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

№ 3 (49). Сентябрь, 2023

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 № 3. 2023

От редакции

	Новости	3

Оригинальные исследования

Барсукова Н. Н., Баженова О. П., Коржова Л. В.	***Оценка современного экологического состояния российского участка трансграничной реки Иртыш по структурным показателям фитопланктона***	4 - 14
Ивантер Э. В.	***Закономерности и факторы динамики численности рыжей полевки (Myodes glareolus schr.) на заповедных территориях восточной Фенноскандии***	15 - 35
Макарова Е. М., Калинкина Н. М., Сабылина А. В.	***Возможность применения микробиологических показателей для оценки состояния водотоков с высокой цветностью воды (на примере притоков Онежского озера)***	36 - 50
Таскаева А. А., Конакова Т. Н., Новаковский А. Б.	***Структура разнообразия коллембол южных тундр в разных масштабах исследования***	51 - 64
Шитиков В. К., Зинченко Т. Д.	***Вероятностная оценка видового состава бентосных сообществ с использованием байесовских моделей***	64 - 75

Методы экологических исследований

Коросов А. В.	***Нейронные сети для экологии: введение***	76 - 96

Синопсис

Коросов А. В.	***R, Keras и другие***	97 - 99
Сергиенко Л. А.	***Всем миром – на марши***	100 - 102

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

Выпуск №3

От редакции

НОВОСТИ

Идет формирование выпуска № 3.

С сожалением приходится отметить снижение уровня поступающих в редакцию рукописей. Из 20 статей, поступивших в последнее время, 15 получили отрицательные или ярко критические оценки рецензентов, требующие существенной доработки текстов. Пожалуй, впервые приходится констатировать, что «портфель просел».

Одной из неожиданных причин этого стало существенное замедления процесса общения с рецензентами. Если раньше доля респондентов, не отвечающих на наши письма, составляла едва 10 %, то сейчас для поиска рецензентов для одной статьи приходится писать до 8 писем. Мы рады успехам борьбы со спамом, но решения нашей проблемы не видим.

Документы, направленные в РИНЦ, пока не изменили наш статус.

В последнее время мы предприняли усилия по совершенствованию технологии прохождения статей. Во-первых, упростили работу рецензентам: теперь к рецензии можно добавить прицеп из 3 файлов, а также посмотреть в режиме rtf текст анкеты рецензии. Идет работа по организации нумерации строк в pdf-файлах статьи. Во-вторых, упростилась работа секретаря. Часть писем авторам и рецензентам теперь формируется в автоматическом режиме, расширены возможности работы с базой данных рецензентов. Мы будем признательны участникам процесса публикации за предложения по его оптимизации.

В текущем выпуске в рубрике «Методы экологии» мы публикуем материал, посвященный основам нейросетевого моделирования. Многие современные методы математической обработки редко используются экологами, возможно, по причине отсутствия хороших руководств, рассчитанных на экологов. Исходя из этого нам хотелось бы опубликовать серию научно-образовательных статей, посвященных нейронным сетям, нечеткой логике, моделям распределения видов и пр. В этой связи мы будем благодарны читателям за их мнения об этом начинании (насколько уместно публиковать научно-образовательные статьи в научном журнале) и особенно за то, если они решат опубликовать у нас материалы такого рода.

Барсукова Н. Н., Баженова О. П., Коржова Л. В. Оценка современного экологического состояния российского участка трансграничной реки Иртыш по структурным показателям фитопланктона // Принципы экологии. 2023. № 3. С. 4–14. DOI: 10.15393/j1.art.2023.13842

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

УДК ELR 581.526.325.2:502.51-044.3(571)

ОЦЕНКА СОВРЕМЕННОГО ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ РОССИЙСКОГО УЧАСТКА ТРАНСГРАНИЧНОЙ РЕКИ ИРТЫШ ПО СТРУКТУРНЫМ ПОКАЗАТЕЛЯМ ФИТОПЛАНКТОНА

БАРСУКОВА Наталья Николаевна — *кандидат биологических наук, ФГБОУ ВО Омский государственный аграрный университет им. П. А. Столыпина (644008, г. Омск, пл. Институтская, д. 1), bnn13@mail.ru*

БАЖЕНОВА Ольга Прокопьевна — *доктор биологических наук, ФГБОУ ВО Омский государственный аграрный университет им. П. А. Столыпина (644008, г. Омск, пл. Институтская, д. 1), olga52@bk.ru*

КОРЖОВА Людмила Викторовна — *кандидат биологических наук, ФГБОУ ВО Омский государственный аграрный университет им. П. А. Столыпина (644008, г. Омск, пл. Институтская, д. 1), lv.korzhova@omgau.org*

Ключевые слова: фитопланктон, видовой состав, таксономическая структура, индексы биоразнообразия, трофический статус, качество воды, река Иртыш, Западная Сибирь

Рецензент: Т. И. Кутявина

Получена: 29 июня 2023 года
Подписана к печати: 01 октября 2023 года

Аннотация. По материалам исследований в 2019 г. фитопланктона российского участка трансграничной реки Иртыш (среднее и нижнее течение) установлены видовой состав, таксономическая структура, распределение обилия фитопланктона по течению реки. Основу видового богатства фитопланктона создают зеленые водоросли (отдел Chlorophyta), значимую роль играют Cyanoprokaryota, Bacillariophyta и Euglenophyta. Максимальные показатели обилия фитопланктона отмечены в летне-осенний период. На всем протяжении реки в фитопланктоне в летне-осенний период интенсивно вегетируют мелкоклеточные безгетероцистные цианопрокариоты, хлорококковые и центрические диатомовые водоросли. Влияние населенных пунктов на показатели обилия фитопланктона по течению реки наиболее заметно в районе Омска – ниже города в реке за счет интенсивной вегетации безгетероцистных цианопрокариот существенно увеличивается численность фитопланктона, а рост биомассы обусловлен в основном развитием центрических диатомей, среди которых заметна доля показателя антропогенного эвтрофирования Stephanodiscus hantzschii Grun. Качество воды в реке соответствовало 3-му классу удовлетворительной чистоты, трофический статус колебался от мезотрофной до эвтрофной категории. Параметры альфа-разнообразия указывают на благополучное состояние фитопланктоценоза Иртыша. Антропогенное экологическое напряжение экосистемы Иртыша сохраняется до настоящего времени, но в целом экосистема реки находится в достаточно устойчивом состоянии экологической модуляции.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Иртыш является трансграничной рекой и самым крупным притоком Оби. Истоки Иртыша

берут начало на юго-западных склонах монгольского Алтая в Китае, далее река протекает по территории Республики Казахстан и Российской Федерации. Общая длина составляет 3721 км, площадь бассейна – 1.52 млн км^2 (Доманицкий и др., 1971). По характеру долины, русла и ряду физико-географических признаков Иртыш условно делят на три части: верхний – от истока реки из озера Зайсан (ныне Бухтарминское водохранилище) до выхода из предгорий Южного Алтая; средний – от г. Семипалатинска до устья Тобола; нижний – от устья Тобола до впадения в Обь (Фитопланктон..., 2019).

С начала XXI в. экосистема Иртыша находится в состоянии антропогенного экологического напряжения с элементами антропогенного эвтрофирования, что требует повышенного внимания при выборе хозяйственных решений (Баженова, Барсукова, 2022).

Другой важной проблемой является истощение водных ресурсов Иртыша, являющегося единственным источником питьевого и хозяйственного водоснабжения г. Омска. Зарегулирование верхнего течения реки на территории Казахстана каскадом гидроэлектростанций, забор воды в Китае и Казахстане и пр. привели в настоящее время к истощению ее водных ресурсов. Для обеспечения водоснабжения и судоходства на реке в 2007 г. началось возведение Красногорского низконапорного гидроузла в районе г. Омска. В бассейне Иртыша имеются также проблемы в использовании водных ресурсов реки сопредельными государствами: отсутствие лимитов вододеления, низкий уровень соблюдения технологических регламентов и режима при осуществлении водопользования на предприятиях и др. (Пузанов и др., 2017).

Возрастающий уровень антропогенного воздействия в бассейне Иртыша и угроза истощения водных ресурсов приводят к высокой актуальности оценки современного экологического состояния российского участка реки.

Для оценки экологического состояния водных объектов широко используются структурные показатели фитопланктона, являющегося основным продуцентом органического вещества в водных экосистемах и важным фактором формирования качества вод (Абакумов, 1991).

Цель работы – оценить современное экологическое состояние, трофический статус и качество воды российского участка реки Иртыш по структурным показателям фитопланктона.

Материалы

В статье использованы материалы обработки 59 количественных и нескольких качественных проб фитопланктона р. Иртыш, отобранных с мая по декабрь 2019 г. на створах в районе Омска, Тобольска и Ханты-Мансийска (рис. 1).

Рис. 1. Места отбора проб фитопланктона реки Иртыш, 2019 г.
Fig. 1. Location of phytoplankton sampling sites of the Irtysh River, 2019

Отбор количественных проб фитопланктона объемом 0.5 л проводили батометром на трех точках створа: середина, левый и правый берега. На створах Омска и Ханты-Мансийска отбор проб проводили выше источника загрязнения (Омск-ВИЗ – с. Новая Станица, 17 км выше г. Омска; Ханты-Мансийск-ВИЗ – 3 км выше г. Ханты-Мансийска) и ниже источника загрязнения (Омск-НИЗ – с. Новотроицкое, 40 км ниже г. Омска; Ханты-Мансийск-НИЗ – 3.4 км ниже г. Ханты-Мансийска). По организационным моментам на створе Тобольска отбор проводился только ниже источника загрязнения (Тобольск-НИЗ – 2 км ниже г. Тобольска).

Методы

Пробы фитопланктона отбирали батометром из поверхностного слоя воды, фиксировали 40 % формалином с добавлением раствора Люголя, концентрировали осадочным способом. Обработку проб проводили общепринятыми методами (Федоров, 1979). Качественные пробы получали путем интегрирования обработанных количественных.

Численность клеток водорослей учитывали в счетной камере Горяева в двух повторностях. Биомассу рассчитывали счетно-весовым методом, исходя из численности и объема клеток, определенного по формулам геометрического подобия (Кольцова, 1970). Трофический статус и качество воды оценивали по биомассе фитопланктона (Оксиюк и др., 1993).

Таксономический список водорослей составляли с учетом современных систематических преобразований, актуализацию видовых названий проводили по данным международной базы Algaebase (Guiry, Guiry, 2023).

Для изучения параметров альфа-разнообразия фитопланктоценоза в программе Past (Paleontological Statistics Software for Education and Data Analysis) (Past 4) были рассчитаны индексы Шеннона (H), Маргалефа (d), доминирования Симпсона (D). Статистическую обработку данных проводили в программе Microsoft Excel.

Результаты

В составе фитопланктона идентифицировано 247 видовых и внутривидовых таксонов, включая номенклатурный тип вида, из восьми отделов: Cyanoprokaryota – 37, Dinophyta – 3, Chrysophyta – 24, Xanthophyta – 6, Euglenophyta – 25, Bacillariophyta – 32, Chlorophyta – 114, Charophyta – 6.

Ведущая роль в формировании видового богатства фитопланктона Иртыша принадлежит Chlorophyta, значимые позиции занимают Cyanoprokaryota, Bacillariophyta, Euglenophyta и Chrysophyta, доли которых отличаются незначительно. Dinophyta, Xanthophyta и Charophyta характеризуются небольшим видовым богатством (рис. 2).

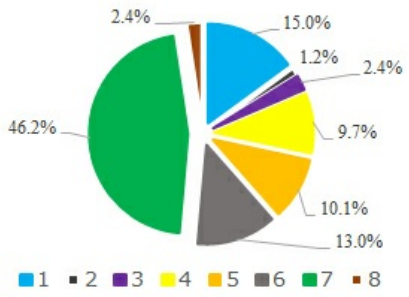


Рис. 2. Таксономическая структура фитопланктона российского участка реки Иртыш, 2019 г.:
1 – Cyanoprokaryota, 2 – Dinophyta, 3 – Xanthophyta, 4 – Chrysophyta, 5 – Euglenophyta, 6 – Bacillariophyta, 7 – Chlorophyta, 8 – Charophyta
Fig. 2. Taxonomic structure of phytoplankton in the Russian section in the Irtysh River, 2019:
1 – Cyanoprokaryota, 2 – Dinophyta, 3 – Xanthophyta, 4 – Chrysophyta, 5 – Euglenophyta, 6 – Bacillariophyta, 7 – Chlorophyta, 8 – Charophyta

Показатели обилия фитопланктона в среднем и нижнем течении Иртыша отличаются неоднородностью как во временном, так и в пространственном аспекте. Численность и

биомасса фитопланктона по течению реки варьировали в значительных пределах: численность – 0.17–34.05 млн кл./дм^3, биомасса – 0.09–9.04 г/м^3. Средние значения показателей обилия фитопланктона возрастают от г. Омска к нижнему участку течения реки – г. Ханты-Мансийску. Наибольшие показатели численности и биомассы фитопланктона на всех створах реки отмечены в августе – сентябре, максимальные показатели обилия фитопланктона наблюдались в августе в нижнем течении реки (г. Ханты-Мансийск) (табл. 1).

Таблица 1. Численность и биомасса фитопланктона российского участка реки Иртыш, 2019 г.

Дата отбора проб	Общая численность, млн кл./дм^3	Общая биомасса, г/м^3	Численность, % / биомасса, %				
			Cyanoprokaryota	Bacillariophyta	Euglenophyta	Chlorophyta	Прочие
г. Омск							
30.05.2019	2.26	0.78	14.40	10.02	5.07	58.25	12.26
			2.43	32.92	9.08	26.38	29.19
30.07.2019	1.48	1.22	36.43	30.33	0.28	32.82	0.14
			0.51	84.89	1.01	13.08	0.51
26.08.2019	4.98	1.53	49.95	9.05	0.49	40.40	0.12
			4.27	45.07	4.27	44.0	2.39
26.09.2019	7.98	1.61	63.36	6.87	0.05	29.54	0.18
			2.21	69.00	0.005	28.13	0.64
25.10.2019	3.72	1.28	32.95	38.82	0.29	27.82	0.12
			1.71	76.68	0.96	19.34	1.31
25.11.2019	1.11	1.06	7.54	73.93	–	17.92	0.61
			2.11	90.93	–	6.66	0.30
19.12.2019	0.56	0.29	19.27	42.17	38.55	–	–
			2.68	54.31	43.01	–	–
В среднем	3.16±0.99	1.11±0.17	31.98	30.17	6.39	29.54	1.92
			2.27	64.83	8.33	19.66	4.91
г. Тобольск							
06.06.2019	2.39	1.27	33.52	22.21	4.89	36.45	2.93
			1.25	72.49	9.42	14.14	2.70
04.07.2019	3.58	3.41	20.39	44.04	1.49	33.43	0.65
			0.31	88.97	2.56	7.68	0.48
02.08.2019	6.36	1.51	64.58	16.11	0.52	18.53	0.26
			0.97	72.89	6.15	19.50	0.49
05.09.2019	6.35	2.88	67.80	17.41	0.74	13.84	0.21
			0.88	89.68	3.84	5.44	0.16
03.10.2019	6.21	3.42	36.64	37.35	0.91	24.35	0.75
			0.14	85.17	2.32	11.63	0.74
01.11.2019	4.89	4.13	5.18	50.41	1.30	41.81	1.30
			0.07	86.18	0.80	12.46	0.49
05.12.2019	2.20	1.77	1.06	75.15	0.45	21.52	1.82
			0.03	92.49	0.72	6.21	0.55

В среднем	4.57 ± 0.69	2.63 ± 0.41	32.74	37.53	1.47	27.13	1.13
			0.52	83.98	3.69	11.01	0.80
г. Ханты-Мансийск							
22.05.2019	2.73	1.70	29.91	24.78	4.95	35.04	5.32
			0.06	62.18	14.47	20.84	2.45
07.06.2019	2.53	0.76	18.97	23.91	2.77	50.00	4.35
			9.56	49.93	5.07	31.66	3.78
03.07.2019	5.38	4.54	31.72	41.21	1.86	24.74	0.47
			1.04	86.28	6.18	6.34	0.16
01.08.2019	34.05	9.04	82.80	8.94	0.18	7.99	0.09
			38.44	46.65	0.42	14.40	0.09
02.09.2019	11.23	2.51	75.14	16.29	0.41	7.99	0.17
			6.95	75.05	10.67	5.90	1.43
03.10.2019	3.02	2.38	27.53	48.26	3.15	20.73	0.33
			0.20	84.61	5.50	9.63	0.06
11.11.2019	0.95	0.35	25.93	32.28	3.70	35.45	2.64
			1.01	71.19	10.38	16.19	1.23
25.12.2019	0.17	0.09	55.88	26.48	5.88	11.76	–
			13.09	30.86	11.32	44.72	–
В среднем	7.51 ± 3.98	2.67 ± 1.04	43.49	27.77	2.86	24.21	1.67
			8.04	62.43	7.99	20.39	1.15

В формировании общей численности фитопланктона наибольшее участие принимают зеленые, диатомовые водоросли и цианопрокариоты. Их доля существенно зависит от времени и места отбора. В районе Омска и Тобольска в среднем за период исследований участие этих трех отделов в создании численности фитопланктона примерно одинаково, а в нижнем участке течения в районе Ханты-Мансийска доля цианопрокариот значительно возрастает, в основном за счет их обилия в августе и сентябре. В формировании биомассы фитопланктона главная роль принадлежит диатомовым водорослям, создающим на разных створах в среднем за период исследований 62–84 % общей биомассы, а на створах Омска и Тобольска в ноябре – декабре – более 90 % (см. табл. 1).

Влияние населенных пунктов на показатели обилия фитопланктона по течению реки наиболее заметно в районе г. Омска (рис. 3).

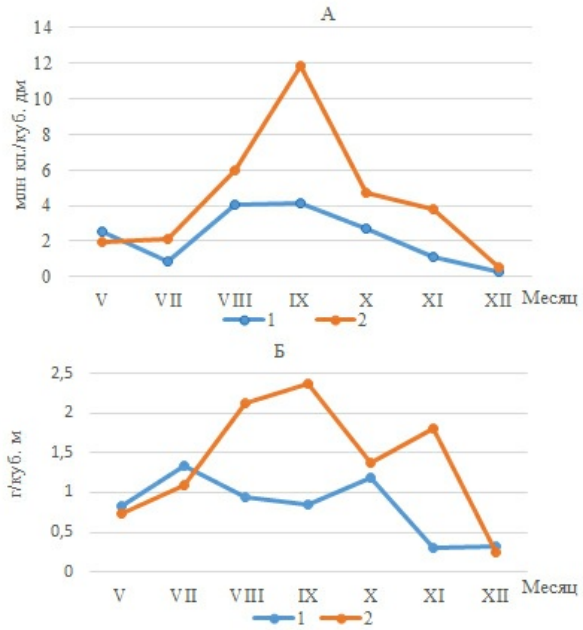


Рис. 3. Динамика численности (А) и биомассы (В) фитопланктона реки Иртыш в районе г. Омска, 2019 г.: 1 – Омск-ВИЗ, 2 – Омск-НИЗ

Fig. 3. Dynamics of the abundance (A) and biomass (B) of phytoplankton in the Irtysh River in the area of Omsk, 2019: 1 – Omsk-VIZ, 2 – Omsk-NIZ

Максимальные показатели численности фитопланктона отмечены на створе Омск-НИЗ в сентябре, где в это время интенсивно вегетируют колониальные мелкоклеточные безгетероцистные цианопрокариоты, среди которых наибольшей численности достигал *Coelosphaerium kuetzingianum* Näg. (8.0 млн кл./дм^3).

На створе Омск-ВИЗ численность фитопланктона существенно ниже, наиболее интенсивно здесь развивалась *Aphanocapsa planctonica* (G. M. Smith) Kom. et Anagn (1.7 млн кл./дм^3). Наиболее высокие показатели биомассы фитопланктона на створах г. Омска также отмечены в сентябре, основную долю биомассы здесь формируют диатомовые центрические водоросли *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., *Stephanodiscus hantzschii* Grun., виды р. *Cyclotella* (Kütz.) Bréb. На створе Омск-НИЗ начиная с августа показатели биомассы, так же как и численности, существенно выше, чем на створе Омск-ВИЗ (см. рис. 3).

В районе г. Тобольска максимальные показатели численности фитопланктона наблюдаются в летне-осенний период – с августа по октябрь (см. табл. 1).

Здесь, как и в среднем течении реки, в фитопланктоне наиболее интенсивно развиваются цианопрокариоты рода *Aphanocapsa* Näg. Постепенное увеличение биомассы фитопланктона с июня по июль сменяется ее резким падением в августе из-за смены доминирующих видов. Если в июле основную долю биомассы создавали диатомовые водоросли рода *Aulacoseira* Thw. и *Asterionella formosa* Hass., то в августе им на смену приходят мелкоклеточные цианопрокариоты и хлорококковые водоросли, что приводит к снижению биомассы фитопланктона на фоне роста его численности. Осенью обилие фитопланктона постепенно падает, численность цианопрокариот уменьшается, основную долю биомассы и численности формируют диатомовые водоросли (в основном *Asterionella formosa* и виды рода *Aulacoseira).*

В нижнем течении Иртыша в районе г. Ханты-Мансийска динамика численности и биомассы фитопланктона имеет характер одновершинной кривой с ярко выраженным пиком в августе, существенных отличий показателей по створам не наблюдается (рис. 4).

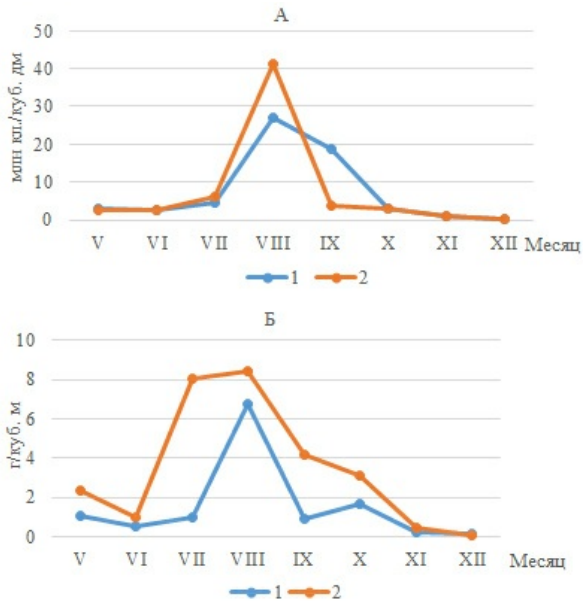


Рис. 4. Динамика численности (А) и биомассы (Б) фитопланктона реки Иртыш в районе г. Ханты-Мансийска, 2019 г.: 1 – Ханты-Мансийск-ВИЗ, 2 – Ханты-Мансийск-НИЗ

Fig. 4. Dynamics of abundance (A) and biomass (B) of phytoplankton in the Irtysh River in the area of the city of Khanty-Mansiysk, 2019: 1 – Khanty-Mansiysk-VIZ, 2 – Khanty-Mansiysk-NIZ

Высокая численность фитопланктона на обоих створах обусловлена интенсивной вегетацией цианопрокариот, среди которых наибольшей численности достигают виды рода *Aphanocapsa.* Почти половину общей биомассы формируют диатомовые водоросли, представленные в основном центрическими диатомеями рода *Aulacoseira*.

Индексы биоразнообразия фитопланктона колеблются в узких пределах на всем протяжении исследованного течения (табл. 2).

Таблица 2. Индексы биоразнообразия фитопланктоценоза реки Иртыш, 2019 г.

Место отбора проб	Индекс Шеннона	Индекс Маргалефа	Индекс Симпсона
г. Омск	2.42	3.69	0.17
г. Тобольск	2.62	4.42	0.15
г. Ханты-Мансийск	2.57	4.45	0.13
В среднем	2.53 ± 0.06	4.18 ± 0.24	0.15 ± 0.01

Значения индексов Шеннона и Маргалефа указывают на среднюю сложность структуры фитопланктоценоза и достаточно высокое видовое богатство. Показатели индекса доминирования Симпсона на всем протяжении Иртыша имеют невысокие значения, что соответствует сообществам с невыраженными доминантами и также свидетельствует о средней сложности структуры фитопланктоценоза. Качество воды в реке соответствовало 3-му классу удовлетворительной чистоты, трофический статус колебался от мезотрофной до эвтрофной категории (табл. 3).

Таблица 3. Качество воды и трофический статус реки Иртыш, 2019 г

Место отбора	Общая биомасса фитопланктона, г/м3	Качество воды		Трофический статус	
		класс	разряд	категория	разряд
г. Омск	1.11	3 – удовлетворительной чистоты	3а – достаточно чистая	мезотрофная	мезо-эвтрофный

г. Тобольск	2.62	3 – удовлетворительной чистоты	3б – слабо загрязненная	эвтрофная	эвтрофная
г. Ханты-Мансийск	2.67	3 – удовлетворительной чистоты	3б – слабо загрязненная	эвтрофная	эвтрофная
В среднем по реке	2.13 ± 0.51	3 – удовлетворительной чистоты	3б – слабо загрязненная	эвтрофная	эвтрофная

Обсуждение

Таксономическая структура фитопланктона российского участка реки Иртыш по сравнению с предыдущими исследованиями (Баженова, Барсукова, 2022; Bazhenova, Gulchenko, 2017) кардинально не изменилась и сохранила прежние черты. Видовое богатство (общее количество видовых и внутривидовых таксонов) осталось на прежнем уровне. В рамках концепции экологических модификаций (Абакумов, 1991) это соответствует достаточно устойчивому состоянию экологической модуляции, т. е. установленное антропогенное экологическое напряжение экосистемы российского участка Иртыша сохраняется до настоящего времени.

По-прежнему ведущие позиции в таксономической структуре фитопланктона занимают отделы Chlorophyta, Bacillariophyta, Cyanoprokaryota и Euglenophyta.

Таксономическая структура фитопланктона среднего и нижнего течения Иртыша в целом соответствует структуре фитопланктона других исследованных рек Обь-Иртышского бассейна – Оби и ее наиболее крупных притоков – Кеть, Васюган, Томь (Барсукова и др., 2022; Barsukova et al., 2021; Bazhenova, Barsukova, 2022, 2023).

Показатели обилия фитопланктона в 2019 г. находятся на том же уровне, что и в предыдущие годы исследований (2014–2016). Класс качества вод и категория трофности также соответствуют уровню показателей предыдущих периодов. На всем протяжении российского участка реки в летне-осенний период в фитопланктоне интенсивно развиваются мелкоклеточные безгетероцистные цианопрокариоты (в основном из рода *Aphanocapsa*) (Баженова, Барсукова, 2020).

Интенсивная вегетация безгетероцистных цианопрокариот наблюдается как в Иртыше, так и в других реках России (Кожова, Башарова, 1984; Кожевникова, 2001; Корнева, 2015).

Данный процесс обычно наблюдается на заключительных стадиях олиго-эвтрофной сукцессии и свидетельствует об увеличении трофического статуса вод (Корнева, Глущенко, 2020).

Параметры альфа-разнообразия в целом соответствуют благополучному состоянию фитопланктоценоза Иртыша и соответствуют таковым рек Обь, Кеть, Васюган, Томь (Barsukova et al., 2021; Барсукова и др., 2022; Bazhenova, Barsukova, 2022, 2023).

Заключение

Основу таксономической структуры фитопланктона российского участка реки Иртыш в период май – декабрь 2019 г. формируют Chlorophyta (46.2 %), значимую роль играют Cyanoprokaryota (15.0 %), Bacillariophyta (13.0 %) и Euglenophyta (10.1 %). Численность и биомасса фитопланктона в целом по реке в исследованный период варьировали в значительных пределах: численность – 0.10–41.07 млн кл./дм^3, биомасса – 0.04–9.61 г/м^3. Максимальные показатели обилия фитопланктона отмечены в летне-осенний период. Влияние населенных пунктов на показатели обилия фитопланктона по течению реки наиболее заметно в районе Омска – ниже города в реке за счет интенсивной вегетации безгетероцистных цианопрокариот существенно увеличивается численность фитопланктона, а рост биомассы обусловлен в основном развитием центрических диатомей, среди которых заметна доля показателя антропогенного эвтрофирования *S. hantzschii.*

Показатели обилия фитопланктона российского участка реки Иртыш находятся на том же уровне, что и в предыдущие (2014–2016) годы исследований. Трофический статус и класс качества вод также соответствуют уровню предыдущих показателей. Параметры альфа-разнообразия соответствуют благополучному состоянию фитопланктоценоза.

Полученные данные свидетельствуют, что антропогенное экологическое напряжение экосистемы Иртыша сохраняется до настоящего времени, но в целом экосистема реки

находится в достаточно устойчивом состоянии экологической модуляции.

В то же время следует отметить, что на всем протяжении российского участка Иртыша в летне-осенний период происходит интенсивная вегетация безгетероцистных цианопрокариот, характерная для заключительных стадий олиго-эвтрофной сукцессии.

Нарастание подобных негативных процессов в структуре фитопланктоценоза Иртыша отражает усиление антропогенного воздействия на реку, особенно ярко проявляющееся в районе крупных мегаполисов (г. Омск).

Библиография

Абакумов В. А. Экологические модификации и развитие биоценозов // Экологические модификации и критерии экологического нормирования: Труды Междунар. симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1991. С. 18–40.

Баженова О. П., Барсукова Н. Н. К вопросу об оценке экологического состояния водных объектов на примере Обь-Иртышского бассейна // Экология и управление природопользованием: Сб. науч. тр. V Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием / Под ред. А. М. Адама. Вып. 5. Томск: Литературное бюро, 2022. С. 10–12. URL: https://www.elibrary.ru/item.asp?id=49440856&ysclid=lmdxay0v4y162526349 (дата обращения: 01.06.2023).

Барсукова Н. Н., Баженова О. П., Колесниченко Л. Г. Фитопланктон и качество воды некоторых притоков реки Оби // Вопросы современной альгологии. 2022. № 1 (28). С. 35–41. URL: https://doi.org/10.33624/2311-0147-2022-1(28)-35-41(дата обращения: 16.03.2023).

Доманицкий А. П., Дубровина Р. Г., Исаева А. И. Реки и озера Советского Союза . Л.: Гидрометеоиздат, 1971. 104 с.

Кожевникова Н. А. Видовая структура фитопланктона Красноярского водохранилища (1977–2000 гг.) // Современные проблемы гидробиологии Сибири: Тезисы докл. Всерос. конф. Томск, 2001. С. 48–50.

Кожова О. М., Башарова Н. И. Продуктивность ангарских водохранилищ // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1984. 175 с.

Кольцова Т. И. Определение объема и поверхности фитопланктона // Научные доклады высшей школы. Сер. Биол. 1970. № 6. 114 с.

Корнева Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги / Под ред. А. И. Копылова. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 284 с. URL: https://www.ibiw.ru/index.php?p=publ&id=182 (дата обращения: 03.02.2023).

Корнева Л. Г., Глущенко Г. Ю. Состав и сезонная сукцессия фитопланктона Таганрогского залива Азовского моря и нижнего течения р. Дон в условиях изменяющегося климата // Биология внутренних вод. 2020. № 1. С. 18–26. URL: http://doiorg/1031857/S032096522001009X (дата обращения: 03.02.2023).

Оксиюк О. П., Жукинский В. Н., Брагинский П. Н. и др. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиологический журн. 1993. Т. 29, № 4. С. 62–76. URL: https://masters.donntu.ru/2020/feht/efimova/library/article6.pdf?ysclid=lmdy5cllkd362380610 (дата обращения: 15.03.2023).

Пузанов А. В., Безматерных Д. М., Винокуров Ю. И., Зиновьев А. Т., Кириллов В. В., Котовщиков А. В., Красноярова Б. А., Рыбкина И. Д., Дьяченко А. В. Современное состояние водных ресурсов и водохозяйственного комплекса Обь-Иртышского бассейна // Водные и экологические проблемы Сибири и Центральной Азии: Труды III Всерос. науч. конф. с междунар. участием: В 4 т. Т. 1. Барнаул, 2017. С. 3–16. URL: https://www.elibrary.ru/download/elibrary_32428468_95084664.pdf (дата обращения: 05.04.2023).

Федоров В. Д. О методах изучения фитопланктона и его активности . М.: Изд-во Моск. ун-та, 1979. 168 с.

Фитопланктон Омского Прииртышья / О. П. Баженова и др.; Под общей ред. О. П. Баженовой. Омск: Изд-во ФГБОУ ВО Омский ГАУ, 2019. 320 с.

Barsukova N. N., Bazhenova O. P., Kolesnichenko L. G. Phytoplankton as an indicator of the current ecological status of the Ob River // Acta Biologica Sibirica. 2021. Vol. 7. P. 573–591. URL: https://pdfs.semanticscholar.org/f960/fc9c9a345b54b513433956bb5b0cf17519d7.pdf (дата обращения: 02.02.2023).

Bazhenova O. P., Gulchenko Y. A. Long-Term Succession of the Phytoplankton of the Irtysh River Middle Flow (Omsk, Russia) // International Journal on Algae. 2017. Vol. 19. Iss. 1. P. 85–98. URL: https://www.researchgate.net/publication/316926330_Long-

Term_Succession_of_the_Phytoplankton_of_the_Irtysh_River_Middle_Flow_ Omsk_Russia (дата обращения: 02.02.2023).

Bazhenova O. P., Barsukova N. N. The First Information about the Phytoplankton and Ecological State of the Vasyugan River (Tomsk Oblast) // Contemporary Problems of Ecology. 2022. Vol. 15. Iss. 6. P. 683–689. URL: https://www.researchgate.net/publication/366279614_The_First_Information_about_the_Phytoplankton_and_Ecological_State_of_the_Vasyugan_River_Tomsk_Oblast (дата обращения: 23.05.2023).

Bazhenova O. P., Barsukova N. N. Phytoplankton of the Ket River (Tomsk Region) // Acta Biologica Sibirica. 2023. Vol. 9. P. 55–69. URL: https://zenodo.org/record/7680101 (дата обращения: 23.05.2023).

Guiry M. D., Guiry G. M., AlgaeBase. 2021. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. URL: https://www.algaebase.org (дата обращения: 02.03.2023).

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность за помощь в отборе проб руководителям и сотрудникам ЦМС, ОГМС Тобольск ФГБУ «Обь-Иртышское УГМС», а также ОМОС Ханты-Мансийский ЦГМС – филиал ФГБУ «Обь-Иртышское УГМС».

ASSESSMENT OF THE CURRENT ECOLOGICAL STATE OF THE RUSSIAN SECTION OF THE TRANSBOUNDARY IRTYSH RIVER BASED ON THE STRUCTURAL PARAMETERS OF PHYTOPLANKTON

BARSUKOVA Natalia Nikolaevna — *Ph.D., P.A. Stolypin Omsk State Agrarian University (644008, Omsk, Institutskaya Sq., 1.), bnn13@mail.ru*

BAZHENOVA Olga Prokopyevna — *D.Sc., P.A. Stolypin Omsk State Agrarian University (644008, Omsk, Institutskaya Sq., 1.), olga52@bk.ru*

KORZHOVA Ludmila Victorovna — *Ph.D., P.A. Stolypin Omsk State Agrarian University (644008, Omsk, Institutskaya Sq., 1.), lv.korzhova@omgau.org*

Keywords: phytoplankton, species composition, taxonomic structure, biodiversity indices, trophic status, water quality, Irtysh River, Western Siberia

Reviewer: T. Kutyavina

Received on: 29 June 2023
Published on: 01 October 2023

Summary: Based on the materials of studies in 2019 of phytoplankton in the Russian section of the transboundary Irtysh River (middle and lower reaches), the species composition, taxonomic structure, and distribution of phytoplankton abundance along the river were established. The basis of the species richness of phytoplankton is created by green algae (Chlorophyta group), Cyanoprokaryota, Bacillariophyta and Euglenophyta play a significant role. The maximum abundance of phytoplankton was observed in the summer-autumn period. Throughout the entire length of the river, small-celled, heterocyst-free cyanoprokaryotes, chlorococcal and centric diatoms intensively vegetate in phytoplankton in the summer-autumn period. The influence of settlements on the indicators of phytoplankton abundance along the river is most noticeable in the Omsk region. Below the city in the river the number of phytoplankton significantly increases due to the intensive vegetation of heterocyst-free cyanoprokaryotes. At that, the growth of biomass is mainly due to the development of centric diatoms, among which the share of anthropogenic eutrophication of Stephanodiscus hantzschii Grun is noticeable. The water quality in the river corresponded to the 3rd class of satisfactory purity, the trophic status ranged from mesotrophic to eutrophic category. The parameters of alpha diversity indicate a prosperous state of the phytoplanktocenosis of the Irtysh. Anthropogenic ecological stress of the Irtysh ecosystem persists to the present time, but in general, the river ecosystem is in a fairly stable state of ecological modulation.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

УДК 599.363: 591.526

ЗАКОНОМЕРНОСТИ И ФАКТОРЫ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (MYODES GLAREOLUS SCHR.) НА ЗАПОВЕДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

ИВАНТЕР Эрнест Викторович *доктор биологических наук, Карельский научный центр РАН (Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11), ivanter@petrsu.ru*

Ключевые слова: ареал, границыареал, колебания, оптимум, пессимум полевки, плотность популяции, цикл

Рецензент:
Н. Г. Смирнов

Получена:
28 июля 2023 года
Подписана к печати:
03 октября 2023 года

Аннотация. На основе материалов, полученных на заповедных территориях Восточной Фенноскандии, анализируется ход и факторы многолетней динамики численности (1958–2018 гг.) р ы ж е й полевки (Myodes glareolus Schr.) в условиях приграничной северной области ее распространения. Установлено, что исследуемый вид характеризуется здесь невысокой, по сравнению с оптимумом ареала, численностью (1.9 экз. на 100 лов.-сут., 1.7 – на 10 кан. -сут.), однако продолжает сохранять лидирующее положение в общем населении мелких млекопитающих, составляя 50.5 % в уловах ловушко-линиями и около 10 % в отловах канавками, где уступает первое место по численности лишь обыкновенной бурозубке. Выявлены резко выраженные многолетние изменения численности, характеризующиеся значительной амплитудой колебаний и неритмичной сменой кратковременных относительно высоких подъемов весьма длительными и глубокими депрессиями. В отличие от центральных оптимальных зон ареала, где значительную регулирующую роль играют внутрипопуляционные компенсаторные механизмы, на его северной периферии эту функцию выполняют внешние, в основном погодно-фенологические факторы, отличающиеся в условиях северных пределов ареала крайней экстремальностью и неритмическим проявлением. Анализ полученных материалов позволяет заключить, что сведи всего многообразия факторов, определяющих для приграничных популяций рыжей полевки экологическую обстановку года, наиболее существенны для роста численности сроки наступления весны, температура и сумма осадков в конце весны – начале лета, а также урожай семян хвойных деревьев (во многом определяющий для населения лесных грызунов кормовые условия перезимовки). Сопоставление результатов многолетних исследований на четырех стационарных участках Восточной Фенноскандии – заповедники «Кивач» и «Костомукшский», национальный парк «Ладожские шхеры» и заказник «Каскеснаволокский» с полученными в центральной части ареала выявило как сходство, так и ряд характерных различий. В целом же для населения карельских стационаров обнаруживается более широкий спектр переходов сезонных динамик из одной фазы в другие. В результате на диаграмме спектральной плотности диапазон максимальных плотностей размыт и располагается в области 2.5–5.5 года. Кроме того, появление в динамике периферической популяции циклов больших длительностей может формировать «псевдоциклы медленных колебаний», которые наблюдаются на спектрограмме на периодах более 7 лет. В целом же динамика численности и структуры населения периферической популяции более всего напоминает один из типичных сценариев перехода хаотического движения через некоторые промежуточные состояния к стационарному. При таком характере динамики всплески хаотического поведения чередуются с участками, на которых могут происходить почти правильные периодические колебания.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Проблема динамики численности животных продолжает вызывать большой интерес. Между тем результаты исследований в этой области чаще всего публикуются

в виде кратких обзоров, основывающихся на относительно непродолжительных наблюдениях, и практически лишены каких-либо обобщений. Это в полной мере относится и к работам, посвященным одному из самых многочисленных и широко распространенных видов наземных млекопитающих Палеарктики – рыжей полевке *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schr. Особенно слабо исследованы ее северные периферические популяции и, в частности, закономерности и факторы их динамики численности. Цель настоящей работы – восполнить этот пробел результатами многолетних (1958–2018 гг.) исследований, выполненных в отношении указанного вида на заповедных территориях Восточной Фенноскандии, куда относятся заповедники «Кивач» и «Костомукшский», Национальный парк «Ладожские шхеры» и Заказник «Каскеснаволокский», представляющие для рыжей полевки северную периферию ареала. При этом главное внимание предполагается уделить наименее изученным аспектам популяционной экологии вида и, в частности, закономерностям и факторам многолетней динамики его численности вблизи северных границ распространения.

