в процессах дыхания и осморегуляции, а также печень, в которой осуществляются биосинтезы необходимых организму макромолекул и биотрансформация эндогенных метаболитов и ксенобиотиков. Показано, что среди изученных лизосомальных гидролаз сельди наибольший вклад в компенсацию возможного воздействия факторов среды обитания и поддержание гомеостаза рыб вносят кислая фосфатаза, РНКаза и β-глюкуронидаза. В гонадах сельди в отличие от других исследованных органов самая высокая активность лизосомальных ферментов выявлена у рыб из Кандалакшского залива, что можно в определенной степени объяснить более высокой стадией зрелости у этой группировки рыб по сравнению с представителями других локальных стад. Незначительные отличия активности ДНКазы у сельдей C. pallasi marisalbi Berg из разных заливов свидетельствуют, скорее всего, о слабой вовлеченности генома в адаптивные реакции исследуемых рыб.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Обитающая в Белом море малопозвонковая сельдь *Clupea pallasi marisalbi* Berg привлекает внимание как исследователей, так и практиков рыболовства, поскольку обладает рядом биологических особенностей и является одним из основных объектов промысла. Представители данного вида распространены по всей акватории Белого моря и в разных районах образуют локальные группировки, различающиеся размерно-весовой структурой, темпом роста, местами и сроком нереста и нагула, плодовитостью, путями миграции и другими характеристиками (Похилюк, 1992; Семенова и др., 2013). Различают мелкую, размером от 12 до 20 см, подходящую к побережью на нерест близко к Юрьеву дню (6 мая) и поэтому названную «егорьевской», и крупную, размером от 20 до 34 см, нерест которой происходит около Иванова дня (7 июля), получившую название «ивановской» (Ивантер, Рыжков, 2004). Ивановская сельдь обычно менее многочисленна, это быстрорастущая форма, в одном и том же возрасте она в 4–5 раз превосходит по весу медленнорастущую «егорьевскую» сельдь (Лайус и др., 2017). В каждом из больших заливов Белого моря существуют стада мелкой сельди (кандалакшское, онежское, двинское), нерест которых приурочен к данному району. Половой зрелости «ивановская» сельдь достигает в возрасте 3–4 лет, а «егорьевская» в 2 года (Ивантер, Рыжков, 2004). На

разных стадиях жизненного цикла «беломорка» проявляет определенную избирательность к тем или иным районам моря. Сезонные миграции сельди связаны с распределением кормовых объектов, температурой, ледовой обстановкой, течениями и другими экологическими факторами, которые в разных районах Белого моря отличаются значительным разнообразием (Стасенкова, 2005; Бергер, 2007). Адаптация тихоокеанских предков *C. pallasi*, пришедших в Северную Европу несколько тысячелетий назад, к условиям обитания в разных участках Белого моря привела к формированию современного комплекса группировок, различающихся по морфологическим, физиологическим и поведенческим признакам (Лайус, 1995; Лайус и др., 2017).

Для прояснения многих вопросов, связанных с популяционной структурой, репродуктивными взаимоотношениями с группировками своего вида и обитающей рядом атлантической сельдью *C. harengus*, а также адаптационными возможностями беломорской сельди в последнее время стали использовать данные генетических и физиолого-биохимических исследований (Семенова и др., 2013; Пеккоева и др., 2014; Немова и др., 2015; Laakkonen et al., 2015). В перестройках метаболизма и защитных реакциях организма важная роль принадлежит особым субклеточным органеллам – лизосомам, в которых сосредоточено несколько десятков гидролитических ферментов, способных в кислых условиях осуществлять деградацию практически всех компонентов, составляющих живую материю (Покровский, Тутельян, 1976; Высоцкая, Немова, 2008). Кроме участия в основной функции − внутриклеточном пищеварении и в некоторых других физиологических функциях и процессах, лизосомы играют важную роль в защитных реакциях организма при воздействии на него разнообразных факторов среды (Немова, Высоцкая, 2004; Вдовиченко, Высоцкая, 2014; Немова и др., 2016).

Целью настоящей работы являлось сравнительное исследование активности основных групп лизосомальных ферментов в органах беломорской сельди из крупных заливов Белого моря, отличающихся по гидрологическим условиям и степени антропогенной нагрузки.

Материалы

В качестве объекта исследования была использована мелкая («егорьевская») сельдь *Clupea pallasi marisalbi* Berg, отловленная осенью в местах обитания локальных нерестовых стад в Кандалакшском, Онежском и Двинском заливах Белого моря. Некоторые характеристики мест отбора проб приведены в табл. 1.

Таблица 1. Гидрологическая характеристика мест сбора проб беломорской сельди *Clupea pallasi marisalbi* Berg

Table 1. Hydrological characteristics of the sampling places of the White Sea herring *Clupea pallasi marisalbi* Berg

Залив	Температура воды, ºС	Соленость, ‰	Растворенное ОВ*, мг С/л	Взвешенное ОВ*, мг С/л	Глубина вылова, м
Кандалакшский	6.66	25.19	7.08–11.3	0.01–0.17	21
Онежский	5.57	27.33	6.01–9.22	0.06–0.52	28
Двинский	8.50	18.84	4.30–22.7	0.03–1.18	13

Примечание. ОВ – органическое вещество, мг углерода /л (Agatova et al., 2003; цит. по: Бергер, 2007).

Кандалакшский залив – самый северный и глубоководный залив Белого моря. В районе мыса Турий глубина достигает 343 м, по мере продвижения к кутовой части залива глубина уменьшается. «Егорьевская» сельдь распространена вдоль Терского берега, от южной части Горла до Кандалакши, и Карельского берега от Кандалакши

до губы Чупа. Нерест кандалакшской сельди происходит в конце апреля – начале мая еще подо льдом при температуре воды от –0.2 до +0.3 ºС. Икру беломорская сельдь откладывает в прибрежной зоне на глубине до 5 м преимущественно на заросли морской травы зостеры. В настоящем исследовании использованы кандалакшские трехгодовики *C. pallasi* средним размером 14.51 ± 0.28 см, массой тела 29.64 ± 2.16 г.

Онежский залив относительно мелководный, максимальные глубины достигают 60 м (Бергер, 2007). Сельдь Онежского залива обитает вдоль Поморского берега, у Соловецких островов и в районе устья реки Онеги. Нерест в этом заливе происходит в мае – июне после таяния льда при температуре 4–5 ºС. Для исследований брали двухгодовиков с длиной тела 12.82 ± 0.23 см и массой 23.3 ± 0.42 г.

В Двинском заливе наибольшая глубина, более 100 м, отмечена в его северной части. Сельдь этого залива самая мелкая из представителей данного вида. Большие скопления сельди наблюдаются в предустьевых участках реки Северная Двина и мелких речек Летнего берега. Половой зрелости она может достигать в возрасте 1 года, массовое созревание наступает в двухлетнем возрасте. Нерест двинской сельди происходит в мае – июне при еще более высокой температуре (7–9 ºС), чем в других заливах. При проведении данной работы использовали двухгодовиков, имевших размер 12.71 ± 0.28 см и массу тела 21.78 ± 1.03 г.

Методы

Проведение аналитических работ осуществляли с использованием приборов ЦКП Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук». Для биохимического анализа использовали печень, жабры, мышцы и гонады рыб. Навески тканей гомогенизировали в 0.25 М растворе сахарозы, содержащем 0.001 М ЭДТА и 0.1 % неионного детергента тритона Х-100, разрушающего внутриклеточные мембраны и высвобождающего содержащиеся в лизосомах ферменты. Гомогенаты осветляли центрифугированием при 10000 g на центрифуге с охлаждением Allegra 64R (Beckman Coulter, США). В надосадочной жидкости определяли активность 6 ферментов (кислой фосфатазы, ДНКазы, РНКазы, β-глюкозидазы, β-галактозидазы, β-глюкуронидазы) и содержание белка.

Активность кислой фосфатазы (КФ 3.1.3.2) определяли по методу Баррета и Хита (1980), используя в качестве субстрата β-глицерофосфат натрия на ацетатном буфере, pH 4.8. Активность фермента выражали в микрограммах неорганического фосфора (P_{in}), образующегося в результате реакции, количество которого рассчитывали после реакции с хромогенным реактивом (Kahovcova, Odavic, 1969).

Активность кислых нуклеаз – ДНКазы (КФ 3.1.4.6) и РНКазы (КФ 3.1.4.23) – определяли методами Покровского и Арчакова (1968) и Левицкого с соавторами (1973) соответственно. Субстратами служили 0.1 % растворы дезоксирибонуклеиновой кислоты (pH 5) и рибонуклеиновой кислоты (pH 5.2) в ацетатном буфере. Количество низкомолекулярных фрагментов нуклеиновых кислот, образующихся при их гидролизе нуклеазами, определяли спектрофотометрически при 260 нм. Активность ферментов выражали в условных единицах ΔD_{260}.

Определение активности β-глюкозидазы (КФ 3.2.1.21) основано на фотометрическом определении освободившегося в результате реакции *пара*-нитрофенола (Покровский и др., 1971). Субстратом служил раствор *пара*-нитрофенил-β,D-глюкопиранозида в цитратно-фосфатном буфере (pH 5). Для полноты оценки активности этого мембраносвязанного фермента в реакционную смесь вносили тритон Х-100.

Активность β-галактозидазы (КФ 3.2.1.23) и β-глюуронидазы (КФ 3.2.1.31) определяли методами, предложенными Барретом и Хитом (1980). В качестве субстратов использовали *пара*-нитрофенил-β,D-галактопиранозид (pH 4) и *пара*-нитрофенил-β,D-глюкуронид (pH 5) в цитратном буфере соответственно. Активность гликозидаз выражали в микромолях *пара*-нитрофенола, образующегося в ходе реакции. Расчет проводили на мг белка, содержание которого в пробах определяли по

методу Лоури.

Полученные результаты обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики, оценивая достоверность отличий по критерию U Вилкоксона – Манна – Уитни (Гублер, Генкин, 1969). Различия считали достоверными при $p \leq 0.05$.

Результаты

Исследования показали, что активность изученных ферментов в органах сельдей из разных заливов Белого моря значительно различалась (табл. 2). В печени, жабрах и скелетных мышцах рыб из Онежского и Двинского заливов она в несколько раз превышала соответствующие показатели в органах особей из Кандалакшского залива. Наиболее значимые отличия обнаружены в активности РНКазы, кислой фосфатазы и β-глюкуронидазы. Так, активность РНКазы в жабрах двинской сельди была более чем в 4 раза, а у онежской – в 7 раз выше, чем у представителей кандалакшской группировки. У двинских сельдей повышенной была и активность β-глюкозидазы по сравнению с кандалакшскими особями. При сравнении между собой двинских и онежских рыб следует отметить, что у последних достоверно более высокими были показатели активности кислой фосфатазы и РНКазы в печени, жабрах и мышцах. У сельдей из Двинского залива в печени и жабрах сравнительно высокой была активность гликозидаз.

Активность кислой ДНКазы у рыб из разных заливов во всех органах практически не отличалась, за исключением таковой в жабрах сельдей из Онежского залива.

В гонадах беломорских сельдей в отличие от других органов выявлена несколько иная картина распределения активности лизосомальных гидролаз у рыб из разных мест обитания. Более высокий уровень активности всех гликозидаз, кислой фосфатазы и РНКазы отмечен у кандалакшских сельдей по сравнению с рыбами из Онежского и Двинского заливов.

Таблица 2. Активность лизосомальных ферментов в органах сельди *Clupea pallasi marisalbi* Berg из разных заливов Белого моря ($M \pm m$, n = 5–7)

Table 2. Activity of lysosomal enzymes in the organs of herring *Clupea pallasi marisalbi* Berg from different bays of the White Sea ($M \pm m$, n = 5–7)

Залив	Печень	Жабры	Мышцы	Гонады, ♂♂
Активность кислой фосфатазы, мкг P_{in}				
Кандалакшский	2.85±0.008*◊	2.52±0.04*◊	5.09±0.009*◊	3.58±0.003◊
Онежский	6.9±0.79	8.34±0.028	9.37±0.033	2.87±0.43
Двинский	3.64±0.12*	3.22±0.13*	6.80±0.009*	2.64±0.11
Активность РНКазы, $_{\Delta}D_{260}$				
Кандалакшский	0.554±0.01*◊	0.144±0.002*◊	0.141±0.001*◊	0.324±0.005*
Онежский	1.68±0.14	0.997±0.009	0.627±0.003	0.270±0.003
Двинский	1.05±0.06 *	0.617±0.025*	0.399±0.019*	0.399±0.110
Активность ДНКазы, $_{\Delta}D_{260}$				
Кандалакшский	0.477±0.005	0.656±0.002*	0.468±0.002	0.368±0.00
Онежский	0.587±0.061	0.820±0.09	0.513±0.093	0.400±0.060
Двинский	0.580±0.064	0.681±0.08	0.517±0.046	0.331±0.022
Активность β-глюкозидазы, мкМ п-нитрофенола				
Кандалакшский	0.043±0.001*	0.081±0.002◊	0.018±0.001*◊	0.021±0.001*◊
Онежский	0.061±0.002	0.085±0.002	0.027±0.002	0.018±0.001

Двинский	0.123±0.004*	0.099±0.004*	0.027±0.002	0.015±0.001*
Активность β-галактозидазы, мкМ п-нитрофенола				
Кандалакшский	0.112±0.002*◊	0.081±0.005◊	0.026±0.001*◊	0.071±0.003*◊
Онежский	0.068±0.003	0.082±0.001	0.041±0.001	0.039±0.002
Двинский	0.067±0.002	0.105±0.005*	0.040±0.001	0.039±0.002
Активность β-глюкуронидазы, мкМ п-нитрофенола				
Кандалакшский	0.264±0.002*◊	0.095±0.002*	0.019±0.001*◊	0.096±0.001*◊
Онежский	0.436±0.003	0.113±0.003	0.048±0.002	0.066±0.001
Двинский	0.481±0.001	0.101±0.007	0.050±0.002	0.062±0,00

Примечание. * – различия достоверны по сравнению с рыбами из Онежского залива, ◊ – различия достоверны по сравнению с рыбами из Двинского залива, при $p \leq 0.05$.

Обсуждение

В Белом море с его резко контрастными гидрологическими и климатическими условиями соседствуют и в горизонтальном направлении, и по вертикали полярные и бореальные зоны и фаунистические комплексы (Похилюк, 1992). В этих условиях бореальный вид сельди должен обладать мощным адаптивным потенциалом, который позволил бы приспособиться к условиям, складывающимся в разных заливах этого приарктического региона. Выявленный в наших исследованиях высокий уровень активности кислой фосфатазы (фермента маркера лизосом), в печени и жабрах сельдей из Онежского и Двинского заливов свидетельствует об активном участии лизосом этих органов в адаптивных перестройках метаболизма рыб в данных акваториях. Температура воды в Онежском заливе на момент взятия проб была на несколько градусов ниже, чем в других заливах. Но даже этой небольшой разницы вполне достаточно, чтобы на нее отреагировали исследуемые ферментные системы рыб, поскольку известно, что сельдь чувствует разницу температуры в 0.2 ºС (Яржомбек, 2016). Кислая фосфатаза – фосфомоноэстераза, осуществляющая реакции дефосфорилирования и трансфосфорилирования, имеет отношение к энергетическому и минеральному обмену, регулирует многие стороны внутриклеточного метаболизма, участвует в обмене углеводов, нуклеотидов, фосфолипидов (Покровский, Тутельян, 1976; Bull at al., 2002). В согласии с этим выводом находятся полученные ранее данные о температурных адаптациях онежской и кандалакшской сельди за счет вариации уровня холестерина, мембранных фосфолипидов и их жирнокислотных спектров (Немова и др., 2015).

Важным абиотическим фактором среды, во многом определяющим нормальную жизнедеятельность морских организмов, является соленость. Беломорские воды сильно опреснены из-за наличия значительного количества впадающих в море рек и ручьев. На большей части акватории моря среднегодовая соленость составляет 25.5 ‰. В кутовых частях этот показатель снижен до 13–17 ‰ и увеличивается до 32 ‰ по направлению к Баренцеву морю (Бергер, 2007). Наибольшее опреснение испытывают Онежский и Двинский заливы, в которые приносят пресные воды крупные реки Онега и Северная Двина. В наших исследованиях самой низкой была соленость в Двинском заливе (см. табл. 1). В жабрах, печени и мышцах рыб из этого залива отмечен более высокий уровень кислой фосфатазы и РНКазы по сравнению с соответствующими показателями у рыб из Кандалакшского залива. Высокая активность РНКазы может свидетельствовать об интенсификации биосинтетических процессов как в печени, так и в жабрах – органе, который наряду с обеспечением организма кислородом выполняет функции кислотно-щелочного регулирования, выделения, осморегуляции и др. (Evans et al., 2005). Синтез разнообразных компонентов в органах исследованных

рыб можно рассматривать как компенсаторную реакцию в ответ на распреснение, к которому морские организмы проявляют большую чувствительность, чем к повышенной солености.

Следует указать, что воды Белого моря хорошо аэрированы и в целом характеризуются высоким содержанием кислорода (Бергер, 2007). Однако в связи с присущей ему высокой турбулентностью Онежский залив отличается более высоким содержанием кислорода в воде по сравнению с водами Двинского залива. Известно, что в условиях нехватки кислорода происходит переключение метаболизма на альтернативные пути обеспечения энергией, в том числе с подключением лизосомальных гликозидаз, поставляющих «материалы» для энергообеспечения и биосинтеза компонентов, регулирующих обмен веществ (Высоцкая, Немова, 2008). Лизосомальные ферменты, участвующие в обмене углеводов, обладают широкой субстратной специфичностью и кроме гидролитического расщепления веществ осуществляют реакции трансгликозилирования, участвуя тем самым в процессах биосинтеза углеводсодержащих регуляторных компонентов, таких, например, как содержащие галактозу гликолипиды и протеогликаны (Winchester, 2005; Наумов, 2011). Это позволяет рассматривать комплекс лизосомальных гликозидаз как универсальный инструмент биохимической адаптации.

Более низкий уровень кислорода в Двинском заливе может быть связан также со значительным его загрязнением, вызванным стоками Северной Двины. Дельта реки является наиболее загрязненным участком, в котором аккумулируются загрязняющие вещества со всего водосборного бассейна (Собко, 2005). По данным многолетних гидрохимических наблюдений воды приустьевой части залива обогащены органическими и биогенными веществами, что подтверждают данные, приведенные в табл. 1. В Двинском заливе обнаруживается максимальное количество как растворенного, так и взвешенного органического вещества. Наибольший дефицит кислорода наблюдается в участках, подверженных влиянию сточных вод целлюлозно-бумажных комбинатов. Кроме того, в заливе зарегистрировано 2–3-кратное превышение ПДК нефтепродуктов, повышенные концентрации ртути, меди, цинка, метана, выявлены лигносульфонаты и другие экологически опасные вещества. В целом экологическая обстановка в Белом море расценивается как достаточно благополучная. Однако во всех заливах обнаруживаются нефтеуглеводороды, тяжелые металлы, есть локальное загрязнение фенолами и поверхностно-активными веществами. Из всех мест отбора проб Двинский залив характеризуется как максимально загрязненный, минимальное загрязнение выявлено в Кандалакшском заливе, промежуточное положение занимают воды Онежского залива. В Онежский залив со стоками реки Онеги поступают повышенные концентрации нефтепродуктов, соединения меди и никеля, азота, отходы гидролизного завода, взвешенные вещества и другие загрязнители (Белое море…, 2007). Полученные нами данные об активности лизосомальных ферментов в органах сельди соответствуют такой оценке экологической ситуации в разных заливах Белого моря. В частности, у рыб из Двинского и Онежского заливов отмечен значительно более высокий уровень β-глюкуронидазы – фермента, участвующего в обезвреживании и биотрансформации эндогенных метаболитов и ксенобиотиков (Chilke, 2010; Noorbatcha et al., 2010; Naz et al., 2013). Основной функцией β-глюкуронидазы является защитная. Фермент осуществляет гидролитическое расщепление β,D-глюкуронидов (полисахаридов, протеогликанов, гликолипидов) с образованием глюкуроновой кислоты, которая посредством глюкуронидной конъюгации приводит к инактивации или повышению растворимости таких веществ, как фенолы, стероиды, ароматические углеводороды, билирубин, металлы и др. В виде конъюгатов эти вещества экскретируются из клетки, а затем из организма. Повышенный уровень активности β-глюкуронидазы в печени и других органах сельдей из Двинского и Онежского заливов является свидетельством ответной реакции организма рыб на комплексное загрязнение этих акваторий Белого моря.

Активность фермента, участвующего в метаболизме ДНК, была несколько

повышена в органах рыб из Двинского и Онежского заливов, но достоверные различия обнаружены только в жабрах онежских сельдей по сравнению с кандалакшскими. Судя по активности ДНКазы, в приспособительных реакциях слабо используются долговременные виды адаптации, требующие глубоких преобразований с вовлечением генома. Между тем беломорские сельди обладают мощным адаптивным потенциалом, который сформировался в процессе распространения их тихоокеанских предков северным морским путем до морей Северной Европы и приспособления к жизни в суровых условиях Белого моря. Кроме того, несмотря на существование высокой степени репродуктивной изоляции (Похилюк, 1992), молекулярно-генетические исследования последних лет позволяют высказать предположение о возможности ограниченных контактов между холодолюбивой беломорской сельдью *C. pallasi* и живущей в тесном географическом контакте с ней теплолюбивой атлантической сельдью *C. harengus* (Стрелков и др., 2016). В результате интрогрессивной гибридизации между двумя видами сельдей «атлантические» гены обнаруживаются у «ивановских» (в большем количестве) и «егорьевских» сельдей Белого моря (Лайус и др., 2017). Поскольку соотношение между «атлантическими» и «тихоокеанскими» генами сельди чувствительно к климатическим изменениям, то, как предполагают авторы, при потеплении будут включаться в адаптивные реакции «теплолюбивые» гены, полученные от атлантической сельди.

Отличающийся от других органов характер распределения активности лизосомальных ферментов в гонадах сельдей из разных заливов в значительной степени объясняется разной стадией их зрелости. Как правило, сельди *C. pallasi* к осени, перед формированием локальных нерестовых стад имеют половые железы II–III и III стадии зрелости (Трофимов, 2006). В Белом море перед зимовкой двухгодовики преобладают в Двинском заливе, в Онежском заливе оседают тугорослые особи того же возраста, а быстрорастущие и упитанные достигают Кандалакшского залива. И только у некоторых из кандалакшских рыб гонады могут быть преднерестовой IV стадии зрелости (Похилюк, 1992). По мере созревания половых продуктов в гонадах самцов происходит синтез большого количества лизосомальных гидролаз, которые затем участвуют в процессе оплодотворения и дальнейшем развитии эмбриона (Высоцкая, Немова, 2008). Более раннее созревание гонад у кандалакшской сельди является, по-видимому, приспособительной реакцией, т. к. нерест у рыб этой группировки происходит весной, раньше, чем у других, еще при минусовой температуре воды.

Заключение

Результаты сравнительных исследований активности основных лизосомальных гидролаз в органах сельди из различных заливов Белого моря свидетельствуют о значительно более высоком уровне активности большинства исследуемых ферментов в органах рыб, обитающих в Двинском и Онежском заливах, по сравнению с аналогичными показателями у кандалакшских сельдей. Это указывает на активное участие лизосом и связанных с ними ферментов в адаптивных перестройках метаболизма рыб в ответ на действие комплекса природных и антропогенных факторов среды в разных акваториях Белого моря. В Онежском заливе ведущими факторами являются пониженная температура и хозяйственно-промышленные стоки, в Двинском – распреснение, дефицит кислорода и высокая степень загрязнения воды. Органами-мишенями в этих условиях являются жабры, участвующие в процессах дыхания и осморегуляции, а также печень – орган, осуществляющий биосинтез различных веществ и биотрансформацию эндогенных метаболитов и ксенобиотиков. Можно полагать, что кислая фосфатаза, РНКаза и β-глюкуронидаза вносят наиболее значительный вклад в поддержание гомеостаза и обеспечение нормального функционирования основных систем организма рыб. Учитывая сравнительно близкие значения активности ДНКазы в органах сельдей из разных заливов, можно считать вероятным, что компенсаторные перестройки метаболизма в соответствии с конкретными экологическими условиями обитания в разных заливах Белого моря

осуществляются с использованием быстрых и среднесрочных механизмов адаптации, без глубоких преобразований, затрагивающих геном.

Библиография

Баррет А. Дж., Хит М. Ф. Лизосомальные ферменты // Лизосомы. Методы исследования. М.: Мир, 1980. С. 25−56.

Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов / Ред. Н. Н. Филатов и А. Ю. Тержевик. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 335 с.

Бергер В. Я. Продукционный потенциал Белого моря. Исследования фауны морей . Т. 60 (68). СПб.: ЗИН РАН, 2007. 292 с.

Вдовиченко Е. А., Высоцкая Р. У. Влияние техногенных вод Костомукшского горно-обогатительного комбината на активность лизосомальных ферментов плотвы // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 5. С. 167−173.

Высоцкая Р. У., Немова Н. Н. Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб . М.: Наука, 2008. 284 с.

Гублер Е. В., Генкин А. А. Применение критериев непараметрической статистики для оценки различий двух групп наблюдений в медико-биологических исследованиях . М.: Медицина, 1969. 29 с.

Ивантер Д. Э., Рыжков Л. П. Рыбы . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2004. 176 с.

Лайус Д. Л. О популяционной структуре беломорской сельди // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Материалы докл. Л., 1995. С. 25−27.

Лайус Д. Л., Лаакконен Х., Стрелков П. П., Киреева М. А., Вайнола Р. Интрогрессивная гибридизация между тихоокеанской сельдью и атлантической сельдью и ее значение для понимания популяционной структуры беломорской сельди // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря: Материалы XIII Всероссийской конф. с междунар. участием. СПб.: ЗИН РАН, 2017. С. 119−122.

Левицкий А. П., Барабаш Р. Д., Коновец В. М. Сезонные особенности активности рибонуклеазы и α-амилазы слюны и слюнных желез у крыс линии Вистар // Биохимическая эволюция. Л.: Наука, 1973. С. 192−195.

Наумов Д. Г. Иерархическая классификация гликозил-гидролаз // Биохимия. 2011. Т. 76. Вып. 6. С. 764−780.

Немова Н. Н., Высоцкая Р. У. Биохимическая индикация состояния рыб . М.: Наука, 2004. 215 с.

Немова Н. Н., Крупнова М. Ю., Мурзина С. А. Активность лизосомальных протеиназ (катепсинов B и D) в органах сельди *Clupea pallasi marisalbi* Berg (Clupeidae) из разных заливов Белого моря // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 6. С. 74−80.

Немова Н. Н., Мурзина С. А., Нефёдова З. А., Пеккоева С. Н., Рипатти П. О. Липидный статус молоди и взрослых особей беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae) // Доклады академии наук. 2015. Т. 460. № 4. С. 475−479.

Пеккоева С. Н., Мурзина С. А., Нефёдова З. А., Руоколайнен Т. Р., Рипатти П. О., Немова Н. Н. Липидный статус беломорской сельди *Clupea pallasi marisalbi* Berg Двинского залива Белого моря в осенний сезон // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 5. С. 86−94.

Покровский А. А., Арчаков А. И. Методы разделения и ферментной идентификации субклеточных фракций // Современные методы в биохимии. М.: Медицина, 1968. С. 5−59.

Покровский А. А., Тутельян В. А. Лизосомы . М.: Наука, 1976. 382 с.

Покровский А. А., Кравченко Л. В., Тутельян В. А. Исследование активности ферментов лизосом при действии афлатоксина и митомицина С // Биохимия. 1971. Т. 36. Вып. 4. С. 690−696.

Похилюк В. В. Экология и промысел беломорской сельди : Автореф. дис. … канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 1992. 22 с.

Семенова А. В., Андреева А. П., Карпов А. К., Строганов А. Н., Рубцова Г. А., Афанасьев К. И. Анализ изменчивости микросателлитных локусов у сельдей (*Clupea pallasii marisalbi*) Белого моря // Генетика. 2013. Т. 49. № 6. С. 751−766.

Собко Е. И. Эколого-токсикологическая оценка состояния природных вод устьевой области реки Северной Двины // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Сборник материалов IV (XXVII) междунар. конф. Ч. 2. Вологда: ВГПУ, 2005. С. 148−150.

Стасенкова Н. И. О заходах беломорской сельди (*Clupea pallasii marisalbi* Berg, 1923) в Юго-восточные районы Баренцева моря по материалам 2002–2003 гг. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: Материалы IX междунар. конф. Петрозаводск: Издательский дом ПИН, 2005. С. 297−300.

Стрелков П. П., Лайус Д. Л., Вайнола Р. О. В погоне за гибридной сельдью // Природа. 2016. № 10. С. 51−59.

Трофимов И. К. О плодовитости тихоокеанской сельди*Clupea pallasii* озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй (Восточная Камчатка) // Известия ТИНРО. 2006. Т. 146. С. 158−174.

Яржомбек А. А. Образ жизни и поведение промысловых рыб . М.: Изд-во ВНИРО, 2016. 200 с.

Bull H., Murray P. G., Thomas D., Fraser A. M., and Nelson P. N. Acid phosphatases // Mol. Pathology. 2002. Vol. 55. No 2. P. 65−72. DOI: 10.1136/mp.55.2.65.PMC1187150.PMID11950951.

Chilke A. M. Kinetic study of hepatic β-glucuronidase in the Indian major carp,*Labeo rohita* (Hamilton) // Fish. Physiol. Biochem. 2010. Vol. 36. No 4. P. 1145−1149.

Evans D. H., Piermarini P. M., Choe K. P. The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste // Physiol. Rev. 2005. Vol. 85. P. 97−177.

Kahovcova J., Odavic R. A simple method of the quantitative analysis of phospholipids separated by thin layer chromatography // J. Chromatogr. 1969. Vol. 40. P. 90−96.

Laakkonen H. M., Strelkov P., Lajus D. L., Väinöla R. Introgressive hybridization between the Atlantic and Pacific herrings (*Clupea harengus* and *C. pallasii*) in the north of Europe // Marine Biology. 2015. Vol. 162. P. 39−54.

Naz H., Islam A., Waheed A., Sly W. S., Ahmad F., Hassan M. I. Human β-glucuronidase: structure, function, and application in enzyme replacement therapy // Rejuvention Res. 2013. Vol. 16. No 5. P. 352−363.

Noorbatcha I. A., Khan A. M., Salleh H. M. Molecular dynamics studies of human β-glucuronidase // Am. J. Appl. Sci. 2010. Vol. 7. P. 823−828.

Winchester B. Lysosomal metabolism of glycoproteins // Glycobiol. 2005. Vol. 15. No 6. P. 1R−15R.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность сотруднику СевПИНРО к. б. н. А. В. Семушину за консультации при проведении работ по сбору материалов для исследований. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета РФ на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0221-2017-0050).

Vysotskaya R. U., Buey E. A., Murzina S. A., Nemova N. N. Acid hydrolases of lysosomes in the adaptive reactions of herring Clupea pallasi marisalbi Berg (Clupeidae) from different bays of the White Sea // Principy èkologii. 2018. № 4. P. 65–76. DOI: 10.15393/j1.art.2018.8083

ACID HYDROLASES OF LYSOSOMES IN THE ADAPTIVE REACTIONS OF HERRING CLUPEA PALLASI MARISALBI BERG (CLUPEIDAE) FROM DIFFERENT BAYS OF THE WHITE SEA

VYSOTSKAYA Rimma Ul	*D.Sc., FITZ Karelian research centre of RAS (11 Pushkinskaya St., Petrozavodsk, Karelia, 185910, Russia), rimma@bio.krc.karelia.ru*
BUEY Elizaveta Andreevna	*FITZ Karelian research centre of RAS (11 Pushkinskaya St., Petrozavodsk, Karelia, 185910, Russia), elizaveta.vdovichenko@gmail.com*
MURZINA Svetlana Aleksandrovna	*PhD, FITZ Karelian research centre of RAS (11 Pushkinskaya St., Petrozavodsk, Karelia, 185910, Russia), murzina.svetlana@gmail.com*
NEMOVA Nina Nikolaevna	*D.Sc., FITZ Karelian research centre of RAS (11 Pushkinskaya St., Petrozavodsk, Karelia, 185910, Russia), nemova@krc.karelia.ru*

Keywords: herring Clupea pallasi marisalbi Berg, lysosomal enzymes, White Sea bays, biochemical adaptation

Reviewer: O. Lukyanova

Received on: 30 May 2018
Published on: 24 December 2018

Summary: The comparative study of the activity of lysosomal enzymes (acid phosphatase, RNase, DNase, β-glucosidase, β-galactosidase, β-glucuronidase) was carried out in the tissues of herring Clupea pallasi marisalbi Berg from the Kandalaksha, Onega and Dvina Bays of the White Sea. These are distinct both in hydrological parameters and in anthropogenic impact. It was shown that activity of most acid hydrolases in the liver, gills and muscles was significantly higher in fish from the Onega and Dvina Bays. It may indicate that the herring tissue lysosomes take part in adaptive metabolic rearrangements in response to a variety of environmental factors specific for the studied biotopes. In the Onega Bay these factors are lower temperatures and industrial drains, whereas in the Dvinsky Bay they are freshening, oxygen deficiency and the high degree of water pollution. The main targets are gills involved in the processes of respiration and osmotic regulation, as well as the liver responsible for the biosynthesis of macromolecules necessary for the body and the biotransformation of endogenous metabolites and xenobiotics. According to our data, acidic phosphatase, RNase and β-glucuronidase make the greatest contribution to the compensation of the possible effect of environmental factors and maintenance of fish homeostasis. The highest activity of lysosomal enzymes was detected in fish gonads from the Kandalaksha Bay. It can be explained by the higher maturity of the fish in comparison with the representatives of other local populations. Minor differences in DNase activity in C. pallasi marisalbi Berg from different Bays are most likely the evidence of low involvement of the genome in adaptive responses of studied fish.

Дубровина И. А., Юркевич М. Г., Сидорова В. А., Богданова Т. В. Влияние различных фракций и дозировок биоугля на некоторые агрофизические свойства дерново-подзолистых почв // Принципы экологии. 2018. № 4. С. 77–88. DOI: 10.15393/j1.art.2018.8082

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 631.43+631.421.2

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФРАКЦИЙ И ДОЗИРОВОК БИОУГЛЯ НА НЕКОТОРЫЕ АГРОФИЗИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТЫХ ПОЧВ

ДУБРОВИНА Инна Александровна	*кандидат сельскохозяйственных наук, Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11), vorgo@mail.ru*
ЮРКЕВИЧ Мария Геннадьевна	*Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11), svirinka@mail.ru*
СИДОРОВА Валерия Александровна	*Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11), val.sidorova@gmail.com*
БОГДАНОВА Татьяна Викторовна	*Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11), bogdanovat372@mail.ru*

Ключевые слова: биоуголь, дерново-подзолистые почвы, модельный эксперимент, плотность сложения почвы, полная влагоемкость, объемная теплоемкость, агрегатный состав

Рецензент:
Е. Я. Рижия

Получена:
30 мая 2018 года
Подписана к печати:
24 декабря 2018 года

Аннотация. В 100-суточном модельном эксперименте изучали влияние различных дозировок и фракций биоугля на агрофизические свойства и агрегатное состояние дерново-подзолистых почв. Исследовали две контрастные по гранулометрическому составу дерново-подзолистые почвы – песчаную и тяжелосуглинистую. В опыте применяли уголь древесный из лиственных пород деревьев, приготовленный промышленным способом. Использовали фракции биоугля 3–5 мм и ≤ 2 мм в дозировках 2 и 5 % от массы почвы. В вариантах опыта измеряли плотность сложения почвы, полную влагоемкость, объемную теплоемкость сухой почвы и агрегатный состав (сухое и мокрое просеивание). Контролем служили почвы без добавления биоугля. Для статистической обработки данных применяли однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) с апостериорным анализом по критерию Тьюки. В результате эксперимента зафиксировано изменение всех изучаемых агрофизических свойств почв. Плотность сложения обеих почв снижается в вариантах с дозировкой угля 5 % независимо от фракции. В песчаной почве наблюдаются достоверные изменения полной влагоемкости независимо от дозировки биоугля. В тяжелосуглинистой почве достоверные изменения полной влагоемкости есть лишь для варианта с 5 % дозировкой. На показатели объемной теплоемкости наибольший эффект в обеих почвах оказывает 5 % дозировка крупного биоугля. Принципиально не меняя показатели водоустойчивости, внесение биоугля улучшает агрегатное состояние и коэффициент структурности тяжелосуглинистой почвы, а также увеличивает связность песчаной почвы. Практически для всех показателей отмечено значительное усиление эффекта применения биоугля при более высокой его дозировке.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Обеспечение продовольственной безопасности является одной из глобальных проблем человечества. Основу ее решения составляет сохранение и восстановление плодородия почв. Продуктивная функция почв играет ключевую роль не только в жизни человека, но и в функционировании биогеоценозов планеты в целом (Добровольский, Никитин, 1986). Плодородные почвы являются весьма ограниченным ресурсом, и современное сельскохозяйственное производство наряду с высокой производительностью должно обеспечивать экологическую устойчивость агроландшафтов и поддерживать эффективное плодородие. Важным направлением при решении этих задач является поиск и изучение новых средств и материалов, отвечающих требованиям экологической безопасности и рентабельности. Это поддерживает интерес к биоуглю как потенциальному почвенному мелиоранту.

