

## **Глава 4. Методы оценки экологического состояния по биотическим идентификаторам**

Как было указано выше, для реализации биотического подхода к экологическому контролю необходимы методы биоиндикации тех или иных нарушений в экосистеме, происходящих под влиянием внешних воздействий. Набор таких методов достаточно обширен, а сами они различаются по числу видов-индикаторов, сигнализирующих об условиях существования биоценозов, по характеру индикаторных показателей (структура и функционирование биоценозов, морфология и биохимия отдельных видов). Ниже приведен обзор и сравнительная оценка биоиндикаторных подходов (Булгаков, 2002а; Булгаков и др., 2003), исходя из эффективности применения полученных оценок к первому этапу экологического контроля — регистрации неблагоприятия в экосистеме.

### **4.1. Лабораторное биотестирование качества водной среды**

По мнению О.Ф.Филенко (1991), при оценке реальной или потенциальной угрозы загрязнения вод, опасного для организмов исследования взаимодействия биотического компонента экосистем с веществами, поступающими в среду, ведутся в трех направлениях: 1) обоснование предотвращения опасных уровней загрязнения вод; 2) оценка состояния экосистем, подвергающихся антропогенному воздействию и 3) текущий контроль качества водной среды. Выражением первого из этих направлений является концепция критериев качества водной среды, реализуемая на основе лабораторных токсикологических тестов в виде ПДК, ориентировочных безопасных уровней воздействия (ОБУВ) и др. (Методические указания..., 1998). Суть приема токсиколо-

гического контроля заключается в относительно кратковременном наблюдении за какой-либо характеристикой тест-организмов, помещенных в исследуемую среду. Биотестирование с применением гидробионтов может быть использовано для оценки токсичности загрязняемых природных вод, контроля токсичности сточных вод, ускоренной оценки токсичности экстрактов, смывов и сред с санитарно-гигиеническими целями (Методы биотестирования..., 1989).

Результаты лабораторных токсикологических опытов с тест-объектами путем интегрирования полученных пороговых концентраций (при которых происходит гибель определенной доли особей) для разных организмов позволяют вычислить используемые в природоохранных документах ПДК. Сегодня ПДК установлены для более чем 1000 химических соединений. Существуют нормативы, регламентирующие состав воды отдельно в водоемах хозяйственно-питьевого и культурно-бытового использования и в водоемах рыбохозяйственного назначения (Мелиорация..., 1988). Исключение составляет оз. Байкал, на бассейн которого распространяются индивидуальные “Нормы допустимого воздействия на экологическую систему Байкала” (Кириенко, Васильева, 1997).

Для токсикологических исследований используют зеленые водоросли *Scenedesmus quadricauda*, *Sc. acuminatus*, *Chlorella vulgaris*, *Ch. pyrenoidosa*, *Ankistrodesmus*. Токсичность испытываемых веществ испытывают по визуальным показателям (изменение окраски культуры водорослей, лизис клеток), значениям pH культуры, численности клеток, выделению и поглощению кислорода, определению соотношения живых и мертвых клеток. Для более полной оценки токсичности веществ используют показатели биомассы клеток, содержания хлорофилла и каротиноидов и т.д. Из макрофитов наиболее удобными тест-объектами являются элодея (*Elodea canadensis*) и ряска (*Lemna minor*). В острых опытах устанавливают концентрации веществ, вызывающие за 10 дней роста культуры гибель 50% особей. В хронических опытах при разведении исходной острой концентрации наблюдают за такими показателями растений как визуальные повреждения (изменение окраски, потеря тургора и др.), выживаемость и прирост основного побега, число боковых отростков и их длина, число корней и их длина. В качестве тестовых организмов могут выступать и простейшие организмы, например инфузории *Paramecium caudatum*. В качестве функций отклика на токсиканты используют показатели выживаемости особей и

функцию их размножения, выражающуюся в изменении скорости клеточного деления. Установление ПДК для ракообразных осуществляется на примере представителей отряда Cladocera *Daphnia magna*, *D. longispina*, *D. carinata*, *Symocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia affinis* и *Moina macroscopa* (Строганов, 1971; Строганов и др., 1979; Лесников и др., 1986; Исакова, Колосова, 1989, Методическое руководство, 1991). В острых опытах оценку степени воздействия той или иной концентрации вещества проводят по времени достижения гибели 50% популяции. При наблюдении кладоцер в хронических опытах исследуют такие популяционные характеристики как скорость роста, плодовитость и качество потомства. Среди представителей бентоса удобными тест-объектами являются брюхоногие моллюски (прудовик *Limnea stagnalis*) и личинки хирономид (*Chironomus dorsalis*). Кроме острых опытов по установлению летальных доз веществ для этих организмов, проводят также хронические опыты (30-60 суток), где для прудовиков контролируют рождаемость, плодовитость, процесс эмбриогенеза, скорость роста и водно-солевой обмен особей, а для хирономид — выживаемость, скорости роста биомассы. При токсикологических испытаниях не обойдены вниманием и представители высших трофических уровней водных экосистем, в том числе рыбы. Среди ихтиофауны чаще всего используют мальков и взрослых рыб из семейств лососевых (форель *Salmo trutta*, пелядь *Coregonus peled*), окуневых (судак *Sander lucioperca*, окунь *Perca fluviatilis*), карповых (плотва *Rutilus rutilus*, пескарь *Gobio gobio*, верховка *Leucaspius delineatus*, голавль *Leuciscus cephalus*, голянь *Phoxinus phoxinus*, лещ *Abramis brama*, красноперка *Scardinius erythrophthalmus*, карп *Cyprinus carpio*, карась *Carassius carassius*). Определяют изменения под влиянием токсического эффекта следующих показателей: выживаемость рыб (как в остром, так и в хроническом опыте), прирост или снижение биомассы, клиническая картина отравления (оценивается по изменению поведения рыб), характер питания, характер и частота дыхания, внешний вид (состояние кожных покровов, плавников, глаз), состояние жаберного аппарата. Проводят также гистологические, гистохимические, гематологические и биохимические анализы, которые могут свидетельствовать об изменениях в организме и в отсутствие внешних проявлений интоксикации. Распространено также исследование реакций эмбрионов рыб (аквариумная рыба данио *Danio rerio*, вьюн *Misgurnus fossilis*, осетр *Acipenser* sp., радужная форель *Salmo irideus*), более чувствительных к токсическим воздействиям. В этом случае исследуют

показатели выживаемости эмбрионов, отклонений в развитии, морфометрические параметры.

Результаты лабораторных токсикологических опытов с тест-объектами путем интегрирования полученных пороговых концентраций (при которых происходит гибель определенной доли особей или патологическое изменение физиологических, биохимических и др. показателей) для разных организмов позволяют вычислить используемые в природоохранных документах ПДК.

#### 4.2. Биоиндикация качества природной среды

В отличие от лабораторных токсикологических испытаний методы оценки экологического состояния *in situ* ориентированы на изучение сообществ организмов в природных экосистемах и позволяют оценивать их состояние по целому комплексу биотических показателей, на которые совместно влияют все компоненты соответствующего биогеоценоза. Биоиндикация в природных сообществах часто предоставляет единственную возможность получения информации о влиянии взаимодействующих друг с другом факторов среды на биоту (Spang, 1996). К таким факторам относятся не только концентрации химических веществ, но и климатические условия, скорости переноса веществ в водной или воздушной среде, эрозионные процессы в почве, соленость воды и т.д. С точки зрения экологического нормирования факторов среды такой подход к индикации представляется наиболее обоснованным, так как предполагает учет отклика реального многовидового сообщества на реальную многокомпонентную нагрузку.

При выборе биотических индикаторов критериями являются: наличие знаний о биологии, биогеографии и экологии организмов; их чувствительность; географическое распространение вида, его редкость, опасность исчезновения; методические особенности работы с организмами, в частности затраты времени на констатацию наличия или отсутствия патологии (Spang, 1996). В идеале следует прибегать к “спектрам” биоиндикаторов, которые включают представителей разных трофических уровней и типов питания, различные жизненные формы и стадии развития. Правда, часто оказывается невозможным охватить весь “спектр”, поэтому обычно берут ограниченное число индикаторов, представляющих разные группы. Главное, что только на основе

биотической оценки природной экосистемы можно не только описать ее состояние, но и дать прогноз ее развития и рекомендации по использованию (Абакумов, 1991; Левич, 1994; Spang, 1996).

Центральным методологическим вопросом контроля природной среды является вопрос о норме экосистем и критериях нормальности (Воробейчик и др., 1994). Норма определяется как "... ограничиваемая качественными переходами область состояний экосистем, которые удовлетворяют существующим представлениям человека (в широком понимании) о высоком качестве среды обитания. При этом критерии качества должны быть сформулированы явным образом." (цит. по: Воробейчик и др., 1994). В систему указанных критериев входят: осуществление социально-экономических функций (например, величина первичной и вторичной продукции видов, имеющих хозяйственную ценность); устойчивость экосистемы в целом; необходимый вклад конкретной экосистемы в функционирование экосистем более высокого уровня. При выборе параметров биоты необходимо четко разделить их на две неравнозначные группы — основные и коррелятивные. Основными параметрами считаются те, которые отвечают хотя бы одному из вышеперечисленных критериев. Коррелятивные параметры являются своего рода "предвестниками" изменения основных параметров. При данном подходе любой компонент экосистемы может быть описан сколь угодно большим количеством показателей, которые не усредняются, а используются параллельно и конкурируют за место наиболее адекватного. Показатели могут быть экосистемного, популяционного, организменного и суборганизменного уровней организации. При слишком большом наборе используемых переменных предпочтение надо отдавать таким показателям, которые удовлетворяют требованиям интегральности, неспецифичности отклика на воздействие, способности генерализовать результат в пространстве и во времени, минимизации затрат на измерение, надежности результатов, уменьшению времени изменения параметра (оно должно быть существенно меньше времени воздействия нарушающего фактора).

При данном подходе качественной оценке поддается любая природная экосистема (наземная, почвенная, городская). Отечественная и мировая экологическая наука накопила немалый опыт применения такого подхода к биоиндикации (Булгаков, 2002а; Булгаков и др., 2003). Рассмотрим некоторые методы оценки качества природ-

ной биоты, различающиеся составом организмов-индикаторов и типом применяемого анализа (структурный, продукционный, биохимический, клинический).

#### 4.2.1. Оценка изменения структуры биоты

В практике экологического контроля природной среды наиболее употребительны способы индикации, основанные на изучении структурных показателей сообществ организмов.

В качестве одного из примеров приведем классификатор качества пресных вод, используемый в системе экологического контроля Роскомгидромета (Организация и проведение..., 1992). Классификатор (табл. 4.1) оперирует, в частности, балльными индексами (индекс сапробности, биотический и олигохетный индексы). Индекс сапробности для фито-, зоопланктона и перифитона вычисляется по формуле (Pantle, Buck, 1955; Sládeček, 1973):

$$S = \frac{\sum sh}{\sum h},$$

где  $s$  — индивидуальная сапробность каждого вида,  $h$  — численность вида или относительная частота встречаемости. Биотический индекс для зообентоса находится по методу Ф.Вудивисса (Woodiwiss, 1964; Вудивисс, 1977), согласно которому по мере повышения уровня загрязнения вод происходит упрощение видовой структуры бентоценоза за счет выпадения индикаторных таксонов при достижении предела их толерантности на фоне снижения общего разнообразия организмов, объединенных в так называемые группы Вудивисса. Специальная шкала, учитывающая присутствие показательных организмов и число групп Вудивисса в пробе, позволяет найти искомый биотический индекс. Олигохетный индекс, основанный на увеличении представительности олигохет с ростом уровня загрязнения, рассчитывается как отношение численности видов класса *Oligochaeta* к общей численности зообентоса (Goodnight, Whitley, 1961).

**Таблица 4.1.** Классификация качества воды водоемов и водотоков по гидробиологическим показателям (Организация и проведение..., 1992)

Класс качества вод	Степень загрязненности воды	По фитопланктону, зоопланктону, перифитону	По зообентосу		По бактериопланктону		
			Отношение общей численности олигохет к общей численности донных организмов, %	Биотический индекс по Вудивиссу, баллы	Общее количество бактерий, $10^6$ кл/мл	Количество сапрофитных бактерий, $10^3$ кл/мл	Отношение общего количества бактерий к количеству сапрофитных бактерий
I	Очень чистые	Менее 1.0	1-2	10	Менее 0.5	Менее 0.5	Более $10^3$
II	Чистые	1.00-1.50	21-35	7-9	0.5-1.0	0.5-5.0	Более $10^3$
III	Умеренно загрязненные	1.51-2.50	36-50	5-6	1.1-3.0	5.1-10.0	$10^3 \cdot 10^2$
IV	Загрязненные	2.51-3.50	51-65	4	3.1-5.0	10.1-50.0	Менее $10^2$
V	Грязные	3.51-4.0	66-85	2-3	5.1-10.0	50.1-100.0	Менее $10^2$
VI	Очень грязные	Более 4.00	86-100 или макробентос отсутствует	0-1	Более 10	Более 100	Менее $10^2$

Примечание: Допускается оценивать класс качества воды и как промежуточный между II-III, III-IV, IV-V

Другой классификатор качества вод предложен С.С.Бариновой (Оценка состояния..., 1992). Он представляет собой 5-балльную шкалу оценок состояния, базирующуюся на объединении нескольких как биологических, так и физико-химических характеристик, в том числе индекса сапробности по Сладечку, индекса сапробности по Ватанабе, прозрачности воды по диску Секки, содержания хлорофилла, валовой суточной продукции фитопланктона, биомассы фитопланктона, удельной электропроводности воды (табл. 4.2).

**Таблица 4.2.** Основные характеристики воды и биоты по классам качества воды (Оценка состояния..., 1992)

Класс качества воды	I	II		III	IV	V
Индекс сапробности по Сладечку	0-0.5	0.5-1	1-1.5	1.5-2.5	2.5-3.5	3.5-4
Зона самоочищения воды	ксеносапробная	бетаолигосапробная	альфаолигосапробная	бетамиксозосапробная	альфамиксозосапробная	полисапробная
Индекс сапробности по Ватанабе	85-100	70-85	50-70	30-50	15-30	0-15
Индекс Шеннона, область изменения	0-4	1-4.5	0-5	0-5	1.5-4.5	0-4
Индекс Шеннона max	3-4	4-4.5	4.5-5	4.5-5	4-4.5	2-4
Индекс Шеннона min	0-1.5	1-2	0-2	0-2	1.5-2	0-1.5
Прозрачность по диску Секки (проточные водоемы)	3	0.3-0.7	0.5-0.7	0.3-0.5	0.1-0.3	0.05-0.1
Прозрачность по диску Секки (непроточные водоемы)	6	4	4	2	1	0.5
Хлорофилл "а", мкг/л (непроточные воды)	3	8	8	15	30	60
Валовая суточная продукция фитопланктона, г O <sub>2</sub> /м <sup>2</sup>	0-1.5	1.5-3	3-4.5	4.5-7.5	7.5-10.5	10.5-120
Биомасса фитопланктона, мг/л	0-0.1	0.1-0.5	0.5-1	1-5	5-50	50-100



Удельная электропроводность, мкС/см (проточные водоемы)	>400	700	700	1100	1300	1600
Удельная электропроводность, мкС/см (непроточные водоемы)	150	250	300	500	1000	1000

В основе индекса Ватанабе (Watanabe et al., 1986, 1988a,б), как и в случае с индексом Сладечека, лежит анализ сообщества видов-индикаторов сапробности, имеющих свой индикаторный вес. Однако метод разработан только для диатомовых водорослей, представляющих лишь небольшую часть сообществ гидробионтов, что является существенным недостатком метода (Руководство..., 1992).

В водных экосистемах также предлагается оценивать степень поражения окружающей среды по соотношению числа видов Cyclopoidea к числу видов Cladocera (Иванова, 1997), по таксономическому составу хирономид (Балушкина, 1976; Ruse, 1998). На примере незарегулированных рек и водохранилищ Средней Волги показана зависимость эколого-флористических и географических характеристик фитопланктона от условий его существования (Охупкин, 1998). При этом флористический анализ может быть использован при характеристике комплекса основных абиотических факторов.