Как известно, более или менее ритмические изменения биологических процессов являются неотъемлемой частью жизни. При этом существует несколько точек зрения относительно причин возникновения циклических колебаний демографических характеристик популяции. Согласно первой, жизнедеятельность многих видов живых организмов определяется в основном внешними по отношению к ним явлениями и процессами (сезонная ритмика природы, погодные условия, кормовая база и т. д.). Но при этом совершенно ясно, что живые существа не пассивные участники биосферных процессов, они и сами изменяются, и активно преобразуют среду своего обитания для того, чтобы оптимально согласовать ритм своих жизненных циклов с процессами, протекающими во внешней среде. Поэтому наиболее вероятными следует считать взгляды, согласно которым жизнедеятельность популяций определяется как внутрипопуляционными процессами, так и внешними факторами. Степень влияния внешних и внутрипопуляционных факторов не одинакова для различных видов организмов. Более того, она может значительно изменяться даже для одного и того же вида мелких млекопитающих в зависимости от того, в какой природно-климатической зоне он обитает (Ивантер, 1975, 2018; Henttonen et al., 1988; Ивантер, Жигальский, 2000; Жигальский, 2002, 2012; Бобрецов, 2009 и др.).

Для рыжей полевки, как и для многих других видов животных, пространство, в пределах которого протекает полный жизненный цикл видового населения, можно условно разделить на две части. Области, где вид с эволюционной точки зрения обитает достаточно длительное время и в которых процессы собственной жизнедеятельности наилучшим образом согласованы с ритмическими изменениями внешней среды – это оптимальные местообитания в центре ареала. Периферию ареала с пессимальными местообитаниями в различных его точках вид заселил и продолжает заселять сравнительно недавно, и поэтому приспособления, имеющиеся у него к этим условиям, не столь совершенны (Андреева, Окулова, 2009; Лукьянова, 2023; Johannesen, Mauritzen, 1999). На этой основе и сложилось мнение о том, что процессы жизнедеятельности животных, обитающих в оптимуме ареала, развиваются главным образом под влиянием эндогенных, внутрипопуляционных факторов. Жизненный же цикл животных, обитающих на периферии ареала, в значительной степени определяется внешними, экзогенными условиями, которые на периферии ареала отличаются неустойчивостью и экстремальностью (Ивантер, 1975, 2008). Следовательно, можно ожидать, что и характер изменений численности, и продолжительность жизненных циклов у полевок, обитающих на периферии ареала, будут, главным образом, связаны с изменениями внешних условий. Исследования, подтверждающие высказанное заключение, были проведены на красно-серой полевке в Финляндии (Johannesen et al., 2002), на красной полевке о. Хокайдо (Япония) (Stenseth et al., 1996), рыжей полевке Швеции (Hansson, Henttonen, 1985) и на красной и рыжей полевках, обитающих в различных регионах России (Жигальский, 2002, 2011, 2012). Для проверки этой гипотезы мы сопоставили данные по популяционной экологии рыжей полевки, полученные нами в Карелии (северная периферия ареала), с

материалами литературы, относящимися к центру (оптимальной части) области распространения (Жигальский, 2011).

Материалы

В основу работы положены материалы исследований популяционной динамики рыжей полевки, проводившихся на нескольких полевых стационарах, расположенных в Северной (Костомукшский заповедник, 1999–2010 гг.), Средней (заповедник "Кивач»", 1958–1963, 1974–2006 гг.) и Южной Карелии (Национальный парк «Ладожские шхеры» и «Каскеснаволокский заказник» (в 1965–2017 гг.). Все карельские стационары расположены в бореальной подзоне среднетаежных лесов, здесь же проходит северо-западная граница распространения рыжей полевки (61°40′ с. ш., 33°30′ в. д.). На территории всех обследованных стационаров, кроме Костомукшского заповедника, представляющего для нее северный предел распространения и где она крайне редка, рыжая полевка доминирует. Ее доля в составе населения мелких млекопитающих этих стационаров колеблется по годам от 55 до 85 %. По заповеднику «Кивач» и Каскеснаволоку результаты многолетних учетов мелких млекопитающих были обобщены А. П. Кутенковым (2006) и А. Е. Якимовой (2018).

Методы

Для оценки состояния и численности популяций изучаемого вида нами применялись два широко распространенных метода относительных учетов мышевидных грызунов – ловушко-линиями и ловчими канавками. Первый заключался в расстановке параллельных (на расстоянии 25 м одна от другой) линий давилок (капканчиков Геро) по 25–50 шт. в каждой, расставленных с интервалом в 5 м. Они равномерно распределялись по всем обследуемым биотопам и действовали по 2–4 суток. Приманкой служили кусочки смоченной подсолнечным маслом корочки ржаного хлеба. Проверку ловушек проводили 1 раз в сутки. За показатель обилия принимали число зверьков, попавших за одни сутки работы 100 ловушек (на 100 лов.-сут.), и выраженную в процентах долю данного вида в общем улове ловушками (относительное обилие в населении мелких млекопитающих, или индекс доминирования, %). Учет и отлов канавками проводился с помощью 30-метровых траншей, имевших по три металлических конуса, сужающихся к горловине и врытых таким образом, чтобы верхний их край находился вровень с дном канавки. Показатель обилия – число зверьков, попавших в конусы за 10 суток работы одной канавки (на 10 кан.-сут.), и относительное число зверьков данного вида в долях от общего отлова (индекс доминирования, %). При этом общий объем проведенных учетов превышает 360 тыс. ловушко-суток и более 9 тыс. канавко-суток. Всего с помощью ловушко-линий было добыто 12680 экз. рыжих полевок, а канавками – 1083.

Измерения, вскрытия и морфологический анализ добытых зверьков проводили по общей схеме (Карасева и др., 2008). Возраст рыжих полевок определяли с точностью до двух месяцев по стадии формирования шейки второго верхнего коренного зуба и по доле, которую составляет высота корня от высоты всего зуба (Тупикова и др., 1970). В работе использованы три возрастных класса: 1–2; 3–6 и 7–16 мес. У каждого добытого зверька, помимо возраста, определяли гистологическое состояние генеративных органов. Беременность устанавливали по наличию пробки во влагалище, желтым телам в яичниках и эмбрионам в матке. У самцов измеряли семенники и их придатки, регистрировали сперматогенез (с выборочной проверкой мазков под микроскопом). К половозрелым или размножающимся самкам относили беременных или родивших, а к половозрелым самцам – животных с развитыми придатками семенника (длиной не менее 8–9 мм) и с начавшимся сперматогенезом.

Состояние популяций описывали с помощью трех групп показателей: по относительной численности, доле соответствующих возрастно-половых групп и экологической структуре популяции (доле различных возрастно-половых группировок). Каждое отловленное животное относили к одной из групп согласно их полу, возрасту и репродуктивному состоянию. В каждом возрастном классе самок относили к группе

размножавшихся, беременных и неполовозрелых, а самцов к неполовозрелым и половозрелым. Общее число анализируемых популяционных показателей превышало 15.

Достоверность различий между статистическими выборками оценивали с помощью независимого от характера распределения непараметрического критерия Фридмана (Friedman ANOVA). Для обработки данных использовали также методы многомерной статистики: спектральный, дисперсионный, дискриминантный и спектральный анализы. Выводы относительно значимости долей в совокупности и сравнение долей, принадлежащих к разным генеральным совокупностям, проводили по методу выборочных долей. Различия считались достоверными на уровне значимости $p < 0.05$.

Результаты

Демографическая характеристика популяций

Как следует из проведенных исследований, сезонная динамика популяций рыжей полевки на всех карельских стационарах типична для лесных полевок умеренной зоны (Тупикова, Коновалова, 1971; Ивантер, 1981, 2008; Окулова, 1986; Henttonen et al., 1988; Ивантер, Жигальский, 2000 и др.). В начале сезона размножения численность зверьков низка, летом постепенно возрастает, а осенью продолжает расти (рис. 1, 2). В условиях же оптимума ареала, например в удмурдских южно-таежных лесах Вятско-Камского междуречья (Тупикова, Коновалова, 1971), она не только во все периоды держится на достоверно более высоком уровне, но и отличается иной конфигурацией: так, осенью она не растет, как в Карелии, а вновь снижается, причем эти различия статистически достоверны (критерий Фридмана $p < 0.0005$). Кроме того, многолетняя средняя за сезон размножения численность рыжих полевок в Карелии в 3 раза ниже, чем в Удмуртии, а в течение осенне-зимнего периода снижается еще более значительно: если в Удмуртии полевок, рожденных в предыдущих году, весной остается 47.5 %, то в Карелии – всего 31.3 %. Что же касается низких показателей весенней численности полевок в карельской популяции, то они могут являться как следствием малой экологической емкости среды, так и высокой зимней смертности животных, связанной с ужесточением условий существования. При этом отмеченные географические различия в сезонной динамике рыжей полевки выражаются как в снижении ее численности в направлении с юга на север, так и в значительно более поздних сроках начала и окончания размножения. В карельской популяции рыжей полевки период размножения заметно менее продолжителен, что вообще характерно для всех северных широт (Ивантер, 1975; Ивантер, Жигальский, 2000; Torre, Arrizabalaga, 2008; Бобрецов, 2009; Bjornstad et al., 1998). При этом сроки окончания репродуктивного периода варьируют в большей степени, чем сроки его начала. Помимо фенологически обусловленного снижения интенсивности размножения и его полного прекращения во второй половине лета, они определяются еще и уровнем поголовья популяции. При высокой численности размножение заканчивается уже в июле, а при низкой – беременные самки встречаются в отловах в сентябре – октябре (Жигальский, 2002; Ивантер, 2008).

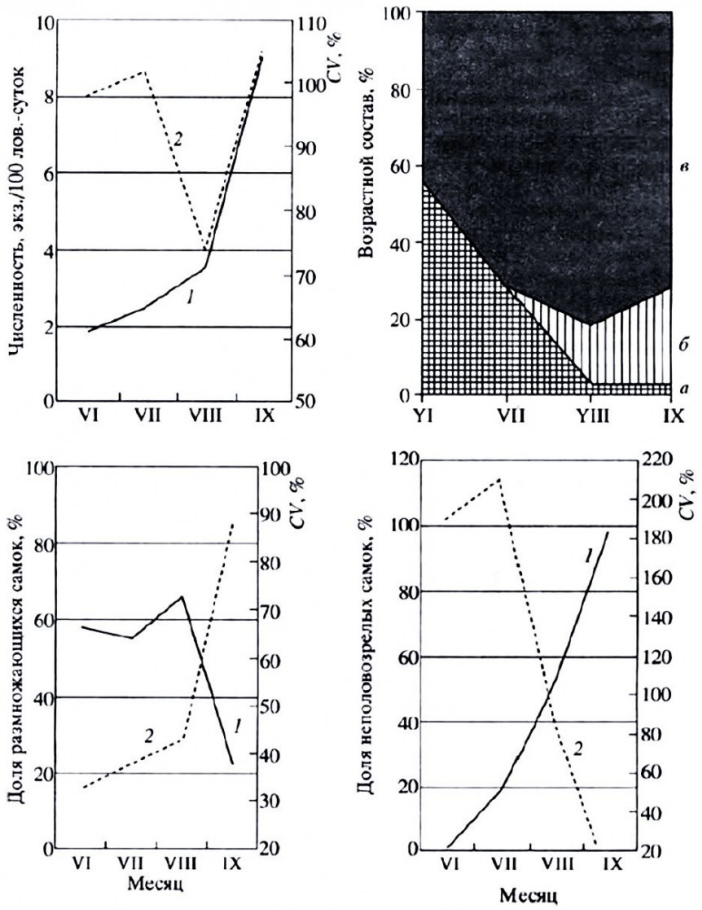


Рис. 1. Среднестатистические значения демографических характеристик популяции рыжей полевки в ельниках-зеленомошниках: 1 – показатель, 2 – коэффициент вариации; а – перезимовавшие особи, б – в возрасте 3–6 мес., в – в возрасте 1–2 мес.

Fig. 1. The average values of demographic characteristics of the bank vole population in spruce-mosses: 1 – indicator, 2 – coefficient of variation; a – overwintered individuals, b – at the age of 3–6 months, в – at the age of 1–2 months

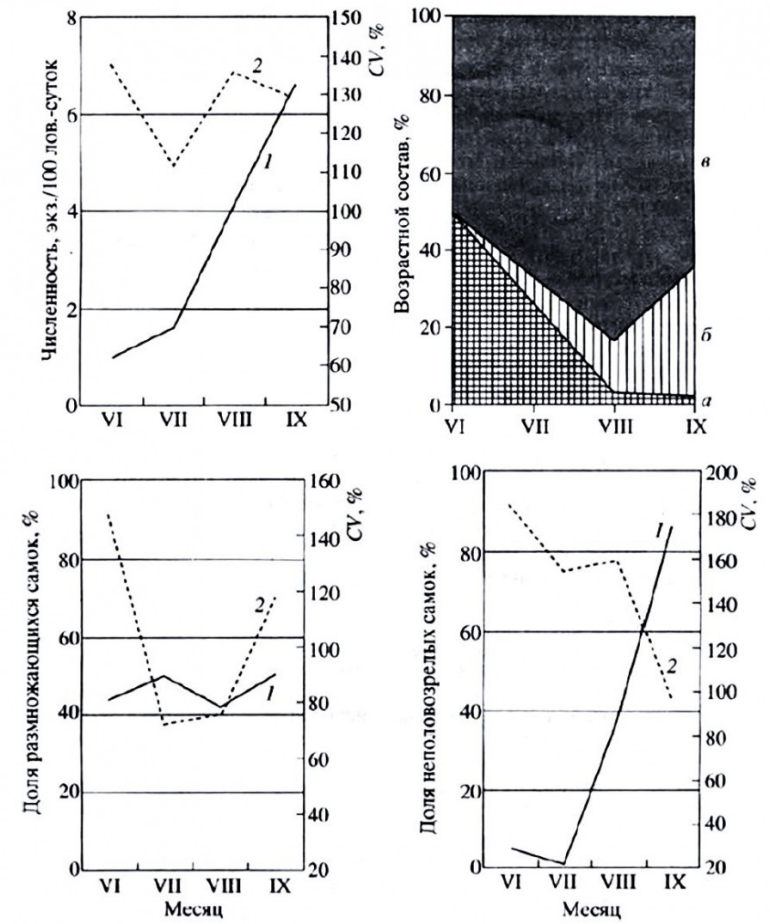


Рис. 2. Среднестатистические значения демографических характеристик популяции рыжей полевки во вторичных лиственных и смешанных лесах (обозначения, как на рис. 1)

Fig. 2. Average values of demographic characteristics of the bank vole population in secondary deciduous and mixed forests (designations as in Fig. 1)

Наибольшая доля размножающихся самок рыжей полевки как в оптимуме, так и на периферии ареала наблюдается в начале репродуктивного периода (см. рис. 1б). К осени она и в Карелии, и в Удмуртии (Тупикова, Коновалова, 1971) постепенно снижается, как, впрочем, и доли половозрелых самцов. Однако средняя за сезон размножения доля половозрелых самцов и самок для карельской популяции оказалась достоверно выше, чем в оптимуме ареала: 56.3 % против 36.3 %. Это с очевидностью свидетельствует о характерной для периферии ареала компенсаторной интенсификации репродукции.

Согласно полученным данным (см. рис. 1, 2), возрастной состав популяции также находится в прямой зависимости от сроков начала и окончания размножения, а также от интенсивности репродукционного процесса в течение лета. Возрастная структура – один из важнейших показателей популяции. Она формируется под действием процессов размножения и смертности, подвержена сильным колебаниям, но и сама в значительной степени определяет направление и интенсивность этих процессов. В условиях северной периферии ареала за один сезон размножения население рыжей полевки практически полностью обновляется, и лишь единичные зверьки доживают до двух лет.

Результат различной репродуктивной стратегии популяций определяет основные отличия в их возрастной структуре (см. рис. 1 *а-в*). На северной периферии ареала размножение начинается позже, поэтому до середины мая в уловах присутствуют исключительно перезимовавшие полевки (рис. 1 *а*). В июне здесь появляются прибылые зверьки, но доля их не превышает 50 %, тогда как в условиях оптимума (в

Удмуртии) она достигает 70 %. Далее вплоть до сезонного пика их численность как в условиях периферии, так и в оптимуме ареала возрастная структура популяции остается неизменной (рис. 1 *б-в*). В условиях Карелии к осени значительная часть молодых полевок становится половозрелой и принимает участие в размножении, а это приводит к снижению жизнестойкости и повышенной смертности в осенне-зимний период. Именно поэтому весенняя численность зверьков из года в год удерживается здесь на низком уровне. Кроме того, у малого числа перезимовавших самок рождается соответственно меньшее число детенышей, что в совокупности с неустойчивой погодой в этих регионах приводит к увеличению смертности полевок первых пометов. Поэтому число зверьков первых генераций, достигших половой зрелости в год рождения в условиях периферии ареала, еще больше снижается, а ведь именно они и перезимовавшие полевки определяют сезонную динамику популяции.

Что же касается различной в условиях оптимума и периферии ареала смертности зверьков в зимний период, то она, скорее всего, связана с различиями в возрастной структуре населения в конце репродуктивного периода, в частности с долей половозрелых 3–6-месячных самок (см. рис. 1).

Анализ цикличности изменения демографических характеристик

При рассмотрении многолетних рядов численности популяций рыжей полевки из различных частей ее ареала возникает вопрос: носят ли наблюдаемые колебания случайный характер или в них скрыты некоторые закономерности? Для обнаружения скрытых периодических компонент и отделения систематической составляющей от случайных флуктуаций над исходными рядами наблюдений проведена процедура их преобразования и сглаживания. Затем для выявления скрытых периодичностей многолетние ряды подверглись спектральному анализу.

Полученные нами спектрограммы позволяют заключить, что изменения численности населения полевок в Карелии, так же как, впрочем, и в Удмуртии, носят закономерный, но неоднозначный характер и что хотя изменения численности населения полевок близ северных границ распространения, как и в оптимуме ареала, характеризуется двумя отчетливыми пиками, этим, пожалуй, и исчерпывается их схожесть. Если в Удмуртии, т. е. в условиях оптимума ареала, максимальный пик спектральной плотности расположен в области частот, близких к трем годам (многолетний цикл), а второй, более низкий, соответствует периоду, близкому к одному году (и, следовательно, описывает сезонную ритмику), то в Карелии, на северной периферии ареала, первый пик, так же, как второй в Удмуртии, соответствует сезонному ритму с периодом, близким к одному году. Второй же пик, отмеченный для северной периферии ареала, имеет гораздо более длительный период, расположенный в области 1–4 года (многолетний цикл). Максимальный же по высоте пик спектральной плотности имеет здесь более длительный период, расположенный в области 2–4 года (многолетний цикл). Кроме того, в спектрограмме популяции карельских стационаров превышение значения максимальной спектральной плотности над плотностью на других частотах составляет 1.6 раза, тогда как для оптимальной удмуртской популяции оно составляет более 3 раз (см. рис. 2а, б). Это дает основания считать, что для периферических популяций свойственна менее выраженная как сезонная, так и многолетняя составляющая. При этом различия в спектрограммах удмуртской и карельской популяций статистически вполне достоверны (критерий Вальда – Вольфовица $Z = 5.8, p = 0.0001$). Наличие же в динамике карельских популяций существенных спектральных плотностей в периоды, следующие за вторым пиком, свидетельствуют о том, что в ее динамике присутствуют колебания длительностью более 5 лет. Эти изменения нельзя объяснить влиянием только эндогенных факторов, так что, вероятнее всего, они связаны с совокупным воздействием кормовой базы, погодных и климатических факторов, нельзя исключить и влияния хищников.

Фазы многолетнего популяционного цикла

Как показали результаты проведенных исследований, для рыжей полевки, как и для других представителей мелких лесных грызунов, вполне можно считать характерными циклические изменения численности и соответствующих параметров демографической структуры населения (Krebs, Myers, 1974; Hansson, Henttonen, 1985; Жигальский, 2012). Вместе с тем и нами (Ивантер, 1975, 1981, 2018; Ivanter, Osipova, 2000), и рядом других авторов (Fuller, 1969; Башенина, 1977; Hansson, 2002) были выявлены и нециклические популяции, причем находящиеся, как правило, на периферии видового ареала. Однако следует подчеркнуть, что даже там, где популяции, казалось бы, однозначно имеют способность к строго ритмическим флуктуациям, чрезвычайно редки реальные случаи проявления правильных по амплитуде и частоте циклов (Ивантер, Жигальский, 2000). При этом принято считать, что циклические популяции регулируются главным образом внутрипопуляционными механизмами, а нециклические – в основном внешними факторами. Нельзя исключить и совместного экзо- и эндогенного влияния (Ивантер, 1975, 1981, 2019; Роговин, Мошкин, 2007; Hansson, Henttonen, 1985). Кроме того, как установлено рядом авторов, в оптимальных частях ареала внутрипопуляционные факторы играют главную роль в регулировании численности грызунов, изменения которой в результате почти не зависят от погодных и кормовых условий (Chitty, 1960; Christian, 1963; Кошкина, 1974; Poulet, 1996). В пессимальной же зоне, в частности у северных границ распространения, возрастает роль внешних, экзогенных факторов, таких как глубина снежного покрова и сроки его разрушения, время наступления весны, весенние возвраты холодов, погодные условия в марте – апреле, урожай кормов и др. (Ивантер, 1981; Ivanter, Osipova, 2000). На материалах многолетних наблюдений в Карелии мы, помимо решения прочих задач, попытались оценить распределение эффектов эндо- и экзогенных воздействий на динамику популяции рыжей полевки, обитающей на Северо-Западе России. Некоторые результаты этих исследований приводятся ниже.

На рис. 3 показаны полученные в Приладожье (Каркинский стационар в национальном парке «Ладожские шхеры» Карелии) данные по изменениям численности рыжих полевок на протяжении 50 лет (1965–2014 гг.). Эти материалы свидетельствуют о значительной амплитуде годовых колебаний численности вида. Максимальные показатели превышают минимальные в несколько десятков раз, причем даже за смежные годы численность ее изменялась в 10–20 раз. Подъемы численности, которым соответствовали среднегодовые показатели отлова в пределах 3–8 экз. (а однажды, в 1990 г., даже в 16) на 100 ловушко-суток, наблюдались в 1966, 1973, 1979, 1982, 1989–1990, 2003 гг.), т. е. с интервалом в 2–13 лет, а глубокие депрессии (0.1–0.8 экз. на 100 ловушко-суток) – в 1967–1968, 1971–1972, 1974–1975, 1979, 1987–1988, 1991–1992, 2003, 2004, 2007–2008 гг. Продолжительность пика – 1–2, а глубоких депрессий – 2–3 года. Общая длительность цикла – от 3 до 15 лет. Таким образом, по всем параметрам обитающую в нашем регионе на северном пределе ареала популяцию рыжей полевки следует отнести к нециклическим. Она характеризуется также общей невысокой численностью, резкими неритмичными, с высокой амплитудой колебаниями, свидетельствующими о крайней неустойчивости популяции и ее высокой чувствительности к внешним воздействиям.

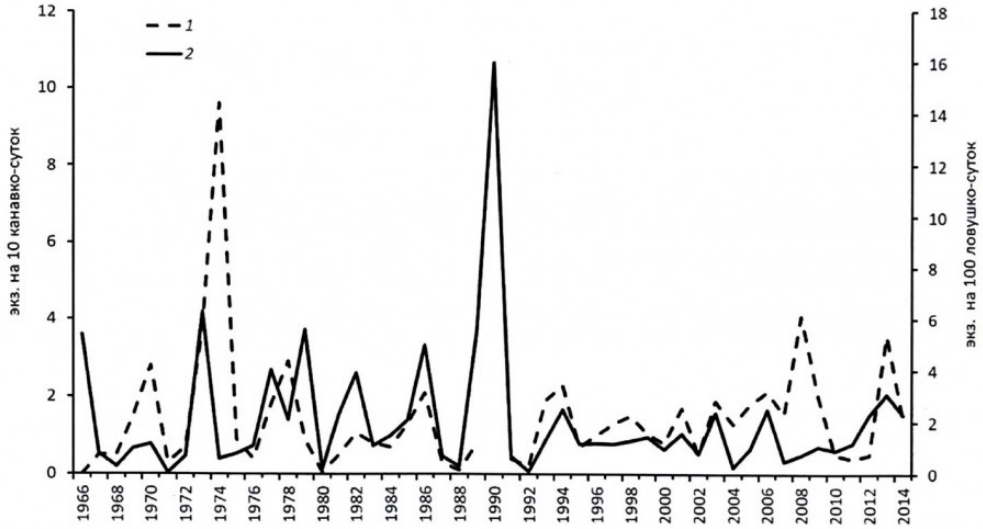


Рис. 3. Многолетняя динамика численности рыжей полевки на территории Национального парка «Ладожские шхеры» (Питкярантский р-н Карелии): 1 – линии давилок; 2 – ловчие канавки

Fig. 3. Long-term dynamics of the bank vole population on the territory of the Ladozhskiye Shkhery National Park (Pitkyarantsky district of Karelia): 1 – trap lines; 2 – trap grooves

Анализ собственных и литературных данных позволяет сделать заключение об отсутствии полной синхронности в колебаниях численности рыжей полевки даже в различных пунктах одного региона (рис. 4), тем более нет ее в различных частях видового ареала. Сопряженность хода динамики численности удается подметить только для Лапландии и Карелии, но и здесь она не полная. На остальной территории аналогий еще меньше. Не совпадают по годам подъемы и падения численности, различна амплитуда колебаний, неодинакова длительность цикла и отдельных его фаз. Нередко одни и те же годы (например, 1940, 1949, 1953, 1955, 1959, 1963, 1971, 1980, 1990, 2006, 2010 и др.) оказываются в разных географических пунктах то периодами глубоких депрессий, то высоких пиков. Даже по отдельным частям таких сравнительно однородных территорий, как Карело-Мурманский край или Восточная Фенноскандия, годы высокой (и низкой) численности не всегда совпадают и численность часто изменяется в противоположных направлениях.

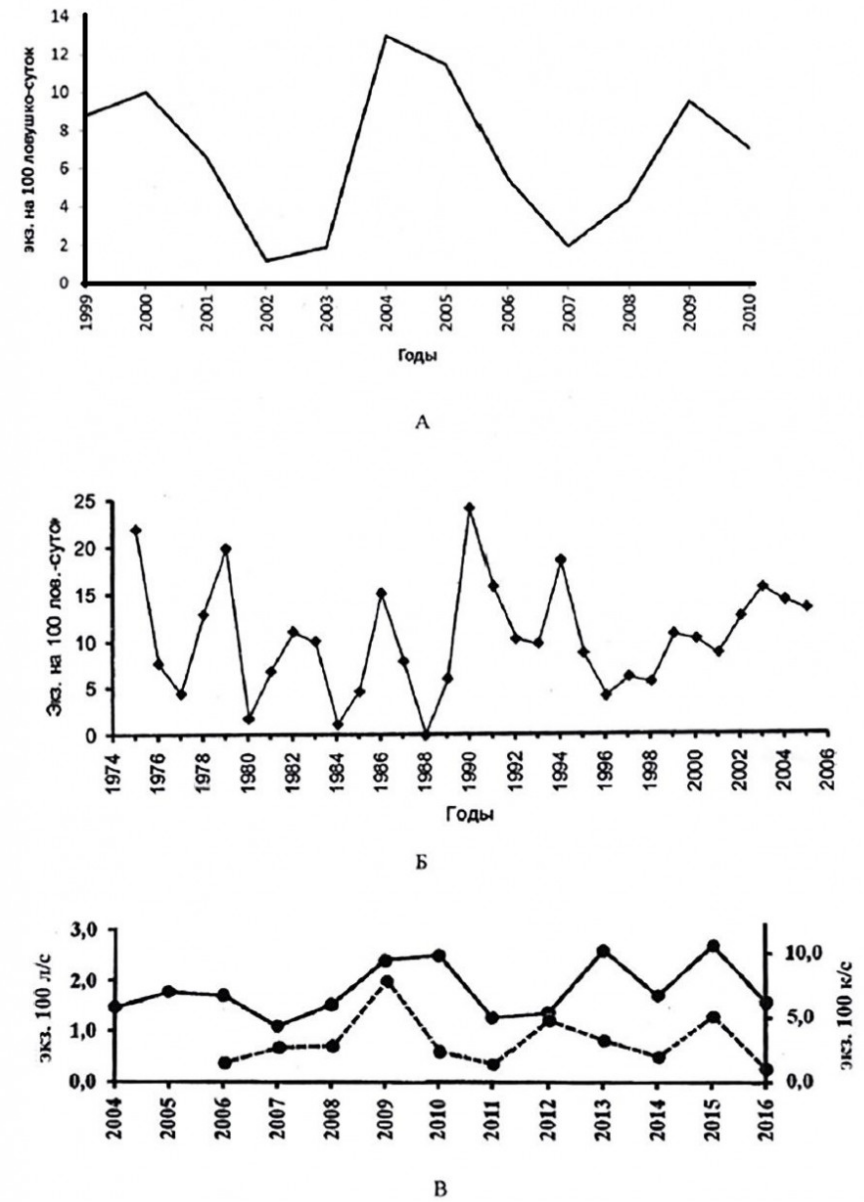


Рис. 4. Изменения численности рыжей полевки по данным учетов в заповедниках «Кивач» (А), «Костомукшский» (Б) и заказнике «Каскеснаволокский»
Fig. 4. Changes in the number of bank vole according to the records in the reserves "Kivach" (A), "Kostomukshsky" (Б) and the reserve "Kaskesnavoloksky"

Все это затрудняет выделение «зон сходной динамики численности» рыжей полевки и дифференциацию ее циклов на «большие» и «малые», как сделано для ряда других видов мышевидных грызунов (Виноградов, 1934; Башенина, 1962). Свойственные каждой из рассмотренных популяций отчетливые вспышки численности соответствуют, по-видимому, «малым волнам». Они имеют локальный характер, не проявляют широкой географической синхронности и четкой периодичности и вызываются местными причинами. Для них не удается подметить общей закономерности не только на протяжении всего ареала, но даже в пределах какой-либо одной достаточно большой его части, например среднетаежной подзоны европейского Северо-Запада. Что же касается «больших волн» в виде четких 9–11-летних циклов, охватывающих обширные пространства, то их существование у рыжей полевки остается недоказанным.

Также не решен вопрос о закономерных географических отличиях в размахе годовых колебаний численности. По мнению большинства зоологов (Фалькенштейн, 1939; Наумов, 1945, 1972; Новиков, 1956; Ходашева, 1966 и др.), амплитуда динамики

численности лесных полевок увеличивается на периферии ареала, в частности по мере движения с юга на север. Наименее устойчива численность рыжей полевки в северной тайге, где она зависит уже не только от обилия корма, но и от непосредственного воздействия погодных условий (Ходашова, 1966). Напротив, в зоне оптимума численность рыжих полевок характеризуется высоким уровнем и устойчивостью, т. е. относительно малыми амплитудами колебаний по годам и сезонам (Тупикова, Коновалова, 1971). Совершенно противоположного взгляда придерживаются Н. В. Башенина (1962, 1972), В. Л. Голикова и Н. И. Ларина (1966). С их точки зрения, максимальные амплитуды колебаний численности присущи оптимальной части ареала, где вид процветает, а в условиях пессимума высота и частота подъемов уменьшаются.

Попытаемся разрешить этот вопрос на основе следующих фактов. В нашем распоряжении имеются собственные и литературные данные об уровне и амплитуде годовых колебаний численности рыжей полевки, относящиеся к разным частям ареала. Если распределить эти регионы по зонам оптимума и пессимума, то в первую попадают Удмуртия (средний за ряд лет показатель летне-осенней численности 12.0 экз. на 100 ловушко-суток, размах колебаний в среднем 1:8), Окский заповедник (12.1; 1:12), Тульская обл. (22.0; 1:8), Эстония (34.0; 1:3.3), южнотаежные леса Кировской обл. (17.8; 1:1.6), Приокско-Террасный заповедник (15.1; 1:10), Таллермановское лесничество (13.2; 1:15) и Московская обл. (13.0; 1:5.5), а в зону пессимума – Лапландия (7.2; 1:29), Карелия (2.2;; 1:35), Печоро-Илычский заповедник (6.4; 1:28), Татария (4.7: 1:18), Северный Урал (1,8, 1:16), Кемеровская обл. (2.2; 1:25) и, наконец, Северная Финляндия (1.2; 1:22). Все приведенные материалы говорят о том, что в зоне пессимума размах колебаний численностирыжей полевки, как правило, выше, чем в зоне оптимума. В первом случае плотность популяции изменяется по годам в 16–35 раз, во втором – в 1.6–10 раз. Это свидетельствует в пользу представления о более устойчивой численности вида в условиях увеличения высоты и частоты подъемов на периферии ареала. Находящаяся в условиях пессимума популяция сильно разрежена и не всегда способна достаточно эффективно реализовывать внутрипопуляционные авторегуляторные механизмы, призванные корректировать и смягчать действие внешних факторов. В то же время в зоне оптимума она существует в стабильно благоприятных условиях, вооружена более совершенными и эффективными адаптивными механизмами, приводящими плотность населения в соответствие с «емкостью угодий», и численность ее поэтому более высока и устойчива.

Для выяснения причин изменений численности рыжих полевок мы сопоставили отдельные годы исследований, сгруппировав их по уровню численности популяции (табл. 1). Анализ приведенных материалов позволяет заключить, что среди всего многообразия факторов, определяющих экологическую обстановку года, наиболее существенны для роста численности полевок сроки наступления весны, температура и сумма осадков в конце весны – начале лета и урожай семян хвойных деревьев. Годы высокой летне-осенней численности отличались ранним наступлением весенних явлений, теплой и умеренно влажной погодой в мае и хорошим урожаем семян сосны и ели в предшествующую осень. Размножение популяции проходило на этом фоне особенно интенсивно. Уже в июне в него вступали прибылые ранних выводков, благоприятная погода способствовала лучшей выживаемости молодняка, и численность полевок к концу лета резко возрастала. Наоборот, в годы с поздней, затяжной и холодной весной размножение начиналось позднее и протекало при неблагоприятных трофических условиях (неурожай семян, слабая вегетация и выгорание зеленой растительности в связи с недостатком влаги в июне – июле). В результате оно отличалось низкой интенсивностью и не компенсировало высокой смертности молодняка. Значительное число лет наблюдений позволило провести дисперсионный анализ влияния различных факторов на летне-осеннюю численность рыжей полевки (табл. 2). Вычисленные этим методом показатели свидетельствуют о том, что каждый из факторов в отдельности, кроме трех, не оказывает решающего воздействия на рост численности полевок. Исключение составляют три фактора – среднесуточная температура мая, сроки наступления весны и урожай семян сосны,

сила влияния которых достаточно велика (35–61 %) и статистически достоверна (p > 0.95). Это позволяет рассматривать их в качестве ведущих, но далеко не единственных в комплексе причин, определяющих рост численности рыжих полевок в Карелии. Вместе с тем следует иметь в виду, что совпадение хода численности полевок с урожайностью семян сосны может быть обусловлено не столько значением последних в питании грызунов (т. е. прямой причинной связью), сколько тем, что оба эти явления контролируются одними и теми же экологическими факторами (прежде всего метеорологическими) и поэтому изменяются параллельно, хотя непосредственно между собой не связаны.

Таблица 1. Экологическая характеристика периодов низкой, средней и высокой летне-осенней численности рыжей полевки в заповедниках и национальных парках Карелии

Показатель	Годы низкой численности	Годы средней численности	Годы высокой численности
Численность полевок (экз. на 100 ловушек)	0.5 (0.1–0.8)	1.7 (1–2.5)	4.6 (3.1–8.1)
Среднесуточная температура (°C):			
апреля	1.2 (-0.3...+4.4)	2.6 (0.9–5.0)	1.3 (-4...+3.6)
мая	6.3 (4.5–8.2)	8.1 (5.6–9.9)	9.0 (5.9–12.2)
июня	14.3 (11.7–16.6)	13.3 (10.5–15.2)	12.9 (11.4–16.0)
июля – августа	15.3 (13.8–18.6)	15.5 (13.0–17.7)	14.9 (13.9–16.1)
октября предшествующего года	3.6 (0.2–6.0)	3.0 (0–6.9)	3 (0.4–4.4)
ноября предшествующего года	-2.7 (-4.6...+1.3)	3.0 (0–6.9)	3.0 (0.4–4.4)
предшествующей зимы	-8.4 (-13.7–4.4)	-9.5 (-12.4–12.1)	-9.1 (-14.7–3.7)
Дата установления устойчивого снежного покрова	26.11 (25.10–12.01)	18.11 (1–26.11)	19.11 (29.10–25.11)
Глубина снега в январе – феврале (см)	37.6 (6–54.5)	47.1 (22–71.5)	42.5 (8.5–64.5)
Число дней с образованием приземной ледяной корки	6.4 (1–11)	2.9 (0–7)	1.4 (0–2)
Дата разрушения снежного покрова	1.04 (24.03–21.04)	3.04 (17.03–18.04)	1.04 (18.03–12.04)
Сумма осадков (мм):			
за апрель – июнь	128.8 (70.9–200.2)	129.2 (74.3–170.5)	141.5 (96.9–221.9)
за июль – август	148.5 (97.3–254.4)	129.0 (60.4–242.5)	148.9 (87.6–235.6)
Урожай семян в предшествующем году (баллы):			
ели	1.8 (0–3.7)	1.3 (0–2.6)	2.2 (0–2.6)
сосны	1.5 (0–2.9)	1.8 (0–3.1)	2.9 (2–3.3)

Таблица 2. Дисперсионный анализ влияния различных факторов на летне-осеннюю численность рыжей полевки Карелии

Фактор	Показатель силы влияния ($\eta 2$)	Критерий Фишера (F)	Доверительная вероятность (P)

Среднесуточная температура:			
апреля	0.11	0.9	< 0.95
мая	0.61	15.7	> 0.999
июня	0.23	3.1	< 0.95
Сумма осадков за апрель – июнь	0.08	0.8	< 0.95
Сроки наступления весны (по разрушению снежного покрова и переходу температур через 0 и 5 °C)	0.35	4.3	> 0.95
Глубина снежного покрова в предшествующую зиму (январь – март)	0.04	0.5	< 0.95
Среднесуточная температура декабря – февраля	0.06	0.6	< 0.95
Урожай семян за предшествующий год:			
ели	0.03	0.5	< 0.95
сосны	0.41	5.6	> 0.95
Урожай ягод черники и брусники	0.02	0.4	< 0.95
Урожай грибов	0.01	0.3	< 0.95

Связь численности с осадками более сложная и неоднозначная, отчего она и не улавливается дисперсионным методом. Для полевок, по-видимому, одинаково неблагоприятны как слишком засушливые годы (1959, 1961, 1967, 1965, 1972, 2004) с суммой осадков за апрель – июнь менее 75 мм, так и дождливые с суммой осадков более 150 мм (1967, 1974, 1996, 2002, 2012), особенно если дождливая весна характеризуется одновременно низкими температурами. Например, в годы с суммой осадков за апрель – июнь более 150 и менее 110 мм отлов зверьков составил в среднем 1.4 и 1.6 экз. на 100 ловушко-суток, а в годы с суммой в пределах 110–150 мм – 2.7. Что же касается остальных рассмотренных факторов, то необнаружение их влияния методом дисперсионного анализа отнюдь не означает отсутствие такового в действительности. Эти факторы действуют во взаимосвязанном комплексе, представляют собой сложное неоднозначное явление, и каждый из них в отдельности не способен вызвать эффект, достаточно сильный для того, чтобы его можно было уловить формальным статистическим приемом. Тем не менее они способны ослаблять или усиливать действие решающих факторов, а иногда и сами становятся таковыми.

