

Практическое занятие 2.2

Освоение методик биомониторинговых исследований

1. Общие представления о биологическом мониторинге

1.1. Оценка состояния окружающей среды по абиотическим и биотическим показателям

Оценка качества среды и антропогенных изменений экосистем может производиться по их абиотическим и биотическим (на основе определения, анализа и интерпретации различных характеристик биоты) параметрам. Оба подхода имеют свои преимущества и недостатки (таблица 1).

Абиотические параметры удобнее тем, что непосредственно характеризуют состав среды, ее конкретные негативные изменения, причем имеют строгое количественное выражение. Однако получить по ним полную характеристику среды невозможно. Это определяется рядом обстоятельств:

- остается неясным главное: насколько абиотические условия в целом соответствуют потребностям биоты;
- современные антропогенные воздействия на экосистемы, как правило, весьма сложны, и как бы велико ни было количество установленных абиотических параметров, нет гарантии, что удалось полностью учесть все существенные факторы;
- реакция экосистем существенно зависит не только от состава влияющих факторов, но и от сложного эффекта от их взаимодействия.

Наиболее эффективным оказывается сочетание обоих подходов. Этот прием все шире входит в практику оценки качества окружающей среды и ее антропогенных изменений. Определение ряда биотических показателей, наряду с традиционными абиотическими, уже предусмотрено некоторыми нормативными документами (например, ГОСТ 17.1.3.07–82 «Охрана природы. Гидросфера. Правила контроля качества воды водоемов и водотоков»; ГОСТ 17.1.2.04–77. «Охрана природы. Гидросфера. Показатели состояния и правила таксации рыбохозяйственных объектов» и др.). Однако обычно при этом абиотические и биотические параметры рассматриваются по отдельности, без учета их взаимосвязи. Конечно, в какой-то мере это повышает надежность оценки качества среды.

Таблица 1

Преимущества и недостатки подходов к оценке воздействия
на окружающую среду по абиотическим и биотическим показателям

№	Подход	Преимущества	Недостатки	Примеры
1	Оценка по абиотическим показателям	Известны значения ряда конкретных факторов	Оценка неточна из-за: 1. общих недостатков системы ПДК; 2. малой доли учтенных факторов; 3. недоучета эффекта взаимодействия факторов; 4. недоучета фоновых особенностей среды	Перечни ПДК и ОБУВ, ИСО 10304-1:1992, 10703:1997, 11732:1997 и др.
2	Оценка по биотическим показателям	Многие методы гарантируют весьма надежную оценку	Лимитирующие факторы и их значения неизвестны	ИСО 9998:1991, 10707:1994, 11733:1995, 10705:1995, метод Вудивисса, шкалы сапробности и др.
3	Оценка по абиотическим и биотическим показателям отдельно, сравнение результатов	Надежность оценки выше, чем при 1, 2, за счет сравнения абиотических и биотических показателей. Известны значения ряда факторов	Вероятность недоучета части лимитирующих факторов остается значительной. Закономерности детерминации состояния среды лимитирующими факторами остаются неизвестными	ГОСТы «Охрана природы» (17.1.3.07-82 17.1.3.08-82 и др.), СНиП 2.1.4.559.-96, «Бельгийский» метод и др.
4	Оценка на основе связи биотических и абиотических показателей	Устанавливаются и лимитирующие факторы, и закономерность их действия. Надежность ОВОС максимальна. Лучшая основа для экологического нормирования и регуляции среды	Наибольшая трудоемкость, наиболее высокие требования к квалификации экологов	Некоторые экологические нормативы пресноводных и лесных экосистем

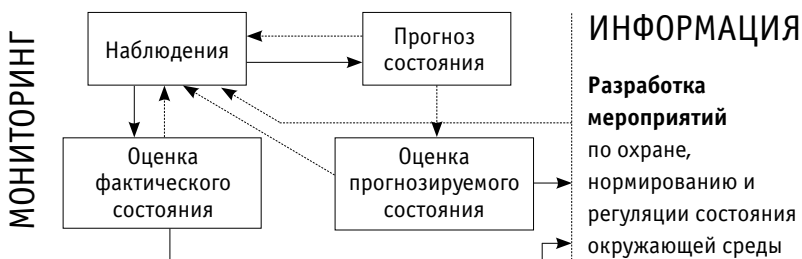
Но для адекватного экологического нормирования необходимо не только выбирать наиболее показательные абиотические и биотические характеристики экосистемы, но и обязательно учитывать сами *закономерности реакции биоты на изменения среды*. Только так можно выяснить, какие из абиотических факторов лимитируют биоту и в какой степени и как именно следует изменить их значения, чтобы понизить общий уровень воздействия до приемлемого уровня.

При этом состояние всей среды в целом достаточно надежно оценивается по результатам учета и анализа биотических показателей, а прямая оценка физико-химических характеристик помогает разобраться, какие из антропогенных факторов наиболее сильно ухудшают среду и как именно это происходит.

1.2. Биологический мониторинг как составляющая экологического мониторинга

Систему повторных (регулярных) наблюдений одного и более элементов окружающей природной среды в пространстве и во времени с определенными целями, в соответствии с заранее подготовленной программой, было предложено называть *мониторингом*. Термин «мониторинг» появился перед проведением Стокгольмской конференции ООН по окружающей среде (Стокгольм, 5–16 июня 1972 г.). Первые предложения по поводу такой системы были разработаны экспертами специальной комиссии СКОПЕ (Научный комитет по проблемам окружающей среды) в 1971 г. Данный термин появился в противовес и в дополнение к термину «контроль», под которым понималось не только наблюдение и получение информации, но и элементы активных действий, элементы управления. *Мониторингом антропогенных изменений окружающей природной среды следует считать систему наблюдений, позволяющую выделить изменения состояния биосферы под влиянием, человеческой деятельности.*

Мониторинг включает следующие основные направления деятельности:



Блоки «Наблюдения» и «Прогноз состояния» тесно связаны между собой, так как прогноз состояния окружающей среды возможен лишь при наличии достаточно репрезентативной информации о фактическом состоянии (прямая связь). Построение прогноза, с одной стороны, подразумевает знание закономерностей изменений состояния природной среды, наличие схемы и возможностей численного расчета, с другой — направленность прогноза в значительной степени должна определять структуру и состав наблюдательной сети (обратная связь).

Таким образом, мониторинг — это система *наблюдений, оценки и прогноза* состояния природной среды, **не включающая** управление качеством окружающей среды (только дающая для этого информационное обеспечение). Контроль активный сводится только к коррекции системы самого мониторинга для повышения его эффективности (*обратные связи, обозначенные на схеме пунктирными стрелками*).

В России система мониторинга реализуется на трех уровнях:

- **импактном** (изучение сильных воздействий в локальном масштабе);
- **региональном** (проявление проблем миграции и трансформации загрязняющих веществ, совместного воздействия различных факторов, характерных для экономики региона);
- **глобальном**, или **фоновом** — уже как *международное* сотрудничество. На базе биосферных заповедников, где исключена всякая хозяйственная деятельность и можно отследить (и ретроспективно оценить) фоновый уровень антропогенного воздействия (и его динамику). «Глобальным» фоновый мониторинг называется потому, что, в отличие от импактного и регионального, является задачей всего мирового сообщества, отвечает интересам человечества. Цели глобального мониторинга определяются международными организациями (соглашения (конвенции), декларации).

На территории бывшего СССР функционировала Общегосударственная служба наблюдений и контроля состояния окружающей среды (**ОГСНК**). В 1993 г. было принято решение о создании Единой государственной системы экологического мониторинга (**ЕГСЭМ**) — принципиально новой межведомственной информационно-измерительной системы, формируемой с опорой на территориальные звенья в субъектах Российской Федерации и ориентированной на комплексную оценку и прогноз состояния окружающей природной среды в РФ с целью информационной поддержки принятия управленческих решений.

В соответствии с нормативными правовыми документами общее руководство созданием и функционированием ЕГСЭМ и координация деятельности государственных органов исполнительной власти в области мониторинга окружающей природной среды были возложены на Государственный комитет по охране окружающей среды России (Госкомэкологии). После упразднения Госкомэкологии в 2000 г. функции координации ЕГСЭМ перешли к Министерству охраны окружающей среды и природных ресурсов РФ (сейчас — Министерство природных ресурсов и экологии РФ).

Идея создания *Глобальной системы мониторинга окружающей среды (ГСМОС)* была высказана на Стокгольмской конференции ООН по окружающей среде в 1972 г. Реальные основы ГСМОС были заложены на специальной встрече в Найроби (Кения) в 1974 г., где была уточнена роль агентов и государств — членов ООН.

Примером удачной реализации ГСМОС может служить Международная геосферно-биосферная программа (МГБП) — один из наиболее масштабных современных проектов. МГБП осуществляется Международным советом по науке под эгидой ЮНЕП — межправительственной программы Организации Объединенных Наций по окружающей среде, начатой в 1973 г. по инициативе Стокгольмской конференции ООН по окружающей среде и решению Генеральной Ассамблеи ООН. Задача МГБП — изучение Земли как целостной природной системы. Планируется создать 30–40 станций наземных и 10 океанических, для очень подробных многоплановых исследований и всестороннего мониторинга.