Для биоиндикации состояния сообществ речных и морских гидробионтов могут быть использованы видовая структура, показатели развития организмов и особенности их распределения (Engle et al., 1994; Груздева и др., 1996; Weber, Isely, 1997; Деревенская, Мингазова, 1998; Лугаськов и др., 1998; Gorham-Test, 1998; McRae et al., 1998; Sivadasan, Joseph, 1998; Stevenson, 1998). В частности, состав и разнообразие макрозообентоса значительно различались на участках Мексиканского залива с разным уровнем загрязненности осадков. Для оценки качества воды залива предложен бентический индекс, включающий индекс Шеннона (см. ниже) и сведения об относительном обилии тубифицид и двустворчатых моллюсков (Engle et al., 1994). На основании индекса, отражающего количество таксонов и обилие особей макробеспозвоночных, сделан вывод о хорошем качестве воды в бассейне р. Чаттуга (Weber, Isely, 1997). Видовой состав перифитонных сообществ, в частности, диатомовых водорос-

лей, может служить индикатором целостности экосистем (Stevenson, 1998), которая понимается как "способность экосистемы к поддержанию сбалансированного, приспособленного к внешним условиям сообщества организмов, которое характеризуется видовым составом, разнообразием и функциональной организацией, близкими к тем, которые складываются в естественной, ненарушенной, среде обитания данного региона" (Karr, Dudley, 1981). Свидетельством снижения целостности экосистемы является, например, увеличение доли зеленых нитчаток или цианобактерий (Stevenson, 1998).

Помимо перечисленных индексов, чрезвычайно широко при изучении природных сообществ применяется индекс видового разнообразия Шеннона, заимствованный из теории информации (Shannon, Weaver, 1949):

$$H = -\sum n_i / N \log(n_i / N),$$

где  $n_i$  — численность или биомасса  $i$ -го вида в сообществе,  $N$  — суммарная численность или биомасса сообщества. Существует, однако, точка зрения, что индекс Шеннона и другие индексы разнообразия невозможно интерпретировать в терминах качества среды (Воробейчик и др., 1994). Оказывается, что "здоровой" экосистеме могут соответствовать различные уровни видового разнообразия и в то же время одно и то же значение индекса может наличествовать у неодинаковых (порой прямо противоположных) состояний экосистемы.

При всем различии перечисленных индексов их объединяет общий принцип: в основе каждого из них лежит анализ распределения организмов по градиенту загрязнения (в первую очередь, по градиенту органических веществ в воде). При этом какие-либо допустимые пределы для измеряемых переменных не устанавливаются, но вместо этого вводятся экспертные оценки в баллах, значениях сапробности, номера классов качества вод. Естественно, что при практическом использовании такого подхода возникают разнообразные недоразумения, многократно обсуждавшиеся в литературе. В частности нередки случаи, когда оценки полученные по разным биотическим идентификаторам, не совпадают и приходится придумывать методы расчета т.н. интегральных оценок, что порождает "индексы загрязнения", число которых растёт от года к году.

Для сообществ млекопитающих был предложен индекс антропогенной адаптированности отдельных видов, отражающий их качественное своеобразие (Гашев, 2001). Все виды млекопитающих Тюменской области были разнесены по грациям пяти шкал: индекса *K-r*-ориентированности (от *r*-стратегов к *K*-стратегам — 1-5 баллов); степени антропофобии (от эвсинантропов через синантропов, антропофилов и «нейтралов» к антропофобам — 1-5 баллов); степени консументии (от поедателей семян и плодов через поедателей вегетативных частей растений, всеядных и поедателей беспозвоночных к плотоядным — 1-5 баллов); предпочитаемой влажности и закрытости местообитаний (от сухого через влажное к мокрому и от открытого через полуоткрытое к закрытому — 1-3 балла в каждой). На основании этих индексов и обилия конкретных видов в сообществе рассчитывается интегральный индекс, характеризующий степень антропогенной адаптированности сообщества.

Упомянутые выше показатели объединяет и их общий недостаток: при их построении совершенно игнорируются биотические отношения между популяциями в реальных сообществах, такие как конкуренция, мутуализм и др. Попытка исправить этот недостаток была предпринята В.А.Абакумовым (Абакумов, 1991; Руководство..., 1992). На основе развиваемых им представлений об экологических модификациях предлагается ввести градации состояния экосистем: фоновое состояние, состояние антропогенного экологического напряжения, состояние антропогенного экологического регресса и состояние антропогенного метаболического регресса. При *фоновом состоянии* возможны перестройки структуры экосистемы, не ведущие к ее усложнению или упрощению, т.е. не изменяющие общего уровня организации биоценоза (например, смена видов-доминантов, изменение видового состава); не происходит глубоких изменений интенсивности метаболизма биоценоза. *Состояние антропогенного экологического напряжения* выражается в увеличении разнообразия биоценоза, в усложнении межвидовых отношений, в увеличении пространственно-временной гетерогенности, в усложнении пищевой цепи. *Состояние антропогенного экологического регресса* характеризуется уменьшением видового разнообразия и пространственно-временной гетерогенности, упрощением межвидовых отношений и трофических цепей. О *состоянии антропогенного метаболического прогресса* свидетельствует увеличение как первичной продукции, так и продукции всех последующих трофических уровней, что сопровождается, как правило, ростом численности и биомассы отдель-

ных компонентов биоценоза. *Состояние антропогенного метаболического регресса* соответствует снижению активности биоценоза по сумме всех процессов образования и разрушения органического вещества. Этот подход несомненно более “экологичен” и поэтому представляется более обоснованным, чем, скажем, система сапробности или разнообразные биотические индексы, баллы и т.п. Однако и в этом случае мы получаем набор экспертных оценок состояния сообществ, для которых тоже необходимо построение шкал типа “норма-патология”.

Один из способов выявления экологических модификаций для сообщества макрозообентоса — это расчет индекса Раддэма (Раддэм и др., 1991). Группы и виды макрозообентоса распределяют по различным классам в соответствии с их устойчивостью к закислению, причём границы между классами выбраны таким образом, чтобы каждый класс соответствовал определённой экологической модификации.

Применение метода экологических модификаций фитопланктона и зообентоса к данным гидробиологического мониторинга Горьковского водохранилища в 1987-1997 гг. показало (Дмитриева, Обридко, 1999), что в начале периода исследований сообщество фитопланктона находилось в состоянии экологического напряжения, а сообщество макрозообентоса — в состоянии экологического регресса. Переход от одной модификации к другой регистрировали по данным об изменении видового разнообразия. В дальнейшем наблюдали обращение указанных экологических модификаций, связанное со снижением уровня антропогенной нагрузки.

Экологические модификации сообщества перифитона исследовали в работах В.Н.Тальских (1991, 1998). Изменения уровня метаболизма перифитона оценивали при помощи индекса Хорасавы (отношение общего количества организмов, не содержащих хлорофилл, к общему количеству организмов с хлорофиллом), а также индекса относительного обилия продуцентов (отношение обилия продуцентов к сумме обилий консументов и редуцентов). Обнаруженные автором закономерности изменения характеристик перифитона при переходе от одной экологической модификации к другой сведены вместе в общих критериальных тестах инвариантных состояний перифитонного сообщества.

Ряд вариантов оценки антропогенных экологических модификаций биоценоза по показателям микрозоопланктона был предложен С.В.Креновой (Кренева, Гусева, 1991). В Ладожском озере, в водоемах Молдавии и Калмыкии, в бассейне Северной

Двины, на реках о. Сахалин возникновение метаболического прогресса выявляли по изменению численности и биомассы, а экологического регресса — по изменению числа видов инфузорий и коловраток.

М.Б.Иванова (1997) отмечает, что при разработке экологических нормативов для природных экосистем следует исходить из поддержания биологического разнообразия и сохранения структуры и функционирования экосистем. Автором предложена следующая классификация озер по их экологическому состоянию (по сути совпадающая с сериальными стадиями сукцессии), основанная на степени нарушения природного лимногенеза в результате антропогенных процессов эвтрофирования, acidификации и загрязнения: 1) озера не подвергаются действию антропогенных факторов, или это воздействие настолько незначительно, что не отражается на функциональных (продукционных) показателях экосистемы; 2) озера испытывают пресс антропогенной нагрузки и находятся в состоянии резистентной устойчивости, т.е. лимногенез не нарушен; 3) озера испытывают локальное во времени антропогенное воздействие, приводящее к изменению функционирования экосистемы, но после его прекращения происходит возвращение к исходному состоянию; 4) при усилении антропогенного воздействия происходит постепенное изменение структурных и функциональных характеристик биоценоза; при прекращении воздействия возможен возврат к прежнему состоянию, хотя это более длительный процесс; 5) массивированное поступление в озеро веществ антропогенного происхождения приводит к изменению типа лимногенеза; на месте старой образуется новая экосистема с другими структурными и функциональными характеристиками и связями (пример — превращение исходно кислотных светловодных озер в высокопродуктивные в результате внесения в них удобрений); 6) при непрекращающемся массивированном антропогенном воздействии условия в озере меняются настолько, что его экосистема полностью разрушается; так, вследствие выпадения кислотных дождей при рН меньше 3.5 возникают так называемые "мертвые" озера с полным отсутствием жизни; чтобы восстановить такой водоем, необходима кардинальная очистка котловины с удалением всех донных осадков.

А.В.Фрейндлинг (1997) считает экологические модификации сообщества макрофитов (экологический прогресс, экологический регресс, экологическая модуляция) одним из важнейших критериев при использовании высших растений в системе биомониторинга пресноводных экосистем. На основе многолетних исследований и ана-

лиза литературы по водоемам Карелии автором выделен ряд индикаторных видов, пригодных для указанной классификации.

В основу экспертной классификации речных экосистем по показателям зообентоса может быть положен интегральный индекс экологического состояния по биологическим показателям (Зинченко и др., 2000, Выхристюк и др., 2001), учитывающий такие гидробиологические параметры как численность и биомасса бентоса; число видов в сообществе; видовое разнообразие, оцениваемое по индексу Шеннона; биотический индекс Вудивисса и олигохетный индекс Пареле (Пареле, Астапенко, 1975). Интегральный индекс (ИБС) рассчитывается по формуле:

$$\text{ИБС} = (\sum_i B_i) / N_b ,$$

где  $B_i$  — относительная оценка используемых биологических показателей на 4-балльной шкале (табл. 4.3);  $N_b$  — количество отобранных биологических показателей. Кроме того, вычисляется интегральный индекс экологического состояния по химическим показателям (ИХС), имеющий ту же формулу, где вместо  $B_i$  и  $N_b$  используются  $H_i$  и  $N_h$  — соответственно относительная оценка используемых гидрохимических показателей и количество отобранных гидрохимических показателей. На основе ИБС и ИХС вычисляется обобщенный индекс экологического состояния водотока ИИЭС =  $(\sum B_i + \sum H_i) / (N_b + N_h)$ , позволяющий выделить три типа экологического состояния: зону экологического бедствия, зону экологического кризиса, зону относительного экологического благополучия. На основе объединения нескольких биотических индикаторов путем оптимального распознавания образов возможно построение так называемого “обобщенного портрета” исследуемого сообщества организмов, т.е. уравнения оптимальной плоскости, переводящей пространство индикаторных признаков в бинарный вид и, соответственно, разделяющей это пространство на “нормальную” и “патологическую” части (Шитиков и др., 2001).

Необходимость интегрального подхода при оценке состояния водных экосистем признается в работах и других авторов (Баканов, 1999, 2000; Баканов и др., 1998; Балущкина, 1997, 2001). Предлагаемые интегральные оценки основаны на том, что исходные гидробиологические показатели нормируются в некоторой единой шкале.

**Таблица 4.3.** Градации биологических показателей для вычисления балльной оценки экологического состояния водного объекта (Зинченко и др., 2000)

Показатели макрозообентоса	Размерность	Баллы			
		1	2	3	4
		Пределы изменения показателей			
Численность	экз./м <sup>2</sup>	0-500	501-1000	1001-100001	>10000
Биомасса	г/м <sup>2</sup>	1-5	5.1-10	10.1-15	>15
Количество видов	экз.	0-5	6-10	11-15	>15
Индекс Шеннона	бит/экз.	0-1	1.1-2	2.1-3	>3
Биотический индекс Вудивисса		0-2	2-4	4-6	>6
Индекс Парелле		0.81-1	0.56-0.8	0.3-0.55	<0.3

Чтобы нивелировать возможные недостатки шкал отдельных показателей, Е.В.Балушкина (1997) использует суммарную шкалу качества вод по четырем показателям зообентоса — описанным выше индексам Гуднайта-Уитли и Вудивисса, индексу сапротаксобности  $S = \frac{\sum S_i n_i}{n}$  ( $S_i$  и  $n_i$  — соответственно индекс сапротаксобности и численность вида  $i$ ,  $n$  — суммарная численность всех индикаторных видов-гидробионтов) (Яковлев, 1988) и индексу соотношения численности хирономид (Балушкина, 1976). Шкалы качества вод для отдельных показателей преобразованы так, что получается единая 5-балльная шкала (табл. 4.4).

Анализ корреляций показал (Балушкина, 2001) положительную связь между данным интегральным показателем антропогенного воздействия на бентосные речные сообщества и большинством измеряемых гидрохимических характеристик воды и донных отложений.

**Таблица 4.4.** Границы классов качества вод по показателям зообентоса (Балушкина, 1997)

Индекс сапротаксобности	Индекс Гуднайта-Уитли	Индекс Балушкиной	Биотический индекс Вудивисса	Интегральный индекс	Класс качества вод
25	0	1.22	10	36.22	Очень чистые
37.5	50	9.4	20	116.9	Чистые

62.5	60	56.5	33	212	Умеренно загрязненные
87.5	80	78.26	50	295.76	Загрязненные
100	100	100	100	400	Грязные

Примечание. Индекс Вудивисса выражен обратной его значению величиной; индексы сапротаксоности, Балускиной и Вудивисса выражены в процентах от их максимальных значений.

Констатируя, что в настоящее время для мониторинга пресноводных водоемов по зообентосу применяется свыше 60 методик оценки состояния экосистем, использующих различные индексы или их функциональные комбинации (Баканов, 2000), А.И.Баканов (1999) предложил методику мониторинга пресных водоемов по важнейшим характеристикам бентосных сообществ с использованием комбинированного индекса загрязнения (КИСС). Индекс объединяет значения 6 показателей бентосного сообщества (суммарной численности  $N$ , суммарной биомассы  $B$ , числа видов  $S$ , индекса Шеннона  $H$ , олигохетного индекса Пареле ОИП и средней сапробности пробы СС, рассчитанной как средневзвешенная сапробность трех первых доминирующих по численности видов). Вначале все наблюдения ранжировали по каждому из 6 показателей (ранг 1 присваивали максимальным значениям  $N$ ,  $B$ ,  $S$ ,  $H$  и минимальным значениям ОИП и СС). Каждому показателю придавали определенный "вес". Поскольку СС, как показали данные мониторинга, более тесно связана с загрязнением, ее вес —

2, вес  $B$  и ОИП — 1.5, вес  $N$ ,  $S$  и  $H$  — 1. Тогда  $КИСС = \frac{\sum_{i=1}^k P_i R_i}{\sum_{i=1}^k P_i}$ , где  $R_i$  — ранг

наблюдения по  $i$ -му показателю,  $i$  — порядковый номер показателя,  $P_i$  — "вес" этого показателя,  $k$  — число показателей. На 12 станциях Угличского, Рыбинского и Горьковского водохранилищ значения КИСС (9.6-14.4) не отличались от среднего значения (12) больше чем на  $0.67\delta$  ( $\delta = 3.6$ ). Поэтому состояние бентоса здесь характеризовали как удовлетворительное. На 6 станциях руслового участка Волги КИСС был меньше 9.6, что квалифицировано как хорошее состояние. На 5 станциях вблизи Ярославля КИСС превышал 14.4, поэтому оценка состояния здесь была неудовлетворительной, что подтверждалось наблюдением бедного видового состава сообщества, доминированием тубифицид и личинок мотыля *Chironomus plumosus*.



Примерами биоиндикации для морских акваторий может служить введение интегрального индекса аномальности морской экосистемы, индекса суммарной антропогенной нагрузки, критерия потенциальной экологической опасности (Фащук, 1997).

Для классификации наземных экосистем могут быть использованы этапы антропогенной трансформации природных экосистем от типично природных (ненарушенных) через полуприродные или окультуренные (т.е. частично сохранившие природные связи) к полностью антропогенным (Поливанов, 1997). Класс экосистемы зависит от: 1) устойчивости сложившихся природных связей в природно-территориальных комплексах (ПТК), 2) структуры и характера функционирования элементов, составляющих ПТК, 3) структуры и характера антропогенных воздействий.

При оценке лесных экосистем в процессе постепенной деградации насаждений можно выделить несколько стадий (Цветков, 1996а): фоновая (естественное состояние), преддигрессивная, дигрессивная при сохранении эдификаторной роли древесного яруса, дигрессивная при разрушении древесного яруса, редина, пустошь, техногенная эродированная пустыня.

