

Сергей Николаевич ГАШЕВ —
зав. кафедрой зоологии и ихтиологии
Тюменского государственного университета,
доктор биологических наук, профессор

УДК 573.7: 574.4: 576.8: 591.4: 599.3 (571.12)

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ИНТЕГРАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ДЛЯ ОЦЕНКИ ИХ СОСТОЯНИЯ И УСТОЙЧИВОСТИ

Введение

Оценка состояния и устойчивости сообществ организмов в условиях воздействия различных возмущающих факторов (в том числе антропогенных) является одной из главных задач мониторинга экологических систем. Следует строго различать понятия «устойчивость» и «стабильность» экологической системы. Эти термины не имеют, например, строгих англоязычных аналогов, что усложняет понимание феномена учеными разных стран. Устойчивость экологических систем в нашей интерпретации является их внутренним свойством («способность к стабильности» — *«the ability to stability»*), тогда как стабильность системы (*«the stability»*) выступает как характеристика состояния системы во времени или пространстве и является натурным проявлением свойств экосистемы (в т. ч. устойчивости, которая проявляется как способность системы сохранять стабильность) при определенных условиях внешней среды [1]. При этом устойчивость системы должна дифференцированно оцениваться на каждой стадии ее онтогенеза (по сравнению с «возрастной» нормой), с учетом самого хода этого онтогенеза системы, что снимает мнимое методологическое противоречие в термине «устойчивое развитие». При решении методологических проблем экологического мониторинга одним из ключевых вопросов является выбор показателей (критериев), которые могут быть использованы для оценки состояния окружающей среды. Унифицированные требования к «вектору состояния» экологических систем и к окружающей среде в целом отсутствуют [2]. Одним из наиболее часто применяемых критериев является устойчивость экологических систем, определяемая через различные функциональные характеристики [3, 4, 5, 6, 7, 8 и др.]. Многие вполне справедливо связывают устойчивость систем с их биологическим разнообразием [9] — индексом биологического разнообразия Шеннона (H) [10; 11], понимая под ним характеристику, противоположную энтропии [12]. Известно, что индекс устойчивости системы, например, в продукционной гидробиологии определяется по формуле: $U=0.045e^{0.51H}$, где e — основание натурального логарифма, а H — индекс биологического разнообразия Шеннона [13].

Ю. Н. Литвинов [14] для наглядной оценки устойчивости предлагает использовать пиктографики усредненных значений индексов видового разнообразия и выравненности Шеннона и Симпсона. Все эти показатели, безусловно, могут быть использованы, но лишь *при прочих равных условиях* и только как *одни из прочих* характеристик экосистемы, отражающих ее способность сохранять прежнее состояние под действием тех или иных факторов (резистентная устойчивость) или возвращаться в исходное состояние после снятия действия этих факторов (упругая устойчивость) [1]. Для оценки степени антропогенного воздействия

на экосистемы нами предлагается использовать не столько популяционные показатели отдельных доминирующих видов или видов-индикаторов (наиболее чувствительных к тому или иному фактору), сколько показатели сообществ млекопитающих (консументов разных порядков) исследуемых территорий в сравнении с контролем, как наиболее объемно отражающие состояние экосистемы. При этом подходе учитывается не только видоспецифичность, но и взаимозаменяемость элементов в системе [15].

При проведении мониторинговых исследований сообществ организмов и, в частности, мелких млекопитающих (например, под воздействием антропогенных факторов) удобно и необходимо использовать неких *интегральных* показателей, отражающих качественный состав, структурные и функциональные особенности этих сообществ, включая и стадию сукцессии, на которой они находятся в настоящий момент, ибо сукцессионная составляющая, по справедливому мнению С. В. Пучковского [16], является одной из объективных причин периодического снижения устойчивости экосистем. Такая оценка состояния биогеоценоза должна, по мнению ряда специалистов, основываться на сумме нормализованных индексов состояния отдельных диагностических признаков с учетом их значимости при агрегировании [17]. В результате обоснованной агрегации отдельных показателей мы можем существенно сократить количество окончательных параметров, что позволит не только упростить процессы математического моделирования и экологического прогнозирования, но и сделает более понятными результаты исследований для управляющих работников в области природопользования и охраны природы.