Все рассмотренные факторы определяют в основном рост населения полевок, обеспечивая реализацию высокого потенциала размножения популяции, и обусловливают подъемы и пики численности. В известной мере они могут способствовать и падению численности, препятствуя вступлению в размножение прибылых зверьков, увеличивая их смертность, сужая репродуктивный период и т. д. В то же время спады численности могут происходить и в благоприятных условиях – при обилии корма и хорошей погоде. Это наблюдается в годы высокой весенней плотности популяции, когда, несмотря на оптимальную экологическую обстановку, размножение зверьков проходит с низкой интенсивностью вследствие действия внутрипопуляционных адаптивных механизмов. Их тормозящее действие проявляется еще в год пика численности, в конце репродуктивного периода, вызывая более раннее, чем в годы депрессий, затухание размножения. Но особенно отчетливо проявляется оно в мае – июле следующего года.

Вместе с тем необходимо иметь в виду, что в условиях Карелии, как и в большинстве других регионов европейского Северо-Запада, где плотность популяции рыжей полевки сравнительно невысока, действие авторегуляторных внутрипопуляционных механизмов проявляется гораздо слабее, чем в условиях

стабильно высокой плотности населения вида. Они обнаруживаются в таежных популяциях лишь в годы наиболее резких подъемов численности, а в остальное время динамическое равновесие между численностью зверьков и ресурсами местообитания достигается без участия этих процессов. Подъемы численности контролируются тогда внешними факторами и эмиграцией, а потери компенсируются высокой репродуктивной способностью популяции.

Стабильно низкая численность снимает необходимость в специфических механизмах, сдерживающих рост населения посредством подавления созревания молодняка, как это имеет место в ситуациях высокой плотности. Наоборот, главной задачей популяции становится реализация максимального потенциала размножения для обеспечения пополнения в условиях все возрастающей убыли.

К сказанному выше остается добавить результаты предпринятого нами на основе многофакторного дисперсионного анализа все тех же материалов из Северо-Восточного Приладожья специального исследования механизмов, контролирующих плотность и структуру популяции рыжей полевки с определением иерархии вкладов разнообразных экзо- и эндогенных факторов в динамику ее численности (Ивантер, 1975). Как показывают данные табл. 2, доля объяснимой влиянием экзогенных и эндогенных факторов дисперсии для группы зимовавших полевок в июне равна 98 %, т. е. всего 2 % изменчивости их численности в этот месяц определяется действием каких-то других причин. Поголовье перезимовавших животных в июне определяют погодные условия (80 % контролируемой дисперсии), среди которых доля объяснимой дисперсии, связанная с колебаниями количества осадков и температуры воздуха в сентябре и октябре предшествующего года, составляет 35 %. На долю изменений погодных условий в апреле и мае приходится 27 % общей дисперсии, а воздействие метеорологических факторов на численность перезимовавших полевок с декабря пор февраль не превышает 18 %. Толщина снежного покрова с января по март менее чем на 1.5 % определяет численность перезимовавших зверьков, но с ноября по февраль этот фактор вносит в модификацию зимней выживаемости более половины объясняемой дисперсии (48 % из 91.7 %). Причем во всех случаях увеличение толщины снежного покрова вызывает снижение смертности полевок в осенне-зимне-весенний период.

Второй по степени воздействия фактор, определяющий смертность, – погодные условия сентября и октября (они объясняют 24 % дисперсии), и лишь 20 % общей изменчивости приходится на колебания количества осадков и температуры воздуха с декабря по март. Кормовые условия, так же как численность и экологическая структура населения, в июне оказывают весьма слабое воздействие на обилие и выживаемость. Структура и численность поголовья полевок осенью предыдущего года тоже влияют на выживание зверьков, но могут определять его лишь на 4 %, тогда как поголовье полевок в июне – на 18 %.

Интенсивность репродукции и участие в ней прибылых полевок

В идеале интенсивность размножения полевок всех возрастов в июне не ограничена. Однако в действительности она реализуется лишь частично. И если перезимовавшие самки практически все участвуют в размножении, то из молодых – только принадлежащие к ранним выводкам. При этом и они размножаются не все, так что степень участия их в репродукции – важнейшая переменная величина, определяющая численность популяции и ее благополучие.

В июле средняя многолетняя численность полевок возрастает с 2 до 3 на 100 ловушко-суток. При этом, казалось бы, такие небольшие ее изменения не могут привести к существенным последствиям, но, как видно из табл. 1, их вполне достаточно для того, чтобы значительно перестроить распределение эффектов воздействующих факторов. В июле основное влияние на популяционные процессы оказывает состояние самой популяции, ее численность и структура. Перезимовавшие зверьки составляют в это время 28 % от общего числа полевок, и все они участвуют в размножении. Наиболее многочисленна группа 1–2-месячных животных. Ее доля

достигает 72 %, но в размножении принимает участие только 45 % зверьков. Несмотря на существенные различия в численности, потенциальный рост популяции примерно в равной степени обеспечивается животными обеих возрастных категорий.

Перезимовавшие же зверьки по-прежнему все участвуют в размножении, репродуктивная активность 1–2-месячных самок (доля размножающихся) во многом определяется той обстановкой, в которой они живут. Большая доля неконтролируемой дисперсии, вероятно, связана с тем, что в период быстрого популяционного роста вступление в репродуктивный процесс молодых зверьков в значительной степени определяется случайными сочетаниями внутренних свойств популяции и внешних факторов (популяция в это время реагирует даже на малые изменения условий существования). Наиболее значимое воздействие (39 %) на размножение молодых полевок оказывает общая численность популяции в июне. Ее увеличение приводит к снижению доли участвующих в размножении молодых самок. Причем вклад самок в эти процессы можно оценить в 35 %, а самцов – только в 14 %. В данном случае, скорее всего, имеет место не прямое влияние численности самцов на репродуктивную активность самок, а какой-то опосредованный или параллельный процесс. Погодные условия могут внести не более 7 % в изменчивость процессов размножения самок. В июле на репродуктивную их активность статистически достоверно влияют количество осадков в мае и июне и среднемесячные температуры воздуха в июле. В целом же из всех рассмотренных показателей предшествующего состояния популяции лишь численность перезимовавших самок в июне оказывает тормозящее влияние на процессы размножения молодых самок.

Половое созревание прибылых самок в июле в еще большей степени определяется численностью и возрастным составом полевок в этом месяце (эндогенные факторы настоящего времени): доля названной группы факторов в объясняемой дисперсии достигает 64 %. Если относительное количество беременных и кормящих самок испытывает на себе наибольшее воздействие со стороны общего обилия зверьков в июле и доли среди них перезимовавших самок, то процент в популяции неполовозрелых самок главным образом связан с численностью 1–2-месячных зверьков (чем многочисленнее молодые полевки, тем больше среди них неполовозрелых). Вклад изменений числа молодых зверьков в контролируемую дисперсию составляет 41 %. Перезимовавшие же животные оказывают заметно меньшее влияние на вступление в репродукцию молодых самок: эффект от изменений их числа близок к 10 %. Погодные условия (температура воздуха и количество осадков) в июле, как и предыстория популяции (численность и демографический состав населения в июне), очень слабо влияют на процессы полового созревания молодых самок.

Определяющими половое созревание 1–2-месячных самцов, как и репродуктивную активность самок этого возраста, являются эндогенные факторы: доля связанной с ними объясняемой дисперсии составляет 71 % (из общих 83 %). При этом если на половое созревание самок основное воздействие оказывают состояние и уровень численности в настоящий момент, то у самцов наибольшая часть дисперсии (41 %) приходится на предшествующие популяционные ситуации (см. табл. 2). Наиболее существенную роль в этой группе факторов играют численность перезимовавших и молодых самцов и общая доля размножающихся самок в июне. Среди популяционных показателей, характерных для настоящего момента, основное влияние на половое созревание самцов оказывает численность молодых самцов и самок (22 % и 30 % дисперсии приходится на эти группы). Возрастание эффектов предшествующих популяционных ситуаций, по сравнению с влиянием состава и обилия населения в данный момент, вызвано тем, что самцы гораздо раньше начинают реагировать на изменение плотности и связанные с ними популяционные процессы (снижая скорость полового созревания и активность участия в размножении). Погодные условия оказывают незначительное влияние на половое созревание самцов. Их воздействие на репродуктивные функции молодых самцов и самок не превышает 10 %.

Распределение факторов по их воздействию на популяционные показатели размножающихся и неполовозрелых самцов и самок в июле аналогично их распределению для 1–2-месячных полевок. В августе численность популяции возрастает до 4 экз. на 100 ловушко-суток (см. рис. 3, 4). Население полевок состоит в это время из трех возрастных групп: перезимовавшие и прибылые 3–6 и 1–2-месячного возраста, но наиболее многочисленны самые молодые полевки (более 85 % общего поголовья). Возрастает по сравнению с июлем и репродуктивная активность этих звеньев; доля размножающихся среди 1–2-месячных самок становится равной 57 %, самцов – 39 %. Самая малочисленная группа – перезимовавшие (их доля в популяции всего 2 %). Невелико и поголовье животных раннелетних выводков (12 % в общем отлове). Несмотря на то что все самки данных возрастных групп принимают участие в размножении, их вклад в популяционный прирост населения не превышает 20 %, поэтому изменения общей численности популяции в августе обусловлены главным образом либо включением, либо исключением из размножения молодых самок.

Как и в июле, интенсивность размножения 1–2-месячных полевок в августе во многом определяется эндогенными факторами. Однако если в июле она в основном была связана с численностью и структурой населения этого же периода, то в августе самый большой вклад в изменения репродуктивной активности вносят состав и обилие животных в предшествующие месяцы. В частности, при увеличении численности 1–2-месячных самок и самцов в июле снижается доля размножающихся самок в августе (часть дисперсии, объясняемой этим влиянием, равняется 27 %). Обнаруженное воздействие июльской численности молодых полевок на репродукцию популяции в августе имеет хорошо интерпретируемый биологический смысл: чем больше молодых зверьков было в июле, тем, естественно, больше молодых зверьков будет в августе. Эти животные по крайней мере на месяц старше тех, которые родились в июле и в августе могли приступить к размножению.

Половое созревание молодых полевок и вступление их в размножение блокируется более взрослыми животными. Уровень воздействия июльской численности перезимовавших на размножение молодых зверьков в августе ниже и не превышает 17 %, августовская плотность может объяснить лишь 16 % контролируемой дисперсии. Погодные условия еще меньше влияют на размножение молодых животных.

Вместе с тем это зависит и от времени наблюдений. Если в июле доля размножающихся прибылых самок в значительной степени определяется эндогенными факторами при явном преобладании воздействия предыстории популяции, то в августе влияние эндогенных механизмов выражено не столь значительно. При этом наиболее весом вклад обилия и структуры популяции в исследуемый момент. В данном случае максимальное регулирующее воздействие оказывает численность прибылых зверьков 1–2-месячного возраста. Доля дисперсии, объясняемая влиянием этих полевок, составляет 28 % из 31 % приходящихся на эту группу воздействий. Перезимовавшие полевки и 3–6-месячные зверьки, как и самые молодые, также замедляют скорость полового созревания 1–2-месячных самок, но степень их влияния не превышает 3 %.

Влияние предшествующих популяционных ситуаций (численность и состав популяции в июле) может быть оценено в 13 %, и практически все оно приходится на изменения, происходящие в группе 1–2-месячных полевок. Погодные условия, а среди них температура воздуха в июле (24 %) и августе (5.6 %), оказывают достаточно интенсивное тормозящее действие на половое созревание молодых самок; 49 % объясняемой дисперсии определяется действием погодных условий.

Половое созревание молодых 1–2-месячных самцов в августе подвержено влиянию предшествующих состояний популяции (их вклад в общую изменчивость 34 %), обилия и состава населения в настоящий момент (22 %) и погодных условий (28 %), а это означает, что воздействие случайных и неконтролируемых факторов не превышает 16 %. Из июльских характеристик популяции (предыстория) изменения численности прибылых самцов и самок оказывают наибольшее воздействие на скорость полового созревания молодых самцов (32 % и 34 %). В августе самой большой эффективностью обладают колебания численности молодых самцов (чем больше в

августе 1–2-месячных самцов, тем больше в них неполовозрелых). Температура воздуха в июле (15.9 %), августе (8.2 %) и количество осадков в августе (4 %) суммарно составляют 28 % из общей объясняемой дисперсии (83 %).

Общее количество участвующих в размножении и неполовозрелых самцов и самок находится под контролем всех анализируемых нами факторов. Распределение их эффектов приведено в табл. 2. Хорошо видно, что все общие для популяции показатели размножения определяются главным образом внутрипопуляционными факторами (их доля в общей дисперсии превышает 50 %), но вместе с тем по сравнению с июлем существенно возросла (до 27 %) роль погодных условий (температура воздуха и количество осадков в июле и августе).

Ход сезонных изменений численности рыжей полевки показан на рис. 3 и 4. При средней интенсивности размножения наибольшее число зверьков ловится в первой половине осени – в сентябре и начале октября, а нарастание численности проходит невысоким темпом. С мая по октябрь она увеличивается лишь в 8 раз. Еще медленнее растет численность в годы депрессий. С мая по октябрь улов возрастает не более чем в 5–6 раз, причем максимум его приходится на самые поздние сроки (вторая половина октября). В годы интенсивного размножения относительно немногочисленного весеннего поголовья (1966, 1970, 1973–1974, 1979, 1982, 1989, 2006, 2008, 2013) максимум отловов наступает уже в июле – августе, и численность популяции увеличивается к этому времени в 20–40 раз. В дальнейшем в связи с авторегуляторным торможением репродукции и возрастающей смертностью население полевок прогрессивно сокращается вплоть до ухода на зимовку.

Заключение

Как показали проведенные исследования, движению численности изучаемого вида на северном пределе распространения присущи более широкие, чем в оптимуме ареала, достигающие многих десятков крат амплитуды, аритмичность и полифакторная обусловленность многолетних флуктуаций. При этом основными механизмами регуляции численности популяций в этих условиях являются экзогенные, в основном погодно-фенологические (меньше – кормовые, межвидовая конкуренция или другие), факторы, отличающиеся аритмией, длительностью, а нередко и крайней экстремальностью.

Основные экологические черты и адаптивные комплексы, в частности характер и ход многолетней динамики численности вида, обусловленные жизнью на северной периферии ареала, отличаются значительной лабильностью и гармоничной согласованностью с плотностью и состоянием популяций, а также с внешними факторами среды. Вместо узких специальных приспособлений индивидуального ранга таежные виды реализуют широкие популяционные адаптивные комплексы, отличающиеся динамичностью и высокой скоростью компенсаторной перестройки.

Проведенные, в т. ч. и нами на примере рыжей полевки, исследования подтвердили известное положение о том, что в экологическом центре (оптимуме) ареала плотность популяции не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в большем диапазоне (Фалькенштейн, 1939; Наумов, 1945, 1972; Haldane, 1956; Новиков, 1956; Ходашева, 1966; Майр, 1968 и др.). Вслед за Д. Кристианом (Christian, 1970) мы склонны рассматривать это как приспособление к расселению вида в процессе его дальнейшей эволюции. В условиях пессимума популяция сильно разрежена, не обладает достаточно действенным популяционным контролем и численность ее лимитируется в основном внешними факторами.

Вследствие этого резкие флуктуации периферических популяций способствуют генетическому обороту (через популяционные волны) и обеспечивают эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию видом новых территорий, образованию новых популяций и даже видов. Периферические популяции – важнейшие эволюционные форпосты вида. Именно здесь разворачиваются главные эволюционные события, приводящие к адаптивному формообразованию и открывающие пути к дальнейшему расселению вида. Адаптация периферических популяций, как мы видели на примере и

рыжей полевки, и большинства других представителей мелких лесных млекопитающих, находится здесь в стадии становления, и то обстоятельство, что полной приспособленности так и не достигается, определяет постоянную готовность вида к микроэволюционным изменениям в ответ на изменения среды, т. е. в конечном счете страхует вид от вымирания, придает ему дополнительную стойкость посредством генетической и экологической лабильности.

Анализ полученных данных позволяет сделать однозначный вывод о том, что по крайней мере в условиях Восточной Фенноскандии численность рыжей полевки, как и большинства других мелких млекопитающих, обитающих у северных границ ареала, находится под контролем сложного сочетания целого ряда экзогенных и эндогенных факторов. Все они действуют в неразрывном комплексе, и выделить из них главные практически невозможно. К тому же результат их действия неоднозначен и зависит от состояния популяции, ее численности и структуры, а также от стадии цикла и особенностей биоценоза. Всю совокупность факторов среды вместе с плотностью популяции, ее организацией и «емкостью угодий» мы объединяем в понятие «экологическая ситуация» и считаем, что именно на нее, а не на отдельные экзо- и эндогенные факторы следует ориентироваться при прогнозировании и управлении численностью видов.

Отражая количественную сторону взаимоотношений популяций со средой, динамика численности представляет итог борьбы за существование в ее широком понимании. В оптимуме ареала это выражается в мобилизации стабилизирующих, и прежде всего авторегуляторных, механизмов. Иначе обстоит дало в таежной зоне, где многие виды, включая и рыжую полевку, находят северный предел распространения. Здесь численность популяций невысока и очень изменчива, во-первых, потому, что они недостаточно вооружены компенсаторными механизмами, в т. ч. внутрипопуляционными, и главное, не могут их реализовывать в условиях низкой плотности населения, а во-вторых, в связи с крайним непостоянством и аритмией внешних факторов, оказывающих на слабозащищенную популяцию многообразное, сильное и неоднозначное воздействие.

В связи с этим автоматизм и четкая периодичность флуктуаций сменяются на таежном Севере неправильным, «рваным» ритмом, отражающим неравномерные изменения всей экосистемы. Этим же можно объяснить расхождения в ходе движения численности у территориально и экологически близких популяций и отдельных родственных видов, в разной степени чувствительных к непосредственному влиянию внешних условий. Следовательно, и в данном случае процесс приспособления периферических популяций к экстремальным и изменчивым северным условиям идет не по пути стабилизации, что поставило бы их перед угрозой вымирания, а в направлении выработки максимальной экологической лабильности.

Библиография

Андреева Т. А., Окулова Н. М. Экологические предпочтения лесных полевок // Экология. 2009. № 2. С. 149–154.

Башенина Н. В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости . М.: Изд-во МГУ, 1962. 307 с.

Башенина Н. В. Основные пути адаптаций мышевидных грызунов : Автореф. дис. … д-ра биол. наук. Свердловск, 1972. 32 с.

Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов . М.: Наука, 1977. 355 с.

Бобрецов А. В. Динамика численности красной полевки (Clethrionomys Rutilus, rodentia) в Северном Преду ралье за полувековой период // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 9. С. 1115–1126.

Виноградов Б. С. Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов СССР . Л., 1934. 298 с.

Голикова В. Л., Ларина Н. И. Географические изменения уровня и динамики численности лесных мышевидных грызунов в европейской части СССР // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1966. Вып. 8. С. 92–131.

Жигальский О. А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоологический журнал. 2002. Т. 81, № 9. С. 1078–1106.

Жигальский О. А. Популяционные циклы рыжей полевки Myodes (Clrthrionomys) glareolus: связь с репродуктивным процессом // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13, № 5. С. 185–192.

Жигальский О. А. Динамика численности и структуры населения рыжей полевки (Myodes (Clethrionomys) glareolus) при зимнем и весеннем начале размножения // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 5. С. 619–628.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР . Л.: Наука, 1975. 249 с.

Ивантер Э. В. Динамика численности // Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. С. 245–267.

Ивантер Э. В. К популяционной организации политипического вида (на примере рыжей полевки) на северном пределе ареала // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2008. № 1. С. 39–50.

Ивантер Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала . М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 770 с.

Ивантер Э. В. К изучению динамики численности обыкновенной бурозубки (Sorex araneus) (опыт аналитического обзора состояния проблемы) // Зоологический журнал. 2019. Т. 98, № 8. С. 949-959.

Ивантер Э. В., Жигальский О. А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки на северном пределе ареала // Зоологический журнал. 2000. Т. 79, вып. 8. С. 976–990.

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

Кошкина Т. В. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1974. Вып. 8. С. 5–27.

Кутенков А. П. Тридцать лет работы стационаров по учету мелких млекопитающих в заповеднике «Кивач»: основные итоги и обсуждение результатов // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». Вып. 3. Петрозаводск, 2006. С. 80–106.

Лукьянова Л. Е. Средовые предпочтения рыжей полевки (Clethrionomys glareolus Schreber, 1780) в отличающихся биотопических условиях на охраняемой территории Среднего Урала // Экология. 2023. № 1. С. 46–57.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция . М.: Изд-во иностр. лит., 1968. 596 с.

Наумов Н. П. Географическая изменчивость динамики численности животных и эволюция // Журнал общей биологии. 1945. Т. 6, вып. 1. С. 113–126.

Наумов Н. П. Структура и саморегуляция биологических макросистем // Биологическая кибернетика. М.: Наука, 1972. С. 89–111.

Новиков Г. А. Еловые леса как среда обитания и роль в их жизни млекопитающих и птиц // Роль животных в жизни леса. М.: Изд-во МГУ, 1956. С. 21–304.

Окулова Н. М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита) . М.: Наука, 1986. 248 с.

Роговин К. А., Мошкин Н. П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журнал Общей биологии. 2007. Т. 68, № 4. С. 244–267.

Тупикова Н. В., Коновалова Э. А. Размножение и смертность рыжих полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1971. Вып. 10. С. 145–171.

Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. Ф. Определение возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1970. Вып. 9. С. 160–167.

Фалькенштейн Б. Ю. Некоторые эколого-географические закономерности динамики численности мышевидных грызунов // Защита растений. 1939. Т. 18. С. 13–21.

Ходашева К. С. О географических особенностей структуры населения наземных позвоночных животных // Зональные особенности населения наземных животных М.:

Наука, 1966. С. 7–37.

Якимова А. Е. Результаты мониторинга мелких млекопитающих в Средней Карелии // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 1. С. 67–80. DOI: 10.17076/bg642

Bjoernstad O. N., Stenseth N. C., Saittoh T., Lingjaerde O. C. Mapping the regional transition to cyclicity in Clethrionomys rufocanus: special densities andfunctional data analysis // Research in Population Ecology. 1998. Vol. 40. P. 77–84.

Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. Vol. 38, № 1. P. 99–133.

Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth // Physiol. Mammal. 1963. Vol. 1. P. 189–353.

Christian J. J. Social subordination, population density and mammalian evolution // Science. 1970. Vol. 168, № 3927. P. 248–294.

Fuller W. A. Changes in numbers of three species of small rodent near Great Stave Lake, n. w. t. Canada, 1964–1967, and their significance for general population theory // Ann. Zool. Fenn. 1969. Vol. 6, № 2. P. 113–144.

Haldane J. B. S. The relation between density regulation and natural selection // Proc. Roy. Soc. London. 1956. Ser. B. Vol. 145. P. 111–132.

Hansson L. Dynamics and trophic interactions of small rodents landscape or regional effects on spatial variation? // Oecologia. 2002. Vol. 130. P. 259–266. DOI: 10.1007/s004420100802

Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // Oecologia. 1985. Vol. 67, № 3. P. 394–402.

Henttonen H., Tast J., Viitala J., Kaikusalo A. Ecology of cyclic rodents in northern Finland // Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 1988. Vol. 25. P. 61–77.

Ivanter E. V., Osipova O. V. Population dynamics of Bank Vole in Eastern part of its distribution range // Polish J. Ecol. 2000. Vol. 48. P. 179–195.

Johannesen E. Brudevoll J., Jenstadt M. et al. Behavioral dominance of grey-side voles over bank voles in dyadic encounters // Ann. Zool. Fenn. 2002. Vol. 39. P. 43–47.

Johannesen E. Mauritzen M. Habitat selecti8on of grey-sided voles and bank voles in two subalpine populations in southern Norway // Ann. Zool. Fenn. 1999. Vol. 36. P. 215–222.

Krebs C. J., Myers J. H. Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res. London-New York, 1974. Vol. 8. P. 267–399.

Poulet A. R. The ecological basis of forecasting rodent outbreaks in a Sachelian // Acta Zool. Fennica. 1996. Vol. 47. P. 197–211.

Stenseth N.C., Bjornstad O.N., Saitoh T. A gradient from sta ble to cyclic populations of Clethrionomys rufocanus in Hokkaido, Japan // Proc. Royal Soc. L. 1996. V. 263. P. 1117–1126.

Torre I., Arrizabalaga A. Habitat preferences of the bank vole Myodes glareolus in a Mediterranean mountain range // Acta theriol. 2008. Vol. 53. P. 241–250.

Благодарности

Работа проводилась в плане выполнения Государственного задания Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

REGULRITIES AND FACTORS OF THE NUMBERS DYNAMICS OF THE BANK VOLE (MYODES GLAREOLUS SCHR.) IN THE PROTECTED TERRITORIES OF EASTERN FENNOSCANDIA

IVANTER Ernest Viktorovich *DSc, KarSC RAS (Petrozavodsk, Pushkinskaya st., 11), ivanter@petrsu.ru*

Keywords: area, fluctuations, optimum, pessimum of the vole, population density, cycle

Reviewer: N. Smirnov

Received on: 28 July 2023
Published on: 03 October 2023

Summary: Based on the materials obtained in the protected areas of Eastern Fennoscandia, we analyzed the course and factors of the long-term population dynamics (1958-2018) of the bank vole (Myodes glareolus Schr.) in the conditions of the northern border region of its distribution. It was established that the studied species is characterized here by a low number compared to the optimum of the area: 1.9 specimens for 100 traps per day, 1.7 – for 10 grooves per day. However, it continues to maintain a leading position in the total population of small mammals, accounting for 50.5% in catches by trap lines and about 10% in catches by grooves, where it is second only to the common shrew in number. Pronounced long-term population changes characterized by a significant amplitude of fluctuations and irregular alternation of short-term relatively high rises with very long and deep depressions were revealed. It was found that in contrast to the central optimal zone, where intrapopulation compensatory mechanisms play a significant regulatory role, on its northern periphery this function is performed by external, mainly weather-phenological factors, which differ in the conditions of the northern limits of the area by utmost extremity and non-rhythmic manifestation. The analysis of the obtained materials allows us to conclude that among all the significant factors determining the environmental situation of the year, the timing of the onset of spring, the temperature and the amount of precipitation in late spring and early summer, as well as the yield of coniferous seeds largely determining the feeding conditions of overwintering for the forest rodents are the most considerable.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

УДК 556.5+557.473.21

ВОЗМОЖНОСТЬ ПРИМЕНЕНИЯ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ДЛЯ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ВОДОТОКОВ С ВЫСОКОЙ ЦВЕТНОСТЬЮ ВОДЫ (НА ПРИМЕРЕ ПРИТОКОВ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА)

МАКАРОВА Елена Михайловна	*Институт водных проблем Севера – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра "Карельский научный центр Российской академии наук"(ИВПС КарНЦ РАН) (Россия, Республика Карелия, 185030, г. Петрозаводск, пр. Александра Невского, 50), emm777@bk.ru*
КАЛИНКИНА Наталия Михайловна	*доктор биологических наук, Институт водных проблем Севера – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра "Карельский научный центр Российской академии наук" (ИВПС КарНЦ РАН) (Россия, Республика Карелия, 185030, г. Петрозаводск, пр. Александра Невского, 50), cerioda@mail.ru*
САБЫЛИНА Альбина Васильевна	*кандидат химических наук, Институт водных проблем Севера – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра "Карельский научный центр Российской академии наук" (ИВПС КарНЦ РАН) (Россия, Республика Карелия, 185030, г. Петрозаводск, пр. Александра Невского, 50), nwpi.karelia@yandex.ru*

Ключевые слова: притоки Онежского озера, гидрохимический состав, бактериопланктон, оценка качества воды, метод главных компонент

Получена: 31 августа 2023 года
Подписана к печати: 05 октября 2023 года

Аннотация. Представлены результаты исследований гидрохимических и микробиологических показателей притоков юго-западного, северо-западного и северного побережий Онежского озера. Химический состав большинства изученных водотоков формируется под воздействием заболоченной водосборной территории (высокие показатели цветности, содержания железа) и антропогенной нагрузки. Известно, что содержание гумусовых веществ может снижать доступность для биоты тяжелых металлов, изменять проницаемость клеточной мембраны, что в конечном итоге может модифицировать влияние антропогенного фактора. Биота, и в частности бактериопланктон, способны разнонаправленно реагировать на присутствие гумусовых веществ в воде, что может влиять на оценку качества воды по общепринятым классификациям, разработанным для светловодных водоемов. С помощью метода главных компонент показано отсутствие влияния заболоченных водосборных территорий на речную микробиоту. Доказана ведущая роль антропогенного фактора в количественном развитии бактериопланктона притоков Онежского озера и возможность применения микробиологических показателей для оценки состояния малых рек с высокой цветностью воды.
© Петрозаводский государственный университет

Введение

Бактерии играют главную роль в геохимических процессах, участвуя в передаче энергии и вещества в пищевых сетях. Высокая скорость метаболизма обеспечивает бактериям более быструю, чем у других компонентов биоты, реакцию на незначительные изменения условий среды, а разнообразие способов функционирования обеспечивает способность к деструкции специфических веществ, в т. ч. и антропогенного происхождения, недоступных другим организмам. Эти особенности определяют высокую индикаторную значимость бактерий в биомониторинге.

Использование микробиологических показателей при оценке качества воды водотоков Карелии является сложной задачей, поскольку высокое содержание в воде гумусовых веществ, характерное для рек Карелии (Лозовик и др., 2006, 2013), может изменять активность бактерий. Известно, что биомасса гетеротрофных бактерий может возрастать в присутствии гуминовых веществ (Tranvik, Höfle, 1987), однако гуминовые вещества, в свою очередь, могут снижать активность бактерий в пресной воде за счет хелатирования микроэлементов и влияния на P-цикл (Jones et al., 1988). Также доказано (Visser, 1985), что низкие концентрации гумусовых веществ могут сильно стимулировать, а высокие – подавлять развитие микроорганизмов. Так, при концентрации растворенного органического углерода – прямого показателя присутствия гумусовых веществ – более 20 мг С/л количественные показатели бактерий снижались, что объясняется увеличением в воде токсичных органических соединений, таких как фенолы (James, 1991a, b). Кроме того, было отмечено, что токсический эффект растворенного органического углерода в темных водах усиливался в осенний период при снижении pH воды. К неспецифическим эффектам гумусовых веществ на микробоценозы относят как физическое, так и химическое раздражение мембран, стимуляцию и изменения биотрансформации ферментов, стимуляцию белков-шаперонов, защиту от окислительного стресса (Steinberg et al., 2006). В свою очередь, гетеротрофные бактерии, являясь основными деструкторами гумусовых веществ в водных экосистемах, могут трансформировать их в свою биомассу и реминерализовывать в неорганический углерод (Kisand et al., 2008).

В условиях карельского региона актуальной проблемой становится оценка

реакции биоты на действие загрязняющих веществ (ливневых стоков) на фоне действия природных факторов – поступления большого количества гумусовых веществ, которые определяют повышенную цветность воды. Современные же классификаторы качества воды нацелены на оценку антропогенного воздействия, главным образом, светловодных водоемов.

Микробиологическая индикация качества водной среды становится наиболее эффективной при одновременном изучении химического состава воды, который необходимо учитывать, принимая во внимание разнообразие способов функционирования бактерий. В условиях влияния на речные экосистемы заболоченной водосборной территории важной задачей становится изучение возможных связей между содержанием гумусовых веществ и количественными показателями бактериопланктона, что позволяет уточнить индикаторную роль бактерий при биомониторинге высокоцветных вод.

Цель настоящего исследования – оценить возможность применения общепринятых классификаторов качества вод по микробиологическим показателям в условиях карельского гидрографического региона.

Материалы

Для выявления связей между химическими и микробиологическими характеристиками в 2015 г. были отобраны пробы воды на приустьевых участках 12 притоков Онежского озера, различающихся по степени заболоченности водосборной территории (5–13 %) и антропогенному влиянию. В наибольшей степени подвержены антропогенному воздействию реки Лососинка и Неглинка, протекающие по территории г. Петрозаводска. Средняя степень антропогенной нагрузки характерна для р. Нелуксы, частично дренирующей территорию свалки г. Петрозаводска, и рек Кумса и Вичка, протекающих по территории г. Медвежьегорска. Наименьшая антропогенная нагрузка выявлена для остальных рек (р. Орзега, р. Деревянка, р. Уя, р. Пухта, р. Шокша, руч. Железный и р. Лижма), вдоль берегов которых расположены небольшие дачные поселения.

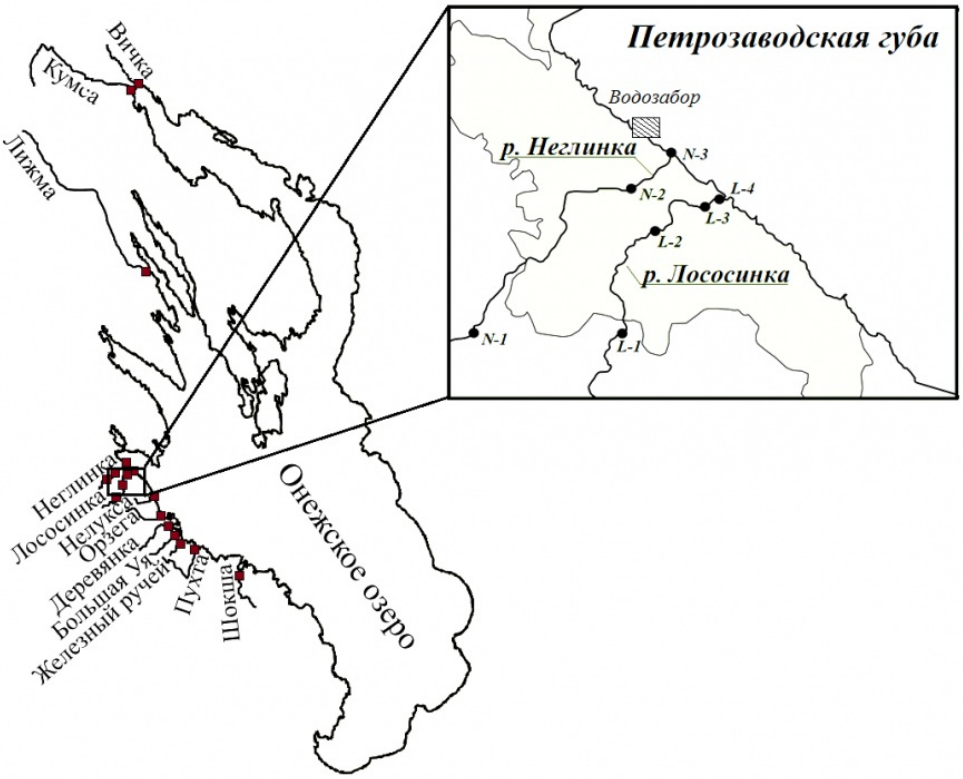


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб на притоках Онежского озера.

На р. Лососинке: ст. L–1 – за пределами городской черты, ст. L–2, L–3, L–4 – на городской территории; на р. Неглинке: ст. N–1 – за пределами городской черты выше по течению; ст. N–2, N–3 – на городской территории

Fig. 1. Layout of sampling stations on the tributaries of Lake Onega. On the river Lososinka: station L–1 – outside the city limits, stations L–2, L–3, L–4 – in the urban area; on the river Neglinka: station N–1 – outside the city limits upstream; stations N–2, N–3 – in an urban area

Методы

Пробы воды отбирали из поверхностного слоя в медиальной части рек (МУК 4.2.3690-21; ГОСТ 31942-2012).

Из числа химических показателей в пробах воды определяли pH потенциометрически на pH-метре, цветность (Алекин и др., 1973), содержание растворенного кислорода и $БПК_5$ (Руководство…, 1977), химическое потребление кислорода (ХПК) (Аналитические…, 2017), содержание взвешенных веществ (ПНД Ф 14.1:2.110–97), общего железа ($Fe_{общ}$) (РД 52.24.427-2013), общего фосфора ($P_{общ}$) (ПНД Ф14.1:2.106–97), минерального фосфора ($P_{мин}$) (ПНД Ф 14.1:2:4.248–07), нефтепродуктов (РД 52.24.476–2007) по стандартным методикам.

В ходе микробиологического анализа были определены: общая численность бактерий (ОЧБ) (Zimmermann et al., 1978; Handbook…, 1993), а также численность эколого-трофических групп бактериопланктона: сапрофитных (СБ) и олигокарбофильных бактерий (ОКБ) (Романенко, Кузнецов, 1974; Кузнецов, Дубинина, 1989), фенолрезистентных (ФРБ) и углеводородокисляющих (УОБ) бактерий (Кузнецов, Дубинина, 1989), показателей санитарного состояния воды – общее микробное число (ОМЧ) и бактерии группы кишечной палочки (БГКП) (МУК 4.2.3721-21).

В качестве статистических характеристик изменчивости химических и микробиологических показателей рассчитывали среднее значение по выборке и его ошибку. Для изучения связей между гидрохимическими и микробиологическими показателями использовали метод главных компонент (Коросов, 1996). Основой для этого анализа послужили логарифмированные гидрохимические и микробиологические показатели воды по 21 станции 12 притоков Онежского озера за 2015 г. Логарифмирование показателей осуществляли с целью снизить соотношение размерности показателей и приблизить их распределение к нормальному, как это рекомендовано в работе В. К. Шитикова с соавторами (2005). В качестве значимых принимали главные компоненты с дисперсией ≥1 и факторные нагрузки признаков с относительными значениями ≥|0. 7|.