Биоуголь является высокоуглеродистым продуктом пиролиза органических материалов без доступа воздуха, его производят в широком диапазоне температур. Микростроение биоуглей представляет собой пористую структуру углеродного каркаса, состоящего из крупных и мелких пор, а состав варьирует и зависит от исходного сырья и температуры приготовления. Биоугли имеют очень высокую обменную емкость и удерживающую способность, обусловленные большой площадью пористой поверхности и отрицательным поверхностным зарядом гидроксильных и карбоксильных групп (Vaughn et al., 2015; Tan et al., 2017). Эти свойства биоугля позволяют рассматривать его как перспективный почвенный мелиорант. Множество исследований посвящено влиянию биоугля на почвы и продукцию биомассы. Основными прямыми эффектами применения биоугля являются увеличение pH среды,

катионообменной способности и содержания органического углерода почвы (Zhao et al., 2015; Laird et al., 2017). Данные факторы индуцируют изменения в составе почвенного микробного сообщества и интенсивности выделения парниковых газов из почв, влияют на подвижность элементов питания растений и урожайность сельскохозяйственных культур (Xu et al., 2013; Khadem, Raiesi, 2017; Zhang et al., 2017). Имея низкую насыпную плотность, биоуголь оказывает непосредственное влияние на плотность сложения почв и их водно-физические свойства. За счет косвенного влияния, посредством улучшения среды обитания микроорганизмов, ризосферы и высокого содержания углерода, биоуголь может способствовать агрегации почв (Peake et al., 2014; Burrell et al., 2016; Obia et al., 2016).

Несмотря на многочисленные исследования влияния биоугля, результаты их достаточно противоречивы из-за сложного взаимодействия биоугля с почвой и выращиваемыми культурами. В то же время существует очень мало сведений о его влиянии на дерново-подзолистые почвы бореальной зоны, имеющие ряд неблагоприятных для роста растений свойств, в том числе агрофизических (Рижия и др., 2015; Кулагина и др., 2017). Песчаные почвы имеют слабый капиллярный подъем и водоудерживающую способность, сухие пески очень твердые и слабопроницаемы для корней растений. Почвы глинистые и тяжелосуглинистые склонны к уплотнению, слабо аэрированы, слабоводопроницаемы. Немаловажным фактором в северных регионах является теплоемкость почв, их способность быстрее прогреваться и оттаивать, и почвы тяжелого гранулометрического состава считаются «холодными». Для почв тяжелого гранулометрического состава характерно неблагоприятное агрегатное состояние. Поиск безопасных веществ, улучшающих агрономически ценную структуру почв (макроагрегаты от 0.25 до 10 мм), является весьма актуальным, учитывая важность агрегатного состояния почвы в практике земледелия. Существуют исследования влияния синтетических полимеров и органических полимеров естественного происхождения на структуру почв (Lehrsch et al., 2005; Федорова, Романов, 2006), однако зачастую применение таких веществ экономически нецелесообразно и несет экологические риски, биоуголь здесь может выступать безопасной альтернативой.

Учитывая вышеизложенное, целью данной работы было изучение влияния различных дозировок и фракций биоугля на некоторые агрофизические свойства и агрегатное состояние дерново-подзолистых почв разного гранулометрического состава.

Материалы

Исследовали две контрастные по гранулометрическому составу дерново-подзолистые почвы – песчаную (Корзинский научный стационар, пос. Эссойла) и тяжелосуглинистую (Агробиологическая станция, г. Петрозаводск). Образцы почв отбирали на участках, вовлеченных в сельскохозяйственное использование из верхнего пахотного горизонта 0-20 см. Агрохимическая характеристика почв приведена в табл. 1.

Почву высушивали до воздушно-сухого состояния, растирали и просеивали через сито 2 мм. В опыте использовали уголь древесный ГОСТ 7657-84, марка А. Некоторые его физические и химические свойства приведены в табл. 2. Уголь размалывали до фракций 3–5 мм и ≤ 2 мм. Воздушно-сухую навеску почвы 500 г помещали в литровый сосуд и добавляли уголь данных фракций в количестве 10 г (2 % от массы почвы) и 25 г (5 % от массы почвы). Схема опыта приведена в табл. 3. Образцы тщательно перемешивали с дистиллированной водой до полного водонасыщения. Емкости оставляли открытыми до полного высыхания, затем смачивание и перемешивание повторяли (5 циклов). Период компостирования составил 100 суток при температуре 20 °С. Контролем служили образцы почвы без добавления биоугля, также смачиваемые дистиллированной водой. Повторность опыта трехкратная.

Таблица 1. Агрохимическая характеристика почв

Table 1. Agrochemical soil properties

Почва	pH $_{KCl}$	ФГ	C	N	P_2O_5	K+	∑
			%		мг/100г почвы	мг-экв/100г почвы	
Дерново-подзолистая песчаная	4.5	4.1	1.53	0.12	14.4	0.11	1.01
Дерново-подзолистая тяжелосуглинистая	5.1	42.6	2.52	0.19	31.7	0.42	4.09

Примечание. ФГ – физическая глина; C и N – общий углерод и азот; P_2O_5 – фосфор по Кирсанову; K^+ – калий обменный; ∑ – сумма обменных катионов.

Таблица 2. Физические и химические свойства биоугля
Table 2. Physical and chemical properties of bio-char

Плотность, г/см3	pH $_{H2O}$	pH $_{KCl}$	C	N	Зольность
				%	
0.37	9.3	7.9	81.0	0.35	2.8

Таблица 3. Схема опыта
Table 3. Experiment design

Вариант	Почва	Биоуголь		
		Фракция, мм	Масса, г	Доза, % от массы почвы
Контроль	Дерново-подзолистая песчаная	–	–	–
1		≤ 2	10	2
2		≤ 2	25	5
3		3-5	10	2
4		3-5	25	5
Контроль	Дерново-подзолистая тяжелосуглинистая	–	–	–
1		≤ 2	10	2
2		≤ 2	25	5
3		3-5	10	2
4		3-5	25	5

Методы

После завершения эксперимента в почвенных образцах определяли плотность сложения почвы (*p*) методом цилиндра, полную влагоемкость (*ПВ*), макроагрегатный состав (сухое и мокрое просеивание по Саввинову) с расчетом коэффициентов структурности (*Ks*) и водопрочности (*Kv*), объемную теплоемкость сухой почвы (*Cv*) расчетным методом де Фриза (Растворова, 1983; Вадюнина, Корчагина, 1986; Теории и методы..., 2007). Общий органический углерод определяли методом высокотемпературного каталитического сжигания на анализаторе TOC-L CPN «Shimadzu» (Япония).

Коэффициент структурности (*Ks*) рассчитывали по формуле:

$Ks = \sum a\ (10 - 0.25) / \sum a\ (> 10\ \&\ < 0.25)$, где

$\sum a$ (10 – 0.25) – сумма агрегатов от 10 до 0.25 мм,
$\sum a$ (> 10 & < 0.25) – сумма агрегатов > 10 и < 0.25 мм.
Коэффициент водопрочности (*Kv*) рассчитывали по формуле:
$Kv = \sum a > 0.25$, где
$\sum a > 0.25$ – сумма агрегатов > 0.25 мм.
Объемную теплоемкость сухой почвы (*Cv*) рассчитывали по формуле:
$Cv = (Om \cdot 0.46 + (1 - Om) \cdot 0.18) \cdot d$, где
Om – содержание органического вещества в сухой почве, г/г,
0.46 – удельная теплоемкость органического вещества, кал/г·^{o}C,
0.18 – удельная теплоемкость минеральной части, кал/г·^{o}C,
p – объемная плотность почвы, г/см^3.

Для статистической обработки данных применяли однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) с апостериорным анализом по критерию Тьюки с использованием пакета анализа PAST Statistics (Hammer et al., 2001).

Результаты

Модельный эксперимент с добавлением биоугля к дерново-подзолистым почвам показал изменение всех изучаемых агрофизических свойств (табл. 4). Значения плотности сложения (*p*) как в песчаной, так и в тяжелосуглинистой почве уменьшаются по сравнению с контролем независимо от фракции биоугля в 1.1–1.3 раза. При дозировке угля 5 % изменения статистически значимы, при дозировке 2 % уменьшение показателей статистически недостоверно.

Полная влагоемкость (*ПВ*) почв при добавлении биоугля увеличивается. В песчаной почве *ПВ* увеличивается статистически достоверно в 1.2–1.4 раза в вариантах с 2 % угля по сравнению с контролем, в вариантах с 5 % угля по сравнению с контролем и вариантами с дозировкой 2 %. В тяжелосуглинистой почве есть достоверное увеличение значений *ПВ* по сравнению с контролем в 1.2 раза при дозировке угля 5 % независимо от фракции. Увеличение значений в вариантах с 2 % угля есть только в варианте с мелкой фракцией, и они статистически недостоверны. По величине полной влагоемкости также можно судить о состоянии общей порозности почв (Растворова, 1983), которая тоже возрастает.

Объемная теплоемкость сухой почвы, рассчитанная по данным содержания органического вещества и плотности в вариантах опыта, уменьшается для обеих почв в 1.1–1.2 раза по сравнению с контролем. Различия достоверны для вариантов с крупной фракцией угля и для варианта с 5 % мелкого угля в тяжелосуглинистой почве.

Таблица 4. Изменение агрофизических свойств почв в вариантах опыта
Table 4. Changes in agrophysical properties of soils in the variants of the experiment

Вариант	*p*, г/см^3	*ПВ*, %	*Cv*, кал/см^3·ºC
Дерново-подзолистая песчаная			
Контроль	1.48 ± 0.03 (a)	24.4 ± 0.03 (a)	0.282 ± 0.002 (a)
1	1.41 ± 0.01 (a)	30.8 ± 0.35 (b)	0.279 ± 0.002 (a)
2	1.31 ± 0.02 (b)	34.9 ± 1.04 (c)	0.271 ± 0.002 (ab)
3	1.40 ± 0.02 (a)	28.3 ± 0.58 (b)	0.265 ± 0.005 (b)
4	1.26 ± 0.02 (b)	34.2 ± 0.87 (c)	0.237 ± 0.003 (c)
Дерново-подзолистая тяжелосуглинистая			
Контроль	1.37 ± 0.02 (a)	42.2 ± 1.16 (ab)	0.262 ± 0.004 (a)
1	1.33 ± 0.01 (a)	45.6 ± 0.15 (bd)	0.265 ± 0.001 (a)
2	1.15 ± 0.01 (b)	50.5 ± 0.06 (c)	0.243 ± 0.001 (b)

3	1.30 ± 0.04 (a)	40.1 ± 1.01 (a)	0.246 ± 0.004 (b)
4	1.10 ± 0.02 (b)	47.6 ± 1.70 (cd)	0.211 ± 0.003 (c)

Примечание. Приведены данные среднего арифметического ± ошибка среднего (n = 3). Различными буквами (в пределах переменной для одной почвы) обозначены варианты, имеющие статистически достоверные (значимые) различия по критерию Тьюки при $p \leq 0.05$.

Исследуемая песчаная дерново-подзолистая почва относится к классу рыхлых песков и не оструктурена. Так как почвенные частицы мелкозема соответствуют размерам агрегатов, то расчет коэффициентов структурности и водопрочности не проводили. Исследование агрегатного состава в вариантах опыта показывает, что применение биоугля на песчаной почве достоверно повышает содержание фракции глыб > 10 мм до 4.5 раза при дозировке угля 5 % независимо от фракции угля (рис. 1А). Также достоверно увеличивается содержание фракции 7–5 мм в 2.5 раза и 5–3 мм в 5.6 раза в варианте с 5 % крупного угля по сравнению с контролем. Практически для всех вариантов есть достоверное увеличение структурных отдельностей 1–3 мм в 1.3м1.8 раза. Есть тенденция уменьшения агрегатов 1–0.5 мм в 1.1–1.4 раза и агрегатов 0.5–0.25 в 1.5–1.8 раза (достоверно для всех вариантов). Доля остальных фракций достоверно не изменяется. При мокром просеивании наибольшая доля частиц приходится на структурные отдельности 3–1 и 1–0.5 мм (рис. 1В). Происходит незначительное в 1.2 раза достоверное увеличение фракции 3–1 мм в вариантах с мелким углем. Доля остальных агрегатов достоверно не изменяется. Следует отметить, что максимальные показатели увеличения количества фракции 7–5 и 5–3 мм при сухом просеивании (вариант с 5 % крупного угля) и 3–1 мм при мокром просеивании (варианты с мелким углем) наблюдаются за счет прямого внесения частиц данного размера.

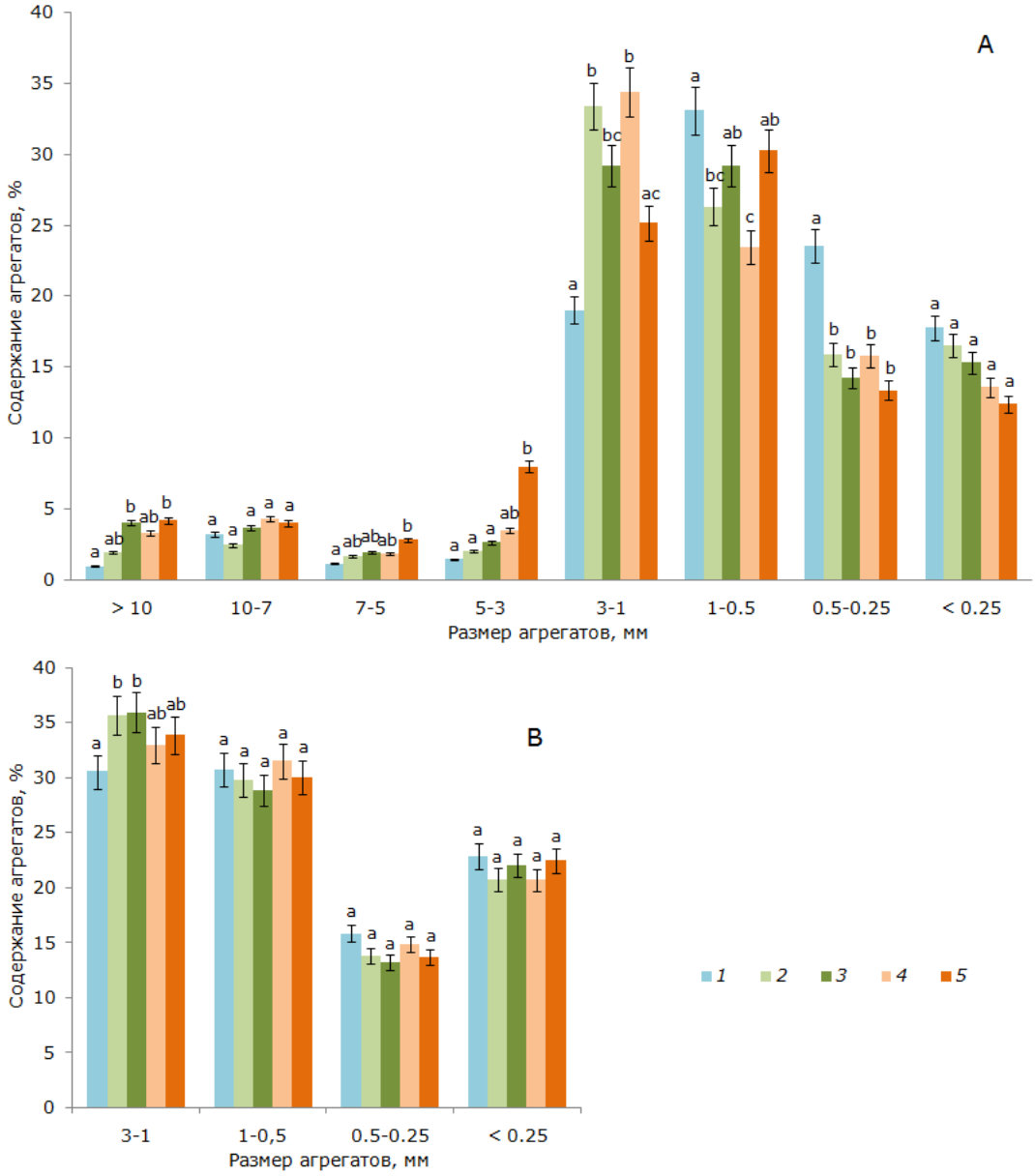


Рис 1. Агрегатный состав в вариантах опыта с дерново-подзолистой песчаной почвой. А – сухое просеивание; В – мокрое просеивание. *1* – контроль; *2* – вариант 1; *3* – вариант 2; *4* – вариант 3; *5* – вариант 4. Различными буквами (в пределах одной группы агрегатов) обозначены варианты, имеющие статистически достоверные (значимые) различия по критерию Тьюки при $p \leq 0.05$

Fig. 1. Aggregate size distribution in the variants of the experiment with soddy-podzolic sandy soil; A – dry-sieving; B – wet-sieving. *1* – control; *2* – variant 1; *3* – variant 2; *4* – variant 3; *5* – variant 4. Variants having significant differences according to the Tukey's HSD test ($p \leq 0.05$) marked with different letters (within one group of aggregates)

При добавлении биоугля к тяжелосуглинистой почве во всех вариантах достоверно уменьшается количество крупных глыб примерно в 1.2 раза и увеличивается количество фракции крупных макроагрегатов 10–7 мм в 1.6–1.7 раза (рис. 2А). Происходит увеличение содержания агрегатов 5–3 мм в 1.2–1.9 раза, достоверно для вариантов с 5 % дозировкой угля. Количество агрегатов 3–1 мм увеличивается в 1.2–1.4 раза, изменения также более выражены для дозировки угля в 5 %. Содержание мелких макроагрегатов в вариантах опыта с добавлением угля значимо не меняется, но статистически значимо увеличивается количество микроагрегатов < 0.25 мм в 1.5 раза для вариантов с мелким углем. Коэффициент

структурности при добавлении биоугля увеличивается во всех вариантах в 1.3–1.7 раза, достигая максимума в варианте с 5 % крупного угля. Следует отметить, что тяжелосуглинистая почва изначально имеет неудовлетворительное агрегатное состояние (*Ks* = 0.37), но в варианте с 5 % крупного угля коэффициент достигает 0.63, что близко к хорошему агрегатному состоянию (*Ks* > 0.67). При мокром просеивании тяжелосуглинистой почвы, в отличие от песчаной, выделено небольшое количество агрегатов 5–3 мм, а для вариантов с крупным углем – агрегаты 7–5 мм (рис. 2В).

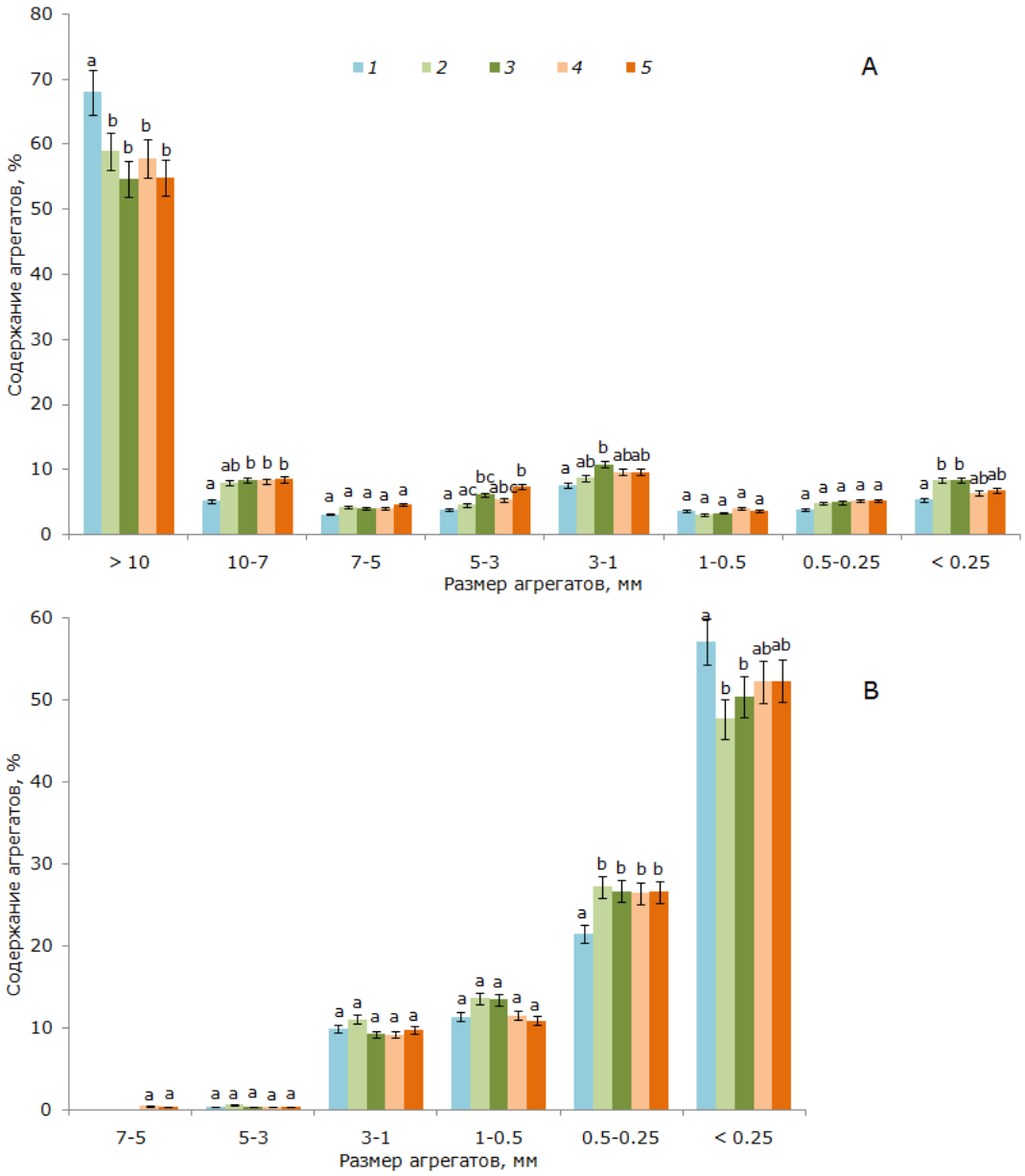


Рис 2. Агрегатный состав в вариантах опыта с дерново-подзолистой тяжелосуглинистой почвой. А – сухое просеивание; В – мокрое просеивание. *1* – контроль; *2* – вариант 1; *3* – вариант 2; *4* – вариант 3; *5* – вариант 4. Различными буквами (в пределах одной группы агрегатов) обозначены варианты, имеющие статистически достоверные (значимые) различия по критерию Тьюки при $p \leq 0.05$

Fig. 2. Aggregate size distribution in variants of the experiment with soddy-podzolic clay loam soil; A – dry-sieving; B – wet-sieving. *1* – control; *2* – variant 1; *3* – variant 2; *4* – variant 3; *5* – variant 4. Variants having significant differences according to the Tukey's HSD test ($p \leq 0.05$) are indicated with different letters (within one group of aggregates)

Также достоверно увеличивается количество мелких макроагрегатов 0.5–0.25 мм

во всех вариантах в 1.3 раза. Уменьшается содержание фракции микроагрегатов (достоверно для вариантов с мелким углем) в 1.2 раза. Тяжелосуглинистая почва имеет коэффициент водопрочности 42.9, что характеризует водоустойчивость структуры как хорошую. В вариантах с добавлением угля *Kv* возрастает в 1.2 раза, но принципиально не меняет характеристики водоустойчивости (диапазон хорошей водоустойчивости 40–75).

Обсуждение

Полученные данные в целом согласуются с существующими исследованиями влияния биоугля на физические свойства почв. Известно, что изменения гидрофизических свойств с использованием биоугля более эффективно для почв легкого гранулометрического состава (Рижия и др., 2015; Ajayi et al., 2016; Omondi et al., 2016). В нашем случае при добавлении биоугля к песчаной почве наблюдаются значительные достоверные изменения полной влагоемкости почв независимо от дозировки угля, в то время как в тяжелосуглинистой почве достоверные изменения есть лишь для варианта с 5 % дозировкой. Многие исследователи отмечают усиление эффекта влияния биоугля на физические свойства и агрегатное состояние почв при более высокой его дозировке (Peake et al., 2014; Ajayi et al., 2016; Omondi et al., 2016). Данные эксперимента подтверждают эту тенденцию, особенно в отношении показателей плотности сложения почвы, полной влагоемкости и агрегатного состава. На показатели объемной теплоемкости наибольший эффект в обеих почвах оказывает 5 % дозировка крупного угля. Так как это показатель расчетный, то эффект можно объяснить его зависимостью от плотности сложения исследуемых образцов почв, значения которой являются наименьшими в данных вариантах. Согласно расчетам, более высокое содержание органического вещества в вариантах с биоуглем влияет на теплоемкость незначительно. Существует очень мало исследований влияния биоугля на тепловые свойства почв, но, по экспериментальным данным (Liu et al., 2018), в полевых условиях также была отмечена четкая тенденция уменьшения теплоемкости в почвах с добавлением биоугля за счет увеличения общей порозности почвы. Таким образом, можно предположить, что данный показатель больше зависит от физических свойств угля, в частности его плотности, порозности и теплоемкости.

Исследования влияния биоугля на агрегатный состав почв сосредоточены в основном на результатах мокрого просеивания и водопрочности структуры. При этом отмечено, что внесение биоугля сильнее влияет на агрегацию почв среднего и тяжелого гранулометрического состава по сравнению с почвами легкого гранулометрического состава (Obia et al., 2016). В нашем эксперименте наблюдается увеличение содержания структурных отдельностей от 7 до 1 мм, также увеличивается количество фракции глыб > 10 мм и тенденция к снижению количества фракций < 1 мм при сухом просеивании песчаной почвы. Вероятно, внесение биоугля увеличивает количество крупных глыб и средних макроагрегатов песчаной почвы как за счет связывания частиц почвы < 1 мм, что обусловлено высокой пористостью биоугля, так и за счет прямого внесения частиц данного размера. Глинистые минералы и органическое вещество почвы являются строительным материалом агрегатов и при внесении биоугля, который может являться ядром агрегации, наиболее активно проявляют свои свойства в суглинках и глинах (Lu et al., 2014; Soinne et al., 2014). Нами отмечено улучшение агрегатного состояния и увеличение коэффициента структурности тяжелосуглинистой почвы при добавлении биоугля за счет сокращения количества крупных глыб и увеличения количества макроагрегатов. Данные закономерности наиболее четко проявлялись в вариантах с 5 % содержанием угля. Также происходит некоторое увеличение водоустойчивости структуры почвы и рост коэффициента водопрочности в отличие от песчаной почвы.

Заключение

В результате 100-суточного модельного эксперимента выявили, что применение биоугля в качестве мелиоранта для дерново-подзолистых почв песчаного и

тяжелосуглинистого гранулометрического состава меняет их агрофизические характеристики. Достоверное влияние на плотность сложения почв оказывают 5 % дозировки угля независимо от его фракции. В песчаной почве наблюдаются значительные достоверные изменения полной влагоемкости независимо от дозировки биоугля. В тяжелосуглинистой почве достоверные изменения полной влагоемкости есть лишь для варианта с 5 % дозировкой. На показатели объемной теплоемкости наибольший эффект в обеих почвах оказывает 5 % дозировка крупного угля. Принципиально не меняя показатели водоустойчивости, внесение биоугля улучшает агрегатное состояние и коэффициент структурности тяжелосуглинистой почвы, а также увеличивает связность песчаной почвы. Отмечено усиление эффекта применения биоугля при более высокой его дозировке.

Библиография

Вадюнина А. Ф., Корчагина З. А. Методы исследования физических свойств почв . М.: Агропромиздат, 1986. 416 с.

Добровольский Г. В., Никитин Е. Д. Экологические функции почвы . М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. 137 с.

Кулагина В. И., Григорьян Б. Р., Грачев А. Н., Рязанов С. С. Влияние внесения биоугля на водопроницаемость и влагоемкость почв разного гранулометрического состава // Вестник Технологического университета. 2017. Т. 20. № 11. С. 129–133.

Растворова О. Г. Физика почв (Практическое руководство) . Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 196 с.

Рижия Е. Я., Бучкина Н. П., Мухина И. М., Белинец А. С., Балашов Е. В. Влияние биоугля на свойства образцов дерново-подзолистой супесчаной почвы с разной степенью окультуренности (лабораторный эксперимент) // Почвоведение. 2015. № 2. С. 211–220. http://dx.doi.org/10.7868/S0032180X14120089

Теории и методы физики почв / Под ред. Е. В. Шеина, Л. О. Карпачевского. М.: Гриф и К, 2007. 616 с.

Федорова Н. Н., Романов О. В. Влияние органических веществ на агрегатное состояние почв // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2006. Сер. 3. Вып. 1. С. 148–155.

Ajayi A. E., Holthusen D., Horn R. Changes in microstructural behavior and hydraulic functions of biochar amended soils // Soil & Tillage Research. 2016. Vol. 55. P. 166–175. http://dx.doi.org/10.1016/j.still.2015.08.007

Burrell L. D., Zehetner F., Rampazzo N., Wimmer B., Soja G. Long-term effects of biochar on soil physical properties // Geoderma. 2016. Vol. 282. P. 96–102. http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.07.019

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. № 4 (1). P. 1–9.

Khadem A., Raiesi F. Responses of microbial performance and community to corn biochar in calcareous sandy and clayey soils // Applied Soil Ecology. 2017. Vol. 114. P. 16–27. http://dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.02.018

Laird D. A., Novak J. M., Collins H. P., Ippolito J. A., Karlen D. L., Lentz R. D., Sistani K. R., Spokas K., Van Pelt R. S. Multi-year and multi-location soil quality and crop biomass yield responses to hardwood fast pyrolysis biochar // Geoderma. 2017. Vol. 289. P. 46–53. http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.11.025

Lehrsch G. A., Lentz R. D., Kincaid D. C. Polymer and sprinkler droplet energy effects on sugar beet emergence, soil penetration resistance, and aggregate stability // Plant and Soil. 2005. Vol. 273. P. 1–13. http://dx.doi.org/10.1007/s11104-004-7614-6

Liu Z., Xu J., Li X., Wang J. Mechanisms of biochar effects on thermal properties of red soil in south China // Geoderma. 2018. Vol. 323. P. 41–51. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.02.045

Lu S.-G., Sun F.-F., Zong Y.-T. Effect of rice husk biochar and coal fly ash on some physical properties of expansive clayey soil (Vertisol) // Catena. 2014. Vol. 114. P. 37–44. http://dx.doi.org/10.1016/j.catena.2013.10.014

Obia A., Mulder J., Martinsen V., Cornelissen G., Børresen T. In situ effects of biochar on aggregation, water retention and porosity in hight-textured tropical soils // Soil & Tillage Research. 2016. Vol. 155. P. 35–44. http://dx.doi.org/10.1016/j.still.2015.08.002

Omondi M. O., Xia X., Nahayo A., Liu X., Korai P. K., Pan G. Quantification of biochar effects on soil hydrological properties using meta-analysis of literature data // Geoderma. 2016. Vol. 274. P. 28–34. http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.03.029

Peake L. R., Reid B. J., Tang X. Quantifying the influence of biochar on the physical and hydrological properties of dissimilar soils // Geoderma. 2014. Vol. 235–236. P. 182–190. http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.07.002

Soinne H., Hovi J., Tammeorg P., Turtola E. Effect of biochar on phosphorus sorption and clay soil aggregate stability // Geoderma. 2014. Vol. 219–220. P. 162–167. http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.12.022

Tan Z., Lin C. S. K., Ji X., Rainey T. J. Returning biochar to fields: A review // Applied Soil Ecology. 2017. Vol. 116. P. 1–11. http://dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.03.017

Vaughn S. F., Kenar J. A., Eller F. J., Moser B. R., Jackson M. A., Peterson S. C. Physical and chemical characterization of biochars produced from coppiced wood of thirteen tree species for use in horticultural substrates // Industrial Crops and Products. 2015. Vol. 66. P. 44–51. http://dx.doi.org/10.1016/j.indcrop.2014.12.026

Xu G., Wei L. L., Sun J. N., Shao H. B., Chang S. X. What is more important for enhancing nutrient bioavailability with biochar application into a sandy soil: Direct or indirect mechanism? // Ecological Engineering. 2013. Vol. 52. P. 119–124. http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.12.091

Zhang A., Cheng G., Hussain Q., Zhang M., Feng H., Dyck M., Sun B., Zhao Y., Chen J., Wang X. Contrasting effects of straw and straw-derived biochar application on net global warming potential in the Loess Plateau of China // Field Crops Research. 2017. Vol. 205. P. 45–54. http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2017.02.006

Zhao R., Coles N., Kong Z., Wu J. Effects of aged and fresh biochars on soil acidity under different incubation conditions // Soil & Tillage Research. 2015. Vol. 146. P. 133–138. http://dx.doi.org/10.1016/j.still.2014.10.014

Благодарности

Финансовое обеспечение работы осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (№ темы 0221-2017-0047).

IMPACT OF DIFFERENT FRACTIONS AND DOSAGES OF BIO-CHAR ON SOME AGROPHYSICAL PROPERTIES OF SODDY-PODZOLIC SOILS

DUBROVINA Inna — *PhD, Institute of Biology of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (11, Pushkinskaya St., Petrozavodsk 185910, Russian Federation.), vorgo@mail.ru*

YURKEVICH Maria — *Institute of Biology of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (11, Pushkinskaya St., Petrozavodsk 185910, Russian Federation.), svirinka@mail.ru*

SIDOROVA Valeria — *Institute of Biology of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (11, Pushkinskaya St., Petrozavodsk 185910, Russian Federation.), val.sidorova@gmail.com*

BOGDANOVA Tatyana — *Institute of Biology of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (11, Pushkinskaya St., Petrozavodsk 185910, Russian Federation.), bogdanovat372@mail.ru*

Keywords: bio-char, soddy-podzolic soil, model experiment, bulk density, total water capacity, thermal capacity, aggregate size distribution

Reviewer: E. Rizhiya

Received on: 30 May 2018
Published on: 24 December 2018

Summary: The influence of different dosages and fractions of bio-char on agrophysical properties and aggregate structure of soddy-podzolic soils was studied in 100-day model experiment. Two kinds of soddy-podzolic soils - sand and clay loam - contrasting in texture were investigated. In the experiment greenwood bio-char prepared by industrial methods was used. Bio-char fractions of 3-5 mm and ≤ 2 mm at the dosages of 2 % and 5 % by weight of the soil were used. In several variants of the experiment the bulk density, total water capacity, thermal capacity of dry soil and aggregate size distribution (dry- and wet-sieving) were measured. Soil without the addition of bio-char served as a control. For statistical data processing one-way ANOVA with post-hoc analysis by Tukey's HSD test was applied. As a result, changes in all investigated agrophysical properties of soils were revealed. It was shown that bulk density of both soils was reduced in the variants at 5 % dosage of bio-char regardless of fraction. Significant changes of total water capacity are observed in sandy soil irrespective of the dosage of bio-char. Significant change of total water capacity of clay loam soil was recorded only for the variants with a 5 % dosage of bio-char. The greatest effect on the indicators of thermal capacity in both soils was provided at 5 % dosage of coarse bio-char. The application of bio-char improves the aggregate state and the structure index of clay loam soil as well as increases the coherence of sandy soil, fundamentally not changing the indicators of water resistance of both soils. A significant effect gain in using bio-char at a higher dosage was noted almost for all indicators.

Макарова Т. В., Шитиков Д. А. Натальная и гнездовая дисперсия желтой трясогузки Motacilla flava в национальном парке «Русский Север» (Вологодская область) // Принципы экологии. 2018. № 4. С. 89–96. DOI: 10.15393/j1.art.2018.8163

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
https://ecopri.ru https://petrsu.ru

УДК 574.32:57.022:591.526:598.296

НАТАЛЬНАЯ И ГНЕЗДОВАЯ ДИСПЕРСИЯ ЖЕЛТОЙ ТРЯСОГУЗКИ MOTACILLA FLAVA В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «РУССКИЙ СЕВЕР» (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

МАКАРОВА Татьяна Владимировна — *к. б. н., Московский педагогический государственный университет (Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 3), tvmakarova22@gmail.com*

ШИТИКОВ Дмитрий Александрович — *к. б. н., Московский педагогический государственный университет (Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 3), dash.mpgu@gmail.com*

Ключевые слова:
натальная дисперсия, гнездовая дисперсия, видимая выживаемость, успех размножения, заброшенные поля, желтая трясогузка, Motacilla flava

Рецензент:
В. Г. Пчелинцев

Получена:
05 июля 2018 года
Подписана к печати:
24 декабря 2018 года

Аннотация. Настоящее сообщение посвящено оценке натальной и гнездовой дисперсии желтой трясогузки (Motacilla flava) на основе регистраций возвратов меченых особей и анализа видимой выживаемости в локальной популяции, а также выявлению связи дальности гнездовой дисперсии с успехом предшествующего размножения трясогузок. Исследование выполнено в 2005–2018 гг. в национальном парке «Русский Север» (Вологодская обл.) на участке заброшенных сельскохозяйственных земель площадью около 5 кв. км. В сообщении проанализированы материалы контроля 104 индивидуально меченных взрослых желтых трясогузок и 406 гнездовых птенцов, для которых получено 13 измерений натальной дисперсии и 55 – гнездовой дисперсии. Видимую выживаемость молодых желтых трясогузок определяли с помощью стохастической модели Кормака – Джоли – Себера. Влияние пола и успешности предшествующего размножения на величину гнездовой дисперсии трясогузок оценивали с помощью линейных моделей со смешанными эффектами. Из 406 окольцованных птенцов вернулись лишь 11 самцов и 2 самки. Видимая выживаемость молодых птиц составила 4 %, а вероятность повторной регистрации 62 %. Натальная дисперсия (медиана – 2200 м) была значимо больше гнездовой дисперсии (медиана – 195 м). Пол и индивидуальный успех размножения не оказывали влияния на расстояние гнездовой дисперсии особей, вернувшихся на контрольную территорию. Таким образом, связи между локальными популяциями желтой трясогузки на Европейском Севере России поддерживаются преимущественно за счет натальной дисперсии. Большинство молодых птиц безвозвратно покидают район рождения, немногочисленные вернувшиеся смещаются на значительные расстояния относительно своих родных гнезд. Основу гнездовых поселений составляют ранее успешно гнездившиеся здесь особи, которые стремятся занять гнездовые территории вблизи от занимаемых в предшествующие годы.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Дисперсия (расселение особей) – важнейший процесс, поддерживающий генетическое разнообразие и численность популяций птиц (Greenwood, 1980). Дальность дисперсии зависит от пола, возраста, успеха предшествующего размножения и целого ряда других популяционных параметров (Greenwood, Harvey, 1982; Соколов, 1991; Haas, 1998; Paradis et al., 1998). В большинстве случаев дисперсия молодых птиц (натальная дисперсия) превышает дисперсию взрослых (гнездовую дисперсия), а дисперсия самок выше, чем дисперсия самцов. Распределение фактических величин натальной и гнездовой дисперсии часто бимодально (Pakanen et al., 2011), что позволяет условно разделять ближнюю (перемещение особи внутри района рождения или предшествующего размножения) и дальнюю (перемещение за пределы этого района) дисперсию (Barrowclough, 1978; Payne, Payne, 1990; Pakanen et al., 2011). Ближнюю дисперсию оценивают на основе контроля перемещения меченых особей, прямая оценка дальней дисперсии во многих случаях затруднена, т. к. требует обследования огромных территорий (Barrowclough, 1978; Paradis et al., 1998). Косвенно об интенсивности дальней дисперсии можно судить на основе анализа динамики численности (Бурский, 2008) или видимой выживаемости птиц (Payne, Payne, 1990; Pakanen et al., 2011). Целью настоящего сообщения является оценка натальной и гнездовой дисперсии желтой трясогузки (*Motacilla flava*) на основе регистраций

возвратов меченых особей и анализа видимой выживаемости в локальной популяции, а также выявление связи дальности гнездовой дисперсии с успехом предшествующего размножения трясогузок.