Для почвенных микробиоценозов предлагаются следующие этапы, характеризующие переход от благоприятных к неблагоприятным условиям существования под влиянием антропогенных нагрузок: сохранение стабильности состава сообщества (зона гомеостаза); перераспределение доминантных популяций (зона стресса); преимущественное развитие устойчивых популяций (зона резистентности); полное подавление роста и развития микроорганизмов в почве (зона репрессии) (Гузев, Левин, 1991; Гузев и др., 1996).

#### 4.2.2. Параметры ранговых распределений

Огромное разнообразие жизни, пожалуй, — одно из существенных отличий живой материи от косной. Разнообразие можно определить как степень различия объектов в изучаемой совокупности. В разнообразии живого можно выделить эволюционное разнообразие, связанное с различием объектов биосферы в различные периоды ее существования; географическое разнообразие организмов в различных их местообитаниях на Земле; объединяющее первые два — таксономическое разнообразие биоло-

гических систематик и другие типы разнообразия. Интересующие нас объекты – компоненты экологических сообществ, реально существующие и одновременно сосуществующие в экосистемах.

Измерение разнообразия необходимо, чтобы отслеживать изменения, происходящие в экосистемах; чтобы отличать друг от друга состояния экосистем; чтобы оценивать состояния экосистем на шкале "норма-патология". Задача измерения разнообразия нетривиальна и в первую очередь из-за того, что сообщества — многокомпонентные системы. По одним признакам "выигрывает" одна система, по другим — другая, и требуется способ согласования множества признаков, сосуществующих одновременно.

В самом общем виде удобно рассматривать сообщество как объединение групп различающихся по какому-либо признаку организмов. Это могут быть популяции биологических видов, размерные группы, возрастные когорты, группы физиологически сходных организмов (например, потребляющих одинаковые ресурсы), группы сходных жизненных форм и т.д.

Наиболее полная информация о количественных характеристиках сообщества содержится в "векторе"  $\vec{n} = \{n_1, n_2, \dots, n_w\}$ , где  $n_i$  — численность организмов в  $i$ -ой группе, а  $w$  — общее число выделенных групп. Измерить разнообразие — значит сопоставить вектору  $\vec{n}$  единственное число. Рассмотрим (табл. 4.5) пример видовой структуры сообщества птиц, взятый из книги Э.Мэгарран (1992). Вектор соответствующей видовой структуры есть  $\vec{n} = \{103, 115, 13, 2, 67, 36, 51, 8, 6, 61, 10, 21, 7, 65, 4, 49, 92, 37, 16, 6, 23, 9, 2, 6, 5, 4, 1, 3, 1, 9, 2\}$ .

**Таблица 4.5.** Видовая структура сообществ птиц в сыром жестколиственном лесу Австралии (Driscoll, 1977; цит. по Мэгарран, 1992)

Вид	Обилие (количество экземпляров в участке)
Какаду	103
Розелла	115
Зимородок-хохотун	13
Лирохвост	2
Полосатый рамфомикрон	67
Бурый рамфомикрон	36
Белобровый крапивник	51

Пламенный меланодриас	8
Южный желтый меланодриас	6
Серая веерохвостая мухоловка	61
Золотой свистун	10
Коллурицинкла	21
Австралийская трещотка	7
Белогорлая пищуха	65
Краснобровая пищуха	4
Желтолицый медосос	49
Белоухий медосос	92
Белобрюхий медосос	37
Тропидоринх	16
Вьюрок	6
Курравонг	23
Ворон	9
Рыжая веерохвостая мухоловка	2
Мухоловка	6
Рыжий свистун	5
Фалькункул	4
Парадалот	1
Белоглазка	3
Лунный медосос	1
Аканторинх	9
Сорока	2

Для измерения видового разнообразия применяется достаточно большое количество разнородных индексов, свертывающих содержащуюся в векторе  $\vec{n}$  информацию в единственное число  $D$ , называемое индексом разнообразия. Некоторые из них приведены в табл. 4.6.

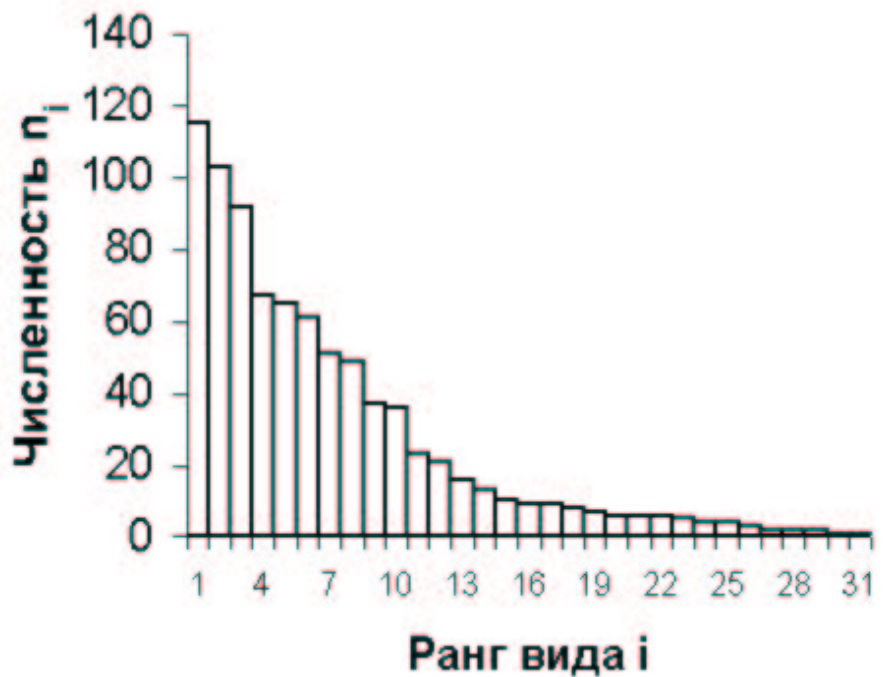
**Таблица 4.6.** Примеры индексов разнообразия. Принятые обозначения:  $n_{\max}$  — численность наиболее обильного вида,  $n$  — суммарная численность сообщества,  $n_i$  — численность вида ранга  $i$ ,  $w$  — число видов в пробе,  $H_{\max}$ ,  $H_{\min}$  и  $H$  — соответственно максимальная, минимальная и текущая энтропия экосистемы,  $k$ ,  $m$  и  $\alpha$  — параметры моделей

Формула	Авторы
$\frac{n_{\max}}{n}$	Berger, Parker, 1970

$S = 1 - \sum_{i=1}^w \frac{n_i(n_i - 1)}{n(n-1)}$	Simpson, 1949; Whittaker, 1965
$\sqrt{\sum_{i=1}^w \left(\frac{n_i}{n}\right)^2}$	McIntosh, 1967
$1 / \sum_{i=1}^w \left(\frac{n_i}{n}\right)^2$	Gibson, 1966
$\frac{w \sum_{i=1}^w \left(\frac{n_i}{n}\right)^2 - 1}{w(w-1)}$	Fager, 1972
$H = - \sum_{i=1}^w \frac{n_i}{n} \log \frac{n_i}{n}$	MacArthur, 1955; Margalef, 1957
$B = \frac{1}{n} \log \frac{n!}{\prod_{i=1}^w n_i!}$	Pielou, 1975
$C_{km} = \sum_{i=1}^w \left(\frac{n_i}{n}\right)^k \left(-\log \frac{n_i}{n}\right)^m$	Good, 1953; Hill, 1973
$H/H_{max}$	Pielou, 1966; Peet, 1974
$\frac{H_{max} - H}{H_{max} - H_{min}}$	Margalef, 1958
$\frac{e^H}{w}$	Sheldon, 1969
$\frac{e^H - 1}{w - 1}$	Heip, 1974
$w \prod_{i=1}^w \left(\frac{n_i}{n}\right)^{1/w} \left( \frac{\left(\prod_{i=1}^w n_i\right)^{1/w}}{1/w \sum_{i=1}^w n_i} \right)$	Федоров, 1973
$T_a = \left(\sum_{i=1}^w \left(\frac{n_i}{n}\right)^a\right)^{1/1-a} (T_0 \equiv w; T_1 \equiv e^H; T_2 \equiv S)$	Hill, 1973
$\frac{w-1}{\log n}$	Gleason, 1922; Margalef, 1951
$\frac{w}{\sqrt{n}}$	Menchinick, 1964
$\frac{w-1}{n}$	Odum et al., 1960; Gallup et al., 1970
$\frac{w-1}{n^2}$	Gallup et al., 1970

Один из путей в обосновании выбора тех или иных индексов разнообразия предоставляет анализ ранговых распределений численностей видов (Левич, 1980; Frontier, 1985; Мэггаран, 1992; Пузаченко, Пузаченко, 1996; Максимов и др., 2001б). Ранговое распределение представляет собой преобразованный вектор численностей: наиболее обильной группе присваивается первый номер, следующей по численности группе — второй и так далее до наименее обильной группы, которая имеет номер  $w$ , совпадающий с общим числом групп в сообществе (см. также раздел 4.2.3). На рис. 4.1 представлено ранговое распределение численностей видов для приведенного в табл. 4.5 примера сообщества птиц.

Для количественного описания ранговых распределений применяются различные аппроксимации: экспоненциальная модель  $n(i) \sim z^i$ , гиперболическая модель  $n(i) \sim 1/(i+B)^\beta$ , объединяющая их дзета-модель  $n(i) \sim z^i/(i+B)^\beta$  (в формулах  $n(i)$  обозначает численность особей



ранга  $i$ ;  $z$ ,  $\beta$  и  $B$  — параметры моделей). **Рисунок 4.1.** Ранговое распределение обилия видов птиц в сыром жестколистном лесу Австралии (Driscoll, 1977; цит. по Мэггаран, 1992)

Известны несколько подходов к обоснованию формы ранговых распределений (Левич, 1980, 1996). Например, объяснение экспоненциального закона (Motomura, 1932) с помощью априорных представлений о различном "могуществе" видов при их взаимодействии в сообществе. Беспараметрическая модель "разломанного стержня" (MacArthur, 1960) рассчитывает результат случайного бросания точек на отрезок ("стержень"), изображающий доступный сообществу запас единственного и равномерно распределенного ресурса. В.Д.Федоров (1978) в модели "экспоненциально раз-

ломанного стержня" делает то же на отрезке с экспоненциально распределенным ресурсом. Р. Кернер (цит. по Песенко, 1978) показал, что логнормальный закон следует из статистической механики системы "хищник — жертва", описываемой уравнениями Вольтерра. Гиперболическую зависимость числа видов с данным значением параметра распределения от величины этого параметра выводят Б.Я.Рябко с соавторами (1978). Форма ранговых распределений для численностей биологических таксонов на основе модели самоподобных множеств представлена в работе Ю.Г.Пузаченко и А.Ю.Пузаченко (1996).

Ранговые распределения могут рассматриваться как инструмент при анализе состояния сообществ (Левич, 1980). Непосредственным объектом анализа при этом может быть форма кривой рангового распределения или при неизменной общей форме — количественные значения его параметров. Ввиду того, что одинаковые значения целостных характеристик сообществ (общая численность, число видов, индексы разнообразия) могут быть порождены разными ранговыми распределениями, последние являются более тонким и чувствительным инструментом изучения состояния экосистем.

Метод ранговых распределений применяли для изучения влияния тяжелых металлов на пресноводный планктон (Сироткина, Левич, 1981; Карташева, Левич, 1981). Степень неравномерности распределения численностей видов, которая собственно и характеризуется параметрами ранговых распределений, оказалась существенно подверженной влиянию указанных внешних факторов на сообщество. Так, для фито- и зоопланктона Рыбинского водохранилища уравнения регрессии, описывающие влияние металлов на показатели биоты, для значений общей численности и числа видов не выявили значимых эффектов влияния, в то время как аналогичные уравнения для параметров ранговых распределений позволили обнаружить воздействия различных добавок загрязнителей.

Подобный анализ был проведен при изучении влияния нефтепродуктов, дисперсантов и их комбинаций на фитопланктон Белого моря (Федоров и др., 1977). Было показано, что различные соединения приводят к идентичному изменению численностей, но ранговые распределения вскрывают различное влияние исследованных соединений на структуру сообщества — обнаружены соединения, которые сильнее прочих нарушают гиперболичность рангового распределения.

В ряде работ оценка состояния экосистемы основывается не на индивидуальных характеристиках рангового распределения биомассы или численности видов, а на сравнении этих распределений. Этот метод был предложен Р. Уорвиком (Warwick, 1987) для анализа сообществ морского зообентоса и назван им *ABC-методом* (*abundance-biomass comparison method*). Он основан на том, что биомасса медленнее реагирует на изменения среды, а численность — более динамичный показатель реакции сообщества. Поэтому в стабильных сообществах преобладают крупные виды с медленной динамикой, а в нарушенных — мелкие и более динамичные. Если по оси  $X$  отложить (в логарифмической шкале) ранги видов в порядке уменьшения численности (биомассы), а по оси  $Y$  — соответствующие накопленные проценты от общей численности (биомассы), то в стабильных, ненарушенных, сообществах кривая численности будет лежать ниже кривой биомассы, а в сильно нарушенных сообществах — выше. Состояния неустойчивого равновесия или восстановления сообщества после стресса дают приблизительно совпадающие или пересекающиеся кривые.

Для характеристики соотношения ранговых распределений биомассы и численности использовали различные числовые индексы. В одном случае (Beukema, 1988) вычисляли сумму разностей между накопленными процентами биомассы и численности по всем рангам. В другом (Meire, Dereu, 1990) — усредненную величину этой разности в расчете на один вид. В обоих случаях положительные значения индекса соответствуют нормальным, отрицательные — нарушенным сообществам.

*ABC-метод* с успехом применяли при анализе экологического состояния сообществ морского зообентоса (Аверинцев, Жуков, 1987; Аверинцев, 1991; Warwick, 1987; Meire, Dereu, 1990). Однако метод следует с осторожностью применять в ситуациях, когда в норме преобладают организмы с высокой, но изменчивой численностью, а также в районах с постоянным стрессовым воздействием среды; существенное значение имеют предельные размеры организмов, включаемых в рассмотрение (например, совместное рассмотрение микро- и макроорганизмов может привести к невозможности адекватной интерпретации результатов).

Л.В.Разумовский (1999) предлагает судить об изменившемся уровне антропогенной нагрузки не по значениям числового индекса, а на основе графического сопоставления диатомовых комплексов в районе Волго-Ахтубинского междуречья. При построении графиков ранговых распределений численностей видов диатомовых водо-

рослей автором были получены два типа графиков естественного (ненарушенного) сообщества. Первый из них характерен для малых биотопов (ручьев, прудов) и имеет гиперболическую форму распределения. Второй тип графика приближается к гауссовскому типу распределения и характерен для более крупных биотопов, т.е. рек и озер. При увеличении антропогенной нагрузки в малых биотопах группа доминирующих видов (обычно очень незначительная) переходит в разряд видов со средним показателем численности, диатомеи, изначально принадлежавшие к среднему уровню численности, как правило, переходит в разряд редко встречаемых форм, а последние просто исчезают из комплекса. Для рек сценарий изменения структуры при повышении антропогенной нагрузки несколько иной — графики приобретают очертания, сходные с графиками для малых биотопов, испытывающих менее значительные нагрузки. Иначе говоря, степень толерантности для крупных биотопов выше, чем для малых. Поэтому прежде чем приобрести конфигурацию, характерную для угнетенного комплекса диатомовых, они как бы переходят в категорию комплексов малых биотопов.

#### 4.2.3. Ранговые распределения в экологии сообществ с точки зрения статистики

Оставаясь весьма эффективным способом оценки состояния природных экосистем, метод ранговых распределений в своем традиционном виде сталкивается с рядом проблем статистического характера (Максимов, 2002).

Первый вопрос возникает уже во время самой процедуры ранжирования — почему 1-й ранг приписывается наиболее обильному виду? Не будет ли более естественным ранжировать виды по возрастанию их обилия, так чтобы наиболее обильный вид получил бы и наибольший ранг. Именно так поступают, кстати, и при построении ранговых статистик.

Впрочем порядок ранжировки может быть и не столь важен. Более существенные вопросы возникают при знакомстве с традиционными методами получения математического описания (модели) рангового распределения. Как уже было сказано выше, на соответствующем графике ранги откладываются по оси абсцисс, а обилия или экологические значимости видов — по оси ординат. В силу сложившейся традиции это означает, что ранг рассматривается, как независимая, а обилие, как зависимая пе-



ременная. Поэтому и уравнения, используемые для аппроксимации эмпирической связи, имеют вид  $n_i = f(i)$ . Между тем, если подумать, то по самому способу получения ранжированного ряда ранг определяется исследователем в зависимости от обилия и, как это ни парадоксально на первый взгляд, с изрядной долей произвола. Произвол этот заключается не только в порядке ранжирования (по возрастанию или по убыванию), и в использовании дробных рангов или иных способов построения балльных шкал, но в первую очередь в самой процедуре ранжировки. Смысл последнего утверждения проще всего продемонстрировать на простом примере.