Для количественного выражения связей между показателями использовали коэффициент корреляции Спирмена. При оценке достоверности коэффициента корреляции использовался уровень значимости 0.05. Статистическая обработка данных осуществлялась в лицензированном пакете Statictica Advanced 10 for WindowsRu.

Результаты

Характеристика химического состава воды притоков Онежского озера

Гидрохимические показатели изученных рек были разделены на две группы. В первую группу вошли показатели, характеризующие влияние заболоченной водосборной территории (региональный геохимический фон) (табл. 1). К ним были отнесены косвенные показатели, отражающие содержание трудноокисляемых гумусовых веществ, – ХПК и цветность. К этой же группе показателей было отнесено содержание железа, связанного с гумусовыми веществами, а также величина pH – индикатор влияния заболоченных водосборов (Лозовик, 2006, 2013).

Таблица 1. Фоновые показатели химического состава воды притоков Онежского озера в период исследований

Приток	pH	Цветность, град.	ХПК, мгО/л	$Fe_{общ,}$ мг/л
Лососинка, ст. L–1	6.6–7.6 (6) 7.2 ± 0.2	94–136 (6) 155 ± 7	12.5–39.9 (6) 21.8 ± 4.5	1.06–2.76 (5) 1.69 ± 0.30
Лососинка, ст. L–2, L–3, L–4	6.4–7.6 (18) 7.2 ± 0.1	102–201 (18) 132 ± 6	10.9–34.3 (18) 23.2 ± 1.7	0.99–3.42 (15) 1.88 ± 0.21
Неглинка, ст. N–1	4.3–5.2 (6) 4.7 ± 0.2	270–384 (6) 339 ± 180	33.7–47.2 (6) 40.6 ± 2.1	1.22–5.09 (5) 2.76 ± 0.65
Неглинка, ст. N–2, N–3	6.5–7.8 (13) 7.2 ± 0.1	34–285 (13) 146 ± 240	12.5–46.8 (10) 26.9 ± 3.3	0.67–4.04 (8) 1.92 ± 0.39
Железный	6.3–7.3 (6) 7.0 ± 0.2	48–200 (5) 127 ± 29	21.34–7.12 (5) 38.26 ± 9.54	0.78–3.58 2.24 ± 0.5
Нелукса	7.5 (2)	87–88 (2) 88 ± 0.5	38.1–55.2 (2) 46.65 ± 8.6	0.57–0.59 (2) 0.58 ± 0.01
Орзега	6.85–7.15 (2) 7.0 ± 0.15	81–285 (2) 183 ± 102	36–99.6 (2) 67.8 ± 31.8	0.95–1.55 (2) 1.25 ± 0.01
Деревянка	7.7–7.86 (2) 7.8 ± 0.1	37–55 (2) 46 ± 9	32.9–37.9 (2) 35.4 ± 2.5	0.56–0.83(2) 0.70 ± 0.14
Пухта	6.9–7.1 (2) 7.0 ± 0.1	132–135 (2) 134 ± 1.5	57.3–67.3 (2) 62.3 ± 5	3.0–3.19 (2) 3.10 ± 0.10
Шокша	6.95–7.55 (2) 7.3 ± 0.3	116–145 (2) 131 ± 15	42.1–54.1 (2) 48.1 ± 6	2.93–3.7 (2) 3.32 ± 0.39
Уя	7.1–7.35 (2) 7.2 ± 0.1	49–55 (2) 52 ± 3	37.6–40 (2) 38.8 ± 1.2	0.53–1.09 (2) 0.81 ± 0.28
Лижма	7.4–7.5 (2) 7.5 ± 0.05	19–23 (2) 21 ± 2	25.4–26 (2) 25.7 ± 0.3	0.092–0.125 (2) 0.11 ± 0.02
Вичка	7.25–7.35 (2) 7.3 ± 0.05	64–99 (2) 82 ± 18	34–45.5 (2) 39.75 ± 5.8	0.63–0.64 (2) 0.64 ± 0.01
Кумса	7.31–7.46 (2) 7.4 ± 0.1	40–62 (2) 51 ± 11	27.2–36.6 (2) 31.9 ± 4.7	0.27–0.38 (2) 0.33 ± 0.06

Примечание. В числителе – Min–Max (в скобках – количество проб); в знаменателе

– средняя и ее ошибка для уровня вероятности $P = 0.95$.

Во вторую группу вошли гидрохимические показатели, характеризующие антропогенное влияние на притоки: величина $БПК_5$, свидетельствующая об интенсивности загрязнения речных вод легкоминерализуемым ОВ, содержание общего и минерального фосфора, взвешенных веществ, нефтепродуктов, а также содержание в воде растворенного кислорода, расходуемого на окисление легкоминерализуемого ОВ (табл. 2). В табл. 2 содержание нефтепродуктов в речных водах не приведено, поскольку для большинства изученных рек их концентрация не превышала уровня чувствительности метода определения, т. е. была менее 0.02 мг/л. Лишь в воде р. Неглинки в черте г. Петрозаводска среднее содержание нефтепродуктов составило 0.07 мг/л.

Таблица 2. Химические показатели воды притоков Онежского озера, характеризующие их антропогенное загрязнение в период исследований

Приток	O_2, мг O_2/л	Насыщение, %	$БПК_5$, мг O_2/л	Взвешенные вещества, мг/л	$P_{общ}$, мкг/л	$P_{мин}$, мкг/л
Лососинка, ст. L–1	9.3–12.1(8) 10.5 ± 0.4	84–91(8) 88 ± 1	1.04–3.85(7) 1.57 ± 0.38	9.5–58(6) 35.8 ± 7.7	18–232(5) 85 ± 40	5–56(5) 30 ± 9
Лососинка, ст. L–2, L–3, L–4	8.8–12.7(24) 10.5 ± 0.4	78–94(24) 89 ± 1	1.22–3.61(21) 1.71 ± 0.11	2.5–238(6) 40.6 ± 12.9	16–186(15) 72 ± 13	4–62(15) 34 ± 6
Неглинка, ст. N–1	7.6–10.3(8) 8.8 ± 0.4	62–73(8) 69 ± 1	0.88–1.9(8) 1.23 ± 0.13	9–92(6) 31.6 ± 12.5	42–162(5) 92 ± 21	4–31(5) 18 ± 5
Неглинка, ст. N–2, N–3	5.6–11.5(16) 9.0 ± 0.5	51–92(16) 74 ± 3	1.09–6.4(16) 3.69 ± 0.4	4.5–120(11) 29.76 ±11.96	106–339(8) 200 ± 29	39–273(5) 154 ± 27
Железный	2.9–12.5(8) 8.6 ± 1.1	26–90(8) 70 ± 7	0.53–2.54(7) 1.26 ± 0.27	1.5–25.5(5) 14.3 ± 4.06	18–25(4) 21 ± 0.002	5–10(4) 9 ± 0.001
Нелукса	9.26–10.3(2) 9.78 ± 0.52	87–89(2) 88 ± 1	0.62–0.9(2) 0.76 ± 0.14	1.1–1.5(2) 1.3 ± 0.2	37–38(2) 37.5 ± 0.5	7–8(2) 7.5 ± 0.5
Орзега	7.22–8.8(2) 8.01 ± 0.8	70–76 (2) 73 ± 3	1.36–1.48(2) 1.42 ± 0.06	3.6–4.8(2) 4.2 ± 0.6	78–97(2) 87.5 ± 9.5	36–47(2) 41.5 ± 5.5
Деревянка	10.1–10.6(2) 10.45 ± 0.35	94–98(2) 96 ± 2	0.84–1.39(2) 1.12 ± 0.28	1.6–4(2) 2.8 ± 1.2	54–74(2) 64 ± 10	22–40(2) 31 ± 9

Пухта	7.19–9.02(2) 8.11 ± 0.91	71–78(2) 74.5 ± 4	1.16–1.54(2) 1.35 ± 0.19	3.2–3.6(2) 3.4 ± 0.2	43–49(2) 46 ± 3	9–15(2) 12 ± 3
Шокша	8.22–8.94(2) 8.58 ± 0.36	73–90(2) 81.5 ± 9	1.12–1.21(2) 1.17 ± 0.04	2.8–6.6(2) 4.7 ± 1.9	34–37(2) 35.5 ± 1.5	8(2)
Уя	7.28–9.78(2) 8.53 ± 1.25	69–85(2) 77 ± 8	0.75–1.24(2) 1.00 ± 0.25	0–2.2(2) 1.1 ± 1.1	13–20(2) 16.5 ± 3.5	1–3(2) 2 ± 1
Лижма	8.45–10.1(2) 9.28 ± 0.83	88–94(2) 91 ± 3	0.52–0.74(2) 0.63 ± 0.11	0.3–0.75(2) 0.53 ± 2.23	12(2)	1(2)
Вичка	8.92–10.6(2) 9.76 ± 0.84	88–90(2) 89 ± 1	1.25–1.52(2) 1.39 ± 0.14	1.5–2(2) 1.75 ± 0.25	19–24(2) 21.5 ± 2.5	3–4(2) 3.5 ± 0.5
Кумса	8.77–10.1(2) 9.44 ± 0.67	88–90(2) 89 ± 1	1.27–1.71(2) 1.49 ± 0.22	0.6–1.5(2) 1.05 ± 0.45	10–13(2) 11.5 ± 1.5	1–2(2) 1.5 ± 0.5

Примечание. В числителе – Min–Max (в скобках – количество проб); в знаменателе – средняя и ее ошибка для уровня вероятности $P = 0.95$.

Количественные показатели бактериопланктона притоков Онежского озера

В период исследований общая численность бактерий (ОЧБ) в воде притоков Онежского озера варьировала от 0.42 до 7.46 млн кл./мл (табл. 3).

Таблица 3. Микробиологические показатели притоков Онежского озера

Приток	ОЧБ	СБ	ОКБ	ФРБ	УОБ	ОМЧ	БГКП
	млн кл./мл	×10³, КОЕ/мл					×10³, КОЕ/л
Лососинка, ст. L–1	1.73–3.35(8) 2.4 ± 0.21	0.2–3.4(8) 1.2 ± 0.4	0.2–3.4(8) 1.2 ± 0.4	0.1–2.0(8) 0.9 ± 0.3	0.02–0.1(8) 0.7 ± 0.2	0.04–0.2(8) 0.09 ± 0.02	1.0–30.3(8) 9.8 ± 3.9
Лососинка, ст. L–2, L–3, L–4	1.75–4.76(24) 3.17 ± 0.17	0.6–6.1(24) 3.3 ± 0.4	1.1–20(24) 8.1 ± 0.8	0.5–5.9(24) 2.5 ± 0.3	0.2–1.5(24) 0.7 ± 0.3	0.2–1.9(24) 0.6 ± 0.09	22.4–218(24) 72.6 ± 11.1
Неглинка, ст. N–1	0.42–2.54(8) 1.33 ± 0.25	0.1–2.2(8) 0.9 ± 0.2	0.6–4.6(8) 1.6 ± 0.5	0.1–2.0(8) 0.7 ± 0.2	0.05–0.6(8) 0.3 ± 0.06	0.03–0.2(8) 0.09 ± 0.2	0.8–40.7(8) 10.6 ± 5.1
Неглинка, ст. N–2, N–3	0.57–7.46(16) 3.84 ± 0.41	1.0–196(16) 28.4 ±12.2	8.9–429(16) 78.2 ±28.2	0.4–88(16) 18.4 ± 5.6	0.1–23(16) 6.4 ± 1.8	0.1–46.0(16) 9.9 ± 3.9	38–1324(16) 488 ± 102

Железный	0.83–3.14(8) 1.77 ± 0.31	0.3–5.4(8) 1.3 ± 0.6	1.2–9.9(8) 4.4 ± 1.1	0.3–3.0(8) 1.3 ± 0.3	0.07–0.3(8) 0.2 ± 0.03	0.01–0.5(8) 0.1 ± 0.06	0.2–42(8) 11.9 ± 5.2
Нелукса	1.68–1.88(2) 1.78 ± 0.1	0.7–3.73(2) 2.2 ± 1.5	1.7–9.3(2) 5.5 ± 3.8	0.2–2.3(2) 1.3 ± 1.1	0.4–0.7(2) 0.5 ± 0.2	0.1–0.23(2) 0.16 ± 0.07	5.6–32.2(2) 18.9 ± 13.3
Орзега	1.48–2.04(2) 1.76 ± 0.28	1.2–1.7 (2) 1.5 ± 0.3	4.5–5.1(2) 4.8 ± 0.3	1.2–1.3(2) 1.25 ±0.01	0.3–1.0(2) 0.6 ± 0.3	0.04–0.06(2) 0.05 ± 0.01	7.0–8.9(2) 8.0 ± 1.0
Деревянка	1.07–1.50(2) 1.28 ± 0.22	1.9–3.1 (2) 2.5 ± 0.6	5.8–11.2(2) 8.5 ± 2.7	1.1–1.3(2) 1.2 ± 0.1	0.4–1.4(2) 0.9 ± 0.5	0.1–0.16(2) 0.13 ± 0.03	8.5–16.4(2) 12.5 ± 4.0
Пухта	2.75–2.87(2) 1.81 ± 0.06	2.2–3.7 (2) 2.8 ± 0.7	3.8–5.9(2) 4.9 ± 1.0	1.4–3.6(2) 2.5 ± 1.0	0.4–2.1(2) 1.3 ± 0.9	0.06–0.67(2) 0.37 ± 0.3	4.5–6.6(2) 5.6 ± 1.1
Шокша	2.32–2.50(2) 1.41 ± 0.09	0.7–2.74 (2) 1.6 ± 0.9	2.7–8.0(2) 5.4 ± 2.7	1.6–1.7(2) 1.7 ± 0.06	0.7–1.0(2) 0.8 ± 0.2	0.07–0.15(2) 0.11 ± 0.04	3.4–10.6(2) 7.0 ± 3.0
Уя	1.66–2.97(2) 2.32 ± 0.65	1.1–2.6 (2) 1.9 ± 0.7	8.5–11.0(2) 9.8 ± 1.2	0.9–1.2(2) 1.1 ± 0.1	0.3–0.9(2) 0.6 ± 0.3	0.04–0.06(2) 0.05 ± 0.01	4.9–7.0(2) 6.0 ± 1.0
Лижма	1.81–2.07(2) 1.94 ± 0.13	0.4–0.7 (2) 0.6 ± 0.2	1.1–1.3(2) 1.2 ± 0.1	0.3–1.0(2) 0.6 ± 0.3	0.16–0.22(2) 0.19 ± 0.03	0.01–0.05(2) 0.16 ± 0.07	2.4–4.7(2) 3.6 ± 1.1
Вичка	4.68 (1)	1.50 (1)	8.30 (1)	2.90 (1)	0.90 (1)	0.60 (1)	22522(1)
Кумса	2.33 (1)	0.65 (1)	2.06 (1)	1.40 (1)	0.19 (1)	0.15 (1)	12581(1)

Примечание. В числителе – Min–Max (в скобках – количество проб); в знаменателе – средняя и ее ошибка для уровня вероятности $P = 0.95$.

Сапрофитные бактерии (СБ), способные развиваться при высоких концентрациях легкоминерализуемого органического субстрата и являющиеся индикаторами активности процесса самоочищения воды, достигали высоких показателей в реках и изменялись от 0.1×10^3 до 196×10^3 КОЕ/мл.

Доминирующей в природном бактериопланктонном сообществе является олигокарбофильная группа бактерий (ОКБ), благодаря способности этой группы бактерий к высокой скорости роста при низких концентрациях ОВ. Их численность варьировала в широких пределах – от 0.2×10^3 до 429×10^3КОЕ/мл.

Количество бактерий и их качественный состав в воде притоков могут быть связаны с влиянием в т. ч. природных факторов. Вода притоков Онежского озера характеризуется цветностью в пределах 19–384 град. (см. табл. 1). Высокие показатели цветности воды свидетельствуют о содержании большого количества гумусовых веществ, поступающих с заболоченных водосборных территорий. Показано, что в составе гумусовых веществ присутствуют фенольные соединения (Зобкова, Галахина, 2019). В связи с этим необходимо отметить интенсивное развитие в воде изученных рек фенолрезистентных микроорганизмов (ФРБ), численность которых

обусловливается поступлением фенольных соединений как в комплексе с гумусовым ОВ, так и с загрязнением воды фенолами, поступающими с антропогенными стоками. Их численность варьировала в переделах $0.1^{\times}10^3$–$88^{\times}10^3$ КОЕ/мл.

Индикаторами загрязнения воды нефтепродуктами являются показатели численности углеводородокисляющих микроорганизмов (УОБ). Их количество изменялось от $0.02^{\times}10^3$до $23^{\times}10^3$ КОЕ/мл. Согласно классификации качества пресных вод (на примере р. Которосль) (Виноградов и др., 2001), развитие ФРБ и УОБ в реках свидетельствовало о средней или высокой степени загрязнения притоков.

Санитарное состояние притоков оценивали по количественным показателям ОМЧ и БГКП, численность которых свидетельствует о наличии фекального загрязнения и степени безопасности речных вод для рекреационного использования. Количество ОМЧ за исследуемый период варьировало от $0.01^{\times}10^3$ до $46^{\times}10^3$КОЕ/мл. Численность в воде рек БГКП достигала высоких значений: $0.2^{\times}10^3$–$1324^{\times}10^3$КОЕ/л. Эти показатели свидетельствуют о неблагоприятном санитарном состоянии большинства рек, в которых БГКП превышало норму 5000 КОЕ/л (СанПиН 2.1.3684-21).

В целом наибольшим развитием всех эколого-трофических групп бактериопланктона характеризовался городской участок р. Неглинки, в то время как наименьшая численность была характерна для загородных участков р. Лососинки и р. Неглинки, руч. Железного и р. Лижмы.

Структура связей между химическими и микробиологическими показателями речных вод

Для целей микробиологической индикации качества воды притоков Онежского озера с учетом многофакторного воздействия на их экосистемы актуальной задачей стало выявление факторов среды, влияющих на количественные показатели разных эколого-трофических групп бактерий.

Состав воды 12 притоков характеризовался широким диапазоном как природных (цветность воды, содержание железа, ХПК, pH), так и антропогенно обусловленных химических показателей ($БПК_5$, взвешенные вещества, общий фосфор) (см. табл. 1, 2). Это обстоятельство позволило на фоне большой изменчивости химического состава воды речных вод выявить химические показатели, с которыми могла быть связана численность разных групп бактерий в воде.

Анализ данных с помощью метода главных компонент показал, что собственные значения трех первых главных компонент, которые отразили 74 % общей изменчивости признаков, превышали 1, что позволило определить их как значимые (табл. 4). Значимый вклад в первую главную компоненту (более 0.7 по модулю) внесли все группы бактерий и величина $БПК_5$, отражающая содержание легкоминерализуемого ОВ, поступающего с ливневыми городскими стоками. Следовательно, количество бактерий в воде притоков отражает влияние антропогенного фактора.

Таблица 4. Распределение факторных нагрузок в главные компоненты при изучении связей между гидрохимическими и микробиологическими показателями притоков Онежского озера

Исходные показатели	Первая главная компонента	Вторая главная компонента	Третья главная компонента
Содержание кислорода	0.5	0.4	–0.1
pH воды	–0.1	**0.8**	0.5
Цветность	0.2	**–0.7**	–0.6
ХПК	0.1	**–0.7**	0.5
$БПК_5$	**–0.8**	0.1	–0.1
Взвешенное вещество	–0.3	0.2	–0.5

Общий фосфор	0.2	–0.3	**0.8**
Общая численность бактерий	**–0.7**	0.4	0.0
Бактерии группы кишечной палочки	**–0.7**	0.0	–0.1
Общее микробное число	**–0.9**	–0.1	0.1
Сапрофитные бактерии	**–1.0**	–0.1	0.1
Олигокарбофильные бактерии	**–1.0**	–0.1	0.1
Фенолрезистентные бактерии	**–1.0**	–0.1	0.1
Углеводородокисляющие бактерии	**–1.0**	–0.1	0.1
Дисперсия	6.48	2.14	1.79
Доля в общей дисперсии, %	46	15	13

Примечание. Жирным шрифтом выделены значимые факторные нагрузки признаков.

Во вторую плеяду вошли показатели, характеризующие влияние заболоченного водосбора (pH, цветность, ХПК), при этом ни одна группа бактерий не внесла значимого вклада во вторую компоненту (см. табл. 4). Это доказывает отсутствие прямого влияния природного фактора на количественные показатели бактериопланктона.

В третью главную компоненту со значимым вкладом вошел один показатель – содержание общего фосфора (см. табл. 4). Этот элемент поступает в реки в основном с ливневыми водами. Кроме того, фосфор может поступать в водоемы с гумусовым веществом в форме железосвязанного фосфора (Лозовик, 2006). Принимая во внимание, что показатели содержания фосфора и цветность вошли в третью главную компоненту с противоположными знаками, можно считать, что соединения фосфора в речных водах имеют антропогенное происхождение.

Дополнительно был проведен корреляционный анализ для изучения связей между микробиологическими и гидрохимическими показателями. Оказалось, что достоверные значения коэффициента корреляции Спирмена были обнаружены для микробиологических данных и величины $БПК_5$ (основной показатель влияния антропогенных источников загрязнения) (табл. 5). Важно учитывать, что величины $БПК_5$ отражают потребление кислорода, который расходуется не только на химическое окисление органического вещества, но в большей степени потребляется аэробными организмами в процессе их жизнедеятельности, в т. ч. бактериями. В связи с этим выявленная корреляция закономерно отражает реакцию бактерий на присутствие легкоминерализуемых веществ, которые, как правило, являются компонентами антропогенных стоков.

Таблица. 5. Коэффициенты корреляции Спирмена между микробиологическими показателями и величиной $БПК_5$

Показатель	ОЧБ	БГКП	ОМЧ	СБ	ОКБ	ФРБ	УОБ
ОЧБ							
БГКП	0.62						
ОМЧ	0.69	0.87					
СБ	0.57	0.67	0.75				
ОКБ	0.64	0.73	0.75	0.84			
ФРБ	0.60	0.63	0.70	0.77	0.74		

УОБ	0.46	0.60	0.66	0.70	0.71	0.69	
$БПК_5$	0.48	0.62	0.65	0.56	0.61	0.57	0.49

Примечание. Все коэффициенты значимо отличаются от нуля ($p < 0.05$).

Это позволяет применить для притоков Онежского озера общепринятые классификации качества воды (Руководство…, 1992; Оксиюк и др., 1993; Виноградов и др., 2001), предназначенные для выявления антропогенно измененных участков водных объектов по микробиологическим показателям.

Итоги оценки качества воды притоков Онежского озера по микробиологическим и гидрохимическим показателям с использованием экологической классификации качества поверхностных вод суши (Оксиюк и др., 1993) представлены на рис. 2. В анализ вошли гидрохимические показатели, отражающие влияние антропогенной нагрузки: $БПК_5$, содержание нефтепродуктов и взвешенных веществ, биогенных элементов, насыщение воды кислородом. Из микробиологических показателей были использованы показатели численности ОЧБ, СБ и БГКП.

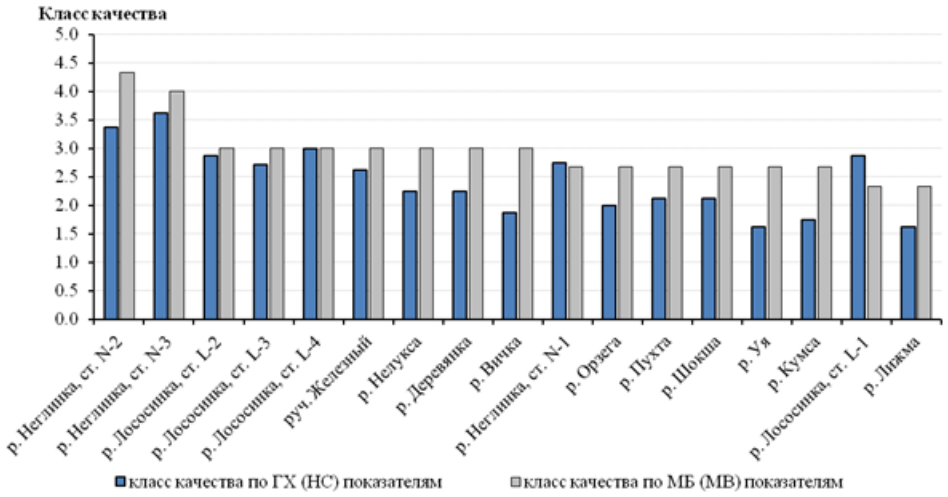


Рис. 2. Диаграмма классов качества воды на различных станциях по микробиологическим (МБ) и гидрохимическим (ГХ) показателям

Fig. 2. Diagram of water quality classes at various stations according to microbiological (MB) and hydrochemical (HC) indicators

Класс качества воды для каждой станции рассчитывался как средняя величина на основании баллов по группе гидрохимических показателей, и отдельно – по группе микробиологических показателей. Станции изученных притоков ранжировались от максимального класса качества по микробиологическим показателям к минимальному (см. рис. 2). Таким образом, были установлены наиболее загрязненные участки рек по двум группам изученных показателей. Наибольшую загрязненность и по химическим, и по микробиологическим показателям проявили городские участки рек Лососинки и Неглинки, а также руч. Железный. Городские участки рек Лососинки и Неглинки оказались непригодными для рекреационного использования. Наиболее чистыми оказались приустьевые станции рек Лижмы, Кумсы и фоновый участок р. Лососинки.

Коэффициент корреляции Спирмена между баллами классов качества вод, рассчитанными по гидрохимическим и микробиологическим показателям, составил 0.6 и был значимым ($p < 0.05$). Таким образом, проведенный анализ подтверждает применимость общепринятых классификаций по микробиологическим показателям для оценки качества воды высокоцветных притоков Онежского озера, находящихся под антропогенным влиянием.

Обсуждение

Проблема поиска связей между показателями состояния биоты и химическим составом окружающей среды является одной из наиболее актуальных в экологических исследованиях. В биомониторинге индикаторная значимость биологических показателей выясняется на основе получения зависимости «доза – эффект». В свою очередь, выявление зон антропогенного воздействия на основе биоиндикации получает доказательную основу, когда отклик биоты подтверждается закономерным изменением химического состава среды.

Сложность изучения связей между состоянием биоты и химическими показателями определяется многофакторностью воздействия, которая прослежена на примере водотоков Карелии. Их особенный химический состав связан с повышенной заболоченностью водосборных территорий, с которых поступают гумусовые вещества. Высокие концентрации аллохтонных органических веществ сопоставимы с содержанием минеральных компонентов. В таких водах основной вклад в кислотность среды вносят гумусовые кислоты (Лозовик, 2013). Присутствие гумусовых веществ в воде может нивелировать действие антропогенных факторов на водные организмы. Выявить причины интенсивного развития разных групп бактерий в загрязняемых притоках Онежского озера позволило одновременное проведение химических и микробиологических исследований. Применение многомерного анализа позволило статистически доказать основную роль антропогенного фактора, а именно – поступающих с ливневыми стоками легкоминерализуемых органических веществ, которые и определили высокие концентрации бактерий в речных водах. Эти процессы наиболее четко прослеживались в реках на урбанизированных территориях, в черте г. Петрозаводска.

Развитием исследований в этом направлении следует считать проведение лабораторных экспериментов, которые позволят детально изучить совместное воздействие на водные бактерии веществ природного и антропогенного происхождения с учетом влияния температурного фактора.

Заключение

Основные проблемы биоиндикации состояния притоков Онежского озера связаны с геохимическими особенностями их водосборных территорий. Высокая заболоченность водосборов определяет поступление в реки большого количества гумусовых веществ и связанных с ними микроэлементов. Биоиндикация антропогенного воздействия на притоки Онежского озера была выполнена с учетом особенностей геохимической обстановки – присутствия в воде комплекса веществ (гуминовые и фульвокислоты, железо, повышенная концентрация водородных ионов), которые сами по себе могут оказывать угнетающее воздействие на биоту.

В ходе наших исследований было выявлено, что микробиологические показатели не связаны с фоновыми компонентами химического состава речных вод, отражающими влияние заболоченных водосборов. В то же время установлено, что в высокоцветных речных водах основным показателем, определяющим уровень развития бактерий, является высокое содержание легкоминерализуемого органического вещества, определяемого по величине $БПК_5$. Это позволило связать количество бактерий в воде с действием антропогенного фактора. Таким образом, была доказана применимость общепринятых микробиологических методик для оценки качества воды высокоцветных притоков Онежского озера.

Библиография

Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеоиздат, 1973. 269 с.

Аналитические, кинетические и расчетные методы в гидрохимической практике / Под ред. П. А. Лозовика, Н. А. Ефременко. СПб.: Нестор-История, 2017. 272 с.

Виноградов Г. А., Жариков Г. П., Березина Н. А., Лаптева Н. А., Клайн Н. П.,

Курбатова С. А., Маврин А. С. Разработка региональной классификации качества вод на основе мониторинга р. Которосль и ее притоков // Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 210–221.

ГОСТ 31942-2012. Вода. Отбор проб для микробиологического анализа. М., 2013. 27 с.

Зобкова М. В., Галахина Н. Е. Содержание и распределение фенолсодержащих соединений в Онежском озере // Озера Евразии: проблемы и пути их решения: 1-я Междунар. конф., 11–15 сентября 2017 г.: Материалы. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2017. С. 88–93.

Коросов А. В. Экологические приложения компонентного анализа: Учебное пособие. . М.: Наука, 1989. 288 с.

Лозовик П. А. Гидрогеохимические критерии состояния поверхностных вод гумидной зоны и их устойчивости к антропогенному воздействию: Автореф. дис. … д-ра хим. наук. М., 2006. 59 с.

Лозовик П. А. Геохимическая классификация поверхностных вод гумидной зоны на основе их кислотно-основного равновесия // Водные ресурсы. 2013. Т. 40, № 6. С. 583.

Лозовик П. А., Сабылина А. В., Рыжаков А. В. Химический состав озерных вод // Озера Карелии: Справочник / Под ред. Н. Н. Филатова, В. И. Кухарева. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013. С. 30–36.

Лозовик П. А., Шкиперова О. Ф., Зобков М. Б., Платонов А. В. Геохимические особенности поверхностных вод Карелии и их классификация по химическим показателям // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2006. № 9. С. 130–143.

МУК 4.2.3690-21. Изменения № 2 в МУК 4.2.1018-01 «Санитарно-микробиологический анализ питьевой воды» (утв. Федеральной службой по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека 1 марта 2021 г.) // ГАРАНТ.РУ. Информационно-правовой портал. U R L : https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/400635467/ (дата обращения: 10.03.2023).

МУК 4.2.3721-21. Изменения № 3 в МУК 4.2.1884-04 «Санитарно-микробиологический и санитарно-паразитологический анализ воды поверхностных водных объектов» (утв. Федеральной службой по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека 15 декабря 2021 г.) // ГАРАНТ.РУ. Информационно-правовой портал. U R L : https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/403306515/ (дата обращения: 10.03.2023).

Оксиюк О. П., Жукинский В. Н., Брагинский Л. П., Линник П. Н., Кузьменко М. И., Кленус В. Г. Комплексная экологическая классификация поверхностных вод суши // Гидробиологический журнал. 1993. Т. 29, № 4. С. 62–76.

ПНД Ф 14.1:2.106–97. Методика выполнения измерений массовой концентрации фосфора общего в пробах природных и очищенных сточных вод фотометрическим методом после окисления персульфатом. URL: https://www.chemanalytica.ru/f/fosfor_obshchiy.pdf (дата обращения: 10.03.2023).

ПНД Ф 14.1:2.110–97. Методика выполнения измерений содержаний взвешенных веществ и общего содержания примесей в пробах природных и очищенных сточных вод гравиметрическим методом. U R L : https://www.chemanalytica.ru/f/vzveshennyye_veshchestva.pdf (дата обращения: 10.03.2023).

ПНД Ф 14.1:2:4.248–07. Методика измерений массовых концентраций ортофосфатов, полифосфатов и фосфора общего в питьевых, природных и сточных водах фотометрическим методом. U R L : https://meganorm.ru/Data2/1/4293773/4293773265.pdf (дата обращения: 10.03.2023).

РД 52.24.427-2013. Массовая концентрация цинка, меди, железа, марганца и

никеля в водах. Методика измерений атомно-абсорбционным методом с атомизацией в пламени. Ростов-на-Дону, 2013. 26 с.

РД 52.24.476-2007. Массовая концентрация нефтепродуктов в водах. Методика выполнения измерений ИК-фотометрическим методом. Ростов-на-Дону, 2007. 33 с.

Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов: Лабораторное руководство. Л.: Наука, 1974. 196 с.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. В. А. Абакумова. СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. 318 с.

Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши / Под ред. А. Д. Семенова. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 541 с.

СанПиН 2.1.3684-21. Санитарно-эпидемиологические требования к содержанию территорий городских и сельских поселений, к водным объектам, питьевой воде и питьевому водоснабжению, атмосферному воздуху, почвам, жилым помещениям, эксплуатации производственных, общественных помещений, организации и проведению санитарно-противоэпидемических (профилактических) мероприятий. URL: https://base.garant.ru/400289764/ (дата обращения: 10.03.2023).

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология. Методы, критерии, решения: В 2 кн. Кн. 1. М.: Наука, 2005. 618 с.

Handbook of methods in aquatic microbial ecology / Ed. by Paul F. Kemp, Barry F. Sherr, Evelin B. Sherr, Jonatan J. Cole. Washington: Levis Publishers, CRC Press LLC., 1993. 800 p.

James R. T. Microbiology and chemistry of acid lakes in Florida: I. Effects of drought and post-drought conditions // Hydrobiologia. 1991a. Vol. 213, № 3. P. 205–225.

James R. T. Microbiology and chemistry of acid lakes in Florida: II. Seasonal relationships // Hydrobiologia. 1991b. Vol. 213, № 3. C. 227–240.

Jones R. I., Salonen K., De Haan H. Phosphorus transformations in the epilimnion of humic lakes: abiotic interactions between dissolved humic materials and phosphate // Freshwater Biology. 1988. Vol. 19, № 3. P. 357–369. URL: https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1988.tb00357.x.

Kisand V., Rocker D., Simon M. Significant decomposition of riverine humicrich DOC by marine but not estuarine bacteria assessed in sequential chemostat experiments // Aquatic microbial ecology. 2008. Vol. 53, № 2. P. 151–160.

Steinberg C. E. W., Kamara S., Prokhotsjaya V. Y., Manusadzanas L., Karasuova T. A., Timofeyev M. A., Jie Z., Paul A., Meinelt T., Farjalla V. F., Matsuo A. Y. O., Burnison B. K., Menzel R. Dissolved humic substances – ecological driving forces from the individual to the ecosystem level? // Freshwater Biology. 2006. Vol. 51, № 7. P. 1189–1210. URL: https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01571.x.

Tranvik L. J., Höfle M. G. Bacterial Growth in Mixed Cultures on Dissolved Organic Carbon from Humic and Clear Waters // Applied and Environmental Microbiology. 1987. Vol. 53, № 3. P. 482–488.

Visser S. A. Physiological action of humic substances on microbial cells // Soil Biology and Biochemistry. 1985. Vol. 17, № 4. C. 457–462. URL: https://doi.org/10.1016/0038-0717(85)90009-4.

Zimmermann R., Iturriaga R., Becker-Birck J. Simultaneous determination of the total number of aquatic bacteria and the number thereof involved in respiration // Applied and Environmental Microbiology. 1978. Vol. 36, № 6. P. 926–935.

Благодарности

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института водных проблем Севера Карельского научного центра РАН.

THE POSSIBILITY OF USING MICROBIOLOGICAL INDICATORS TO ASSESS THE STATE OF WATERCOURCES WITH HIGH WATER COLOR (ON THE EXAMPLE OF TRIBUTARIES OF LAKE ONEGA)

MAKAROVA Elena Mikhailovna	*Northern Water Problems Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (NWPI KarRC RAS) (Aleksander Nevsky st., 50, Petrozavodsk, 185030 Republic of Karelia, Russia), emm777@bk.ru*
KALINKINA Natalia Mikhailovna	*D.Sc., Northern Water Problems Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (NWPI KarRC RAS) (Aleksander Nevsky st., 50, Petrozavodsk, 185030, Republic of Karelia Russia), cerioda@mail.ru*
SABYLINA Albina Vasilyevna	*Ph.D., Northern Water Problems Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (NWPI KarRC RAS) (Aleksander Nevsky st., 50, Petrozavodsk, 185030, Republic of Karelia Russia), nwpi.karelia@yandex.ru*

Keywords: small rivers of Lake Onega, hydrochemical composition, bacterial plankton, water quality assessment, principal component analysis

Received on: 31 August 2023
Published on: 05 October 2023

Summary: The article presents the results of studies of hydrochemical and microbiological indicators of the tributaries located on the southwestern, northwestern and northern shores of Lake Onega. The chemical composition of most of the studied watercourses is formed under the influence of a swampy catchment area (high color indices, iron content) and anthropogenic load. It is known that the content of humus substances can reduce the availability of heavy metals for biota, change the permeability of the cell membrane, which ultimately can modify the influence of the anthropogenic factor. Biota, and in particular bacterial plankton, is able to react differently to the presence of humus substances in water, which can affect the assessment of water quality according to generally accepted classifications developed for transparent reservoirs. Using the principal component analysis, the absence of the influence of swampy catchment areas on the river microbiota was shown. The leading role of the anthropogenic factor in the quantitative development of bacterial plankton in the tributaries of Lake Onega and the possibility of using microbiological indicators to assess the state of small rivers with high water color are proved.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

УДК 595.713:631.46

СТРУКТУРА РАЗНООБРАЗИЯ КОЛЛЕМБОЛ ЮЖНЫХ ТУНДР В РАЗНЫХ МАСШТАБАХ ИССЛЕДОВАНИЯ

ТАСКАЕВА Анастасия Анатольевна — *кандидат биологических наук, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (167982, Сыктывкар, Коммунистическая, 28), taskaeva@ib.komisc.ru*

КОНАКОВА Татьяна Николаевна — *кандидат биологических наук, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (167982, Сыктывкар, Коммунистическая, 28), konakova@ib.komisc.ru*

НОВАКОВСКИЙ Александр Борисович — *кандидат биологических наук, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (167982, Сыктывкар, Коммунистическая, 28), novakovsky@ib.komisc.ru*

Ключевые слова: микроартроподы, ногохвостки, альфа-, бета-, гамма-разнообразие, аддитивное распределение, Большеземельская тундра

Рецензент: О. Г. Березина

Получена: 21 апреля 2023 года
Подписана к печати: 01 октября 2023 года

Аннотация. Для лучшего понимания закономерностей распространения микроартропод и определяющих их факторов нами было изучено разнообразие почвенных ногохвосток по уровням пространственной иерархии местообитаний в тундровых экосистемах (Большеземельская тундра). Изменение видового разнообразия (α и β) и структуры сообществ коллембол было проанализировано в 96 образцах из трех микробиотопов (мхи, лишайники и смешанные образцы) двух типов тундр (кустарниковая и кустарничковая) с использованием процедуры аддитивного парционирования. α- и β-разнообразие оценивали на уровне ландшафта, типа тундры, микробиотопа и пробы. Всего зарегистрировано 65 видов, что сопоставимо с богатством локальных фаун восточно-европейских тундр. Показано, что факторы, связанные с типом тундры, микробиотопа и неоднородностью распределения видов на уровне проб, вносят относительно одинаковый вклад в видовое разнообразие коллембол. В то же время результаты исследования подтверждают важность изучения микробиотопов (особенно лишайниковых куртин) в тундрах для поддержания разнообразия коллембол. Установлено, что вклад α- и β-разнообразия на уровне микробиотопов в общее видовое богатство (γ) может быть равнозначным, что служит дополнительным доказательством необходимости отбора проб под разными функциональными группами растений в различных пространственных масштабах. В целом полученные данные свидетельствуют о том, что разнообразие коллембол южных тундр характеризуется как β-доминантное на всех уровнях ландшафтной иерархии, что свидетельствует о том, что внешние факторы превалируют над внутренними при формировании сообществ коллембол.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Закономерности формирования разнообразия многих групп организмов до сих пор остаются плохо исследованными (Decaens, 2010), т. к. определяются большим числом факторов, каждый из которых действует в своем пространственном масштабе. Факторами, определяющими разнообразие на низших уровнях иерархии (микромасштаб), могут быть способность к расселению, межвидовые взаимодействия, приводящие к разделению нишевого пространства, на уровне биогеоценоза (мезомасштаб) – физико-химические свойства почвы, тип растительности, а на более высоких уровнях иерархии (макромасштаб) – геологические, исторические и климатические (Ettema, Wardle, 2002; Coulson et al., 2003; Покаржевский и др., 2007). Одним из способов количественного оценивания вклада таких факторов в формирование общего видового разнообразия (γ) на какой-либо территории является сравнение относительной роли его компонентов, а именно инвентаризационного, т. е. внутри местообитания (α), и дифференцирующего, т. е. между местообитаниями (β), в различных масштабах исследования (Crist, Veech, 2006; Crist et al., 2003). Если α-компонента вносит наибольший вклад, то предполагается, что роль локальных факторов незначительна по сравнению с крупномасштабными процессами и количество видов в отдельном локусе является предсказуемой частью разнообразия. Напротив, в тех случаях, когда выше доля β-компоненты, это свидетельствует о том (в рамках модели), что локальные факторы вносят определяющий вклад в формирование разнообразия на низших уровнях иерархии масштабов. Ранее такой подход был успешно применен для определения закономерностей формирования видового разнообразия животных в водных и наземных экосистемах (Gering et al., 2003; Ribeiro et al., 2008; Bolger et al., 2014; Tsyganov et al., 2015; Kuznetsova, Saraeva, 2018; da Silva Lima et al., 2022; Vasenkova, Kuznetsova, 2022). Однако все они касаются тропических и бореальных лесов. Вместе с тем закономерности распределения организмов в тундровых ландшафтах могут отличаться от таковых лесных экосистем.