Материалы

Исследование выполнено в 2005–2018 гг. в южной части национального парка «Русский Север» (Кирилловский р-н Вологодской обл.) на обширном (8 км^2) участке заброшенных сельскохозяйственных земель в окрестностях д. Топорня (59°46′ с. ш., 38°22′ в. д.). Модельный вид (желтая трясогузка) – дальний мигрант с пятнистым распространением, склонный к агрегированному гнездованию, при котором компактные или диффузные локальные поселения численностью от нескольких пар до нескольких десятков пар могут быть разделены значительными пространствами не занятых видом местообитаний (Цветков, 2004; Shitikov et al., 2013). На территории стационара в период исследований существовало 3 диффузных поселения желтой трясогузки, суммарная численность гнездящихся трясогузок в которых в отдельные годы достигала 50 пар. В двух поселениях проводили индивидуальное мечение трясогузок (взрослых птиц и гнездовых птенцов) и контроль успешности размножения, поиск вернувшихся меченых птиц осуществляли на всей территории стационара. Учитывая изолированное положение контрольной территории среди непригодных для гнездования вида местообитаний, мы могли полностью контролировать все возвраты в район рождения (или предыдущего размножения), не вернувшихся птиц считали погибшими или эмигрировавшими (совершившими дальнюю дисперсию). В сообщении проанализированы материалы контроля 104 взрослых желтых трясогузок и 406 гнездовых птенцов, для которых получено 13 измерений натальной дисперсии и 55 – гнездовой дисперсии.

Методы

Полевые работы проводились ежегодно с третьей декады мая по третью декаду июля и включали поиск гнезд, отлов и индивидуальное цветное мечение взрослых трясогузок, контроль успешности размножения, а также регистрацию возвратов ранее меченных особей. Найденные гнезда картировали с помощью GPS навигатора Garmin 60s. Взрослых птиц отлавливали у гнезд с помощью паутинных сетей или автоматических лучков на 6–7-й день после вылупления птенцов и кольцевали с помощью индивидуальных комбинаций цветных колец. Птицу считали успешно гнездившейся, если ее гнездо покинул хотя бы один птенец. Птенцов кольцевали в гнездах в возрасте 5–9 дней, все птенцы одного выводка получали одинаковую комбинацию цветных колец. Натальную дисперсию измеряли как расстояние между родным гнездом птицы и первым известным собственным гнездом, гнездовую дисперсию – как расстояние между двумя гнездами одной и той же птицы в последовательные годы. Если гнездо вернувшейся трясогузки не удавалось обнаружить, измеряли расстояние до центра ее гнездовой территории. Измерения расстояний проводили на основе географических координат с помощью программного модуля geosphere (Hijmans et al., 2014) в среде R 3.2.3 (R Core Team, 2016).

Видимую выживаемость (apparent survival) молодых желтых трясогузок определяли с помощью стохастической модели Кормака – Джоли – Себера в программе MARK 8.0 (White, Burnham, 1999). Для оценки выживаемости и вероятности повторной регистрации строили модель вида *phi(age)p(age)*, где оба оцениваемых показателя (видимую выживаемость и вероятность повторной регистрации) считали зависимыми от возраста. Чтобы повысить точность оценки этих показателей для молодых птиц, использовали фиксированные значения видимой выживаемости (φ = 0.32) и вероятности повторной регистрации (p = 1.00) взрослых желтых трясогузок, полученные ранее для той же локальной популяции (Шитиков и др., 2017). Модели с зависимыми от времени показателями не тестировали, т. к. наши выборки ежегодно меченных птиц не позволяли сделать этого. Также мы не тестировали влияние пола

птиц на видимую выживаемость, т. к. не могли определить пол гнездовых птенцов во время кольцевания.

Влияние пола и успешности предшествующего размножения на величину гнездовой дисперсии трясогузок оценивали с помощью линейных моделей со смешанными эффектами (LMM). Логарифмированную величину гнездовой дисперсии использовали в качестве зависимой переменной, пол, индивидуальный успех размножения и их взаимодействие – в качестве независимых переменных. Календарный год и индивидуальный номер птицы рассматривали в качестве случайных факторов. Использовали информационно-теоретический подход к выбору моделей (Burnham, Anderson, 2002). Модели ранжировали с помощью информационного критерия Акаике, скорректированного для малых выборок (AICc). Модели, обладающие значениями ΔAICc менее 2 единиц, считали адекватно описывающими данные. Моделирование проводили в среде R 3.2.3 (R Core Team, 2016) с помощью модуля lme4 (Bates et al., 2016). Ранжирование моделей осуществляли с помощью функции dredge модуля MuMIn (Bartoń, 2013).

Результаты

Из 406 гнездовых птенцов, окольцованных в 2005–2017 гг., в последующие годы вернулись лишь 13 (показатель возврата – 3.2 %), среди которых было 11 самцов и 2 самки. На следующий после рождения год было обнаружено 11 трясогузок, еще 2 птиц удалось обнаружить лишь через год. Видимая выживаемость молодых птиц, оцененная с помощью модели $\varphi(age)p(age)$, составила $\varphi = 0.04 \pm 0.01$, а вероятность повторной регистрации $p = 0.62 \pm 0.18$. Медиана натальной дисперсии ($n = 13$) для всех особей составила 2200 м (350–4989 м), что соответствует и показателю, рассчитанному только для самцов, вернувшиеся самки были обнаружены в 481 и 3304 м от своих родных гнезд. Анализ распределения расстояний натальной дисперсии (рис. 1) показывает, что большинство вернувшихся молодых трясогузок загнездились на значительном (более 500 м) расстоянии от своих родных гнезд.

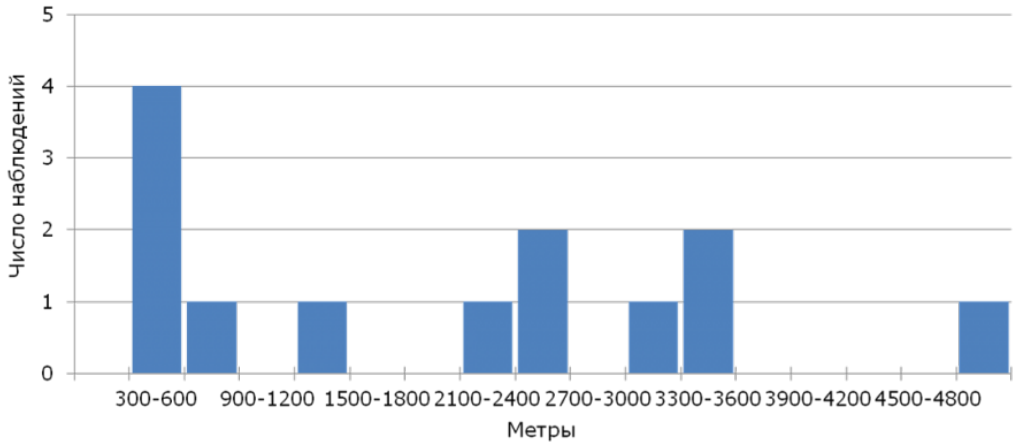


Рис. 1. Распределение расстояний натальной дисперсии желтой трясогузки
Fig. 1. Distribution of natal dispersal distances of the yellow wagtail

Медиана гнездовой дисперсии ($n = 55$) составила 195 м (1–3011 м), для самцов ($n = 28$) – 116 м (12–2922 м), для самок ($n = 27$) – 251 м (1–3011 м). Подавляющее большинство взрослых трясогузок обоего пола было обнаружено в радиусе менее 300 м от своих прошлогодних гнезд (рис. 2).

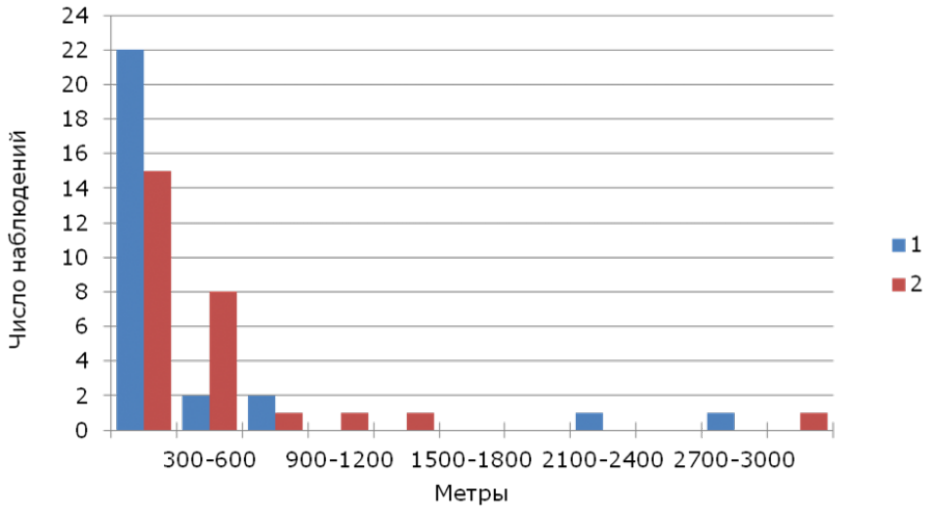


Рис. 2. Распределение расстояний гнездовой дисперсии желтой трясогузки. 1 – самцы, 2 – самки

Fig. 2. Distribution of breeding dispersal distances of the yellow wagtail. 1 – males, 2 – females

Вернувшиеся успешно гнездившиеся трясогузки (n = 33) устраивали гнезда в 195 (1–2992) м от своих прошлогодних гнезд, в то время как медиана гнездовой дисперсии неудачно гнездившихся птиц (n = 22) составила 212 (1–3011) м. Результаты моделирования показывают, что пол вернувшихся трясогузок и их индивидуальный успех размножения не оказывали влияния на величину гнездовой дисперсии, т. к. значениями ΔAICc менее 2 единиц обладала лишь константная модель (табл. 1). Все модели, учитывающие факторы «Пол» и «Успех», а также их комбинации имели значения ΔAICc более 2 единиц.

Таблица 1. Результаты ранжирования моделей влияния пола и успеха размножения на величину гнездовой дисперсии желтой трясогузки в национальном парке «Русский Север»

Модель	df	ΔAICc	Вес модели
const	4	0.00	0.74
Пол	5	3.65	0.12
Успех	5	3.72	0.12
Пол + Успех	6	7.47	0.02
Пол + Успех + Пол * Успех	7	9.90	0.01

Обсуждение

Видимая выживаемость молодых желтых трясогузок в национальном парке «Русский Север» была крайне низкой. Оценки выживаемости, полученные с помощью стохастической модели Кормака – Джоли – Себера (4 ± 1 %), находятся вблизи нижних пределов (0–13.5 %), известных для мелких воробьинообразных – дальних мигрантов (Соколов, 1991; Weatherhead, Forbes, 1994; Maness, Anderson, 2013). К сожалению, оценки выживаемости молодых желтых трясогузок для других частей ареала вида в литературе отсутствуют. Сходные с нашими показатели видимой выживаемости молодых (2–4 %) получены на Аляске для близкого вида – берингийской желтой трясогузки *Motacilla (flava) tchutchensis* (Renner, McCaffery, 2008). Наши результаты показывают, что с поправкой на вероятность повторной регистрации меченых птиц в район рождения не возвращалось 96 % молодых трясогузок. Мы полагаем, что значительная часть из них выжила, но эмигрировала за пределы района рождения (т. е. совершила дальнюю дисперсию), т. к. при смертности порядка 96 % в течение

первого года жизни любая локальная популяция была бы обречена на быстрое вымирание. Сведения о дальности такой дисперсии остаются весьма скудными. Ранее нам удалось обнаружить самца желтой трясогузки, загнездившегося на расстоянии 14 км от своего родного гнезда (Shitikov et al., 2013). По данным анализа возвратов колец с погибших птиц (n = 28), в Великобритании средняя величина натальной дисперсии желтой трясогузки составила 12.5 км (Paradis et al., 1998). Немногочисленные вернувшиеся в район своего рождения трясогузки не стремились занять территорию в ближайших окрестностях своего родного гнезда, о чем свидетельствует распределение расстояний натальной дисперсии. Кроме того, следует отметить практически полное отсутствие возвратов у молодых самок, что подтверждает общепринятое мнение (Greenwood, Harvey, 1982) о меньшей верности району рождения у молодых самок по сравнению с самцами.

Видимая выживаемость взрослых трясогузок в изучаемой локальной популяции зависела от успешности предшествующего размножения и составляла для успешно гнездившихся птиц 0.39 ± 0.06, а для неудачно гнездившихся – 0.19 ± 0.06 (Шитиков и др., 2017). Таким образом, большинство удачно гнездившихся трясогузок возвращалось в район предыдущего гнездования, в то время как значительная часть неудачно гнездившихся птиц покидала его (т. е. совершала дальнюю дисперсию). Тем не менее видимая выживаемость неудачно гнездившихся взрослых существенно превышает таковую молодых птиц, что лишний раз свидетельствует о высоком стремлении последних покинуть район своего рождения. Существенные различия в выживаемости успешно и неудачно гнездившихся особей часто связываются с разницей в гнездовой дисперсии двух групп: неудачно гнездившиеся птицы смещаются на большее расстояние по сравнению с успешно гнездившимися (Haas, 1998; Hoover, 2003; Sedgwick, 2004). Наши данные лишь частично подтверждают это положение: успех предшествующего размножения влиял лишь на верность району гнездования (т. е. на вероятность совершения дальней дисперсии), при этом вернувшиеся в район гнездования трясогузки выбирали территорию вне связи с успехом предшествующего размножения. Более того, большинство вернувшихся трясогузок (вне зависимости от успешности предшествующего размножения) загнездилось на расстоянии менее 300 м от своих предыдущих гнезд, т. е. фактически птицы стремились занять свою прошлогоднюю гнездовую территорию.

Заключение

Связи между локальными популяциями желтой трясогузки на Европейском Севере России поддерживаются главным образом за счет натальной дисперсии. Большинство молодых птиц безвозвратно покидает район своего рождения, немногочисленные вернувшиеся смещаются на значительные расстояния относительно своих родных гнезд. При этом основу гнездовых поселений составляют ранее успешно гнездившиеся здесь особи, которые стремятся занять гнездовые территории в непосредственной близости от занимаемых в предшествующие годы.

Библиография

Бурский О. В. Выбор местообитаний и структура метапопуляции: анализ многолетнего распределения пятнистого конька *Anthus hodgsoni* Richm. (Aves, Passeriformes) // Жур. общ. биол. 2008. Т. 69. Вып. 5. С. 323–343.

Соколов Л. В. Филопатрия и дисперсия птиц // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1991. Вып. 230. С. 1–232.

Шитиков Д. А., Вайтина Т. М., Макарова Т. В., Федотова С. Е., Красных Н. А., Юрченко Ю. А. Влияние успешности размножения на видимую выживаемость луговых воробьиных птиц // Зоол. журн. 2017. Т. 96. № 7. С. 827–837.

Цветков А. В. Групповые поселения желтых и белых трясогузок (*Motacilla flava, M. alba*) // Рус. орнит. журн. 2004. Т. 3. С. 227.

Barrowclough G. F. Sampling bias in dispersal studies based on finite area // Bird-banding. 1978. Vol. 49. P. 333–341.

Bartoń K. MuMIn: multi-model inference // R package version 1.9.5. 2013. URL: http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn.

Bates D., Mächler M., Bolker B., Walker S. lme4: linear mixed-effects models using Eigen and S4 // R package version 1.1-12. 2016. URL: https://CRAN.R-project.org/package=lme4.

Burnham K. P., Anderson D. R. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information Theoretic Approach. Springer, New York. 2002.

Greenwood P. J. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals // Anim. Behav. 1980. Vol. 28. P. 1140–1162. doi: 10.1016/s0003-3472(80)80103-5.

Greenwood P. J., Harvey P. H. The natal and breeding dispersal of birds // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1982. Vol. 13. P. 1–21.

Haas C. A. Effects of Prior Nesting Success on Site Fidelity and Breeding Dispersal: An Experimental Approach // Auk. 1998. Vol. 115. P. 929–936.

Hijmans R., Williams E., Vennes C. Geosphere: spherical trigonometry // R package version 1.3-11. 2014. URL: http://CRAN.R–project.org/package=geosphere.

Hoover J. P. Decision rules for site fidelity in a migratory bird, the Prothonotary Warbler // Ecology. 2003. Vol. 84. P. 416–430. doi: 10.1890/0012-9658(2003)0842.0.co;2.

Maness T. J., Anderson D. J. Predictors of juvenile survival in birds // Ornithological Monographs. 2013. Vol. 78. No 1. P. 1-55. doi: 10.1525/om.2013.78.1.1.

Pakanen V.-M., Hildén O., Rönkä A., Belda E. J., Luukkonen A., Kvist L., Koivula K. Breeding dispersal strategies following reproductive failure explain low apparent survival of immigrant Temminck's stints // Oikos. 2011. Vol. 120. P. 615–622. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18953.x.

Paradis E., Baillie S. R., Sutherland W. J., Gregory R. D. Patterns of natal and breeding dispersal in birds // J. Anim. Ecol. 1998. Vol. 67. P. 518–536.

Payne R., Payne L. Survival estimates of Indigo Buntings: comparison of banding recoveries and local observation // Condor. 1990. Vol. 92. P. 938–946.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing // Vienna: R Foundation for Statistical Computing. 2016. URL: https://www.R-project.org.

Renner H. M., McCaffery B. J. Demography of Eastern Yellow Wagtails at Cape Romanzof, Alaska // Wilson J. Ornith. 2008. Vol. 120. P. 85–91. doi: 10.1676/06-122.1

Sedgwick J. A. Site fidelity, territory fidelity, and natal philopatry in Willow Flycatchers (*Empidonax traillii*) // Auk. 2004. Vol. 121. P. 1103–1121. doi: 10.1642/0004-8038(2004)1212.0.co;2.

Shitikov D. A., Dubkova E. V., Makarova T. V. The demography of Yellow Wagtails *Motacilla flava* on abandoned fields in northern European Russia // Bird Study. 2013. Vol. 60. P. 518–526. doi: 10.1080/00063657.2013.850467.

Weatherhead P. J., Forbes M. R. L. Natal philopatry in passerine birds: genetic or ecological influences? // Behav. Ecol. 1994. Vol. 5. P. 426–433. doi: 10.1093/beheco/5.4.426.

White G. C., Burnham K. P. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals // Bird Study. 1999. Vol. 46. P. 120–139.

Благодарности

Авторы приносят благодарность всем аспирантам и студентам кафедры зоологии и экологии МПГУ, принимавшим участие в сборе полевого материала. Настоящее исследование было бы невозможным без всесторонней помощи и поддержки дирекции ФГБУ «Национальный парк «Русский Север» и лично А. Л. и Л. В. Кузнецовых. Финансовая поддержка работ осуществлялась РФФИ, гранты № 13-04-00745, 16-04-01383 и 18-34-00466.

NATAL AND BREEDING DISPERSAL OF THE YELLOW WAGTAIL MOTACILLA FLAVA IN RUSSKY SEVER NATIONAL PARK (VOLOGDA REGION)

MAKAROVA Tat *PhD, Moscow State Pedagogical University (Moscow, Kibalchich st., 6, b.3), tvmakarova22@gmail.com*

SHITIKOV Dmitry *PhD, Moscow State Pedagogical University (Moscow, Kibalchich st., 6, b.3), dash.mpgu@gmail.com*

Keywords: natal dispersal, breeding dispersal, first-year survival, breeding success, abandoned fields, Yellow Wagtail, Motacilla flava

Reviewer: V. Pchelincev

Received on: 05 July 2018
Published on: 24 December 2018

Summary: The article deals with natal and breeding dispersal of the yellow wagtail (Motacilla flava). It was assessed on the basis of the recorded returns of marked specimens and the analysis of apparent survival rates in a local population as well as the revealed connection of breeding dispersal distances with the previous breeding success. In 2005–2018 the investigation was carried out in the national park Russky Sever (Vologda region, Russia) in the area of 5 km2 of abandoned agricultural lands. The results of monitoring of individually marked 104 adult wagtails and 406 nestlings were analyzed. For them 13 natal dispersal and 55 breeding dispersal events were revealed. Fieldwork included nest searching, ringing of adults and nestlings, nest fate recording and search for returns of previously marked individuals. We modeled the apparent first-year survival with the Cormack – Jolly – Seber model. The effect of sex and previous breeding success on breeding dispersal we assessed using linear mixed models (LMMs). Of 406 marked nestlings, 11 males and 2 females returned to the study plot. The apparent survival rate of juveniles was 4 %, while re-registration probability reached 62 %. The natal dispersal (median 2200 m) was significantly greater than breeding dispersal (median 195 m). Sex and individual breeding success had no significant influence on breeding dispersal distance of wagtails returned to the study plot. Thus, our findings suggest that in the northern European Russia the connections between local populations of yellow wagtail are predominately maintained via natal dispersal. Most juveniles irrevocably leave their birth site, while those few which return move a considerable distance from their birth nests. The core of breeding aggregations is formed by individuals successfully nesting here earlier and tended to settle nearby their previous breeding territories.

References

Barrowclough G. F. Sampling bias in dispersal studies based on finite area, Bird-banding. 1978. Vol. 49. P. 333–341.

Bartoń K. MuMIn: multi-model inference, R package version 1.9.5. 2013. URL: http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn.

Bates D., Mächler M., Bolker B., Walker S. lme4: linear mixed-effects models using Eigen and S4, R package version 1.1-12. 2016. URL: https://CRAN.R-project.org/package=lme4.

Burnham K. P., Anderson D. R. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information Theoretic Approach. Springer, New York. 2002.

Burskiy O. V. Habitat selection and metapopulation structure: a multi-year study of distribution of the Hodgson's pipit, Anthus Hodgsoni Richm. (Aves, Passeriformes), Zhur.

obsch. biol. 2008. T. 69. Vyp. 5. P. 323–343.

Cvetkov A. V. Aggregated settlements of yellow and white wagtails (Motacilla flava, M. alba), Rup. ornit. zhurn. 2004. T. 3. P. 227.

Greenwood P. J. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals, Anim. Behav. 1980. Vol. 28. P. 1140–1162. doi: 10.1016/s0003-3472(80)80103-5.

Greenwood P. J., Harvey P. H. The natal and breeding dispersal of birds, Annu. Rev. Ecol. Syst. 1982. Vol. 13. P. 1–21.

Haas C. A. Effects of Prior Nesting Success on Site Fidelity and Breeding Dispersal: An Experimental Approach, Auk. 1998. Vol. 115. P. 929–936.

Hijmans R., Williams E., Vennes C. Geosphere: spherical trigonometry, R package version 1.3-11. 2014. URL: http://CRAN.R–project.org/package=geosphere.

Hoover J. P. 0416:drfsfi2.0.co;2.

Maness T. J., Anderson D. J. Predictors of juvenile survival in birds, Ornithological Monographs. 2013. Vol. 78. No 1. P. 1-55. doi: 10.1525/om.2013.78.1.1.

Pakanen V, M., Hildén O., Rönkä A., Belda E. J., Luukkonen A., Kvist L., Koivula K. Breeding dispersal strategies following reproductive failure explain low apparent survival of immigrant Temminck’s stints, Oikos. 2011. Vol. 120. P. 615–622. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18953.x.

Paradis E., Baillie S. R., Sutherland W. J., Gregory R. D. Patterns of natal and breeding dispersal in birds, J. Anim. Ecol. 1998. Vol. 67. P. 518–536.

Payne R., Payne L. Survival estimates of Indigo Buntings: comparison of banding recoveries and local observation, Condor. 1990. Vol. 92. P. 938–946.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing, Vienna: R Foundation for Statistical Computing. 2016. URL: https://www.R-project.org.

Renner H. M., McCaffery B. J. Demography of Eastern Yellow Wagtails at Cape Romanzof, Alaska, Wilson J. Ornith. 2008. Vol. 120. P. 85–91. doi: 10.1676/06-122.1

Sedgwick J. A. 1103:sftfan2.0.co;2.

Shitikov D. A. Vaytina T. M. Makarova T. V. Fedotova S. E. Krasnyh N. A. Yurchenko Yu. A. Breeding success effect on the apparent survival of grassland passerines, Zool. zhurn. 2017. T. 96. No. 7. P. 827–837.

Shitikov D. A., Dubkova E. V., Makarova T. V. The demography of Yellow Wagtails Motacilla flava on abandoned fields in northern European Russia, Bird Study. 2013. Vol. 60. P. 518–526. doi: 10.1080/00063657.2013.850467.

Sokolov L. V. Philopatry and dispersal in birds, Trudy Zool. in-ta AN SSSR. 1991. Vyp. 230. P. 1–232.

Weatherhead P. J., Forbes M. R. L. Natal philopatry in passerine birds: genetic or ecological influences?, Behav. Ecol. 1994. Vol. 5. P. 426–433. doi: 10.1093/beheco/5.4.426.

White G. C., Burnham K. P. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals, Bird Study. 1999. Vol. 46. P. 120–139.

Попов С. В. Структура метасообщества птиц на границе тайги и лесостепи Зауралья: связь с градиентами среды, пространственными процессами и межвидовой конкуренцией // Принципы экологии. 2018. № 4. С. 97–119. DOI: 10.15393/j1.art.2018.7662

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
https://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
https://petrsu.ru

УДК 574.32

СТРУКТУРА МЕТАСООБЩЕСТВА ПТИЦ НА ГРАНИЦЕ ТАЙГИ И ЛЕСОСТЕПИ ЗАУРАЛЬЯ: СВЯЗЬ С ГРАДИЕНТАМИ СРЕДЫ, ПРОСТРАНСТВЕННЫМИ ПРОЦЕССАМИ И МЕЖВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИЕЙ

ПОПОВ Сергей Владимирович

ООО Лаборатория экологических исследований (623418, Свердловская область, г. Каменск-Уральский, ул. Прокопьева, 21), mail@ecology-lab.com

Ключевые слова: метасообщество, сообщества птиц, пространственная структура населения птиц, вложенность, обновление, совместная встречаемость

Рецензент: А. А. Беляченко

Получена: 11 июля 2018 года
Подписана к печати: 24 декабря 2018 года

Аннотация. Выявление общих принципов сборки природных сообществ является фундаментальным вопросом экологии сообществ. К настоящему времени сформулированы четыре парадигмы, в рамках которых изучается структура метасообщества и факторы, ее обеспечивающие. Среди важнейших процессов, влияющих на структуру метасообщества, выделяют случайные процессы, процессы, детерминированные внешней средой, и процессы, детерминированные биотическими взаимодействиями. В данной статье рассматривается роль экологических градиентов, неэкологических пространственных процессов и межвидовой конкуренции в формировании структуры сообществ птиц на границе тайги и лесостепи Зауралья. В период с 2000 по 2011 год были собраны сведения о видовом составе гнездящихся птиц 17 сайтов. Описание структуры метасообщества проводилось с использованием метода анализа элементов структуры метасообщества – EMS. Для выделения основных экологических градиентов использовался метод главных компонент. Для оценки влияния неэкологических пространственных процессов проводился корреляционный анализ сходства видового состава сайтов и расстояния между этими сайтами. Роль конкуренции изучалась за счет сравнения дисперсии различий размеров тела птиц, как в пределах отдельных сайтов, так и в пределах регионального пула видов. Для статистический проверки гипотез наблюдаемые индексы сравнивались со случайными, рассчитанными с помощью фиксированной нулевой модели (FF). Ведущим процессом формирования структуры метасообщества птиц на границе тайги и лесостепи Зауралья является сортировка видов вдоль экологических градиентов. Структура метасообщества птиц в районе исследований в пределах наименее измененных антропогенной деятельностью сайтов соответствует глисоновскому градиенту. Глисоновская структура метасообщества хорошо коррелирует с основным экологическим градиентом. Вложенность сообществ не выявлена. Гипотеза о роли межвидовой конкуренции не подтверждается. Минимальные различия размеров тела птиц не выявлены. Для отрядов Passeriformes и Falconiformes характерна агрегация размеров тела. Роль пространственных процессов в формировании населения птиц не существенна. Корреляция между сходством видового состава и расстоянием между сайтами не значима.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Вопрос, формируются ли экологические сообщества в соответствии с определенными правилами или же под действием случайных причин, является одним из основных в современной экологии. Считается, что сообщества птиц являются рыхлыми собраниями видов (loose assemblages), которые в состоянии сосуществовать с разными видами (Sybertz, Reich, 2015). Вместе с тем для объяснения неслучайных группировок видов был сформулирован ряд правил. Наиболее спорной оказалась идея межвидовой конкуренции. Diamond (1975) предполагал, что межвидовая конкуренция может порождать запрещенные комбинации видов, которые никогда не встречаются в природе, и распределения, соответствующие шахматной доске, при которых конкурирующие виды избегают друг друга. Кроме того, теория межвидовой конкуренции предполагает, что сходные виды для совместного сосуществования должны различаться размерами тела, что позволяет уменьшить конкуренцию за потребляемый ресурс (Wang et al., 2011). Fox в 1987 г. (цит. по: Wang et al., 2011) в рамках теории межвидовой конкуренции высказал идею о том, что природные сообщества формируются за счет включения в их состав видов из разных функциональных групп. В отличие от предыдущих моделей, вложенные структуры (nestedness) не связаны с межвидовой конкуренцией и возникают в случае, когда бедные видами участки являются подмножествами богатых видами участков (Patterson, Atmar, 1986). Кроме того, возможны и индивидуалистические ответы видов на местные градиенты факторов среды, которые также могут приводить к формированию определенных пространственных структур.

Для объяснения наблюдаемой территориальной неоднородности видового состава, структуры и динамики сообществ, а также для проверки ранее высказанных гипотез и правил сформулирована синтетическая теория метасообщества (Metacommunity), позволяющая увязать градиенты среды, межвидовые взаимоотношения и случайные процессы. В рамках концепции метасообщества (Metacommunity) к настоящему времени сложились два основных направления изучения пространственных изменений в видовом составе (Presley et al., 2010): первый предполагает выявление механизмов и процессов, вызывающих эти изменения; второй сосредоточен на идентификации образцов распределения видов в пространстве (относительно градиентов среды) и их сравнении с идеализированными образцами.

В последние годы были разработаны аналитические методы, позволяющие выявить многочисленные аспекты структуры метасообщества (Presley et al., 2009). Одним из таких подходов является анализ элементов структуры метасообщества (Analysis of elements of metacommunity structure – EMS), позволяющий выявить когерентность, сменяемость видового состава вдоль экологического градиента и характер группировки границ видовых диапазонов

(ranges). Этот подход позволяет одновременно сравнить наблюдаемое распределение видов с 6 идеализированными образцами, такими как случайное распределение, шахматные доски, вложенные подмножества, равномерный градиент, клементсовский градиент, глисоновский градиент (Leibold, Mikkelson, 2002). Каждый из этих образцов представляет собой участки в многомерном континууме возможных пространственных распределений видов. К настоящему времени выделены также дополнительные образцы – квази-структуры, и модели группировки границ видовых диапазонов (boundary clumping) для вложенных подмножеств, позволяющих еще более детализировать континуум возможных пространственных распределений видов вдоль основных градиентов среды (Presley et al., 2009; Presley et al., 2010). Кроме того, анализ элементов структуры метасообщества (EMS) может быть использован как первый шаг для изучения структуры метасообщества, позволяющий сформулировать ряд гипотез для организации более детальных исследований и выявления процессов, обеспечивающих наблюдаемое распределение видов по местообитаниям. В контексте EMS метасообщество понимается как совокупность экологических сообществ на разных участках, которые потенциально, но не обязательно, могут быть связаны за счет расселения видов, в то время как сообщество – это группа видов в данном месте (Leibold, Mikkelson, 2002).

К настоящему времени сформулированы четыре парадигмы для объяснения структуры метасообщества: 1) нейтральная теория предполагает, что различные виды эквивалентны, и уделяет большое внимание случайным процессам и расселению видов; 2) концепция динамики патчей (Patch dynamics) предполагает, что все участки идентичны, и делает акцент на конкурентной колонизации патчей-участков видами; 3) в рамках концепции сортировки видов (Species sorting) считается, что распределение видов и видовой состав сообществ определяются местными градиентами окружающей среды, а хорошо расселяющиеся виды способны достигать всех подходящих участков; 4) идея массовых эффектов предполагает, что важную роль в формировании сообществ играют экологические градиенты и расселение видов (Meynard, Quinn, 2008). Winegardner с соавторами (Vilmi et al., 2016) предположили, что массовые эффекты и динамика патчей являются частными случаями сортировки видов. С учетом имеющихся публикаций можно предполагать, что соотношение и значимость для структуры сообществ нейтральных процессов и процессов, связанных с экологическими нишами видов, могут различаться в разных физико-географических регионах. Так, например, для сообществ птиц Франции характерно совместное влияние факторов окружающей среды и процессов расселения, тогда как для сообществ Северной Америки решающее значение имеют местные экологические факторы при умеренном влиянии дисперсии (Ozkan et al., 2012). Для лесов на юго-западе Черного моря (Турция) показана доминирующая роль экологической сортировки видов за счет нишевых процессов, тогда как неэкологическим пространственным процессам отводится второстепенная роль (Ozkan et al., 2012).

В рамках данного исследования оценены закономерности распределения видов вдоль важнейших экологических градиентов и возможная роль ряда правил и процессов в формировании сообществ птиц. За счет тестирования нескольких альтернативных моделей сборки сообществ можно выявить ведущие процессы, определяющие наблюдаемую пространственную структуру.

Материалы

Изучение сообществ птиц проводилось на границе южной тайги и северной лесостепи Зауралья (рис. 1). Большая часть сведений получена во время исследований на территории Каменского района Свердловской и Кунашакского района Челябинской областей. Физико-географическое районирование региона принято согласно представлениям Горчаковского (1968), который выделял переходную подзону предлесостепных сосновых и березовых лесов, относящуюся к тайге. Рельеф местности – это слабоволнистая равнина (пенеплен), наклоненная к востоку. Долины местных рек не велики. Отличительная особенность региона – обилие озер со значительными тростниковыми зарослями по берегам. Вегетационный период начинается с конца апреля и продолжается до начала октября. Зима длится 5–5.5 месяца (Орлова, 1962). На зиму все реки и озера замерзают. В западной части района исследований произрастают сосновые леса (*Pinus sylvestris*). К юго-востоку от Двуреченска сосновые леса сохраняются только по долинам рек, а междуречья заняты мозаичными осиново-березовыми лесами. По поймам рек распространены ивовые и ольховые заросли.

Рис. 1. Расположение ключевых участков на границе тайги и лесостепи Зауралья

Fig. 1. The location of key sites on the border of taiga and forest steppe of Trans-Urals

За последние 300 лет территория сильно преобразована деятельностью человека: луга распаханы и заняты полями, леса и перелески вырублены. В некоторых местах сосновые леса замещены вторичными березняками порослевого или смешанного происхождения. Помимо физического уничтожения коренных ландшафтов, велико промышленное загрязнение территории. На участке Каменск-Уральский – Челябинск располагается головная часть Восточно-Уральского радиоактивного следа. Ключевые участки для полевых исследований были заложены в пределах наименее измененных ландшафтов.

Расположение ключевых участков, маршрутов, площадок. Изучение птиц проводилось в период с 2000 по 2011 г.

Суммарная трудоемкость составляет более 330 дней, проведенных «в поле». Для изучения птиц заложена сеть маршрутов, точечных учетов и площадок. Общая протяженность маршрутов (помимо учетов на площадках) более 1000 км. За время исследований найдено около 1000 гнезд птиц.