Получим с помощью генератора случайных чисел 5 таких чисел, распределенных по Пуассону, скажем, 43, 49, 54, 38, 43, ранжируем их в порядке убывания:

ранг $i$	1	2	3	4	5
число $n_i$	54	49	44	43	38

и построим график в полном соответствии с вышеописанной методикой (рис. 4.2).

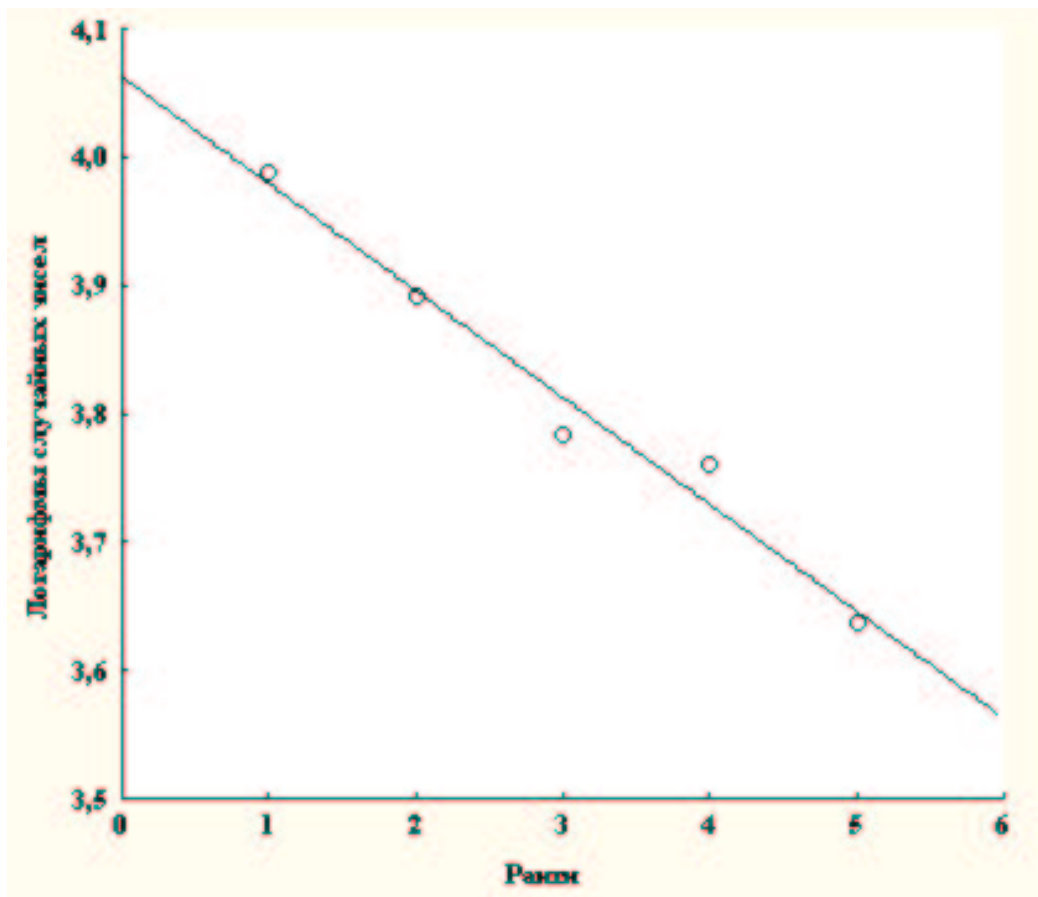


Рисунок 4.2. Ранжировка случайных чисел по убыванию (полулогарифмический масштаб)

Поскольку полученные точки совершенно идеально "ложатся на прямую"  $\ln(n_i) = 4.0628 - 0.0833i$  с коэффициентом детерминации  $R^2 = 0.972$ , были бы все основания

объявить полученный ряд чисел геометрическим рядом со всеми сопровождающими "экологическими" рассуждениями о последовательном использовании ресурса с постоянной долей изъятия и т.п., если бы эти числа были оценками обилия каких-то видов в какой-то экосистеме. А то, что такое возможно, нетрудно увидеть в другом, столь же простом, примере:

ранг	1	2	3	4	5
численность птиц	115	103	92	67	65

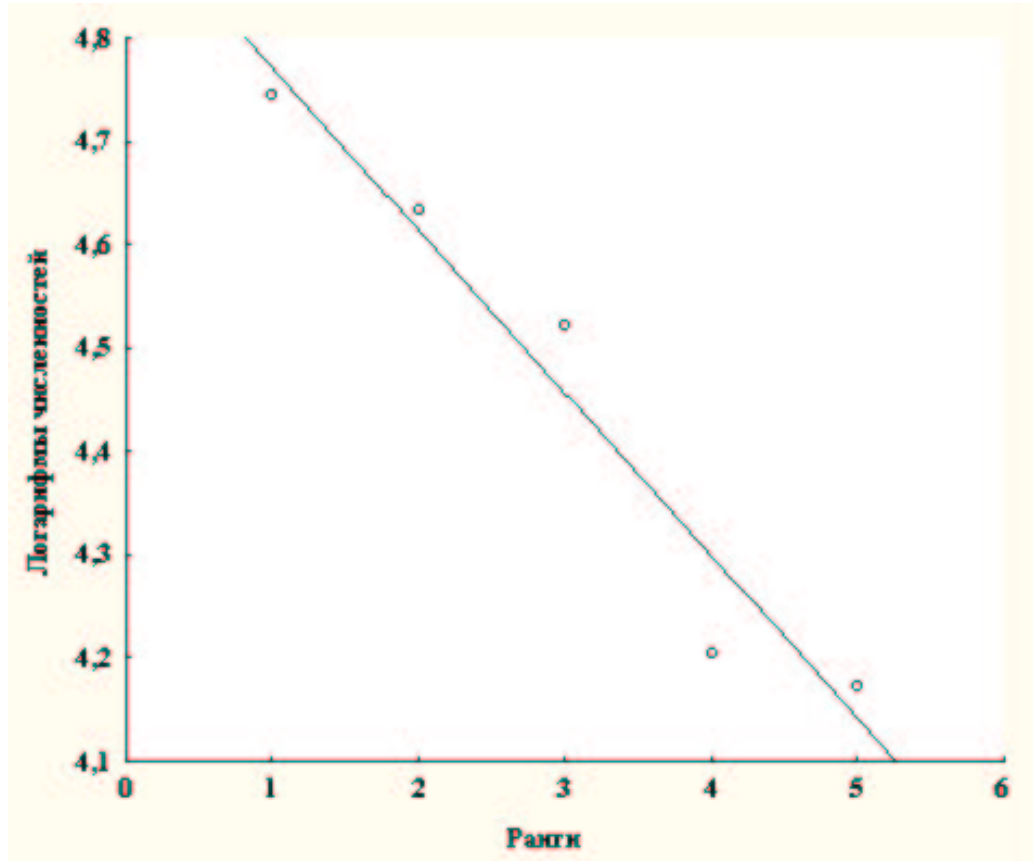


Рисунок 4.3. Ранжировка видов птиц по убыванию численности (полулогарифмический масштаб)

Эти данные взяты из примера, иллюстрирующего распределение обилий птиц, из табл. 6 (Мэгарран, 1992). И здесь график в тех же координатах (рис. 4.3) выглядит не менее идеально (коэффициент детерминации для уравнения  $\ln(n_i) = 4.9274 - 0.1571i$  практически такой же — 0,941). Но где гарантия, что найденная "зависимость" действительно отражает некие межвидовые отношения в сообществе, а не является, как в предыдущем примере, простым артефактом ранжировки? Между прочим, проверка по критерию Пирсона ("хи-квадрат") не обнаруживает значимого отличия распределения численности выбранных 5 видов птиц от распределения Пуассона. Известно, что для величины  $h_i = 2\sqrt{n_i}$  статистика  $\Sigma(h_i - h)^2$  имеет  $\chi^2$ -распределение

при числе степеней свободы  $i-1$ , если  $n_i$  распределены по Пуассону. В приведенном выше примере эта статистика равна 9.464, а для уровня значимости  $\alpha = 0.05$  при 4 степенях свободы величина  $\chi^2 = 9.488$ .

Итак, мы сталкиваемся с проблемой: поскольку любая оценка обилия вида в экосистеме, как всякая выборочная оценка, есть величина случайная, а ранжировка этих оценок всегда приводит к получению некоторой монотонной последовательности чисел (не важно, линейной или нелинейной), нужно каким-то образом выделить в этой последовательности случайную составляющую (артефакт ранжировки — ранжировка ошибок определения обилия). Возможно, что среди специалистов по прикладному регрессионному анализу этот вопрос и обсуждался, но мы не встречали в доступной мне литературе следов такого обсуждения.

Еще один вопрос возникает по поводу правомерности использования регрессионного анализа для получения уравнения связи между обилием вида и его рангом. Общеизвестны требования к переменным, предусмотренные теорией регрессионного анализа — см. например, книгу Н.Дрейпера и Г.Смита (1986). Одно из этих требований заключается в том, что независимая переменная должна быть детерминированной и непрерывной величиной. Между тем ранги на оси абсцисс на рис. 4.2 и 4.3 — дискретны. Это значит, что на этой оси не может быть точки с абсциссой, скажем 1.2 или 4.65, а следовательно и прямые, практически идеально проведенные через совокупность экспериментальных точек, являются по сути своей чистой фикцией: реальный смысл на них имеют только точки с абсциссами, равными целым числам. Справедливости ради следует заметить, что в огромном большинстве случаев, когда регрессионный анализ применяют к реальным экспериментальным данным — в особенности в экологических исследованиях — теоретические требования к переменным не выполняются. Об этом неоднократно говорилось в различных руководствах по прикладной статистике и, пожалуй, наиболее четко — в предисловии переводчиков, Ю.П.Адлера и В.Г.Горского, к русскому переводу вышеупомянутой книги Дрейпера и Смита.

Вернемся вновь к примеру с сообществом птиц (табл. 4.5). Число 115 — это численность попугаев розелла, 103 — численность попугаев какаду, 92 — численность белобрюхих медососов. Расположив эти числа в убывающий ряд и приписав им разные ранги, можно утверждать, что обилие розелл в австралийском жестколистом ле-

су превышало обилие какаду, которых в свою очередь было больше, чем белобрюхих медососов. Однако в реальности очень трудно согласиться с таким категорическим утверждением. Гораздо более правдоподобным было бы утверждение, что обилие всех 3-х видов примерно одинаково. Но тогда этим видам следует приписать один и тот же ранг. Далее в ранжированном ряду находятся еще 2 вида, которые мало отличаются друг от друга по численности, так что им также следовало бы приписать один и тот же ранг. Возникает вопрос, какова величина этих объединенных рангов? В практике применения ранговых статистик принято одинаковым числом в ранжированном ряду приписывать некоторые средние ранги. Тогда первые три вида в нашем примере получают ранг, равный 2, виды 4-й и 5-й — ранг, равный 4.5. Отсюда следует, что не численность зависит от ранга, а ранг зависит от численности и к тому же именно численность, как независимая переменная, при общепринятой процедуре ранжировки оказывается строго детерминированной величиной, а ранг, как зависимая переменная, определяется с погрешностью.

Поясним это на том же примере. Откуда взялись числа 115 и 103, которым были приписаны ранги 1 и 2? Неизвестно, каким именно способом оценивалось обилие птиц в лесу, но допустим, что это просто число розелл и какаду, которых увидел исследователь, двигаясь, например, по некоторому маршруту в австралийском влажном жестколистом лесу. Это не значит, конечно, что их было на этом маршруте в точности 115 и 103, но увидел-то он именно 115 розелл, а не 114 и не 116. И если в действительности в лесу какаду было больше, чем розелл, и орнитолог совершенно случайно увидел их всего 103, а не 116 или 120, то ошибка в определении обилия выразится как раз в том, что розеллы получили 1-й ранг, а какаду — 2-й.

Итак, если согласиться с вышеприведенными рассуждениями, то график рангового распределения следует строить, откладывая численности по оси абсцисс, а ранги — по оси ординат. Получаем рис. 4.4, на котором представлены те же данные, но теперь численностям приписаны ранги по возрастанию, по оси абсцисс отложены численности, а по оси ординат — ранги. Понятно, что зависимость ранга от численности не отличается от линейной. Уравнение  $i = 0.07 n_i - 3.20$  описывает эту зависимость с коэффициентом детерминации  $R^2 = 0.954$ , тем же, что для прямой на рис. 4.3.

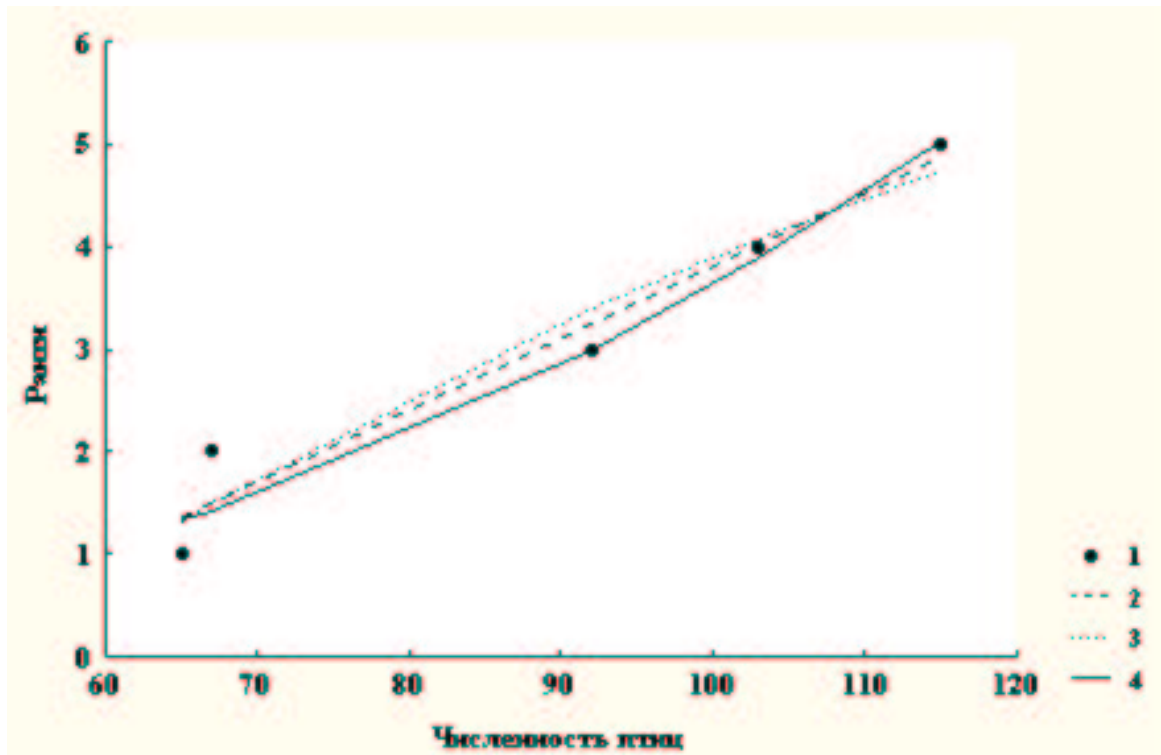
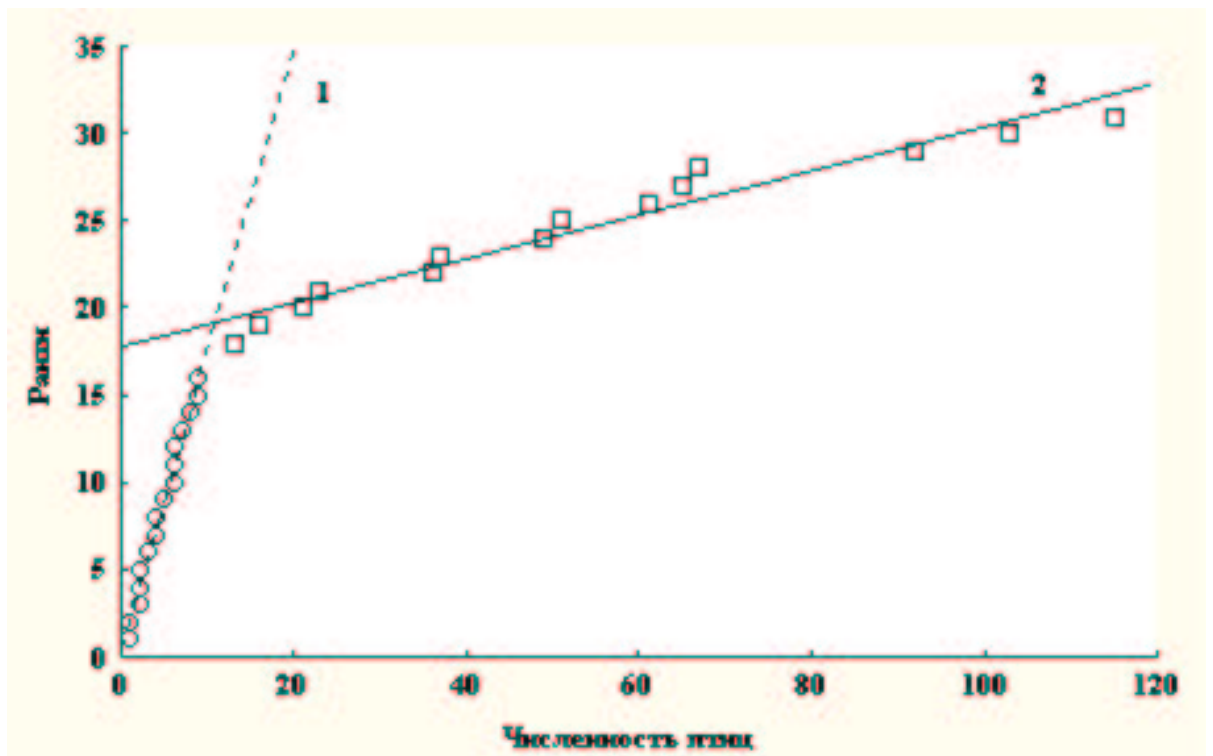