Коллемболы, или ногохвостки, являясь одной из самых многочисленных групп почвенных беспозвоночных от экватора до полярных пустынь, послужили модельной группой для анализа видового разнообразия в разных масштабах исследования. Их разнообразие интенсивно изучалось во многих регионах европейской части России, включая таежную и тундровую зоны (Бызова и др., 1986; Кузнецова, 2005; Taskaeva, 2009; Babenko, 2012; Babenko et al., 2017 и др.). В последнее время они часто используются в качестве объектов для изучения пространственных закономерностей распределения разнообразия (Kuznetsova, Saraeva, 2018; Kuznetsova et al., 2019; Vasenkova, Kuznetsova, 2022). Однако следует отметить, что эти исследования были проведены на территории таежной зоны и они показали, что наибольший вклад в видовое разнообразие коллембол вносит фактор региональной специфики, а также тип леса со свойственными ему особенностями подстилки. В то же время работ, касающихся иерархического подхода к изучению видового разнообразия коллембол тундровых экосистем, нами не обнаружено. Тундры являются важным резервуаром биоразнообразия и поддержания экосистем, содержащих большие запасы углерода (Crowther et al., 2019), характеризуются высоким видовым богатством ногохвосток (Potapov et al., 2023) и мозаичностью растительного покрова, обусловленного чередованием куртин мхов с лишайниками и/или травами (Тихомиров, 1956). Поэтому важно понимать, каким образом это разнообразие формируется и поддерживается.

Цель нашего исследования состояла в изучении разнообразия ногохвосток в тундрах в соответствии с разномасштабной (иерархической) гетерогенностью биотопа.

Материалы

Исследования проведены в пределах Печорской низменности в нижнем течении рек Уса и Адьзва, ландшафтно представляющую собой тундровую и лесотундровую равнину. Географически эта территория относится к Большеземельской тундре. В административном отношении ее образуют Ненецкий автономный округ и Республика Коми. Согласно геоботаническому районированию, исследуемая территория относится

к подзоне южных гипоарктических (кустарниковых) тундр, зональным типом растительности которых являются кустарниковые сообщества, где господствует ерник и несколько видов ивы (филиколистная, лопарская, шерстистая, серо-голубая). В целом им свойственна флористическая бедность и постоянство видового состава. К возвышенным элементам рельефа (выпуклые участки водоразделов и склонов, бровки рек) и участкам с неблагоприятным гидротермическим режимом приурочены кустарничковые, кустарничково-травяно-лишайниково-моховые тундры (Растительность…, 1980). Район исследований относится к атлантико-арктической климатической области со значительной суровостью и континентальностью климата. Среднегодовая температура воздуха – 5.5 °С, среднемесячная температура самого теплого месяца (июль) +13.4 ºС, самого холодного (январь) –20.3 °С. Среднегодовое количество осадков составляет 450–500 мм. Исследуемая территория характеризуется распространением преимущественно сплошной многолетней мерзлоты, усиливающей суровость климатических условий.

Методы

В районе исследования нами было выделено четыре пробных площади, две из которых располагались в кустарниковых и две – в кустарничковых тундрах. Расстояние между кустарниковыми тундрами составило 11 км, между кустарничковыми – 15 км, а между кустарниковыми и кустарничковыми тундрами – 41 км. Растительный покров кустарниковых тундр образуют *Betula nana* L., *Salix lanata* L., *Salix phylicifolia* L., *Salix glauca* L., а кустарничковых – *Vaccinium uliginosum* L., *Arctous alpina* (L.) Niedz, *V. vitis-idaea* L., *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup. На каждой пробной площади были выделены участки 20 х 20 м, в пределах которых было отобрано по 24 пробы размером 10 х 10 см. Для оценки влияния мозаичности растительного покрова на разнообразие коллембол внутри каждой пробной площади были выделены элементы микрогетерогенности растительности (моховые подушки, куртины лишайников и смешанные образцы, представленные травами, мхами, лишайниками, включая нижележащий органогенный горизонт на глубину до 5 см), которые рассматривались нами как внутренние однородные микробиотопы в пределах типа растительности. Из каждого микробиотопа было отобрано по 8 проб. Моховой покров, главным образом, состоял из *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp и различных видов политрихума. Лишайники в основном были представлены родами *Cetraria, Cladina* и *Cladonia* и располагались рассеянно. Из трав наиболее обильными оказались *Carex arctisibirica, Carex globularis* L., *Chamaenerion angustifoluim* (L.) Scop, *Eriophorum vaginatum* L., *E. scheuchzeri* Hoppe, *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaerth, *Solidago virgaurea* L., *Euphrasia frigida* Pugsl., *Festuca ovina* L., *Veratrum lobelianum* Bernh (Taskaeva et al., 2021). Все пробы были отобраны случайным образом, т. к. растительный покров тундр очень мозаичен. Так, если на долю лишайников в кустарниковых тундрах приходилось 10–15 %, то в кустарничковых – 30–50 %. Такое пятнистое распределение лишайников не позволило использовать регулярный метод отбора проб. Таким образом, было обработано 96 проб в четырех масштабах: ландшафт, тип растительности, тип микробиотопа, проба (табл. 1). Отбор почвенных образцов был произведен в конце августа 2015 г. в дождливую погоду при температуре воздуха 4–6 °С.

Экстракция микроартропод была проведена в лаборатории Института биологии сразу же после прибытия с помощью воронок Тулльгрена до полного иссушения субстрата. Для идентификации коллембол были использованы определители (Fjellberg, 1998, 2007; Potapov, 2001).

Варьирование видового разнообразия коллембол оценивали с использованием показателей видового богатства (количество видов в образце, индекс Шеннона) и видовой структуры. В данной работе термины «видовое богатство» и «видовое разнообразие» (или просто разнообразие) используются как синонимы, несмотря на известное различие между ними (Vasenkova, Kuznetsova, 2022). Полноту выявления видового богатства оценивали с помощью кумулятивной кривой, которая показывает рост числа видов в зависимости от числа взятых проб. Матрицы числа видов по

отдельным пробам анализировали с помощью индекса Chao2. Общее видовое богатство исследуемой территории (γ) было разделено на инвентаризационное – в пределах местообитания (α-разнообразие) и дифференцирующее – между местообитаниями (β-разнообразие) отдельно для каждого иерархического уровня (см. табл. 1) с использованием аддитивного подхода (Crist et al., 2003). Для каждого уровня α-разнообразие оценивали как среднее арифметическое количества видов (± ошибка среднего арифметического), обнаруженных в отдельных пробах (α_{sp}), микробиотопах (α_{bt}) или типе растительности (α_{vt}) . β-разнообразие также делили на три уровня: гетерогенность внутри проб ($\beta_{sp} = \alpha_{bt} - \alpha_{sp}$), микробиотопов ($\beta_{bt} = \alpha_{vt} - \alpha_{bt}$) и типов растительности ($\beta_{vt} = \gamma - \alpha_{vt}$). Рассчитанные значения альфа- и бета-разнообразия проверялись на значимость отличий от аналогичных показателей для нуль-модели, предполагающей случайное распределение видов в пробах. Использовалась функция ‘adipart’ из пакета ‘vegan’ (Oksanen et al., 2012) с 999 повторениями и методом построения нуль- модели "r2dtable". Оценку различий между выборками проводили при помощи непараметрического критерия Манна – Уитни с пороговым уровнем значимости $p < 0.05$. Ординация сообществ коллембол исследуемых микробиотопов и типов растительности была проведена методом анализа главных компонент (PCA) на основе относительного обилия видов. Всего материал включает 23792 экземпляра из 96 проб. Все расчеты производили при помощи программ RStudio версия 4.2.2 (R Core Team, 2022) и PAST 4.0 (Hammer et al., 2001). Графики в среде R делали с использованием пакета ‘ggplot2’ (Wickham 2016).

Таблица 1. Иерархия местообитаний, изученных в Большеземельской тундре

Уровень	Единицы измерения	Пространственный масштаб, м	Тип разнообразия
Ландшафт (n = 1)	Тундра	105	Общее богатство (γ)
Тип растительности (n = 2)	Кустарниковая кустарничковая	103	Между типами растительности (β_{vt}) Внутри типов растительности (α_{vt})
Микробиотоп (n = 3)	Мхи Лишайники Смешанные образцы	101	Между типами микробиотопов (β_{bt}) Внутри типов микробиотопов (α_{bt})
Проба (n = 96)	Пробы	10-1	Между пробами (β_{sp}) Внутри проб (α_{sp})

Результаты

Общая характеристика. В исследованных тундрах обнаружено 65 видов ногохвосток, большинство из которых широко распространены (приложение). Общая кривая накопления видов (рис. 1), полученная на основе всей выборки, показала, что видовой состав выявлен достаточно полно (93 % по оценке индекса Chao2). Наиболее многочисленными видами оказались *Folsomia quadrioculata* (Tullberg, 1871), *Tetracanthella wahlgreni* Axelson, 1907 и *Protaphorura subarctica* (Martynova, 1976), на долю которых приходится около 44 % всего населения. Эти таксоны также характеризовались высокой частотой встречаемости (> 68 % всей выборки). 14 видов были редкими и отмечены в одной-двух пробах. Количество таксонов в выборке варьировало от 2 до 23 при среднем значении 12.7 ± 0.3, а суммарная численность – от 0.5 до 90.0 тыс. экз./м^2 при среднем значении 23.8 ± 1.9 (n = 96).

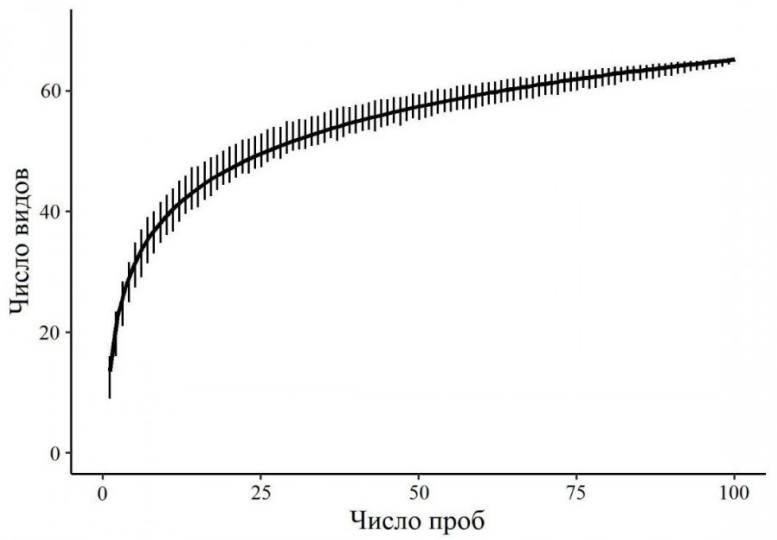


Рис. 1. Кривая накопления видов коллембол в зависимости от числа проб, отобранных в тундровых экосистемах. Сплошная линия – модельная кривая вида y = a + b * ln(x), где x – число проб, y – число видов, a = 13.63, b = 11.22

Fig. 1. The accumulation curve of the number of Collembola species in the sampling series depending on the number of sampless collected in tundra ecosystems. Solid line is the model curve of the form y = a + b * ln(x), where x is the number of samples, y is the number of species, a = 13.63, b = 11.22

Видовое разнообразие коллембол (иерархический подход). Анализ аддитивного распределения видового богатства свидетельствует о том, что общее (γ) разнообразие складывается на 80.5 % из β-разнообразия, причем 26.2 % обусловлены различиями на уровне типа растительности (β_{vt}), на долю микробиотопических различий в пределах одного типа растительности (β_{bt}) и различий между пробами в пределах одного типа биотопа (β_{sp}) приходится около 25 и 30 % соответственно. Бета-разнообразие на всех уровнях иерархии (за исключением уровня проб) было значимо ($p < 0.001$) выше (рис. 2), чем это могло бы быть в случае случайного распределения видов. Альфа-разнообразие на уровне проб (α_{sp}) оказалось ниже ожидаемого случайного ($p < 0.001$, см. рис. 2) и составило 19.5 % от общего видового богатства, наблюдаемого в ландшафтном масштабе (около 13 видов от общего гамма-разнообразия 65 видов).

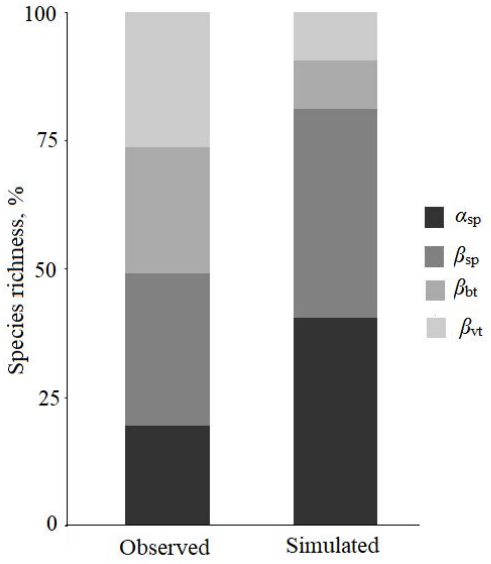


Рис. 2. Аддитивное парционирование разнообразия коллембол по пространственным масштабам в Большеземельской тундре. Вклад α-разнообразия и

трех компонентов β-разнообразия, где α_{sp} – среднее число видов на уровне проб, β_{sp} – гетерогенность проб в пределах биотопа, β_{bt} – различия биотопов внутри типов растительности, β_{vt} – различия типов растительности в пределах ландшафта, observed – наблюдаемые данные, simulated – данные, ожидаемые при случайном распределении компонентов

Fig. 2. Additive partitioning of Collembola diversity by spatial scales in the Bolshezemelskaya tundra. Contribution of the α-diversity and three β-diversity components: α_{sp}– average species number at the sample level, β_{sp} – heterogeneity of samples within biotope, β_{bt} – differences of biotopes within vegetation types, β_{vt} – differences of vegetation types within landscape, observed – observed data, simulated – data expected with a random distribution of components

На уровне типа растительности максимальное число видов зарегистрировано в кустарничковых (54), а наименьшее (42) – в кустарниковых тундрах. Вклад α-компоненты в общее γ-разнообразие варьировал в пределах 24–29 % и был значимо ($p < 0.001$) ниже, чем при случайном распределении. При этом вклад β-компоненты ($\beta_{sp} + \beta_{bt}$) составил 38–44 %. На уровне типа микробиотопа общее число видов коллембол не различалось и составило 47–51 вид. Отдельный анализ распределения для каждого микробиотопа показал, что α-разнообразие варьировало от 23 до 34 %, при этом его минимальное значение отмечено в микробиотопе с преобладанием мхов (23 %), а β-компонента изменялась в пределах 38–49 % с максимальным показателем (49 %) в органогенном горизонте под моховыми подушками.

Таким образом, проведенный анализ иерархического разнообразия показал, что на всех уровнях вклад α-компоненты ниже, а β-компоненты выше, чем это было бы при случайном распределении видов, что позволяет рассматривать сообщества коллембол южных тундр как β-доминантные.

Структура населения. Видовое богатство и разнообразие, рассчитанное по индексу Шеннона, внутри различных типов тундр достоверно не изменялось. Однако средняя численность коллембол в кустарниковых тундрах оказалась значимо ниже, чем в кустарничковых (табл. 2). Кроме того, для ряда видов также отмечено влияние типа растительности. Так, численность *D. neglecta*, *F. quadrioculata* и *T. wahlgreni* достоверно снижалась в кустарниковых, а обилие *D. tschernovi* и *I. minor*, напротив, в кустарничковых тундрах (см. табл. 2). Распределение коллембол в микробиотопах также показало, что видовое богатство и разнообразие не изменялось. Однако значения численности значимо различались (табл. 3). Влияние микроместообитания оказалось достоверным только для трех видов. Так, численность *F. quadrioculata*, *T. wahlgreni* снижалась в моховой дернине, а *D. tschernovi*, напротив, увеличивалась (см. табл. 3).

Таблица 2. Характеристика сообществ коллембол в различных типах тундр

Параметры	Тундры	
	кустарниковые	кустарничковые
Общее число видов	42	54
Видовое богатство, S	12.2 ± 0.4a	13.2 ± 0.5a
Видовое разнообразие, H'	1.8 ± 0.04a	1.8 ± 0.05a
Средняя численность, экз./м2	17562 ± 1780a	30022 ± 3110b
Desoria neglecta (Schäffer, 1900)	94 ± 32a	1118 ± 270b
Desoria tschernovi (Martynova, 1974)	1342 ± 237a	30 ± 19b
Folsomia amplissima Potapov et Babenko, 2000	906 ± 305a	430 ± 132a
Folsomia quadrioculata (Tullberg, 1871)	1968 ± 372a	8664 ± 1770b

Isotomiella minor (Schäffer, 1896)	1590 ± 411a	638 ± 243b
Pachyotoma miserabilis Potapov, 2017	1254 ± 288a	1170 ± 347a
Parisotoma notabilis (Schäffer, 1896)	1006 ± 156a	1076 ± 206a
Protaphorura boedvarssoni Pomorski, 1993	480 ± 121a	370 ± 152a
Protaphorura subarctica (Martynova, 1976)	3170 ± 613a	2788 ± 599a
Tetracanthella wahlgreni Axelson, 1907	2182 ± 608a	4254 ± 688b
Willemia anophthalma Börner, 1901	980 ± 460a	1828 ± 414a

Примечание. Разные буквы указывают на значимые различия между исследованными участками на основе теста Mann – Whitney при $p < 0.05$, одинаковые буквы – различия не выявлены.

Таблица 3. Характеристика сообществ коллембол в различных микроместообитаниях

Параметры	Лишайники	Мхи	Смешанные образцы
Общее число видов	50	51	47
Видовое богатство	12.5 ± 0.6a	12.2 ± 0.5a	13.6 ± 0.8a
Видовое разнообразие, H'	1.8 ± 0.1a	1.8 ± 0.1a	1.7 ± 0.1a
Общая численность, экз./м^2	25078 ± 3098a	17742 ± 2154b	31521 ± 4510a
Desoria neglecta	528 ± 209a	309 ± 149a	1120 ± 388a
Desoria tschernovi	154 ± 65a	1014 ± 254b	703 ± 248a
Folsomia amplissima	868 ± 369a	595 ± 378a	583 ± 122a
Folsomia quadrioculata	5400 ± 1613a	2628 ± 584b	9221 ± 2672a
Isotomiella minor	989 ± 562a	1128 ± 342a	1214 ± 402a
Pachyotoma miserabilis	1289± 452a	930 ± 261a	1555 ± 513a
Parisotoma notabilis	925 ± 154a	1167 ± 190a	965 ± 313a
Protaphorura boedvarssoni	146 ± 47a	737 ± 207a	231 ± 87a
Protaphorura subarctica	2664 ± 701a	2067 ± 610a	4634 ± 891a
Tetracanthella wahlgreni	4261 ± 824a	1209 ± 306b	5190 ± 1201a
Willemia anophthalma	857 ± 302a	1402 ± 562a	1934 ± 610a

Примечание. Разные буквы указывают на значимые различия между исследованными участками на основе теста Mann – Whitney при $p < 0.05$, одинаковые буквы – различия не выявлены.

Результаты анализа главных компонент, полученные для разных типов растительности, свидетельствуют о том, что первые две оси объясняют 36.5 % общей дисперсии видовой структуры сообществ коллембол, внутри которой выделилось три группы проб (рис. 3а). Первая из них, расположенная в левой части диаграммы ординации, наиболее гомогенная и включала пробы, отобранные исключительно в кустарничковых тундрах. Вторая и третья группы образованы локальными сообществами ногохвосток из кустарниковой тундры. Рис. 3б отражает изменения сообществ коллембол на уровне типа микробиотопа, где четко выделилось две группы проб: куртин лишайников и моховых подушек. Большие вариации в распределении точек для смешанных образцов свидетельствуют о том, что этот тип микробиотопа

характеризуется существенной гетерогенностью видового состава и отсутствием индикаторных видов.

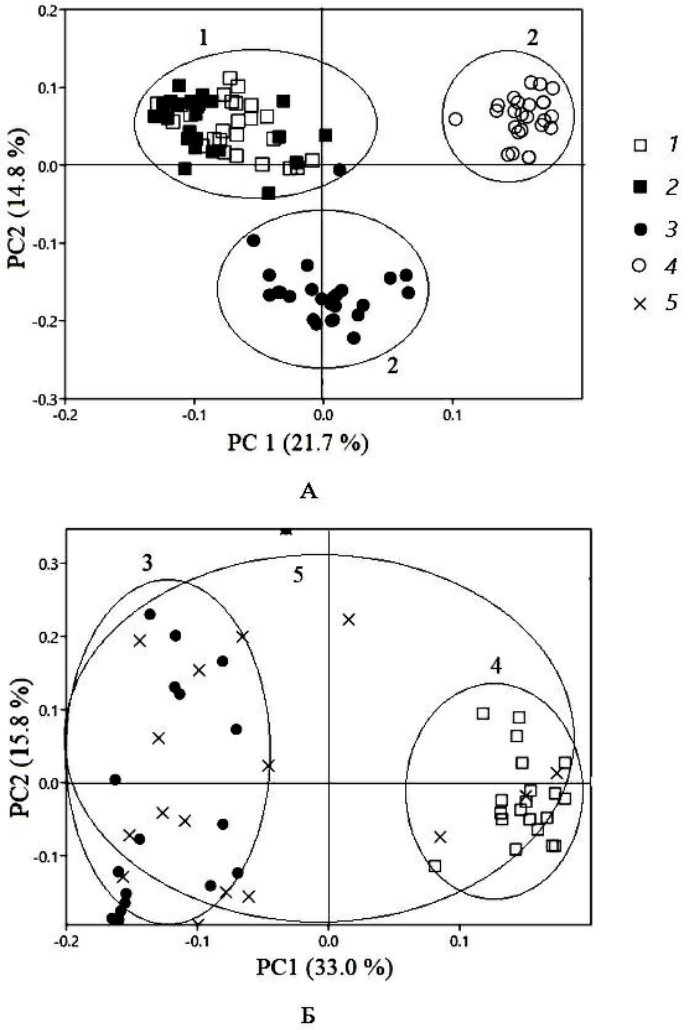


Рис. 3. Диаграмма анализа главных компонент (PCA), отражающая вариации локальных сообществ, формирующихся в разных типах растительности (А) и микробиотопах (Б), где 1 – кустарничковые (*1* – участок 1, *2* – участок 2), 2 – кустарниковые тундры (*3* – участок 3, *4* – участок 4), 3 – куртины лишайников (*3*), 4 – моховые подушки (*1*), 5 – смешанные образцы (*5*)

Fig. 3. PCA ordination diagrams reflecting variation of local communities formed in different types of vegetation (A) and microbiotopes (B), where 1 – low bush tundra (*1* – plot 1, *2* – plot 2), 2 – shrubby tundra (*3* – plot 3, *4* – plot 4), 3 – lichen *beds (3)*, 4 – mosses (*1*), 5 – mixed samples (*5*)

Обсуждение

Видовое разнообразие (65 видов) коллембол изученного нами ландшафта является достаточно высоким и вполне сопоставимо с богатством локальных фаун восточно-европейских тундр. Предыдущие исследования, проведенные в материковой части востока Большеземельской тундры, свидетельствуют как о низких, так и высоких значениях видового разнообразия: 45–72 вида (Таскаева и др., 2015, 2017; Taskaeva et al., 2019; Taskaeva, 2020). При этом это территории, заведомо отличающиеся разнообразными биогеоценозами. Такие различия могут быть обусловлены рядом причин, в т. ч. и количеством изученных почвенных образцов на одной пробной площади. Средние показатели видового богатства коллембол тундровых экосистем европейской части России варьируют в пределах 11–49 видов в одном местообитании. Полученные нами результаты (27–36 видов) укладываются в

вышеуказанные данные.

Результаты аддитивного парционирования указывают на то, что на разных уровнях иерархии вклад α-компоненты меньше, а β-компоненты выше, чем это было бы при случайном распределении видов. Подобные закономерности позволяют рассматривать сообщества коллембол в пределах тундрового ландшафта как бета-доминантные, что в целом соответствует данным, полученным для таежных лесов (Kuznetsova, Saraeva, 2018; Vasenkova, Kuznetsova, 2022). Вклад типа растительности в общее разнообразие оказался выше, чем это могло бы быть в случае случайного распределения видов (см. рис. 2). Несмотря на большое сходство флоры пробных площадей внутри кустарниковых и кустарничковых тундр, сообщества коллембол кустарниковых тундр разделились на два кластера (см. рис. 3а). С одной стороны, это может быть обусловлено доминирующим видом кустарника. Если на первом участке господствует *Betula nana* L., содоминантами являются *Salix lanata* L., *Salix phylicifolia* L., *Salix glauca* L., то на втором участке вклад последних менее выражен. С другой стороны, рассмотренные участки различались мезорельефом, глубиной залегания вечной мерзлоты и влажностью (Taskaeva et al., 2021). Это лишь подтверждает предположение о том, что неоднородность микроклимата, порового пространства почвы и качества растительной подстилки, обусловленные видовым составом растений, являются важными детерминантами сообщества почвенных микроартропод (Hansen, 2000; Coulson et al., 2003; Mitchell et al., 2017). При этом влажность почвы, являющаяся для коллембол важным фактором, в восточно-европейских тундрах, судя по всему, не оказывает существенного влияния на их пространственное распределение (Taskaeva et al., 2021).

Вместе с тем нашими исследованиями установлено, что на уровне типа микробиотопа разнообразие коллембол может и не быть β-доминантным. Так, для микробиотопа, представленного лишайниками, вклад α- и β-компонент оказался сравнимым и составил 34 и 38 % соответственно. Это свидетельствует о том, что сообщества коллембол лишайниковых куртин в равной степени могут определяться популяционными, ценотическими и абиотическими факторами. На наш взгляд, это связано с тем, что лишайники сами по себе формируют достаточно однотипную среду вне зависимости от расположения в пространстве, что, соответственно, приводит к пространственной гомогенности сообществ коллембол. Аналогичные результаты были получены для коловраток, обитающих в эпилитных и эпифитных лишайниках (Fontaneto et al., 2011). Моховой покров, напротив, благодаря способности сглаживать колебания температуры (Soudzilovskaya et al., 2013) способствует созданию благоприятного микроклимата для коллембол. Поэтому любые изменения, вызванные, например, засухой или переизбытком осадков, приводят к изменению окружающей среды, которые в свою очередь оказывают влияние на разнообразие мхов и, в конечном итоге, на сообщества ногохвосток. Результаты анализа главных компонент (см. рис. 3б) подтверждают предположение о том, что функциональные группы и виды растений определяют структуру сообществ коллембол (Hansen, 2000; Coulson et al., 2003; Mitchell et al., 2017).

На уровне проб в среднем обнаружена пятая часть (12.7 вида) всего разнообразия коллембол рассмотренных тундровых экосистем. Это может быть обусловлено, с одной стороны, автокорреляцией распределения видов, а с другой, неоднородностью окружающей среды внутри однородных участков (биотопов), что было продемонстрировано предыдущими исследованиями (Tsyganov et al., 2015; Kuznetsova, Saraeva, 2018; Vasenkova, Kuznetsova, 2022). В целом результаты указывают на то, что условия окружающей среды играют важную роль в формировании разнообразия коллембол в разных пространственных масштабах ниже уровня ландшафта.

Заключение

Результаты использования мультимасштабного подхода для изучения структуры разнообразия коллембол тундрового ландшафта показали, что факторы, связанные с

типом растительности, биотопа и неоднородностью распределения видов на уровне проб вносят одинаковый вклад. В то же время проведенное исследование подтверждает важность микробиотопов (особенно лишайниковых куртин) в тундрах в поддержании разнообразия коллембол. Оно показало, что вклад α- и β-разнообразия в общее видовое богатство (γ) может быть равнозначным, что служит дополнительным доказательством необходимости отбора проб под разными функциональными группами растений в различных пространственных масштабах. В целом полученные данные свидетельствуют о том, что разнообразие коллембол южных тундр характеризуется как β-доминантное на всех уровнях ландшафтной иерархии, что соответствует данным, полученным ранее для бореальных лесов.

Библиография

Бызова Ю. Б., Уваров А. В., Губина В. Г. и др. Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника . М.: Наука, 1986. 311 с.

Кузнецова Н. А. Организация сообществ почвообитающих коллембол . М.: ГНО Прометей, 2005. 244 с.

Покаржевский А. Д., Гонгальский К. Б., Зайцев А. С., Савин Ф. А. Пространственная экология почвенных животных.. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2007. 175 с.

Растительность европейской части СССР / Под ред. В. Д. Александрова, С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко, Ю. Р. Шеляг-Сосонко. Л.: Наука, 1980. 429 с.

Таскаева А. А., Кудрин А. А., Конакова Т. Н., Колесникова А. А. Разнообразие почвенных беспозвоночных окрестностей Падимейских озер (Большеземельская тундра) // Евразиатский энтомологический журнал. 2015. № 14 (5). С. 480–488.

Таскаева А. А., Колесникова А. А., Конакова Т. Н., Кудрин А. А. Зооэдафон восточно-европейских тундр // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2017. № 4 (32). С. 15–24.

Тихомиров Б. А. Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 537–557.

Babenko A. B. Springtails (Hexapoda, Collembola) of Tundra Landscapes of the Kola Peninsula // Entomol Review. 2012. Vol. 92, № 5. P. 497–515. DOI: 10.1134/S0013873812050028

Babenko A. B., Potapov M. B., Taskaeva A. A. The Collembola fauna of the East-European tundra // Russian Entomological Journal. 2017. Vol. 26, № 1. P. 1–30. DOI: 10.15298/rusentj.26.1.01

Bardgett R. D., Wardle D. A. Above-belowground Linkages. Oxford: Oxford University Press, 2010. 320 p.

Bokhorst S., Wardle D. A., Nilsson M.-C., Gundale M. J. Impact of understory mosses and dwarf shrubs on soil micro-arthropods in a boreal forest chronosequence // Plant and Soil. 2014. Vol. 379. P. 121–133. DOI: 10.1007/s11104-014-2055-3

Bokhorst S., Asplund J., Kardol P., Wardle D. A. Lichen physiological traits and growth forms affect communities of associated invertebrates // Ecology. 2015. Vol. 96, № 9. P. 2394–2407. DOI: 10.1890/14-1030.1

Bolger T., Arroyo J., Kenny J., Caplice M. Hierarchical analysis of mite community structures in Irish forests – a study of the relative contribution of location, forest type and microhabitat // Applied Soil Ecology. 2014. Vol. 83. P. 39–43. DOI: 10.1016/j.apsoil.2013.06.004

Coulson S. I., Hodkinson I. D., Webb N. R. Microscale distribution patterns in high Arctic soil microarthropod communities: the influence of plant species within the vegetation mosaic // Ecography. 2003. Vol. 26. P. 801–809. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2003.03646.x

Crist T. O., Veech J. A., Gering J. C., Summerville K. S. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α-, β and γ-diversity // The American naturalist. 2003. Vol. 162, № 6. P. 734–743. DOI: 10.1086/378901

Crist T. O., Veech J. A. Additive partitioning of rarefaction curves and species–area

relationships: unifying alpha, beta, and gamma diversity with sample size and habitat area // Ecology letters. 2006. Vol. 9. P. 923–932. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00941.x

Crowther T. W., van den Hoogen J., Wan J. et al. The global soil community and its influence on biogeochemistry // Science. 2019. Vol. 365 (6455). DOI: 10.1126/science.aav0550

da Silva Lima C. S., Maciel E. B., Clark F. J. K., Pessanha A. L. M. Does environmental heterogeneity explain βdiversity of estuarine fish assemblages? Example from a tropical estuary under the influence of a semiarid climate, Brazil // Plos One. 2022. Vol. 17, № 9. P. e0273765. DOI: 10.1371/journal.pone.0273765

Decaens T. Macroecological patterns in soil communities // Global Ecol. Biogeogr. 2010. Vol. 19. P. 287–302.

Eisenhauer N., Sabais A. C. W., Scheu S. Collembola species composition and diversity effects on ecosystem functioning vary with plant functional group identity // Soil Biol. Biochem. 2011. Vol. 43. P. 1697–1704. DOI: 10.1016/j.soilbio.2011.04.015

Ettema C. H., Wardle D. A. Spatial soil ecology // Trends in Ecology and Evolution. 2002. Vol. 17. P. 177–183.

Fjellberg A. The Collembola of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomologica Scandinavica. Leiden: Brill, 1998. Vol. 35. 184 p.

Fjellberg A. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona / Fauna Entomologica Scandinavica. Vol. 42. Leiden: Brill, 2007. 264 p.

Fontaneto D., Westberg M., Hortal J. Evidence of weakhabitat specialisation in microscopic animals // PLoS One. 2011. Vol. 6. P. e23969. DOI: 10.1371/journal.pone.0023969

Gering J. C., Crist T. O., Veech J. A. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: Implications for regional conservation of biodiversity // Conserv. Biol. 2003. Vol. 17. P. 488–499. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2003.01465.x

Hammer Ø., Harper D. A., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia electronica. 2001. Vol. 4 (1). P. 1–9.

Hansen R. A. Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage // Ecology. 2000. Vol. 81. P. 1120–1132. DOI: 10.2307/177183

Hobbie S. E., Schimel J. P., Trumbore S. E., Randerson J. R. Controls over carbon storage and turnover in high latitude soils // Global. Change Biol. 2000. Vol. 6. P. 196–210. DOI: 10.1046/j.1365-2486.2000.06021.x

Kuznetsova N. A., Saraeva A. K. Beta-diversity partitioning approach in soil zoology: A case of Collembola in pine forests // Geoderma. 2018. Vol. 332. P. 142–152. DOI: 10.1016/j.geoderma.2017.09.030

Kuznetsova N. A., Bokova A. I., Saraeva A. K. et al. Structure of the Species Diversity of Soil Springtails (Hexapoda, Collembola) in Pine Forests of the Caucasus and the Russian Plain: a Multi-Scale Approach // Entmol. Rev. 2019. Vol. 99. P. 143–157. DOI: 10.1134/S0013873819020027

Leibold M. A., Holyoak M., Mouquet N. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology // Ecology letters. 2004. Vol. 7 (7). P. 601–613. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x

Mitchell R. J., Urpeth H. M., Britton A. J., Taylor A. R. Soil microarthropod-plant community relationships in alpine moss-sedge heath // Applies soil ecology. 2017. Vol. 111. P. 1–8. DOI: 10.1016/j.apsoil.2016.10.010

Potapov A. M., Guerra C. A., van den Hoogen J. et al. Globally invariant metabolism but density-diversity mismatch in springtails // Nature Communications. 2023. Vol. 14 (1). P. 674. DOI: 10.1038/s41467-023-36216-6

Potapov M. Synopses on Palaearctic Collembola. Vol. 3. Isotomidae. Görlitz, 2001. 601 p.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austri, 2022. URL: http://wwwR-project.org/

Ribeiro D. B., Prado P. I., Brown Jr. K. S., Freitas A. V. L. Additive partitioning of butterfly diversity in a fragmented landscape: importance of scale and implications for conservation //

Diversity and Distributions. 2008. Vol. 14. P. 961–968. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2008.00505.x

Soudzilovskaia N. A., van Bodegom P. M., Cornelissen J. H. Dominant bryophyte control over high-latitude soil temperature fluctuations predicted by heat transfer traits, field moisture regime and laws of thermal insulation // Functional Ecology. 2013. Vol. 27. P. 1442–1454. DOI: 10.1111/1365-2435.12127

Taskaeva A. A. Springtail (Collembola) assemblages in floodlands of the taiga zone of the Republic of Komi // Entomological review. 2009. Vol. 89, № 8. P. 965–974. DOI: 10.1134/S0013873809080119

Taskaeva A. Collembola of terrestrial ecosystems near Pymvashor stream (Subarctic Hydrothermal System) . 2020. Sampling event dataset. URL: https://www.gbif.org/dataset/d88c33a5-2534-4069-bdd2-a071029ef44c (дата обращения 25.03.2023). DOI: 10.15468/ty35e8

Taskaeva A. A., Konakova T. N., Kolesnikova A. A., Kudrin A. A., Panjukov A. N., Lapteva E. M. Spatial Distribution of Invertebrates in the Soils of the Southeastern Part of the Bolshezemelskaya Tundra // Biology Bulletin. 2021. Vol. 48, № 1. P. 94–102. DOI: 10.1134/S1062359021010143

Taskaeva A. A., Mandrik E. A., Konakova T. N., Kudrin A. A. Characteristics of the Microarthropod Communities in Postagrogenic and Tundra Soils of the European Northeast of Russia // Eurasian soil science. 2019. Vol. 52, № 6. P. 661–670. DOI: 10.1134/S1064229319060127

Tsiafouli M. A., Kallimanis A. S., Katana E., Stamou G. P., Sgardelis S. P. Responses of soil microarthropods to experimental short-term manipulations of soil moisture // Applied Soil Ecology. 2005. Vol. 29. P. 17–26.