Первоначально (2000–2005 гг.) в районе исследований была заложена сеть маршрутов, охватывающая основные ландшафты. Маршрутные исследования проводились преимущественно в гнездовой период в долине р. Исеть от д. Шилова до устья р. Каменка, а также от г. Каменск-Уральский до д. Черноскутова. Протяженность исследованного участка долины р. Исеть составляет 53 км. Обследовано 6.5 км долины р. Камышенка (Каменский район Свердловской области) от с. Мал. Белоносов до ее устья и долина р. Каменка в черте г. Каменск-Уральский. В долине р. Синара исследования проводились на участке с. Усть-Багаряк – с. Новый Быт. Протяженность обследованного участка долины р. Синара составляет 9 км. В гнездовой период и зимой проводились исследования в окрестностях оз. Тыгиш, где изучались сообщества птиц, гнездящихся в тростниково-осоковых зарослях и в окрестных осиново-березовых перелесках среди лугов-покосов и полей. Дополнительно в гнездовой период были обследованы оз. Большой Сунгуль, Малый Сунгуль и Червяное. Маршрутные исследования проводились в районе оз. Куракли-Маян. Краткосрочные маршрутные исследования в гнездовой период проводились в районе оз. Березовское, Сосновское, Черное, Уелги, Сайгерлы, Айдыкуль, Комкуль, Сугояк, Мамынкуль, Алакуль, Актюбинское, Тимренкуль. Также непродолжительные исследования проводились в районе оз. Шувакиш к северо-западу от г. Екатеринбурга. В черте г. Каменск-Уральский в весеннее и летнее время исследования проводились на территории рекультивированных отвалов алюминиевого завода. В пределах жилой застройки изучение птиц проводилось только в зимнее время (г. Каменск-Уральский, с. Рыбниково). В агроценозах заложен 5-километровый маршрут к востоку от д. Черноусова. Лесополоса вдоль железной дороги изучалась на участке от «Станция 35 км» до оз. Комкуль (железнодорожная ветка Каменск-Уральский – Челябинск).

В 2006–2011 гг. использовались точечные учеты на большой территории на участке к востоку от железной дороги Каменск-Уральский – Челябинск от долины р. Синара (п. Новый Быт) на севере до юго-западного берега оз. Куракли-Маян на юге, в террасных сосняках долины Исети в окрестностях с. Маминское - д. Шилова - с. Исетское, в террасных березняках к востоку от Каменска-Уральского, в мозаичных осиново-березовых лесах междуречий.

Дополнительно в 2005 г., в первой декаде мая, а затем с третьей декады мая по конец июля, проводились стационарные исследования птиц в районе оз. Маян на участке оз. Маян – оз. Комкуль – оз. Алакуль.

В 2006, 2010 и в 2011 гг. в пределах ранее указанного участка к востоку от железной дороги Каменск-Уральский – Челябинск проводилось тотальное картирование гнезд Соколообразных и Совообразных. Ширина обследованного участка от 8 км на севере до 3 км на юге, площадь 40 км^2. На междуречье исследования проводились на участке шириной 5 км, к западу от железной дороги Каменск-Уральский – Челябинск от широты с. Сипавское на севере до долины р. Синара и Багаряк на юге. В пределах данного участка дополнительно была заложена учетная площадка для картирования гнезд Соколообразных и Совообразных размером 10 км^2.

В 2010–2011 гг. в окрестностях оз. Куракли-Маян проводилось тотальное картирование гнездящихся птиц на слабо лесистой площадке размером 1.7 км^2. В 2011 г. дополнительно проводилось тотальное картирование птиц на площадке размером 9 км^2 на участке между с. Окулово и оз. Куракли-Маян.

В пределах изученной территории было выбрано 17 участков-сайтов, по которым имеется наибольшее количество данных о гнездящихся видах птиц. Каждый из выделенных сайтов включает несколько биоценозов. Таким образом, выделение участков для описания проводилось по территориальному принципу, а не с учетом однообразия. В этом случае гораздо удобнее использовать внемасштабный термин «сайт», чтобы не путать с учетной площадкой или ключевым участком.

О границах сайтов. Для сайтов, расположенных в пределах обширных и однообразных территорий, в качестве границ были выбраны условные границы обследованной территории. В этом случае сайт – это обследованная площадка в пределах обширного ландшафта. Для сайтов небольшой площади в качестве границ выбраны естественные границы, хорошо видимые на местности. Например, озеро Тыгиш (Каменский район Свердловской области) имеет площадь чуть более 6 км^2. Озерная котловина данного озера была выбрана в качестве сайта, включающего акваторию и узкий бордюр из тростниково-осоковых зарослей. Оз. Тыгищ расположено изолированно от других водоемов, его можно обследовать целиком и обойти вокруг. Озерная котловина оз. Куракли-Маян (Кунашакский район Челябинской области) в 4 раза больше, чем котловина Тыгина. Кроме того, по берегам Куракли-Маян произрастают обширные тростниковые, рогозовые и осоковые заросли. Максимальная ширина этих зарослей более 2 км (расстояние от края тростников до открытой воды – непосредственно акватории оз. Куракли-Маян). В пределах обширных тростниковых зарослей оз. Куракли-Маян был выбран участок площадью около 5 км^2, в пределах которого и проводились исследования птиц. Обследовать же все оз. Куракли-Маян практически невозможно.

В связи с ограниченностью возможностей исследование каждого выделенного сайта проводилось не ежегодно. В отдельные годы больше внимания уделялось то одному, то другому сайту. Кроме того, богатым видами птиц сайтам, где велика возможность пропуска видов, уделялось в целом больше внимания, а полевые исследования были более продолжительными по сравнению с сайтами, населенными небольшим числом видов птиц.

На междуречьях исследуемые сайты имели форму многоугольников, квадратную или прямоугольную форму. В долинах рек сайты – многоугольники – ориентированы вдоль русла реки. Списки видов для каждого выделенного на местности сайта составлялись путем обобщения всех имеющихся данных, полученных в период с 2000 по 2011 г. При статистической обработке использовались только сайты, по которым имеются данные не менее чем за 3 гнездовых периода. Пересчет на площадь и расчет плотности населения не производились.

Полевые исследования проводились во время гнездового периода (май – июнь) и зимой (преимущественно в 2000–2002 гг.). Кроме того, для выявления полного видового состава птиц в районе исследований и особенностей фенологии местных видов полевые исследования проводились во второй половине апреля – мае и в июле – августе. При статистической обработке данных сведения о пролетных видах исключены из анализа. Для каждого выделенного на местности сайта составлялись списки гнездящихся и возможно гнездящихся видов, пролетных видов, использующих данный сайт только во время сезонных миграций, а также зимующих видов. К гнездящимся относились виды, для которых были получены прямые свидетельства гнездования: находки гнезд с кладкой или птенцами, встречи плохо летающих нераспавшихся выводков, встречи взрослых птиц, таскающих корм птенцам в гнезде или вблизи гнезда, встречи взрослых птиц, сидящих в гнезде в характерной позе (некоторые хищные, чайки и крачки, гнезда которых, расположенные в труднодоступных местах, не были осмотрены). К возможно гнездящимся видам относились виды, для которых не удалось получить прямые доказательства гнездования. В этом случае критериями возможного гнездования являлись встречи беспокоящихся взрослых особей, а также территориальных самцов,

поющих в течение долгого времени в пределах небольшого подходящего для гнездования участка. Ряд видов (погоныши, водяной пастушок) считались безусловно гнездящимися, хотя прямых и косвенных признаков гнездования не было найдено.

Учеты птиц проводились как в светлое время суток, так и ночью (за исключением сомкнутых лесов).

Методы

По результатам учетов птиц строились матрицы присутствия-отсутствия, где в строках располагались виды птиц, а в столбцах – заселяемые этими видами сайты. Принадлежность вида к тому или иному сайту оценивалась только по факту гнездования в его пределах. При построении матрицы присутствия-отсутствия данные, полученные при помощи разных методов учетов, но в пределах одного сайта, объединялись. Перед анализом структуры метасообщества все встречи птиц за разные годы в одном сайте также объединялись для того, чтобы минимизировать влияние случайных причин на состав населения птиц (Bert, 2001; Royan et al., 2016). Вид считался присутствующим в пределах какого-либо сайта, если он был обнаружен гнездящимся хотя бы один раз за все время исследований. В данном исследовании сайт – участок земной поверхности размером от 2–3 до 10 км^2, поддерживающий существование локального сообщества птиц. Участки меньшего размера не рассматривались, учеты в их пределах не проводились. В пределах одного сайта могут располагаться несколько местообитаний или биоценозов. Термин «сайт» используется вместо понятий «местообитание», «биотоп» или «биоценоз», т. к. сайт является атрибутом местности, а не характеристикой конкретных видов. Таким образом, «сайт» – это удобный внемасштабный термин.

Для описания особенностей распределения видов по сайтам использовались методы, разработанные в рамках концепции метасообщества (Leibold, Mikkelson, 2002). Данный пространственно неявный подход предполагает тестирование распределения видов по сайтам для определения соответствия ряду идеализированных образцов. К настоящему времени (табл. 1, рис. 2) идентифицировано 6 таких идеализированных образцов: 1) вложенные подмножества (Nestedness), 2) шахматные доски (Checkerboard), 3) клементсовский градиент (Clementsian gradient), 4) глисоновский градиент (Gleasonian gradient), 5) равномерное распределение, 6) случайное распределение (Leibold, Mikkelson, 2002), а также ряд квази-структур. Каждый из этих идеализированных образцов представляет собой область в многомерном континууме структуры метасообщества (Presley et al., 2010). Анализ проводится в три этапа (рис. 3). На первом этапе оценивается последовательность видов (coherence), на втором – сменяемость (turnover), на третьем – характер группировки границ в распределении видов в ряду сайтов (boundary clumping). Каждый из этих трех этапов затрагивает отдельный аспект структуры метасообщества (Leibold, Mikkelson, 2002).

Для проведения EMS в данном исследовании использовались два подхода к ординации матриц присутствия-отсутствия. Первый подход предполагает проведение ординации за счет взаимного усреднения (reciprocal averaging), при котором сайты и виды в матрице присутствия-отсутствия сортируются таким образом, что сходные по видовому составу сайты и виды, населяющие одни и те же сайты, оказываются как можно ближе друг к другу. В этом случае метасообщество выстраивается в соответствии с результирующей всех местных градиентов среды (Leibold, Mikkelson, 2002). Второй подход предполагает ординацию матрицы присутствия-отсутствия в соответствии с осями, полученными с помощью метода главных компонент (Presley et al., 2009). Ординация в соответствии с важнейшими осями позволяет оценить различные ответы метасообщества на существующие градиенты факторов среды в районе исследований.

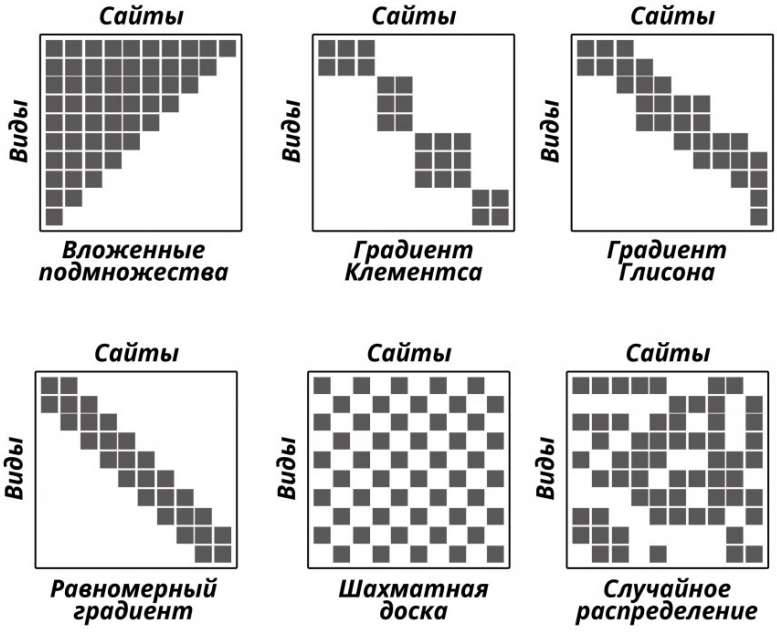


Рис. 2. Основные идеализированные структуры метасообщества. По оси «X» располагаются сайты, по оси «У» – виды. Серые квадратики – присутствие вида в пределах сайта. Белые участки – отсутствие вида в пределах сайта

Fig. 2. The main idealized structures of the meta-communities. On the “X” axis are sites, on the “Y” axis – species. Gray squares denote the presence of species within the site. White areas – the lack of species within the site

Когерентность (coherence) определяется путем подсчета встроенных в распределение видов отсутствий (Embedded absences). Согласно современным представлениям, численность (или плотность населения) вида соответствует гауссовскому распределению. В этом случае, если вид с определенной численностью встречается в двух точках в пределах какого-либо экологического градиента, то он должен заселять и участки, располагающиеся между этими точками, т. е. имеющие промежуточные значения экологического градиента. Таким образом, не должно быть никаких отсутствий вида в n-мерном гиперобъеме, определяющем фундаментальные ниши видов (Presley et al., 2010). Характер ответов видов на экологический градиент может значительно различаться. В случае, если виды, как группа,

не демонстрируют одинаковый ответ на один и тот же градиент, то распределение видов не формирует когерентную структуру. Отсутствие когерентности, однако, еще не означает случайного распределения видов по местообитаниям.

Таблица 1. **Идеализированные паттерны метасообщества и используемые индексы для их обнаружения**

Паттерн	Описание	Индекс	Когерентность	Оборот видов	Группировка границ
Шахматная доска (Checkerboards)	Для пар видов характерны взаимоисключающие распределения (запрещенные комбинации)	C-Score V-Ratio	Отрицательная	Случайный	Случайная
Вложенные подмножества (Nested subsets)	Видовой состав местообитаний соответствует вложенным подмножествам	NODF	Положительная	Отрицательный	Случайная
Градиент Клементса (Clementsian)	Сообщества представляют собой дискретные группы, замещающие друг друга как группа видов	Morisita	Положительная	Положительный	Положительная Индекс Мориситы больше 1
Градиент Глисона (Gleasonian)	Случайное распределение диапазонов видов вдоль градиентов среды	Morisita	Положительная	Положительный	Не отличается от случайного
Равномерный градиент (Evenly spaced gradients)	Диапазоны видов распределены более равномерно, чем ожидается при случайном распределении	Morisita	Положительная	Положительный	Отрицательная, Индекс Мориситы меньше 1
Случайное распределение (Random)	Не наблюдается никаких градиентов в распределении видов по местообитаниям		Не отличается от случайной	Не отличается от случайного	Не отличается от случайной

Когерентность может быть положительной, отрицательной и случайной. Низкое число встроенных отсутствий (embedded absences) по сравнению с распределением нулевых моделей свидетельствует о положительной когерентности (positive coherence) в распределении видов по сайтам. Лишь после доказательства когерентности в распределении видов можно переходить к следующим этапам. В случае отрицательной когерентности (negative coherence) тестируемое распределение видов будет больше соответствовать шахматной доске (Checkerboard), а на выбор видами местообитаний будет большое влияние оказывать межвидовая конкуренция и взаимное исключение (Leibold, Mikkelson, 2002; Presley et al., 2010). Если же индекс встроенных отсутствий (Embedded absences) не отличается от ожидаемого для нулевой модели, то распределение видов в пределах метасообщества является случайным, а существующий экологический градиент не оказывает влияния на распределение видов по сайтам (Presley et al., 2010). Индекс (EmbAbs) реализован в программе Turnover (Ulrich, 2012)

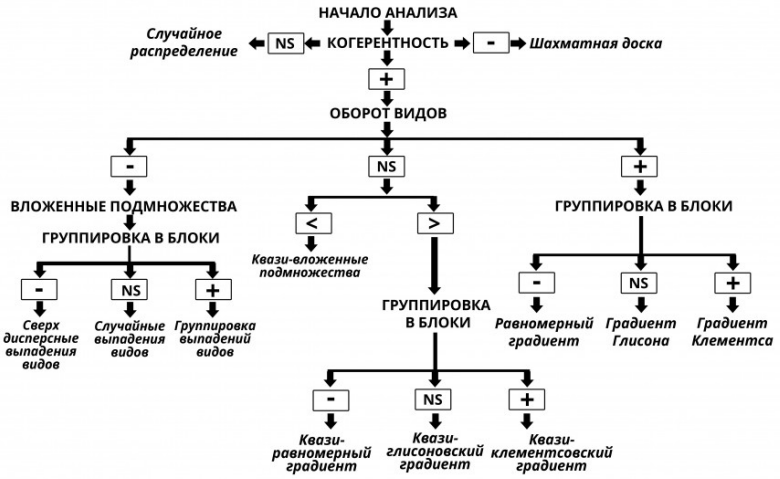


Рис. 3. Схема анализа элементов структуры метасообщества с дополнениями на основе имеющихся публикаций. Ссылки на источники литературы в тексте

Fig. 3. Scheme of analysis of the elements of the meta-community structure with additions based on existing publications. References to sources are given in the text

Оборот видов (Turnover). Оборот видов (turnover) оценивается путем подсчета количества раз, когда один вид заменяет другой в двух сайтах. В матрице присутствия-отсутствия каждая такая замена называется шахматной доской и имеет вид:

1	0
0	1

Общее число таких замен является мерой оборота видов (turnover) в исследуемой матрице. В этом случае нужно учитывать тот факт, что число таких замен в матрице чувствительно к положению диапазонов (ranges) и сообществ относительно друг друга, а также и к отсутствиям, включенным в эти диапазоны и сообщества. В данном случае эти замены не связаны с основным направлением изменчивости видового состава в пределах какого-либо градиента среды. Перед началом тестирования матрицы присутствия-отсутствия сортируются определенным образом для того, чтобы минимизировать число включенных отсутствий (embedded absences). Только после сортировки матрицы проводится подсчет числа замен и сравнение этого показателя с аналогичным для нулевых моделей. Оборот видов (turnover) может быть положительным или отрицательным (Leibold, Mikkelson, 2002). В случае отрицательного оборота (negative turnover) структура метасообщества будет больше соответствовать вложенным подмножествам (nested subset). Вложенность (nestedness), в свою очередь, также проверяется с помощью расчета специальных статистических показателей.

Во вложенной модели (Nestedness) видовой состав бедных видами сообществ является подмножеством богатых видами сообществ (Ulrich et al., 2009). Одна из целей такого анализа – это выявление отклоняющихся видов, распределение которых не соответствует направлению изменчивости экологических градиентов (Ulrich et al., 2009). Анализ вложенных матриц показывает, что виды-специалисты, населяющие небольшое число сайтов, взаимодействуют с разными группами видов (как правило, с неродственными видами), тогда как генералисты взаимодействуют преимущественно только друг с другом (т. е. с видами-генералистами).

Вложенность (Nestedness) сообществ была показана для многих таксонов, за исключением водных беспозвоночных. Предполагается, что вложенность сообществ (Nestedness) является сложным феноменом, на который оказывает влияние множество факторов (Boecklen, 1997). Также выявлена функциональная вложенность сообществ (Matthews et al., 2015).

При Nestedness-анализе проводится специальная сортировка матрицы. В результате чего все виды и сайты оказываются отсортированными определенным образом: виды, населяющие максимальное количество сайтов, оказываются в верхних строчках матрицы, а наиболее богатые видами сайты располагаются в левой части матрицы. После такого преобразования и вычисления индексов, характеризующих распределение видов по сайтам, проводится сравнение эмпирической матрицы и эмпирических индексов с аналогичными для случайных матриц и индексов, построенных на основе нулевых моделей. В данном случае так же использовалась наиболее консервативная фиксированная (FF) для строк и столбцов нулевая модель.

В данной публикации в качестве индексов при Nestedness-анализе используется NODF и C-Score. NODF (nestedness metric based on overlap and decreasing fill) – это одна из самых популярных мер, используемых в Nestedness-анализе (Podani, Schmera, 2012). Индекс NODF измеряется в диапазоне от 0 до 100. При значении индекса NODF, равном 100, вложенность и упорядоченность матрицы максимальна. Если значение равно нулю, то вложенности (nestedness) нет. Расчет индекса NODF может быть произведен отдельно как для строк и столбцов, так и для всей матрицы в целом (Morrison, 2013).

Для расчета индексов использовалось специализированное программное обеспечение «NODF. Version 2.0, от 03.09.2012» и Ecosim 7. Расчеты индексов, характеризующих распределение видов по местообитаниям, проводились раздельно для мало трансформированных местообитаний (собственные данные) и для агроландшафта. В последнем случае использовались данные о составе гнездящихся видов птиц В. А. Коровина (2004).

Индекс для идиосинкразических видов и сайтов также основывается на NODF. Кроме того, идиосинкразические виды проявляют широкую экологическую валентность и хорошую способность к расселению по сравнению с видами, формирующими вложенные сообщества (Sebastian-Gonzalez et al., 2010).

Группировка границ видовых диапазонов (Clumping), в свою очередь, тестируется только в случае положительного оборота видов. Группировка границ (clumping) может быть положительной, отрицательной или случайной. В случае положительной группировки границ распределение видов соответствует клементсовскому градиенту (Clementsian gradient), в случае отрицательной группировки границ – равномерному градиенту (Evenly spaced gradient), в случае случайной группировки – глисоновскому градиенту (Gleasonian gradient). В качестве меры, характеризующей распределение границ диапазонов (ranges), используется индекс Мориситы (Leibold, Mikkelson, 2002).

При анализе градиентов факторов среды использовались следующие переменные: площадь сайта; лесистость сайта; проективное покрытие сосны (1 ярус) в пределах сайта; проективное покрытие березы (1 ярус) в пределах сайта; проективное покрытие осины (1 ярус) в пределах сайта; число древесных пород первого яруса; рельеф местности; сельскохозяйственная нагрузка; рекреационная нагрузка; обводненность. Все выделенные переменные ранжировались от «0» – фактор отсутствует до «5» – фактор максимально выражен. При определении важнейших экологических градиентов использовался метод главных компонент. Для выделения главных компонент использовалась программа «Past».

Для оценки влияния расстояния между сайтами на видовой состав птиц вычислялся коэффициент корреляции между сходством видового состава птиц (индекс Чекановского – Съеренсена) двух сайтов и расстоянием между этими сайтами. Значения индексов сходства получены в результате попарного сравнения видового состава данного сайта со всеми остальными исследованными сайтами. Аналогичным образом проводилось попарное вычисление расстояния между данным сайтом и всеми остальными сайтами. Для расчета расстояний между сайтами использовались Яндекс.Карты.

Для проверки гипотезы о том, что отношения размеров тела видов, населяющих данный сайт, образуют определенный постоянный интервал, который позволяет снизить межвидовую конкуренцию, вычислялась разница длины тела. На первоначальном этапе проводится сортировка таблицы, содержащей сведения о видовом составе сайта и длине тела каждого вида (Gotelli, Ellison, 2002). Виды ранжируются по длине тела – от наименьшей до наибольшей в данном сайте. Затем вычисляется разница в длине тела двух соседних по размеру видов. Разница в длине тела двух видов для простоты называется авторами метода сегментом. Расчет длины сегмента повторяется для каждой пары видов. В дальнейшем вычислялась дисперсия длины сегмента как показатель постоянства в соотношениях размеров тела. Затем наблюдаемая дисперсия длины сегмента для каждого исследованного сайта сравнивалась с дисперсией, рассчитанной для 1000 сгенерированных случайных сообществ с помощью нулевой модели. Для расчетов использовалась программа Ecosim 7. Для матрицы, состоящей из n видов, Ecosim 7 использует наименьшие и наибольшие размеры тела в качестве границы интервала. Затем программа имитирует размещение

остальных n-2 видов внутри этого интервала для создания случайного распределения (Gotelli, Entsminger, 2001).

Минимальная разница в длине сегментов соответствует гипотезе Хатчинсона о том, что для сосуществования двух видов в одном сообществе необходима хотя бы минимальная разница между этими видами. В случае если виды разделены за счет такого критического минимума, то минимальная разница между размерами тела двух видов будет больше, чем предсказывает нулевая модель. Если же наблюдается сходство в размерах тела двух видов, вызванное экологическими ограничениями, то минимальная разница двух видов будет меньше случайной, полученной с помощью нулевых моделей.

Минимальная разница в размерах проверяет гипотезу о том, что существует критическое минимальное различие между видами, необходимое для сосуществования в пределах одного сайта. Дисперсия минимального различия размеров между видами (дисперсия длины сегмента) позволяет проверить гипотезу о том, что размеры видов равномерно распределены, даже если нет никакого минимального различия между размерами тела. Если же дисперсия близка к нулю, то наблюдается одинаковое различие между размерами видов в сообществе. Если же дисперсия велика, то часть видов очень сходна по размеру, а другая часть резко отличается от первой. Для сообществ, структурированных под действием межвидовой конкуренции, наблюдаемые значения дисперсии должны быть меньше, чем для рассчитанных с помощью нулевой модели, и статистически значимо отличаться от случайных (Wang et al., 2011).

Перечень видов приводится в соответствии с новейшей сводкой (Коблик и др., 2006). Сведения о средних размерах тела птиц (длина тела) взяты из сводок «Птицы Советского Союза» (1951–1954) с учетом подвидов. Базовые статистические расчеты (кластерный анализ, одновыборочный t-критерий, корреляция) там, где это не оговорено отдельно, проводились с помощью SPSS Statistics.

.

Результаты

Экологические сообщества являются результатом взаимодействия между местными и региональными процессами (Leibold et al., 2004). Относительная роль этих процессов – рассредоточение видов из регионального пула видов в соответствии с их экологическими нишами – зависит от местной обстановки и особенностей самих видов, составляющих метасообщество.

В пределах рассматриваемой территории выявлены два важнейших градиента, объясняющих 86.7 % дисперсии экологических условий. Первый экологический градиент связан с лесистостью и обводненностью территории (68.6 % дисперсии), второй (18.2 %) – с открытостью и рекреационной нагрузкой. Первая ось представляет собой переход от заболоченных сайтов к лесным через открытые и слабо залесенные сайты (рис. 4).

В период с 2000 по 2011 г. в пределах постоянных маршрутов и площадок автором зарегистрировано 140 гнездящихся и возможно гнездящихся видов птиц. В агроландшафте гнездится 30 видов (Коровин, 2004). Общее число видов, участвующих в анализе, 142. Наибольшее число видов зарегистрировано в лесолуговых сайтах (от 45 до 96 видов), несколько меньше в лесных сайтах (от 31 до 55) и в тростниково-осоковых зарослях по берегам озер (от 36 до 49 видов). Меньше всего видов населяет обширные луга, лишенные кустарниковой и древесной растительности (16), и рекультивированные отвалы в промзоне (17). Сообщества агроландшафта бедны видами (Коровин, 2004). По полям многолетних трав и пастбищам гнездится от 13 до 26 видов. На полях зерновых и пропашных культур, молодых залежах и пашнях число гнездящихся видов очень мало (от 2 до 11).

При рассмотрении обобщенных данных обо всех видах и сайтах, включая агроландшафт, и ординации матрицы за счет взаимного усреднения индекс EmbAbs не отличается от ожидаемого для нулевой модели (FF), что свидетельствует об отсутствии положительной когерентности в распределении видов по сайтам. В этом случае структура метасообщества соответствует случайному типу. При исключении агроландшафта из анализа распределение видов соответствует глисоновскому градиенту (табл. 2), для которого характерна плавная сменяемость видового состава вдоль градиента при беспорядочно собранных границах диапазонов (Species ranges). Для видов, гнездящихся только в агроландшафте, наиболее подходящим шаблоном будет «шахматная доска» (Checkerboard), т. к. эмпирический индекс EmbAbs статистически значимо превышает рассчитанный для нулевой модели. В зимнее время структура метасообщества (без агроландшафта) также соответствует случайному типу (Random), но это не означает, что сообщества собраны наугад. В подобных случаях случайная структура свидетельствует о том, что виды распределены по сайтам независимо друг от друга. При ординации матрицы за счет взаимного усреднения распределение видов отряда Passeriformes соответствует глисоновскому градиенту (Gleasonian gradient). Распределение видов остальных отрядов соответствует случайному.

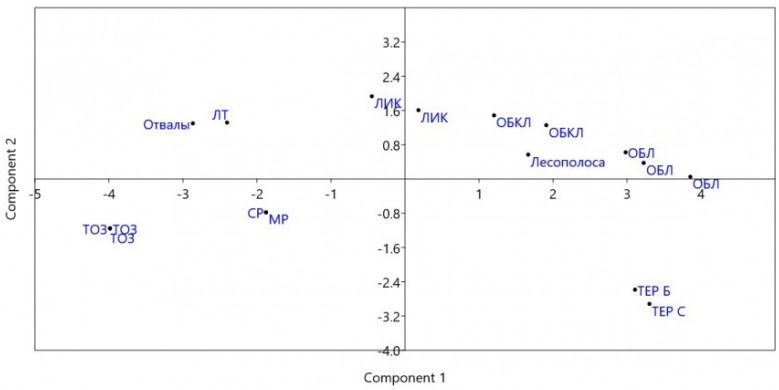


Рис. 4. Основные экологические градиенты в районе исследований. Сокращения: ТОЗ – тростниково-осоковые заросли по берегам озер; ЛТ – луг с тростником; СР и МР – пойменные заросли и пойменные луга по средним и малым рекам; ЛИК – луга с ивняками и мелкими колками; ОБКЛ – осиново-березовые перелески среди лугов; ОБЛ – мозаичные осиново-березовые леса междуречий; ТерС и ТерБ – террасные сосняки и террасные березняки по долинам средних рек. Ось «X» – Component 1; Ось «Y» – Component 2

Fig. 4. The main environmental gradients in the study area. Abbreviations: ТОЗ – reed-sedge thickets along the shores of

lakes; ЛТ – reed meadow; СР and МР – floodplain thickets and floodplain meadows along medium and small rivers; ЛИК - meadows with willow and small pegs; ОБКЛ – aspen-birch groves among the meadows; ОБЛ – mosaic base-birch woods of interfluves; ТерС and ТерБ – terraced pine forests and terraced birch forests in the valleys of middle rivers. Axis "X" – Component 1; Axis "Y" – Component 2

При ординации матрицы присутствия-отсутствия в соответствии с первой компонентой структура метасообщества хорошо соответствует клементсовскому градиенту (Clementsian gradient). К краям первой компоненты тяготеют относительно изолированные группы видов, населяющие, с одной стороны, заболоченные сайты, с другой – залесенные. На уровне отрядов распределение видов соответствует клементсовскому градиенту для Passeriformes. Глисоновский градиент (Gleasonian gradient) характерен для отряда Charadriiformes. Отряды Falconiformes и Piciformes демонстрируют квази-глиссоновское распределение (Quasi-Gleasonian gradient), а Anseriformes, Galliformes и Strigiformes – случайное. Вторая ось менее информативна. При ординации матрицы в соответствии со второй компонентой структура метасообщества также соответствует клементсовскому градиенту (Clementsian gradient).

Клементсовская структура метасообщества подчеркивает дискретность сообществ вдоль экологического градиента и вытеснение группой видов другие группы в пространстве. Кроме того, можно предполагать, что виды, входящие в дискретные сообщества, аналогичным образом реагируют на вариации экологических переменных или проявляют сходные исторические эффекты (Heino et al., 2016). Для изучаемого метасообщества с использованием байесовского подхода было выявлено три положительных статистически значимых ассоциации видов (Попов, 2016): 1) виды, связанные преимущественно с заболоченными участками (23.9 % от общего числа гнездящихся видов); 2) виды, связанные с древесной и кустарниковой растительностью (39.4 %); 3) виды, связанные с луговой растительность (4.9 %). Кроме того, 26.2 % видов распределены по сайтам независимо от других видов птиц. Еще 5.6 % образуют статистически значимые ассоциации только с одним видом.

Структура метасообщества зависит от доминирующего механизма, формирующего распределение видов вдоль экологического градиента, таким образом, специфичность среды обитания и отклики на абиотические компоненты очень важны (Willig, Presley, 2015) для определения видовых диапазонов (range). В этом случае структура метасообщества может быть связана с шириной экологической ниши местных видов, с положением видовых диапазонов относительно важнейшего экологического градиента и с совокупной шириной ниши всего таксона. Ранее отмечалось, что наличие в составе метасообщества большого числа видов с незначительной шириной ниши, относительно экологического градиента, за счет индивидуальных ответов видов может приводить к формированию положительного оборота видов и структур, соответствующих глисоновскому градиенту. Тогда как большое число видов с большой шириной ниши способствует незначительному обороту и формированию квази-глисоновских структур (Presley et al., 2010). Применительно к изучаемому метасообществу связь между шириной ниши и положением относительно градиента несколько сложнее. Так, например, отряд Passeriformes демонстрирует хорошо выраженный клеменсовский градиент. Для видов этого отряда ширина ниши составляет от 0.05 до 0.76 (доля заселяемых сайтов от общего числа исследованных сайтов). Медиана ширины ниши видов отряда Passeriformes вдвое больше, чем медиана для всех видов метасообщества. Совокупная ширина ниши Passeriformes охватывает весь градиент (первая компонента) – от заболоченных сайтов до сомкнутых лесов. Отряды Falconiformes и Piciformes демонстрируют квази-глисоновский градиент. Медиана ширины ниши для этих отрядов различается (критерий Краскала-Уолиса при $p = 0.05$): Piciformes, как правило, заселяют от 35 до 52 % сайтов (кроме Dendrocopos minor), тогда как Falconiformes заселяют от 6 до 35 % сайтов. Лишь *Buteo buteo* является эвритопным видом, заселяющим 47 % сайтов. Для Falconiformes совокупная ширина ниши охватывает весь градиент, тогда как Piciformes заселяют только сайты, имеющие древесную растительность.

Случайный тип структуры метасообщества отрядов Galliformes и Strigiformes, возможно, связан с узкой шириной ниши видов и небольшим перекрытием видовых диапазонов. Для отряда Anseriformes, также демонстрирующего случайную структуру, ожидалось, что распределение видов будет соответствовать вложенным подмножествам, но из-за большого количества встроенных отсутствий этого не наблюдается.

Сменяемость видового состава гнездящихся и возможно гнездящихся птиц, выявленная за счет взаимного усреднения, в целом соответствует основному экологическому градиенту в районе исследований. Корреляция между первой компонентой и осью, полученной за счет взаимного усреднения, составляет 0.912 (Спирмен) и 0.780 (Кендалл) при $p < 0.001$. Корреляция между второй компонентой и осью, полученной за счет взаимного усреднения, статистически не значима. Географическая широта также не оказывает влияние на сменяемость видового состава птиц в пределах метасообщества.

Положительная связь с лесистостью отмечена для 28 видов. Для 25 видов связь с лесистостью отрицательная. 62.2 % видов в своем распределении по сайтам статистически не связаны с лесистостью. Эти виды не предпочитают и не избегают лесистость. Положительная связь с лесистостью характерна для *Turdus iliacus, Streptopelia orienthalis, Parus major, Parus montanus, Dendrocopos major, Corvus corax, Tetrao urogallus, Cuculus saturatus, Strix uralensis, Oriolus oriolus* и некоторых других видов. Для 31 вида характерна положительная связь с числом видов деревьев в первом ярусе.

Обводненность – второе плечо первой компоненты – предпочитает 21 вид и избегают 14 видов. Рекреационная нагрузка сказывается на распределении 16.4 % видов, входящих в метасообщество. 30 видов птиц, гнездящихся в наименее измененных сайтах (без учета агроландшафта), демонстрируют положительную связь с небольшой сельскохозяйственной нагрузкой в пределах сайта.

Кроме реакции на градиенты среды сообщества могут быть структурированы за счет вложенности (Nestedness), связанной с селективной колонизацией или вымиранием, а также с вложенностью самих сайтов. При анализе оборота видов (Species turnover) как вдоль первой компоненты, так и при ординации матрицы за счет взаимного усреднения вложенные структуры, описанные для многих природных сообществ, не были отмечены. Специальный анализ (Nestedness analysis), при котором проводится сортировка матрицы для наилучшего выявления вложенных структур, также не выявил статистической значимости индекса NODF. Вложенность не была выявлена и на уровне отрядов и семейств. Возможно, отсутствие вложенных структур связано с отсутствием коротких и сильных градиентов, высокой мозаичностью, а также с отсутствием четко выраженных границ между сайтами.

Помимо экологических градиентов на распределение видов птиц могут оказывать влияние и пространственные процессы – расстояние между сайтами. В пределах исследуемого метасообщества и при данном масштабе исследований корреляция между близостью сайтов и сходством видового состава птиц статистически не значима. В условиях высоко мозаичных ландшафтов соседние сайты могут быть принципиально различными, что увеличивает несходство населения птиц. Можно предполагать, что роль неэкологических пространственных процессов будет

значительна в однообразной местности, например, в условиях обширного сплошного лесного массива или степи. В пределах же исследуемого региона, находящегося на границе тайги и лесостепи, мозаичность ландшафтов очень велика, и ведущее значение имеют процессы сортировки видов на основе экологической ниши и избирательности видов относительно факторов среды.

Распределение птиц по сайтам может быть связано и с межвидовыми отношениями. Для тестирования гипотезы о роли межвидовой конкуренции использовалось также и «таксономическое просеивание». В этом случае расчет индексов проводился только в пределах какого-либо отряда в данном сайте, а не всех видов вместе. Кроме того, проводился расчет дисперсии различий в размерах тела для всего регионального пула видов и раздельно для отрядов.

Полученные данные свидетельствуют о том, что для большинства сайтов дисперсия различий размеров тела птиц не отличается от случайной, рассчитанной с помощью нулевых моделей (табл. 3). Для всех изученных сайтов не подтверждается гипотеза о том, что сообщества могут быть структурированы за счет межвидовой конкуренции, приводящей к формированию определенных интервалов между размерами тела. Наличие определенных и постоянных интервалов между размерами тела были выявлены только в нескольких сайтах у видов отрядов Anseriformes, Galliformes, Charadriiformes и Passeriformes. Статистически значимые различия наблюдаемой и ожидаемой дисперсии для этих отрядов были выявлены только в пределах 1–2 сайтов. При исследовании размеров тела у видов, входящих в статистически значимые положительные ассоциации, различия наблюдаемой и ожидаемой дисперсии оказались также не значимыми.

Для 6 из 29 сайтов наблюдаемая дисперсия была выше случайной, рассчитанной с помощью нулевой модели. Для положительных ассоциаций видов, связанных с луговой и древесной растительностью, также выявлено превышение наблюдаемой дисперсии над случайной (см. табл. 3). В ассоциации видов, связанных с заболоченными стациями, дисперсия различий размеров тела видов не отличается от случайной. Агрегированность в размерах тела выявлена в отрядах Charadriiformes и Passeriformes. Можно предполагать, что среда действует как экологический фильтр, препятствующий вселению видов с иными размерами тела. На уровне регионального пула видов дисперсия различий размеров тела не отличается от случайной. Лишь для отрядов Passeriformes и Falconiformes выявлена агрегированность размеров тела.