Рисунок 4.4. Ранжировка видов по возрастанию численности (обычный масштаб). 1 — численности, 2 — линейная модель, 3 — логарифмическая модель, 4 — степенная модель

Для сравнения на этом же рисунке проведены кривые  $i = 5.992 \ln(n_i) - 23.7$  с коэффициентом детерминации  $R^2 = 0.941$  и  $i = 8 \cdot 10^{-5} n_i^{2.328}$ , для которого  $R^2 = 0.880$ . Первое из них линеаризуется при логарифмировании численностей (по оси абсцисс), а второе — при логарифмировании и численностей и рангов. Кстати, если логарифмирование численностей и может иметь какой-то биологический или хотя бы статистический смысл, то логарифмирование рангов совершенно неоправданно ни с точки зрения экологии, ни с точки зрения статистики. Важно, однако, что различия в коэффициентах детерминации для всех 3-х уравнений совершенно несущественны, иными словами нелинейные зависимости (по крайней мере по такому показателю качества аппроксимации, как  $R^2$ ) ничем не лучше простого линейного уравнения.

Теперь посмотрим, что получится, если для примера из книги Э.Мэгарран построить график зависимости ранга от численности, пронумеровав все виды, представленные в списке, от 1-го до 31-го в порядке возрастания их обилия (рис. 4.5). Очевидно, что все точки на графике четко разделяются на две совокупности, каждая из которых практически идеально ложится на прямую. Только для видов, представленных в списке менее чем 10 особями, прямая описывается уравнением  $i = 1.727 n_i + 0.4$ , а для остальных —  $i = 0.126 n_i + 17.78$ . Ранжируя по обилию виды, представленные в списке

численностями от 1 до 9, мы по сути ранжируем погрешности в их подсчете. Отсюда вряд ли оправданно делать вывод о том, что, например экологическая ниша вьюрка имеет больший объем, чем у лирохвоста, на том основании, что в списке значится 6 вьюрков и 2 лирохвоста. Если же рассчитать величину  $\chi^2$  для первых 16 видов (численность которых меньше 10) в предположении, что они распределены по Пуассону, то получим величину 27.20, лишь немного превышающую критическое значение при 5%-м уровне (25.00) и меньшую, чем при 1%-м уровне (30.58). Т. е. распределение численностей 16 наименее обильных видов птиц практически не отличается от совершенно случайного и, скорее всего, не свидетельствует о наличии каких-либо экологических взаимодействий между ними.



**Рисунок 4.5.** Кусочно-линейная аппроксимация распределения птиц по возрастанию численности. 1 — численность не более 10 особей, 2 — численность больше 10 особей

Еще один вопрос, возникающий при построении ранговых распределений — почему вместо численностей обычно используют их логарифмы? Чаще всего это объясняют соображениями удобства: поскольку обильные виды обычно присутствуют в пробе в количествах, измеряемых десятками, а то и сотнями, а редкие виды представлены одной-двумя особями, логарифмирование позволяет расположить соответствующие точки на оси более равномерно и график получается более наглядным. В частности на таком графике якобы сразу можно увидеть, подчиняется ли распределение

экспоненциальному закону. Однако, эти объяснения кажутся малоубедительными. Предшествующий опыт аппроксимации эмпирических зависимостей уравнениями регрессии показал, что начинать надо с линейной модели и только после того, как статистическая проверка покажет, что эта простейшая модель неадекватна, имеет смысл заниматься поиском нелинейной функции, более подходящей для описания экспериментальных данных.

Выбранный здесь пример позволяет продемонстрировать и некоторые неблагоприятные последствия подобной операции. На рис. 4.6 изображен именно такой традиционный график по тем же данным, что и на рис. 4.5, где по оси абсцисс отложены ранги видов по убыванию, а по оси ординат — логарифмы численностей. Прямая  $\ln(n_j) = 4.918 - 0.153i$  описывает экспериментальные данные с коэффициентом детерминации  $R^2 = 0.986$ . Никаких изломов на этом графике не видно и, если ограничиться лишь таким поверхностным анализом, можно заключить, что распределение птиц подчиняется модели Мотомуры со всеми экологическими выводами, следующими из

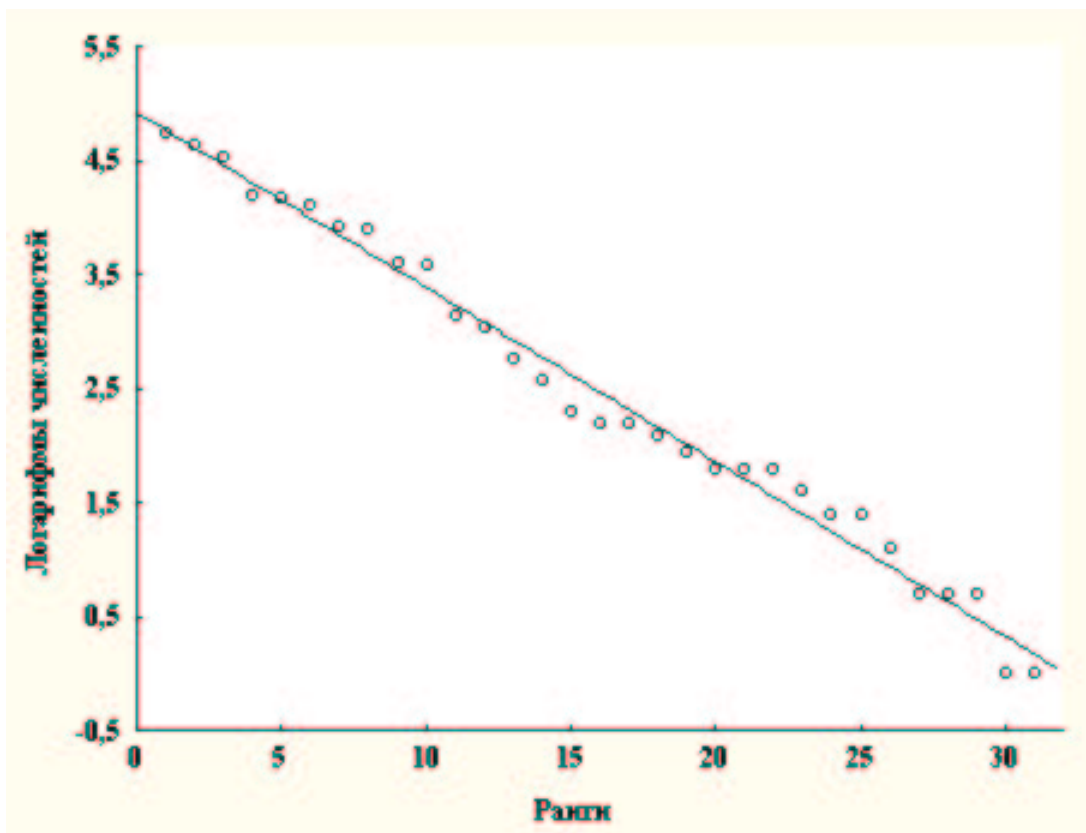
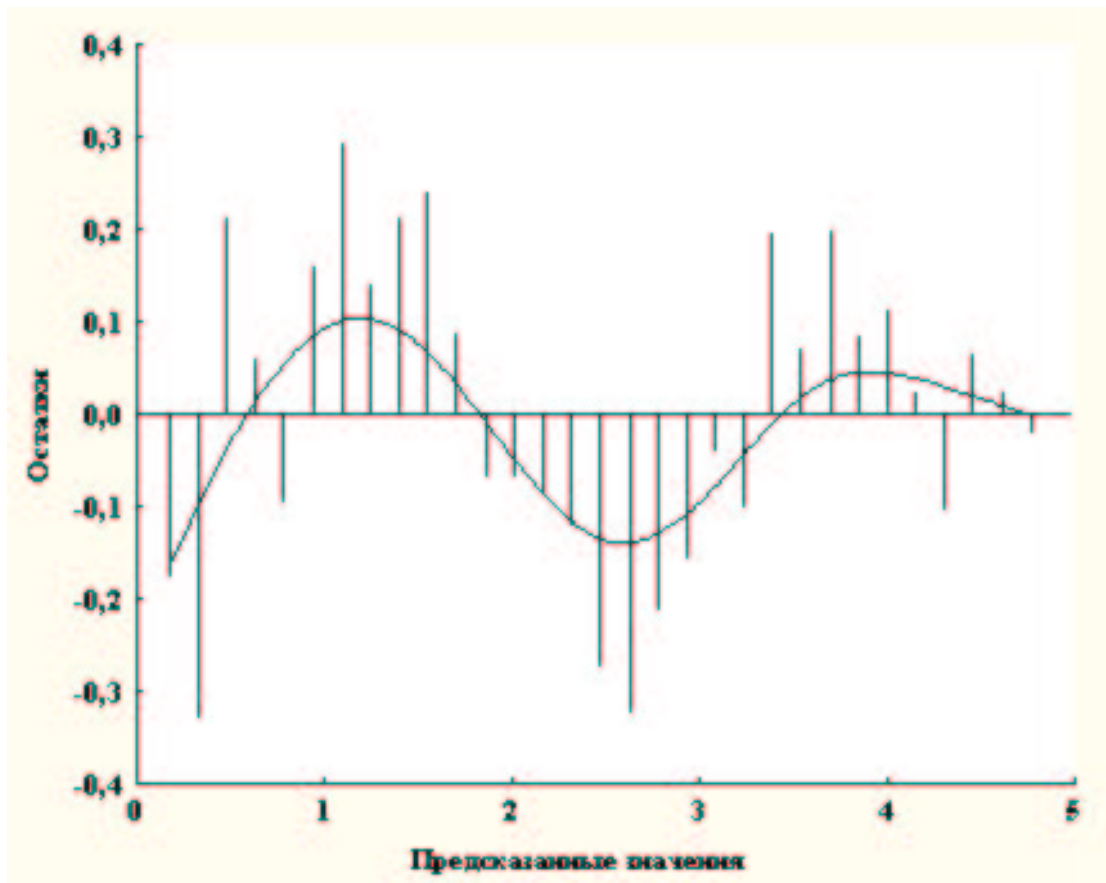


Рисунок 4.6. Традиционное представление рангового распределения численности птиц в австралийском лесу в полулогарифмическом масштабе

толкования этой модели, предложенного Р. Уиттекером (1980).

При более внимательном рассмотрении рис. 4.6 можно заметить, что экспериментальные точки располагаются около “теоретической прямой” несколько волнообразно. Особенно хорошо это видно, если воспользоваться приемом, рекомендованным В.Н. Тутубалиным: надо поднять лист с рисунком на уровень глаз, держа его горизонтально, и смотреть вдоль линии регрессии. Две “полуволны”, соответствующие двум совокупностям точек на рассмотренном ранее рис. 4.5, становятся при этом отчетливо видны, а разделяют их как раз 15-й и 16-й виды, т.е. виды с числом особей больше 10 и меньше 10. Естественно, точно такая же картина получится и в том случае, если мы пронумеруем виды в порядке возрастания и построим график зависимости ранга от логарифма численности.



**Рисунок 4.7.** График остатков для линейной модели на рис. 4.6. Координаты концов отрезков, перпендикулярных оси абсцисс, равны значениям остатков

Более строгую проверку предположения о существовании двух “полуволн” можно осуществить, если воспользоваться приемом, предусмотренным стандартной процедурой линейного регрессионного анализа и называемым “анализом остатков”. На рис. 4.7 величины остатков (т.е. разностей между экспериментальными значениями



$\ln(n_i)$  и и величинами, предсказываемыми уравнением  $\ln(n_i) = 4.918 - 0.153i$  отложены на оси ординат, а на оси абсцисс отложены соответствующие им предсказанные значения  $\ln(n_i)$ . На этом графике уже совершенно четко можно увидеть 2 положительных “полуволны” остатков, а наибольший по абсолютной величине отрицательный остаток приходится примерно на величину  $n_i = 12$ .

При анализе остатков качество аппроксимации, проверяют обычно с помощью критерия Дарбина-Уотсона  $D$ . Этот показатель более надежен, чем коэффициент детерминации. По критерию Дарбина-Уотсона проверяется наличие корреляции остатков, которой не должно быть, если прямая линия удовлетворительно описывает экспериментальные данные. В нашем примере  $D = 0.912$ , а для однофакторной зависимости и 31 экспериментальной точки она должна быть не меньше 1.36 (нижнее табличное значение этого критерия при 5%-м уровне значимости). Таким образом приходится отбросить гипотезу о статистической независимости остатков и признать, что они существенно скоррелированы. В этом убеждает и величина сериального коэффициента корреляции:  $r_S = 0.539$ , значимо отличная от 0. Но отсюда следует, что прямая на рис. 4.6 не так уж хорошо описывает экспериментальные данные, как это кажется на первый взгляд.

Итак, можно резюмировать, что логарифмирование численностей в данном примере лишь создает иллюзию простой линейной связи логарифмов численности и их рангов и затушевывает наличие более сложной зависимости, ясно видной на рис. 4.5. Но если распределение численности 16 наименее обильных видов совершенно случайно, то по-видимому имеет смысл исследовать закономерность распределения видов по обилию только для остальных 15 видов, численность которых в обсуждаемом списке превышает 10 особей. Анализ остатков и в этом случае показывает, что несмотря на высоко значимую величину коэффициента детерминации  $R^2 = 0.945$  вряд ли можно удовлетвориться простой линейной зависимостью ранга от численности, так как  $D = 0.709$ , и  $r_S = 0.553$ , ясно показывают существенную скоррелированность остатков. Не спасает и логарифмирование численностей, которое приводит к незначительному снижению этой скоррелированности ( $D = 0.923$ ;  $r_S = 0.480$ ). В этом легко убедиться, посмотрев на рис. 4.8, где представлены графики для остатков против предсказанных значений рангов, как для исходных значений численностей (рис. 4.8а), так и для их логарифмов (рис. 4.8б).