Осуществление МГБП началось с 1990 г. К настоящему времени создана обширная мировая сеть станций фонового мониторинга параметров окружающей природной среды, которой охвачены 77 стран мира, сотни заповедников, в частности, в России — все биосферные заповедники. Наблюдения проводятся в экосистемах всех типов, как водных (морские и пресноводные), так и наземных (лесные, степные, пустынные, высокогорные). Широко применяются космические средства наблюдения. Ключевыми направлениями исследований МГБП являются:

- закономерности химических процессов в глобальной атмосфере и роль биологических процессов в круговоротах малых газовых компонентов;
- влияние биогеохимических процессов в океане на климат и обратные влияния;
- изучение прибрежных экосистем и влияния изменений землепользования;

- взаимодействие растительного покрова с физическими процессами, ответственными за формирование глобального круговорота воды;

- влияние глобальных изменений на континентальные экосистемы;

- палеоэкология и палеоэкологические изменения и их последствия;

- моделирование земной системы с целью прогноза ее эволюции.

По объектам наблюдения различают геофизический и биологический экологический мониторинг.

Геофизический мониторинг включает в себя элементы наблюдения, контроля, оценки, прогноза состояния и изменений геофизической среды (как совокупности физических процессов и свойств определенного участка земли), то есть изменений абиотической составляющей биосферы как в микро-, так и в макромасштабе, а также реакции крупных систем — погоды и климата.

Биологический мониторинг (сокращенно — *биомониторинг*) предназначен для решения трех основных задач.

1. *Информационное обеспечение деятельности по сохранению биоты*: определение состояния биотической составляющей биосферы (на различных уровнях организации биосистем) и ее реакции на антропогенное воздействие. Учитывая важнейшую роль живых организмов в образовании и регулировании всей окружающей среды, ясно, что задача сохранения биоты имеет для человечества первоочередное практическое значение. Очевидны также этический и эстетический аспекты данной проблемы.

2. *Оценка состояния окружающей среды по биотическим параметрам*. Особую роль играет выявление начальных стадий неблагоприятных изменений среды, к которым многие компоненты биоты намного чувствительнее, чем человек.

3. *Исследование содержания различных ингредиентов в биоте* относится к биологическому мониторингу довольно условно; скорее, это одна из составляющих общей задачи определения содержания поллютантов в различных средах.

Кроме того, существуют многие частные формы биологического мониторинга для информационного обеспечения конкретных направлений деятельности по охране окружающей среды.

Особой подсистемой биомониторинга может считаться **мониторинг популяций** конкретных биологических видов. Наблюдения ведутся:

- за средообразующими популяциями, очевидно необходимыми для существования всей экосистемы (например, популяции доминирующих видов деревьев в лесных экосистемах);

- за популяциями-индикаторами, хорошо характеризующими своим состоянием степень благополучия той или иной экосистемы и наиболее чувствительными к антропогенному воздействию (например, планктонные рачки *Epishura baikalensis* в озере Байкал в зоне воздействия ЦБК);

- за популяциями, имеющими большую хозяйственную ценность (например, ценных видов рыб).

В последнее время увеличивается роль **генетического мониторинга**. Представляющего собой наблюдение возможных изменений в генофонде различных популяций.

Мониторинг популяции человека (как компонента биосферы) тоже может, в известной степени, считаться одной из форм популяционного биомониторинга. Постановлением Правительства РФ № 426 от 01.06.2000 г. от 1 июня 2000 г. утверждено положение о **социально-гигиеническом мониторинге** — государственной системе наблюдения, анализа, оценки и прогноза состояния здоровья населения и среды обитания человека (на уровнях: федеральном, субъектов федерации, муниципальных образований). Заявленные цели социально-гигиенического мониторинга — формирование федерального информационного фонда, изучение причинно-следственных связей между состоянием здоровья населения и условиями среды, а также обеспечение межведомственной координации деятельности по контролю санитарно-эпидемиологической обстановки.

В настоящее время наиболее развита система биологического мониторинга поверхностных вод (**гидробиологический мониторинг**) и лесов. Однако даже в этих областях биомониторинг существенно отстает от мониторинга абиотических характеристик среды — как по методологическому, методическому и нормативному обеспечению, так и по количеству наблюдений. Например, наблюдениями за загрязнением поверхностных вод суши по гидрохимическим показателям охвачены 1166 водных объектов. Отбор проб ведется на 1699 пунктах (2342 створа) по физическим и химическим показателям с одновременным определением гидрологических показателей. В то же время, наблюдения за загрязнением поверхностных вод суши по гидробиологическим показателям производятся лишь в пяти гидрографических районах, на 81 водном объекте (по 170 створам), причем программа наблюдений вклю-

чают от 2 до 6 показателей. **Сеть комплексного мониторинга загрязнения природной среды и состояния растительности (СМЗР)** насчитывает всего 30 постов, которые располагаются на территории 11 УГМС.

В работах по созданию Единой государственной системы экологического мониторинга (ЕГСЭМ) принимает участие Госкомрыболовство России (создание Единой государственной системы мониторинга водных биоресурсов, наблюдений и контроля за деятельностью российских и иностранных рыболовных судов с использованием космических средств связи и специализированных информационных технологий). Мониторинг водных биоресурсов включает:

- мониторинг объектов животного мира, принадлежащих к объектам рыболовства;
- ведение отраслевого кадастра промысловых рыб Российской Федерации;
- мониторинг состояния загрязнения биоресурсов рыбохозяйственных водоемов Российской Федерации и среды их обитания (с целью изучения океанологических основ биопродуктивности, прогноза добычи и охраны наиболее ценных гидробионтов);
- сбор данных для информационного бюллетеня «Радиационная обстановка в рыбопромысловых районах Мирового океана».

Сейчас работы в области биологического мониторинга (в том числе мониторинга экосистем и мониторинга редких и охраняемых видов растительного и животного мира) активно проводятся в ряде регионов. Например, в Тюменской области успешно реализован первый этап программы «Создание Единой территориальной системы экологического мониторинга Тюменской области». Разработаны методики ведения экологического мониторинга основных биогеоценозов, организована сеть постоянных, опытных площадей для его осуществления в южной зоне области. В Амурской области функционирует подсистема мониторинга растительного и животного мира в части редких и охраняемых видов (МРЖМ) в рамках АМУРСЭМ. Разработана, апробирована и утверждена долгосрочная программа по МРЖМ и др.

Развитие системы биомониторинга России относится к одной из наиболее актуальных природоохранных задач. Согласно принципу ориентации ЕГСЭМ на экосистемный подход, *экологический мониторинг* обобщает результаты и *биологического*, и *геофизического* мониторинга на уровне экологических систем.

1.3. Биоиндикация и биотестирование

Существуют два методологически различных пути оценки состояния среды по характеристикам биоты: биотестирование и биоиндикация.

Биотестирование — это оценка качества среды при активном вмешательстве в природные процессы путем постановки эксперимента в природных или лабораторных условиях.

Суть биотестирования сводится к определению последствий взаимодействия подопытных организмов (**«тест-объектов»**) с испытываемой средой. О степени вредного воздействия среды судят, сопоставляя изменения характеристик тест-объектов при различной продолжительности опыта в изучаемых средах.

Например, для водной среды в качестве стандартных тест-объектов принято использовать бактерий *Escherichia coli*, инфузорий родов *Paramecium* и *Tetrachimena*, веслоногих рачков *Daphnia magna*, икру и личинок лососевых рыб и др. Негативное влияние испытываемой среды оценивается по выживаемости, плодовитости, заболеваемости, скорости роста и индивидуального развития, особенностям поведения, морфологическим изменениям организмов — тест-объектов.

Биоиндикация — это оценка качества среды по состоянию тех или иных представителей ее населения — биоты, осуществляемая путем наблюдения за ними, без активного (экспериментального) вмешательства в природные процессы. Объектами таких наблюдений (**биоиндикаторами**) могут служить биосистемы любого уровня организации. Оценка качества среды производится по **биоиндикаторным признакам** — тем характеристикам наблюдаемых биосистем, которые наиболее полно и точно отражают степень их благополучности.

Поскольку основой мониторинговых исследований является наблюдение, а не эксперимент, основной методологией биологического мониторинга является биоиндикация. Однако некоторые методы биотестирования в полевых и лабораторных условиях также используются для оценки качества среды и выявления ее антропогенных изменений.

1.4. Биоиндикация по аккумуляции

Различают регистрирующие и накапливающие, или аккумулярующие биоиндикаторы.

Показатели **регистрирующей биоиндикации** позволяют судить об общем уровне воздействия факторов среды на биоту.

Биоиндикация по аккумуляции позволяет количественно оценивать сами *факторы* (химические), используя свойство организмов накапливать загрязняющие вещества в своих тканях, определенных органах и частях тела. Концентрация некоторых поллютантов, медленно выводимых из организма (например, металлов, некоторых хлорорганических соединений и др.), может превышать таковую в окружающей среде на несколько порядков.

Важно, что результаты биоиндикации по аккумуляции не зависят от конкретного времени пробоотбора и, соответственно, от случайных, краткосрочных вариаций содержания вредных веществ в окружающей среде. Кроме того, с помощью химического анализа иногда удается не только оценить современный уровень загрязненности окружающей среды, но и ретроспективно оценить предыдущую динамику концентрации различных поллютантов (путем сравнения их концентрации в организмах разного возраста).