Tsyganov A. N., Komarov A. A., Mitchell E. A. et al. Additive partitioning of testate amoeba species diversity across habitat hierarchy within the pristine southern taiga landscape (Pechora-Ilych Biosphere Reserve, Russia) // European Journal of Protistology. 2015. Vol. 51 (1). P. 42–54. DOI: 10.1016/j.ejop.2014.11.003

Vasenkova N. V., Kuznetsova N. A. A multiscale approach to evaluate the structure of diversity of Collembola in boreo-nemoral forests of the Russian Plain // Nature Conservation Researche. Заповедная нука. 2022. Vol. 7 (Suppl. 1). P. 38–51. DOI: 10.24189/ncr.2022.019

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (регистрационный номер 122040600025-2).

THE STRUCTURE OF THE SPRINGTAIL DIVERSITY IN THE SOUTHERN TUNDRA AT DIFFERENT SCALES OF STUDY

TASKAEVA Anastasia — *PhD, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS) (28, Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167982 Komi Republic, Russia), taskaeva@ib.komisc.ru*

KONAKOVA Tatyana — *PhD, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS) (28, Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167982 Komi Republic, Russia), konakova@ib.komisc.ru*

NOVAKOVSKY Alexander — *PhD, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB FRC Komi SC UB RAS) (28, Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167982 Komi Republic, Russia), novakovsky@ib.komisc.ru*

Keywords: microarthropods, springtails, alpha, beta, gamma diversity, additive partitioning, Bolshezemelskaya tundra

Reviewer: O. Berezina

Received on: 21 April 2023
Published on: 01 October 2023

Summary: In order to better understand the patterns of distribution of microarthropods and their determining factors, we studied the diversity of soil springtails (collembulans) at the levels of the spatial hierarchy of habitats in tundra ecosystems (Bolshezemelskaya tundra). Changes in species diversity (α and β) and the structure of springtail community were analyzed in 96 samples from three microbiotopes (mosses, lichens and mixed samples) of two types of vegetation (shrubby and low bush tundra) using the additive partitioning procedure. α and β diversity were assessed at the level of landscape, tundra type, microbiotope and sample. A total of 65 species were recorded, which is comparable to the richness of the local faunas of the Eastern European tundra. It was shown that factors associated with the type of tundra, microbiotope, and heterogeneity of species distribution at the sample level made a relatively equal contribution to the species diversity of springtails. It was established that the contribution of α- and β-diversity at the level of microbiotopes to the total species richness (γ) can be equivalent, which serves as additional evidence of the need for sampling under different functional groups of plants at different spatial scales. In general, the obtained data indicate that the diversity of collembolans of the southern tundra is characterized as β-dominant at all levels of the landscape hierarchy, which indicates that external factors prevail over internal factors in the formation of collembolan communities.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

УДК 574.587

ВЕРОЯТНОСТНАЯ ОЦЕНКА ВИДОВОГО СОСТАВА БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ БАЙЕСОВСКИХ МОДЕЛЕЙ

ШИТИКОВ Владимир Кириллович — *доктор биологических наук, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН (445003, Тольятти, ул. Комзина, 10), stok1946@gmail.com*

ЗИНЧЕНКО Татьяна Дмитриевна — *доктор биологических наук, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН (445003, Тольятти, ул. Комзина, 10), zinchenko.tdz@yandex.ru*

Ключевые слова: равнинные реки, макрозообентос, экология метасообществ, темное разнообразие, свойства видов, байесовская модель, алгоритмы классификации

Рецензент: С. В. Баканев

Получена: 14 августа 2023 года

Подписана к печати: 09 октября 2023 года

Аннотация. Рассматриваются результаты использования унифицированной байесовской модели для оценки компонентов видового разнообразия на примере донных сообществ малых и средних равнинных рек. Построение модели осуществляли по данным о встречаемости 147 таксонов макрозообентоса на 132 участках водотоков в бассейне Средней и Нижней Волги. Были рассчитаны и интерпретируются оценки экологического сродства (affinity) к феномену "темного разнообразия", полученные двумя моделями логистической регрессии: для каждого вида по их 4 основным биологическим свойствам и каждого участка по 7 абиотическим факторам. Оценивалась также пригодность (suitability) каждого вида для каждого участка, рассчитываемая как стандартизованное отклонение частот совместно встречающихся видов от ожидаемых вероятностей согласно гипергеометрическому распределению. На основе этих модельных оценок рассчитывались унифицированные (объединенные) оценки вероятности Pij обнаружить i-й вид на j-м участке. Рассматривается точность и эффективность построенной модели, а также высказываются соображения по улучшению ее качества.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Современная теория экологических сообществ рассматривает модели биоразнообразия через призму набора базовых процессов, лежащих в основе появления и последующего развития каждого вида в конкретном местообитании (Vellend, 2016). Эти процессы определяются не только лимитирующими факторами среды, но и совокупностью собственных функциональных и морфологических характеристик каждого вида (*traits*), которые позволяют им адаптироваться к

меняющимся условиям биотопа и занять свое место в сообществе с учетом всего комплекса эндогенных взаимодействий (Keddy, 1992; Fujinuma, Pärtel, 2023).

Если рассматривать видовой состав одного локального местообитания (участка или станции наблюдения) как одно сообщество, то совокупность всех таких местообитаний, объединенных определенными закономерностями распределения видового состава, можно назвать метасообществом (Leibold, Mikkelson, 2002). Матрица метасообщества **B** обычно состоит из участков (по строкам) и видов (по столбцам), встретившихся в изучаемом регионе, по крайней мере, один раз. Такая таблица может быть заполнена либо данными присутствия / отсутствия (1/0), либо численностью, либо проективным покрытием (например, в %). Очевидно, что эмпирическая видовая структура, основанная на натурных фаунистических исследованиях, подобна случайному моментальному снимку состава сообщества и не вполне соответствует истинному распределению регионального биоразнообразия. Для каждого местообитания можно выделить совокупность видов, которые теоретически по своим функциональным и аутэкологическим характеристикам могут принадлежать к рассматриваемому сообществу, но до некоторых пор не были там обнаружены. Подмножество таких видов было названо «темным» разнообразием (*dark diversity*) (Pärtel et al., 2011).

Существует целый ряд причин (Rabinowitz, 1981; Bickford et al., 2007; Klimesova, Klimes, 2007), почему некоторые виды могут отсутствовать на участках, подходящих им по совокупности абиотических или биотопических характеристик (или почему отдельные участки не могут включать все виды с подходящим набором свойств). В числе этих причин – недостаточное количество взятых проб, ошибки или тенденциозность в систематическом определении видов, их низкая способность к расселению или стрессоустойчивость и проч. И наоборот, инвазивные процессы, природно-климатические флуктуации и прочие случайные факторы могут привести к неожиданным разовым вспышкам численности видов, теоретически совершенно не характерных для конкретного сообщества.

Для объективной оценки видовой структуры локального сообщества необходимо создание аналитической схемы (метрик и моделей), позволяющей проводить формальную оценку истинного разнообразия. Последовательное продвижение в этом направлении осуществляется работами проф. Тартуского университета М. Партеля с соавторами (Pärtel et al., 2011, 2013). В своей недавней статье (Carmona, Pärtel, 2021) ими была разработана методика расчета матрицы **S** экологической пригодности (*suitability*) каждого вида для каждого участка, основанная на подсчете частот совместной встречаемости видов во всем метасообществе (т. е. в матрице **B**). Уникальные значения пригодности S_{ij} ($0 \leq S_{ij} \leq 1$) трактуются авторами как условные вероятности соответствия вида i и участка j.

В последующей публикации (Fujinuma, Pärtel, 2023) авторы предлагают новый унифицированный подход, который заполняет некоторую смысловую диспропорцию между биологическим понятием пригодности и формально-статистическими индексами на основе частот встречаемости за счет привлечения важнейших экологических закономерностей и факторов. При этом матрица **P** условных вероятностей соответствия видов и участков формируется на основе произведения двух матриц: упомянутой выше **S** и **D**, связанной с экологическими особенностями, которые регулируются как биологическими свойствами видов, так и переменными абиотической среды, характерными для каждого участка. Байесовский подход позволил создать гибкую и сложную структуру модели для решения этой задачи.

Ранее (Головатюк и др., 2017, 2021) нами были рассмотрены особенности широтного и зонального градиентов распределения биоразнообразия видов донных сообществ равнинных рек в бассейне Средней и Нижней Волги. Цель настоящей статьи – на том же экспедиционном материале выполнить построение байесовской модели (Fujinuma, Pärtel, 2023) и оценить статистические возможности присутствия различных таксонов макрозообентоса на отдельных участках изученных водотоков. На основе анализа коэффициентов модели ставится также задача оценить эффекты влияния

отдельных свойств видов и абиотических факторов на вероятности появления вида в конкретном сообществе.

Материалы

Анализ взаимосвязи таксономического состава донных сообществ с абиотическими условиями водной среды и экологическими характеристиками отдельных видов проводился по результатам многолетних (1990–2019 гг.) исследований на территории Среднего и Нижнего Поволжья (Зинченко, 2011; Головатюк и др., 2017, 2021). Гидробиологическую съемку макрозообентоса проводили в разные месяцы вегетационного периода на 90 малых и 12 средних равнинных реках, притоках Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ, в т. ч. на 7 реках аридного региона бассейна оз. Эльтон. Средние реки были разделены на относительно однородные участки: верхнее, среднее, нижнее течение и устье, а каждая малая река принималась как целостный объект. Таким образом, было исследовано 132 локальных сообщества, в каждом из которых по стандартным методикам выделено до 40 видов макрозообентоса.

Всего было взято 1400 проб с идентификацией 740 видов и таксонов рангом выше вида, которые для дальнейшего статистического анализа были ограничены списком из 147 таксономических единиц, встретившихся не менее чем в 15 пробах или на 10 участках из 132. На основе данных о встречаемости этих видов формировалась исходная матрица **B** размерностью 132 × 147.

Матрицу **T** характеристик видов ограничили тремя количественными показателями (прологарифмированное значение среднего индивидуального веса, мг/экз., вычисленного по всем выполненным пробам; индекс сапробности в модификации Зелинки – Марвина; индекс экологичности донного грунта) и одной качественной переменной – тип питания, преимущественный для данного вида. Индексы сапробности для каждого вида рассчитывали по формуле:

$$Sr = (0 \cdot s_x + 1 \cdot s_o + 2 \cdot s_\beta + 3 \cdot s_\alpha + 4 \cdot s_p)/10,$$

где s_x, s_o, s_β, s_α, s_p – сапробные валентности для ксеносапробной, олигосапробной, β-мезасапробной, α-мезасапробной и полисапробной зон соответственно. Индекс экологичности донного грунта рассчитывался по сходной методике: все грунты относились к 6 разрядам загрязненности (от 1 – песчано-гравийные до 6 – черный ил), вычислялись валентности, пропорциональные относительному частотному распределению встречаемости каждого вида в каждом типе грунта, после чего находился обобщенный показатель. Виды по типу питания были отнесены к 4 категориям: 1 – Фитофаги-собиратели, 2 – Хищники-хвататели, 3 – Детритофаги-собиратели, 4 – Сестонофаги-фильтраторы. Размерность матрицы **T** – 147 × 4, однако при построении модели каждая градация типа питания рассматривалась как отдельная переменная.

Матрица **V** условий внешней среды для каждого участка рек формировалась по данным параллельного мониторинга 30 показателей, включающих гидрологические параметры водотоков, индексы качества воды и содержание основных химических ингредиентов, а также растровых таблиц, содержащих основные метеорологические показатели для региона исследований, загруженных с сервера свободно распространяемой информации WorldClim. Поскольку между всеми этими переменными наблюдалась сильная корреляционная связь, проводили анализ индексов инфляции дисперсии *VIF,* и избыточные предикторы удалялись из рассмотрения. В результате было отобрано 7 факторов среды, коллинеарность которых оценивалась как приемлемая: среднегодовая температура, ^{o}C; осадки самого засушливого квартала, мм; высота, м; индекс шероховатости рельефа TRI; минерализация воды, мг/л; содержание аммонийного азота и кислорода O2, мг/л. На основе этих данных формировалась матрица **V** 132 × 7.

Перед построением модели все переменные матриц **T** и **V** стандартизировались с использованием среднего и стандартного отклонения.

Методы

Унифицированная байесовская модель «виды – участки» состоит из 3 последовательных операционных секций:

1. Оценка двух векторов $\boldsymbol{d}_{sp}$ и $\boldsymbol{d}_{site}$, состоящих из значений вероятности индивидуального сродства (*affinity*) для каждого вида i или участка j в отдельности (i = 1 … 1 4 7 , j = 1…132) с помощью двух подмоделей логистической регрессии:

$$\text{logit}(d_{sp\text{-}i}) = a_{sp} + \boldsymbol{b}_{sp\text{-}i} \times T_{i.} \quad \text{и} \quad \text{logit}(d_{site\text{-}j}) = a_{site} + \boldsymbol{b}_{site\text{-}j} \times V_{j.}, \qquad (1)$$

где logit() – процедура логит-преобразования; a_{sp} и a_{site} – свободные члены двух субмоделей; $\boldsymbol{b}_{sp\text{-}i} = \{b_{1,sp\text{-}i}, b_{2,s\text{-}ip}, \ldots, b_{7,sp\text{-}i}\}$ и $\boldsymbol{b}_{site\text{-}j} = \{b_{1,site\text{-}j}, b_{2,site\text{-}j}, \ldots, b_{7,site\text{-}j}\}$ – векторы коэффициентов регрессии для соответствующих строк матриц биологических признаков $T_{i.}$ применительно к виду i и факторов среды $V_{j.}$ для участка j.

2. С использованием всех возможных линейных комбинаций значений векторов $\boldsymbol{d}_{sp}$ и $\boldsymbol{d}_{site}$ рассчитывается обобщенная матрица **D** экологического сродства между каждым видом i и участком j:

$$\text{logit}(D_{i,j}) = [\text{logit}(d_{sp\text{-}i}) + \text{logit}(d_{site\text{-}j})]/2. \qquad (2)$$

3. Осуществляется минимизация остатков модели (т. е. различий между матрицей **B** и прогнозом **P**) путем подгонки оценок модельных параметров {$\boldsymbol{a}$, $\boldsymbol{b}$}, описанных для первой секции 1. При этом предполагается, что наблюдаемая видовая структура метасообщества, описанная матрицей **B**, может быть аппроксимирована распределением Бернулли с матрицей вероятностей присутствия **P**, **B** ~ Bern(**P**), оценки которых ($P_{i,\,j}$) могут быть получены как скорректированная (унифицированная) пригодность вида i для конкретного участка j следующим образом

$$\text{logit}(P_{i,\,j}) = \text{logit}([1 - D_{i,\,j}] \times S_{i,\,j}) + \delta, \qquad (3)$$

где δ – постоянный параметр, уникальный для каждого метасообщества, $S_{i,\,j}$ – пригодность каждого из видов для конкретного участка, основанная на предположении, что часто совместно встречающиеся виды имеют общие экологические требования. Для оценки матрицы пригодности **S** по матрице присутствия / отсутствия видов **B** использовался R-пакет DarkDiv, рассчитывающий стандартизованное отклонение эмпирических частот от нуль-ожидаемых частот гипергеометрического распределения (Carmona, Pärtel, 2021).

Расчеты выполнялись с использованием языка и статистической среды R вер. 3.6. За основу был взят скрипт обработки тестового комплекта исходных данных, который представлен в приложении к статье (Fujinuma, Pärtel, 2023). Подгонка байесовской модели осуществлялась на основе итеративного процесса выбора исходных (априорных) оценок параметров модели и получении их результирующего (апостериорного) распределения. Этот процесс реализовали с использованием библиотеки JAGS методом построения длинных итеративных последовательностей нескольких марковских цепей Монте-Карло (MCMC), для которых распределение переходов определялось описанной выше структурой модели.

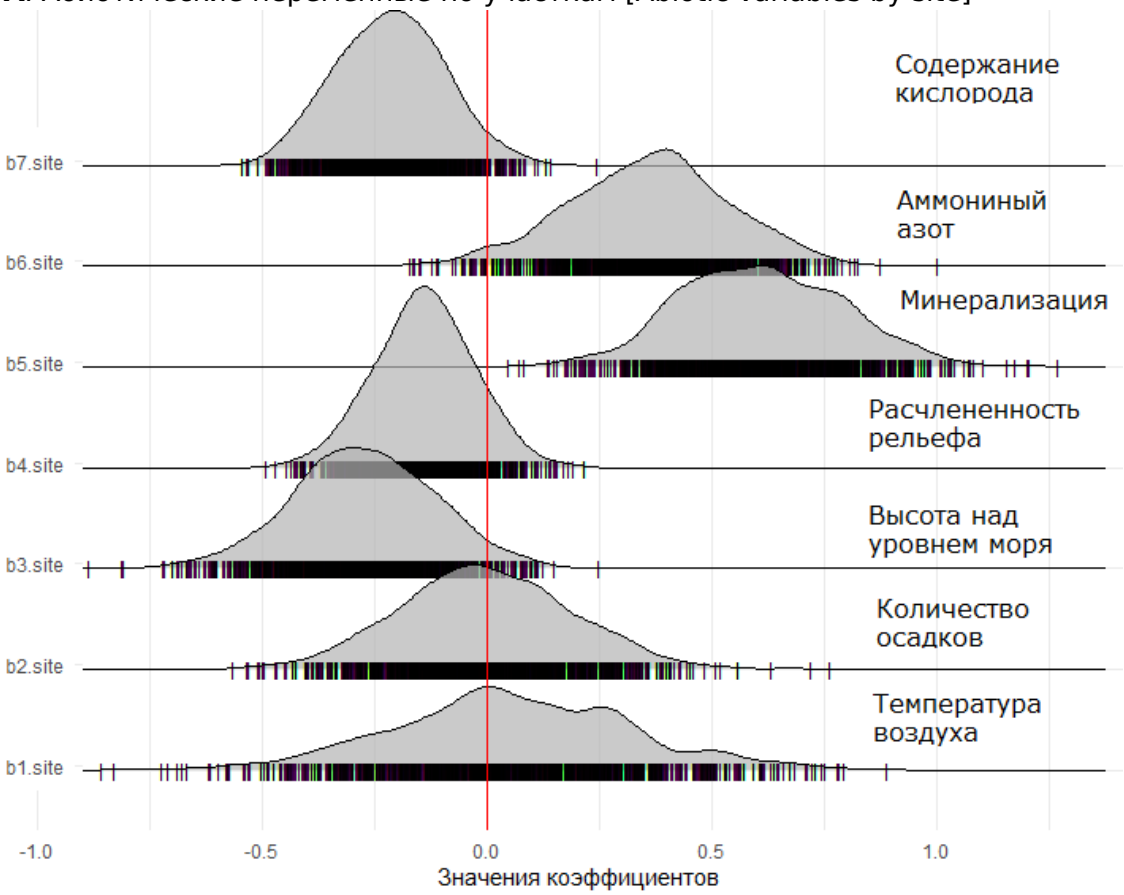
Результаты

Апостериорное распределение коэффициентов модели было получено с использованием марковского процесса из 2000 итераций для 3 цепей Монте-Карло (продолжительность вычислений – около 10 часов). Формальная проверка сходимости цепей осуществлялась с использованием статистики Гельмана – Рубина R_{hat} = 1.66, что соответствует не вполне хорошему результату (в этом случае статистика близка к 1).

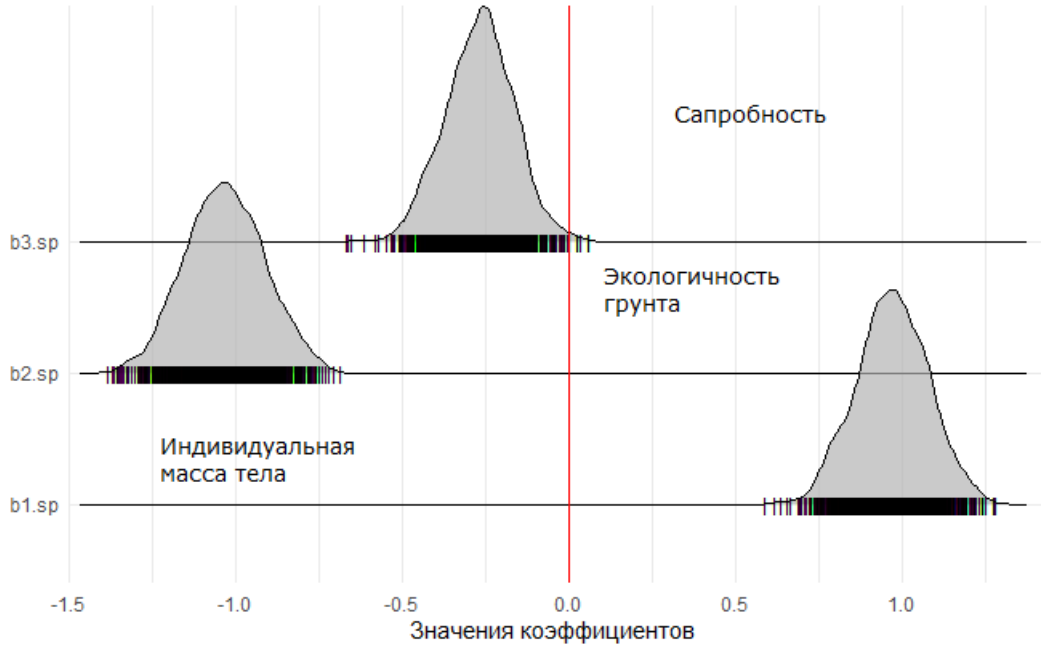
Наиболее важное значение для предметной интерпретации имеют коэффициенты двух моделей логистической регрессии (1) $b_{t.sp\text{-}i}$ и $b_{v.site\text{-}j}$ для каждого t-го свойства i-го вида и каждой v-й абиотической переменной на j-м участке соответственно. В этих моделях положительные значения коэффициентов $\boldsymbol{b}$ приводят

к возрастанию индивидуальных значений сродства с увеличением числовых независимых переменных, соответственно, возрастает шанс отсутствия *i*-го вида на участке *j*. Апостериорные плотности распределения, представленные на рис. 1, дают возможность заключить, что малозначимыми являются климатические факторы (температура воздуха и осадки); никак не влияют на встречаемость такие типы питания видов, как фитофаги и детритофаги, поскольку значительная часть распределения их коэффициентов близка к 0. Очевидно также, что при прочих равных условиях соленость воды и содержание ионов аммония снижают вероятность появления видов, тогда как насыщение кислородом, наоборот, увеличивает. Труднее распространяться видам с большой массой тела и детритофагам (в отличие от хищников). Не столь понятна связь встречаемости с качеством донных отложений и сапробностью, но можно высказать предположение, что видам, привыкшим к тяжелым грунтам и полисапробности, стратегически легче освоиться в менее экстремальных условиях.

А. Абиотические переменные по участкам [Abiotic variables by site]



Б. Свойства видов количественные [The properties of species are quantitative]



B. Трофические группы видов [Trophic groups of species]

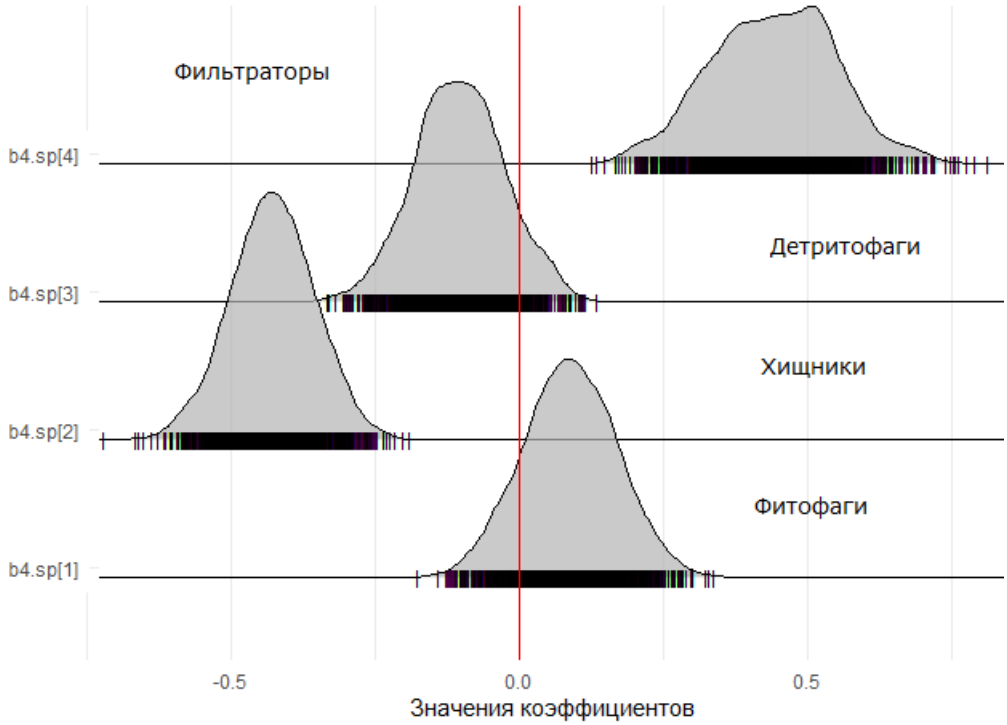
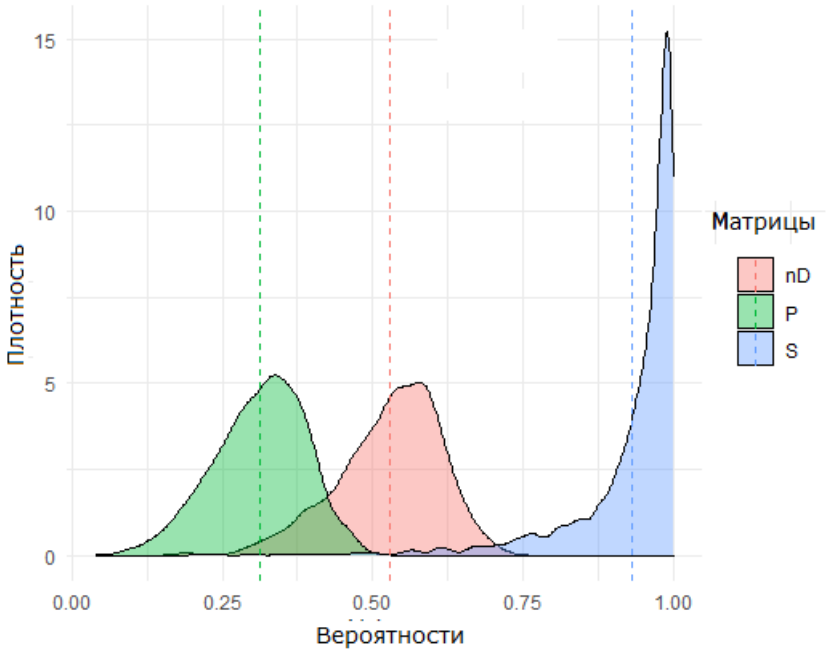


Рис. 1. Апостериорные распределения коэффициентов логистической регрессии $\boldsymbol{b}_{sp}$ и $\boldsymbol{b}_{site}$

Fig. 1. Aposterior distributions of logistic regression coefficients $\boldsymbol{b}_{sp}$ and $\boldsymbol{b}_{site}$

С использованием математических ожиданий коэффициентов $\boldsymbol{b}$ по формуле (2) была рассчитана матрица **D** экологического сродства (*affinity*), учитывающая биологические особенности видов и абиотические характеристики участков, а на основе анализа частот совместной встречаемости видов оценена матрица **S** пригодности (*suitability*). В результате их объединения по формуле (3) формировалась матрица **P** унифицированной (или приведенной) пригодности, отражающая в комплексе взаимные отношения видов и участков. Сравнение распределения значений этих трех матриц размерностью 132 × 147 для двух ситуаций (подмножеств клеток таблиц) с присутствием или отсутствием вида на участке ($B_{i,j}$ = 1/0) представлено на рис. 2.

А. Для ячеек с встретившимися видами ($B_{i,j}$ = 1) [For cells with encountered species]



Б. Для ячеек, где виды не встретились ($B_{i,j}$ = 0) [For cells where species did not meet]

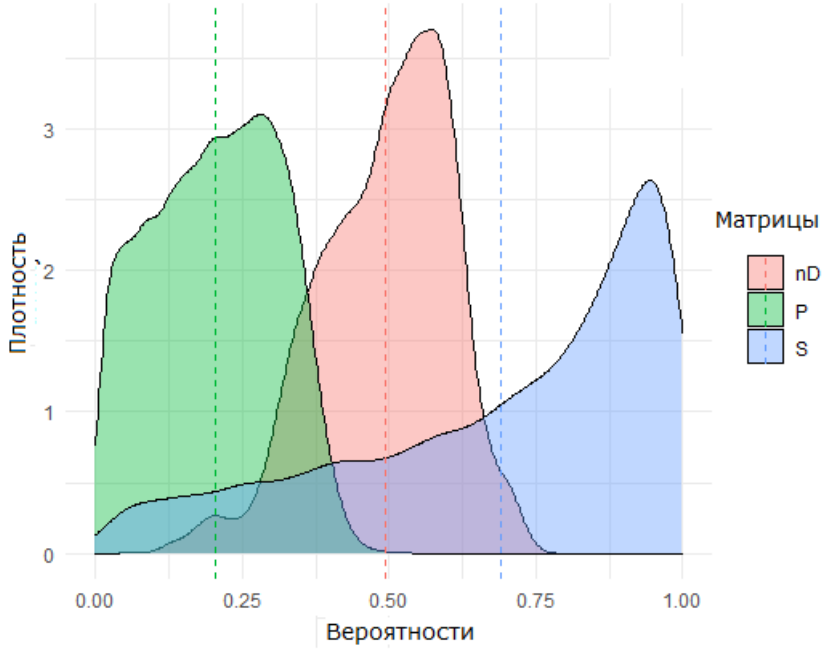


Рис. 2. Плотность распределения значений матриц пригодности **S** , сродства **nD** = (1 – **D**) и **P** унифицированной (или приведенной) пригодности; пунктиром обозначены центры (средние) каждого распределения

Fig. 2. The density of the distribution of the values of suitability matrices**S**, affinity **nD** = (1 – **D**) and **P** of unified (or reduced) suitability; dotted lines indicate the centres (averages) of each distribution

Обсуждение

Отнесение *i*-го вида к *j*-му участку и декомпозиция видового разнообразия на компоненты может проводиться с использованием любой из перечисленных матриц вероятности на основании известных методов классификации. Если, например, между центрами распределений матрицы **S** на рис. 2А и 2Б выбрать произвольное пороговое значение *C* (*threshold*), то виды считаются присутствующими при $P_{i,j} > C$ или

отсутствующими в противном случае. Тогда на каждом участке можно выделить 4 подмножества видов: «истинное разнообразие» TP (*true positive*), когда прогноз **S** совпадает с фактическим наблюдением в матрице **B**, «темное разнообразие» FP (*false positive*), «серое разнообразие» FN (*false negative*), когда модель признает обнаруженный вид маловероятным, и солидарно отсутствующие виды TN (*true negative*).

Общепринятым графоаналитическим методом нахождения наилучшего решения является ROC-анализ (от *Receiver Operator Characteristic*), в ходе которого находится оптимальный баланс между максимальным охватом *positive* случаев, т. е. чувствительностью TP / (TP + FN) = 0.771, и минимизацией неправильной классификации *negative* случаев, т. е. специфичностью FP / (FP + TN) = 0.74 (рис. 3). Пороговое значение C = 0.912 пригодности $S_{i,\,j}$ выбирается с учетом максимума суммы чувствительности и специфичности. В качестве критерия оценки качества приближения матриц **S** и **B** используется площадь под ROC-кривой (*Area Under Curve*) AUC = 0.832.

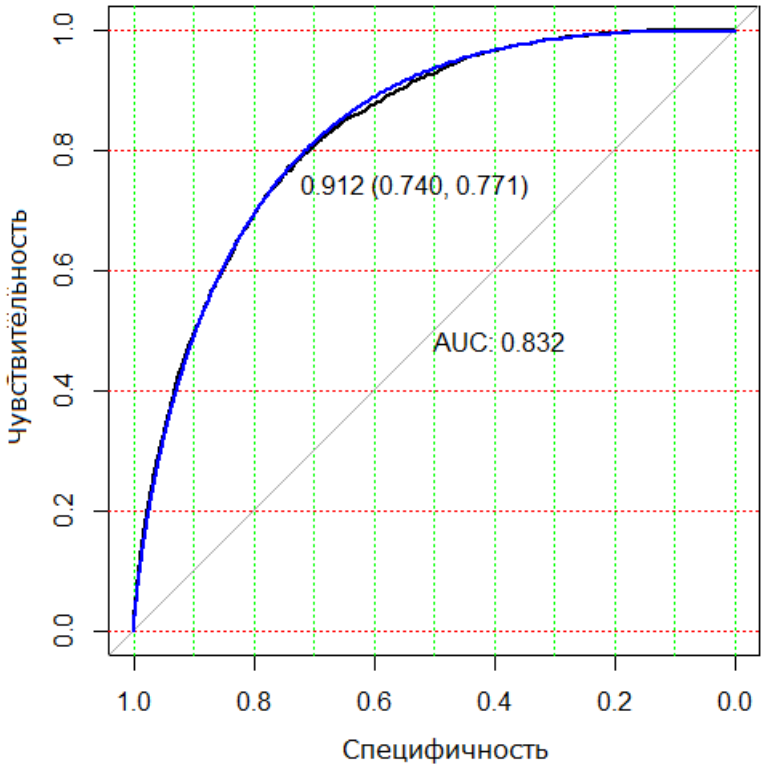


Рис. 3. ROC-диаграмма для предсказания присутствия видов на участках по матрице вероятностей пригодности **S**. Показаны достигнутый критерий AUC, пороговое значение C и (в скобках) величины специфичности и чувствительности соответственно

Fig. 3. ROC diagram for predicting the presence of species in plots based on the unified probability matrix **S** of suitability. The achieved AUC criterion, threshold value c and (in parentheses) the values of specificity and sensitivity, respectively, are shown

Отметим, что выполнить подобную операцию с матрицами сродства **D** и унифицированной матрицей пригодности **P** было бы некорректно по двум причинам: а) применение операции *logit*() в формулах (1–3) автоматически приводит к порогу классификации t = 0.5; б) применение байесовской процедуры для оценки коэффициентов логистических уравнений (1) настроено на оптимизацию темного разнообразия, а не на общую ошибку распознавания.

В качестве примера приведем анализ видового состава типичной малой реки Тукшумка, имеющий умеренный уровень стресса со стороны факторов среды (d_{site} =

0.438). По результатам двух гидробиологических проб было обнаружено 19 видов и еще 16 видов было отобрано в качестве потенциального видового богатства, которое, вероятнее всего, будет выявлено при повторных отборах проб. Фрагменты этих двух таксономических списков представлены в таблице.

Наблюдаемое и потенциальное видовое богатство р. Тукшумка, полученные на основе трех оценок вероятности: пригодности *S*, сродства для видов d_{sp}, общего сродства *D* и унифицированной пригодности *P*

Наименования видов	*S*	d_{sp}	*D*	*P*
Наблюдаемое разнообразие				
Polypedilum scalaenum	0.995	0.474	0.456	0.541
Limnodrilus profundicola	0.904	0.380	0.408	0.535
Cricotopus sp.	0.952	0.445	0.441	0.532
Tanytarsus sp.	0.961	0.473	0.455	0.523
Prodiamesa olivacea	1.000	0.535	0.486	0.514
Paracladius conversus	1.000	0.552	0.495	0.505
…				
Темное разнообразие				
Stylaria lacustris	0.937	0.291	0.361	0.599
Limnodrilus sp.	0.947	0.313	0.373	0.593
Uncinais uncinata	0.942	0.309	0.371	0.592
Harnischia curtilamellatus	0.959	0.370	0.403	0.572
Potamothrix hammoniensis	0.963	0.386	0.412	0.566
Thienemannimyia sp.	0.996	0.456	0.447	0.551
Paratendipes albimanus	0.965	0.475	0.456	0.525
Nais communis	0.845	0.324	0.379	0.525
Paracladopelma camptolabis	0.983	0.500	0.468	0.522
Stempellina almi	0.940	0.459	0.448	0.519
Polypedilum convictum	0.970	0.497	0.467	0.517
Paralauterborniella nigrohalteralis	0.905	0.436	0.437	0.510
Harnischia fuscimana	0.910	0.445	0.442	0.508
Sialis sp.	0.939	0.483	0.460	0.507
Paratanytarsus lauterborni	0.879	0.410	0.424	0.507
Clinotanypus nervosus	0.838	0.368	0.402	0.501

Заключение

Построение вероятностных моделей формирования видового состава становится важным инструментом при проведении экологических и биогеографических исследований. На региональном уровне эти модели связывают биоразнообразие локальных участков с пулом видов всего метасообщества, что позволяет объяснить экологические механизмы эволюции лотических сообществ, композиционные сдвиги и потоки распространения биоты в пространстве. Исследования с привлечением модельных коэффициентов позволяют понять особенности функциональной экологии: например, как биологические свойства видов (такие как средний размер или

индивидуальная масса, форма тела, продолжительность жизни, количество генераций, подвижность личинок и их участие в дрифте, тип и способ питания, суточные изменения активности и др.) в сочетании с абиотическими характеристиками биотопов сказываются на реализации потенциального видового разнообразия в той или иной местности. Изучение состава видов, с высокой вероятностью включенных в темное разнообразие, может быть полезно при определении приоритетов охраны природы: среди них могут оказаться либо исчезающие виды, нуждающиеся в сохранении, либо чужеродные виды, к будущим вторжениям которых следует своевременно подготовиться.

В то же время оценки вероятности P_{ij} обнаружить i-й вид на j-м участке не сводятся только к биологическим свойствам видов $\boldsymbol{d}_{sp}$, абиотическим факторам $\boldsymbol{d}_{site}$ и частотам совместной встречаемости $\mathbf{S}$. В большинстве случаев реализуемый план исследований связан с пространственными координатами, и тогда состав видов темного разнообразия обусловлен пространственной автокорреляцией (видовое богатство на участках, расположенных близко друг к другу, вероятнее всего, будет более сходными, чем для выборочных точек, расположенных далеко друг от друга). Кроме того, на таксономическом дереве можно выделить группы видов с высокой филогенетической корреляцией. В локальное сообщество для выполнения определенной экологической роли обычно входит только часть видов каждой группы и один вид постоянно сменяет другой, выполняя ту же функцию. То есть на оценку темного разнообразия может влиять филогенетический сигнал. В связи с этим современные многомерные модели совместного пространственного распределения видов (Ovaskainen, Abrego, 2020; Шитиков и др., 2021) дополнительно учитывают филогенетическую структуру сообществ и пространственную автокорреляцию данных в точках наблюдений.