Материалы и методы исследования

Практические работы по оценке состояния сообществ мелких млекопитающих под воздействием различных антропогенных факторов проводятся нами с 1985 г. на территории Тюменской области. Исследованиями охвачены все природные зоны и подзоны области. Изучено влияние на сообщества мелких млекопитающих таких факторов, как нефтяное загрязнение [18], механическое повреждение почвенно-растительного покрова в результате газодобычи [19], пирогенные факторы в факельных зонах нефтепромыслов [20] и во время лесных пожаров [21], промышленные рубки леса [22], электромагнитные поля ВЛЭП [23], урбанизация [24], рекреация [25], сельскохозяйственное производство [26], периодическая дератизация [27] и др. В ходе исследований рассмотрено большое количество различных показателей состояния сообществ мелких млекопитающих и популяций отдельных видов, оценена их информативность. Одной из главных целей работы являлось выработать единый обобщенный показатель благополучия сообщества (SSS). Возможность использования предлагаемых показателей в данной статье рассматривается на примере сообществ млекопитающих нефтезагрязненных территорий Среднего Приобья и залежных земель юга Тюменской области. В Среднем Приобье заложено 77 пробных площадей (не считая контроля), отработано более 13250 ловушко-суток, отловлено более 1200 зверьков, относящихся к 25 видам. На сельскохозяйственных землях лесостепных районов области заложено 43 пробных площади, отработано 9380 ловушко-суток, отловлено более 1100 зверьков 18 видов мелких млекопитающих.

Результаты и обсуждение

Исходя из функциональной значимости отдельных показателей, нами предполагается использовать в формуле интегрального показателя такие частные параметры, которые отражают основные структурные и функциональные осо-

бенности сообщества млекопитающих. В качестве последних в обязательном порядке должны быть рассмотрены показатели, отражающие видовой состав и соотношение видов в сообществе, количество особей каждого вида и качественные биологические особенности отдельных видов в плане их индивидуальной устойчивости к возмущающему фактору. Для каждого i -го вида в сообществе мелких млекопитающих предполагается вычисление индекса индивидуальной антропогенной адаптированности (I_i), который можно определить по формуле: $I_i = 100 / [A + B + K\gamma + ((C + E) / 2)]$ [28], при этом все виды должны быть разнесены по градациям 5 шкал: 1) индекса K - γ -ориентированности вида ($K\gamma$) (от γ -стратегов через γ -ориентированных, γ - K -стратегов и K -ориентированных видов к K -стратагам — 1, 2, 3, 4 и 5 баллов, соответственно); 2) степени антропофобии (A) (от эвсинантропов через синантропов, антропофилов и «нейтралов» к антропофобам — от 1 до 5 баллов); 3) степени консументии (B) (от поедателей семян и плодов через поедателей вегетативных частей растений, всеядных и поедателей беспозвоночных к плотоядным — от 1 до 5 баллов); 4) предпочитаемой влажности (C) и 5) закрытости (E) местообитаний (от сухого через влажное к мокрому и от открытого через полуоткрытое к закрытому — 1, 2 и 3 балла в каждой). Эта классификация и расчет индивидуальных индексов выполнены нами для млекопитающих Западной Сибири (данные сведены в специальные таблицы) [28], но могут быть рассчитаны исследователями и самостоятельно для других районов работ. На основании этих индексов (I_i) и обилия конкретных видов (n_i) в сообществе млекопитающих, рассчитываются его оригинальные экологические характеристики: показатель эвсинантропии I_s — $I_s = (\sum(ES_i * I_i)) / (\sum(n_i * I_i))$, где ES_i — численность каждого i -го эвсинантропного вида, e $n_i = N$, где N — общее обилие зверьков; индекс антропогенизации I_a — $I_a = (\sum(ES_i * I_i) + \sum(S_i * I_i)) / (\sum(n_i * I_i))$, где S_i — численность каждого i -го синантропного вида; показатель антропофилии I_f — $I_f = (\sum(ES_i * I_i) + \sum(S_i * I_i) + \sum(FI_i * I_i)) / (\sum(n_i * I_i))$, где FI_i — численность каждого i -го антропофильного вида; индекс естественности I_e — $I_e = (\sum(NT_i * I_i) + \sum(FO_i * I_i)) / (e(n_i * I_i))$, где NT_i — численность видов-«нейтралов», FO_i — антропофобов; показатель ранимости I_r — $I_r = (\sum(FO_i * I_i)) / (\sum(n_i * I_i))$. На основе этих показателей рассчитывается индекс антропогенной адаптированности для всего сообщества мелких млекопитающих: $IAA = (I_f - I_r) / I_e * 100\%$ (но при $I_e = 0$ IAA принимается равным 100%). Это — интегральная характеристика сообщества. Она будет тем выше, чем больше в сообществе видов из групп эвсинантропов, синантропов и антропофилов с более высокими индивидуальными индексами I_i и чем меньше в сообществе «нейтралов» и антропофобов. В. С. Смирнов в личном отзыве на нашу работу вместо I_i предложил использовать $\ln I_i$, чтобы избавиться от асимметрии в распределении индекса. Мы считаем это излишним, так как этот показатель в нашей интерпретации является величиной не вероятностной, ни по происхождению, ни по дальнейшему использованию, а разница по логарифмированному показателю менее рельефна.