Примером эффективных накапливающих биоиндикаторов могут служить хитиновые панцири водных ракообразных и личинок насекомых, моллюски и их раковины (последние долго сохраняются и могут использоваться для индикации даже после гибели моллюска), мхи, некоторые органы птиц и млекопитающих (мозг, почки, селезенка, печень и др.).

В трофических цепях интенсивность накопления организмами загрязняющих веществ (поллютантов) закономерно увеличивается. Особенно — если поллютанту свойственна **материальная кумуляция**, т. е. скорость его поступления в организм превышает скорость выделения.

Характерным примером является кумуляция *тяжелых металлов*. Так, содержание свинца в печени рыб, находящихся на конце пищевой цепочки, может достигать 100–300 ПДК. Из-за последствий аварии на Чернобыльской АЭС в раковинах днепровских моллюсков регистрировалось содержание стронция-90 в 5 тысяч раз больше, чем в воде. Значительной материальной кумуляцией характеризуются *органические ксенобиотики*, т. к. нет естественного механизма их удаления из организма (например, полихлорированные и полиароматические углеводороды).

Мерой материальной кумуляции является **коэффициент обогашения**, определяемый как соотношение концентраций вещества в организме и в окружающей среде (или в пище).

Применительно к **водным экосистемам** используются следующие понятия:

- **биоконцентрирование (BCF)** — обогащение организма химическим соединением из окружающей среды прямо, без учета поступления с загрязненным питанием.

- **биоумножение (BMF)** — обогащение организма химическим соединением вследствие его поступления с питанием (происходит наряду с биоконцентрированием).

- **биомагнификация (BMF)**, или «экологическое обогащение», — увеличение концентрации поллютанта в разных организмах в трофической цепи.

- **биоаккумуляция (BAF)** — все обогащение организма химическим соединением из окружающей среды: и прямо, и с загрязненным питанием.

Все эти показатели оцениваются соответствующими коэффициентами обогащения. В трофических цепях коэффициент обогащения — это соотношение концентраций в организме и пище (т. е. в организме низшего трофического уровня).

Для разных веществ и организмов коэффициенты обогащения различаются на несколько порядков величин, поскольку эффективность накопления поллютантов зависит и от организма (обилие в нем липидов, особенности обмена и др.), и от веществ (способность к кумуляции). Кинетика биоаккумуляции в общем виде описывается уравнениями:

$$\frac{dC_A}{dt} = K_1 \times C_W - K_2 \times C_A;$$

$$C_{At} = \frac{K_1}{K_2} \times C_W \times (1 - e^{-K_2 t});$$

$$C_{At} = \frac{K_1}{K_2} \times C_W = BCF \times C_W$$

где:

C_A — концентрация вещества в организме (нг/г);

t — время (сут);

K_1 — константа скорости потребления (сут⁻¹);

K_2 — константа скорости выделения (сут⁻¹);

C_{As} — равновесная концентрация вещества в организме (нг/г).

Биоаккумуляция в наземных и водных экосистемах имеет существенные различия.

В водных экосистемах основную роль играет *биоконцентрирование*, *биоумножение* — меньшую. Наиболее активное накопление поллютантов, потребленных с пищей, свойственно гидробионтам-фильтраторам, например, двустворчатым моллюскам.

В наземных экосистемах, наоборот, гораздо более важную роль играет *биоумножение* — биоаккумуляция за счет питания. Поэтому и *биомагнификация* в наземных экосистемах выражена сильнее, чем в водных.

Применительно к растениям используется **коэффициент биологического поглощения**: соотношение концентрации элемента в золе растений и в почве (или породе). Ясно, что по смыслу для негорюемых (минеральных) соединений этот показатель идентичен коэффициенту биоаккумуляции.

Примеры коэффициентов биологического поглощения (по Г. Т. Фрумину, 2000) приведены в таблице 2.

Таблица 2

Коэффициенты биологического поглощения (примеры):

Элемент	Коэффициент биологического поглощения	Ряды биологического поглощения:
P, S, Cl, I	$n \times 10 — n \times 100$	Энергично накапливаемые
K, Ca, Mg, Na, Zn, Ag	$n \times 1 — n \times 10$	Сильно накапливаемые
Mn, Ba, Cu, Ni, Co, Mo, As, Cd, Be, Hg, Se	$n \times 10^{-1} — n \times 1$	Группы слабого накопления и среднего захвата
Fe, Si, F, V	$n \times 10^{-1}$	Слабого захвата
Ti, Cr, Pb, Al	$n \times 10^{-2} — n \times 10^{-1}$	Слабого и очень слабого захвата

Заметно, что коэффициенты биологического поглощения у растений существенно варьируют — как минимум, на 5 порядков величин.

2. Биоиндикаторные характеристики биосистем различного ранга

Для биоиндикации могут использоваться показатели биосистем всех рангов (см. 1). Обычно, чем ниже ранг биосистемы, используемой в качестве биоиндикатора, тем более частными могут быть выводы о воздействиях факторов среды, и наоборот.

2.1. Биоиндикаторные характеристики организмов и суборганизменных структур

К биосистемам суборганизменных рангов (то есть уровней организации ниже, чем у организма) относятся молекулы и молекулярные комплексы (белки, нуклеиновые кислоты и др.), клеточные органоиды, клетки, ткани, органы и системы органов.

Для биоиндикации наиболее показательны следующие характеристики:

- химический состав клеток;
- состав, структура и степень функциональной активности ферментов;
- структурно-функциональные характеристики клеточных органоидов;
- размеры клеток, их морфологические характеристики, уровень активности;
- гистологические показатели;
- концентрации поллютантов в тканях и органах;
- частота и характер мутаций, канцерогенеза, уродств.

Тератогенный эффект факторов среды — способность вызывать у тест-организмов различные уродства, пороки развития. Последствия тератогенных воздействий различны: в одних случаях тератогенез может проявляться только на уровне клеточных органоидов, отдельных клеток; в других затрагивает ткани, органы и весь организм.

Большое значение для биоиндикации состояния окружающей среды и ее антропогенных изменений имеют характеристики организма:

- *структурные* (анатомические);
- *функциональные* (эколого-физиологические).

Эколого-физиологические характеристики, используемые в биоиндикации

Экологическая физиология изучает закономерности функционирования биосистем (преимущественно — организмов) в окружающей среде.

Соотношение прихода и расхода веществ и энергии при взаимодействии организма с окружающей средой за определенный период времени количественно выражается т. наз. **балансовым равенством**:

$$C = P + R + F = A + F,$$

где C — количество потребленной пищи, P — продукция организма (количество произведенного им вещества или заключенной в нем энергии), R — траты организма на свое жизнеобеспечение (метаболизм), F — не усвоенная часть потребленной пищи, A — усвоенная (ассимилированная) часть потребленной пищи ($A = P + R$). Компоненты балансового равенства могут выражаться как в единицах массы вещества, так и в единицах заключенной в нем энергии. Энергоемкость органического вещества характеризуется его калорийностью — количеством энергии, заключенным в единице массы (кДж/г).

Продукция организма частично остается в организме (*рост*), частично переходит в окружающую среду (*производство потомства и прочие формы отчуждения образованного организмом вещества*). Для большинства биологических видов, включая человека, главным компонентом продукции организма является рост. Размеры организма и скорость его роста в онтогенезе во многом определяют не только его физиологические особенности, но и характер взаимоотношений с окружающей средой.

Рост организма в онтогенезе может происходить с сохранением геометрического подобия (**изометрический** рост — от греч. «ίσοσ» — равный) или с его закономерным изменением (**аллометрический** рост — от греч. «άλλος» — иной). Изменение соотношения различных параметров организма в онтогенезе передается аллометрическими уравнениями степенной функции, из которых основным является уравнение зависимости массы тела (W) от его длины (L): $W = \alpha L^\beta$. При изометрическом росте $\beta = 3$, при аллометрическом — $\beta > 3$ (**положительно-аллометрический** рост) или $\beta < 3$ (**отрицательно-аллометрический** рост).

Известны три основных типа роста организмов (рис. 1):

1. **экспоненциальный** (в эмбриогенезе);
2. **параболический** (в постэмбриональном развитии с метаморфозом — например, рост личинок насекомых);
3. **S-образный** (в постэмбриональном развитии без метаморфоза — например, рост млекопитающих).

