

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 3, 2021

Концепция морфониши в эволюционной экологии <i>А. Г. Васильев</i>	163
Анализ экологических сетей многокомпонентных сообществ микроорганизмов: возможности, ограничения, потенциальные ошибки <i>В. С. Микрюков, О. В. Дуля, Г. А. Лиходеевский, Е. Л. Воробейчик</i>	179
Экосистемный обмен диоксида углерода и влаги в сосняке бруснично-лишайниковом восточно-европейской средней тайги <i>С. В. Загирова, О. А. Михайлов</i>	193
Экотопическая приуроченность неморальных реликтовых видов растений на хребте Хамар-Дабан (юг Восточной Сибири) по данным сеточного картирования <i>В. В. Чепиного, М. В. Протопопова, В. В. Павличенко, С. В. Дудов</i>	205
Анализ смещения фенодат у птиц как индикаторов климатогенных изменений <i>А. А. Зорина, Е. А. Шуйская</i>	217
Изменчивость усачей комплекса <i>Barbus intermedius</i> в трех озерах Эфиопии: дифференциация особей генерализованной формы по признакам, связанным с разделением пищевых ресурсов. Метод корреляционных плед <i>А. Н. Мироновский</i>	225
Цианобактерии как источник питания беспозвоночных: результаты модельного эксперимента <i>Н. А. Березина, А. В. Тиунов, С. М. Цуриков, С. А. Курбатова, Л. Г. Корнева, О. С. Макарова, С. Н. Быкова</i>	234

КОНЦЕПЦИЯ МОРФОНИШИ В ЭВОЛЮЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ

© 2021 г. А. Г. Васильев*

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

**e-mail: vag@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 01.04.2020 г.

После доработки 26.11.2020 г.

Принята к публикации 09.12.2020 г.

Представлена эволюционно-экологическая концепция морфониши (morphoniche) как части многомерной экологической ниши, характеризующая пределы фенотипической пластичности особей, ценопопуляций и таксоценов в морфопространстве. Феном — морфофункциональная оболочка особи — базовая часть ее индивидуальной экологической ниши и многофункциональный “биоинструмент”, выполняющий в популяции и сообществе генеративные, трофические и средообразующие функции. Он характеризует морфологический облик особи и служит ее индивидуальной морфонишей. Геометрическая морфометрия позволяет соотнести морфониши в общем морфопространстве, оценить сопряженные морфогенетические реакции особей на изменения аут- и синэкологических факторов. Эпигенетическая система популяции параметризует потенциальное морфопространство, ограничивая веер допустимых инвариантов морфогенеза. Объем морфопространства популяции, отражая морфогенетические реакции на диапазон локальных экофакторов, позволяет оценить ее реализованную морфонишу. При многолетнем анализе реализованных морфониш оценивается потенциальная популяционная морфониша. Часть сообщества (таксоцен) — ценопопуляции близких симпатрических видов — формирует модель ценотипической морфониши. Соотношения объемов реализованных и потенциальных морфониш позволяют оценить адаптивный модификационный потенциал, индекс оптимальности реализованных морфониш особей, ценопопуляций и таксоценов, выявить границы их фенотипической пластичности и риск эволюционно-экологического кризиса.

Ключевые слова: эволюционная экология, экологическая ниша, феном, популяция, изменчивость, морфопространство, геометрическая морфометрия

DOI: 10.31857/S0367059721030094

Эволюционная экология к середине XXI в. может занять одно из центральных мест в биологии в связи с необходимостью прогнозирования быстрых перестроек биоты, вызванных антропогенными, климатогенными и биотическими изменениями среды [1, 2]. Высока вероятность возникновения к концу XXI в. глобального и региональных биоценологических кризисов на фоне общего снижения биоразнообразия [3–5]. Поэтому обсуждается необходимость пересмотра эволюционно-экологических представлений на основе возникшей в начале XXI в. концепции расширенного эволюционного синтеза — РЭС (Extended Evolutionary Synthesis — EES) [6–8]. Концепция РЭС основана на новом понимании роли эпигенетической изменчивости и наследственности — трансгенерационного наследования стресс-индуцированных эпигенетических изменений, связанных с процессом развития, в быстрых перестройках морфогенеза [9, 10]. РЭС дополнен теорией конструирования ниши — ТКН (Niche Construction Theory — NCT) [11], согласно кото-