Общая устойчивость сообщества (сумма упругой и резистентной составляющих) основывается на термодинамических особенностях системы и может быть рассчитана по формуле: $U = 0.09e^{(D(2G+3T)/G)} + 0.9D(1+K/R)$ [1, 28], где первое слагаемое — упругая устойчивость ($U_u = 0.09e^{(D(2G+3T)/G)}$), а второе — резистентная ($U_r = 0.9D(1+K/R)$); $e = 2.718$ — основание натурального логарифма, $D = 1 - \sum(n_i/N)$ — индекс видового разнообразия Симпсона; использование его по сравнению с индексом Шеннона придает меньший вес редким видам, что, исходя из постулата «избыточности систем» [16] за счет шунтирующих связей, на наш взгляд, позволяет не переоценивать их роль в устойчивости системы, $R = (V-1)/\lg N$ —

видовое богатство, V — число видов, N — общее число особей, T — стадия сукцессии экосистемы (при $0 < T < 0.2$ имеет место пионерное сообщество, при $0.2 < T < 0.3$ — молодое, при $0.3 < T < 0.5$ — переходное, при $0.5 < T < 0.9$ — зрелое, а при $T=1$ — климаксное), K — коэффициент «вязкости» среды, G — коэффициент «упругости» среды, последние два показателя должны быть определены для каждой природной зоны или подзоны Земли или конкретного региона (для Западной Сибири сведены нами в специальные таблицы [28]).

Нетрудно заметить, что при «нулевом» сообществе (т. е. при отсутствии видов на данной территории) устойчивость его не равна нулю, а составляет минимальную величину, равную 0.09. Это так называемая «устойчивость пустоты», для преодоления которой также требуются усилия и энергетические затраты.

Важными являются показатели, отражающие половую и возрастную структуры популяций и сообщества мелких млекопитающих в целом. Предлагаемый нами показатель консервативности (IKV) складывается из долей наиболее консервативных групп в популяциях мелких млекопитающих: самок и зимовавших зверьков — $IKV = (FE/N) + (ZZ/N)$, где FE — количество самок, а ZZ — количество зимовавших зверьков. Репродуктивные процессы, во многом определяющие дальнейшую судьбу популяций отдельных видов и сообщества, предлагается оценивать показателем успешности размножения (URZ), выражаемым как процент от того количества детенышей, которое потенциально могли бы произвести 100 самок в данных услови-

ях за одну генерацию: $URZ = \left\{ \left[\frac{BS}{FE} 100 \left(\left(\frac{EM}{BS} 100 \left(100 - \frac{RE}{EM} 100 \right) \right) / 100 \right) \right] / \left[\frac{EM}{BS} 100 \right] \right\} * 100$,

где

- BS — количество беременных самок;
- FE — общее количество самок в сообществе;
- EM — общее количество эмбрионов;
- RE — количество резорбирующих эмбрионов.