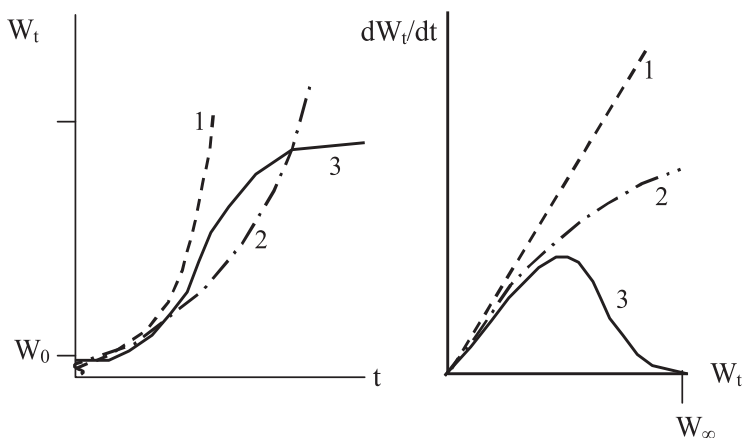


Рис. 1. Основные типы роста организмов: зависимость массы тела W_t от продолжительности жизни t и скорости роста dW_t/dt от массы тела. W_0 и W_∞ — исходное и конечное значения массы тела, соответственно

Траты на жизнеобеспечение (обмен веществ). Необходимая организму энергия, заключенная в усвоенной пище, выделяется при окислении потребленных органических веществ. Большинство биологических видов, включая человека, являются **аэробами** (от греч. «αερος» — воздух), т. е. используют в качестве окислителя кислород, получаемый при дыхании. Количество энергии, выделяющейся из окисляемых органических веществ при затрате одного грамма кислорода, называется оксикалорийным коэффициентом (**К**, [ккал/г O_2] или [кДж/г O_2]). На полное окисление (до H_2 , CO_2 и N_2) 1 г белка тратится 1,748 г O_2 . Энергия, освобождающаяся из 1 г. белка при его окислении, составляет, в среднем, 5,65 ккал. Поэтому для белков **К** составляет $5,65/1,748 = 3,23$ ккал/г O_2 . Для углеводов и жиров **К** равен, соответственно, 3,54 и 3,28 ккал/г O_2 . Поскольку органические вещества в телах различных организмов содержат, в среднем, около 80 % белков, 10 % жиров и 10 % углеводов, оксикалорийный коэффициент **К** обычно принимается равным 3,27 ккал/г O_2 , или 13,68 кДж/г O_2 . Использование **К** позволяет определять интенсивность трат организма-аэроба на обмен по скорости потребления им кислорода при дыхании.

Интенсивность обмена организмов в основном определяется его размерами и массой. Траты организма на обмен пропорциональны *площади* поверхности его дыхательной системы (через которую поступает кислород), а масса организма пропорциональна его

объему. Соответственно, теоретически траты организма на обмен (R) должны соотноситься с его массой W как $R \sim W^{2/3}$, а удельные траты на обмен (R/W) — как $R/W \sim W^{-1/3}$. В целом, это подтверждается практически — как в онтогенезе организмов одного вида, так и при сравнении различных видов с самой разной массой тела массы (от бактерий до китов). У многих видов, благодаря специальным адаптациям, соотношение этих показателей оказывается несколько более выгодным (от $R \sim W^{0.7}$ до $R \sim W^{0.9}$), но никогда не достигает пропорциональности. Таким образом, чем крупнее организм, тем меньше интенсивность его обмена, тем он менее активен, тем экономнее строится все его взаимодействие с окружающей средой.

В качестве *функций благополучия* от лимитирующих факторов экологам широко используются **все составляющие балансо-равенства**, а также различные **их соотношения**.

Известно, что в неблагоприятной окружающей среды организм обычно ограничивает потребление пищи, обеспечивая необходимые траты на обмен за счет экономии на росте. Поэтому наиболее чувствительными функциями благополучия часто оказываются *скорость роста и коэффициенты эффективности использования на рост пищи — потребленной* ($K_1 = P/C$) или *усвоенной* ($K_2 = P/A$).

2.2. Биоиндикаторные характеристики популяций, субпопуляционных структур надорганизменных рангов

Популяции большинства видов внутренне не вполне однородны. Особи образуют следующие субпопуляционные группировки:

1. **Семья** — устойчивая группа особей, состоящая из родителей и их потомков.

2. **Микропопуляция** — часть популяции, особи которой имеют существенные общие особенности (функциональные и, часто, морфологические), не способная к длительному самовоспроизведению, зависящая от остальной части популяции.

3. **Дем**, или **парцелла**, — часть популяции, особи которой имеют существенные общие особенности (в том числе генетические), живут сравнительно изолированно от остальных особей, скрещиваются между собой, способная к самовоспроизведению в течение жизни нескольких поколений.

В популяциях некоторых видов особи разного возраста живут раздельно, в разных биотопах (характерно для многих насекомых), образуя в них **псевдопопуляции** (неспособные к самовоспроизведению).

Пространственная изолированность различных популяций в свою очередь, обуславливает неоднородность распределения

особей одного вида в пределах его **ареала** (от лат. «area» — площадь, про странство) — всей области пространства, занимаемой видом.

Степень внутренней неоднородность популяции проявляется в характере распределения особей в пространстве. Типовыми являются три типа распределения: **равномерное**, **случайное** (бес-порядочное) и **агрегированное**, или пятнистое — при котором особи образуют отдельные группы. Реальное распределение особей часто имеет более сложный характер и сочетает свойства двух или всех трех типов.

Основные **статические** и **динамические** характеристики популяций, используемые в качестве *функций* их *благополучия* от лимитирующих факторов, приведены в таблице 3.

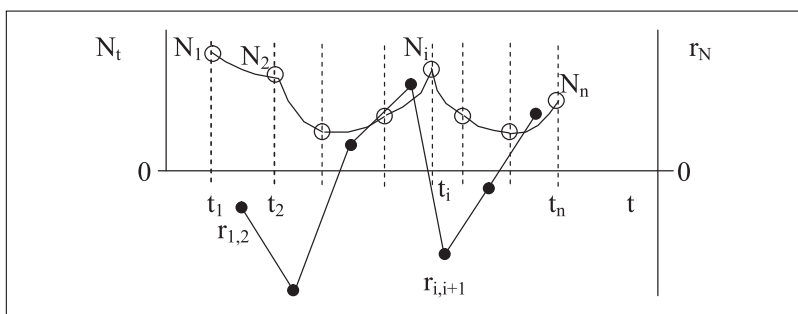
Таблица 3

Основные статические и динамические характеристики популяции

Характеристика	Единица
Статические характеристики (в момент времени t)	
Численность: n_t — общее количество особей в популяции	экз.
Плотность: N_t — количество особей в единице объема или на единице площади	экз. \times м ⁻² , экз. \times м ⁻³
Биомасса: B_t — суммарная масса особей в единице объема или на единице площади	г \times м ⁻² , г \times м ⁻³
Средняя масса особи: W_t — соотношение биомассы и плотности (простейшая характеристика размерно-весовой структуры; более точную оценку дает анализ ее гистограммы)	г
Соотношение плотности особей разного пола (простейшая характеристика половой структуры популяции)	—
Динамические характеристики (за период времени $\Delta t = t_2 - t_1$)	
Скорость абсолютного изменения популяционной плотности: $dN/dt = (N_2 - N_1) \times \Delta t^{-1}$; N_1 и N_2 — значения N_t в моменты t_2 и t_1	экз. \times м ⁻² \times сут ⁻¹ , экз. \times м ⁻³ \times сут ⁻¹
Скорость абсолютного изменения биомассы популяции: $dB/dt = (B_2 - B_1) \Delta t^{-1}$; B_2 и B_1 — значения B_t в моменты t_2 и t_1	г \times м ⁻² \times сут ⁻¹ , г \times м ⁻³ \times сут ⁻¹
Скорость относительного изменения популяционной плотности: $rN = dN/dt \times \bar{N}^{-1}$; \bar{N} — средняя плотность за период Δt	сут ⁻¹
Скорость относительного изменения популяционной биомассы: $r_B = dB/dt \times \bar{B}^{-1}$; \bar{B} — средняя пбиомасса за период Δt	сут ⁻¹

Характеристика	Единица
Динамические характеристики (за период времени $\Delta t = t_2 - t_1$)	
Удельная рождаемость: $b = N_b \times \bar{N}^{-1} \times \Delta t^{-1}$; N_b — приращение популяционной плотности за Δt из-за рождения новых особей	сут ⁻¹
Удельная смертность: $d = N_d \times \bar{N}^{-1} \times \Delta t^{-1}$; N_d — приращение популяционной плотности за Δt из-за рождения новых особей	сут ⁻¹
Продукция популяции: $P = B_1 - B_2 + B_{el}$; B_{el} — биомасса, элиминированная из популяции (т. е. удаленная вследствие гибели или эмиграции особей) за период Δt	$\text{г} \times \text{м}^{-2}$, $\text{г} \times \text{м}^{-3}$

На рис. 2 представлен пример динамики показателей популяционной плотности (N_t) и рассчитанных на ее основе значений скорости относительного изменения популяционной плотности (r_N).



$$r_{i,i+1} = \frac{\ln N_{i+1} - \ln N_i}{t_{i+1} - t_i}$$

Рис. 2. Пример динамики показателей популяционной плотности (N_t) и скорости относительного изменения популяционной плотности (r_N)

Важными характеристиками популяций также являются:

1. Максимальное значение r_N (скорости относительного изменения популяционной плотности), проявляющееся в отсутствии лимитирующих факторов — $r_{N_{max}}$ («**биотический потенциал**»). Биотический потенциал — свойство вида, а не конкретной его популяции. Он показывает способность вида быстро осваивать среду за счет активного размножения. В основном $r_{N_{max}}$ определяется размером особей вида, находясь в обратной от него зависимости (Fenchel, 1974):

$$r_{N^{\infty} \max} = 0,02291W^{-0,2738}$$

2. Соотношение максимального значения r_N , реализуемого изучаемой популяцией ($r_{N \max \text{ п.}}$), и биотического потенциала ее вида ($r_{N \max}$). Доля биотического потенциала, реализуемая в изучаемых условиях среды ($r_{N \max \text{ п.}} / r_{N \max}$), является функцией благополучия популяции. Для изучения псевдопопуляций данный показатель непригоден.