В целом полученные результаты не позволяют говорить о том, что население гнездящихся и возможно гнездящихся видов птиц формируется под влиянием межвидовой конкуренции, для снижения которой экологически и генетически родственные виды имеют какие-либо минимальные различия в размерах тела.

Таблица 2. **Результаты исследований элементов структуры метасообщества птиц на границе тайги и лесостепи Зауралья. PZ(H0) – вероятность принятия нулевой гипотезы. Уровень значимости p ≤ 0.05. Жирным шрифтом выделены статистически значимые индексы**

Species	**Когерентность (*Coherence*)**				**Оборот видов (*Species turnover*)**				**Группировка границ (*Boundary clumping*)**		**Идеализированный образец (шаблон) метасообщества**
	Emb Abs	**PZ (H0)**	**M**	**SD**	**C-Score**	**PZ (H0)**	**M**	**SD**	**Morisita**	**PZ (H0)**	
Ординация за счет взаимного усреднения											
Все гнездящиеся виды района исследований	0.869	0.07	1.365	0.28	**0.031**	**0.00**	**0.03**	**0.00**	2.44	0.11	Случайное распределение
Все гнездящиеся виды без опубликованных данных по агроландшафту	**0.409**	**0.00**	**0.841**	**0.05**	**0.064**	**0.00**	**0.06**	**0.00**	1.56	0.34	Градиент Глисона
Виды, гнездящиеся только в агроландшафте (данные В. А. Коровина)	**0.472**	**0.02**	**0.345**	**0.05**	0.016	0.56	0.02	0.00	**2.34**	**0.02**	Шахматная доска
Зима (без агроландшафта, *только собственные данные*)	0.298	0.29	0.543	0.23	**0.021**	**0.004**	**0.02**	**0.00**	1.96	0.17	Случайное распределение
Ординация в соответствии с первой компонентой											
Все гнездящиеся виды *(только собственные данные)*	**0.532**	**0.00**	**0.916**	**0.03**	**0.064**	**0.00**	**0.06**	**0.00**	**1.89**	**0.00**	Градиент Клементса
Anseriformes *(только собственные данные)*	0.625	0.14	0.724	0.07	0.006	0.97	0.01	0.00	5.73	0.00	Случайное распределение
Falconiformes *(только собственные данные)*	**0.429**	**0.00**	**1.083**	**0.14**	0.027	0.83	0.03	0.001	1.34	0.89	Квази-клементсовский градиент

Galliformes *(только собственные данные)*	1.105	0.22	1.335	0.19	0.050	0.34	0.05	0.002	0.75	0.39	Случайное распределение
Charadriiformes *(только собственные данные)*	**0.798**	**0.00**	**1.117**	**0.11**	**0.036**	**0.00**	**0.03**	**0.00**	2.68	0.51	Градиент Глисона
Strigiformes *(только собственные данные)*	1.000	0.22	1.298	0.24	0.051	0.81	0.05	0.004	0.61	0.83	Случайное распределение
Falconiformes + Strigiformes *(только собственные данные)*	**0.600**	**0.00**	**1.143**	**0.12**	0.029	0.97	0.03	0.001	1.51	0.50	Квази-глисоновский градиент
Piciformes *(только собственные данные)*	**0.324**	**0.01**	**0.400**	**0.03**	0.021	0.72	0.02	0.001	1.89	0.23	Квази-глисоновский градиент
Passeriformes *(только собственные данные)*	**0.484**	**0.00**	**0.721**	**0.03**	**0.060**	**0.00**	**0.05**	**0.00**	**2.46**	**0.00**	Градиент Клементса
Ординация в соответствии со второй компонентой											
Все гнездящиеся виды *(только собственные данные)*	**1.016**	**0.00**	**1.165**	**0.04**	**0.064**	**0.00**	**0.06**	**0.00**	2.08	0.02	Градиент Клементса
Ординация север-юг											
Все гнездящиеся виды *(только собственные данные)*	1.081	0.99	1.080	0.03	**0.064**	**0.00**	**0.06**	**0.00**	**1.83**	**0.01**	Случайное распределение

Таблица 3

Метаанализ размеров тела птиц для модели перекрытия размеров тела (по аналогии с [23]) на границе тайги и лесостепи Зауралья. «Lower tail» и «Upper tail» – количество сайтов, для которых наблюдаемая дисперсия разницы между длиной тела была меньше или больше случайной, вычисленной с помощью нулевой модели. Число в скобках – это число сайтов, для которых различия в дисперсии статистически значимы ($p < 0.05$). Стандартизированный эффект размера (SES) = $(I_{obs} - I_{sim})/S_{sim}$, где I_{sim} – это средний показатель для нулевой модели, S_{sim} – стандартное отклонение, I_{obs} – наблюдаемый показатель для населения птиц в районе исследований. Для сообществ, структурированных за счет межвидовой конкуренции, рассчитанные индексы должны быть ниже, чем для нулевой модели, а паттерн метаанализа должен быть выше нуля. Одновыборочный ***t***-критерий был использован для проверки гипотезы о том, что SES для множества сообществ не отличается от нуля

Жирным шрифтом выделены группы видов, для которых выявлены статистически значимые различия между наблюдаемой дисперсией различий размеров тела и случайной. Расчеты проводились только для сайтов, содержащих не менее 3 видов. *P* – на уровне отдельных сайтов – уровень значимости при расчетах ***t***-критерия; на уровне регионального пула видов – уровень значимости при сравнении наблюдаемого индекса и среднего индекса, предсказанного с помощью нулевой модели FF

Группы видов	**Всего сайтов, исполь-зованных для анализа**	**Lower tail**	**Upper tail**	**Среднее значение наблю-даемого индекса**	**Среднее значение индекса для нулевых моделей**	**Дисперсия среднего значения индекса для нулевых моделей**	***t***	***P***
Отдельные сайты								
Все гнездящиеся и возможно гнездящиеся виды	29	13 (0)	16 (6)	0.0028	0.00303	0.0000218	2.647	0.013
Положительная ассоциация видов, связанная с заболоченными стациями	16	10 (0)	6 (0)	0.00664	0.00915	0.000124	-0.853	0.407
Положительная ассоциация видов, связанная с луговыми стациями	9	2 (0)	7 (6)	0.031859	0.010807	0.000138	3.470	0.008

Положительная ассоциация видов, связанных с древесной растительностью	14	3 (0)	11 (2)	0.00337	0.003036	0.00004	2.615	0.021
Podicipediformes	4	2 (0)	2 (0)	0.01218	0.00763	0.00005	0.623	0.577
Anseriformes	6	2 (1)	4 (0)	0.00357	0.00387	0.000007	-1.610	0.168
Galliformes	3	3 (2)	0 (0)	0.00033	0.0082	0.000057	-77.457	<0.001
Falconiformes	7	2 (0)	5 (0)	0.00345	0.00343	0.000016	1.759	0.129
Charadriiformes	11	2 (1)	9 (1)	0.00406	0.00511	0.000042	1.392	0.194
Strigiformes	1	1 (0)	0 (0)	0.0124	0.00514	0.00002	-	-
Piciformes	3	3 (0)	0 (0)	0.00921	0.01333	0.000123	-1.372	0.304
Passeriformes	24	10 (2)	14 (10)	0.014202	0.006126	0.000087	2.964	0.007
Sylviidaea	14	6 (0)	8 (1)	0.000729	0.000396	0.000000	1.525	0.151
Региональный пул видов								
Все гнездящиеся и возможно гнездящиеся виды вместе	-	-	-	0.00248	0.00181	0.00000	-	0.171
Podicipediformes	-	-	-	0.00291	0.00521	0.00002	-	0.352
Anseriformes	-	-	-	0.00627	0.00564	0.00001	-	0.323
Galliformes	-	-	-	0.00131	0.00343	0.00001	-	0.162
Falconiformes	**-**	**-**	**-**	**0.00106**	**0.00053**	**0.00000**	**-**	**0.043**
Charadriiformes	-	-	-	0.00106	0.00103	0.00000	-	0.378
Strigiformes	-	-	-	0.00630	0.00514	0.00001	-	0.315
Piciformes	-	-	-	0.00507	0.00976	0.00005	-	0.275
Passeriformes	**-**	**-**	**-**	**0.00065**	**0.00020**	**0.00000**	**-**	**0.002**

Заключение

Структура метасообщества птиц на границе тайги и лесостепи Зауралья, содержащего достаточно большое число видов с узкой экологической нишей, достоверно соответствует глисоновскому градиенту (для наименее измененных сайтов). При ординации метасообщества в соответствии с важнейшим экологическим градиентом структура метасообщества птиц соответствует клементсовскому градиенту. Процессы, приводящие к формированию вложенных подмножеств, не характерны. В пределах переходной зоны между тайгой и лесостепью, в связи с небольшой протяженностью района исследований, роль экологического структурирования метасообщества за счет локального изменения переменных среды, по сравнению с влиянием пространственной составляющей, преобладает. Существующий градиент север-юг статистически не связан с изменением видового состава сайтов. При ординации матрицы присутствия-отсутствия в направлении север-юг, что соответствует смене природных зон, когерентность отсутствует, а структура метасообщества соответствует случайному типу. Увеличение сходства между видовым составом сайтов при уменьшении расстояния между этими сайтами статистически не выявлено. Скорее всего, пространственная структура метасообщества формируется весной в результате ежегодной селективной колонизации за счет экологической фильтрации и сортировки видов, а процессы расселения, массовые эффекты и конкуренция, видимо, не существенны при ежегодном формировании метасообщества. В связи с высокой мозаичностью лесостепи в пределах одного сайта имеется множество локальных участков, подходящих для гнездования разных видов. В качестве предположения можно высказать гипотезу о том, что первые стадии формирования сообщества гнездящихся птиц в данный год происходят в послегнездовое время предыдущего года, когда у молодых особей, а у некоторых видов и у взрослых, происходит запечатление (импринтинг) района будущего гнездования. Но для проверки этой гипотезы нужны тщательные исследования послегнездовой жизни всех местных видов и сравнение послегнездового распределения данного года с распределением гнездящихся особей на следующий год. Наличие большого числа видов, распределение которых является независимым или случайным, может быть связано с невысокой численностью этих видов, находящихся весной в условиях свободного выбора мест гнездования. В противоположность этому виды с высокой численностью заселяют все пригодные участки.

Библиография

Горчаковский П. Л. Растительность // Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. С. 211–261.

Коблик Е. А., Редькин Я. А., Архипов В. Ю. Список птиц Российской Федерации . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 256 с.

Коровин В. А. Птицы в агроландшафтах Урала . Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2004. 504 с.

Орлова В. В. Западная Сибирь . Л.: Гидромет. изд-во, 1962. 360 с.

Попов С. В. Паттерны совместной встречаемости видов в сообществах птиц на границе тайги и лесостепи Зауралья // Вестник Удмуртского государственного университета. Сер.: Биология. Науки о Земле. 2016. Т. 31. Вып. 3. С. 83–97.

Птицы Советского Союза . Т. 1 / Под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова. М.: Сов. наука, 1951. 653 с.

Птицы Советского Союза . Т. 2 / Под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова. М.: Сов. наука, 1951. 485 с.

Птицы Советского Союза . Т. 3 / Под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова. М.: Сов. наука, 1951. 685 с.

Птицы Советского Союза . Т. 4 / Под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова. М.: Сов. наука, 1952. 647 с.

Птицы Советского Союза . Т. 5 / Под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова. М.: Сов. наука, 1954. 808 с.

Птицы Советского Союза . Т. 6 / Под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова. М.: Сов. наука. 1954. 796 с.

Bert D. G. A multiscale analysis of Nested Species subsets of forest Bird in agricultural Landscapes near Ottawa, Canada. A thesis submitted to the Faculty of Graduate Studies and Research in partial fulfillment of the requirements for the degree of Masters of Science Department of Biology Carleton University Ottawa. Ontario, 2001. 100 p.

Boecklen W. Nestedness, biogeographic theory, and the design of nature reserves // Oecologia. 1997. Vol. 112. P. 123–142.

Diamond J. M. Assembly of species communities // Ecology and evolution of communities. 1975. P. 342–444.

Gotelli N. J., Ellison A. M. Assembly rules for New England ant assemblages // Oikos. 2002. Vol. 99. P. 591–599.

Gotelli N. J., Entsminger G. L. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. 2001. URL: http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm.

Heino J., Soininen J., Alahuhta J., Lappalainen J., Virtanen R. Metacommunity ecology meets biogeography: effects of geographical region, spatial dynamics and environmental filtering on community structure in aquatic organisms // Oecologia. 2016. Vol. 183 (1). P. 121–137. DOI: 10.1007/s00442-016-3750-y.

Leibold M. A., Mikkelson G. M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure // Oikos. 2002. Vol. 97. P. 237–250.

Leibold M. A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J. M., Hoopes M. F., Holt R. D., Shurin J. B., Law R., Tilman D., Loreau M., Gonzalez A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology // Ecology Letters. 2004. Vol. 7. P. 601–613.

Matthews T. J., Sheard C., Cottee-Jones H. E. W., Bregman T. P., Tobias J. A., Whittaker R. J. Ecological traits reveal functional nestedness of bird communities in habitat islands: a global survey // Oikos. 2015. Vol. 124. № 7. P. 817–826.

Meynard C. N., Quinn J. F. Bird Metacommunities in temperature South American forest: vegetation structure, area and Climate effects // Ecology. 2008. Vol. 89 (4). P. 981–990.

Morrison L. W. Nestedness in insular floras: spatiotemporal variation and underlying mechanisms // Journal of Plant Ecology. 2013. Vol. 6 (6). P. 480–488.

Ozkan K., Svenning J.-C., Jeppesen E. Environmental species sorting dominates forest-bird community assembly across scales // Journal of Animal Ecology. 2013. Vol. 82 (1). P. 266–274. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2012.02019.x.

Patterson B. D., Atmar W. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos // Heaney L. R., Patterson B. D. (eds). Island biogeography of mammals. London, Academic Press, 1986. P. 65–82.

Podani J., Schmera D. A comparative evaluation of pairwise nestedness measures // Ecography. 2012. Vol. 35. P. 001–012.

Presley J. S., Higgins C. L., Lopez-Gonzalez C., Stevens R. D. Elements of metacommunity structure of Paraguayan bats: multiple gradients require analysis of multiple ordination axes // Oecologia. 2009. Vol. 160. P. 781–793. DOI: 10.1007/s00442-009-1341-x.

Presley S. J., Higgins C. L., Willig M. R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure // Oikos. 2010. Vol. 119. P. 908–917.

Royan A., Reynolds S. J., Hannah D. M., Prudhomme C., Noble D. G., Sadler J. P. Shared environmental responses drive co-occurrence patterns in river bird communities // Ecography. 2016. Vol. 39. P. 733–742.

Sebastián-González E., Botella F., Paracuellos M., Sanchez-Zapata J. A. Processes driving temporal dynamics in the nested pattern of water bird communities // Acta Oecologica. 2010. Vol. 36. P. 160–165.

Sybertz J., Reich M. Assessing Climate Change Induced Turnover in Bird Communities Using Climatically Analogous Regions // Diversity. 2015. Vol. 7. P. 36–59.

Ulrich W., Almeida-Neto M., Gotelli N. G. A consumer's guide to nestedness analysis // Oikos. 2009. Vol. 118. P. 3–17.

Ulrich W. Turnover - a FORTRAN program for analysis of species associations. Version 1.1. 2012. URL: www.umk.pl/~ulrichw. Turnover.

Vilmi A., Tolonen K. T., Karjalainen S. M., Heino J. Metacommunity structuring in a highly-connected aquatic system: effects of dispersal, abiotic environment and grazing pressure on microalgal guilds // Hydrobiologia. 2016. P. 1–16. DOI: 10.1007/s10750-016-3024-z.

Wang Y., Chen S., Ding P. Testing multiple assembly rule models in avian communities on islands of an inundated lake, Zhejiang Province, China // Journal of Biogeography. 2011. Vol. 38. P. 1330–1344.

Willig M. R., Presley S. J. Biodiversity and metacommunity structure of animals along altitudinal gradients in tropical montane forests // Journal of Tropical Ecology. 2015. P. 1–16. DOI: 10.1017/S0266467415000589.

Popov S. Elements of meta-community structure of birds on the border of South taiga and forest-steppe of Trans-Urals (Russia): the effect of the environment gradient, spatial processes and interspecific competition // Principy èkologii. 2018. № 4. P. 97–119. DOI: 10.15393/j1.art.2018.7662

ELEMENTS OF META-COMMUNITY STRUCTURE OF BIRDS ON THE BORDER OF SOUTH TAIGA AND FOREST-STEPPE OF TRANS-URALS (RUSSIA): THE EFFECT OF THE ENVIRONMENT GRADIENT, SPATIAL PROCESSES AND INTERSPECIFIC COMPETITION

POPOV Sergey

Laboratory of Environmental Studies (623418, Sverdlovsk region, Kamensk-Uralsky, Prokop), mail@ecology-lab.com

Keywords: meta-community, bird communities, spatial structure of bird population, Nestedness, Turnover, Co-occurrence

Reviewer:
A. Beljachenko

Received on:
11 July 2018
Published on:
24 December 2018

Summary: To identify the general principles of the assembly of natural communities is a fundamental issue of community ecology. To date, four paradigms have been formulated, within the framework of which the structure of meta-community and its providing factors are studied. Among the most important processes influencing the meta-community structure several processes are emphasized. These are random processes, those determined by the environment and those determined by biotic interactions. In the article we discuss the role of ecological gradients, non-environmental spatial processes and interspecific competition in the formation of bird communities on the border of taiga and steppe of Trans-Urals. From 2000 to 2011 we collected the information on the species composition of nesting birds of 17 sites. The meta-community structure was described using the element analysis method of the meta-community structure - EMS. To give accent to the main environmental gradients PCA method was used. To assess the impact of non-environmental spatial processes the correlation analysis of the similarity of the species composition of the sites and the distance between these sites was conducted. The role of competition was studied by comparing the variance of differences in body size of birds both within definite sites and within the regional species pool. For the statistical verification of a hypothesis the observed indices were compared with random ones calculated using the fixed null model (FF). The leading process of the formation of the structure of the birds' meta-community on the border of taiga and forest-steppe of Trans-Urals is species sorting along ecological gradients. The structure of the meta-community of birds in the studied area within the sites least modified by anthropogenic activity corresponds to the Gleason gradient. The Gleason meta-community structure correlates well with the main ecological gradient. Community nesting is not revealed. The hypothesis about the role of interspecific competition is not confirmed. Minimal differences in body size of birds were not revealed. For the orders of Passeriformes and Falconiformes body size aggregation is characteristic. The role of spatial processes in the formation of the bird population is not significant. The correlation between the similarity of the species composition and the distance between the sites is not significant.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
https://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
https://petrsu.ru

УДК 504.054:58.051::[582.282.17+582.284](470.22)

ХИМИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ В ПОЧВАХ, ГРУНТАХ И МАКРОМИЦЕТАХ ГОРОДСКОЙ ТЕРРИТОРИИ ПЕТРОЗАВОДСКА

РЫБАКОВ Дмитрий Сергеевич

к. г.-м. н., Федеральный исследовательский центр "Карельский научный центр Российской академии наук" (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), rybakovd@krc.karelia.ru

Ключевые слова:
химические элементы, токсичные элементы, остаточное (накопленное) промышленное загрязнение, Verpa bohemica, Leccinum scabrum, предельно допустимые количества (ПДК/ОДК), почвенный субстрат, индекс аккумуляции

Рецензент:
А. А. Околелова

Получена:
28 мая 2018 года
Подписана к печати:
24 декабря 2018 года

Аннотация. Изучено содержание и поведение 50 химических элементов в почвах, грунтах и плодовых телах Verpa bohemica (Krombh.) Schroet. и Leccinum scabrum (Bull.: Fr.) S. F. Gray из зоны остаточного (накопленного) промышленного загрязнения в центральной части Петрозаводска. Опасность загрязненных почв и грунтов оценена по превышению предельно допустимых количеств (ПДК, ОДК) химических элементов и суммарному показателю загрязнения (с учетом токсичности элементов), макромицетов как продуктов питания – по содержанию Pb, Cd, Zn и Cu путем сопоставления с установленными нормативами. Для L. scabrum построены ряды содержания химических элементов в шляпках и ножках по отношению к фону, условно определенному на контрольном участке, значительно удаленном от каких-либо промышленных центров, а также крупных авто- и железных дорог (Пряжинский район Республики Карелия). Показано, что содержание токсикантов за некоторым исключением в весенних грибах выше, чем в осенних. Относительно почвенного субстрата в V. bohemica установлена сильная аккумуляция P, а в L. scabrum – P и Rb. Средней степенью накопления характеризуются: Zn, Rb, Tl, Cu, Cd, Ag, Sc, Ni, Cs (V. bohemica), Cd, Ag, Tl, Zn, Cs, Sc, Ni, Cu (L. scabrum).

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Химическое загрязнение, результатом которого становится накопление токсикантов в окружающей среде и биоте, и возникающие вследствие этого различные проблемы сохраняют свою актуальность и продолжают интересовать исследователей. Особое место принадлежит изучению подлежащих реконструкции бывших промышленных зон, где опасное загрязнение формировалось в течение длительного времени.

В 1774 г. на берегу реки Лососинки в центральной части современного г. Петрозаводска было открыто промышленное производство, неоднократно менявшее направления деятельности на протяжении многих десятилетий. В XVIII–XIX веках здесь работал оружейно-литейный завод, после 1917 г. – металлургический, а с 1956 г. налажено производство лесозаготовительной техники (Сады и парки..., 2003). Производственная деятельность на заводской площадке полностью прекратилась к 2008 г., а в 2010-м

указанная территория официально утверждена как зона общественно-делового и культурного центра городского значения (зона реконструкции территории ОТЗ) (Правила землепользования..., 2010). На ней началось строительство жилых и торговых объектов, планируется создание зеленых зон, которые в комплексе образуют новый городской квартал.

В связи с этим цель нашего исследования заключалась в выявлении участков накопленного экологического ущерба в пределах городской территории, подверженной длительному промышленному загрязнению, включая определение содержания токсикантов в почвах, грунтах и представителях биоты.

Первый этап работ по изучению распределения загрязняющих химических элементов на территории бывшей промышленной площадки проведен в 2010 г. Частично его результаты отражены в монографии (Рыбаков и др., 2013). В частности, на промышленной площадке проведены исследования химических элементов из верхнего (не глубже 10 см) слоя почвенно-грунтовой толщи. Анализу подвергалась фракция размерностью < 0.1 мм, как наиболее экологически опасная и информативная в плане выявления максимального количества загрязняющих компонентов. Составлен ряд, в котором тяжелые металлы и металлоиды расположились по мере уменьшения коэффициента, рассчитанного как отношение среднего содержания i-го элемента в почвах и грунтах промышленной площадки к среднему содержанию этого же элемента в почвах г. Петрозаводска (без статистически аномальных «трехсигмовых» значений): $W_{53.3}Mo_{14.6}Pb_{9.71}Sb_{8.18}Cr_{4.84}Cu_{4.29}Sn_{4.04}Ni_{3.83}Zn_{3.65}Mn_{3.08}Co_{1.96}V_{1.92}As_{1.76}Cd_{0.41}$. В целом уровень загрязнения почв и насыпных грунтов на промышленной площадке характеризуется как высокий, а по превышению ПДК по Pb – как очень высокий. По максимальным и аномальным (трехсигмовым) значениям концентраций Zn, Cu, As, Cd, Ni, V некоторые обследованные участки также характеризуются очень высоким уровнем загрязнения.

Высокое содержание токсикантов в почвах и грунтах не может не сказаться на аккумуляции потенциально опасных элементов в обитающих на данной территории организмах, в том числе обнаруженных здесь в небольшом количестве и нами исследованных макромицетах.

Макромицеты известны своей способностью накапливать тяжелые металлы и металлоиды, в том числе при техногенном загрязнении (Radulescu et al., 2010; Горбунов и др., 2013; Schlecht, Säumel, 2015). Заметим, что некоторые специалисты (Щеглов, Цветнова, 2002) среди возможных причин массового отравления в ряде областей России в 1992–2000 гг. называют употребление съедобных грибов, загрязненных опасными элементами. Поэтому одним из условий возможного включения грибной продукции в рацион является ее экологическое качество (безопасность для здоровья людей).

Наряду с обсуждением преимуществ и условий потребления грибов как продуктов питания, все больше появляется данных о возможностях микоремедиации (Stamets, 2005). Высказывается идея о перспективности одновременного обезвреживания загрязнений и получения прямо на сельскохозяйственных и промышленных отходах пригодной (безопасной) для потребления грибной продукции (Kulshreshtha et al., 2014). Ее безопасность предположительно связывается с выбором тех видов съедобных грибов, которые обезвреживают отходы за счет вырабатываемых ферментов и при этом не аккумулируют токсиканты в плодовых телах. Ссылки на исследования способности различных видов и экологических групп с неодинаковой интенсивностью поглощать некоторые тяжелые металлы приводятся в работах (Kalač, Svoboda, 2000; Zhu et al., 2011; Исаева, 2014; Анищенко и др., 2016 и др.). Отмечаются различия и в накоплении токсикантов в шляпках и ножках плодовых тел макромицетов (Kalač, Svoboda, 2000; Исаева, 2014 и др.). По величине индекса аккумуляции (I_a), рассчитываемого как отношение содержания в грибах к содержанию в почве (Byrne, Ravnik, 1976; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989), элементы расположились в следующем порядке: Hg > Cd > Se > Cu > Zn > Br > As > Mn > V. При этом грибы, судя по обобщенным данным (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989), гораздо сильнее зеленых растений накапливают относительно почвы Se и Hg, сильнее – Cu, слабее – Cd, As, Mn, V и Br. Примерно на одном уровне в грибах, растениях и почвах (почвенном субстрате) концентрируется Zn.

Ниже на основе материала, собранного в зоне промышленного загрязнения на втором этапе исследований (2014 г.), дана повторная, расширенная и уточненная оценка уровня загрязнения почв и грунтов. При этом учтены степень токсичности химических элементов и

размерность изученных фракций. Кроме того, предварительно (на небольшом числе образцов) изучено содержание химических элементов в шляпочных грибах, ограниченно произрастающих на данной территории, оценена их опасность как продуктов питания, проведен сравнительный полиэлементный анализ частей плодовых тел *L. scabrum*, видов макромицетов, выполнено их сравнение с почвенным субстратом.

Материалы

Исследования проведены в 2014 г. в зоне накопленного промышленного загрязнения в центре г. Петрозаводска (бывшая площадка Онежского тракторного завода). На данной территории детально изучены химически измененные почвы и грунты, а также все обнаруженные представители высших грибов (виды *Verpa bohemica* (Krombh.) Schroet. и *Leccinum scabrum* (Bull.: Fr.) S. F. Gray).

Обследованные химически загрязненные почвы, согласно классификации М. Н. Строгановой и др. (1997), отнесены нами к индустриземам (Рыбаков, Кевлич, 2017), техногенные грунты – к конструктоземам. Почвы в основном песчаные и супесчаные. В то же время на газонах, где относительно развита корневая система растений, мицелий и сохраняется листовой опад (рис. 1), формируются черноземовидные почвы. Данное обстоятельство отмечалось для старонасыпных почв с высоким содержанием органического вещества (Федорец, Медведева, 2005).

Плодовые тела макромицетов отбирались дважды: весной – 20 мая (*V. bohemica*) и осенью – 25 сентября (*L. scabrum*) 2014 г. непосредственно на территории бывшего тракторного завода. Местообитание: газон с историческими посадками березы и кустарником (см. рис. 1). Общая площадь обследованного участка составила порядка 80 м^2.

Рис. 1. Общий вид участка местообитания грибов (слева), *V. bohemica* среди опада прошлогодней листвы (справа). Фото автора. 20.05.2014 г.
Fig. 1. General view of the habitats of fungi (left), *V. bohemica* among the litter of last year's foliage (right). Photos by the author. 05/20/2014

Виды грибов соответствуют описаниям из электронного справочника (Агееев, Бульонкова, 2017). В частности, у *V. bohemica* шляпка прирастает к ножке

только на самой верхушке, нижний край шляпки свободный (отличие от сморчков – настоящего и конического). Грибы зрелые, на что указывает полая ножка. Для *L. scabrum* характерна плоско-выпуклая шляпка, что отвечает зрелым экземплярам. Поверхность сухая темно-коричневая. Ножка цилиндрическая, расширяющаяся к основанию, серая или беловатая, покрыта серыми и черными чешуйками. Мякоть белая, при повреждении цвет почти не изменяет.

Для исследования использовались сборная проба *V. bohemica* и 4 экземпляра *L. scabrum*. Небольшой объем изъятого на участке материала и выявление лишь двух видов грибов, как нам представляется, в какой-то степени компенсируются редким нахождением макромицетов в зоне значительного промышленного загрязнения, безусловно,

сказывающегося на их элементном составе. В нашем случае других местообитаний на бывшей промышленной площадке обнаружить не удалось, несмотря на тщательное ее обследование.

В качестве контрольных (фоновых) проб проанализирован материал *L. scabrum*, отобранный осенью 2014 г. в условно чистой, свободной от выбросов стационарных и передвижных источников, зоне в Пряжинском районе Республики Карелия (юго-восточнее оз. Святозеро) и дополненный новыми образцами с этой же территории в сентябре 2018 г.

Оценка содержания химических элементов в почвенном субстрате на данном участке проводилась с использованием анализов проб, отобранных в 2010 и 2014 гг. (май и июнь соответственно). Закрытие завода в 2008 г. исключило возможность дальнейшего значительного аэрогенного загрязнения территории, в том числе от главного источника тяжелых металлов – литейного цеха, располагавшегося в 150 м от участка отбора образцов.

Методы

Для изучения почв и грунтов использовались следующие методы:
геохимическое опробование с учетом существующих рекомендаций (Национальный стандарт…, 2008);
подготовка валовых проб к аналитическим исследованиям;
определение содержания 50 химических элементов методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой (ICP-MS) на базе Института геологии КарНЦ РАН.

Геохимическое опробование проведено в июне – июле 2014 г. в 60 точках, распределенных по всей промышленной площадке на участках, свободных от оставшихся полуразрушенных корпусов завода и новой застройки, а также частично за пределами площадки в примыкающей зоне (50–60 м от бывших источников заводских выбросов). В целом применялась комбинация оценочного и регулярного отбора проб.

Пробы отбирались из верхнего (не глубже 10 см) слоя почвенно-грунтовой толщи. Предварительно место отбора при необходимости освобождалось от крупных камней, веток, остатков листвы и травы. Вес каждой отобранной пробы составлял около 500 г. В отборе проб принимали участие студенты III курса горно-геологического факультета Петрозаводского государственного университета, проходившие производственную практику.

Подготовка валовых проб к анализам проводилась в несколько этапов: 1) высушивание проб в комнатных условиях; 2) дополнительное их освобождение от постороннего материала (мелких камней, остатков растительности и т. п.); 3) ручное разделение на фракции крупности с использованием набора сит с ячейками размером: 1.0, 0.5, 0.25 и 0.1 мм; 4) измельчение (дробление, растирание).

Анализ методом *масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой* (ICP-MS) проведен в Институте геологии КарНЦ РАН по стандартной методике (Светов и др., 2015).

При обработке полученных геохимических данных методами математической статистики проверялась гипотеза о нормальности распределения концентраций химических элементов, рассчитывались дисперсии, стандартные отклонения и средние значения. Расчеты осуществлялись с помощью статистического пакета «Анализ данных» программы Microsoft Excel.

Модернизированный (Водяницкий, 2008) суммарный показатель загрязнения рассчитывался по формуле:

$$Z_{ст} = \sum_{i=1}^{n} K_{ст} - (n-1), \qquad (1)$$

где $K_{СТ} = K_С \bullet K_Т$ – коэффициент концентрации i-го элемента, превышающий единицу ($K_С$), учитывающий класс опасности токсиканта ($K_Т$). Для 1-го класса опасности $K_Т = 1.5$, для 2-го – 1, для 3-го – 0.5.

Образцы грибов тщательно очищались от частичек почвы, тонко нарезались, высушивались на воздухе и окончательно подвергались измельчению в кофемолке ножевого типа. Затем полученные пробы анализировались методом ICP-MS в Институте геологии КарНЦ РАН.

С помощью сравнения с действующими ПДК для Cd, Pb, Zn и Cu (Предельно допустимые…, 1986; Санитарно-эпидемиологические правила…, 2001) оценена опасность изученных грибов в случае их возможного употребления в пищу. При этом оценка дана с

учетом принятого содержания в исходном продукте (свежих грибах) порядка 90 % воды, в сухих грибах – 10 %. Hg в грибах не определялась из-за отсутствия необходимого оборудования.

С использованием всех проанализированных элементов проведено сравнение данных по загрязненным образцам с авторскими фоновыми определениями (для *L. scabrum*), выполнено сопоставление содержания элементов между шляпками и ножками *L. scabrum*, а также между видами макромицетов, рассчитаны значения индекса аккумуляции (I_a). Для графических построений применялся пакет «Анализ данных» программы Microsoft Excel.

Результаты

Уровни загрязнения почв и грунтов

Для расчета медианных значений и выяснения пределов содержания химических элементов в исходную выборку включены данные по 60 пробам почв и грунтов, включая 7 результатов, усредненных из двух анализов (основного и повторного). Результаты расчета для ряда элементов приведены в табл. 1.

Таблица 1. Медианное (x_{Me}), предельное (x_{min} , x_{max}) содержание элементов в верхнем слое почво-грунтовой толщи (по фракции < 0.1 мм), кларки по А. П. Виноградову (Справочник..., 1990), региональный фон ($x_{р.ф.}$) (Федорец и др., 2008), среднее содержание в почвах г. Петрозаводска ($x_{Петр.}$) (Рыбаков и др., 2013), классы опасности, ПДК и ОДК (Методические указания..., 1992; Гигиенические нормативы..., 2006, 2009), показатели вредности (Гигиеническая оценка..., 1999): измеряемые значения приводятся в мг/кг

Table 1. The median (x_{Me}), the limiting (x_{min}, x_{max}) content of elements in the upper layer of soils (by fraction < 0.1 mm), clarkes by A. P. Vinogradov (Handbook..., 1990), regional background ($x_{r.b.}$) (Fedorets et al., 2008), average content in the soils of Petrozavodsk ($x_{Pet.}$) (Rybakov et al., 2013), hazard classes, MPCs and TPCs (Guidelines..., 1992; Hygienic standards..., 2006, 2009), and indicators of harmfulness (Hygienic assessment..., 1999): the measured values are given in mg/kg

Параметр	Pb	Zn	As	Cd	Co	Ni	Cu	Mo	Cr	Sb	Mn	V	W	Sn
x_{Me}	390	494	8.92	1.14	21.3	120	207	27.1	277	6.25	2140	228	71.5	14.7
x_{min}	49.9	112	~1.97	0.45	8.14	31.2	72.7	1.26	36.1	1.14	774	~35.1	~0.89	3.00
x_{max}	23450	3020	32.0	5.63	83.4	1270	2320	198	2700	31.5	7200	13740	2490	244
Кларк	16	83	1.7	0.13	18	58	47	1.1	83	0.5	1000	90	1.3	2.5
$x_{р.ф}$	15	20	Не опр.	1.0	10	20	10	Не опр.	40	Не опр.	200	Не опр.		
$x_{Петр.}$	20.6	82.1	2	1.36	7.05	19.4	31.5	0.94	30.4	0.62	399.3	62.6	0.75	1.9
Класс опасности	1	1	1	1	2	2	2	2	1*	2	3	3	3	–
ПДК или ОДК	32	55	2	0.5	Не опр.	20	33	Не опр.	Не опр.	4.5	1500	150	Не опр.	Не опр.
$K_c = x_{Me}/x_{фон}$	26.0	24.7	4.46	1.14	2.13	5.71	5.99	28.9	6.92	10.1	10.7	3.65	95.4	7.74
Показатели вредности														
K_1	35		2							4.5	3500	170		
K_2	260		15							4.5	1500	350		
K_3	–		–							–	–	–		
K_4	32		10							50	1500	150		

Примечание. 1. * – по: Водяницкий, 2008. 2. $x_{фон} = x_{р.ф}$ или $x_{фон} = x_{Петр}$. 3. Показатели вредности: K_1 – транслокационный, K_2 – водный, K_3 – воздушный, K_4 – общесанитарный.

Note. 1. * – by: Vodyanitsky, 2008. 2. $x_b = x_{r.b}$ or $x_b = x_{Pet}$. 3. Indicators of harmfulness: K_1 – translocation, K_2 – migration in water, K_3 – migration in air, K_4 – general health and sanitary.

Проведено сопоставление рассчитанных медианного и максимального содержания элементов с их средним содержанием в земной коре – кларками по А. П. Виноградову (см. табл. 1). В случае медианных значений элементы разбиты на следующие группы (превышение кларка, раз):

более 1000 – Te_{1018}

от 100 до 10 – $Se_{67.1}W_{55.0}Mo_{24.7}Pb_{24.4}Sb_{12.5}Bi_{12.3}$

от 10 до 5 – $Cd_{8.79}Zn_{5.95}Sn_{5.88}As_{5.24}$

от 5 до 1 – $Hf_{4.72}Cu_{4.39}Cr_{3.33}Ag_{2.61}V_{2.54}Mn_{2.14}Ni_{2.07}Ti_{1.52}Ba_{1.23}Co_{1.19}Zr_{1.00}$

Медианное содержание остальных 28 элементов не превышает кларковых значений.