И наконец, важным показателем, на наш взгляд, является территориальная структура сообщества, которую мы оцениваем показателем агрегированности. Показатель агрегированности вслед за Ю. Одумом [29] предлагается вычислять по формуле: $AG = d/m$, где m — среднее арифметическое значение обилия особей на изучаемой площади (по отдельным площадкам), d — дисперсия. Однако напомним, что увеличение агрегированности организмов может вызываться как локальным увеличением обилия зверьков при общей постоянной численности за счет улучшения условий обитания в этих отдельных локусах, так и за счет снижения общего обилия при сохранении зверьков только в некоторых участках территории, более благоприятных при данных (в общем-то неблагоприятных) условиях. Именно с учетом второго случая нами для оценки качества среды предлагается показатель «плохой» агрегированности: $BAG = AG/N$ [30].

После индексации описанных выше параметров может быть предложен интегральный показатель. Этот обобщенный показатель благополучия сообщества мелких млекопитающих (SSS) складывается из индексированных параметров сообщества и может быть определен, например, по формуле:

$$SSS = U + 0.1 IKV + 0.01 IAA + 0.01 URZ + (0.1/BAG).$$

На рассмотренных нами сообществах мелких млекопитающих получены результаты, свидетельствующие об адекватности использованных параметров.

При этом видно, что по реакции на различные по характеру антропогенные воздействия обобщенный показатель благополучия сообществ ведет себя сходным образом, не проявляя специфичности, что, учитывая определенные методо-

логические требования к критериям показателей состояния, свидетельствует о широкой возможности использования его при экологическом мониторинге.

Обобщенный показатель благополучия в сообществах мелких млекопитающих нефтезагрязненных земель закономерно увеличивается от участков с сильным загрязнением к контрольным территориям, где превышает первый почти на порядок. В исследованных же сообществах мелких млекопитающих на сельскохозяйственных землях — достоверно увеличивается от молодой залежи к старой, при этом на целине он почти в 3 раза выше, чем в среднем на залежных участках.

Из показателей, связанных с термодинамическими и информационными свойствами исследуемых систем, безусловно, выделяется общая устойчивость сообществ мелких млекопитающих, определяемая видовым разнообразием и видовым богатством, но не оценивающая качественный состав видов в сообществе. Этот показатель в значительной степени определяет и величину обобщенного показателя благополучия (особенно в устойчивых сообществах). Коэффициенты корреляции общей устойчивости (U) со степенью нефтяного загрязнения и стадией восстановления распаханых ранее земель соответственно составляют $0,99 \pm 0,07$ и $0,94 \pm 0,24$.

Из промежуточных показателей состояния сообществ мелких млекопитающих нефтезагрязненных и залежных земель, учитывающих специфику видового состава животных, хорошо зарекомендовал себя индекс антропогенной адаптированности, который по результатам дисперсионного анализа на 74,3 и 65,5 % определяется действием соответствующих исследуемых факторов. При этом коэффициенты корреляции IAA и SSS с действующими факторами составляют соответственно $0,82 \pm 0,40$ и $-0,99 \pm 0,06$ при нефтяном загрязнении; $-0,88 \pm 0,33$ и $0,95 \pm 0,23$ при восстановлении залежных земель.

Показатель для определения качества среды по данному параметру (DSSS) в мониторинговом режиме может быть определен по формуле: $DSSS = (\Delta X / X_{\phi}) * 100\%$, где ΔX — отклонение значения данного параметра от фонового (контрольного или исходного), X_{ϕ} — фоновое значение параметра. В нашем случае отклонение обобщенного показателя благополучия сообщества мелких млекопитающих от контроля составляет, например, 86,8% при сильном нефтяном загрязнении и 41,3% — при слабом. На 77,7% отклоняется от фона обобщенный показатель благополучия сообщества мелких млекопитающих на сельскохозяйственных полях с посевами зерновых.