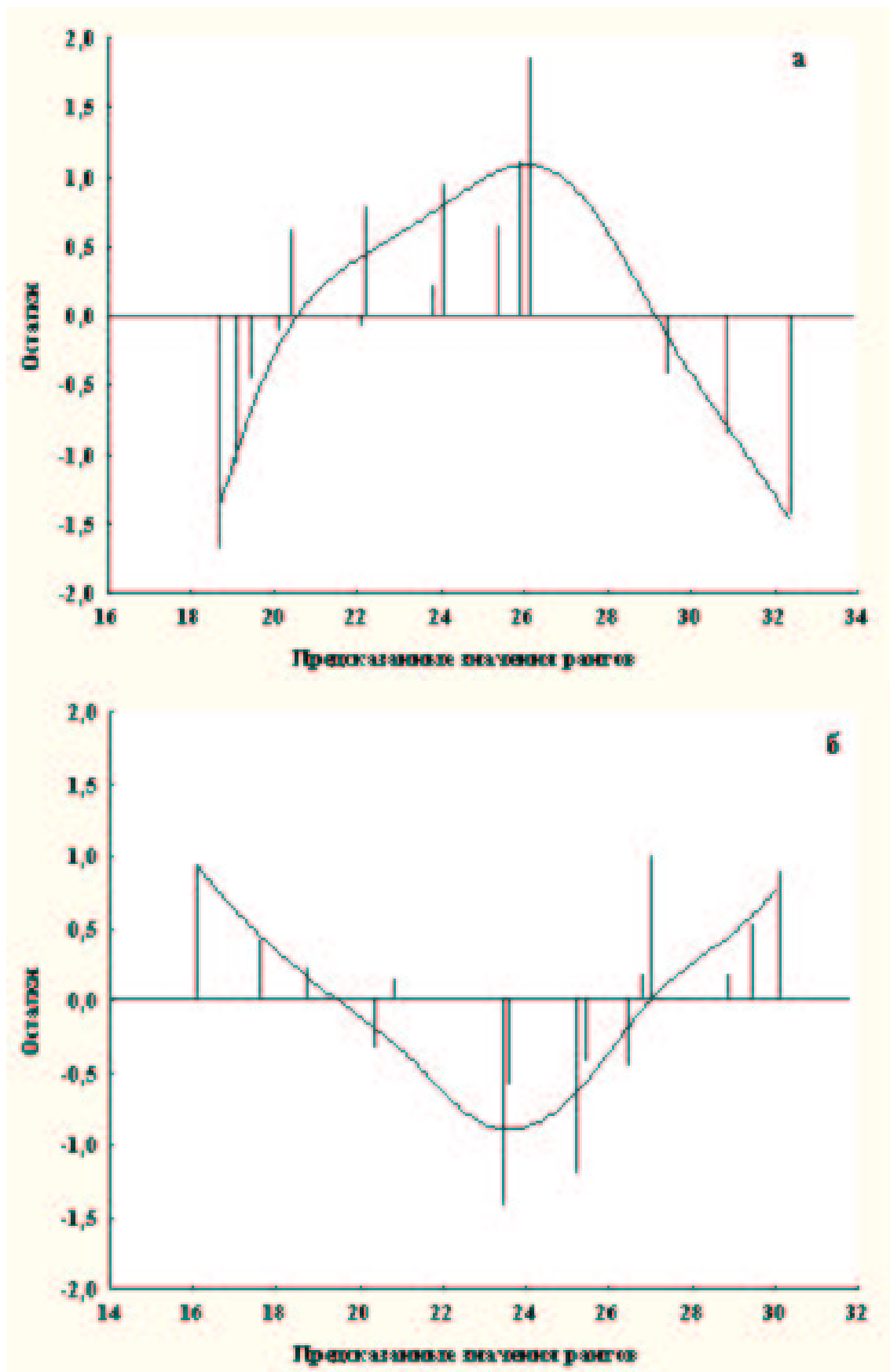


Рисунок 4.8. Графики остатков для регрессии рангов относительно: а) численности 15 наиболее обильных видов; б) логарифмов численности. Координаты концов отрезков, перпендикулярных оси абсцисс, равны значениям остатков

На рис. 4.9 приведен еще один график остатков, полученных для линейной зависимости рангов от квадратных корней численности. Соответствующие значения критерия Дарбина-Уотсона и сериального коэффициента корреляции ( $D = 2.007$ ;  $r_s = -0.043$ ) не дают никаких оснований утверждать, что остатки скоррелированы, и в этом смысле линейная зависимость ранга от квадратного корня из численности явно лучше, чем зависимость от численности или от логарифма численности, хотя коэффициенты детерминации во всех этих вариантах принципиально не отличаются (0.945 для численности, 0.971 для логарифма и 0.986 для квадратного корня).

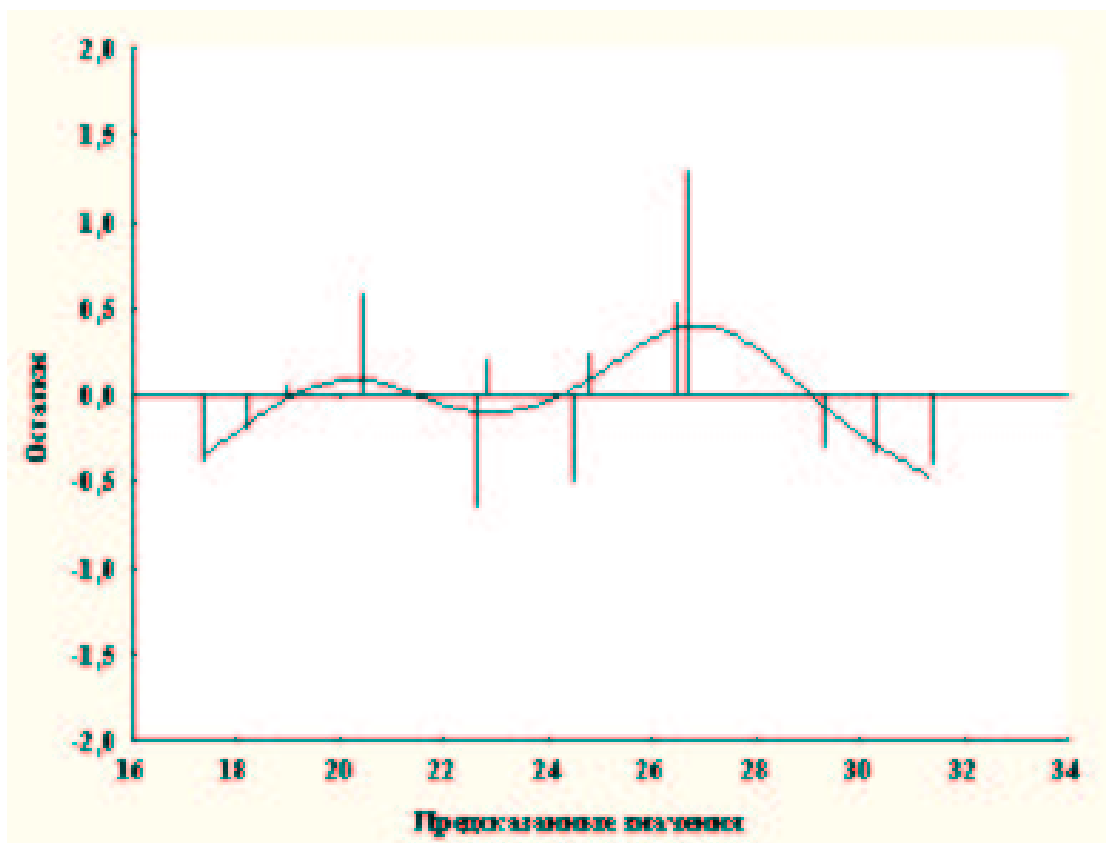


Рисунок 4.9. Графики остатков для регрессии рангов относительно квадратных корней из численности 15 наиболее обильных видов

Извлечение квадратного корня рекомендуется как более предпочтительное преобразование переменных, чем логарифмирование, хотя бы потому, что не возникает проблемы с нулями. Когда речь идет о количестве особей, подсчитанных в пробе, отобранной тем или иным способом, важно также, что не менее традиционным, чем логарифмирование, является у экологов представление о том, что погрешность счета определяется, как квадратный корень из числа обнаруженных особей, т.е. в предположении, что в пространстве, откуда взята проба, особи были распределены по закону

Пуассона. Характерно, однако, что и в основе разнообразных моделей, придуманных для описания пространственного распределения особей, лежит именно закон Пуассона. Поэтому извлечение квадратного корня из численностей в какой-то мере можно трактовать, как стандартизацию переменной. Иными словами, обилие вида в пробе измеряется в этом случае не штуками, а стандартными отклонениями счета. Конечно эта трактовка не претендует на то, чтобы быть единственно правильной, но она по крайней мере более осмыслена, чем логарифмирование численностей, а тем более логарифмирование рангов.

Таким образом, изучение зависимости распределения видов по обилию наиболее разумно, по-видимому, начинать с построения графика, на котором по оси абсцисс откладывают численности видов в пробе, а по оси ординат — их номера в порядке возрастания (ранги) и, прежде чем искать некую модель для описания искомой зависимости, следует проверить гипотезу о том, что численности наименее обильных видов распределены по Пуассону. Только после этого имеет смысл подгонять данные о распределении обилия остальных видов под некоторую теоретическую модель.

Посмотрим теперь на график на рис. 4.5 с несколько иной точки зрения. Что представляют собой ранги видов на оси ординат? Если отвлечься от экологического содержания, скрывающегося за числами на оси абсцисс, то величины рангов — это просто накопленные частоты в ряду этих чисел и можно рассчитать вероятности нахождения каждого из них левее (т.е. меньше) заданного (например, по формуле  $p_i = (i - 0.5)/w$ ) в предположении, что мы имеем дело с выборкой  $w$  чисел из нормально распределенной генеральной совокупности). Тогда вместо рис. 4.5 получим график эмпирической функции распределения численностей, а для проверки соответствия этого распределения какому-либо теоретическому закону следует выбрать для оси ординат масштаб, соответствующий этому закону, и убедиться, что при этом эмпирический график спрямляется.

При подгонке эмпирического распределения под какую-либо другую модель даже в самых современных версиях статистических программ (например 6-й версии STATISTICA или 7-й версии SYSTAT) предлагается использовать традиционные частотные распределения вместо ранговых. Недостаток этого подхода заключается прежде всего в том, что для определения частот необходимо разбить весь набор числен-

ностей на классы, с тем чтобы подсчитать число видов (частоту), попавших в каждый класс. При этом, если разбиение осуществляется по линейной шкале, то из-за неравномерности распределения численностей большое количество классов оказываются малочисленными или вообще пустыми и тогда обычные статистические проверки требуют объединения классов, в каждом конкретном случае — совершенно произвольного. Поэтому, опять-таки в силу сложившихся традиций, разбиение на классы производят по логарифмической шкале. Чаще всего, следуя Престону (Preston, 1948), разбивают численности по удвоению, т.е. назначая верхние границы классов, как  $2^n$ : 2, 4, 8, 16 и т.д. В книге Э.Мэгарран приводятся примеры с разбиением на классы по утроению (т.е. на основе троичных логарифмов) и по десятичной логарифмической шкале.

Таким образом, при построении частотных распределений в отличие от ранговых мы допускаем двойной произвол: выбор числа классов и выбор способа разбиения. То, что от этого произвола вид получаемых гистограмм может меняться довольно существенно, давно и хорошо известно. В частности именно поэтому Г.Хан и С.Шапиро в своей книге “Статистические модели в инженерных задачах” (1969) рекомендовали использовать полувероятностные графики вместо построения обманчиво наглядных гистограмм при выборе теоретического закона распределения, адекватного экспериментальным данным. К какой путанице и разногласиям приводит следование традиции при описании видовой структуры сообществ, легко увидеть в вышеупомянутой книге Э.Мэгарран в разделе, посвященном логарифмически нормальному распределению (стр.25-35).

К тому, что там написано, можно добавить еще одно соображение. До знакомства с книгой Г.Хана и С.Шапиро мы считали, что более или менее надежная оценка соответствия эмпирических данных теоретическому закону, основанная на сравнении частотных распределений по критерию Пирсона ( $\chi^2$ ), возможна только, если выборка достаточно велика — как минимум 50, а лучше — больше 100 реализаций. Это значит, что описание видовой структуры каким-либо частотным распределением имеет смысл искать, если в пробе обнаружено не менее 50 видов.

Между тем в нашей многолетней практике исследования сообществ планктона и перифитона лишь однажды мы имели дело с такой выборкой. Во время экспедиции в

Ледовитом океане была отобрана 51 проба, по 1 л каждая, в одном и том месте (пролив Вилькицкого), в одно и то же время. Во всех этих пробах Н.Е.Лихачева подсчитала численность видов и затем этот уникальный материал был использован для проверки различных свойств рангового распределения видов (Лихачева и др. 1979). В пробе, сконцентрированной из 51 литра, после подсчета более 20000 клеток водорослей было обнаружено всего 95 видов. Обычно же, как известно, в планктонных пробах число обнаруженных видов фитопланктона редко бывает больше 30, а видов зоопланктона (со всеми личиночными стадиями) — больше 20.

Тут сразу же конечно возникает вопрос о репрезентативности таких “обычных” планктонных проб. Флористические и фаунистические списки планктонных видов даже для небольших северных озер содержат сотни наименований видов и разновидностей, которые к тому же постоянно пополняются после каждого нового обследования. Ясно, что в каждую пробу, взятую по общепринятым методикам, попадают далеко не все виды, обитающие в данном месте. Да и в рассмотренном выше примере с австралийскими птицами вряд ли список, содержащий 31 вид, полностью представляет орнитофауну влажного жестколистного леса Австралии. Впрочем все полевые экологи прекрасно отдадут себе в этом отчет и понимают, что любая, даже очень тщательно отобранная и обработанная проба нерепрезентативна в строгом смысле, но тем не менее дает полезную информацию хотя бы о видах, наиболее обильных для данного местообитания.

Возвращаясь к сообществу птиц, зададимся вопросом: на сколько классов следует разбить их численности? Известна формула, по которой число классов  $k = 1.44 \ln W + 1$ , где  $W$  — объем выборки (в данном случае это число видов в пробе). Для 31 вида получаем, следовательно, 6 классов. Если разбивать данную совокупность на вышеупомянутые “октавы”, то верхние границы классов получатся такими: 1, 2, 4, 8, 16, 32. Такое разбиение явно не годится для данной совокупности, так как 10 видов с численностями, превышающими 32, не попадут ни в один из классов. Придется добавить еще 2 класса с верхними границами 64 и 128 и тогда получим таблицу 4.7.

**Таблица 4.7.** Проверка соответствия распределения видов птиц 1-й модели Мак-Артура при разбиении эмпирической совокупности на октавы.

Верхняя граница класса	Число видов в классе	Предсказание модели	Число видов в объединенных классах	Предсказание модели
1	2	1.077		
2	3	1.040		
4	3	1.074	8	4.092
8	6	3.558	6	3.558
16	5	5.775		
32	2	7.614	7	13.389
64	5	6.636	5	6.636
128	5	2.566	5	2.417

Значение  $\chi^2$  для такого разбиения на классы равно 13.65, что для 7 степеней свободы соответствует вероятности по распределению Пирсона, равной 0.0578, т.е. превышает 5%-й уровень значимости. (Считается, что 1-я модель Мак-Артура не имеет параметров, поэтому число степеней свободы для  $\chi^2$  на 1 меньше числа классов). Таким образом нет достаточных оснований отвергать гипотезу о том, что распределение численности птиц отличается от модели разломанного стержня.

В любом популярном руководстве по биометрии или по прикладной статистике можно однако найти никак не обоснованную рекомендацию, согласно которой следует объединять соседние классы, если в каком-нибудь из них частота меньше 5. Посмотрим, что получится, если по этой рекомендации объединить первые 3 класса и 5-й класс с 6-м. Сравнение частот с предсказанием модели представлено в той же табл. 4.7, а  $\chi^2$  в этом случае оказывается равным 11.62. Но для 4 степеней свободы эта величина дает вероятность 0.0204, т.е. меньше, чем 0.05, но больше, чем 0.01. Это как раз тот случай, о котором в тех же популярных руководствах пишут, как о неопределенной ситуации, когда для отбрасывания 0-гипотезы все-таки нет достаточных оснований, но и принимать ее без всяких оговорок не следует.

Впрочем, как в этом, так и в предыдущем варианте, статистик предпочитает сформулировать вывод еще более уклончиво: объем материала недостаточен для того, чтобы отбросить 0-гипотезу, а вопрос о том, можно ли принять эту гипотезу, остается на совести исследователя. Мы, таким образом, приходим к тому, с чего начали: совокупность из 31 числа слишком мала, чтобы с помощью критерия Пирсона можно было уверенно оценить ее соответствие некоторому теоретическому распределению.

Разобьем теперь те же численности не по удвоению, а по утроению (назовем эти классы терциями по аналогии с октавами). Получим табл. 4.8. Заметим, что при таком разбиении получается как раз 6 классов.

**Таблица 4.8.** Проверка соответствия распределения численности птиц 1-й модели Мак-Артура с разбиением на терции

Классы верхняя граница	Исходное разбиение		Объединенные классы	
	число видов в классе	предсказание модели	число видов в классе	предсказание модели
1	2	1.077		
3	4	2.045	6	3.122
9	10	5.342	10	5.342
27	5	10.646	5	10.646
81	7	9.919		
243	3	1.417	10	11.336

Величина  $\chi^2$  для исходного разбиения равна 12.35, что для 5 степеней свободы соответствует вероятности 0.0303. Мы опять оказываемся в неопределенной ситуации, что конечно не удивительно, поскольку объем выборки остался прежним, но при разбиении на октавы вероятность была 0.0578. т.е. больше 0.05. Если же объединить классы, чтобы их наполнение было не меньше 5, то вероятность по критерию Пирсона, равная 0.0197, оказывается еще ближе к 1%-му уровню. Получается, что при разбиении на октавы 1-я модель Мак-Артура была приемлемой, а при разбиении на терции в ее справедливости появляются определенные сомнения.