Список элементов, максимальное содержание которых превышает кларки более чем в 3 раза, выглядит следующим образом:

более 1000 – $Te_{2596}W_{1915}Bi_{1843}Pb_{1466}$

от 500 до 100 – $Se_{407}Mo_{180}V_{153}Ag_{114}$

от 100 до 50 – $Sn_{97.5}Sb_{62.9}$

от 50 до 10 – $Cu_{49.4}Cd_{43.3}Zn_{36.3}Cr_{32.6}Ni_{21.9}As_{18.8}Hf_{14.6}$

от 10 до 5 – $Mn_{7.20}Zr_{5.71}$

от 5 до 3 – $P_{4.72}Co_{4.63}Ba_{4.51}Ti_{3.90}$

Этот список практически повторяет предыдущий за исключением дополнения P в нижней группе и некоторых перемещений между группами.

Обращает на себя внимание значительное содержание в изученных почвах и грунтах Te (от 0.25 до 2.6 мг/кг). Максимальное содержание Te зафиксировано в пробе, в которой также определено наибольшее из всех содержание (мг/кг): Se (20.3), Zr (971) и Hf (14.6).

В табл. 1 приведены сведения о классах опасности, ПДК (ОДК), показателях вредности и фоновом содержании основных элементов-загрязнителей изучаемой территории. Для некоторых элементов фоновое содержание не выяснено, поэтому при расчетах по формуле (1) используется их содержание в почвах г. Петрозаводска (без учета статистически аномальных «трехсигмовых» значений)? близкое к кларку (см. табл. 1).

В табл. 2 показаны уровни загрязнения почв химическими элементами.

Таблица 2. Оценка степени химического загрязнения почвы (Санитарно-эпидемиологические требования..., 2003)

Table 2. Assessment of the degree of chemical soil contamination (Sanitary-epidemiological requirements..., 2003)

Категория загрязнения	Содержание в почве, мг/кг			Z_c почв
	1 класс	2 класс	3 класс	
Чистая	От фона до ПДК	От фона до ПДК	От фона до ПДК	–
Допустимая	От 2 фоновых значений до ПДК	От 2 фоновых значений до ПДК	От 2 фоновых значений до ПДК	< 16
Умеренно опасная			От ПДК до K_{max}	16–32
Опасная	От ПДК до K_{max}	От ПДК до K_{max}	> K_{max}	32–128
Чрезвычайно опасная	> K_{max}	> K_{max}		> 128

Примечание. K_{max} – максимальное значение допустимого уровня содержания элемента по одному из четырех показателей вредности.

Note. K_{max} – the maximum value of the permissible level of the element content for one of the four indicators of harmfulness.

Элементы, для которых действующими нормативами установлены валовые предельно или ориентировочно допустимые количества (ПДК / ОДК), формируют по превышению ПДК

(ОДК) в песчаных и супесчаных почвах с учетом фона или кларка следующие ряды (раз):
по медианному значению: $Pb_{11.7}Zn_{8.61}Cu_{5.96}Ni_{4.99}As_{3.61}Mn_{1.29}Sb_{1.28}V_{0.92}Cd_{0.29}$;
по максимальному значению: $Pb_{732}V_{91.0}Cu_{70.0}Ni_{62.4}Zn_{54.5}As_{15.1}Cd_{9.26}Sb_{6.88}Mn_{4.67}$.

В качестве фоновых значений принято медианное содержание Pb, Zn, Cu, Mn, Ni, Cd в почвах Карелии (см. табл. 1). Для остальных элементов расчеты сделаны с учетом кларкового содержания.

Наибольшая экологическая опасность связана с мельчайшими частицами пыли, которые могут при проведении строительных, погрузочных работ или разносе ветром попадать в органы дыхания рабочих и жителей города. В случае если эти частицы содержат токсичные вещества, их опасность возрастает. Кроме того, опасные элементы, сосредоточенные в пылеватых частицах, могут легче попадать в поверхностные и грунтовые воды, извлекаться растениями. В связи с этим с помощью представленных геохимических рядов и табл. 1 и 2 оценивается степень химической опасности фракции крупности < 0.1 мм изучаемых техногенно загрязненных почв и грунтов, содержащих такие частицы.

Анализ показывает, что по медианному содержанию Pb, превышающему K_{max} (260 мг/кг), загрязнение на большей части изученной территории относится к категории «чрезвычайно опасная», Zn, Cu, Ni, As, Sb – «опасная», Mn, – «умеренно опасная», V – «допустимая». Отмечено, что ПДК (ОДК) Pb, Zn, Cu и Ni превышены в 100 % точек отбора проб. Так, максимальное содержание Pb (23450 мг/кг), являющегося прежде всего отходом литейного производства, превышает ПДК для почв более чем в 730 раз, минимальное (49.9 мг/кг) – в 1.6 раза.

В пробах техногенного грунта, отобранных в местах ликвидированного полотна железной дороги в северной и центральной частях заводской территории, в значительных количествах присутствуют (превышение ОДК с учетом фона): Cu (от 16.7 до 70), Zn (от 15.8 до 54), Cd (от 3 до 9). На этих же участках повышено содержание (мг/кг): W (680–2490), Mo (27.7–170), Bi (0.21–0.35), Sb (6.86–31.5 или 1.4–6.9 ПДК).

В районе бывшей заводской котельной, ранее работавшей на мазуте, почвы сильно загрязнены V (от 8 до 91 ПДК с учетом кларка) и Ni (от 12 до 62 ОДК с учетом фона).

Статистически аномальное содержание Sn (203–284 мг/кг) и резко повышенные количества Zn (1760–2650 мг/кг или 32–48 ПДК) обнаружены за пределами производственной площадки, в заводском парке «Ямка» на противоположном берегу р. Лососинка. Содержание Pb в этих пробах достигает 890–1130 мг/кг (в 2010 г. в этой же точке зафиксированы сходные концентрации (мг/кг): Sn – 267, Zn – 1840, Pb – 1040).

Величина $Z_{ст}$ для медианного содержания элементов-загрязнителей, приведенных в табл. 1, учитываемых при ее расчете по формуле (1), составила 193.4 (Z_c = 220.5 – без учета степени токсичности элементов). Согласно табл. 2, по этому показателю загрязнение самой мелкой из изученных фракций почв и грунтов в целом соответствует категории «чрезвычайно опасная». При этом к данной категории загрязнения относится 75 % точек отбора проб, а к категории «опасная» – остальные 25 %.

Загрязнение относится к категории «чрезвычайно опасная» и по превышению ПДК такого элемента первого класса опасности, как Pb. Из 100 % 2/3 точек опробования соответствуют категории загрязнения Pb «чрезвычайно опасная». При этом 3.3 % определений в выборке не пересекаются с пробами категории «чрезвычайно опасная», выявленными по критерию $Z_{ст}$. Таким образом, не менее 78 % мест отбора проб по фракции < 0.1 мм следует отнести к категории загрязнения «чрезвычайно опасная», а остальные – к категории «опасная».

С более крупными фракциями, за редким исключением, связано меньшее содержание элементов-загрязнителей, в связи с чем по средним значениям, рассчитанным с учетом выбранного закона распределения, они попадают в категорию «опасная» (табл. 3).

Таблица 3. Расчет суммарного показателя загрязнения для средних значений содержания элементов (мг/кг) по фракциям крупности (мм)
Table 3. Calculation of the total pollution index for the average values of elements content (mg/kg) by particle size fractions (mm)

Элемент	x_{Me}, мг/кг				$x_{фон.}$, мг/кг	$K_{ст_i}$			
	1.0–0.5*	0.5–0.25	0.25–0.1	< 0.1		1.0–0.5	0.5–0.25	0.25–0.1	< 0.1

Pb	674.0	334.1	295.5	536.4	*15*	49.08	24.33	21.52	39.06
Zn	541.7	451.0	500.8	854.5	*20*	9.90	8.24	9.15	15.61
As	4.05	3.34	3.80	7.80	*2*	3.04	2.51	2.85	5.85
Cd	0.58	0.45	0.59	1.10	*1*	< 1	< 1	< 1	1.18
Co	13.9	9.89	12.2	20.8	*10*	1.96	1.39	1.72	2.93
Ni	52.8	43.4	51.0	90.6	*20*	2.72	2.24	2.63	4.67
Cu	146.8	83.9	89.7	156.2	*10*	4.66	2.66	2.85	4.96
Mo	7.60	4.86	8.46	20.49	*0.94*	8.09	5.17	9.00	21.80
Cr	105.6	71.8	99.9	214.7	*40*	5.21	3.54	4.93	10.59
Sb	2.44	1.79	2.29	4.53	*0.62*	3.94	2.89	3.69	7.31
Mn	1402.5	1006.6	1086.4	1754.3	*200*	1.76	1.26	1.36	2.20
V	104.3	77.5	111.4	204.2	*62.6*	< 1	< 1	< 1	1.63
W	14.2	12.7	20.4	58.5	*0.75*	9.47	8.47	13.60	39.00
Sn	70.4	49.0	41.1	69.1	*1.9*	18.53	12.89	10.82	18.18
$\boldsymbol{Z_{ст}}$						**107.3**	**64.6**	**73.1**	**162.0**

Примечание. 1. * – фракции крупности, мм. 2. Данные по средним значениям концентраций приведены для 8 образцов, из которых выделено по 4 фракции крупности. 3. За фоновые значения принят региональный фон или содержание элементов в почвах г. Петрозаводска (близкое к кларку) (см. примечание 2 в табл. 1).

Note. 1. * – particle size fractions, mm. 2. Data on average concentrations are given for 8 samples, each of which are separated into 4 particle size fractions. 3. A regional background or content of elements in the soils of Petrozavodsk (close to clark) is adopted as background values (see Note 2 in Table 1).

Отсутствие определений фонового содержания Te, Bi и Se, концентрации которых в загрязненных почвах и грунтах многократно превышают кларковые значения, не позволило рассчитать коэффициенты концентрации этих элементов. Соответственно, при определении суммарного показателя загрязнения они не использовались.

СанПиН 2.1.7.1287-03 [13] устанавливает правила по использованию почв в зависимости от категории их загрязнения (табл. 4).

Таблица 4. Рекомендации по использованию почв в зависимости от степени их загрязнения

Table 4. Recommendations on the use of soils depending on the extent of their contamination

Категория загрязнения почв	Рекомендации по использованию почв
Чистая	Использование без ограничений
Допустимая	Использование без ограничений, исключая объекты повышенного риска
Умеренно опасная	Использование в ходе строительных работ под отсыпки котлованов и выемок, на участках озеленения с подсыпкой слоя чистого грунта не менее 0.2 м
Опасная	Ограниченное использование под отсыпки выемок и котлованов с перекрытием слоем чистого грунта не менее 0.5 м. При наличии эпидемиологической опасности – использование после проведения дезинфекции (дезинвазии) по предписанию органов госсанэпидслужбы с последующим лабораторным контролем

Чрезвычайно опасная	Вывоз и утилизация на специализированных полигонах. При наличии эпидемиологической опасности – использование после проведения дезинфекции (дезинвазии) по предписанию органов госсанэпидслужбы с последующим лабораторным контролем

Таким образом, результаты исследований подтвердили наличие значительного остаточного (накопленного) загрязнения тяжелыми металлами и металлоидами почв и грунтов в центральной части г. Петрозаводска.

Накопление токсичных элементов в макромицетах

Нормируемые токсиканты. В табл. 5 представлено содержание основных (нормируемых) токсикантов в макромицетах, собранных в зоне загрязнения на площадке закрывшегося тракторного завода.

Таблица 5. Содержание тяжелых металлов в макромицетах и почвенном субстрате промышленно загрязненной территории, мг/кг воздушно-сухой массы
Table 5. The content of heavy metals in macromycetes and soil substrate of industrially contaminated territory, mg/kg of air-dry sample

Объект		Pb	Cd	Zn	Cu
L. scabrum (шляпка), n = 4	пределы	1.53–14.3	0.366–2.47	96.3–300.7	20.1–31.0
	медиана	9.42	0.606	149.8	23.2
L. scabrum (ножка), n = 4	пределы	1.04–4.18	0.146–0.981	65.0–119.2	7.07–16.7
	медиана	2.44	0.189	84.1	10.2
L. scabrum (шляпка), контроль		0.360	1.83	140.1	12.8
L. scabrum (ножка), контроль		0.397	0.607	86.7	8.04
V. bohemica (сборная проба)		2.38	0.315	341.5	92.0
Почва на загрязненном участке сбора грибов в 2010 г. (глубина 0–0.1 м)		92.7	0.304	168.4	66.2
То же (глубина 1 м)		705.0	0.432	257.3	559.3
Почва на загрязненном участке сбора грибов в 2014 г. (глубина 0–0.1 м)		117.8	1.15	392.6	181.1
ПДК в грибах		0.5	0.1	20	10

Примечание. ПДК приводится в пересчете на исходный продукт с учетом содержания сухих веществ в нем и в конечном продукте.
Note. MPCs are given in terms of the initial product, taking into account the content of dry substances in it and in the final product.

Из табл. 5 видно, что больше всего Pb и Cd накапливается в шляпках *L. scabrum*, Zn и Cu – в *V. bohemica*. Превышение ПДК (на сырую массу) отмечается в шляпках (Pb, Cd, Zn) и ножках (Cd) *L. scabrum* и в *V. bohemica* (Zn, Cu). Содержание Cd в шляпках контрольных образцов *L. scabrum* также превышает ПДК (1.16–3.34 мг/кг).

Сравнение с фоном. Содержание Pb, U, Bi, Y, ΣTR, W, Th, Ba, Cu, Ag и Ni в шляпках *L. scabrum* во всех случаях превышает фоновые значения (рис. 2). В ножках данного вида число таких элементов меньше: Pb, U, Bi, Ba и Ag (рис. 3). Для медианного содержания в условиях остаточного промышленного загрязнения элементы формируют следующие ряды превышений над фоном: Pb >> U > Bi > Y > ΣTR > W > Th > Ba > Cu > Ag > Sr > Ti > Ni > Zr > Nb > Sb = Zn (шляпки) и Pb > U > Bi > Ba > Ag > Th > W > ΣTR > Cu > Y > Ti > Tl (ножки). Кроме того, иногда к этим элементам могут добавляться: Tl, Cd, Li (шляпки), P, Cd, Zn, Hf, Zr, Ta (ножки) (см. рис 2, 3).

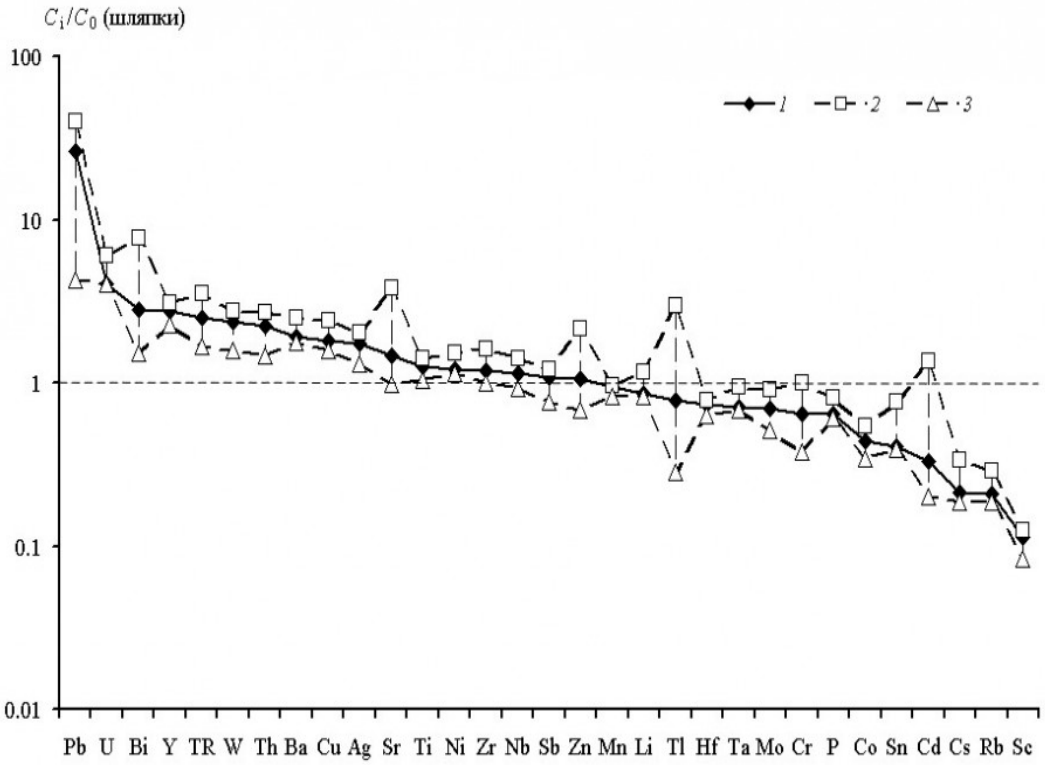


Рис. 2. Отношение содержания элементов на загрязненном участке промплощадки в шляпках *L. scabrum* (C_i) к фону (C_0): *1* – по медианному значению; *2* – по максимальному значению; *3* – по минимальному значению

Fig. 2. The ratio of the content of elements on the contaminated industrial site in the caps of *L. scabrum* (C_i) to the background (C_0): *1* – by the median value; *2* – by the maximum value; *3* – by the minimum value

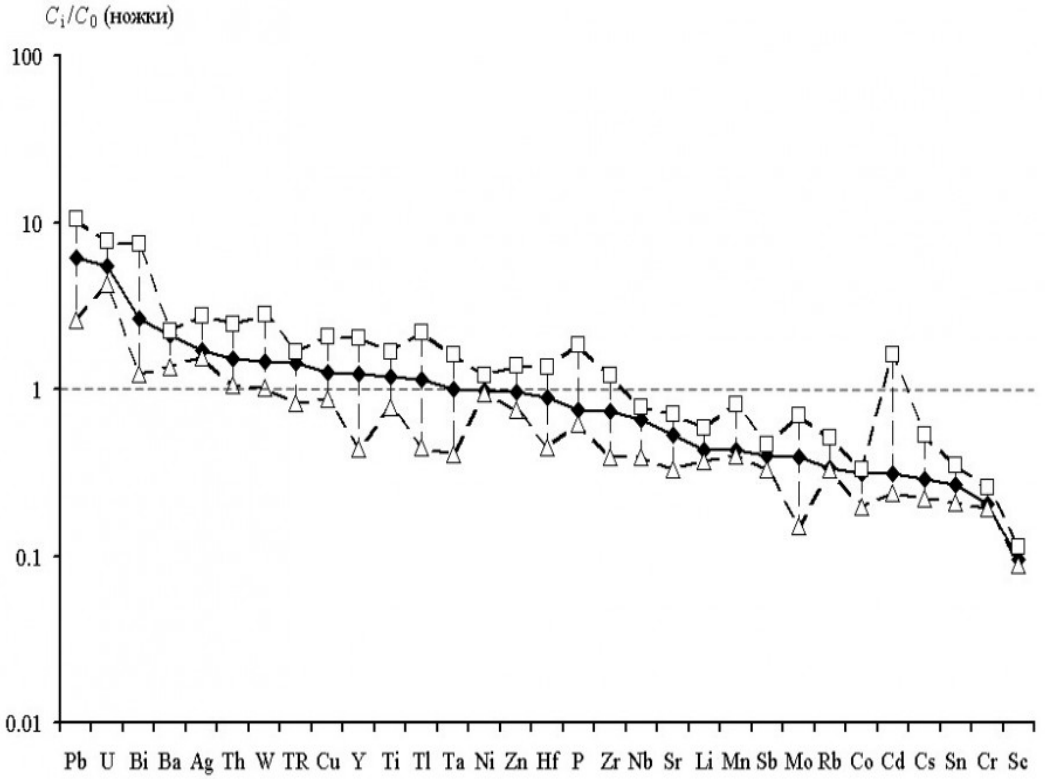


Рис. 3. Превышение содержания элементов на загрязненном участке (C_i) над фоном

(C_0) в ножках *L. scabrum*: обозначения см. на рис. 2

Fig. 3. The ratio of the content of elements on the contaminated industrial site in the stems of *L. scabrum* (C_i) to the background (C_0): for designations see Fig. 2

В L. scabrum фоновое содержание Sc, Rb, Cs, Sn, Co, Mo и Mn во всех случаях выше, чем в зоне загрязнения. Для Tl > Pb > Cd > Bi > Sr > Zn (в шляпках) и Cd > Bi > Tl > Y > Mo > Pb > Ta > Zr > Hf = P (в ножках) наблюдается наибольший разброс значений (наибольшая контрастность).

В контрольной зоне содержание Tl, Sb, Li, Nb, Sr, Zr, Bi, Y, Sn, Cr, Th, Mn, Pb, Ni, Co, Sc, ΣTR, U, W в шляпках *L. scabrum* не превышает их содержания в ножках ($C_{шл}/C_н \leq 1$), в зоне промышленного загрязнения – только Tl, U, Bi и Ta (рис. 4). За исключением перечисленных все остальные элементы в большей степени концентрируются в шляпках грибов. Как видно из рис. 4, большее число элементов активнее накапливается в шляпках, чем в ножках, на загрязненном участке по сравнению с фоновым. Здесь в качестве исключения можно назвать: Rb, Tl, Ta, U, Cs, Hf, P и Ba.

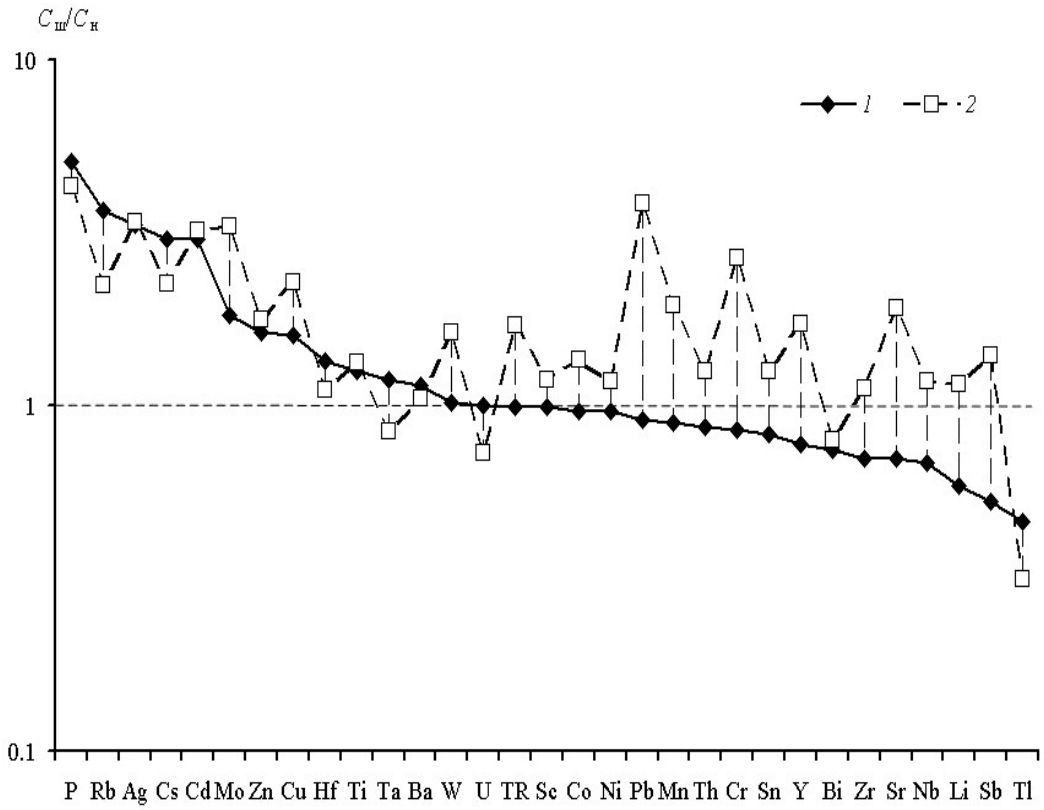


Рис. 4. Соотношение содержания элементов в шляпках и ножках *L. scabrum* ($C_{шл}/C_н$): *1* – контрольный участок; *2* – промплощадка (по медианным значениям)

Fig. 4. The ratio of the content of elements in the caps and stems *L. scabrum* (C_{cap}/C_{st}): *1* – control site; *2* – industrial site (by the median values)

Сравнение видов. Содержание большинства элементов, в том числе загрязнителей, выше в весенних грибах, чем в осенних (рис. 5). Исключение представляют Rb (во всех случаях), Cs, а из тяжелых металлов – Pb, Cd и Ag (больше половины проб *L. scabrum*), Bi, Tl, Sn и Ta (меньше половины проб *L. scabrum*).

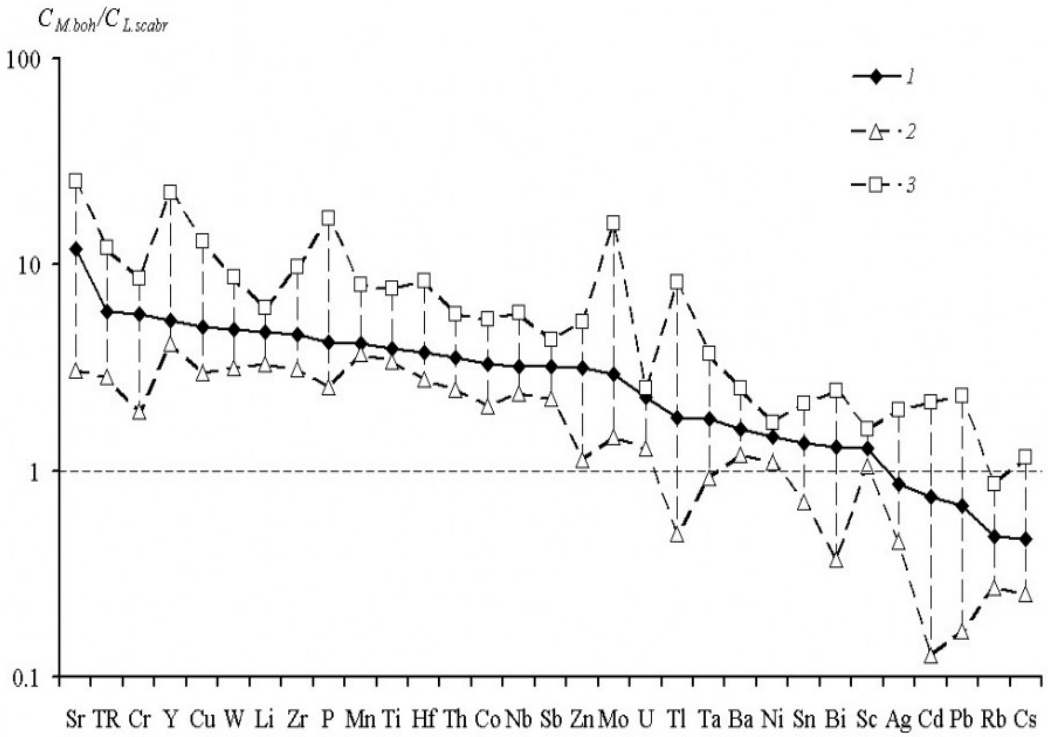


Рис. 5. Соотношение содержания элементов в сборной пробе *V. bohemica* ($C_{V.boh}$) и в *L. scabrum* ($C_{L.scabr}$) (n = 8): содержание в *L. scabrum*: *1* – медианное; *2* – максимальное; *3* – минимальное

Fig. 5. The ratio of the content of elements in the composite sample of *V. bohemica* ($C_{V.boh}$) and *L. scabrum* ($C_{L.scabr}$) (n = 8): the content in *L. scabrum 1* – median; 2 – maximum; *3* – minimum

Максимумы и минимумы содержания элементов в двух изученных на техногенно загрязненной территории видах макромицетов достаточно точно соответствуют друг другу (рис. 6): линейный коэффициент корреляции для выборки логнормально распределенных значений содержания 30 элементов + ∑TR равен 0.95 ($r_{крит}$ = 0.48; P = 99 %, f = 28).

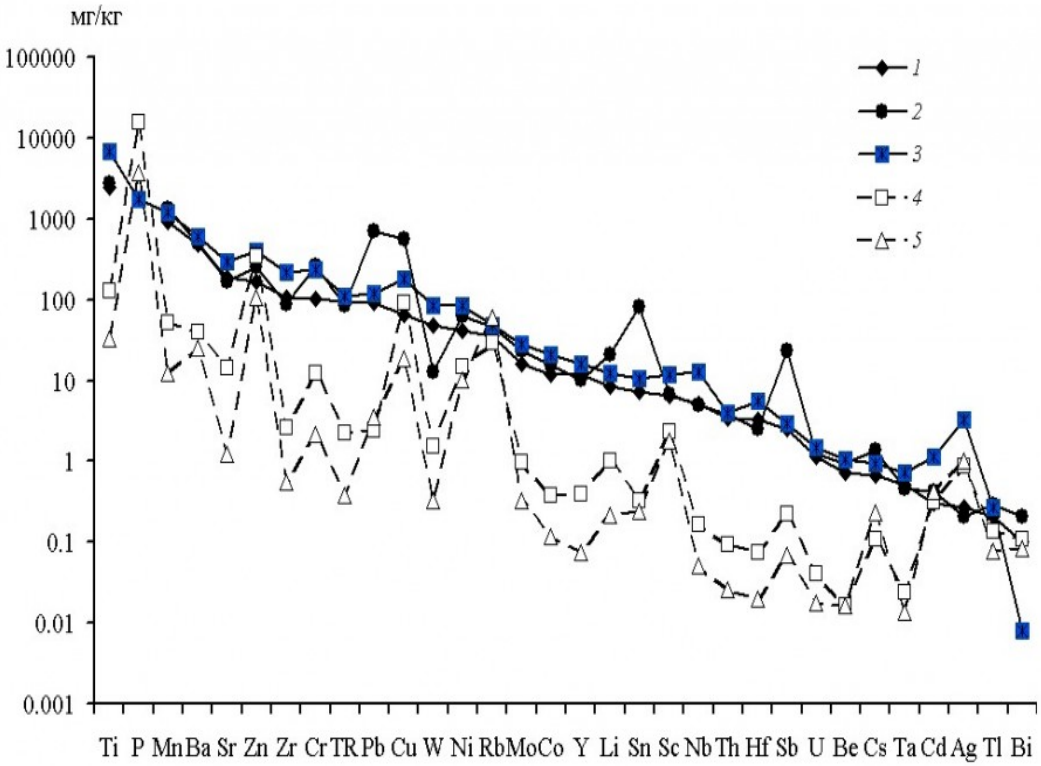


Рис. 6. Содержание элементов: *1–3* – в почве: *1* – на глубине 0–0.1 м; *2* – на глубине 1 м (2010 г.); *3* – на глубине 0–0.1 м (2014 г.); *4* – в сборной пробе *V. bohemica*; *5* – в *L. scabrum* (медианы, n = 8)

Fig. 6. The content of elements: *1–3* – in soils: *1* – at a depth of 0–0.1 m; *2* – at a depth of 1 m (2010); *3* – at a depth of 0–0.1 m (2014); *4* – in the composite sample of *V. bohemica*; *5* – in *L. scabrum* (medians, n = 8)

Отношение к содержанию в почве. В большинстве случаев содержание элементов в загрязненном почвенном субстрате выше, чем в грибах (см. рис. 6). Максимумы таких элементов-загрязнителей, как Pb, Cu, Zn, Cr, Ni, Sb, Cd, совпадают с часто резким ростом содержания соответствующих элементов в почве на глубине 1 м от поверхности. Вероятно, это можно объяснить выносом указанных токсикантов в верхние слои почвенно-грунтовой толщи корнями растений, что важно для *L. scabrum* (симбионт). В случае *V. bohemica* (сапрофит) может быть существенно перераспределение элементов за счет опада и отпада. Исключение представляет Sn, одной из техногенных форм нахождения которого в почвах является оксидная (Рыбаков, Кевлич, 2017). Также в оксидной форме в загрязненных почвах находится Pb, однако в адсорбированном виде его содержание по отношению к валовому содержанию в 1.5–2.5 раза выше, чем относительное содержание также адсорбированного частицами ППК Sn.

В качестве ориентировочных в почвенном субстрате для расчета значений индекса аккумуляции использовались определения содержания элементов в 2014 г. на уровне глубины почвенно-грунтовой толщи 0–0.1 м (см. рис. 6).

В случае *V. bohemica* значение индекса аккумуляции (I_a) > 1 зафиксировано только для P (9.06) (содержание Bi в почве ниже предела обнаружения и в расчет не принимается), в случае *L. scabrum* (по медианным значениям) – для P (2.14) и Rb (1.27). I_a колеблется в пределах от 1.0 до 0.1 у следующих элементов: Zn (0.870), Rb (0.612), Tl (0.511), Cu (0.508), Cd (0.275), Ag (0.267), Sc (0.194), Ni (0.173), Cs (0,113) (*V. bohemica*), Cd (0.368), Ag (0.309), Tl (0.281), Zn (0.274), Cs (0.242), Sc (0.152), Ni (0.119), Cu (0.102) (*L. scabrum*). В остальных случаях I_a < 0.1 (слабое накопление или – его отсутствие). Так, содержание Mn в грибах оказалось гораздо ниже ориентировочного содержания в почве: 12.4 мг/кг – в *L. scabrum* (медианное содержание, n = 8) и 51.5 мг/кг – в *V. bohemica* против 1187 мг/кг (I_a = 0.010 и 0.043 соответственно). Содержание V в *L. scabrum* во всех случаях было ниже чувствительности метода, а в *V. bohemica* составило 2.41 мг/кг против 176.1 мг/кг – в почвенном субстрате (I_a = 0.023). Такие элементы, как Zr, TR, Hf, W, Nb, Sr, Ti, Co, Y, Th, Cr,

практически не накапливаются в плодовых телах *L. scabrum* относительно почвы (I_a < 0.01).

Обсуждение

В ходе выполнения работы нами получены новые, уточненные данные о состоянии загрязнения бывшей заводской площадки, преобразуемой в городской квартал.

Геохимическим исследованием подтверждено наличие на данной территории значительного загрязнения почв и грунтов тяжелыми металлами и металлоидами. Указанное загрязнение по своему уровню в целом неравномерно распределено по поверхности площадки, хотя концентрация таких элементов, как Pb, Zn, Cu и As, оказалась выше ПДК (ОДК) во всех пробах.

В самой мелкой из изученных фракции крупности (< 0.1 мм) содержание элементов-загрязнителей в целом выше, чем в более крупных (от 0.1 до 1.0 мм). Исключение представляют Pb и Sn, концентраторами которых частично являются их кислородные соединения (Рыбаков, Кевлич, 2017).

Техногенно загрязненные почвы и грунты бывшей промышленной площадки по действующим нормативам соответствуют категориям загрязнения почв «чрезвычайно опасная» и «опасная». Для первой категории санитарные правила рекомендуют вывоз загрязненного грунта и утилизацию его на специализированных полигонах, для второй – ограниченное использование под отсыпки выемок и котлованов с перекрытием слоем чистого грунта не менее 0.5 м (за пределами жилых зон).

Отсутствие определений фоновых концентраций Te, Bi и Se, содержание которых в почвах и грунтах многократно превышает кларковые значения, не позволило рассчитать коэффициенты концентрации этих элементов. Соответственно, при определении суммарного показателя загрязнения они не использовались.

Отнесение техногенно загрязненных почв и грунтов к категориям загрязнения «чрезвычайно опасная» или «опасная» по санитарно-токсикологическим показателям будет зависеть от относительного количества присутствующей в них фракции крупности с размером частиц < 0.1 мм. Чем больше в грунте таких частиц, тем бóльшая опасность будет с ним связана.

Изучение микроэлементного состава макромицетов, ограниченно произрастающих только на одном участке в зоне остаточного промышленного загрязнения, показало их явную опасность в случае употребления в пищу. Опасность могут представлять как весенние, так и осенние виды шляпочных грибов. Основные токсиканты в них накапливаются в разных соотношениях: в *V. bohemica* устойчиво больше Cu и Zn, в то время как *L. scabrum* в целом сильнее аккумулирует Pb и Cd. Такое распределение может быть связано с изменением содержания в почвенном субстрате подвижных (доступных) форм элементов в сезонной динамике, при изменении влажности, температуры, в зависимости от микробиологической активности и образующихся продуктов разложения растительных остатков (Гукалов, 2015). В этой связи, в частности, особенностью 2014 г. является выпадение большего количества осадков в мае – 56.9 мм (до 20 мая – 44.6 мм) по сравнению с сентябрем – 29.5 мм (по данным метеостанции «Петрозаводск»: Специализированные массивы…, 2018). При этом почвы в районе г. Петрозаводска в мае прогревались хуже, чем в сентябре: суммы среднесуточных температур на глубине 20 см, по специализированным данным, составили 29.1 и 41.3 ºС соответственно, что является ориентировочным для наших исследований. Таким образом, сезонные изменения почвенных условий могут рассматриваться как дополнение к гипотезе о влиянии видовых различий, в том числе типа питания, на особенности накопления элементов в плодовых телах макромицетов (см. рис. 5).

Проведенное сравнение с фоновым содержанием выявило приоритетные элементы, поступающие из загрязненного почвенного субстрата в *L. scabrum* на территории бывшей промплощадки в г. Петрозаводске. В шляпки грибов в повышенных количествах поступают элементы, отнесенные нами к техногенным ассоциациям (Рыбаков, Веселкова, 2015): Pb, Bi, W, Ba, Cu, Ag, Ni, Sb и Zn, а также имеющие преимущественно природное происхождение: U, Y, TR, Th, Sr, Ti, Zr, Nb. В ножках эти группы более компактны: Pb, Bi, Ba, Ag, W, Cu и U, Th, Tr, Y, Ti, Tl соответственно. Содержание Cd в контрольных пробах *L. scabrum* достаточно велико (особенно в шляпке), поэтому загрязнение этим токсикантом в пределах импактной зоны подтверждается его максимальным содержанием и выше отмеченным превышением ПДК.