Заключение

Таким образом, в нашей работе предлагается комплекс показателей, определяющих состояние сообществ млекопитающих, сформированный из ряда адекватных и репрезентативных параметров. Вводится обобщенный показатель благополучия сообщества мелких млекопитающих, интегрирующий в себе индексированные значения 6 из указанных выше вспомогательных показателей. Настоящий подход апробирован нами на сообществах мелких млекопитающих разных природных зон Тюменской области, находящихся под влиянием различных антропогенных факторов. Обобщенный показатель благополучия сообщества зарекомендовал себя как вполне адекватный, чувствительный и неспецифический, что позволяет рекомендовать его для использования в системе экологического мониторинга.

Для автоматизированного расчета предложенных показателей разработаны авторские программы на языке GW BASIC («Mammalia», «STATAN») и в MS Excel («Рабочее место териолога»), в которых имеются все исходные и

расчетные значения констант и гибкая система подставляемых переменных для сообществ мелких млекопитающих Западной Сибири. Для других регионов эти показатели легко вычисляются по предложенным формулам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гашев С. Н. Устойчивость экологических систем // Региональные проблемы прикладной экологии. Белгород: БГУ, 1998. С. 132.
2. Бейм А. М., Павлов Б. К., Брусилковский П. М. и др. Приемы прогнозирования экологических систем. Новосибирск: Наука, 1985. 128 с.
3. Глазовская М. А. Принципы классификации почв по их устойчивости к химическому загрязнению // Земельные ресурсы мира, их использование и охрана. М., 1978. С. 5.
4. Глазовская М. А. Ландшафтно-геохимические основы фонового мониторинга природной среды. М.: Наука, 1989. 326 с.
5. Крауклис А. А. Проблемы экспериментального ландшафтоведения. Новосибирск: Наука, 1979. 157 с.
6. Пых Ю. А. Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики. М.: Наука, 1983. 183 с.
7. Рюмин В. В. Динамика и эволюция южно-сибирских геосистем. Новосибирск: Наука, 1988. 23 с.
8. Семенов Ю. М., Мартынов А. В. Ландшафтные подходы к обоснованию норм техногенных воздействий на геосистемы // География и природные ресурсы. 1994. № 1. С. 15.
9. Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния природной среды. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 375 с.
10. Коган А. Б., Наумов Н. П., Режабек В. Г., Чораян О. Г. Биологическая кибернетика. М.: Высшая школа, 1972. 384 с.
11. Алимов А. Ф. Биоразнообразие как характеристика структуры сообщества // Известия АН, серия биологическая, 1998. № 4. С. 434.
12. Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М.: Мир, 1971. 464 с.
13. Алимов А. Ф. Продукционная гидробиология. М., 1989. 152 с.
14. Литвинов Ю. Н. Влияние факторов различной природы на показатели разнообразия сообществ мелких млекопитающих // Успехи современной биологии, 2004. Т. 124. Вып. 6. С. 612.
15. Гашев С. Н. Экологические характеристики сообществ млекопитающих // М-лы конф. «Биологическое разнообразие животных Сибири». Томск: ТГУ, 1998. С. 128.
16. Пучковский С. В. Эволюционная экология: научные основы стратегии устойчивого развития // Биологическая наука и образование в педагогических вузах. Новосибирск: НГПУ, 2005. Вып. 4. С. 3.
17. Пых Ю. А., Малкина-Пых И. Г. Об оценке состояния окружающей среды. Подходы к проблеме // Экология. 1996. № 5. С. 323.
18. Гашев С. Н. Влияние нефтяных разливов на фауну и экологию мелких млекопитающих Среднего Приобья // Экология. 1992. № 2. С. 40.
19. Арефьев С. П., Гашев С. Н., Степанова В. Б., Фаттахов Р. Г., Шарапова Т. А., Степанов С. И. Природная среда Ямала. Т. 3. Биоценозы Ямала в условиях промышленного освоения. Тюмень: ИПОС СО РАН, 2000. 136 с.
20. Гашев С. Н., Казанцева М. Н., Соромотин А. В., Рыбин А. В. Влияние факелов на биогеоценозы Среднего Приобья // Бюллетень МОИП, 1994. Т. 99. Вып. 1. С. 3.
21. Гашев С. Н., Поляков М. В., Казанцев А. П., Казанцева М. Н., Арефьев С. П., Соромотин А. В. Лесовозобновление на крупных гарях в средней тайге Западной Сибири // Леса и лесное хозяйство Западной Сибири. Тюмень: ТЛОС ВНИИЛМ, 1998. Вып. 6. С. 106.
22. Гашев С. Н. Состояние фауны мелких млекопитающих Среднего Приобья // Биоразнообразие Западной Сибири — результаты исследований. Тюмень: ИПОС СО РАН, 1996. С. 9.
23. Пахомова Л. В., Гашев С. Н. Влияние воздушных линий электропередач на сообщества мелких млекопитающих // М-лы международ. совещания «Териофауна России и сопредельных территорий», Москва: ВТО РАН, 2003. С. 91.