Широкое применение в демэкологии получило понятие «**экологическая ниша**» биологического вида. Этот термин имеет несколько разных значений, из которых общеприняты два.

1. *Экологическая ниша по Ч. Элтону* (Elton, 1927) определяется как функция вида в сообществе — например, способ питания. Разные виды с одинаковым способом питания занимают единую нишу Элтона. Например, в океане к нише *фильтраторов* относятся и мелкие планктонные рачки, и двусторчатые моллюски, и киты.

2. Более четким и практически полезным является понятие *экологической ниши по Дж. Гринеллу–Г. Хатчинсону* (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1958). В его основе лежит количественная оценка требований вида к экологическим факторам. При этом различают *фундаментальную* и *реализованную* экологические ниши.

Фундаментальной нишей вида в пространстве императивных факторов ε_n называется n -мерный параллелепипед:

$$\mathfrak{R}_f = \Delta X_{tol 1} \times \Delta X_{tol 2} \times \dots \times \Delta X_{tol n},$$

сторонами которого $\Delta X_{tol i}$ ($i=\{1, 2, \dots, n\}$) являются интервалы толерантности вида по соответствующим n экологическим факторам.

Реализованной нишей конкретной популяции данного вида в экологическом пространстве ε_n называется множество всех точек (X_1, \dots, X_n) , в которых возможно стабильное существование популяции (значения всех функций благополучия больше нуля):

$$\mathfrak{R}_r = \{(X_1, \dots, X_n) : f_6(X_1, X_2, \dots, X_n) > 0\}.$$

Соотношение $\mathfrak{R}_f/\mathfrak{R}_r$ используется как функция благополучия популяции: чем больше факторов лимитирует популяцию и чем сильнее их синергизм, тем меньшую долю фундаментальной ниши занимает реализованная ниша ($\mathfrak{R}_f/\mathfrak{R}_r$), и наоборот.

Продукция популяции за интервал времени $\Delta t = t_2 - t_1$ — это количество органического вещества, произведенного особями популяции за данный период (оставшегося в биотопе и элиминированного) [(ед. массы или энергии) \times (ед. площади или объема) $^{-1}$].

Элиминация — процесс изъятия особей (или биомассы) из популяции из-за хищничества, болезней, естественной смерти, им-миграции и др.

Продукция популяции за интервал времени $\Delta t = t_2 - t_1$:

$$P\Delta t = B_2 - B_1 + B_{el},$$

где B_1 и B_2 — биомасса популяции в начальный и конечный моменты времени, B_{el} — биомасса, элиминированная из популяции за период Δt . Эту формулу называют формулой Бойсен-Йнесена (им предложена не формула, а словесное описание этой ситуации).

В зависимости от соотношения интенсивности элиминации (определяющей компонент B_{el}) и размножения (определяющей приращение биомассы $B_2 - B_1$), продукция может быть преимущественно элиминирована (а) или преимущественно оставаться в популяции (б) (рис. 3.):

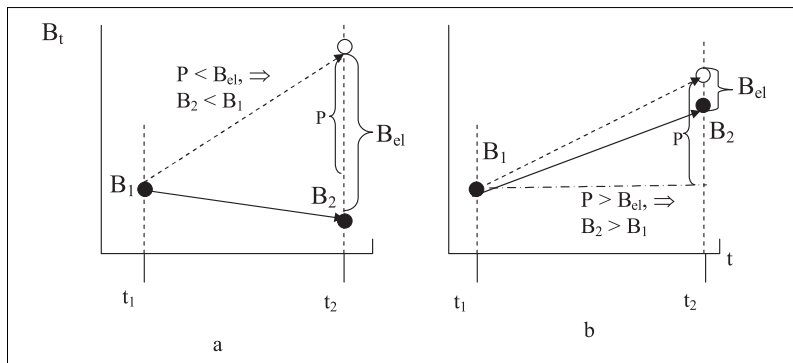


Рис. 3. Примеры соотношения величин продукции и элиминации

Так, например, в условиях интенсивного пресса хищников продукция популяции может преимущественно определяться элиминированной биомассой (а).

Биомасса элиминированных особей (как составляющая формулы расчета продукции по Бойсен-Йнесену) может быть примерно определена для популяции за период отсутствия размножения как:

$$B_{el} = (N_1 - N_2) \times (B_2/N_2 + B_1/N_1)/2.$$

где N_1 и N_2 — популяционная плотность в моменты времени t_1 и t_2 , соответственно; $N_1 - N_2$ — убыль популяционной плотности вследствие элиминации, $(B_2/N_2 + B_1/N_1)/2$ — средняя масса элиминируемых особей в период Δt (предполагается, что средняя масса элиминируемых особей равна средней массе уцелевших особей — т. е. элиминация не характеризуется размерной избирательностью).

Скорость образования продукции (скорость продуцирования, p_t) — скорость производства популяцией органического вещества (оставшегося в биотопе и элиминированного) с размерностью [(ед. массы или энергии) \times (ед. площади или объема) $^{-1} \times$ (ед. времени) $^{-1}$] (рис. 4).

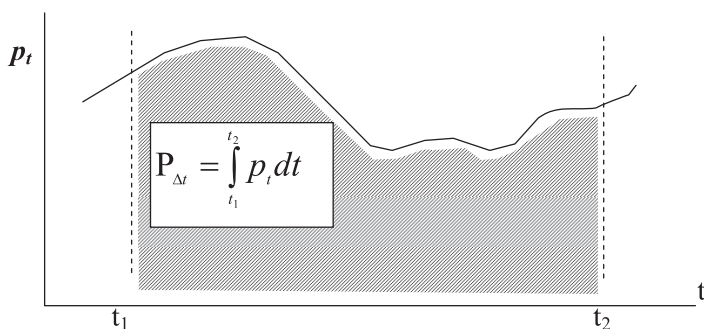


Рис. 4. Пример динамики скорости образования продукции p_t и продукция популяции за интервал времени $\Delta t = t_2 - t_1$

2.3. Биоиндикаторные признаки, основанные на учете взаимодействий между популяциями

Свойства сообществ и экосистем во многом определяются взаимоотношениями между популяциями различных видов (таблица 4). Внутри- и межпопуляционные контакты особей весьма разнообразны (взаимоотношения, связанные с питанием — трофические связи, химические воздействия, специфическое поведение и др.).

Таблица 4

Классификация отношений между популяциями разных видов

Действие первого вида на второй	Действие второго вида на первый	Тип отношений
0	0	Нейтрализм
–	0	Аменсализм
+	0	Комменсализм
–	–	Конкуренция
+	–	Жертва — эксплуататор (жертва–хищник, хозяин–паразит, продуцент–консумент)
+	+	Мутуализм

Обозначения: увеличение популяционной плотности одного вида увеличивает популяционную плотность другого вида — «+»; уменьшает «–»; не влияет — «0»

Роль популяции вида в сообществе и успех ее взаимоотношений с остальными популяциями зависит от соответствия условий окружающей среды **жизненной стратегии** данного вида — свойственного ему способа выживания и освоения среды, взаимодействия с популяциями других видов и с окружающей средой в целом.

Наиболее распространены следующие классификации **жизненных стратегий** (или **ценоотических стратегий**, или **стратегий межпопуляционных взаимодействий**):

• **Виолентность, пациентность и эксплерентность**

Жизненная стратегия вида определяется соотношением его **эксплерентности** (от лат. «explere» — наполнять) — способности быстро осваивать среду, **виолентности** (от лат. «violentia» — свирепость) — способности подавлять конкурентов и **пациентности** (от лат. «patientia» — терпение) — способности экономно использовать среду. Состояние окружающей среды определяет преимущество той или иной стратегии и долю соответствующих видов в сообществах и экосистемах.

• **г- и К-стратегии** (от обозначения соответствующих параметров логистической кривой Ферхюльста-Перля)

К-стратегии обычно являются пациентами.

г- эксплеренты и виоленты.

У г-стратега, *сравнительно с К-стратегом*:

- более высокая смертность;
- более резкие колебания популяционной плотности;
- меньшая меж- и внутривидовая конкуренция;
- меньшая устойчивость к конкуренции;
- более быстрое развитие;
- больший биотический потенциал;
- более короткий онтогенез;
- меньший размер тела;
- большая плодовитость;
- меньшее «качество» потомства.

Некоторые биоиндикаторные характеристики построены на соотношении суммарных показателей обилия (плотности, биомассы) видов со сходными жизненными стратегиями.

Однако при использовании таких индексов следует помнить, что оценка жизненных стратегий может быть содержательна только в сравнительном аспекте. Так, например, окунь по сравнению с лососем — г-стратег, а по сравнению с дафнией — К-стратег.

Следует также учитывать, что постоянные межвидовые отношения влияют на эволюцию каждого из взаимодействующих видов. Их совместная эволюция (**коэволюция**, от лат. «со» — совместно) способствует максимальному взаимному приспособлению. До недавнего времени влияние конкуренции на исход межвидовых взаимодействий существенно переоценивалось. Считалось, что популяции разных видов со значительно перекрывающимися фундаментальными экологическими нишами не могут сосуществовать долго: наиболее приспособленный вид должен вытеснить остальные («**правило Гаузе**» (1935)). Это следовало из результатов лабораторных экспериментов. Однако известно, что в природе на самом деле полное конкурентное вытеснение одних видов другими происходит крайне редко (т. наз. «**планктонный парадокс**» — стабильное сосуществование популяций близкородственных и функционально сходных видов, вопреки правилу Гаузе).