рой организмы способны активно изменять условия индивидуальной и групповой среды, в том числе путем постройки гнезд, ловчих сетей, нор, коконов, а также изменять морфогенез, поведение особей и процессы средообразования. Это влияет на условия жизни и развитие особей последующих поколений и на другие виды, изменяя вектор и степень давления отбора, превращая “конструирование ниши” в особый эволюционно-экологический фактор [11].

Поскольку новая эпигенетическая трактовка механизмов эволюции в русле РЭС допускает быстрые эволюционно-экологические перестройки за относительно короткие исторические времена [8–10, 12], то появляется возможность выявлять и прогнозировать микроэволюционные и другие быстрые морфогенетические изменения компонентов биоты. Ключевой аспект прогнозирования ожидаемых ценологических кризисных явлений — разработка новых подходов к количественной оценке и методологии мониторинга экологических ниш. Такой мониторинг должен

быть основан на выявлении пределов фенотипической пластичности [13, 14] и устойчивости иерархических биосистем в измененных условиях.

Применение методов геометрической морфометрии [15–18] дает возможность отдельно анализировать изменчивость размеров и формы объектов, а также допускает морфогенетическую трактовку выявляемых различий [17, 19, 20]. Данный подход позволяет изучать в общем морфопространстве сопряженную морфогенетическую изменчивость разных по размерам видов, оценивая их сопряженную реакцию на изменение факторов среды [20]. Один из таких вероятных подходов, с моей точки зрения, должен быть связан с концепцией морфологической ниши – морфониши (МН) (*morphoniche* – MN).

Цель настоящего исследования – попытка построения эволюционно-экологической концепции морфониши, характеризующей пределы фенотипической пластичности особей, ценопопуляций и сообществ (таксоценов) на основе методов геометрической морфометрии. Особое внимание посвящено разработке общей методологии и конкретных способов оценки соотношений морфопространств, занятых морфонишами особей, ценопопуляций и таксоценов, а также их изменений в разных условиях.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША И ЕЕ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Хорошо известны классические представления Дж. Гринелла, предложившего понятие экологической ниши (ЭН) как местообитания [21], а также Ч. Элтона [22], рассматривавшего ЭН как функциональный потенциал вида. Дж. Хатчинсон [23] сформулировал представление о многомерной нише вида, характеризующей пределы толерантности вида к факторам (условиям и ресурсам) среды. С этих позиций комплекс требований вида к условиям среды представляет собой сочетание всех условий и ресурсов, которые необходимы для его существования и выживания, а результаты многомерной ординации состояний особи или популяции в пространстве всех необходимых ресурсов/условий можно представить в виде гиперобъема в гиперпространстве. Дж. Хатчинсон развил также представления о фундаментальной и реализованной нишах [24]. Под фундаментальной нишей он понимал максимально возможный гиперобъем, характеризующий весь комплекс состояний факторов, ограничивающий выживание особей вида. Реализованная ниша представляет собой меньший (или теоретически равный) гиперобъем в пределах фундаментальной, который осуществлен в конкретных условиях биотического окружения. Исходя из этого максимально возможную

реализацию ЭН иногда еще определяют как потенциальную нишу [25]. Очевидно, что при изучении сообщества необходимо рассмотрение ЭН всех его видовых компонентов в общем “нишевом пространстве” [см. 25, 26].