Относительно почвенного субстрата изученные виды макромицетов накапливают элементы, в том числе токсиканты, в разной степени, что отражается на величине индекса

аккумуляции. Так, в случае *V. bohemica* в пределах зоны промышленного загрязнения $I_a > 1$ определен только для P, а в случае *L. scabrum* (по медианному содержанию) – для Pb и Rb. Для остальных элементов, включая токсичные, $I_a < 1$. Расширенные ряды интенсивности накопления в макромицетах элементов-загрязнителей ($I_a > 0.1$) выглядят следующим образом: P >> Zn > Rb > Tl > Cu > Cd > Ag > Sc > Ni > Cs и т. д. (*V. bohemica*), P > Rb > Cd > Ag > Tl > Zn > Cs > Sc > Ni > Cu и т.д. (*L. scabrum*). Отсутствие в этих рядах Pb (I_a = 0.02–0.03) не свидетельствует тем не менее о незначительности его вредного влияния на биоту, причем совместного с другими токсичными элементами, накопленными на промышленно загрязненной территории.

Заключение

Почвы и грунты бывшей промышленной площадки, располагавшейся на берегу реки Лососинки в центральной части современного г. Петрозаводска, характеризуются высоким уровнем загрязнения тяжелыми металлами и металлоидами. Установлено, что основным источником загрязнения Pb, Zn, Cu, Ni, Sb, Sn и другими токсикантами являлось литейное производство, V и Ni – сжигание мазута в заводской котельной. Высокое содержание Cu, Zn, Cd, W, Mo, Bi и Sb обнаружено на участках ликвидированного железнодорожного полотна. Определно, что основная часть загрязнения связана с мелкими и тонкими фракциями почв и грунтов. В случае непринятия нормативно предусмотренных мер для обезвреживания токсикантов на данной территории сохраняется опасность для биоты, попадающей в зону воздействия.

Впервые изученные виды макромицетов из зоны накопленного загрязнения в центральной части г. Петрозаводска с разной интенсивностью концентрируют химические элементы, в том числе токсичные, по сравнению с фоновыми определениями (*L. scabrum*) и почвенным субстратом. В основном элементы-загрязнители (Pb, W, Bi, Cu, Zn, Sb и т. д.) накапливаются в грибах (особенно в шляпках), отобранных в зоне загрязнения, в бóльших количествах, чем на фоновой (контрольной) территории. Вместе с тем для некоторых тяжелых металлов, в том числе Sr, Co, Cr, Y, Sn, Mo, Ni и Mn, а также Cd, Tl и Mo, необходим более детальный анализ на фоновых участках для выявления источников (природных и техногенных, включая осаждения из трансграничных и межрегиональных переносов).

Несмотря на различия в количественном содержании большинства элементов в двух изученных видах макромицетов (*V. bohemica* и *L. scabrum*), их поступление в плодовые тела грибов в обоих случаях оказывается сходным по своему характеру, что показано на соответствующей диаграмме и подтверждено рассчитанным линейным коэффициентом корреляции (r = 0.95).

Возможное применение изученных видов макромицетов в зонах техногенного загрязнения для целей биоремедиации автоматически исключает их дальнейшее использование в качестве продуктов питания. Поэтому, помимо исследования грибов, тем более применительно к доступным для населения загрязненным участкам, необходим поиск и выявление видов растений, которые не используются в пищу, но хорошо растут и активно аккумулируют тяжелые металлы.

Библиография

Агеев Д. В., Бульонкова Т. М. Грибы Новосибирской области . URL: http://mycology.su (дата обращения: 21.10.2018).

Анищенко Л. Н., Ладнова Г. Г., Фролова Н. В. Особенности накопления тяжелых металлов плодовыми телами макромицетов в условиях сочетанного радиационно-химического загрязнения // В мире научных открытий. 2016. № 8 (80). С. 81–96.

Водяницкий Ю. Н. Тяжелые металлы и металлоиды в почвах . М.: Почв. ин-т им. В. В. Докучаева, 2008. 164 с.

Гигиенические нормативы ГН 2.1.7.2041-06 Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почве . Утв. постановлением Главного государственного санитарного врача РФ от 19.02.2006 г. № 1. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_58393/ (дата обращения: 19.05.2018).

Гигиенические нормативы ГН 2.1.7.2511-09 Ориентировочно допустимые концентрации (ОДК) химических веществ в почве . Утв. постановлением Главного государственного санитарного врача РФ от 18 мая 2009 г. № 32. М., 2009. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_88788/ (дата обращения: 27.07.2016).

Гигиеническая оценка качества почвы населенных мест: Методические указания. МУ 2.1.7.730-99 . Утв. Главным государственным санитарным врачом РФ от 07.02.1999 г. URL: http://www.consultant.ru/cons/cgi/online.cgi?req=doc&base=EXP&n=286662#04078424023304481 (дата обращения: 20.05.2018).

Горбунов А. В., Ляпунов С. М., Окина О. И. О накоплении тяжелых и токсичных металлов базидиальными грибами // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47. Вып. 1. С. 12–18.

Гукалов В. Н. Оценка состояния тяжелых металлов в черноземах южно-европейской группы степной почвенно-биоклиматической области в системе агроландшафта: Дис. … д-ра с.-х. наук . М., 2015. 357 с.

Исаева Л. Г. Содержание элементов в трутовых и съедобных грибах в условиях аэротехногенного загрязнения // Грибные сообщества лесных экосистем / Под ред. В. Г. Стороженко, А. В. Руоколайнен. Т. 4. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. С. 26–37.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях . М.: Мир, 1989. 439 с.

Методические указания по определению тяжелых металлов в почвах сельхозугодий и продукции растениеводства . Утв. Заместителем Министра сельского хозяйства РФ от 10.03.1992. URL: http://base.consultant.ru/cons/cgi/online.cgi?req=doc;base=EXP;n=417816;dst=100001 (дата обращения: 13.06.2016).

Национальный стандарт Российской Федерации ГОСТ Р 53123-2008 (ИСО 10381-5:2005) «Качество почв. Отбор проб. Часть 5. Руководство по изучению городских и промышленных участков на предмет загрязнения почвы» . URL: http://www.norm-load.ru/SNiP/Data1/56/56741/index.htm#i294740 (дата обращения: 20.06.2015).

Правила землепользования и застройки города Петрозаводска в границах территории Петрозаводского городского округа . Утв. Решением сессии Петрозаводского городского совета от 11.03.2010 № 26/38–771. URL: http://docs.cntd.ru/document/919330320 (дата обращения: 18.05.2018).

Предельно допустимые концентрации тяжелых металлов и мышьяка в продовольственном сырье и пищевых продуктах . Утв. Главным государственным санитарным врачом СССР 31.03.1986 г. № 4089-86. URL: http://www.consultant.ru/cons/cgi/online.cgi?req=doc&base=ESU&n=14079#0 (дата обращения: 19.05.2018).

Рыбаков Д. С. Геоэкология Карелии: геохимический подход к проблемам оценки риска . Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. 311 с.

Рыбаков Д. С., Веселкова С. А. Ассоциации химических элементов в загрязненных почвогрунтах бывшей промышленной площадки // Экологическая геология: теория, практика и региональные проблемы: Материалы четвертой Междунар. научно-практ. конф. Петрозаводск, 30 сент. – 2 окт. 2015 г. Воронеж: Научная книга, 2015. С. 191–194.

Рыбаков Д. С., Кевлич В. И. Микроэлементы техногенно загрязненных почв центральной части Петрозаводска // Почвоведение. 2017. № 6. С. 718–730. DOI: 10.7868/80032180X17060107.

Сады и парки в истории Петрозаводска / А. С. Лантратова, Е. Е. Ициксон, Е. Ф. Марковская, Н. В. Куспак. Петрозаводск: ПетроПресс, 2003. 160 с.

Санитарно-эпидемиологические правила и нормативы СанПиН 2.3.2.1078-01 «Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов» . Утв. Главным государственным санитарным врачом РФ 6 ноября 2001 г. URL: http://base.garant.ru/4178234/#block_161 (дата обращения: 13.01.2018).

Санитарно-эпидемиологические требования к качеству почвы. Санитарно-эпидемиологические правила и нормативы. СанПиН 2.1.7.1287-03 (с изменениями от 25 апреля 2007 г.) . Утв. постановлением Главного государственного санитарного врача РФ от 17.04.2003 г. № 53. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_42140/ (дата обращения: 20.05.2018).

Светов С. А., Степанова А. В., Чаженгина С. Ю., Светова Е. Н., Рыбникова З. П., Михайлова А. И., Парамонов А. С., Утицына В. Л., Эхова М. В., Колодей В. С. Прецизионный (ICP-MS, LA-ICP-MS) анализ состава горных пород и минералов: методика и оценка точности результатов на примере раннедокембрийских мафитовых комплексов // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 7. Сер. Геология докембрия. С. 54–73. DOI: 10.17076/geo140.

Специализированные массивы для климатических исследований / ВНИИГМИ-МЦД.

Обнинск. URL: http://aisori.meteo.ru/ClimateR (дата обращения: 03.02.2018).

Справочник по геохимии / Г.В. Войткевич, А. В. Кокин, А. Е. Мирошников, В. Г. Прохоров. М.: Недра, 1990. 480 с.

Строганова М. Н., Мягкова А. Д., Прокофьева Т. В. Городские почвы: генезис, классификация, функции // Почва. Город. Экология. М., 1997. С. 15–85.

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н., Солодовников А. Н., Морозов А. К. Почвы Карелии: геохимический атлас . М.: Наука, 2008. 47 с.

Федорец Н. Г., Медведева М. В. Эколого-микробиологическая оценка состояния почв города Петрозаводска . Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 96 с.

Щеглов А. И., Цветнова О. Б. Грибы – биоиндикаторы техногенного загрязнения // Природа. 2002. № 11. С. 39–46.

Byrne A. R., Ravnik V. Trace element concentrations in higher fungi // The Science of the Total Environment. 1976. Vol. 6. P. 65–78.

Kalač P., Svoboda L. A review of trace element concentrations in edible mushrooms // Food Chemistry. 2000. Vol. 69. No 3. P. 273–281.

Kulshreshtha S., Mathur N., Bhatnagar P. Mushroom as a product and their role in mycoremediation // AMB Express. 2014. Vol. 4. P. 29–36. DOI: 10.1186/s13568-014-0029-8.

Radulescu C., Stihi C., Busuioc G., Gheboianu A. I., Popescu I. V. Studies Concerning Heavy Metals Bioaccumulation of Wild Edible Mushrooms from Industrial Area by Using Spectrometric Techniques // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 2010. Vol. 84. P. 641–646. DOI: 10.1007/s00128-010-9976-1.

Schlecht M. T., Säumel I. Wild growing mushrooms for the Edible City? Cadmium and lead content in edible mushrooms harvested within the urban agglomeration of Berlin, Germany // Environmental Pollution. 2015. Vol. 204. P. 298–305. DOI: 10.1016/j.envpol.2015.05.018.

Stamets P. Mycelium Running: How Mushrooms Can Help Save the World. Berkeley: Ten Speed Press, 2005. 344 p.

Zhu F., Qu L., Fan W., Qiao M., Hao H., Wang X. Assessment of heavy metals in some wild edible mushrooms collected from Yunnan Province, China // Environ. Monit. Assess. 2011. Vol. 179. No 1–4. P. 191–199. DOI: 10.1007/s10661-010-1728-5.

Благодарности

Автор признателен чл.-корр. РАН, проф. А. Ф. Титову за помощь в написании настоящей статьи и ценные советы.

CHEMICAL ELEMENTS IN THE SOILS AND MACROMYCETES OF THE URBAN AREA OF PETROZAVODSK

RYBAKOV Dmitry Sergeevich

Ph.D., Federal Research Centre Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya st. , Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia, 185910), rybakovd@krc.karelia.ru

Keywords:
chemical elements, toxic elements, residual (accumulated) industrial pollution, Verpa bohemica, Leccinum scabrum, maximum permissible concentrations (MPCs), tentatively permissible concentrations (TPCs), soil substrate, accumulation index

Reviewer:
A. A. Okolelova

Received on:
28 May 2018
Published on:
24 December 2018

Summary: The contents and behavior of 50 chemical elements in the soils from the zone of residual (accumulated) industrial pollution in the central part of Petrozavodsk, as well as in the fungal fruits of Verpa bohemica (Krombh). Schroet. and Leccinum scabrum (Bull.: Fr.) S. F. Gray from the same territory were studied. The hazard of contaminated soil was estimated by the excess of the maximum permissible concentrations (MPCs) and tentatively permissible concentrations (TPCs) of chemical elements, as well as by total pollution index (taking into account the toxicity of the elements), and macromycetes as food products – by the contents of Pb, Cd, Zn and Cu relative to established standards. For the caps and stems of L. scabrum the rows of chemical elements content relative to background conditionally defined in a control area significantly remote from any industrial centers, large roads and railway lines (Pryazhinsky district of the Republic of Karelia) were built up. It was shown that the content of toxicants behind some exception is higher in spring mushrooms than in autumn ones. In V. bohemica the strong accumulation of P was established relative to the soil substrate and that of P and Rb – in L. scabrum. The average degree of accumulation was characteristic for Zn, Rb, Tl, Cu, Cd, Ag, Sc, Ni, Cs (V. bohemica), Cd, Ag, Tl, Zn, Cs, Sc, Ni, Cu (L. scabrum).

Седельникова Н. В., Равкин Ю. С., Цыбулин С. М., Чеснокова С. В. Территориальная неоднородность лихенобиоты Западной Сибири (в сравнении с другими сообществами) // Принципы экологии. 2018. № 4. С. 138–155. DOI: 10.15393/j1.art.2018.7982

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru https://petrsu.ru

УДК 582.29(571.1)+574.9

ТЕРРИТОРИАЛЬНАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ЛИХЕНОБИОТЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ (В СРАВНЕНИИ С ДРУГИМИ СООБЩЕСТВАМИ)

СЕДЕЛЬНИКОВА Нелля Васильевна	*д. б. н., Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101), sedelnikova-csbg@mail.ru*
РАВКИН Юрий Соломонович	*д. б. н., Институт систематики и экологии животных СО РАН Томский государственный университет (630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11), zm.nsc@yandex.ru*
ЦЫБУЛИН Сергей Михайлович	*д. б. н., Институт систематики и экологии животных СО РАН (630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11), tcsm_tomsk@mail.ru*
ЧЕСНОКОВА Светлана Витальевна	*к. б. н., Институт систематики и экологии животных СО РАН (630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11), tchsvet@mail.ru*

Ключевые слова: Западная Сибирь, кластерный анализ, лишайники, животные, растительность, экосистемы

Рецензент:
Н. В. Василевская

Получена:
30 мая 2018 года
Подписана к печати:
24 декабря 2018 года

Аннотация. Для Западной Сибири, включая ее горную часть, составлены классификации лишайников и лихенофильных грибов по сходству в распространении, а также по неоднородности их сообществ. Выявлено три надтипа распространения видов (Тундровый, Лесной и Степной) и восемь надтипов их сообществ. В первый из них вошли лихенобиоты высокогорных лугов, тундр, кустарников, во второй – редколесий, лесов (кроме степных), лугов и болот среди них (кроме лесных лугов и лесостепных болот). К третьему надтипу отнесены лихенобиоты горных лесных лугов; к четвертому – луговые степи и сосняки в их пределах; к пятому – вторичные мелкодерновинные степи; к шестому – преимущественно настоящие степи; к седьмому – лесостепные болота и к восьмому – галофитные сообщества. Основные тренды изменчивости лихенобиот коррелируют с зональной и высотной теплообеспеченностью, облесенностью, аридизацией, заболоченностью и засоленностью местности. Общая (множественная) оценка связи с выявленными факторами учитывает 75 % дисперсии матрицы коэффициентов сходства сообществ по 61 биотопу. Совместно с природными режимами (неразделимыми сочетаниями факторов) доля объясненной дисперсии матрицы сходства достигает 90 % (множественный коэффициент корреляции 0.95). По всей Западной Сибири сопоставлена неоднородность лихенобиоты и сообществ земноводных, пресмыкающихся, птиц и мелких млекопитающих. Аналогичное сравнение с дифференциацией экосистем по биомассе растений, гумусу почв, морт- и подземной фитомассе, со структурой населения наземных беспозвоночных и позвоночных, а также с общей классификацией экосистем по всем перечисленным признакам выполнено отдельно по Западно-Сибирской равнине, охватывающей 93 % всей площади Западной Сибири.
© Петрозаводский государственный университет

Введение

Выявление пространственно-типологической дифференциации различных биотических групп – одна из актуальных задач современной экологической биогеографии. Практическое использование полученной при этом информации лежит в сфере решения природоохранных проблем, а научно-познавательное значение состоит в детализации и конкретизации биогеографических представлений, в частности степени соответствия зонально-подзональных границ, интра- и экстразональных включений и территориальной неоднородности различных биотических групп, рассматриваемых по отдельности, а также экосистем в целом, сравниваемых на примере эталонных групп. Этим вопросам посвящена серия публикаций по территории Западно-Сибирской равнины, Алтайской и Кузнецко-Салаирской горных областей, упомянутых в библиографии к данной статье.

Объектом исследования считали статистические ансамбли с внешним ограничением (Сержантов, 1972). К ним отнесены группы (группировки) растений или животных, существующих на одной и той же территории и испытывающих одинаковый набор структурообразующих факторов среды и их неразделимых сочетаний – природно-антропогенных режимов. Из-за различий в толерантности к условиям среды указанных групп список факторов и режимов может существенно отличаться. Такой набор факторов и сочетаний выявлен для каждой группы отдельно с помощью кластерного и факторного анализа, а не задан априорно по сведениям, известным из предыдущих публикаций. Результатом процесса формирования территориальной неоднородности групп можно считать список таких факторов, минимизированный, но

достаточно полный по информативности, измеренной через учтенную классификацией групп дисперсию матрицы их сходства.

Такие группы (группировки) мы называем сообществами, в соответствии с их определением, где сообщество – «это совокупность совместно обитающих организмов разных видов, представляющая собой определенное экологическое единство (например, фитопланктон какого-либо озера, почвенные животные участка леса). Иногда, сообщество… трактуется как биоценоз. Выделяют также сообщество растений (фитоценоз) и… животных (зооценоз)… Сообщество является элементом экосистемы (или биогеоценоза)» (Биологический энциклопедический словарь, 1986). Аналогичные определения приводит Н. Ф. Реймерс (1980, 1990). При этом термины «сообщество», «биота», «население» и «ансамбль» мы считаем синонимами.

Современную изученность указанных связей для лишайников, с учетом статистической оценки, нельзя считать достаточной. Так, в монографии Н. В. Седельниковой (2017) такие оценки отсутствуют, хотя по животному населению и растительности, как отдельно, так и в целом по группам, по исследованной территории они имеются (Равкин и др., 2007, 2008, 2009; Пространственно-типологическая дифференциация…, 2011).

Поэтому цель исследований, результаты которых изложены в предлагаемой вниманию читателя статье, сводится к описанию пространственно-типологической организации сообществ, то есть зависимости их изменчивости от среды. Задачи включают выявление изменчивости сообществ на указанной территории и факторов среды, коррелирующих с ней, а также оценку силы и общности их связи, как отдельно по каждому фактору или режиму, так и расчета множественной информативности всей их совокупности. Статьи такой направленности следует считать эколого-биогеографическими и относить к глобальной экологии. Мы далеки от мысли пересматривать зональное деление Палеарктики. Наши исследования преследуют другую цель: сопоставить неоднородность сообществ различных «групп» растений и животных при использовании одинаковых подходов, формализованных методов и на одной и той же территории, а также оценить степень отличия выявленных нами границ с зональными, которые проведены на основе умозрительных представлений по облику растительности.

Материалы

Исследования проведены на основе данных по лишайникам и лихенофильным грибам по монографии Н. В. Седельниковой (2017). Они включают сведения о распределении 1903 видов лишайников и лихенофильных грибов, часть из которых представлена внутривидовыми таксонами. В общей сложности в расчеты включены 1942 формы, встреченные в 61 биотопе равнинной и горной частей Западной Сибири (Западная Сибирь, 1963). Поймы, агро- и селитебные ландшафты не обследованы, поэтому карта и выполненные классификации лихенобиоты составлены по аналогии с представлениями о «восстановленной» растительности, а пойменные сообщества «генерализованы» и входят в комплексы окружающих ландшафтов. Биотопы выделены по эдификаторным видам растений и соответствуют выделам карты «Растительность Западно-Сибирской равнины» (1976) с учетом рельефа, заболоченности и поемности.

Автором монографии на основании многолетних исследований экспертно выделено семь групп ценотической значимости видов (по встречаемости и степени преобладания): 1 – доминирующие; 2 – содоминирующие; 3 – постоянные; 4 – сопутствующие; 5 – редкие; 6 – отсутствующие; 7 – информация по которым отсутствует. Для выполнения расчетов этим группам присвоены условные баллы значимости в порядке, обратном их перечислению, – от 7 до 3, а последним двум группам – 0, поскольку в них входят виды, не обнаруженные при проведении работ в указанных биотопах вследствие очень низкой встречаемости. В 5 из 66 обследованных биотопов лишайники не обнаружены. Поскольку нет стопроцентной гарантии, что в таких выделах лишайников в принципе нет, эти биотопы объединены с близкими по

растительности, в которых встречен хотя бы один вид лишайников или лихенофильных грибов. Так, галофитные луга включены в группу галофитных сообществ, лесостепные верховые островные болота объединены с низинными той же подзоны, лесостепные луговые степи и остепненные луга – с луговыми степями в пределах степной зоны, а сухие настоящие – с остальными настоящими степями. Такое объединение призвано исключить из расчетов биотопы, где лишайники не встречены, поскольку наличие нулевых оценок встречаемости порождает при классификации полную неопределенность. Это обусловлено тем, что при нулевой оценке сходства варианты населения можно считать как полностью похожими, так и абсолютно непохожими. Дело в том, что бесконечно малая и бесконечно большая величина оценки, сопоставленная с нулевой, дает полную непохожесть коэффициентов сходства, хотя первая из них почти не отличается от нуля, а вторая – существенно иная. Именно это порождает в процессе классификации необъяснимые ситуации. Объединяя «нулевые» варианты с экологически близкими по условиям среды, можно избавиться от указанных противоречий, почти не теряя информации об отсутствии лишайников в подобных местообитаниях. После такого объединения расчеты проведены не по 66 исходным биотопам, а по 61.

Методы

Для сжатия (обобщения) информации о распределении лишайников и территориальной неоднородности их биоты, а также для выявления основных структурообразующих факторов среды в работе использованы нелинейные методы статистики и кластерный анализ. При описании структуры пространственно-типологической неоднородности биоты использован метод построения и анализа графов такой изменчивости. Структурные графы иллюстрируют смену вариантов биот по биотопам и позволяют выявлять основные тренды (длящиеся, а не только локальные изменения) по значимым связям между таксонами выполненных классификаций. Это способствует формированию более представительного набора структурообразующих факторов среды и природных режимов как неразделимых сочетаний таких факторов. Для оценки силы связи между неоднородностью лихенобиоты и коррелирующими с ней факторами среды применена линейная качественная аппроксимация матриц связи (один из методов регрессионного анализа; Равкин и др., 1978). Множественная оценка связи всех факторов и режимов с территориальной неоднородностью биоты позволяет судить о степени информативности излагаемых представлений и о скоррелированности факторов между собой. Графы представляют собой модификацию иерархической классификации с учетом не только внутригруппового сходства биотических сообществ, но и межгрупповой близости их. Выполненное для проверки шкалирование, в принципе, подтвердило правильность ориентации построенных графов в факторном пространстве. Факторы среды выявлены по результатам кластерного анализа. Например, если совокупность вариантов биоты разделена на три кластера, при этом в первый из них вошли лесные сообщества, во второй – территории, где облесенные участки чередуются с открытыми, а в третий – только открытые местообитания, можно утверждать, что неоднородность выборки совпадает с фактором облесенности. Ее можно представить в виде трех выделенных номинальных градаций: высокая, средняя и низкая облесенность. В дальнейшем эти экспертные градации могут быть использованы при оценке связи с этим фактором изменчивости сообществ.

Природные режимы также выявляют по результатам кластерного анализа, когда их образуют неразделимые сочетания факторов, например сообществ лесов северной тайги Западной Сибири или лесов средней тайги и южных подзон той же территории. Перечни таких режимов приведены на рисунках и в легенде карты. Все факторы и режимы оценены в номинальной шкале. Режимы, так же как и отдельно взятые факторы среды, используют для оценки силы и общности связи с помощью линейной качественной аппроксимации. Для оценки сходства видов лишайников по распространению использован коэффициент Жаккара – Наумова (для количественных

признаков) с предварительной нормировкой показателей. При классификации по этим коэффициентам учитывают только наибольшие значения в пересечении по распределению. Для расчета сходства биот применен коэффициент корреляции, в котором исключена процедура центрирования. Он, так же как коэффициент Жаккара и Жаккара – Наумова, не имеет отрицательных значений, но в отличие от них учитывает сходство по отсутствию видов в неблагоприятных биотопах, что в данном случае дает дополнительную информацию о неоднородности лихенобиоты.

При недостаточной агрегации сообществ и видов после первой процедуры классификации на исходных данных проводили повторную агрегацию на матрицах межгрупповой связи (средних значениях коэффициентов сходства сообществ, вошедших в значимо сходные группы). Результаты первого разбиения всей совокупности сообществ считали делением на типы биоты, группы, выделенные в процессе доразбивки типов, – подтипами, а после повторной агрегации – надтипами. В дальнейшем, в результате анализа составленной обзорной карты выделены типолого-хорологические полосы – территории с одинаковым «рисунком», со сходным цветом и сочетанием выделов, преобладающих по площади и «чуждых» включений, занимающих меньшую площадь. По видам лишайников и лихенофильных грибов, из-за существенно меньшей общности, результаты первого разбиения считали делением на подтипы распределения, повторной агрегации – типами. В надтипы они объединены по сходству растительности на занятой ими территории.

Большая часть методов и методологических подходов описаны ранее (Куперштох и др., 1976; Куперштох, Трофимов, 1976; Равкин и др., 1978; Миркин, 1980; Равкин, Ливанов, 2008). В этих публикациях указаны разработчики использованного программного обеспечения и приведены ссылки на соответствующие работы.

Результаты

Классификация видов лишайников и лихенофильных грибов по сходству распределения

Автоматическая классификация видов по исходным данным показала возможность их группировки в 38 кластеров. При повторной агрегации они объединены в 14 групп, принятых в качестве типов распространения (рис. 1). Результаты территориального анализа этих групп по сходству биотопов, общих для отнесенных к одному типу видов, дали основание для выделения трех надтипов распространения лишайников: Тундрового, Степного и Лесного. Такое классификационное представление учитывает 36 % дисперсии матрицы сходства по 1942 формам лишайников. Еще информативнее деление на типы и надтипы с учетом межгруппового сходства – 49 % (множественный коэффициент корреляции – 0.70). В названиях надтипов распространения отражены характеристики преобладающих по значимости биотопов, где вошедшие в типовые группы виды совместно встречаются наиболее часто, судя по вкладу в коэффициент внутригруппового сходства. Следует отметить, что Степной и Лесной надтипы распространения через краевые группы значимо сходны между собой, в то время как Тундровый имеет с ними лишь запороговое сходство. Кроме того, в этот надтип распространения входят виды, слабо (хотя и максимально) сходные по их встречаемости в равнинных моховых тундрах, лесотундровых травяных ивняках и ольховниках, а также в арктических болотах (типы 1.4–1.6). В Лесной надтип включены виды, пересекающиеся в распространении в лесостепных сосняках и их производных – березово-сосновых и мелколиственных лесах (тип 3.4). Эти виды имеют лишь слабое запороговое сходство с группой видов горных лесов. Все степные типы распространения значимо связаны между собой, хотя и включают лишайники тундростепей.

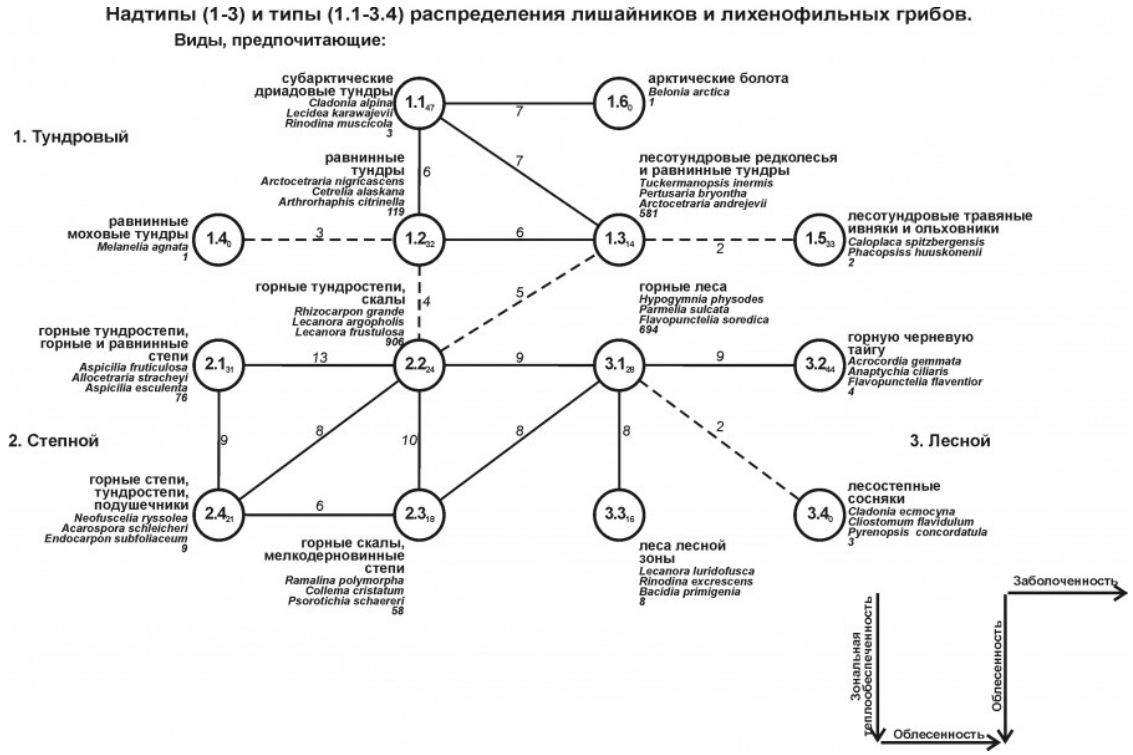


Рис. 1. Структура неоднородности в распределении лишайников и лихенофильных грибов Западной Сибири. Состав биотопов и первые три вида с наибольшей суммарной ценотической значимостью приведены рядом с номерами таксонов классификации. После перечисления лидеров указано общее число видов, отнесенных к данному типу распределения. При равной сумме показателей ценотической значимости по каждому виду в отдельности они перечислены в алфавитном порядке, сначала по названиям родов, а затем – видов. На рис. 1–3 сплошной чертой показаны сверхпороговые связи, прерывистой – максимальные при отсутствии значимых, пунктиром – вспомогательные. Рядом со связями приведены значения межгруппового сходства. Порог значимости соответствует наименьшей для каждого графа величине сверхпороговой связи. Индексом у номера таксона показано среднее внутригрупповое сходство. Стрелками обозначено направление увеличения влияния факторов среды, выявленных по графу

Fig. 1. Structure of heterogeneity in the lichen and lichenophilic fungi distribution of Western Siberia. The composition of biotopes and the first three species with the greatest total cenotic significance are listed next to the classification taxa numbers. After the leaders, the total number of species assigned to a given type of distribution is indicated. With an equal amount of cenotic significance indicators for each species individually, they are listed in alphabetical order, first by the names of the genera, and then by the species. In Fig. 1–3 a solid line shows superthreshold connections, intermittent – maximum ones in the absence of significant ones, dashed – auxiliary ones. Next to the links the values of intergroup similarity are presented. The threshold of significance corresponds to the smallest value of the threshold connection for each graph. The index of the taxon number shows the average intragroup similarity. Arrows indicate the direction of increasing the influence of environmental factors identified by the graph.e

Наиболее представительным по числу объединяемых видов следует считать Степной надтип распространения (всего 1049 форм; по отдельным типам – от 9 до 694). Менее представителен по этому показателю Лесной надтип (709; 3–694), и последнее место занимает Тундровый надтип (192; 1–119). Среди типов распространения наиболее представительна группа 2.2. К ней отнесены 906 форм, пересекающихся между собой по распределению в горных тундростепях и на скалах. На втором месте стоит тип лишайников горных лесов (694 вида), на третьем – виды равнинных тундр и лесотундровых редколесий (581). На четвертом месте – лишайники

равнинных тундр (119). По остальным надтипам представленность в типовых группировках колеблется в пределах от одной до 76 форм.

Таким образом, можно утверждать, что в список основных факторов среды, коррелирующих с распространением лишайников на территориях со значимым пересечением по их встречаемости, входят тип растительности, зональная теплообеспеченность, рельеф и частично заболоченность.

Структура пространственно-типологической изменчивости лихенобиот

Первичная классификация 61 варианта лихенобиот показала целесообразность выделения 17 типов сообществ, объединенных в результате последующей агрегации в 8 надтипов (рис. 2). В первый надтип включены комплексы нивально-субнивальных и альпийско-субальпийских лугов, во второй – тундр, кустарников, редколесий, лесов (исключая степные сосняки) и болот (кроме лесостепных и степных). В третий надтип вошли сообщества лесных горных лугов, а в последующие – с четвертого по шестой – различные варианты степной биоты. При этом не исключено, что лихенобиота вторичных мелкодерновинных степей, образующих отдельный (пятый) надтип, вероятно, относится к четвертому надтипу, а выделение ее в отдельный таксон такого высокого ранга – случайно. По суммарной фитоценотической значимости и числу отмеченных видов наиболее богат второй (Тундрово-лесной) надтип биоты, на втором месте – шестой биотический надтип. Менее богаты надтипы 4, 1 и 3, т. е. сообщества лугов и луговых степей (последние – с включением степных сосняков).

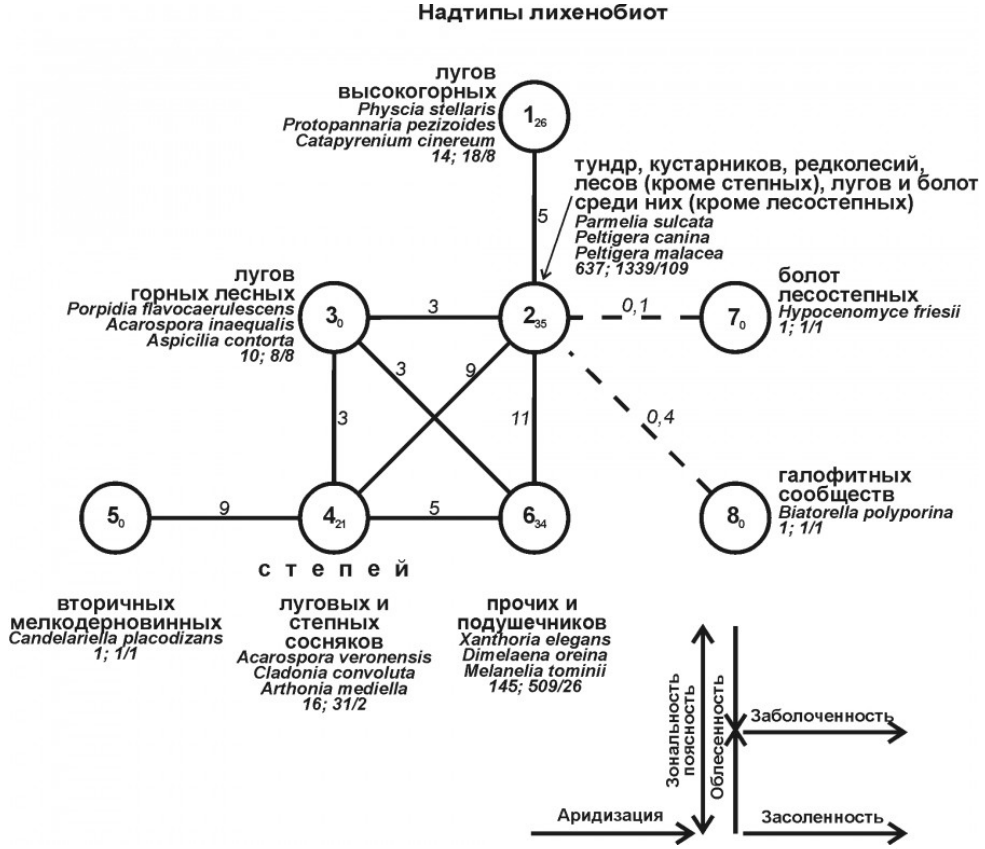


Рис. 2. Структура территориальной неоднородности лихенобиоты Западной Сибири на уровне надтипа. Рядом с номерами надтипов приведены названия занимаемых ими биотопов. Три лидирующих по ценотической значимости вида и суммарное по группе значение ее, а также общее число встреченных видов и через косую черту – фоновых. Фоновыми считали виды, ценотическая значимость которых в среднем по таксону классификации равна или больше единицы. Остальные условные обозначения как на рис. 1

Fig. 2. Structure of the lichenobiotic territorial heterogeneity of Western Siberia at the level of the supra-type. The names of biotopes occupied by supra-types are given next to the numbers of supra-types, Three species with the leading cenotic significance of the species, the total value of the species in the group and the total number of species encountered, and

after slash - background ones. Background species were considered those with the cenotic significance, on average, equal to or greater than one in the taxon of classification. The remaining symbols as in Fig. 1

Территориальная изменчивость лихенобиоты в основном совпадает с трендами по зональности в сочетании с поясностью, а также с облесенностью, заболоченностью и засоленностью. Деление на типы сообществ и их характеристики приведены на рис. 3. Пространственные тренды по типам лихенобиоты те же, что и по надтипам.