Оказалось, что обычно конкурирующие виды со сходными требованиями к окружающей среде в ходе коэволюции приспосабливаются использовать ее совместно («**правило ден Бэра**» (den Böer, 1981)). Поэтому межвидовая конкуренция в природе обычно приводит к дифференциации (разделению) ниш и, благодаря этому, сравнительно стабильному сосуществованию конкурирующих видов. Более того, выяснилось, что взаимовыгодные межвидовые взаимоотношения (мутуализм) встречаются в сообществах гораздо чаще, чем конкуренция.

2.4. Биоиндикаторные характеристики многовидовых биосистем (сообществ, экосистем)

Изучение всей биоты природных экосистем обычно является непосильной задачей даже для большого коллектива биологов. Даже если биоразнообразие экосистемы сравнительно невелико, биоту все же составляют представители очень многих систематических групп. Для многих из них видовая диагностика требует исключительно высокой квалификации и часто доступна лишь немногим специалистам-систематикам. Поэтому уже установление полного видового состава биоты потребовало бы одновременного привлечения ведущих специалистов по всем систематическим группам. Более реалистичной задачей является изучение не всей биоты, а конкретных сообществ.

Сообщество, или ценоз (от греч. «χοῖνος» — совместно, сообщая) — совокупность живых организмов определенной категории, одновременно населяющих определенную область пространства.

Категории учитываемых организмов и размер изучаемой области пространства могут выбираться исследователем произвольно, в соответствии с целью проводимого им исследования. Если какое-либо сообщество достаточно чувствительно к изучаемому воздействию и позволяет судить о реакции на него всей биоты, оно может успешно использоваться в качестве биоиндикатора.

Экосистема создается единством ее абиотической (неживой) и биотической (живой) составляющих, находящихся в сложном взаимодействии (см. рис. 5).

Извне в экосистему поступают **аллохтонные** (инородные) минеральные и органические вещества и энергия (солнечной радиации, тепловая и др.). Минеральные и органические вещества, произведенные в самой экосистеме, называются **автохтонными**.

Организмы *продуцентов* способны производить органические соединения из неорганических. Растения и водоросли (автотрофы) производят их только из минеральных веществ (как аллохтонного, так и автохтонного происхождения). Сине-зеленые (цианеи) и некоторые бактерии, будучи также продуцентами, являются гетеротрофами и могут потреблять не только минеральные, но и органические вещества.

Большинство продуцентов (растения, водоросли, цианеи) используют для производства первичной продукции солнечную энергию, поэтому образование ими первичной продукции называется **фотосинтезом**. Лишь некоторые продуценты-бактерии производят первичную продукцию с использованием энергии,

высвобождающейся при инициируемых ими окислительно-восстановительных реакциях («**хемосинтез**»). Как выяснилось, к хемосинтезу способны также некоторые цианеи, вообще резко отличающиеся от представителей других царств исключительным разнообразием трофических стратегий. Все же основная часть первичной продукции экосферы Земли создается путем фотосинтеза.

Суммарная продукция всех продуцентов экосистемы составляет ее первичную продукцию.

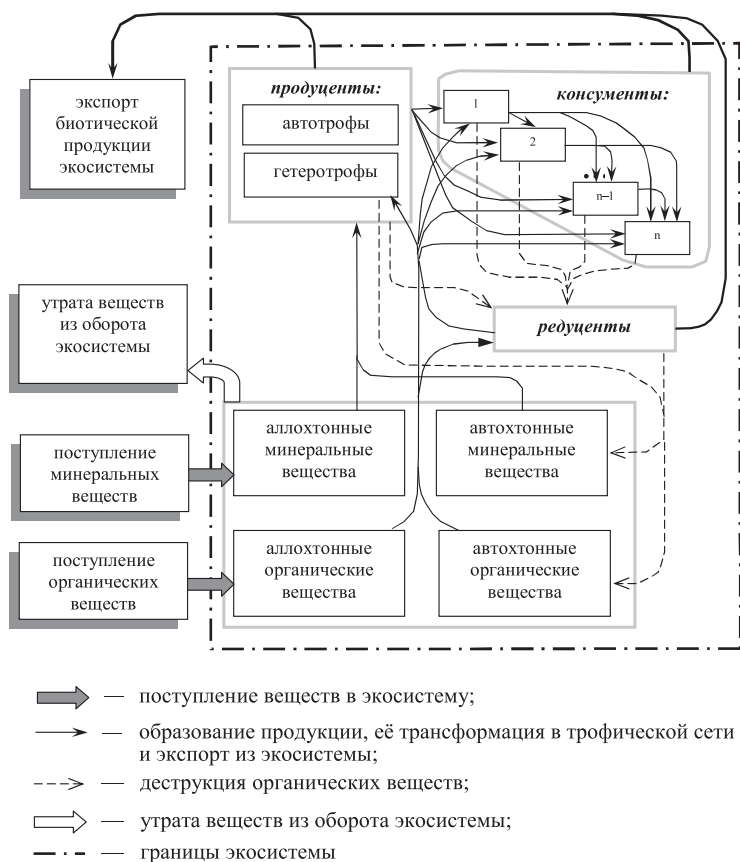


Рис. 5. Основные потоки вещества в экосистеме

Валовая первичная продукция — все органическое вещество, произведенное продуцентами (включая и ту часть, которую они сами расходуют на дыхание).

Чистая первичная продукция — органическое вещество, произведенное продуцентами, за вычетом их затрат на собственное жизнеобеспечение и дыхание (траты на обмен). Чистая первичная продукция тратится продуцентами на рост и выделение продуктов обмена в окружающую среду.

Таким образом, «чистой» называется та часть валовой первичной продукции, которую продуценты не тратят сами, а передают в экосистему.

Консументы первого порядка питаются продуцентами и также тратят получаемые при этом органические вещества на обмен и образование своей продукции. *Консументы второго порядка* (хищники), в свою очередь, потребляют консументов первого порядка, и т.д. Обычно в биоценозах имеются консументы сразу нескольких (n) порядков. Поскольку консументы образуют свою продукцию благодаря потреблению других организмов (консументов предыдущих порядков и продуцентов), она называется **вторичной продукцией**. Общая вторичная продукция всего биоценоза всегда оказывается меньше суммы величин продукции всех популяций консументов, поскольку часть ее потребляется консументами-хищниками в пределах самой экосистемы.

В простейшем случае (если в сообществе имеются консументы только первого и второго порядков, причем любая жертва доступна любому хищнику, и все хищники питаются только жертвами из своего сообщества) реальная продукция может быть рассчитана по уравнению:

$$P_6 = P_n - C_x + P_x,$$

где P_n и P_x — суммарные значения продукции всех нехищных организмов (жертв) и всех хищников в сообществе соответственно; C_x — суммарный рацион всех хищников.

Как правило, пищевые взаимоотношения в сообществах являются гораздо более сложными, и перечисленные условия не выполняются. Поэтому правильная оценка реальной продукции сообществ требует детального анализа трофических связей в сообществе (обычно с применением блок-схемы основных и второстепенных трофических связей или с учетом индексов трофической избирательности). При достаточно сложной трофической

структуре сообщества величина реальной продукции, рассчитанная по приведенному выше простому уравнению, может отличаться от подлинной величины на порядок и более.

Редуценты используют энергию органических веществ, содержащихся в телах отмерших продуцентов и консументов (а также в продуктах обмена, которые они выделяют в окружающую среду при жизни). Разложение редуцентами органических веществ до более простых соединений и, в итоге, до минеральных составляющих называется **деструкцией** органического вещества. Минеральные и органические вещества, возвращенные в абиотическую среду экосистемы вследствие отмирания организмов и деятельности редуцентов, называются **биогенными** (т. е. образовавшимися из живых организмов) и **автохтонными** (т. е. произведенными в самой экосистеме). Минеральные автохтонные вещества снова используются продуцентами для создания первичной продукции, т. е. снова вовлекаются во внутренний **круговорот веществ** экосистемы.

При биоиндикации используются *статические* и *динамические* характеристики сообществ и экосистем.

К **статическим характеристикам** сообществ относят:

1. **видовой состав**, т. е. перечень биологических видов сообщества, как основную, качественную характеристику;

2. **видовое богатство** (количество видов в сообществе);

3. **показатели обилия**: численность, плотность, биомасса сообщества (аналогично соответствующим популяционным параметрам);

4. **показатели структуры** сообщества, которые представляют собой соотношения суммарных показателей обилия разных его элементов:

- видов (видовое разнообразие) или более крупных таксонов;
- представителей разных стратегий питания (трофическая структура);
- особей с разными размерами, массой (размерно-весовая структура);
- видов с различными ценотическими стратегиями (например, r- и K-стратегов; виолентов, пациентов и эксплерентов);
- видов с разной чувствительностью к воздействиям (эври- и стенобионтов);
- видов с разным поведением.