Библиография

Головатюк Л. В., Зинченко Т. Д., Шитиков В. К. Пространственное распределение разнообразия донных сообществ лотических систем Среднего и Нижнего Поволжья // Принципы экологии. 2021. № 2. С. 38–53. DOI: 10.15393/j1.art.2021.11122

Головатюк Л. В., Шитиков В. К., Зинченко Т. Д. Оценка зонального распределения видов донных сообществ равнинных рек бассейна Средней и Нижней Волги // Поволжский экологический журнал. 2017. № 4. С. 335–345.

Зинченко Т. Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (Атлас) . Тольятти: Кассандра, 2011. 258 с. URL: http://www.ievbras.ru/books/books.html (дата обращения: 01.06.2023).

Шитиков В. К., Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В. Модели совместного распределения видов на примере донных сообществ малых рек Волжского бассейна // Журнал общей биологии. 2021. Т. 82, № 2. С. 143–154.

Bickford D., Lohman D. J., Sodhi N. S., Ng P. K. L., Meier R., Winker K., Ingram K. K., Das I. Cryptic species as a window on diversity and conservation // Trends Ecol Evol. 2007. Vol. 22, № 3. P. 148–155. DOI: 10.1016/j.tree.2006.11.004

Carmona C. P., Pärtel M. Estimating probabilistic site-specific species pools and dark diversity from coocurrence data // Global Ecology and Biogeography. 2021. Vol. 30, № 1. P. 316–326. DOI: 10.1111/geb.13203

Fujinuma J., Pärtel M. Decomposing dark diversity affinities of species and sites using Bayesian method: What accounts for absences of species at suitable sites? // Methods in Ecology and Evolution. 2023. P. 1–12. DOI: 10.1111/2041-210X.14109

Keddy P. A. A pragmatic approach to functional ecology // Functional Ecology. 1992. Vol. 6. P. 621–626.

Klimesova J., Klimes L. Bud banks and their role in vegetative regeneration – a literature review and proposal for simple classification and assessment // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2007. Vol. 8. P. 115–129.

Leibold M. A., Mikkelson G. M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure // Oikos. 2002. Vol. 97. P. 237–250.

Ovaskainen O., Abrego N. Species Distribution Modelling: With Applications in R. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2020. 370 p.

Pärtel M., Szava-Kovats R., Zobel M. Community completeness: linking local and dark diversity within the species pool concept // Folia Geobotanica. 2013. Vol. 48, № 3. P. 307–317. DOI: 10.1007/s12224-013-9169-x

Pärtel M., Szava-Kovats R., Zobel M. Dark diversity: shedding light on absent species // Trends in Ecology and Evolution. 2011. Vol. 26. P. 124–128.

Rabinowitz D. Seven forms of rarity // The biological aspects of rare plant conservation. New York: John Wiley & Sons Ltd, 1981. P. 205–217.

Vellend M. The Theory of Ecological Communities. Princeton; Oxford: Princeton Univ. Press, 2016. 229 p. .

Благодарности

Авторы выражают признательность д. б. н. Л. В. Головатюк за активное участие в сборе гидробиологического материала и определении видов, а также проф. М. Партелю и Г. Фуджинума (Тартуский университет) за ценные замечания при обсуждении рукописи.

PROBABILISTIC ASSESSMENT OF THE SPECIES COMPOSITION OF BENTHIC COMMUNITIES USING BAYESIAN MODELS

SHITIKOV Vladimir Kirillovich
DSc, Samara Federal Research Scientifc Center RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Science (445003, Togliatty, Komzin st., 10), stok1946@gmail.com

ZINCHENKO Tatyana Dmitrievna
DSc, Samara Federal Research Scientifc Center RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Science (445003, Togliatty, Komzin st., 10), zinchenko.tdz@yandex.ru

Keywords: plain rivers, macrozoobenthos, metacommunity ecology, dark diversity, species traits, Bayesian model, classification algorithms

Reviewer:
S. Bakanev

Received on:
14 August 2023
Published on:
09 October 2023

Summary: The results of using a unified Bayesian model to estimate components of species diversity on the example of bottom communities of small and medium-sized plain rivers are considered. The model was built using data on the occurrence of 147 macrozoobenthos taxa in 132 sections of watercourses in the Middle and Lower Volga basin. Estimates of ecological affinity for the phenomenon of "dark diversity" obtained by two logistic regression models were calculated and interpreted: for each species according to their 4 main biological properties and for each site according to 7 abiotic factors. The suitability of each species for each site was also estimated, it was calculated as the standardised deviation of the frequencies of co-occurring species from the expected probabilities according to a hypergeometric distribution. Based on these model estimates, unified (pooled) estimates of the probability Pij of detecting the i-th species at the j-th site were calculated. The accuracy and efficiency of the constructed model are reviewed, as well as suggestions for improving its quality are made

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

УДК 57.087.1 :519

НЕЙРОННЫЕ СЕТИ ДЛЯ ЭКОЛОГИИ: ВВЕДЕНИЕ

КОРОСОВ Андрей Викторович

доктор биологических наук, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, пр. Ленина, 33), korosov@psu.karelia.ru

Ключевые слова: нейронная сеть, нейрон, моделирование, настройка, экология, зоология

Рецензент: В. Н. Якимов

Получена: 31 августа 2023 года

Подписана к печати: 04 октября 2023 года

Аннотация. Рассмотрен вариант объяснения состава и структуры нейронной сети, отталкиваясь от понятия «уравнение регрессии». Ориентируясь на метод, более привычный экологам (регрессионный анализ), показаны структурные и функциональные особенности «нейрона» и искусственной нейронной сети. Поэтапно углубляются и расширяются представления о линейной и криволинейной регрессии, логите, нейроне, нейросетевом моделировании, об алгоритмах настройки структурных и количественных параметров моделей. Определены ключевые термины рассматриваемой технологии (ковариат, смещение, нейрон, слой, функция активации, обучение, переобучение). На конкретных примерах показаны некоторые области применения этого метода в экологии животных. С помощью нейронной сети рассмотрено решение типичных для экологии животных задач диагностики статуса (пола) животных по количественным признакам, оценка пригодности тех или иных биотопов для обитания животных. Дан список литературы с примерами использования сетей для решения экологических задач. Приведены листинги расчетов, выполненных в среде программы R с использованием функций из пакета neuralnet. Прикреплены файлы с данными для выполнения тренига по представленным кодам.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Несмотря на обилие публикаций о нейронных сетях, в экологических исследованиях этот математический аппарат используется односторонне. Беглый анализ литературы показывает, что в основном с помощью нейронных сетей с экологическими целями выполняют дешифрирование космических снимков и проводят анализ распространения промышленных поллютантов. В области биологической экологии такого рода исследования крайне редки (Шитиков и др., 2003; Скворцов, 2018). Вероятно, одной из причин является отсутствие понятных методических руководств, объясняющих смысл этой процедуры на примерах из экологии. Нам представляется, что начинать объяснение этого метода следует не с введения в морфологию нейрона, но с поиска математических аналогий, уже известных биологам. Если за старт взять понятие линейной регрессии, картина может проясниться быстрее (Каллан, 2001). Появляется возможность, постепенно дополняя методическую базу, подготовить читателей к использованию нейронных сетей как эффективного инструмента моделирования экологических явлений. Статья написана для популяризации метода нейросетевого моделирования среди специалистов в области биологии и экологии.

Целью работы мы ставим объяснение основ нейросетевого моделирования через понятие регрессии и демонстрацию его использования в некоторых областях экологии животных.

Преследуя только эту цель, мы не будем рассматривать методы оценки статистической значимости модельных параметров. Примеры проиллюстрированы

расчетами в среде языка R (The R..., 2023), который широко используется в биометрии (Мастицкий, Шитиков, 2014; Якимов, 2019; Коросов, Горбач, 2017, 2021), в т. ч. и для построения нейросетей (Шитиков, Мастицкий, 2017; Машинное обучение..., 2020; Ashirali, 2023). Для лучшего усвоения метода читателям необходимо самостоятельно выполнить представленные скрипты в среде R; исходные данные для расчетов либо прописаны в скрипте, либо прикреплены к тексту в виде файлов (загрузка по гиперссылке).

Традиционные методы исследований

Для понимания существа искусственной нейронной сети необходимо рассмотреть основные понятия регрессионного анализа (Иванова и др., 1981; Мастицкий, Шитиков, 2014; Ивантер, Коросов, 2017).

Линейная регрессия

Регрессионный анализ изучает зависимость некоей характеристики (случайной величины y) от другой характеристики (случайной величины x) (или от нескольких характеристик). Для обозначения независимых переменных (x) в регрессионном анализе используют термин *предикторы*, а при нейросетевом моделировании – *ковариаты*. Зависимость y от x может проявляться, когда есть выборка нескольких биологических объектов, у которых определены показатели, имеющие разные значения. Например, масса (y), как правило, выше у особей с большей длиной тела (x). Отдельную i-я особь характеризуют два промера (x_i, y_i), на диаграмме она представлена точкой с этими координатами, а вся выборка из n особей предстает размытым облаком. Из-за влияния многих (случайных) факторов, данная зависимость не является функциональной. Ее график – это не линия, а *эллипс рассеяния*, вытянутый в направлении зависимости: например, чем больше длина тела, тем больше масса. При этом оказывается, что каждому значению признака (x_i) соответствует целое множество из k значений признака $y_{i(j = 1, 2 \ldots k)}$ (рис. 1).

Если мы ставим задачу выразить главную тенденцию связи этих характеристик, то такая неопределенность малопродуктивна: необходимо каждому значению x_i поставить в соответствие какое-то единственное значение y_i. Из математической статистики известно, что согласно методу максимального правдоподобия, наиболее представительной характеристикой выборки является средняя арифметическая $\hat{y} = \Sigma y_j / n$. Если для каждого значения x_i рассчитать соответствующее ему значение $\hat{y}_i$, и на диаграмму нанести точки с этими координатами (x_i, $\hat{y}_i$), то в идеальном случае двумерного нормального распределения все средние точки выстроятся в линию. Таким образом, регрессия – это не просто зависимость одного признака от другого, но зависимость *среднего уровня* одного признака от другого признака.

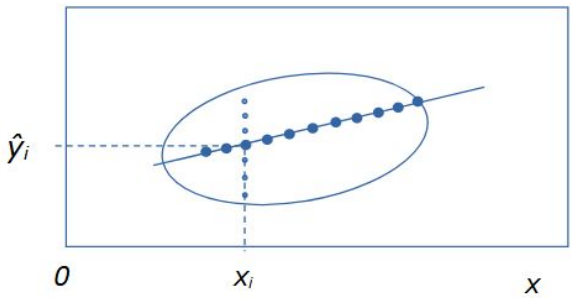


Рис. 1. Эллипс рассеяния вариант для двумерного распределения положительно зависимых признаков y от x. Мелкие точки – множество значений y_{ij}, соответствующих одному значению x_i. Крупные точки – множество значений частных средних $\hat{y}_i$ для разных значений x_i

Fig. 1. Scattering ellipse option for two-dimensional distribution of positively dependent features y on x. Small dots are a set of values y_{ij} corresponding to one value x_i. Large dots – a set of values of partial averages $\hat{y}_i$ for different values of x_i

Цель регрессионного анализа состоит в том, чтобы все множество этих частных

средних заменить линией регрессии, построенной с использованием всего двух значений (a_0 и a_1), параметров линейной модели: $\hat{y} = a_0 + a_1 * x$.

Смещение

Параметры регрессионной модели обычно имеют экологический смысл, отражают какой-то внутренний закон формирования вариант. Например, распространение загрязнений (*K*) вокруг (*dist*) источника (Рапута и др., 2015) можно было бы описать линейным уравнением (рис. 2):

$K = a_0 + (-a_1) * dist$.

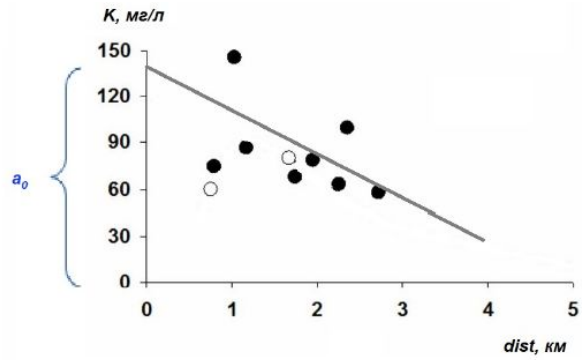


Рис. 2. Линия регрессии, описывающая тренд снижения уровня загрязнения (*K*) по мере удаления (*dist*) от источника (ТЭЦ)

Fig. 2. Regression line describing the trend of decreasing pollution level (*K*) as the distance (*dist*) from the source (CHP)

Коэффициент a_1 выражает пропорцию между расстоянием и загрязнением, он имеет смысл скорости изменения уровня загрязнения при удалении от его источника (объем поллютанта на единицу расстояния); причем он отрицательный, поскольку с ростом расстояния интенсивность загрязнений снижается. Коэффициент a_0 имеет смысл уровня загрязнения в месте размещения источника, т. е. при нулевом расстоянии от него ($a_0 = K_{(dist=0)}$). Линия регрессии не проходит через начало координат, она *смещена относительно нуля* на величину a_0, по этой причине при нейросетевом моделировании свободный член уравнения a_0 часто называют *смещением* (или параметром сдвига).

Преследуя наши цели, представим уравнение регрессии в виде блок-схемы, где элементы связаны стрелками (рис. 3). Для наглядности к первому коэффициенту добавим единицу. У этой конструкции есть *вход* (переменная *x* и смещение), коэффициенты пропорциональности (параметры *a*), действия над ними (кружок) и *выход* ($\hat{y}$). Представленный граф уже похож на «нейрон», но еще не обладает всеми его свойствами.

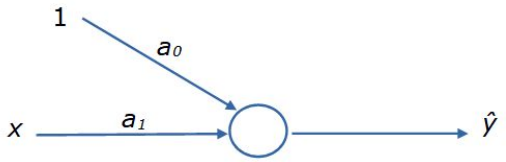


Рис. 3. Блок-схема уравнения регрессии $\hat{y} = a_0 * 1 + a_1 * x$

Fig. 3. Flowchart of the regression equation $\hat{y} = a_0 * 1 + a_1 * x$

Оценка значений a: МНК

Теперь возникает вопрос: как найти значения параметров a_0 и a_1? Один путь состоит в применении *аналитического «метода наименьших квадратов»* (МНК), который позволяет строить линию регрессии, проходящую точно по середине частных выборок, т. е. линию, которая в наименьшей степени удалена от всех точек выборки. Как можно заметить, частная средняя $\hat{y}_i$ отличается от многих значений y_{ij}, полученных при определенном значении x_i, причем разность ($y_{ij} - \hat{y}_i$) будет как положительной, так и отрицательной, а их сумма будет равна нулю. Для учета всех отклонений указанное выражение возводят в квадрат и суммируют по всей совокупности данных:

$$\sum_i \sum_j (y_{ij} - \hat{y}_i)^2$$

,

для простоты: $\Sigma(y - \hat{y})^2$.

Метод определения *наименьших квадратов отклонения исходных данных от линии регрессии* состоит в том, чтобы подобрать такие коэффициенты a_0 и a_1, при которых выполнится условие:

$\Sigma(y - \hat{y})^2 = \Sigma(y - a_0 + a_1 * x)^2 = \min$.

Исходя из этого уравнения, аналитически можно найти производные по a_0 и a_1, приравнять их к нулю для обнаружения экстремума (min) и получить корни – рабочие формулы для расчета коэффициентов регрессии a_0 и a_1. Такие формулы представлены в любом учебнике по статистике. В среде R расчеты по ним выполняет функция **lm()** (рис. 4). В результате наших расчетов получено уравнение: $w' = 6.36 * lt - 240$.

```
w←c(85,90,85,95,95,135,165,135,140)
lt←c(51,51,52,54,54,59,59,60,62)
(lreg←lm(w~lt))
  Call:
  lm(formula = w ~ lt)
  Coefficients:
  (Intercept) lt
  -240.766 6.358
plot(lt,w)
lines(lt,predict(lreg))
```

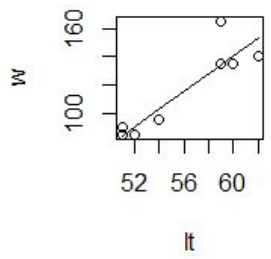


Рис. 4. Расчет линейной регрессии зависимости массы тела (*w*) гадюки от ее длины (*lt*)

Fig. 4. Calculation of linear regression of the dependence of the body weight (*w*) of the viper on its length (*lt*)

К сожалению, для многокомпонентных моделей в общем случае невозможно найти корни (решения) аналитическим путем. При современном компьютерном моделировании от метода МНК берут только метрику отличий модели от реальности, сумму квадратов отклонений (*невязку*, или *функцию потерь*), но используют ее по-иному.

Оценка значений a: численные методы

Существует и другой путь определения коэффициентов a_0 и a_1 в уравнении регрессии – *прямая подгонка методами оптимизации* (минимизации) с использованием численных методов и компьютеров. С этой целью сначала задаются любые (случайные или биологически правдоподобные) стартовые значения коэффициентов *a*. Затем рассчитываются значения $\hat{y}$ и вычисляется *невязка*, равная сумме квадратов отклонения точек от линии регрессии: $S = \Sigma(y - \hat{y})^2$. Затем с учетом полученной невязки параметры a_0 и a_1 некоторым образом переопределяются, вновь рассчитываются значения $\hat{y}$, вновь рассчитывается невязка и т. д. Процедура повторяется в стремлении минимизировать функцию невязки ($S \to 0$) и заканчивается, когда эта функция перестает уменьшаться. Разработано множество численных методов (алгоритмов) минимизации (Ньютона, градиентный спуск и др.), быстро приводящих к результату – нахождению лучших значений параметров модели, максимально близкой к эмпирическим значениям. Таким путем можно найти параметры как линейных, так и криволинейных зависимостей (степенных, экспоненциальных, гиперболических, логистических и пр.). В среде R подгонку параметров модели можно выполнить с помощью функций **nls(), nlm(), optim()** и др. Для линейной модели подгонка дает точно такие же результаты, что и МНК: $w' = 6.36 * x - 240$.

```
nls(w~a0+a1*lt, start=list(a0=1,a1=1))
        Nonlinear regression model
        model: w ~ a0 + a1 * lt
        data: parent.frame()
        a0 a1
        -240.766 6.358
        residual sum-of-squares: 1335
        Number of iterations to convergence: 1
        Achieved convergence tolerance: 1.403e-08
```

Рис. 5. Расчет линейной регрессии методом подгонки
Fig. 5. Calculation of linear regression by fitting method

Прямая подгонка с помощью указанных функций позволяет оценивать параметры уравнений различного вида и строить весьма сложные модели (Меншуткин, 2010). Этот метод использовался и для настройки первых вариантов нейронных сетей, однако при усложнении их структуры подгонка перестала справляться с задачей поиска адекватных параметров.

Множественная регрессия

Помимо зависимости одной переменной от другой, регрессионный анализ позволяет изучать зависимость одной переменной (y) от многих (x_1, x_2, x_3 ...) – это множественный регрессионный анализ. Такие задачи решают функции **lm()** (для нормального распределения) и **glm()** (для многих других типов распределения) (рис. 6). Расчеты для нашего примера позволили составить уравнение множественной регрессии: $w' = 6.03*lt - 0.315*lc - 191$.

```
w←c(40,156,105,85,80,50,75,48,75,67)
    lt←c(44,59,49,50,54,43,49,42,47,47)
    lc←c(70,78,66,90,83,70,62,75,40,80)
    glm(w~lt+lc)
      Call: glm(formula = w ~ lt + lc)
      Coefficients:
      (Intercept) lt lc
      -191.298 6.031 -0.315
      Degrees of Freedom: 9 Total (i.e. Null); 7 Residual
      Null Deviance: 10130
      Residual Deviance: 1897 AIC: 88.83
```

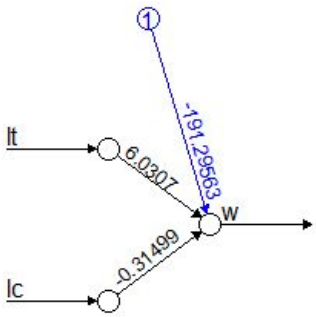


Рис. 6. Расчет множественной регрессии с помощью функции **glm()**
Fig. 6. Calculation of multiple regression using the **glm()** function

Для наглядного отображения взаимосвязи изучаемых переменных в общем уравнении диаграммы мы воспользовались пакетом **neuralnet** (скрипт не приводится). Диаграмма для множественной регрессии на рис. 6 вплотную подводит к понятию *сети* как множества взаимосвязанных компонентов модели. *Вершины* (кружки) символизируют значения исходных и расчетных переменных. Связывающие их *дуги* (стрелки) символизируют структуру уравнений, а числа над ними – коэффициенты пропорциональности (параметры).

Криволинейная регрессия

Зависимости между экологическими характеристиками редко имеют линейную форму. Чаще всего для двух изучаемых характеристик характерна аллометрия – разная скорость или масштаб их изменения. Это порождает ту или иную нелинейность, которую точнее воспроизводят различные криволинейные функции – степенная, показательная, параболическая и пр. Общий алгоритм для оценки параметров криволинейной регрессии состоит из этапов (1) «выпрямления» графика зависимости за счет преобразования исходных характеристик, (2) поиска параметров линейной модели и (3) обратного преобразования полученных коэффициентов. Например, для степенной модели ($\hat{y} = a_0*x^{a1}$) находят параметры (A) линейной модели для прологарифмированных исходных данных

$\ln(y) = A_0 + A_1 * \ln(x)$, которые затем преобразуют обратно $a_0 = e^{A0}$, $a_1 = A_1$ (рис. 7). Для нашего примера результирующее уравнение криволинейной (степенной) регрессии имеет вид: $w' = 0.000378 * lt^{3.137}$.

```
w←c(85,90,85,95,95,135,165,135,140)
lt←c(51,51,52,54,54,59,59,60,62)
a←(cm←lm(log(w)~log(lt)))$coefficients
a[1]←exp(a[1])
a
  (Intercept) log(lt)
   0.0003781285 3.1317477923
plot(lt,w)
lines(lt,a[1]*lt^a[2])
```

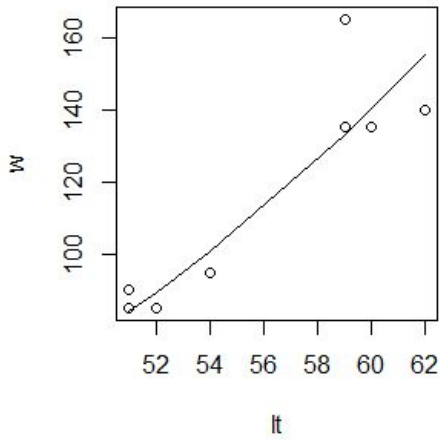


Рис. 7. Расчет степенной функции зависимости массы от длины тела гадюки
Fig. 7. Calculation of the power function of the dependence of the mass of the viper on its body length

Логистическая регрессия

Среди различных нелинейных взаимодействий в экологии часто встречается логистическая зависимость, которую можно описать с помощью логистической регрессии. График этой функции (рис. 8) имеет s-образую форму с двумя перегибами и соответствует трем состояниям изучаемой системы. При возрастании действия существенного фактора (x) на биосистему ее характеристика (y) вначале не меняются (минимальный уровень), затем на коротком переходном этапе велчина y резко возрастает и стабилизируется на максимальном уровне. Таковы, например, кривые смертности животных в возрастающих дозах токсиканта, степени деградации экосистем при росте антропогенной нагрузки и пр.

Формула логистической регрессии $\hat{y} = C + A / (1 + e^{-(a0+a1*x)})$ включает в себя четыре параметра: C – нижняя граница значений (константа), A – верхняя граница значений (асимптота), a_0, a_1 – коэффициенты пропорциональности. Если исходные данные привести к шкале от 0 до 1 ($C = 0, A = 1$), уравнение упрощается: $\hat{y} = 1 / (1 + e^{-(a0+a1*x)})$.

В этом выражении мы видим объединение двух формул: линейной регрессии $z = a_0 + a_1 * x$ и *логита* $1 / (1 + e^{-z})$. В свою очередь, в формулу логита включены две *плавные* криволинейные функции: гиперболическая (1/x) и показательная (e^{-z}). Именно их сочетание позволяет учесть два участка перегиба логистической кривой (возрастание и выполаживание): эти функции «выпрямляют» исходные данные и позволяют посчитать линейную регрессию преобразованных значений.

В примере показан расчет смертность дафний (от 0 до 1) в возрастающих концентрациях лигнина от 100 до 1000 мг/л (Коросов, Калинкина, 2003) (рис. 8). Полученное уравнение имеет вид: $p = 1/ (1 + e^{-(0.019*K-8.691)})$.

```
K←c(100,126,158,200,251,316,398,501,631,794,1000)
p←c(0,0,0,0,0,0,0.5,0.5,1,1,1)
d←data.frame(K,p)
(loreg←glm(p~K, family = binomial(), data=d))
  Call: glm(formula = p ~ K, family = binomial(), data = d)
  Coefficients:
  (Intercept) K
  -8.691 0.019
  Degrees of Freedom: 10 Total (i.e. Null); 9 Residual
  Null Deviance: 11.65
  Residual Deviance: 0.7443 AIC: 7.216
plot(d)
lines(K,predict(loreg,type="response"))
```

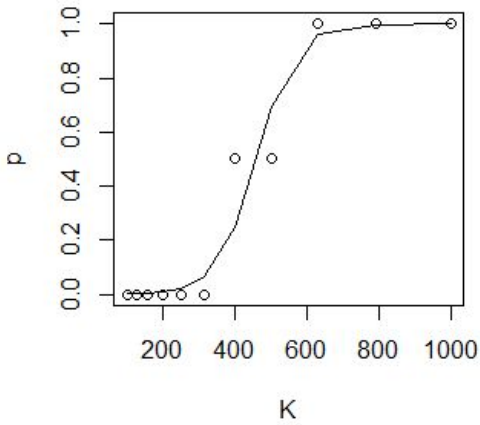


Рис. 8. Расчет логистической регрессии гибели дафний в токсиканте
Fig. 8. Calculation of logistic regression of the death of daphnia in a toxicant

Обобщая содержание раздела, необходимо привести те понятия, которые понадобятся для дальнейшего изложения. В их число вошли: регрессия, переменные (категориальные факторы и непрерывные ковариаты), параметры модели, блок-схема связей между переменными и параметрами, смещение, множественная регрессия, логит, подгонка методами оптимизации, функция потерь.

Оригинальные методы исследований

Искусственные нейронные сети создавались под задачи классификации, когда необходимо тестируемый объект отнести к одной из двух или нескольких известных категорий (Каллан, 2001; Шолле, 2022). Ставилась задача отнести изучаемые объекты к тому или иному *классу*, используя их различающиеся характеристики. Сложность решения такого рода задач состоит в том, что количественные характеристики объектов нужно преобразовывать в качественные, таксономические. Если в подобном распознающем устройстве (множестве математических формул) на вход подать непрерывные количественные характеристики (замеры, концентрации, цветность, яркость), то на выходе должен быть получен прогноз некой дискретной переменной (номер класса объекта). Иными словами, необходимо плавные изменения аргументов перевести к прерывистые, скачкообразные изменения функции.

«Нейрон»

Вот здесь и пригодились знания о биологическом нейроне, который работает по закону «все или ничего»: при воздействии внешних факторов нейрон не реагирует до тех пор, пока сумма внешних сигналов не превысит некий порог, после чего нейрон активируется, формирует потенциал действия (электрический импульс) во всей полноте и передает его по аксону к тканям (Шмидт, Тевс, 1996). Таким образом, когда суммарная величина внешних сигналов достигает определенного уровня, нейрон резко меняет свое качество.

Для математической имитации этой ситуации нужно найти такую функцию, которая сохраняет низкий уровень при многих значениях аргумента, но в определенный момент при незначительном приращении аргумента может показать резкое возрастание (и стабилизацию). Одну из таких математических конструкций мы рассмотрели выше – это логистическая регрессия.

В общем смысле можно сказать, что отдельный математический «искусственный нейрон» реализует логистическую регрессию (рис. 9).

Он состоит из двух частей. Первый компонент – это «сумматор», линейное уравнение, обобщающее действие k внешних стимулов:

$z = a_0 * 1 + a_1 * x_1 + a_2 * x_2 + \ldots + a_k * x_k$.

Второй компонент – это «активатор», уравнение логита, который «решает», достаточно ли велик уровень внешних воздействий, чтобы нейрон на них скачкообразно отреагировал:

$\hat{y} = 1 / (1 + e^{-z})$.

Помимо логита предложен целый ряд других функций активации нейрона, которые мы не рассматриваем.

Конструкцию отдельного «нейрона» можно воспринимать как уравнение линейной регрессии, связывающей некие переменные, дополненное нелинейным членом. Разные *ковариаты* (переменные *x*) могут иметь разное влияние на нейрон, что призваны выражать коэффициенты *a*.

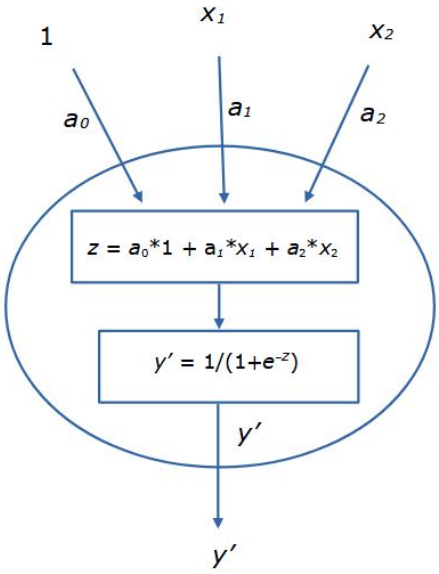


Рис. 9. Схема одного искусственного нейрона
Fig. 9. Diagram of one artificial neuron

Рассмотрим, как с помощью нейронов решается типичная задача для нейронной сети: предсказать качество объекта (*y′*) по набору его количественных характеристик (*x*). Для решения таких задач из нейронов строят «искусственную нейронную сеть» (ИНС).

Нейросетевое моделирование

Работа с сетью проходит в четыре этапа: создание, обучение, проверка, использование. Сначала *создается* структура сети, включающая установление входных и выходных переменных, число скрытых слоев, вид функции активации и пр. В процессе *обучения* на выборке объектов точно известного качества выполняется поиск значений коэффициентов *a* для всех связей между переменными. *Проверка* состоит в определении доли верных прогнозов на выборке объектов точно известного качества, но ранее не включенных в анализ. Во время *использования* сети в практических целях определяется статус неизвестных объектов.

Представленные ниже расчеты выполнены с использованием функции **neuralnet()** из пакета **neuralnet** (краткая запись – пакет::функция() – **neuralnet::neuralnet()**), который необходимо предварительно получить из репозитария и включить. Примерно те же результаты можно получить, используя функцию **nnet::nnet()**, **RSNNS::mlp()**. Результаты работы функции **n n e t ( )** очень выразительно позволяет отображать функция **gamlss.add::plot()**.

Модели с одним нейроном

Рассмотрим особенности работы функции **neuralnet()** на примере уже знакомой задачи определения смертности дафний в растворах лигнина. Функция **neuralnet()** включает в себя три основных аргумента. Требуется явно указать входные и выходные переменные (**formula**), источник данных (**data**) и число (скрытых) слоев нейронов (**hidden**). В скрипте (рис. 10) помимо этой функции заданы операторы ввода данных и вывода результатов.

```
library(neuralnet)
    library(neuralnet)
    K←c(100,126,158,200,251,316,398,501,631,794,1000)
    p←c(0,0,0,0,0,0,0.5,0.5,1,1,1)
    d←data.frame(K,p)
    nv←neuralnet(formula = p~K, data = d, hidden = 0)
    dn←as.vector(nv$net.result[[1]])
    plot(d)
    lines(K,dn,lty=2)
    plot(nv)
```

Рис. 10. Скрипт модели гибели дафний в лигнине
Fig. 10. The script of the model of the death of daphnia in lignin

При отсутствии (скрытых) нейронов (**hidden=0**) функция **neuralnet()** рассчитывает простую линейную регрессию (рис. 11 А). В этом случае коэффициенты модели имеют биологический смысл, в частности a_1 = 0.0014 доля/концентрация, т. е. приращение концентрации на 100 мг/л влечет приращение доли погибших на 0.14, на 14 %. Можно заметить, что эта модель довольно плохо описывает явление, в частности, по ее прогнозу при концентрациях 1000 мг/л должно погибнуть более 100 % подопытных животных, что абсурдно.

При добавлении нейронов промежуточного (скрытого) слоя (**hidden=1...**) появляется эффект логит-преобразования – модель имитирует отсутствие смертности до определенного порога и показывает скачкообразный рост смертности при небольшом приросте концентраций токсиканта (рис. 11 Б, В).

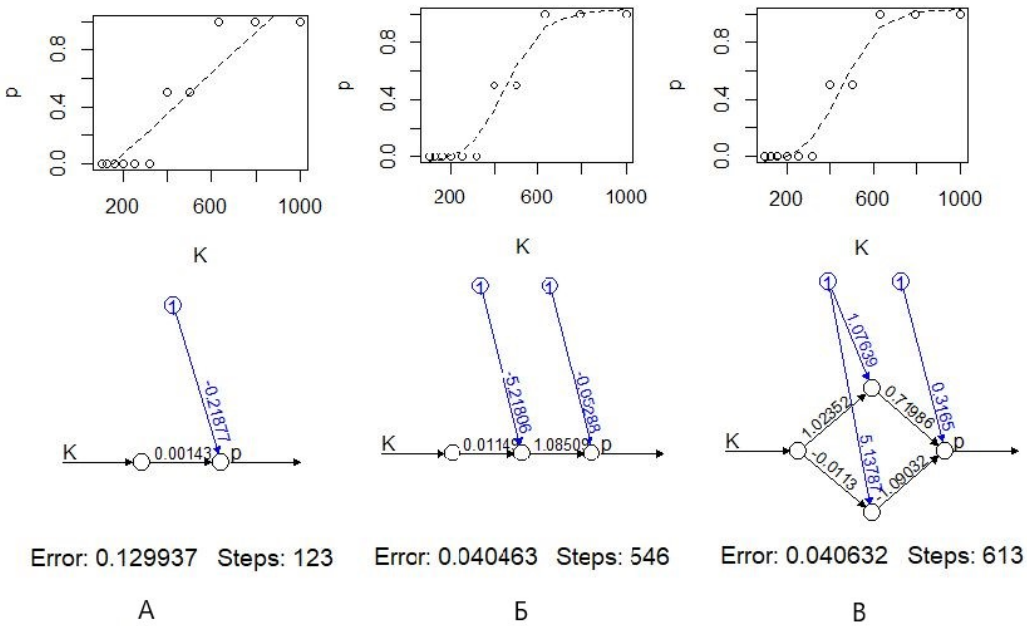


Рис. 11. Моделирование токсического эффекта с помощью нейронной сети без скрытых нейронов (А), с одним скрытым нейроном (Б) и с двумя скрытым нейронами (В)
Fig. 11. Modeling of the toxic effect using a neural network without hidden neurons (A), with one hidden neuron (Б) and with two hidden neurons (В)

Нейронная сеть

Для решения сложных задач нейронные сети формируют из нескольких «слоев», состоящих из нескольких нейронов (рис. 12). Принято считать, что входные переменные *x* образуют первый (входной) слой. Последний (выходной) слой представляет собой расчетные значения *y'*, собственно результат работы сети. В эти слои нейроны не входят. Компоненты входного слоя только поставляют данные, а выходной слой служит для обобщения и приведения результатов моделирования к размерности выходной

переменной. Второй же и следующие промежуточные (скрытые) слои состоят собственно из нейронов. Каждый нейрон воспринимает сигналы от *всех* входных элементов и передает собственный сигнал *всем* следующим элементам. Величина сигнала регулируется коэффициентами пропорциональности. Каскад расчетов начинается со стартовых значений (x) и заканчивается результатом (y'). Такая схема сети, составленной и з *полносвязных* слоев нейронов с *прямым распространением* сигналов, называется *многослойный персептрон* (перцептрон).

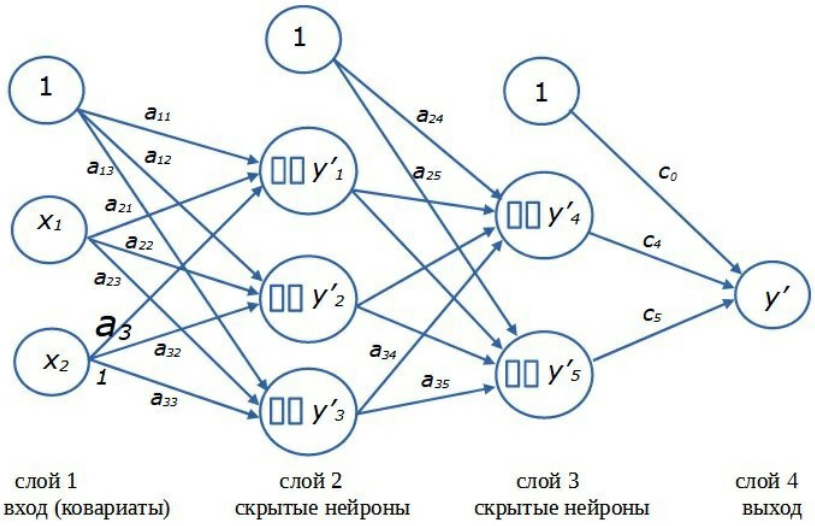


Рис. 12. Схема нейронной сети с двумя скрытыми слоями нейронов
Fig. 12. Diagram of a neural network with two hidden layers of neurons

Термин «скрытый» (латентный, внутренний) «нейронный слой» подчеркивает то обстоятельство, что значения как входных (x), так и выходных (y) переменных заданы в явном виде (в виде величин, записанных в файле), чем они и отличаются от *расчетных* внутри-сетевых переменных (y_i'). Нейрон, как математическая формула, рассчитывает значения внутренних переменных (скрытых в памяти), которые нам в общем-то малоинтересны, поскольку от сети требуется только конечный результат – как можно более точный прогноз значений y . Только в автоассоциативных сетях интерес представляют именно внутренние переменные (Шитиков и др., 2003) (заметим, что функции **nnet::nnet()** и **RSNNS::mlp()** позволяют строить такие сети).

Следует отметить, что из-за множества пересекающихся нелинейных связей коэффициенты сети утрачивают биологический смысл, их величина есть всего лишь средство преобразования одних переменных в другие.

Настройка нейронной сети

Те читатели, которые попробовали применить скрипт для настройки одного нейрона, могут быть удивлены (возмущены) тем, что их расчеты не дают такой же результат, что представлен на рис. 11 Б или В: иногда пунктир не соответствует данным и располагается горизонтально. Причину следует искать в механизме перерасчета коэффициентов нейросети.

Во-первых, стартовые коэффициенты ***a*** по умолчанию задаются как случайные величины (хотя их можно специально задать в аргументах функции). Соответственно, разные запуски функции **neuralnet()** будут приводить к разным результатам; на языке технологии подгонки – «невязка нашла локальный минимум» (неудачное решение). Чтобы прийти к достойному решению (как на рис. 11), нужен многократный перезапуск настройки (с разными случайными стартовыми значениями параметров). Оценка качества полученной модели должна проводиться на другой выборке.