24. Гашев С. Н., Иванова Е. А., Муканова А. А. Фауна и экология наземных позвоночных г. Тюмени // Проблемы общей биологии и прикладной экологии. Саратов: СГУ, 1997. С. 44.
25. Доний Е. А., Гашев С. Н. Влияние рекреации на сообщества мелких млекопитающих // Тез. 2 Всерос. конф. «Проблемы региональной экологии». Новосибирск: СО РАН, 2000. С. 54.
26. Гашев С. Н., Сазонова Н. А. Интегральные показатели состояния и устойчивости сообществ млекопитающих для оценки степени антропогенного воздействия // Вестник ТюмГУ. Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2002. Вып. 4. С. 71.
27. Гашев С. Н., Сиваченко Т. Г. Экология домового мыши в условиях периодической дератизации // М-лы Международ. науч.-практич. конф. «Экология фундаментальная и прикладная: проблемы урбанизации». Екатеринбург: Изд-во УрГУ, 2005. С. 89.
28. Гашев С. Н. Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области). Тюмень: ТюмГУ, 2000. 220 с.
29. Одум Ю. Экология. В 2-х тт. М.: Мир, 1986. 328 и 376 с.
30. Гашев С. Н. Показатель «плохой» агрегированности в оценке качества среды обитания животных // Териологические исследования. Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 2002. С. 131.

Оксана Николаевна ЖИГИЛЕВА —
доцент кафедры экологии и генетики,
кандидат биологических наук

Дина Николаевна КРАВЧЕНКО —
выпускница биологического факультета

Татьяна Борисовна БОЛОТОВА —
выпускница биологического факультета

Тюменский государственный университет

УДК 576.895

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЦЕСТОД СЕМЕЙСТВА HYMENOLEPIDIDAE — ПАРАЗИТОВ ГРЫЗУНОВ

АННОТАЦИЯ. Представлены данные о пространственной и экологической изменчивости морфологических признаков и варибельности белковых локусов трех видов цестод семейства *Hymenolepididae* — паразитов грызунов Западной Сибири.

The paper presents data on space and ecological variability of morphological characteristic and of the variability of proteins loci of three cestode species — of the parasites of rodents of Western Siberia.

Введение

Цестоды сем. *Hymenolepididae* относятся к широко распространенным паразитам грызунов. Ранее считалось, что они имеют широкую специфичность в отношении хозяев. В настоящее время показано, что виды имеют узкую гостальную приуроченность [1]. В частности, паразитов мышей ранее относили к виду *Hymenolepis diminuta*, сейчас установлено, что это специфичный паразит крыс. Систематическое положение мышинных паразитов до сих пор остается неясным. У грызунов, обитающих на территории Тюменской области, встречаются такие представители сем. *Hymenolepididae* как *Hymenolepis* sp., *Rodentolepis microstoma* Dujarbin, 1845 и *Arostrilepis (Hymenolepis) horrida* (Linstow, 1901) Mas-Coma