Если группы выделяются по количественным грациям одного показателя (например, размер, масса), структура сообщества выражается гистограммой, например, размерной или весовой струк-

туры или средним значением данного показателя для сообщества в целом (например, средняя масса особи в сообществе как соотношение биомассы и плотности сообщества).

Если группы выделяются на основе качественных признаков (например, представители разных стратегий питания, разных видов или более крупных таксонов и т. д.), т. е. структуру сообщества отражают показателем разнообразия по данному признаку — характеристикой, определяемой общим количеством выделенных групп (n) и соотношением значений какого-либо показателя обилия представителей этих групп.

Индексы разнообразия Симпсона, Брюэлена, Маргалефа и Шеннона имеют вид, соответственно:

$$\lambda = \frac{\sum_{i=1}^n X_i (X_i - 1)}{X(X-1)};$$

$$D = \frac{1}{X} \log_2 \left(\frac{X!}{\prod_{i=1}^n X_i!} \right);$$

$$E = 1,443 \ln \left(\frac{X!}{\prod_{i=1}^n X_i!} \right);$$

$$H = -\sum_{i=1}^n \left(\frac{X_i}{X} \log_2 \frac{X_i}{X} \right),$$

где X_i — показатель обилия i -й группы; X — суммарное значение того же показателя для всего сообщества в целом, $X = \sum_{i=1}^n X_i$.

Индексы Симпсона и Маргалефа — безразмерные величины, индексы Брюэлена и Шеннона имеют размерность бит, деленный на единицу показателя X .

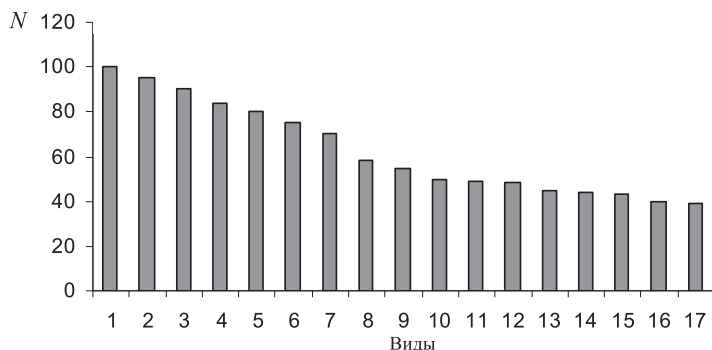
Индекс разнообразия Шеннона наиболее логичен и широко применяется в экологии и других науках. Чаще всего он используется для оценки видового разнообразия сообщества по плотности H_N или, реже, по биомассе H_B . В этих модификациях он известен экологам как индекс Шеннона-Уивера:

$$H_N = -\sum_{i=1}^n \left(\frac{N_i}{N} \log_2 \frac{N_i}{N} \right); \quad H_B = -\sum_{i=1}^n \left(\frac{B_i}{B} \log_2 \frac{B_i}{B} \right).$$

Обычно негативное антропогенное воздействие приводит к уменьшению количества видов в сообществах (за счет исчезновения стенобионтов) и нарушает выравненность значений их популяционной плотности. Поэтому значения индекса Шеннона — Уивера и прочих индексов разнообразия сообществ макрозообентоса в условиях загрязнения, как правило, закономерно уменьшаются (рис. 6).

Структуру сообщества можно также описать соотношением суммарных показателей обилия представителей различных групп, выделенных по данному признаку (например, соотношением биомассы организмов с разными стратегиями питания $B_1; B_2; B_3; \dots; B_n$).

а



б

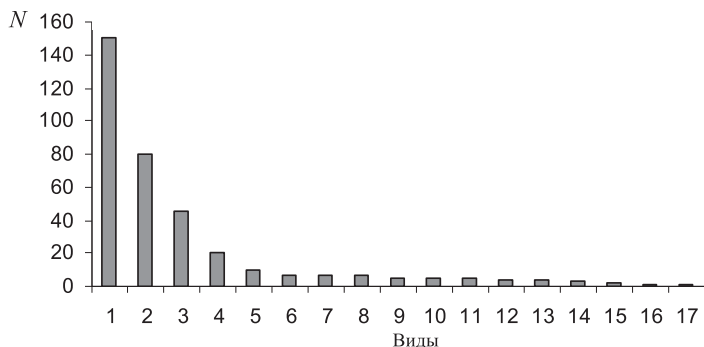


Рис. 6. Характерный пример структуры сообщества с одинаковым видовым богатством в фоновых условиях (а) и при антропогенном воздействии (б) при $H_N = 4,0$ бит/экз. и $H_N = 2,5$ бит/экз. соответственно

Возможно также выделение этологических группировок (видов со сходным поведением).

К **динамическим характеристикам** сообщества относят *показатели динамики его статических характеристик и функциональные характеристики*.

Показатели динамики статических характеристик сообществ аналогичны динамическим характеристикам популяций:

- изменение какой-либо статической характеристики X (плотности, биомассы сообщества, индексов разнообразия и др.) $\Delta X_{\Delta t} = X_2 - X_1$ за изучаемый период времени $\Delta t = t_2 - t_1$;
- скорость абсолютного изменения значений статической характеристики $dX/dt \approx (X_2 - X_1)\Delta t^{-1}$ в момент времени t ;
- скорость относительного изменения значений статической характеристики $r_x = (dX/dt)X^{-1}$ в момент времени t (здесь \bar{X} — средняя биомасса за период Δt).

К **функциональным характеристикам** сообществ относят эколого-физиологические показатели (например, составляющие физиологического «балансового равенства» организма (разд. 4.1)), рассчитанные для всего сообщества в целом (траты на обмен, первичная продукция, вторичная продукция), а также различные их соотношения.

Траты на обмен сообщества (или экосистемы) $R = \sum_{j=1}^N R_j$ определяются аддитивно, как сумма затрат на обмен всех организмов данного сообщества. Траты на обмен определяются интенсивностью деструкции — разложения потребленных организмами органических веществ до более простых соединений и, частично, до минеральных веществ.

Из соотношений эколого-физиологических характеристик для сообществ и экосистем наиболее часто используют следующие:

- отношение реальной продукции сообщества к его суммарным тратам на обмен за какой-либо период времени (P/R -коэффициент);
- отношение реальной продукции сообщества за какой-либо период времени к среднему значению биомассы за этот период, т. е. удельная продуктивность сообщества (P/B -коэффициент).

В стабильной экосистеме процессы производства и потребления биологической продукции идут с постоянными скоростями и хорошо сбалансированы ($P \approx R$), поэтому воздействие биоценоза на свой биотоп сведено к минимуму. Автогенная сукцессия экосистем обычно характеризуется преобладанием процессов деструкции органического вещества над продукционными процессами ($P/R < 1$), увеличением замкнутости внутреннего круговорота веществ и энергии

и способности экосистемы к саморегуляции, самоочищению и сохранению высокого качества внутренней среды. Аллогенная сукцессия, как правило, сопровождается обратными процессами ($P/R > 1$): биотоп постепенно загрязняется накапливающимися, не минерализуемыми полностью органическими веществами; способность экосистемы к саморегуляции и качество ее внутренней среды постепенно снижаются.

Устойчивость экосистемы (сообщества) к воздействию. Биоиндикационная роль видового состава сообществ. Важнейшей характеристикой экосистемы или конкретного сообщества является устойчивость к воздействию: резистентная (способность объекта сохранять свое состояние неизменным, сопротивляясь воздействию) и упругая (способность возвращаться в исходное состояние после прекращения воздействия). Количественной мерой устойчивости является максимальный уровень воздействия, при котором она сохраняется. Следовательно, в гиперпространстве факторов, лимитирующих биоту экосистемы (или сообщество, используемое в качестве биоиндикатора), устойчивость описывается изоболоми:

- резистентная — изоболой, ограничивающей область всех тех сочетаний факторных значений, при которых значения характеристик биоты (сообщества) не отличаются от фоновых значений (наблюдаемых вне воздействия);
- упругая — изоболой, ограничивающей область всех тех сочетаний факторных значений, при которых вызываемые изменения значений всех функций благополучия обратимы (после снятия воздействия возвращаются к фоновым значениям).

Критерием сохранения резистентной устойчивости экосистемы к воздействию является сохранение исходных (фоновых) значений всех ее количественных биотических характеристик, как статических, так и динамических.

Критерием сохранения упругой устойчивости к воздействию сообщества (как и всей экосистемы) является сохранение исходного видового состава. Если видовой состав остался неизменным, значит, после прекращения воздействия постепенно восстановятся как исходные количественные показатели биоты, так и регулируемые ими параметры абиотической среды. Если видовой состав нарушен, то даже после прекращения воздействия весьма вероятны непредсказуемые (иногда катастрофические) изменения параметров биоты и абиотической среды. Таким образом, видовой состав является наиболее существенной характеристикой сообществ и экосистем.

Остальные, количественные характеристики сообществ также важны для биоиндикации, но по отношению к видовому составу они являются вторичными и имеют вспомогательное значение.

Кроме того, методы ценотической биоиндикации, основанные на учете видового состава сообществ, обладают и наибольшей разрешающей способностью. Это обусловлено тем, что требования организмов к параметрам окружающей среды весьма видоспецифичны и могут существенно варьировать даже в пределах одного рода, не говоря о более крупных таксонах. В то же время, видовая диагностика является весьма трудоемкой и часто требует от исследователя исключительно высокой квалификации. Поэтому выбор применяемых методов биоиндикации обычно определяется требованиями к точности оценки качества среды, а также реальными возможностями конкретного исследовательского коллектива.