Во-вторых, важно иметь в виду, что на результаты настройки (обучения) сети могут повлиять даже незначительные вариации в исходных данных. Общеизвестно, что от качества и объема стартовой информации зависит работоспособность любой модели, в т. ч. нейронной; сеть можно как «недоучить», так и «переучить». Эти вопросы выходят за

рамки нашей цели, однако, варьируя объемы входящей информации в разных прогонах настройки, можно больше понять о существе зависимостей, заключенных в исходных данных. В частности, можно ощутимо уточнить представление о структуре данных, если применить тот или иной вариант ресамплинга (Шитиков, Розенберг, 2013).

В-третьих, нужно помнить, что настройка сети осуществляется сложными числовыми методами со своими особенностями. На раннем этапе развития ИНС определение коэффициентов *a* выполнялось традиционными числовыми методами, методами прямой подгонки. Для численной оптимизации коэффициентов сети обычно используется алгоритм градиентного спуска, для которого характерны свои проблемы, в частности возможность попасть в локальный минимум функции ошибки. В дальнейшем оказалось, что таким образом невозможно настроить крупные сети. Для решения этой проблемы был разработан «метод обратного распространения ошибки» (Каллан, 2001), реализованный в функции **neuralnet()**. Его смысл можно примерно изложить так. Предварительно задав случайные значения параметрам a_i, на выходе сети после расчетов получают ошибку $S_i = \Sigma(y - \hat{y})^2$, которую используют для повторной *корректировки* значений параметров $a_{i+1} = f(-S_i, a_i)$. При этом перерасчет коэффициентов идет по слоям в обратном порядке, начиная с последнего и заканчивая первыми. Метод обратного распространения ошибки довольно медлителен. Так, для подбора коэффициентов простой линейной модели ему потребовалось 123 шага (рис. 11 А), тогда как функция алгоритма прямой подгонки nls(), решающая ту же задачу, справилась с ней за одну итерацию (рис. 5). Однако важнее всего то, что этот алгоритм позволяет выполнить настройку сетей любого размера и риск «застрять» в локальном минимуме функции ошибки при этом минимален (хотя такие случаи встречались даже в нашем примере).

Сеть с одним слоем нейронов

В целом эффективность нейросети может существенно возрасти при осознанном подборе числа нейронов и слоев. Большую роль играет и направление связей (структура сети); об одной из таких конструкций, о рекуррентных сетях, можно прочесть в статье В. К. Шитикова (2023). Однако этот вопрос выходит за рамки нашего повествования.

Ниже будет рассмотрен многослойный персептрон. Для краткой записи структуры сети указывают число нейронов в каждом слое и соединяют их стрелками. Например, краткое обозначение сети с двумя ковариатами на входе, одним слоем из трех скрытых нейронов и с одной выходной переменной примет вид: 2→3→1 или 2>3>1.

Рассмотрим применение ИНС для решения распространенной задачи в зоологии – определение пола особей по экстерьерным признакам. В примере требуется определить пол гадюк по замерам длины хвоста (**lc**), длины тела (**lt**), массы тела (**w**). По сравнению с одновозрастными самками у самцов хвост длиннее, хотя длина тела и масса меньше. Однако у разновозрастных животных распределения показателей имеют существенную трансгрессию по полам. К обучению сети привлечены данные по 50 разнополым разновозрастным взрослым особям гадюки (0 – самки, 1 – самцы), случайно извлеченным из общей базы данных (файл с данными vipkar.csv); для верификации модели взяли 50 других случайных особей.

Построили четыре модели (рис. 13). В первой модели (ns~lc) (1>1) (рис. 14 А) нейроны отсутствовали, полученная линейная регрессия позволяет успешно идентифицировать пол лишь у 83 % особей, а на проверочной выборке – у 78 %.

Во вторую модель (ns~lc) (1>1>1) (рис. 14 Б) ввели лишь один нейрон. На диаграмме хорошо проявилась сущность отдельного нейрона – это логистическая регрессия, выраженная характерным s-образным графиком. Несмотря на многократные попытки, модель не смогла сформировать удовлетворительное правило половой диагностики (17 % ошибочных ответов на обучающей выборке и 22 % на проверочной).

```
library(neuralnet)
    library(neuralnet)
    v←read.csv( "vipmor.csv")
    head(v,3)
    n sex ns lc lt w
    1 154 f 0 45 36 40
    2 269 m 1 57 41 45
    3 473 f 0 58 44 53
    plot(v$lc,v$ns,ylim=c(-0.1,1.1))
    nv←neuralnet(formula = ns~lc, data = v, hidden = 1)
    wn←(as.vector(nv$net.result[[1]]))
    points(v$lc,wn,pch=16)
    legend('left',legend=c(1:2),pch=c(1,16))
    plot(nv)
    plot(v$ns,wn)
    abline(h=0.5,lty=2)
    sum(v$ns==round(wn,0))/nrow(v)
    [1] 0.8333333
```

Рис. 13. Расчеты для модели диагностики пола гадюк с одним нейроном
Fig. 13. Calculations for a model with one neuron to diagnose the sex of vipers

В конструкцию третьей модели включили все три изучаемые переменные (ns~lc+lt+w) (3>3>1) и внутренний слой, состоящий из трех нейронов (рис. 14 В). Запись функции имеет такой вид (вместо пятой строки скрипта на рис. 13):

nv←neuralnet(formula = ns~lc+lt+w, data = v, hidden = 3).

Настройка выполнялась несколько раз, пока не был получен лучший результат – правильная идентификация всех особей из обучающей выборки и 98 % – из проверочной.

В четвертом варианте в качестве выхода указали символьную переменную sex (sex~lc+lt+w) (3>3>2):

nv←neuralnet(formula = sex~lc+lt+w, data = v, hidden = 3).

Функция **neuralnet()** сама построила сеть с двумя выходными переменными (для самок и самцов, **f** и **m)**, составленными из нулей и единиц, значения которых альтернативны (рис. 14 Г). Прогноз этой модели оказался столь же точен, как и для числовой выходной переменной.

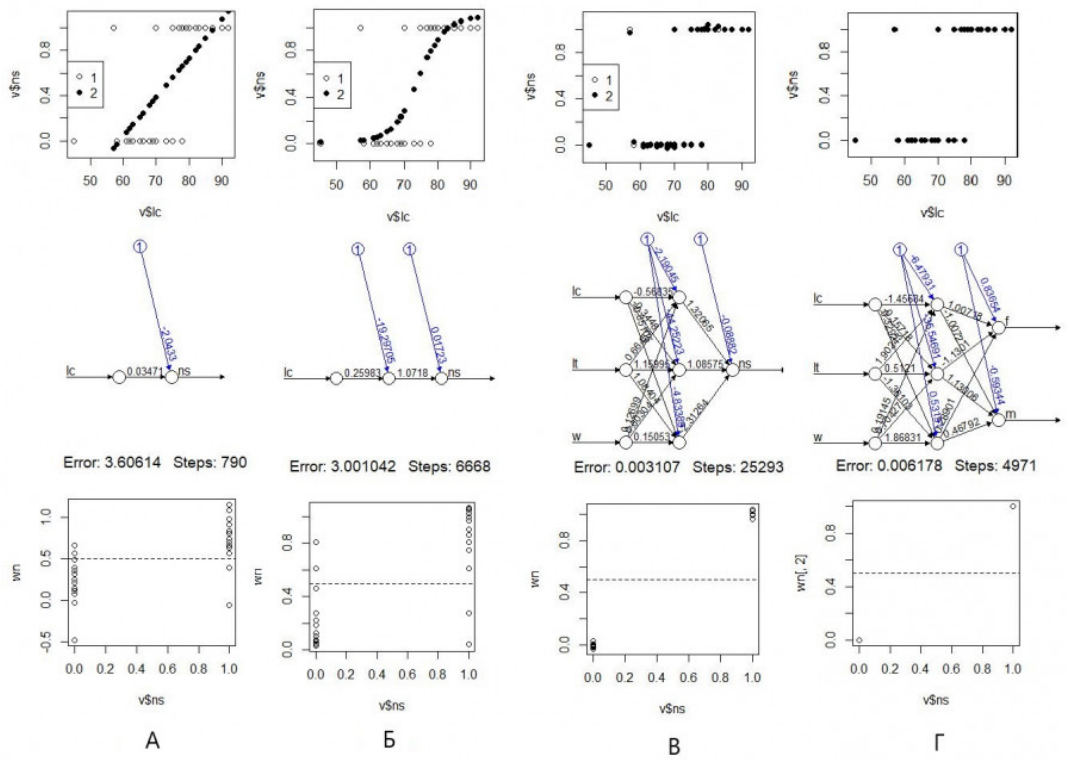


Рис. 14. Модели классификация гадюк по полу без нейрона (А), с одним нейроном (Б), с одним слоем из трех скрытых нейронов (В, Г): 1 – исходные данные (**v$ns**), 2 – модельная оценка пола (**wn**)

Fig. 14. Models for classifying vipers by sex without a neuron (А), with one neuron (Б), with one layer of three hidden neurons (В, Г): 1 – initial data (**v$ns**), 2 – model assessment of sex (**wn**)

Возникает вопрос, почему в третьем и четвертом вариантах использовали слой именно из трех нейронов, а не из двух или десяти? Существуют ли какие-либо формальные критерии назначения числа нейронов в слое и числа слоев в модели? Нет, таких критериев нет. Важно только, чтобы модель хорошо описывала реальность. Как структурные характеристики (число слоев и нейронов в слоях – их называют *гиперпараметры*), так и числовые коэффициенты (параметры *a*) должны подбираться эмпирически. В среде R возможна частичная автоматизация этой процедуры и оценка лучшего варианта расчетов с помощью пакета caret (Шитиков, Мастицкийй, 2017). Мы ограничились «ручным» перебором.

Здесь необходимо добавить, что отдельные нейроны одного слоя и целые слои могут получить содержательную интерпретацию. Если рассмотреть величину весовых коэффициентов, то можно заметить, что отдельные нейроны берут на себя большую или меньшую роль в определении того или иного типа исходов работы сети. Это может иметь значение для интерпретации сетей, особенно автоассоциативных.

Нейросеть с несколькими скрытыми слоями

Рассмотрим пример постепенного усложнения композиции сети в стремлении добиться лучшего результата.

Поставлена задача определения возможности обитания обыкновенной гадюки на любом острове Кижского архипелага (Онежское озеро, Карелия). В основу анализа положены многолетние экологические исследования (Коросов, 2009). Для 24 островов площадью от 2 до 200 га получены оценки численности (vb) взрослых особей обыкновенной гадюки (маршрутные учеты, выверенные по расчетам абсолютной численности), численность (fr) взрослых особей двух видов лягушек (оценки по учету кладок). Эти значения были переведены в 5 категорий численности видов на острове: 1 – вид не встречен или обнаружены единичные особи, 2 – обитает устойчивая популяция из десятков особей, 3 – на острове обитают сотни особей, 4 – обитают тысячи особей. В среде ГИС по данным полевой съемки и дешифрирования космических снимков построены карты

островов и для каждого определена площадь самого острова (s, га) и элементов ландшафта: лесов (fo), лугов (me), болот с лужами (bo) (файл с данными kizhsdat.csv). Луга важны для гадюк как места прогрева и зимовки (в каменных кучах), болота – как места нереста лягушек, их основного корма (рис. 15). Зарастание лесом лугов и болот приводит к исчезновению местообитаний как для гадюк, так и для их кормовых объектов.

Представленные описания выполнены в период с 1994 по 2004 г., когда на регионе еще велась сельскохозяйственная деятельность и на островах был представлен весь спектр биотопов – от сплошного леса до обширных сенокосных лугов и пашен. Таким образом, нейросетевая модель была призвана описать основные закономерности распространения гадюки на островах Кижского архипелага. В последующие 20 лет сельское хозяйство стремительно деградировало и острова на существенных площадях покрылись лесами, вытеснив луга и живущих на них гадюк. Перед сетью поставлена задача спрогнозировать возможные уровни численности гадюки на островах Кижского архипелага в 2022 г. С этой целью по космическим снимкам за 2022 г. были построены векторные карты островных биотопов (рис. 15) и рассчитаны их площади (fo, me, bo).

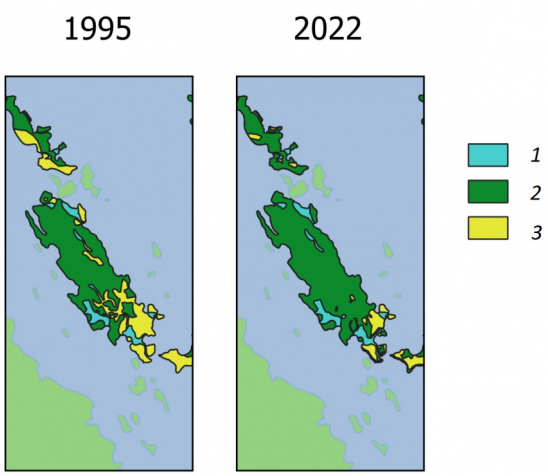


Рис. 15. Биотопы на о. Еглов в 1995 и 2022 гг.: *1* – болота и лужи, *2* – лес, *3* – луга

Fig. 15. Biotopes on the island Eglov in 1995 and 2022: *1* – swamps and puddles, *2* – forest, *3* – meadows

Для настройки модели и ее проверки брали данные для 12 случайных островов (для 1995 г.). На листинге программы (рис. 16) представлен вариант настройки сети, давший 100 % совпадение для исходных данных и 83 % совпадение прогноза с проверочной выборкой. Сбой при проверке произошел относительно острова Мяль, для которого модель предсказала большую плотность поселения гадюки, чем была в реальности. На наш взгляд, главная причина состояла в том, что на острове практически отсутствуют каменные гряды, но этот фактор в модель не включали.

```
library(neuralnet)
v←read.csv("kihzsdat.csv")
head(v,3)
name s fo me bo fr vb
1 mul 1.2 99 0 1 1 1
2 leb 1.2 99 0 1 1 1
3 gaj 1.6 90 9 1 1 1
nro←sample(1:24,12) ; d←v[nro,]
nv←neuralnet(formula = vb ~ fo+me+bo, data = d, hidden = c(5))
nr←compute(x=nv, covariate=d)$net.result
rnr←round(nr,0)
data.frame(d$name,d$vb,rnr)
d.name d.vb rnr
11 kar 1 1
12 ker 4 4
19 nol 3 3
22 ern 1 1
17 lel 1 1
14 syc 2 2
6 yab 1 1
8 kuy 1 1
15 dol 1 1
18 buk 3 3
13 lud 1 1
2 leb 1 1
sum(d$vb==rnr)/nrow(d)
[1] 1
#-----------------------
nro2←sample(1:24,12) ; d2←v[nro2,]
nr2←compute(x=nv, covariate=d2)$net.result
rnr2←round(nr2,0)
data.frame(d2$name,d2$vb,rnr2)
d2.name d2.vb rnr2
10 mal 1 4
13 lud 1 1
9 mak 1 0
22 ern 1 1
19 nol 3 3
4 sig 1 1
8 kuy 1 1
20 sol 3 3
6 yab 1 1
16 kal 1 1
17 lel 1 1
12 ker 4 4
sum(d2$vb==rnr2)/nrow(d)
[1] 0.8333333
```

Рис. 16. Листинг обучения и проверки нейросети для классификации островов
Fig. 16. Listing of training and testing of a neural network for island classification

Для иллюстрации характера влияния состава изучаемой выборки и структуры нейронной сети выполнили по 30 циклов настройка-проверка (каждый раз с новым составом выборок) для 8 вариантов сетей. Итоги настройки обобщили в виде средних значений доли правильных прогнозов и их дисперсии (табл. 1).

Таблица 1. Средние значения (M) и стандартное отклонение (S) доли правильных определений уровня численности гадюк на 12 случайных островах (по выборкам n = 30 повторностей)

Формула	Число нейронов в слоях	Выборки			
		обучающая		проверочная	
		M	S	M	S
1 vb ~ fo+me+bo	3>2>1	0.84	0.16	0.73	0.16
2 vb ~ fo+me+bo	3>6>1	0.97	0.08	0.75	0.12
3 vb ~ fo+me+bo	3>4>4>1	0.98	0.06	0.83	0.11
4 vb ~ fo+me+bo	3>6>6>6>1	0.98	0.06	0.81	0.08
5 vb ~ fo+me+bo+fr	4>6>1	0.95	0.10	0.74	0.13
6 vb ~ fo+me+bo+fr	4>6>6>1	0.98	0.08	0.75	0.12
7 vb ~ fo+me+bo+fr	4>6>6>6>1	0.96	0.09	0.80	0.12
8 vb ~ fo+me+bo+fr	4>30>30>1	1.00	0.00	0.79	0.12

Из таблицы видно: чем большое слоев имеет сеть и чем полнее исходные данные, тем *выше* величина совпадений прогнозов с *обучающей* выборкой, а их изменчивость снижается, т. е. перестает зависеть от случайных стартовых значений. Так, если для однослойной сети (3>2>1) совпадение прогноза с реальностью в разных прогонах варьировало от 0.53 (0.84 – 2*0.16) до 1 (0.84 + 2*0.16), то трехслойная сеть (3>6>6>6>1), построенная по неполным данным, давала прогнозы из более узкого диапазона 0.85–1.0, а сеть из 60 нейронов для полного списка ковариат (4>30>30>1) вообще не ошибалась на обучающих выборках (100 % правильных).

Вместе с тем заметен и другой эффект. Лучший средний прогноз на *проверочной* выборке дает достатоточно простая сеть 3>4>4>1 – 83 %, тогда как самая большая и, казалось бы, самая точная (5>30>30>1) – лишь 79 %. Здесь проявился эффект «переобучения сети» – тренировка слишком большой сети или на слишком большом объеме обучающей выборки формирует сеть, которая очень хорошо распознает объекты в обучающей выборке, но плохо работает на других выборках. Понятно, что эффективная сеть должна одинаково хорошо распознавать объекты как обучающей, так и проверочной выборки, ведь главная цель сети – классифицировать объекты неизвестного статуса. Если выбирать из представленных моделей, то лучшей оказывается третья.

Нейронная сеть, построенная на материалах описания 24 островов в 1995 г., отражает основные закономерности распространения гадюки. Сеть использовали, чтобы рассчитать уровни численности гадюки (vb) на 28 островах в 1995 г. и в 2022 г. по оценкам площадей таких же биотопов (fo, me, bo) (рис. 17, табл. 2).

```
head(d3←read.csv("squ island biotops 2022.csv"),3)
      fo me  bo
1 57.9 4.1 3.4
2 35.3 0.0 7.9
3 83.0 7.3 11.5
nr3←compute(x=nv, covariate=d3)$net.result
head(data.frame(d3$name,round(nr3,0)),3)
d3.name rnr3
1    buk   2
2    dol   1
3    egl   1
```

Рис. 17. Листинг расчета уровня численности гадюки на островах в 2022 г.
Fig. 17. Listing of the calculation of the viper population level on the islands in 2022

Таблица 2. Оценки уровня численности гадюки на островах Кижского архипелага в 1995 и 2022 гг.

	Название острова	1995	2022
1	Букольников	3	2
2	Долгий	1	1
3	Еглов	2	1
4	Ерницкий	1	1
	...		
10	Кижи	4	4
11	Крестовский	1	1
	...		
20	С. Олений	2	1
21	Рогачев	2	2
	...		
27	Волкостров	4	2
28	Яблонь	2	1
	В среднем	2.0	1.6
	Численность, экз.	10533	4188

Как показали расчеты по модели, уровень численности на многих островах снизился, очевидно, за счет повсеместного лесовосстановления. Была рассчитана и средняя численности, исходя из следующих соотношений: уровень численности 1 примерно соответствует численности 3 экз., 2 – 30 экз., 3 – 300 экз., 4 – 3000 экз. Расчеты показали, что за 30 лет численность гадюки на изученных островах упала приблизительно с 10000 до 4000 экз. Такого рода вывод может быть основой для планирования природоохранных мероприятий.

Заключение или выводы

Одно из центральных положений, рассмотренных в статье, состоит в том, что отдельный нейрон (с логистической функцией активации) по сути реализует логистическую регрессию, главная особенность которой – преобразовывать непрерывное изменение входных переменных в скачкообразное (дискретное) изменение выходной переменной. Вместе с тем, объединив нейроны в сеть, мы получаем качественно новую конструкцию, со своими особенными свойствами и возможностями. В частности, на выходе многослойной сети можно получать градуально изменяющиеся величины.

Прогностические свойства нейронной сети определяются ее конструкцией. Обширная литература посвящена вариациям применения этого метода в зависимости от поставленных задач. Рассмотренный нами персептрон представляет собой сеть первого поколения. Современные сети третьего поколения (импульсная, сверточная, рекуррентная, гибридная) могут существенно расширить возможности для анализа экологических данных и прогноза экологических ситуаций.

Нейросетевое моделирование – эффективный метод биометрии. Остается надеяться, что наша публикация упростит читателям освоение этой технологии.

Библиография

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию : Учебное пособие. 3-е изд. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. 298 с. URL: https://www.twirpx.org/file/584305/ (дата обращения: 26.07.2023).

Каллан Р. Основные концепции нейронных сетей . М.: Вильямс, 2001. 288 с. URL: https://ru.djvu.online/file/jvqr1unYgqfxT (дата обращения: 26.07.2023).

Коросов А. В. Распространение обыкновенной гадюки на островах Кижского

архипелага // Труды КарНЦ РАН. Сер. Биогеография. Вып. 9. Петрозаводск, 2009. С. 102–108. URL: http://transactions.krc.karelia.ru/publ.php?plang=r&id=5397 (дата обращения: 07.26.2023).

Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных : Учебное электронное пособие для обучающихся по направлениям подготовки бакалавриата «Биология» и «Экология». Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2017. 96 с. URL: https://www.twirpx.org/file/2501217/ (дата обращения: 26.07.2023).

Коросов А. В., Горбач В. В. Практическое введение в среду R : Учебное электронное пособие для обучающихся по направлениям подготовки «Биология» и «Экология и природопользование». Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2020. 117 с. URL: https://disk.yandex.ru/i/skOj2DT4UTIWGQ (дата обращения: 26.07.2023).

Коросов А. В., Калинкина Н. М. Количественные методы экологической токсикологии . Петрозаводск, 2003. 56 с. URL: https://www.twirpx.org/file/88755/(дата обращения: 26.07.2023).

Мастицкий С. Э., Шитиков В. К. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R . М.: ДМК Пресс, 2015. 496 с. URL: http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/R/MS_2014/MS_2014.pdf (дата обращения: 12.02.2021).

Машинное обучение на R: экспертные техники для прогностического анализа // Хабр. 2020. URL: https://habr.com/ru/companies/piter/articles/496256/(дата обращения: 26.07.2023).

Меншуткин В. В. Искусство моделирования . Петрозаводск; СПб., 2010. 4119 с. URL: http://resources.krc.karelia.ru/krc/doc/publ2010/Model.pdf (дата обращения: 12.02.2021).

Рапута В. Ф., Леженин А. А., Ярославцева Т. В., Девятова А. Ю. Экспериментальные и численные исследования загрязнения снежного покрова г. Новосибирска в окрестностях тепловых электростанций // Известия Иркутского государственного университета. Серия «Науки о Земле». 2015. Т. 12. С. 77–93. URL: http://izvestiageo.isu.ru/ru/journal?id=14(дата обращения: 12.02.2021).

Скворцов В. В. Моделирование многолетней динамики обилия популяций личинок Chironomus plumosus (L., 1758) и Ch. Anthracinus Zett., 1860 с применением искусственных нейронных сетей (оз. Красное, Карельский перешеек, Ленинградская область) // Амурский зоологический журнал. 2018. Т. 10, № 2. С. 136–148. URL: https://azjournal.ru/index.php/azjournal/article/view/33 (дата обращения: 26.07.2023).

Шитиков В. К. Модели прогнозирования . 2023. URL: https://stok1946.blogspot.com/2023/01/blog-post.html (дата обращения: 26.07.2023).

Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R . Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с. URL: http://www.ievbras.ru/download/Random.pdf (дата обращения: 12.02.2023).

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации . Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с. URL: https://www.studmed.ru/shitikov-vk-rozenberg-gs-zinchenko-td-kolichestvennaya-gidroekologiya-metody-sistemnoy-identifikacii_7b9fe07127d.html (дата обращения: 26.07.2023).

Шитиков В. К., Мастицкий С. Э. Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R . 2017. 351 с. URL: https://www.twirpx.org/file/2203014/, https://ranalytics.github.io/data-mining/, https://github.com/ranalytics/data-mining (дата обращения: 12.02.2023).

Шмидт Р., Тевс Г. (ред.). Физиология человека : В 3 т. Т. 1. М.: Мир, 1996. 323 с. URL: https://www.twirpx.org/file/1620558/grant/ (дата обращения: 26.07.2023).

Шолле Ф. Глубокое обучение с R и Keras . М.: ДМК Пресс, 2022. 646 с. URL: https://coollib.net/b/627871-fransua-sholle-glubokoe-obuchenie-s-r-i-keras(дата обращения: 26.07.2023).

Якимов В. Н. Основы анализа биомедицинских и экологических данных в среде R . Ч. 1–2: Учебное пособие. Н. Новгород: Нижегородский госуниверситет, 2019. 97 с., 168 с. URL: https://www.elibrary.ru/author_items.asp?authorid=141418 (дата обращения: 26.07.2023).

Ashirali A. Искуственные Нейронные сети на R // Rpubs by RStudio. URL: https://rpubs.com/alibek123/nn_neuralnet (дата обращения: 10.08.2023).

The R Project for Statistical Computing. 2023. URL: https://www.r-project.org/ (дата обращения: 26.07.2023).

Благодарности

Автор признателен С. В. Бугмырину, Н. Д. Ганюшиной, В. В. Горбачу, В. К. Шитикову и рецензентам за разностороннее обсуждение рукописи и ценные замечания.

NEURAL NETWORKS FOR ECOLOGY: INTRODUCTION

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

Keywords:
neural network, neuron, modeling, tuning, ecology, zoology

Reviewer:
B. N. Yakimov

Received on:
31 August 2023
Published on:
04 October 2023

Summary: A variant of explaining the composition and structure of the neural network is considered, starting from the concept of "regression equation". Focusing on the method more familiar to ecologists (regression analysis), the structural and functional features of the "neuron" and the artificial neural network are shown. The concepts of linear and curvilinear regression, logit, neuron, neural network modeling and algorithms for adjusting the structural and quantitative parameters of models are gradually deepening and expanding. The key terms of the technology under consideration such as covariate, bias, neuron, layer, activation function, training, retraining are defined. In concrete examples, some areas of application of this method in animal ecology are shown. The solution of problems typical for animal ecology of diagnosing the status (sex) of animals by quantitative characteristics and assessing the suitability of certain biotopes for animal habitation with the help of a neural network is considered. A list of references with examples of the use of networks for solving environmental problems is given. Listings of calculations performed in the environment of the R program using functions from the neural net package are given. Data files are attached to the text to perform the training on the presented codes.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

R, KERAS И ДРУГИЕ

КОРОСОВ Андрей Викторович

доктор биологических наук, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, пр. Ленина, 33), korosov@psu.karelia.ru

Получена:
29 сентября 2023 года
Подписана к печати:
02 октября 2023 года

Должен ли эколог уметь программировать? Хотя бы на языке R.

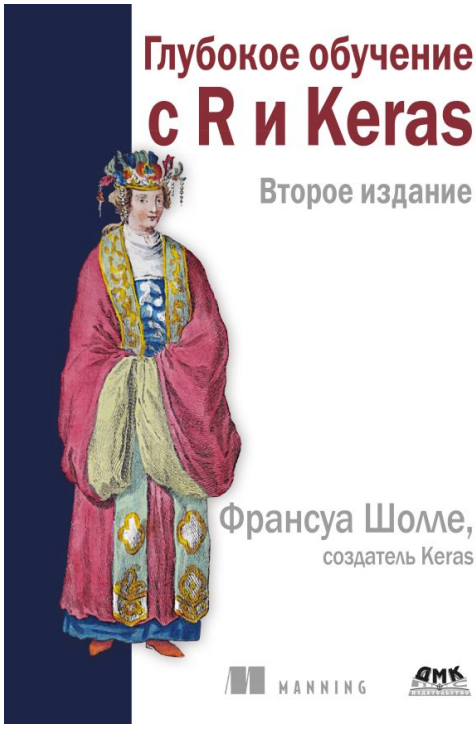
Похожий вопрос звучал с середины прошлого века: должен ли эколог разбираться в математической статистике? Сегодня ответ очевиден, ведь в научные журналы практически не принимают статьи экологической направленности без необходимых статистических доказательств. Как стало со временем понятно, статистическая обработка должна не вершить, а, напротив, начинать любое экологическое исследование, организовывать, нацеливать на тот или иной способ математической обработки полученных данных. Доля математики в экологии не столь велика, как, например, в физике, но без биометрии уже не мыслится ни одно экологическое исследование.

Другой похожий вопрос звучал с 80-х: должен ли эколог разбираться в моделировании? Этот вопрос был поднят математиками, пришедшими в биологию. К сожалению, поначалу они напугали многих биологов своими абстрактными «дифференциальными» построениями, имеющими мало общего с потребностями экологов. Глава «Системная экология» про моделирование в монографии Ю. Одума (1975) выглядела как экзотический экзерсис рафинированных западных специалистов. Но теперь имитационное моделирование стало неотъемлемой частью многих экологических исследований (Меншуткин, 2010), хотя и не всех.

Теперь о нашем первом вопросе. Что лучше – разветвленный интерфейс или свободное программирование, Statistica или R? Я бы провел аналогию – Автоколонна № 343 и Лэнд Крузер. Посредством заявки Автоколонна может выделить какой-нибудь автомобиль, который отвезет Вас куда хочется. На Лэнд Крузере едешь сам куда надо – достаточно быстро по трассе, комфортно по плохим дорогам и вовсе без них. Язык R – это очень гибкий инструмент, который не только позволяет выполнять *любые* алгоритмы математической обработки *любых* типов данных (включая числа, тексты, изображения, звуки и пр.), но преобразовывать, организовывать и подготавливать данные для обработки. Язык R универсален и всесилен, что неоднократно демонстрировал в своих книгах, например, В. К. Шитиков с соавторами (2013, 2015, 2017).

Но сейчас речь о другой книге – «Глубокое обучение с R и Keras» Франсуа Шолле (2022), автора пакета Keras. Это очень свежая книга, обладающая многими достоинствами. Главные темы – применение современных нейронных сетей (в первую очередь сверточных и рекуррентных) для решения разных задач: распознавания объектов на изображениях, анализа текстов, изучения временных рядов и пр. Для нормального эколога (к которым я себя отношу) эти темы звучат страшновато. Однако данная книга заставит преодолеть опасения и начать использовать аппарат нейросетевого моделирования в экологических целях. Для этого автор использует два приема. Во-первых, в книге нет ни одной математической формулы, вся логика процедур проиллюстрирована многочисленными графическими схемами и

программными кодами (да, для понимания алгоритмов обработки язык R надо знать). В-вторых, первая часть (треть книги) посвящена введению в нейросетевое моделирование, в качестве базовых моделей с самых азов подробно и на разных примерах рассмотрено применение персептрона. Иногда кажется, что изложение слишком подробное и занудливое, но потом оказывается, что эти детали нужны как мостики для следующих логических переходов к темам, которые уже не так очевидны. В целом книга производит очень сильное впечатление и окрыляет. На мой взгляд, при анализе экологических данных уже нельзя обходиться без нейронных сетей. Надеюсь, читатели книги Ф. Шолле разделят мое мнение.



Библиография

Мастицкий С. Э., Шитиков В. К. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R . М.: ДМК Пресс, 2015. 496 с. URL: http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/R/MS_2014/MS_2014.pdf (дата обращения: 12.02.2021).

Меншуткин В. В. Искусство моделирования . Петрозаводск; СПб., 2010. 4119 с. URL: http://resources.krc.karelia.ru/krc/doc/publ2010/Model.pdf (дата обращения: 12.02.2021).

Одум Ю. Основы экологии . М.: Мир, 1975. 740 с. URL: https://www.studmed.ru/odum-yu-osnovy-ekologii_354f83a9816.html.

Шитиков В. К., Мастицкий С. Э. Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R . 2017. 351 с. URL: https://www.twirpx.org/file/2203014/, https://ranalytics.github.io/data-mining/, https://github.com/ranalytics/data-mining (дата обращения: 12.02.2023).

Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R . Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с. URL: http://www.ievbras.ru/download/Random.pdf (дата обращения: 12.02.2023).

Шолле Ф. Глубокое обучение с R и Keras . М.: ДМК Пресс, 2022. 646 с. URL: https://coollib.net/b/627871-fransua-sholle-glubokoe-obuchenie-s-r-i-keras (дата обращения: 26.07.2021).

R, KERAS, AND OTHERS

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

Received on:
29 September 2023
Published on:
02 October 2023

Сергиенко Л. А. Всем миром – на марши // Принципы экологии. 2023. № 3. С. 100–102. DOI: 10.15393/j1.art.2023.14183

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

ВСЕМ МИРОМ – НА МАРШИ

СЕРГИЕНКО Людмила Александровна

доктор биологических наук, Петрозаводский государственный университет (185910, Россия, Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33), muddycoast@gmail.com

Получена:
02 октября 2023 года
Подписана к печати:
12 октября 2023 года

Приморские экосистемы или приморские марши (англ. coastal wetlands) характерны для берегов морей и океанов по всему миру, они встречаются в различных климатических зонах от полярных пустынь до тропиков, обеспечивая ключевые взаимосвязи между наземными и морским экосистемами. Анализ научных публикаций последних лет показывает, что существует значимый пробел в данных для приморских арктических экосистем по взаимосвязи биологических процессов, не разработана система индикационных и функциональных характеристик приморских экосистем, в частности по признакам биологического разнообразия. Именно раскрытию этих вопросов посвящена работа ведущих специалистов из разных стран (США, Аргентины, Великобритании, Южной Африки, Греции, Китая, Королевства Саудовская Аравия, Австралии и Российской Федерации), изучающих приморские марши мира. Наша совместная статья «Интегральная концептуальная основа приморских маршей для глобальных сравнений» только что опубликована в журнале «Limnology and Oceanography Letters» (импакт-фактор – 8.56) издательства Wiley Periodica (2023).

Концептуальная модель основывается на изучении влияния различных абиотических факторов (от глобального до регионального) на примере 11 локаций маршей по всему миру. Концептуальная схема представляет интегрированную структуру для характеристики приморских маршей в различных иерархических пространственных условиях (глобальные, прибрежные, межсистемные и внутрисистемные). В статье отмечена важная роль прибрежных маршевых лугов как областей с высокой продуктивностью, расположенных в верхней части приливно-отливной зоны морей и океанов, преимущественно в акваториях, защищенных от активного волнового воздействия. Марши плотно заселены высшими растениями-галофитами, которые хорошо переносят избыток солей. Растения играют важную роль в формировании марша: работают ловушками взвешенного вещества, приносимого приливом, способствуя тем самым заиливанию побережья и формированию марша. Будучи связанными с прибрежной зоной, марши являются одним из наиболее чувствительных компонентов береговой экосистемы, подверженных антропогенному загрязнению. При нефтяном загрязнении прибрежная растительность аккумулирует углеводороды, которые в дальнейшем поступают в трофическую цепь, оказывая влияние на всю экосистему в целом.

Помимо общих параметров, в анализ были включены данные по влиянию водного, температурного, газового и светового режимов, гидростатического давления, уровня засоления, рельефа дна, удаленности от линии уреза малой воды в отлив на формирование зон морского побережья. Выявлено, что основным фактором, влияющим на ключевые функции приморских экосистем, выступает изменение температуры в зависимости от широты местоположения маршей, Температурные значения прямо и косвенно ограничивают распространение приморских маршей как в низких, так и в

высоких широтах. Также выявлено, что амплитуда приливов определяет зонирование маршевых местообитаний и данные территории рассматриваются как микроприливные (4 м). При этом вектор влияния моря на приморские экосистемы варьирует в зависимости от их местоположения, эволюции ландшафта и степени адаптации конкретных видов к этим гетерогенным условиям.

Отрадно, что даже сейчас политика не в силах прервать международное научное сотрудничество.

Check for updates

LIMNOLOGY AND OCEANOGRAPHY
Letters

ASLO
Open Access

Limnology and Oceanography Letters 2023
© 2023 The Authors. *Limnology and Oceanography* published by Wiley Periodicals LLC. on behalf of Association for the Sciences of Limnology and Oceanography.
doi: 10.1002/lol2.10346

CURRENT EVIDENCE

An integrative salt marsh conceptual framework for global comparisons

Erik S. Yando,[1] Scott F. Jones,[2] W. Ryan James,[3] Denise D. Colombano,[4] Diana I. Montemayor,[5] Stefanie Nolte,[6,7] Jacqueline L. Raw,[8] Shelby L. Ziegler,[9] Luzhen Chen,[10] Daniele Daffonchio,[11,12] Marco Fusi,[13] Kerrylee Rogers,[14] Liudmila Sergienko[15]*

[1]Department of Biological Sciences, Old Dominion University, Norfolk, Virginia; [2]Department of Biology, University of North Florida, Jacksonville, Florida; [3]Institute of Environment, Florida International University, Miami, Florida; [4]Department of Environmental Science, Policy, and Management, University of California, Berkeley, California; [5]Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), CONICET-UNMDP, Mar del Plata, Argentina; [6]School of Environmental Sciences, University of East Anglia, Norwich, UK; [7]Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science (Cefas), Lowestoft, UK; [8]DSI/NRF Research Chair in Shallow Water Ecosystems, Institute for Coastal and Marine Research, Department of Botany, Nelson Mandela University, Gqeberha, South Africa; [9]Odum School of Ecology, University of Georgia, Athens, Georgia; [10]State Key Laboratory of Marine Environmental Science, Key Laboratory of the Ministry of Education for Coastal and Wetland Ecosystems, College of the Environment and Ecology, Xiamen University, Xiamen, China; [11]Marine Science Program, Biological and Environmental Science and Engineering Division, King Abdullah University of Science and Technology (KAUST), Thuwal, Kingdom of Saudi Arabia; [12]Red Sea Research Center, King Abdullah University of Science and Technology (KAUST), Thuwal, Kingdom of Saudi Arabia; [13]Joint Nature Conservation Committee Monkstone House, Peterborough, UK; [14]School of Earth, Atmospheric and Life Sciences, University of Wollongong, Wollongong, New South Wales, Australia; [15]Institute of Biology, Ecology and Agrotechnology, Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russian Federation

Библиография

Yando E. S. et al. An integrative salt marsh conceptual framework for global comparisons // Limnology and Oceanography Letters. Wiley Periodica, 2023. DOI: 10.1002/lol2.10346C.
URL: https://aslopubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/lol2.10346 (дата обращения: 30.10.2023).

THE WHOLE WORLD - TO MARSHES

SERGIENKO Lyudmila *Petrozavodsk state University (185910, Russia, Republic of Karelia, Petrozavodsk, Lenin Ave., 33), muddycoast@gmail.com*

Received on:
02 October 2023
Published on:
12 October 2023