При внимательном рассмотрении табл. 4.7 и 4.8 обращает на себя внимание и еще одно обстоятельство. В таблице 4.7 в классе обилий от 17 до 32 особей реально было обнаружено всего 2 вида, тогда как по модели их должно было быть не меньше 7. В табл. 4.8 в классе от 10 до 27 особей реально наблюдалось вдвое меньше видов (5), чем предсказано по модели (10.6). Поскольку речь идет о достаточно многочисленных видах, трудно представить себе, что орнитолог мог не заметить 5-6 видов, численность которых на исследованном участке леса составляет от 1 до 3 десятков. Но если в табл. 4.8 этот “недоучет” можно “списать” на то, что в предыдущем классе (от 4 до 9 особей) оказалось как раз на 5 видов больше, чем предсказано, то в табл. 4.7 число видов в обоих соседних классах, пусть на 1-2, но тоже меньше, чем должно быть по модели. И опять получается, что результат анализа зависит от способа разбиения на классы одних и тех же данных.



Приведенные соображения совершенно очевидны для профессиональных статистиков и не нуждаются в столь подробных объяснениях. Но для экологов, в особенности тех, кто использует стандартные компьютерные программы, было бы полезно, как нам кажется, убедиться, что наглядность столь популярных гистограмм распределений может оказаться весьма обманчивой, а критерий Пирсона — далеко не лучший показатель для оценки соответствия теоретического и эмпирического распределения.

Прежде чем ответить на вопрос, для чего нужны модели ранговых распределений, можно еще раз упомянуть ту исходную идею, что характер распределения видов по обилию отражает историю данного сообщества и определяется всей совокупностью взаимоотношений составляющих его видов. Поскольку опять-таки в силу традиции среди этих взаимоотношений самыми важными считаются конкурентные отношения, то численное преобладание одного или немногих видов должно свидетельствовать о том, что именно они являются победителями в борьбе за использование некоего ресурса, лимитирующего рост численности всего сообщества. Отсюда и возникают упомянутые выше трактовки экспоненциальной модели, которая свидетельствует о постоянстве доли доступного ресурса у всех участников конкуренции, а также модели Мак-Артура.

Вряд ли стоит подробно обсуждать противоречивость и малую обоснованность представления о том, что обилие вида в данный момент времени (когда отобрана проба и произведен учет численности) однозначно соответствует количеству использованного ресурса. Может быть это в какой-то степени верно для равновесного — климаксного — сообщества и даже не для сообщества в полном смысле этого слова, а лишь для гильдии или в крайнем случае для таксоцена в составе климаксного сообщества. Если же мы имеем дело с экосистемами на той или иной сериальной стадии, то ни о каком подобном соответствии не может быть и речи.

Может быть это утверждение и выглядит слишком категорическим и голословным, но если оно неверно, то не кажется ли странным, что вот уже почти полвека из одного учебника экологии в другой переходят одни и те же примеры, приводимые в пользу именно этого соответствия? Впрочем в пользу такого утверждения можно привести и некоторое подобие “доказательства от противного”. Действительно, допустим, что мы обнаружили, что в некотором сообществе численность видов распределена по геометрическому ряду, и мы делаем вывод, что имеется некий ресурс, по-

ребление которого уменьшается от вида к виду в той же пропорции, что и обилие. Хорошо известно, однако, что даже если обилие видов в некоем списке описывается вполне удовлетворительно некоторой моделью, это вовсе не означает, что виды, попавшие в этот список, взаимодействуют именно так, как это предполагалось при построении данной модели. На это еще в 1968 году обращал внимание экологов Дж. Коэн, о чем недавно напомнил П. Морин в своем учебнике “Экология сообществ”, изданном в 1999 г. (Morin, 1999).

Итак, чтобы убедиться в том, что в соответствии с моделью геометрического ряда лимитирующий ресурс был действительно использован в порядке убывающей геометрической прогрессии, нужно во-первых установить, что это за ресурс — количество пищи (и какой именно), объем занимаемого пространства, число убежищ и т.д.. Далее надо убедиться, что у каждого вида экономический коэффициент, т.е. прирост численности на единицу потребленного ресурса, один и тот же. Вдобавок к этому надо бы еще выяснить, насколько одинаково все исследованные виды выедаются хищниками. Если все эти условия выполнены, можно было бы не сомневаться в применимости модели Мотомуры к реальной экологической ситуации. Но нам не удалось обнаружить ссылок на работы, где подобная проверка адекватности модели рангового распределения была бы проведена.

Другая идея, оправдывающая интерес экологов к ранговым распределениям, сводится к тому, что вид этих распределений некоторым образом может быть связан с такой популярной характеристикой сообщества, как видовое разнообразие. Эта связь достаточно подробно была исследована А.П.Левичем (Левич, 1980; Levich, 2000). Было показано, что некоторые индексы разнообразия прямо связаны с параметрами ранговых распределений. После этого ничего принципиально нового в данном направлении сделано не было и можно лишь отметить, что в большинстве работ, в которых использовались индексы разнообразия, при выборе того или иного индекса вид рангового распределения во внимание не принимался. Единственно о чем стоит упомянуть — это пожалуй то, что все множество индексов разделяют теперь на собственно индексы разнообразия, которые в основном определяются числом видов и в меньшей степени зависят от характера распределения видов по обилию, и на индексы выровненности, величина которых как раз в первую очередь зависит именно от того, насколько равномерно распределены численности видов в изучаемом сообществе.

Надо сказать, что в последние годы интерес к индексам разнообразия со стороны экологов-теоретиков значительно снизился, но зато он сохраняется среди прикладных экологов, озабоченных поиском так называемых интегральных показателей состояния сообществ, которые могли бы служить оценкой антропогенного воздействия (прежде всего, загрязнений) на экосистемы. И в этом случае сохраняется надежда, что для решения такой задачи могут оказаться полезными разнообразные свойства ранговых распределений. Основания для таких надежд заключаются естественно в том, что, влияя на жизнедеятельность видов, составляющих сообщество, загрязнения могут существенно изменять и характер их экологических взаимодействий, что должно отражаться и на характере распределения видов по обилию.

Если согласиться с тем, что ранговые распределения в их традиционной форме являются по сути обычными эмпирическими функциями распределения, только построенными, так сказать, “задом-наперед”, то возникает вопрос: нужно ли изобретать для их аппроксимации какие-то новые модели в дополнение к огромному множеству уже известных теоретических распределений? А если нужно просто свернуть информацию, содержащуюся в списке видов с их обилиями, до одной-двух цифр, то можно, как нам кажется, воспользоваться давно известными параметрами, основанными на оценках статистических моментов. Как было сказано в разделе 4.1, индекс Шеннона по сути не дает никакой новой информации о распределении обилий видов по сравнению с обычными статистическими показателями — коэффициентом вариации и асимметрией (Воробейчик, 1994). Довольно большой эмпирический материал, накопленный нами, позволяет говорить, что между этим индексом и коэффициентом вариации действительно обнаруживается, хотя и нелинейная, но вполне отчетливая связь. Не менее четкая связь существует и между индексом выровненности Пиелу и коэффициентом асимметрии. Остается пока открытым вопрос: может ли дать что-нибудь принципиально новое для оценки состояния сообщества рассмотрение собственно графиков рангового распределения, как неких “паттернов”, о чем неоднократно говорил В.В.Налимов.

Указанные особенности построения моделей ранговых распределений следует учитывать при их использовании для биотической оценки последствий нарушающих воздействий на экосистему. Ведь адекватно оценивая распределение видов в сообществе по обилию, можно своевременно фиксировать изменения характера их экологи-

ческих взаимодействий, которые, в свою очередь, являются следствием загрязнений и других антропогенных и природных нагрузок.

#### 4.2.4. Эталонные экосистемы

Идея использования эталонных экосистем с самого начала была в основе системы экологического мониторинга (см. например: Израэль, 1984). В дальнейшем она была практически осуществлена в виде программы фонового мониторинга, как одного из элементов государственного контроля состояния природной среды. Очевидно, что, проводя систематические наблюдения за изменениями абиотических (физико-химических) условий в заповедниках или на территориях, достаточно удаленных от крупных промышленных центров и не подверженных интенсивному антропогенному воздействию, можно получить представление о тех естественных колебаниях абиотических факторов, которые не приводят к каким-либо нарушениям экологических процессов в соответствующих биоценозах.

Неясно, однако, насколько по этим естественным колебаниям можно судить о допустимых или предельных уровнях изучаемых абиотических факторов. Надо еще учесть, что при всех очевидных отличиях экосистем от организмов у них есть одно несомненное сходство: каждая из этих биологических систем по-своему уникальна. Верно и то, что адаптационный потенциал у тщательно охраняемой экосистемы и экосистемы, подвергающейся периодическому неблагоприятному воздействию, неодинаков. Сообщества, регулярно принимающие на себя повышенную внешнюю нагрузку, по-видимому, должны обладать также повышенной резистентностью и повышенной способностью к регенерации. Поэтому и диапазоны допустимых воздействий для таких сообществ, согласно концепции экологической толерантности, должны быть шире.

Заметим также, что такой подход по сути мало отличается от вышеупомянутых экспертных оценок. Исходная предпосылка здесь все-таки "химическая" — эталонные экосистемы выбираются не столько на основе оценки их стабильности или, если угодно, полноценности, как биологических систем, сколько по тем соображениям, что ввиду отсутствия интенсивного антропогенного воздействия уровень загрязнений в

них не должен быть слишком высок (о полном отсутствии таковых, к сожалению, говорить уже не приходится).

Поэтому более обоснованным представляется выделение эталонных участков в пределах каждой конкретной экосистемы или в каждом конкретном водоеме. Поскольку любые изменения в уровнях абиотических факторов вызывают структурные изменения (т.е. изменения видового состава) в сообществе, то критерием для такого выделения должно быть относительное постоянство видовой структуры в пределах эталонного участка. Это постоянство можно оценивать, измеряя сходство видового состава в пробах, собранных на станциях экологического мониторинга. Например, при оценке сходства планктонных и перифитонных сообществ, как биотических идентификаторов, предлагается использовать индекс сходства, основанный на ранжировании по обилию наиболее многочисленных видов в пробах (Максимов, 1991б). Пространственная изменчивость абиотических факторов в пробах, взятых на эталонном участке, должна, очевидно, характеризовать такие изменения этих факторов, которые можно считать несущественными в их влиянии на эталонное сообщество.

Измеряя сходство видового состава сообщества на тех же станциях в течение ряда лет, можно выделить группу станций, на которых видовая структура остается стабильной не только в пространстве, но и во времени. Иначе говоря, на данном участке водоема изменения видового состава, даже если они и значительны, например, вследствие смены сезонных комплексов, должны воспроизводиться от года к году, т.е. быть обратимыми. В сущности пространственная и временная стабильность биотических идентификаторов (индикаторных сообществ) и служит основным признаком толерантности данной экосистемы к изменениям внешних условий. Тогда за норму для биологической структуры сообщества могут быть приняты пределы изменений обилия составляющих его видов в пробах, взятых на эталонном участке, а колебания измеряемых абиотических факторов можно считать экологически допустимыми уровнями для данной экосистемы.

#### 4.2.5. Функциональные экосистемные показатели

Достаточно распространены способы оценки состояния экосистем по продукционным показателям отдельных компонентов биоты. При этом для наиболее адек-

ватной оценки необходимо сначала определить, что нужно защищать от предполагаемых внешних воздействий, а именно эти цели не всегда четко сформулированы (Calow, 1998). По одним представлениям, региональные (и тем более глобальные) оценки состояния и вычисленные на их основе нормативы воздействий являются слишком общими и отнюдь не универсальными. С этой точки зрения более перспективной является целенаправленная точечная оценка. Вообще изучение всего биоценоза в целом мало реально из-за большого объема работы, поэтому рекомендуется выбрать одну или несколько индикаторных групп (таксономических или функциональных) и изучать необходимые параметры внутри нее (Halffter, 1998). Требуется, чтобы такая группа удовлетворяла некоторым критериям — она должна быть богата легко определяемыми видами; отбор проб не должен наносить ущерба природным комплексам; изменение разнообразия в группе должно коррелировать с изменением разнообразия сообщества в целом. Однако существует и другая точка зрения, заключающаяся в том, что оценка качества среды производится в отношении эффективности функционирования всей экосистемы в целом путем интегрирования соответствующих показателей ее компонентов, представленных разными видами живых существ (Захаров, Кларк, 1993; Spang, 1996; Захаров, 2000).

В качестве показателей эффективности предлагается использовать значения интенсивности общего метаболизма биоценоза, оцениваемого через продукционные характеристики фитопланктона (Абакумов, Сиренко, 1988; Сиренко, 1991). Для этого рассчитывают отношение продукции и деструкции фитопланктона, а также характер вертикального распределения хлорофилла, определяемый по его нативной флуоресценции, в том числе и дистанционными методами анализа.

В.И.Попченко (1988, 1991, 1994) предлагает оценивать экологические модификации биоценоза через посредство его функциональных характеристик. В качестве таковых предлагается отношение общего дыхания сообществ водных беспозвоночных к его суммарной биомассе, отношение продукции к биомассе, а также отношение продукции к энергии, рассеиваемой популяцией в пространство. Позднее В.И.Попченко была разработана и предложена схема общих критериальных тестов инвариантных состояний сообщества зообентоса, рекомендованная общепринятыми методиками (Руководство..., 1992). Схема содержит критерии для выявления экологического и метаболического прогресса и регресса донного сообщества.

В качестве показателей эффективности функционирования водной экосистемы могут быть использованы сведения об уловах и урожайности промысловых рыб. Так, на основе величин уловов леща, чехони, судака и берша в Цимлянском, Веселовском, Пролетарском и Усть-Маньчском водохранилищах и урожайности сеголеток полупроходного леща и годовиков проходного осетра в Дону были установлены три градации экологического состояния речной экосистемы (Булгаков и др., 1995). В дальнейшем результаты проведенной биоиндикации использовали для оценки возможного влияния гидрохимических, гидрологических, климатических характеристик водоема на ихтиофауну.

Ряд работ посвящены неким обобщенным представлениям о биоиндикации, т.е. таким универсальным способам, которые пригодны для использования в любом био-ме. Так, Д.Раппорт с соавторами (Rapport *et al.*, 1985) сделали обзор некоторых типов стрессов и их симптомов и предложили несколько индикаторов экосистемного стресса на основе как функциональных, так и структурных показателей: 1) колебания интенсивности круговорота биогенных элементов; 2) колебания величины первичной продукции, что является прямым следствием эвтрофирования или, наоборот, дефицита минеральных ресурсов; более эффективным индикатором является отношение продукции к биомассе, поскольку продукция может как увеличиваться, так и снижаться в ответ на стресс, тогда как величина  $P/V$  почти всегда увеличивается (Margalef, 1975); 3) колебания видового разнообразия — наиболее частой реакцией экосистемы на внешнее воздействие является снижение разнообразия 4) ретрогрессия — термин, обозначающий процесс возврата к начальным этапам природной сукцессии; ретрогрессия может выражаться в смене видового состава в направлении доминирования видов (как правило, с коротким жизненным циклом), более приспособленных к неблагоприятным условиям среды; в результате происходит упрощение структуры сообществ, сами сообщества становятся менее стабильными и начинается новая сукцессия; 5) колебания размерной структуры — наиболее распространенный отклик биоты на стресс является уменьшение среднего размера особи (по крайней мере, временное) доминирующих видов. Данная классификация используется для индикации антропогенного стресса и для поиска факторов, вызывающих стресс в сообществах гидробионтов на различных участках Великих озер в США.

В качестве функционального показателя эффективности биотического компонента экосистемы предлагается также использовать ее эксергию (Xu et al., 1999). Эксергия определяется как количество работы, которую может совершить система, когда она приведена в состояние термодинамического равновесия с окружающей средой. Окружающая среда в состоянии покоя аналогична той, которая была на Земле 4 миллиона лет назад, перед началом эволюции (Jørgensen, Mejer, 1977, 1979). По отношению к состоянию покоя эксергия измеряет расстояние между настоящим состоянием рассматриваемой экосистемы и термодинамическим равновесием. Вероятно, эксергия увеличивается для зрелых экосистем при удалении от термодинамического равновесия. Таким образом, она выражает организованность экосистемы через взаимосвязи живых компонентов. Эксергия экосистемы не может быть измерена, но может быть вычислена для каждого компонента системы путем умножения его средней биомассы на фактор конверсии. Таким образом, суммарный эксергетический индекс экосистемы, выведенный из классической термодинамики, теории вероятности и информационной теории (Jørgensen, 1992a,b, 1994, 1995a,b; Jørgensen et al., 1995) можно записать как:

$$E_x = \sum_{i=1}^n W_i C_i,$$

где  $C_i$  — биомасса  $i$ -го организма в экосистеме в г/л или г детрита/л;  $W_i$  — факторы конверсии  $i$ -го организма. Для различных организмов величина  $W_i$  может быть рассчитана исходя из количества генов в клетке (Jørgensen, 1995a,b; Jørgensen et al., 1995).