2.5. Классификационные и ординационные методы изучения сообществ и экосистем

При изучении экосистем или отдельных сообществ с целью биоиндикации решаются следующие задачи:

- определение пространственных границ экосистемы (или сообщества);
- выявление и описание зависимости ценотических характеристик, значимых для биоиндикации, от факторов среды, лимитирующих биоту или конкретное сообщество.

Первая задача решается методами классификации, вторая — методами ординации.

Классификационный подход предполагает, что изучаемые сообщества (экосистемы) имеют более или менее четкие пространственные границы, в пределах которых они однородны и достоверно отличны от соседних сообществ (экосистем). Классификационные методы математического анализа позволяют выделить относительно дискретные сообщества (экосистемы) и их пространственные границы. Ординационный подход (от лат. «ordino» — упорядочивать), наоборот, игнорирует границы сообществ (экосистем) или даже предполагает их отсутствие. Ординационные методы выявляют количественные закономерности изменений характеристик популяций и сообществ в градиентах среды.

На самом деле естественные границы различных природных экосистем могут быть выражены в разной степени: и очень контрастно, и довольно слабо, и практически отсутствовать (если наблюдается непрерывное пространственное изменение параметров сообщества).

Некоторые экосистемы и сообщества относительно дискретны. Это, в первую очередь, биогеоценозы — экосистемы, локализованные в биотопах (участках территории или акватории со специфическими условиями среды, относительно однородными внутри самого биотопа и значительно отличающимися от внешних условий). Многие консорции также имеют довольно четкие границы. Как правило, дискретные многовидовые биосистемы характеризуются сравнительно высокой целостностью, сложной сетью многообразных межвидовых связей и значительной эмерджентностью свойств, и поэтому должны изучаться с позиций холизма. Примерами таких биосистем могут служить малое непроточное озеро или лесная опушка (биогеоценозы), небольшой обособленный коралловый риф или друза двустворчатых моллюсков, формирующие своей жизнедеятельностью специфическую местную среду и, следовательно, особые сообщества — консорции. Подобные биосистемы хорошо поддаются классификации и плохо ординации, так как их внутренняя среда довольно однородна.

Если же биота (или конкретное сообщество) существует в пространственно неоднородных, разнообразных абиотических условиях (например, морская сублитораль, прерия и др.), то, как правило, связи между отдельными видами оказываются сравнительно слабыми. Эти формации складываются пассивно, вследствие простого наложения картин пространственного распределения популяций отдельных видов, образующих единый экологический континуум (состояние биоты, при котором виды распределяются независимо и непрерывно). Для изучения подобных биосистем более эффективны редуccionистские методы. Ясно, что такие внутренне неоднородные экосистемы (или сообщества) без четких пространственных границ плохо поддаются классификации и хорошо ординации.

Большинство природных экосистем занимают промежуточное положение. В очень широких диапазонах изменяются степень выраженности их границ, внутренняя неоднородность, уровень межвидовых взаимодействий, эмерджентность свойств. Поэтому при биоиндикационных экологических исследованиях обычно наиболее плодотворным оказывается сочетание классификационного и ординационного подходов.

Классификационные методы. Прежде всего, они позволяют преодолеть субъективность выделения исследователем границ экосистем (сообществ), количественно оценить степень их выраженности благодаря математическому подходу. Наиболее объективную

классификацию могут дать методы кластерного анализа (от англ. «cluster» — группа, гроздь), группирующие объекты в классы (кластеры) таким образом, чтобы объекты, входящие в один класс, были более однородными, сходными по сравнению с объектами, входящими в другие классы. При этом сопоставляться может как видовой состав сообществ (нумерический кластерный анализ), так и их различные количественные характеристики. В последнее время многие экологи предпочитают использовать нумерический кластерный анализ. Во-первых, само присутствие или отсутствие того или иного вида очень информативно; во-вторых, обнаружить факт присутствия особей вида гораздо проще, чем правильно определить количественные характеристики популяции или сообщества (для чего требуются гораздо более трудоемкие методы пробоотбора). И наконец, результат классификационного анализа по количественным характеристикам во многом определяется тем, какие именно показатели исследователь считает важными и учитывает в расчетах, в то время как нумерическая классификация всегда использует один и тот же признак.

Нумерический кластерный анализ может осуществляться как для сравнения отдельных станций наблюдения (Q-анализ, оценивающий сходство видового состава сообществ на разных станциях), так и для отдельных видов (R-анализ, оценивающий сходство пространственного распределения различных видов). Из многих индексов, характеризующих степень сходства видового состава сообществ на разных станциях (или, наоборот, сходства пространственного распределения видов) наиболее прост и популярен коэффициент Сьеренсена:

$$K_s = 2c / (a + b),$$

где a и b — при Q-анализе количество видов в двух сравниваемых сообществах (или на двух сравниваемых станциях); c — количество видов, общих для обоих сообществ (обеих станций).

Для количественных данных (при R-анализе) аналогичный показатель носит название коэффициента Чекановского:

$$C_{CZ} = 2 \sum \min \frac{(x_{1i}, x_{2i})}{(\sum x_{1i} + \sum x_{2i})},$$

где x_{1i} и x_{2i} — значения показателя обилия (плотность или биомасса популяции) i -го вида в выборках 1 и 2; $\min (x_{1i}, x_{2i})$ — наименьшее из двух сравниваемых значений данного показателя обилия.

При кластерном анализе по количественным признакам степень сходства сообществ оценивается по «расстояниям» между ними в евклидовом пространстве учитываемых признаков (чаще всего евклидовым расстоянием). Такими признаками являются различные количественные характеристики сообществ, имеющие биоиндикаторное значение. Результаты анализа наглядно выражаются графически в виде гистограмм — схем, показывающих, на каких уровнях проявляется сходство между разными объектами.

Кластерный анализ очень широко используется в различных областях науки как средство типологического анализа. Однако результативность кластерного анализа по количественным характеристикам ограничивается более или менее субъективным выбором признаков (за исключением нумерического анализа), алгоритмов кластеризации и методов интерпретации результатов (в частности, исследователь сам решает, какой именно уровень сходства следует принять для выделения сообществ).

Для отнесения результатов одиночных измерений к одному из выделенных классов данных полезен также многомерный дискриминантный анализ (не являющийся строго классификационным методом). Он позволяет не только более обоснованно принимать решения по классификации, но и более объективно выбирать ее критерии. Применение дискриминантного анализа может быть весьма эффективным, но оно ограничено высокими требованиями к репрезентативности материала.

Ординационные методы. Они позволяют упорядочить объекты (например, станции наблюдения, характеризующиеся соответствующими значениями биоиндикаторных признаков сообществ) вдоль каких-либо осей (пространственных градиентов, факторов среды, оси времени и т. д.) и установить зависимость характеристик биоты от факторов среды.

Наиболее простым и высокоэффективным методом ординации является прямой градиентный анализ. Суть его сводится к выявлению изменения величин обилия видов по градиентам лимитирующих факторов среды. По факторам, обнаружившим достоверное воздействие на биоту, далее проводится регрессионный анализ. Приемы прямого градиентного анализа эффективны в ситуациях, когда лимитирующие факторы известны и сравнительно немногочисленны.

Экологами широко используются также методы непрямой ординации, в частности, двумерное шкалирование (метрическое и неметрическое) и многомерное шкалирование.

Методы метрического шкалирования включают анализ главных компонентов (МГК); анализ главных координат (principal coordinates analysis), анализ соответствия (correspondence analysis; расстояние оценивается по критерию хи-квадрат); бестрендовый анализ соответствия (detrended correspondence analysis) и др.

В группу методов неметрического шкалирования входят собственно неметрическое шкалирование (численное значение переменной заменяется ее рангом); нелинейное, или немонотонное, шкалирование; ассиметричный матричный анализ (asymmetric matrix analysis); метод развертки (unfolding); анализ траекторий (path analysis), выявляющий причинные связи между переменными, и др.

Методы многомерного шкалирования также разнообразны: канонические корреляции (canonical correlations); Прокрустов анализ (Procrustes analysis); множественный анализ соответствия; шкалирование индивидуальных расстояний (individual distance scaling); шкалирование с граничными условиями (constrained scaling); трехмерная развертка (3-way unfolding); непараметрический тест (random skewer analysis) и др.

Применение методов непрямой ординации иногда оказывается очень эффективным, однако требует от эколога большого опыта и чувства меры. Абстрактное представление причинно-следственных связей (в отличие от прямой ординации) ограничивает четкость интерпретации результатов анализа, создает опасность их ошибочной трактовки.

Контрольные вопросы

1. Перечислите преимущества и недостатки оценки состояния окружающей среды по абиотическим и биотическим показателям.
2. Дайте определение термину «мониторинг».
3. Перечислите уровни системы мониторинга в России и раскройте их.
4. Перечислите и раскройте задачи биомониторинга.
5. Раскройте понятия биотестирование и биоиндикация.
6. Перечислите эколого-физиологические характеристики, используемые в биоиндикации.
7. Раскройте понятие жизненной стратегии.
8. Раскройте понятия сообщество и экосистема.