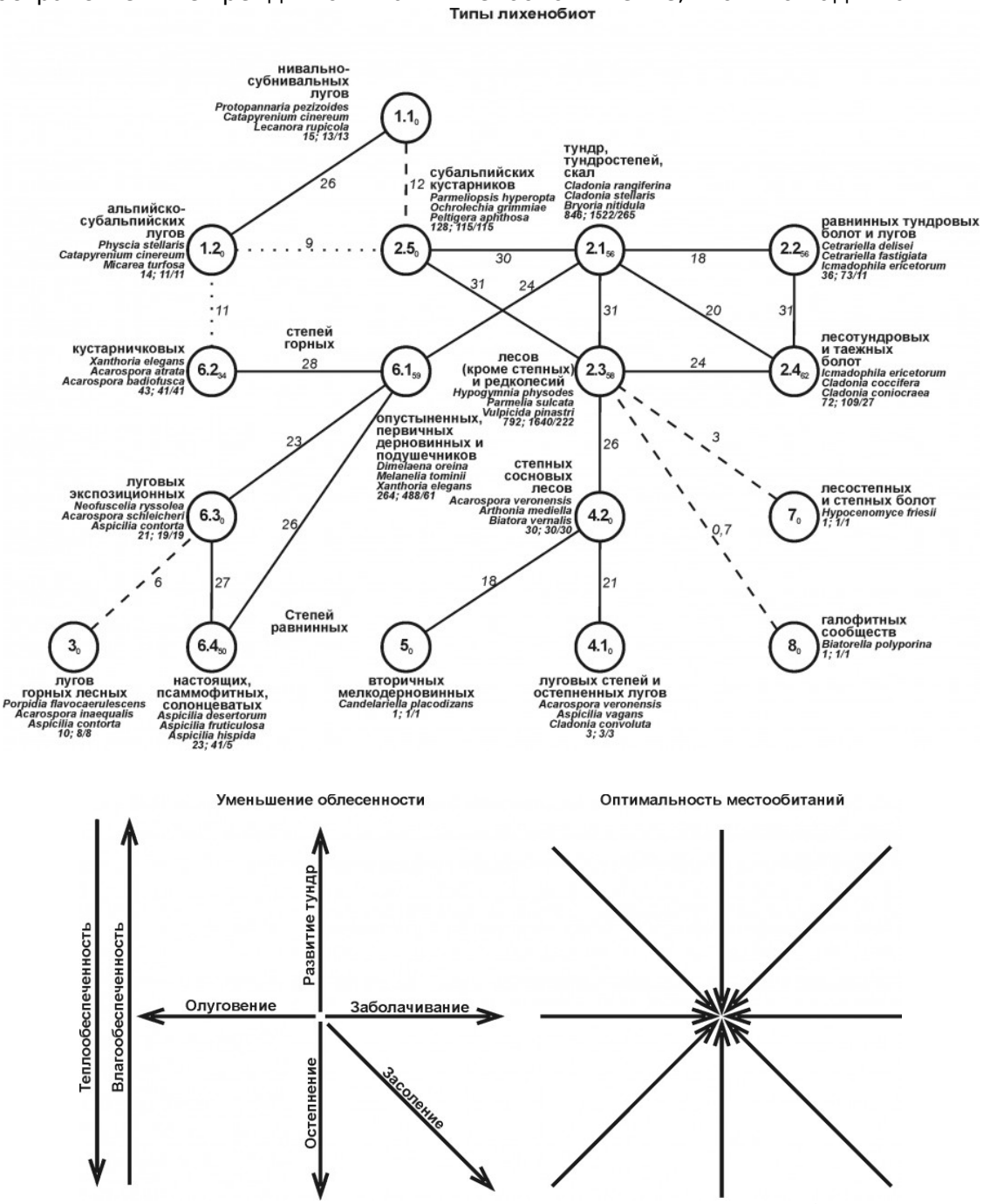


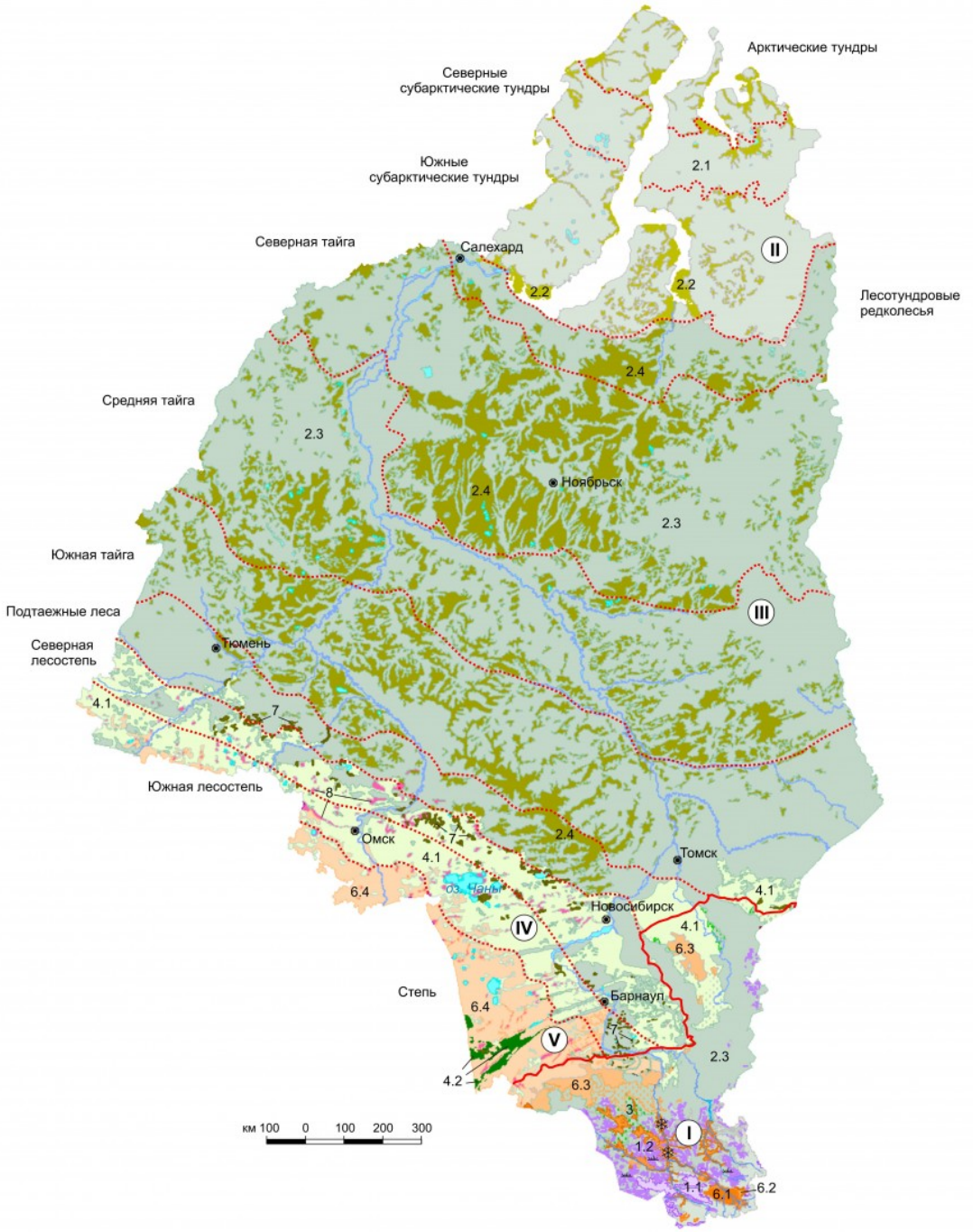
Рис. 3. Структура территориальной неоднородности лихенобиоты Западной Сибири на уровне типа. Условные обозначения как на рис. 1 и 2

Fig. 3. Structure of the lichenobiotic territorial heterogeneity of Western Siberia at the level of the type. Symbols as in Fig. 1 and 2

Типолого-хорологическая неоднородность лихенобиоты

Итоговое представление о пространственной дифференциации лихенобиоты Западной Сибири, сложившееся в результате многомерного анализа данных, их

обобщения, классификации, выявления пространственно-типологической структуры и основных трендов, призвана визуально отобразить обзорная карта (рис. 4), составленная в прямой конической равнопромежуточной проекции. При ее подготовке в качестве картографической основы для равнинной части региона взят электронный вариант карты «Растительность Западно-Сибирской равнины» (Ильина и др., 1976) в масштабе 1:1500000, оцифрованной сотрудниками ЦСБС СО РАН, а для горной части использована ландшафтная карта в масштабе 1:1000000 из опубликованной в 2001 г. в виде компакт-диска «Геоинформационной системы Алтае-Саянского экорегиона». Дополнительным источником картографической информации послужила эколого-фитоценотическая карта Южной Сибири в масштабе 1:1000000 (Седельников и др., 2005).



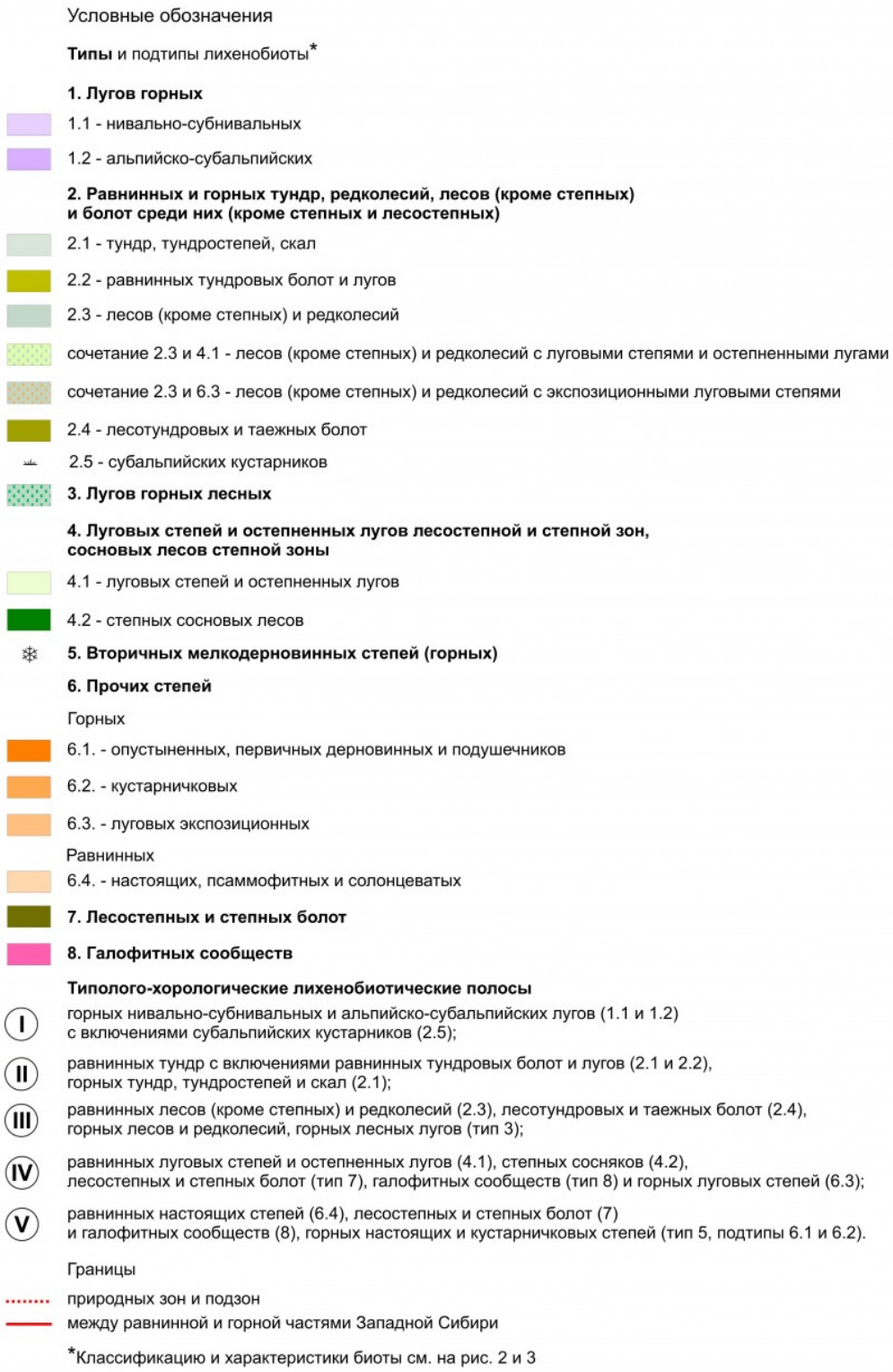


Рис. 4. Пространственная дифференциация лихенобиоты Западной Сибири (Западно-Сибирская равнина, Алтайская и Кузнецко-Салаирская горные области). Классификацию и характеристики лихенобиоты см. на рис. 2 и 3

Fig. 4. Spatial differentiation of lichenobiota of Western Siberia (West Siberian Plain, Altai and Kuznetsk-Salair mountain regions). For the classification and characteristics of the biota, see Fig. 2 and 3

Визуальный анализ карты позволяет говорить о наличии пяти типолого-хорологических лихенобиотических полос. Первая из них образована выделами,

отражающими распространение лишайников в высокогорных лугах, остальные состоят из трех групп выделов. В первую группу входят преобладающие по площади равнинные выделы, во вторую – их горные аналоги, в третью – равнинные включения из выделов, значительно меньших по площади. Таким образом, лихенобиотические полосы сформированы в основном выделами с наибольшей площадью на равнине, с «выплесками» их в горную часть территории и мелкими включениями, отражающими распространение «дополнительных» таксонов, относящихся к тем же или иным типам либо подтипам. Подтипы каждого типа окрашены в гамме определенного цвета. Следует отметить, что типолого-хорологические полосы, обозначенные на карте римскими цифрами, четких границ не имеют. Они проникают друг в друга, образуя «зоны» пересечения, которые фактически входят в обе граничащие полосы. В легенде карты приведен состав лихенобиот по типам и подтипам, входящим в указанные полосы.

Экологическая организация разнообразия лихенобиот

Анализ классификаций видов и сообществ лишайников свидетельствует о корреляции (по предметным соображениям это, как правило, и причинная зависимость) неоднородности в распространении видов лишайников и изменчивости лихенобиоты с девятью факторами среды. Наиболее значим из них тип растительного покрова (тундровый, лесотундровый, редколесный, кустарниковый, лесной, луговой, степной, болотный и свободный от растительности скальный субстрат, здесь и далее под терминами «скалы» и «скальность» мы понимаем весь набор скалистых биотопов – скал, выходов коренных пород и курумов). Свободные субстраты на стволах, ветвях и почвах входят в соответствующие градации растительности. Тип растительности на региональном уровне определяют широтные или высотные различия по тепло- и влагообеспеченности. Кроме того, с одной стороны, сказывается угнетающее лишайники воздействие конкурентного преимущества высших растений, а с другой – положительное влияние наличия незанятого субстрата на стволах и ветвях. Этим обусловлена высокая степень аппроксимации указанными режимами территориальной неоднородности лихенобиот – 66 % дисперсии матрицы коэффициентов сходства 61 варианта лихенобиот (таблица). Примерно в 1.5 раза меньше влияние теплообеспеченности (в зональном и высотно-поясном аспектах), втрое – облесенности, в 4.5 раза – зональности, взятой отдельно от поясности. Связь с остальными факторами значительно слабее и колеблется в пределах от 2 до 8 % дисперсии. Множественная интегральная оценка вследствие взаимной корреляции между факторами составляет 77 %. Так, оценка влияния облесенности добавляет к аппроксимации первым (наиболее значимым) режимом всего 2 %, а теплообеспеченности – 7 % дисперсии. Значимость остальных факторов полностью входит в совокупную оценку по предыдущим факторам и режимам, поскольку включение их в расчеты не увеличивает снятую дисперсию.

Таблица. Сила и общность связи пространственно-типологической неоднородности биоты лишайников и лихенофильных грибов Западной Сибири и факторов среды (учтенная дисперсия матрицы коэффициентов сходства, %)

Table. Strength and generality of the connection between the spatial-typological heterogeneity of lichen biota and lichenophilic fungi of Western Siberia and environmental factors (the considered variance of the matrix of similarity coefficients, %)

Фактор, режим	Оценка	
	индивидуальная	нарастающим итогом
Тип растительного покрова, наличие свободного субстрата	66	66
Облесенность	33	68

Теплообеспеченность (в зональном и высотно-поясном аспектах)	24	75
Зональность	16	75
Скальность	8	75
Поясность	7	75
Заболоченность	6	75
Засоленность	6	75
Рельеф (горы – равнина)	3	75
Классификационные и структурные режимы и факторы совместно	79	90
Множественный коэффициент корреляции	–	0.95

Индивидуальная оценка рассчитана по каждому фактору (режиму) отдельно при условии, что никакие другие факторы неизвестны. Расчет нарастающим итогом выполнен по рассматриваемому фактору и совокупности всех факторов, имеющих более высокие оценки. Это позволяет оценить степень скоррелированности факторов такого набора. В природе, как правило, среди них нет ортогональных, поскольку все факторы в той или иной мере скоррелированы. Поэтому простая сумма оценок связей по всем факторам больше 100 %, чего быть не может. Множественная оценка по всем факторам и режимам с учетом корреляции связей составляет 90 % дисперсии матрицы сходства.

Множественный коэффициент корреляции всех факторов и режимов равен 0.95, то есть информативность изложенных представлений достаточно велика. Указанная оценка не включает в себя представления о типолого-хорологических лихенобиотических полосах, поскольку они выделены не по сходству биот при кластерном анализе территориальной дифференциации лихенобиот, а чисто умозрительно, по характеру изображения на представленной карте, т. е. с учетом хорологической общности.

Обсуждение

Растительность и сообщества животных Западно-Сибирской равнины, Алтайской и Кузнецко-Салаирской горных областей к настоящему времени хорошо изучены. Это позволяет сравнить общий характер территориальной изменчивости лихенобиот, растительности и животного населения. Однако сопоставление биот разных систематических групп осложняют существенные различия в степени полноты собранных данных и их дробности. Так, по лихенобиоте не обследованы пойменные, а также селитебные и агроландшафты. Кроме того, по животному населению, в отличие от лихенобиот, ландшафты описаны раздельно по провинциям Алтайской горной области. Выборка по населению птиц включает водные экосистемы, в то время как по остальным биотическим группам реки и водоемы не обследованы. Поскольку повторное агрегирование стали использовать сравнительно недавно, все сопоставления далее проведены по результатам первого разбиения. Часть классификаций выполнена только по равнинной части Западной Сибири (растительность, гумус почв, подземная фито- и мортмасса, а также население беспозвоночных), поэтому пространственные изменения лихенобиот в этих случаях для сравнимости проанализированы с игнорированием в классификации горных и необследованных сообществ.

По данным за первую половину лета, в условно тундровую группу входят орнитокомплексы только арктической и северной субарктической подзон, а южной субарктической тундры вместе с орнитокомплексами лесотундровой зоны и северной тайги образуют условно лесотундровые сообщества. Лесное население начинается к

югу от границы между северной и средней тайгой. По орнитокомплексам гораздо четче, чем по лихенобиотам, отличаются сообщества суходолов и болот, особенно верховых. Население птиц болот не объединено по сходству, как сообщества лишайников, в один тип с биотой горных и равнинных тундр (Равкин и др., 2016).

Пространственные структуры населения птиц второй половины лета и лихенобиоты, в принципе, близки. В самом общем виде суть территориальной изменчивости по этим биотическим группам сводится к соответствию неоднородности растительного покрова, хотя у каждой из групп выявлены специфичные отклонения. Так, по лишайникам горные и равнинные варианты лесов и тундр объединены в один тип лихенобиот, в то время как по населению птиц аналогичная однотипность свойственна только лесным сообществам. По населению птиц Западной Сибири, по данным за вторую половину лета, четко виден контраст между сообществами северной и средней тайги (Равкин и др., 2007). Северотаежные сообщества, так же как в первой половине лета, входят в лесотундровый тип населения вместе с южной субарктической тундрой и лесотундрой, а средне- и южнотаежные – в лесной, включающий и более южные орнитокомплексы – лесостепные, а также горнолесные. По лишайникам подобных различий не выявлено. Кроме того, по лихенобиоте четче видны отличия болотных и незаболоченных сообществ, в то время как по птицам они объединены после усреднения открытых и облесенных болот в единые типы населения с зональными орнитокомплексами. По населению птиц ярче выражены различия сообществ субнивальных и альпийско-субальпийских тундр и лугов. Лихенобиоты последних на уровне типа тоже разделены и отличаются от сообществ горных тундр, входящих в один тип с равнинными аналогами. По птицам это разные типы сообществ. Как по птицам, так и по лихенобиоте сообщества степей в общем делятся на луговые (субгумидные) и настоящие (сухие), а в горах – еще и криофитно-аридные.

По мелким млекопитающим в общих чертах прослежены те же изменения, что и по птицам, но без четких различий между населением северо- и среднетаежных местообитаний и несколько большими отличиями населения болот и незаболоченных территорий (Равкин и др., 2009). Это сближает характер пространственной изменчивости сообществ мелких млекопитающих и лихенобиот.

Наиболее велики отличия от ранее рассмотренных биотических групп у наземных холоднокровных позвоночных – земноводных и пресмыкающихся (Равкин и др., 2008). По этим группам на фоне зональной специфики доминирует влияние отдельных лимитирующих факторов среды. В их список входят теплообеспеченность, увлажнение и кормность. По другим группам позвоночных из-за большего числа видов и их экологической разнородности аналогичные изменения плавны и в целом больше совпадают с зонально-подзональным делением. По холоднокровным таксоны классификации дифференцированы по занимаемым биотопам: экстремальным, субэкстремальным, пессимальным (отдельно равнинным и горным), а также субоптимальным и оптимальным (только для земноводных). Лимитировать распределение этих позвоночных может один из перечисленных факторов независимо от благополучного состояния по остальным. Это, как правило, и порождает включение в один таксон сообществ, совершенно различных по зональности, подзональности, заболоченности и типу растительности. При этом степень совпадения границ таксонов по рассматриваемым биотам выше в тундрово-лесотундровой полосе и меньше – в более южных частях региона.

По Западно-Сибирской равнине при сравнимых подходах и принципах классификации все фитоценозы разделены на четыре типа: 1 – тундровые; 2 – лесотундрово-северотаежные; 3 – лесные (от средней тайги до лесостепи, включая болотные сообщества) и 4 – степные (Пространственно-типологическая дифференциация..., 2011). В общих чертах классификация экосистем, составленная авторами этой публикации, по биомассе пяти жизненных форм растений на уровне типа совпадает с таковой по лихенобиотам и населению птиц. Более общий вид имеет классификация экосистем по гумусу почв, морт- и подземной фитомассе. В ней выделены только три типа экосистем: 1 – незаболоченных территорий; 2 – болот

тундровой зоны и 3 – болот бореальных и суббореальных. Очевидно, что неоднородность в данном случае может быть объяснена различиями по заболоченности и макрозональности в виде деления на тундровую и всю остальную более южную часть. Эта классификация генерализована в большей степени, чем по лихенобиоте и остальным рассмотренным группам.

По беспозвоночным Западно-Сибирской равнины выделено четыре типа экосистем: 1 – тундровой зоны; 2 – лесотундрово-северотаежных и пойм средней тайги; 3 – лесов и болот в пределах от средней тайги до лесостепи и 4 – прочих степных и лесостепных экосистем и пойм южной тайги. Таким образом, деление равнинной территории Западной Сибири по населению беспозвоночных ближе всего к таковому по биомассе пяти жизненных форм растений, а по лихенобиотам и орнитокомплексам на уровне первого разбиения значимо отличается по болотным и незаболоченным экосистемам. По наземным позвоночным классификация имеет большую степень обобщения. Первое разбиение соответствует трем типам сообществ: 1 – тундровых; 2 – лесотундрово-северотаежных и 3 – таежно-степных (от средней тайги до степной зоны включительно). Таким образом, четкого разделения на лесные и степные сообщества (если считать лесостепь подзоной степной зоны), как по наземным беспозвоночным, для данной группы не выявлено. Бóльшая обобщенность по позвоночным в сравнении с лихенобиотой обусловлена отсутствием значимых отличий болотных сообществ и меньшей дифференциацией в таежно-степной части региона.

Классификация экосистем, выполненная на матрице средних коэффициентов сходства по всем четырем биотическим группам, существенно отличается от таковой по лихенобиотам. Семь из восьми типов экосистем входят в три основных типа лихенобиот. Лишь единственная группа итоговой классификации – лесостепная с проникновением в подтаежные леса и степную зону – представлена, хотя и в усеченном виде, двумя аналогичными типами по лишайникам. Резюмируя, можно отметить, что классификация равнинных экосистем Западной Сибири в значительной мере соответствует общепринятым представлениям о зональных подразделениях этого региона, хотя и с делением на незаболоченные территории, болота, луга и с целым рядом небольших отклонений. Первое из этих отклонений сводится к объединению экосистем лесотундры и северной тайги. Второе проявляется в выделении в качестве Лесного типа лесных экосистем только средней и южной тайги. Третье – в объединении в один тип биоценозов подтаежных лесов, лесостепи и степной зоны. По лихенобиоте все незаболоченные и заболоченные, лесные и открытые территории на всем пространстве от тундр до южных границ лесостепи, за редким исключением, объединены в один основной надтип сообществ. Однако на уровне типа сходство гораздо выше. Таким образом, имеет место отмеченная ранее подвижность границ (Бунге, 1967) в зависимости от степени агрегации данных, которую определяет специалист-аналитик, хотя классификации, конечно, отражают и внутренний уровень сходства-различия биотических групп.

По равнинной и горной частям Западной Сибири на составленных картах больше всего типолого-хорологических полос прослежено по населению птиц (7). По сравнению с лихенобиотой эти сообщества не образуют единой полосы по равнинным и горным тундрам, хотя территории лесотундровой и лесной полос объединены, а высокогорные луга представлены отдельной полосой. По мелким млекопитающим всего на одну полосу больше, чем по лихенобиотам, и основными из них остаются только Тундровая, Лесотундрово-северотаежная, Лесная (от средней тайги до лесов лесостепной зоны) и две Степных (луговых и настоящих степей). По земноводным и пресмыкающимся число полос такое же, как по лихенобиотам, хотя принципы их формирования и границы не полностью совпадают. Так, пессимальные для холоднокровных животных территории различны в горах и на равнине, а субоптимальные и оптимальные занимают общую часть пространства, занятого сходными лихенобиотами.

Количество типолого-хорологических полос в пределах Западно-Сибирской равнины по исследованным биотопам колеблется в пределах от трех до четырех.

Обычно это Тундровая, Лесотундрово-северотаежная, Лесная (от средней тайги до подтаежных лесов) и Лесостепная. Отклонения сводятся чаще всего к делению лесостепной и степной частей территории. Они объединены, как на карте растительности (Ильина и др., 1976), а по беспозвоночным, так же как по экосистемам в целом, включают, кроме того, и сообщества подтаежных лесов. По биомассе основных групп растений лесостепная полоса объединена с лесной (начиная со средней тайги). По лишайникам лесные выделы в лесостепи отнесены к Редколесно-лесной полосе, а степные разделены на сообщества луговых и настоящих степей. По позвоночным вся территория от средней тайги до степной зоны образует единую типолого-хорологическую полосу. Принципиально отличается отображение неоднородности по гумусу почв, морт- и подземной фитомассе. По неоднородности этих компонентов биоты доминирует влияние увлажнения, а зональность представлена лишь на втором шаге деления.

Таким образом, несмотря на то, что ведущим фактором пространственной дифференциации лихенобиот, растительности и населения животных выступает неравномерность распределения тепла и влаги, вследствие различий в толерантности лишайников, растений и животных, границы и состав типолого-хорологических полос существенно отличаются. При этом авторы настоящего сообщения вовсе не считают необходимым изменять зональные и подзональные границы, проведенные умозрительно, по облику растительности. Эти границы идеализированы (концептуализированы), они теоретические по своей сути. Мы лишь обращаем внимание читателей на несовпадение их на исследованной территории при однотипном формализованном анализе по группам организмов, для которых имеется соответствующая информация. Подробнее об этом см. в статье Ю. С. Равкина, И. Н. Богомоловой и С. М. Цыбулина (2017).

Заключение

Статья, посвященная пространственно-типологической дифференциации лихенобиоты Западной Сибири, продолжает серию сходных сообщений, ссылки на которые приведены в тексте. Неоднородность распределения лишайников и лихенофильных грибов может быть отображена тремя надтипами распространения: Тундровым, Лесным и Степным. Дальнейшее деление на типы отражает различия во встречаемости отдельных видов в экосистемах равнинных тундр, болот, лесотундровых комплексов, тундростепей, скальных обнажений, горных и равнинных лесов и степей. По сходству сообществ лишайников и лихенофильных грибов выделено восемь надтипов: 1 – горных нивально-субнивальных и альпийско-субальпийских лугов; 2 – тундр, кустарников, редколесий и лесов (исключая степные), болот (кроме лесостепных и степных), а также лугов в пределах всех перечисленных экосистем (не считая сообщества лишайников, которые могут быть выделены в отдельный таксон надтипового ранга). Остальные надтипы включают лихенобиоты степей и сосновых лесов степной зоны, а также лесостепных и степных болот и галофитных сообществ. Указанные надтипы могут быть разделены на 17 типов лихенобиот, в основном по различию сообществ нивально-субнивальных и альпийско-субальпийских лугов, тундр, тундростепей, болот, лесов и редколесий.

Иерархическая классификация лихенобиот в картографическом отображении демонстрирует наличие пяти типолого-хорологических полос. Одна из них ограничена распространением нивально-субнивальных и альпийско-субальпийских лугов и сильно фрагментирована, а остальные простираются на равнинных территориях с «выплесками» в горы и включением меньших по площади «инородных» выделов на равнине. Вторая полоса составлена биотами тундр, третья – лесов и редколесий, четвертая и пятая – степей, соответственно луговых и настоящих.

Информативность представленных классификаций вполне достаточна для прогнозирования распределения видов лишайников и лихенофильных грибов и неоднородности лихенобиот на необследованных участках Западной Сибири. Степень обобщенности представлений о дифференциации изученных биотических групп по

сходству видового состава и встречаемости, а также неоднородность территорий по гумусу почв, морт- и подземной фитомассе как производных биоты существенно различается, причем не только в силу их специфичности, но и по причине дробности характеризующих признаков. Так, наиболее простой структурой на уровне типа (по результатам первой агрегации) можно считать классификацию экосистем по биотическим производным, растительности и населению наземных позвоночных (по 3 типа). В 1.5 раза большая дробность свойственна сообществам наземных беспозвоночных, земноводных и пресмыкающихся, а также мелких млекопитающих (5 типов) и в 2–2.5 раза – по орнитокомплексам и экосистемам в целом по указанным биотическим группам и их производным. Максимальное разнообразие по этому показателю свойственно лихенобиотам (17 типов). Типологическое разнообразие в некоторой степени зависит от числа признаков (видов или групп), по которым проведена классификация, хотя и не строго пропорционально. Так, при пяти признаках по гумусу почв выделено три типа, а по другим группам растений и животных, при числе признаков от шести до 44, – по пять типов, при количестве признаков от 291 до 369 – шесть – восемь типов и 17 типов – при 1942 признаках (формах лишайников и лихенофильных грибов). Исключение представляют только позвоночные животные. По ним при 353 видах после первой агрегации выделено всего три типа.

Таким образом, отличия в границах таксонов классификаций разных сообществ зависят от их интегральной средовой толерантности, а число выделяемых типов сообществ – в некоторой степени и от количества видов растений и животных, если эти признаки для классификации не сведены к групповым представлениям.

Библиография

Биологический энциклопедический словарь / Под ред. М. С. Гилярова. М.: Советская энциклопедия, 1986. С. 595.

Бунге В. Теоретическая география . М.: Прогресс, 1967. 279 с.

Ильина И. С., Лапшина Е. Н., Лавренко Н. Н., Мельцер Л. И., Романова Е. А., Богоявленский Б. А., Махно В. Д. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта масштаба 1:1500000 . М.: МГУГК, 1976.

Западная Сибирь / Под ред. Г. Д. Рихтера. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 488 с.

Куперштох В. Л., Миркин Б. Г., Трофимов В. А. Сумма внутренних связей как показатель качества классификации // Автоматика и телемеханика. 1976. № 3. С. 133–144.

Куперштох В. Л., Трофимов В. А. Автоматическое выявление макроструктуры системы // Проблемы анализа дискретной информации. Новосибирск, 1975. Ч. 1. С. 67–83.

Миркин Б. Г. Анализ качественных признаков и структур // Статистика. 1980. 319 с.

Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины . Сообщение I–V // Сибирский экологический журнал. 2011. Т. 18. № 3–6.

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М. Экологическая организация флоро-фаунистической неоднородности Северной Евразии // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 104–116.

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М., Железнова Т. К., Торопов К. В., Вартапетов Л. Г., Миловидов С. П., Юдкин В. А., Жуков В. С., Гуреев С. П., Покровская И. В., Касыбеков Э. Ш., Ананин А. А., Бочкарева Е. Н. Пространственно-типологическая неоднородность и экологическая организация летнего населения птиц Срединного региона Северной Евразии // Сибирский экологический журнал. 2016. Т. 9. № 1. С. 103–116.

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М., Жуков В. С., Ливанов С. Г. Пространственно-типологическая классификация населения мелких млекопитающих Западной Сибири // Вестник Новосибирского государственного университета. Серия: Биология, клиническая медицина. 2009. Т. 7. Вып. 4. С. 86–94.

Равкин Ю. С., Куперштох В. Л., Трофимов В. А. Пространственная организация населения птиц // Равкина Ю. С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. С. 253–269.

Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография . Новосибирск: Наука, 2008. 205 с.

Равкин Ю. С., Цыбулин С. М., Вартапетов Л. Г., Ливанов С. Г., Торопов К. В., Жуков В. С., Юдкин В. А. Пространственная структура и организация населения птиц Алтая и Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. 2007. Т. 14. № 6. С. 877–884.

Равкин Ю. С., Цыбулин С. М., Ливанов С. Г., Торопов К. В., Куранова В. Н., Стариков В. П., Чеснокова С. В. Картографический анализ населения земноводных, пресмыкающихся и птиц Западно-Сибирской равнины и Алтая // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 15. № 5. С. 745–750.

Реймерс Н. Ф. Азбука природы (микроэнциклопедия биосферы) . М.: Знание, 1980. 208 с.

Реймерс Н. Ф. Природопользование (словарь-справочник) . М.: Мысль, 1990. 640 с.

Седельников В. П., Лапшина Е. И., Королюк А. Ю., Валуцкий В. И., Ермаков Н. Б., Ершова Э. А., Макунина Н. И., Мальцева Т. В. Среднемасштабное картирование растительности гор Южной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2005. Т. 12. № 6. С. 939–953.

Седельникова Н. В. Видовое разнообразие лихенобиоты Западной Сибири и оценка участия видов лишайников в основных ее горных и равнинных фитоценозах . Новосибирск: Академическое изд-во «ГЕО», 2017. 612 с.

Сержантов В. Ф. Введение в методологию современной биологии . Л.: Наука, 1972. 282 с.

Благодарности

Исследования, послужившие основой для настоящей публикации, выполнены в рамках программы ФНИ государственных академий на 2013–2020 гг. и СО РАН (проекты № АААА-А-17-117012610055–3.0312-2016-0005 и АААА-А16-116121410122-4) и частично по «Программе повышения конкурентоспособности ТГУ».

THE TERRITORIAL VARIABILITY OF THE LICHEN BIOTA OF WEST SIBERIA (COMPARED TO OTHER COMMUNITIES)

SEDELNIKOVA Nellya Vasil	*DSc, Central Siberian botanical garden SB RAS (630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya st., 101), sedelnikova-csbg@mail.ru*
RAVKIN Yury Solomonovich	*DSc, ISEA SB RAS Tomsk State University (630091, Novosibirsk, Frunze st., 11), zm.nsc@yandex.ru*
TSYBULIN Sergey Mihailovich	*DSc, ISEA SB RAS (630091, Novosibirsk, Frunze st., 11), tcsm_tomsk@mail.ru*
CHESNOKOVA Svetlana Vital	*PhD, ISEA SB RAS (630091, Novosibirsk, Frunze st., 11), tchsvet@mail.ru*

Keywords:
Western Siberia, cluster analysis, lichens, animals, vegetation, ecosystems

Reviewer:
N. V. Vasilevskaya

Received on:
30 May 2018
Published on:
24 December 2018

Summary: We compiled the classification of lichens and lichenophilic fungi by the distribution similarity and the heterogeneity of their communities for plain and mountain parts of Western Siberia. Three supra-types of species distribution (tundra, forest, steppe)and eight supra-types of their communities were revealed. The first of them included the lychenobiotas of high-mountain meadows, tundra, shrubs, the second – those of woodlands, forests (except for steppe), meadows and marshes among them (except for forest meadows and forest-steppe marshes). The lychenobiotas of mountain forest meadows were attributed to the third supra-type; those of meadow steppes and pine forests within their boundaries – to the fourth one; those of secondary small-crowned steppes – to the fifth one; those of mostly real steppes – to the sixth one; those of forest-steppe marshes – to the seventh one and those of halophytic communities – to the eighth one. The main trends of lichenobiota variability correlate with zonal and altitude heat supply, afforestation, aridization, bogginess and salinity. The general (multiple) evaluation of the relationship with the identified environmental factors takes into account 75 % of the matrix variance of similarity coefficients of communities for 61 biotopes. Together with the natural regimes (inseparable combinations of factors) the proportion of explained variance reaches 90 % (multiple correlation coefficient is 0.95). The heterogeneity of lichenobiota is compared with the communities of amphibians, reptiles, birds and small mammals throughout Western Siberia. The similar comparison with the differentiation of ecosystems on the plant biomass, soil humus, mort- and underground phytomass and the population structure of terrestrial invertebrates and vertebrates, as well as with the general classification of ecosystems by all the mentioned indicators was carried out separately for the West Siberian plain covering 93 % of the total area of West Siberia.