В применении к водным экосистемам Б.Хэннон (Hannon, 1985) предложил применить величину валовой экосистемной продукции как экологический индикатор здоровья маршевых приливных экосистем.

Работа по изучению variability динамики биомассы фито-, зоопланктона и зообентоса проведена по данным из 134 загрязненных водоемов на разных континентах (Алимов, 1997). Показано, что variability возрастает пропорционально возрастанию изменчивости температуры воды. Предложен показатель выносливости



экосистем, связанный с их продуктивностью, который оказывается низким в водоемах со стабильной температурой. Возрастание этого показателя возможно лишь при увеличении изменчивости температуры и других факторов среды.

В работе Е.Л.Воробейчика с соавторами (1994) приведен обзор работ по регистрации параметров экосистемного уровня в лесных экосистемах. Показателями ухудшения экологического состояния древостоя могут служить уменьшение сомкнутости полога, полноты, плотности и запаса древостоя (Рябинин, 1965; Алексеев, 1982, 1990; McLaughlin, 1985; Степанов, 1988; De Vries, 1988; Черненкова и др., 1989, Likens, 1989; Sienhiegwieg, 1989), снижение его продуктивности (Грешта, 1970; Смит, 1985; McLaughlin, 1985; Шялятене, 1988).

Функциональные показатели применяются и для оценки состояния почвенных экосистем. Из обзора Е.Л.Воробейчика с соавторами (1994) следует, что анализ состояния почвенного микробиоценоза может быть осуществлен двумя путями — количественным учетом различных групп (видов) или измерением интегральных параметров функционирования. К числу последних относят почвенное дыхание, скорость разложения целлюлозы и других субстратов, интенсивность включения глюкозы и накопления аминокислот, активность азотфиксации, нитрификации (Кобзев, 1980; Левин и др., 1989). При исследовании почвенных угодий Брянской области установлено, что интенсивная агрогенная нагрузка ведет к снижению суммарной биомассы почвенных микроорганизмов, обедняет их видовой состав, вызывает преимущественное развитие олиготрофных фитотоксичных организмов (Гузев и др., 1996). Основными показателями состояния почв могут служить такие показатели, как репродуктивная функция актиномицетов и их качественный состав — наличие представителей группы *Niger*, величина микробной биомассы, вовлекаемой в круговорот (Мосина, 1996).

#### 4.2.6. Оценка состояния биоты, основанная на отклонениях от нормального функционирования отдельных организмов

Изучая различные морфологические, биохимические, цитогенетические, иммунологические характеристики, заболеваемость растений и животных, населяющих природные биотопы, можно судить об определенных нарушениях в экосистемах, свя-

занных, в том числе, и с влиянием окружающей среды. Понятно, что оценка состояния, вынесенная по данным такого эксперимента, не может быть экстраполирована на весь биоценоз. Тем не менее, в отличие от лабораторных тест-объектов организмы, извлеченные из естественных местообитаний, демонстрируют реакции на весь спектр химических, физических, климатических факторов, характерных для данной экосистемы. Рассмотрим несколько методов, опирающихся на описанный подход.

При цитогенетическом анализе различных организмов была доказана возможность использования содержания микроядер как индикатора степени загрязнения окружающей среды (Кожин и др., 1997). Показана высокая достоверность подобного биохимического скрининга для оценки интегрирующего эффекта антропогенных факторов и для ранжирования отдельных районов по степени экологического неблагополучия.

По результатам 3-летнего изучения лесных сообществ вблизи стартового космического комплекса идентифицированы два типа состояния древостоя — с одной стороны, функционирование в нормальном режиме, когда индикаторные отрицательные отклонения (сокращение средней продолжительности жизни хвои у сосны, дефолиация мелких побегов в верхней части кроны у березы) не выходят за рамки флуктуаций, с другой стороны, когда эти отклонения сохраняются стабильно или усиливаются (Цветков, 1996).

При анализе фенотипической изменчивости одуванчика лекарственного *Taraxacum officinale* установлено, что с увеличением уровня загрязнения тяжелыми металлами и нефтепродуктами у особей уменьшалась длина и масса семян, возрастала доля недоразвитых семян (Савинов, 1998).

Как показало исследование причин летальных мутаций у растения *Arabidopsis thaliana* в районе московского района Строгино, увеличение их частоты характерно для мест, расположенных у свалок и рядом с автострадой (Абрамов, Шевченко, 1997). Авторы делают вывод о пригодности данного вида для индикации мутагенности химических соединений.

Известны примеры использования гербарных образцов растений для ретроспективного мониторинга загрязнения окружающей среды (Micieta, 1996). Данные анализа тетрад пыльцевых зерен вереска обыкновенного *Calluna vulgaris* за 100 лет в различных районах Словакии показали существенное увеличение в последние годы

образцов с недоразвитой пылью. При этом прослеживается положительная связь этого явления с ростом загрязнений.

П.В.Бедова (1997) проводила биоиндикацию речных экосистем бассейна Волги по содержанию в тканях моллюсков каротиноидов. Оказалось, что на умеренно загрязненных участках этот показатель имеет минимальное значение; с увеличением загрязнения растет и содержание каротиноидов. Обнаружена прямая зависимость между данным биотическим индикатором и концентрацией в воде нитратов, нитритов, солей аммония, сульфатов и железа.

Из ракообразных универсальным биоиндикатором загрязненности морской среды может служить амфипода *Ampelisca araucana* (Larrain et al., 1998). Пробы донных отложений, взятые в зоне сильного загрязнения залива Сан-Висенте (центральная часть Чили), продемонстрировали значительно большее количество мертвых раков, чем пробы с контрольных участков.

Выявлено увеличение плодовитости комнатных мух *Musca domestica* по мере удаления от источников техногенного загрязнения (Полякова, 1998). Мухи из относительно чистых пунктов наблюдения обладали также повышенной жизнеспособностью яиц.

Исследование ихтиофауны реки, испытывающей влияние фабрики по отбеливанию крафта, показало изменение некоторых морфологических и физиологических показателей у рыб, выловленных ниже сбросов фабрики (Gibbons et al., 1998a,б). У бычка-подкаменщика *Cottus gobio* фиксировали отклонения от нормы по упитанности, массе гонад, массе тела и печени (Gibbons et al., 1998a). У лососекуня *Percopsis omiscomaycus* отмечали снижение веса и длины тела, а также изменения некоторых биохимических параметров (Gibbons et al., 1998б).

В настоящее время все большее количество сторонников появляется у обобщенной оценки благополучия экосистемы путем интегрирования ответа на вопрос "здоровье" ее компонентов, представленных разными видами живых существ. Особенностью подобной методологии, названной авторами БИОТЕСТ (Захаров, Кларк, 1993; Захаров, 2000), является то, что исследуют организмы разных таксономических групп, а интегральным показателем их благополучия предлагают считать эффективность физиологических процессов, обеспечивающих нормальное развитие организма. В нормальных условиях организм реагирует на воздействие среды посредством бу-

ферных гомеостатических механизмов. Под воздействием неблагоприятных внешних воздействий эти механизмы могут быть нарушены. Такие нарушения гомеостаза могут наблюдаться до появления изменений, фиксируемых стандартными методами. Поэтому данная методология носит упреждающий, профилактический характер. В методологии БИОТЕСТА обычно используются 5 основных подходов к изучению организмов (Захаров, Кларк, 1993; Захаров, 2000): морфологический, генетический, физиологический, биохимический, иммунологический. Для получения надежной интегральной оценки состояния среды в целом БИОТЕСТ предлагает полнообъемную технологию применения, включающую четыре уровня интегрирования результатов:

- ◆ по всем методам в пределах каждого из 5 подходов;
- ◆ по всем подходам для каждого вида;
- ◆ по каждой группе видов опытных организмов;
- ◆ по экосистеме в целом.

БИОТЕСТ может быть использован как в отношении живых организмов, так и путем анализа музейных коллекций. Для последней цели пригодны морфогенетические подходы, позволяющие получать информацию о состоянии среды в прошлом.

Одним из методов морфологического подхода БИОТЕСТА является оценка уровня флуктуирующей асимметрии (ФА) билатеральных морфологических признаков растений и животных (Захаров и др., 2000; Гелашвили и др., 2001). Стабильность развития, т.е. способность организма функционировать без отклонений от нормы, есть самый чувствительный показатель состояния природных популяций. В свою очередь оценка ФА представляет собой простейший способ формализации степени этих отклонений. В качестве объектов исследования ФА используются древесные растения, насекомые и мелкие млекопитающие (наземные экосистемы) и рыбы и амфибии (водные экосистемы). При выборе конкретного показателя, характеризующего ФА не существует никаких ограничений — могут быть использованы как качественные, так и количественные показатели, включая меристические (число тех или иных признаков, например пятнышек слева и справа у божьей коровки) и пластические (линейные размеры признаков, например длина прожилок у листьев слева и справа). При анализе комплекса морфологических признаков предлагается использовать интегральный индекс стабильности развития. Для нескольких меристических признаков

он рассчитывается как среднее арифметическое количество асимметричных признаков у каждой особи, деленных на общее количество исследованных признаков. Если измеряются пластические признаки, интегральный индекс равен среднему арифметическому сумм относительных значений асимметрии по всем признакам у каждой особи. Относительное значение асимметрии в данном случае вычисляется как  $|L-R|/(L+R)$ , где L и R — размеры признака соответственно с левой и правой стороны. Была получена высокая степень корреляции между величиной флуктуирующей асимметрии пчелы медоносной *Apis mellifera* по четырем пластическим признакам жилкования переднего крыла и одному меристическому (число зацепок на заднем крыле) с качеством окружающей среды (Радаев, 2001).

Примером морфологического подхода к оценке состояния пресноводных экосистем может быть выявление различных морфологических aberrаций и патолого-морфологических отклонений у личинок рыб (Евланов и др., 1999). Трехлетнее исследование личинок карповых (лещ, густеры, красноперки, уклей, язя, плотвы, синца) и окуневых (окунь) показало наличие нарушения морфологии глаз (отсутствие глаз, раздвоенность глазного яблока, смещение хрусталика, недоразвитость глазного яблока, дефекты пигментации, опухоли в глазном яблоке), головы (отсутствие или недоразвитость жаберных крышек, «мопсовидная» голова, искривление и нижней нижней челюсти, недоразвитость верхней и нижней челюсти, деформация головы), плавников (отсутствие или недоразвитость плавников), хорды (искривление хорды, недоразвитость хвостового отдела), внутренних органов (отсутствие мозговых ганглиев, трехкамерный плавательный пузырь), нарушения в пигментации тела, нарушения в покровном эпителии (белые опухолевидные образования на голове и теле), нарушения мышечной ткани (некроз тканей, деформация сегментов). В зависимости от степени «тяжести» или летальности каждой из аномалий был присвоен балл от 1 до 5. В один балл оценивали легкие аномалии, которые, по всей видимости, не вызывают быстрой элиминации личинок. Самые «тяжелые» аномалии (например, отсутствие глаз) оценивали в 4-5 баллов. Все баллы для выборки личинок из данного района суммировали, и эту сумму делили на общее число личинок в пробе, получая значение индекса состояния популяции (ИСП). Авторы предлагают выделить три зоны экологического состояния пресноводных экосистем по величине ИСП: условная экологиче-

ская безопасность (ИСП менее 0.55), экологический кризис (ИСП = 0.55-2.2), экологическое бедствие (ИСП более 2.2).

Применительно к позвоночным животным и человеку удобным показателем ухудшения состояния экосистем может служить подверженность организмов определенным заболеваниям, которые индуцируются факторами окружающей среды. Возникли даже такие понятия как “медицинская экология” (см. например: Келлер, Кувакин, 1998) и “ветеринарная экология” (Уразаев и др., 1997), “экологическая патология” (Слепян, 1998). Так, Т.И.Моисеенко (1998) на примере оз. Имандра дана методика оценки качества вод и обоснованы информативные экотоксикологические критерии на основе клинической картины заболеваемости рыб. Часто состояние городских экосистем и урбанизированных территорий оценивается по уровням заболеваемости и смертности населяющих их человеческих популяций. Естественно, в расчет должны приниматься заболевания, связанные с употреблением загрязненной воды или пищи, с необходимостью дышать загрязненным воздухом. Хотя более широко следует говорить о связи здоровья социума с целым комплексом природных, техногенных и социогенных факторов (Падкин, 1996).

Регистрация респираторных заболеваний и замеры уровней физико-химических факторов в гг. Лондоне, Амстердаме, Роттердаме, Париже и Милане показали достоверную зависимость количества соответствующих обращений к врачу от концентрации озона в атмосфере (Spix et al., 1998). Установлено также влияние целого ряда факторов окружающей среды на такие показатели как функционирование сердечно-сосудистой системы, нарушение электрической деятельности сердца, возникновение гипертонических кризов и приступов стенокардии (Севостьянова, 1997), уровни репродуктивных потерь (Димитриев и др., 1998). Наиболее же достоверной представляется оценка состояния антропоных экосистем, базирующаяся на совокупном анализе нескольких показателей (Селезнев, 1997; Борисов, 1999): средней и относительной продолжительности жизни, среднего возраста, уровня жизни (хотя этот параметр требует выработки соответствующих критериев), а также репродуктивной функции, заболеваемости, медико-географического статуса, физического развития.

Примером оценки воздействия некоторых компонентов окружающей среды может служить показатель продолжительности жизни человека. По данным ВОЗ и Минсельхозпрода РФ о влиянии радиоактивного излучения на организм человека ус-

тановлены количественные соотношения между получаемой дозой и средней продолжительностью жизни (СПЖ) (Ветров, Хрупачев, 1998).

#### 4.2.7. Критерии выбора адекватного биологического индикатора

Как было показано в разделах 4.2.1-4.2.5 для биоиндикации могут быть использованы численности или биомассы выделенных групп организмов в изучаемом местообитании; характеристики продуктивности; параметры распределения организмов по размерам, биомассе, группам численности; индексы разнообразия; показатели встречаемости организмов в местообитаниях с различной обеспеченностью питательными веществами или с различной степенью загрязненности (индексы сапробности) и многие другие. Соответственно, были рассмотрены методы, позволяющих оценивать состояние природных экосистем по различным показателям входящих в их состав сообществ и отдельных видов. Можно ли составить некую классификацию этих методов, исходя из их эффективности, объективности, уместности их экстраполяции на всю экосистему в целом и т.д.? Очевидно можно, если провести исследование сопряженности между оценкой состояния и значениями абиотических факторов (см. раздел 3.2.1). Тогда из всех сравниваемых биологических индикаторов мы должны будем выбрать те, для которых отклонение от нормы наиболее достоверно связано с ухудшением качества окружающей среды по как можно большему числу показателей. Однако может существовать и иной подход к выбору индикаторной характеристики биоценоза. Согласно этому подходу, устанавливать параметры нормального состояния экосистемы и некоторого отклонения от этой нормы нужно в применении к определенным практическим нуждам человека (обеспеченности пищей, чистой водой, территориями, предназначенными для рекреационных целей и т.д.). Именно в этом и состоит суть разрабатываемого подхода к контролю природной среды — не существует единой, раз и навсегда закрепленной, нормы экологического состояния. Например, необходимо помнить, что в принципе не существует «нормальных» агроэкосистем и потому «норму» определяет сам человек расчетным путем, исходя из представлений об экологическом императиве (Хазиахметов, 2002). «Нормой» является то состояние агроэкосистемы или ее элемента, которое представляет устойчивое состоя-

ние агроресурсов — почв, флористического состава и продуктивности. Можно говорить лишь об относительной норме, установленной для данной части биоценоза и действительной в течение ограниченного промежутка времени.

В том случае, если стоит задача оценить экологическое состояние речной экосистемы, один исследователь выберет для этого индекс сапробности фитопланктона по Пантле и Буку, другой — биотический индекс зообентоса по Вудивиссу, третий — индекс разнообразия сообщества зоопланктона по Шеннону, четвертый — параметры ранговых распределений сообщества перифитона. Каждый из них затем займется диагностикой и нормированием, и каждый будет прав, получив в итоге экологически допустимые уровни факторов среды, потенциально опасные для специфического компонента биоценоза.