Традиционно ЭН является категорией, обусловленной самим видом, а не характеристикой среды его обитания [27, 28]. Свободные ниши не существуют, имеются лишь свободные ресурсы, которые могут освоить виды при формировании у них адаптаций, т.е. реализованных ниш. Исчезновение (вымирание) вида ведет и к исчезновению в сообществе его ниши. При этом биоценоз “предоставляет” ценопопуляциям синтопных видов экологические лицензии (ЭЛ) – потенциально доступные местообитания, включающие необходимые условия и ресурсы, которые могут быть свободными или частично использованы другими видами. Термин ЭЛ был предложен К. Гюнтером [29], но его более содержательная трактовка дана В.Ф. Левченко и Я.И. Старобогатовым [27, 30]. Это решило коллизию потенциально “свободной ниши” при замене ее “свободной лицензией”. В.Ф. Левченко указал, что ЭЛ – вакантная “должность” вида [27], тогда как по Ю. Одуму ФН – “профессия” вида [26]. ЭЛ служит той потенциально доступной, “свободной” частью среды обитания, которую может освоить и занять ЭН вида. Концепция ЭЛ принципиально важна для теории ЭН, но, к сожалению, почти не рассматривается экологами и эволюционистами [31].

Одна из догм экологии сообществ – принцип конкурентного исключения (*competitive exclusion*) Г.Ф. Гаузе и Т. Парка [32, 33], согласно которому два экологически близких вида-конкурента не могут продолжительно сосуществовать в одном и том же месте (биотопе, локалитете). Данный принцип определяет основной механизм дифференциации ниш, снижающий внутри- и межвидовую конкуренцию. При изучении островных сообществ были сформулированы принципы конкурентного высвобождения (*competitive release*) ниш (расширения ниш при исчезновении конкурентов) [34, 35], лимитирующего сходства (*limiting similarity*), сортировки (*species sorting*) и упаковки видов (*species packing*) [36, 37]. Понятие ЭН является ключевым в экологии сообществ, тесно связано с проблемой конкуренции и ее ролью в организации сообществ, а также механизмов (правил) их сборки (= ассемблирования – *assemblage*), включая влияние экологических фильтров (*ecological filtering*) [14, 37, 38], и продолжает быть предметом дискуссий. Известно противостояние двух школ – детерминистов [39, 40] и стохастиков [41–43]. Дискуссия привела к пересмотру методологических подходов, использованию нулевых моделей в биологически корректной форме [42, 43], коррекции ряда правил сборки сообществ [42–44] и внедрению методов многомер-

ной статистики [31, 45, 46] при тестировании гипотез о процессах ассемблирования сообществ, оценки конкурентных отношений [47], а также перекрывания и дифференцировки ниш [48, 49]. Многообразие различных представлений в конце XX в. об ЭН и роли конкуренции в организации и структурировании сообществ, а также возможности применения морфологических методов для характеристики ЭН проанализированы в обзорах [50–52].

При анализе процесса сборки (ассемблирования) сообществ и формировании ЭН видов обычно принято учитывать соотношение конкуренции и экологической или биотопической фильтрации (ecological or habitat filtering) видов [38, 53]. Проблемам внутри- и межвидовой конкуренции и их роли в сборке сообществ и формировании ЭН посвящено много работ [например, см. 35, 51, 52, 54–56].

Для нас важно обсуждение представлений о возможности использования морфологических и морфофункциональных подходов для характеристики и сравнения ЭН. Такая идея возникла еще у Дж. Гринелла [57], который рассматривал морфологические признаки как некие морфофункциональные индикаторы, позволяющие косвенно характеризовать сходство ЭН сравниваемых видов.

Р. Макартур [58] пришел к выводу о том, что термины “ниша” и “фенотип” во многом аналогичны: имеют неопределенно большое число переменных, в том числе и много общих, а также полезны при сравнении особей и видов. С этой идеей хорошо согласовался особый подход сравнения ниш по морфологическим признакам, который одним из первых применил Л. Ван Вален [34], использовавший длину и толщину клюва у птиц как функциональные признаки для измерения ширины трофической ниши (ШН). При сравнении изменчивости островных и материковых видов птиц он показал, что наблюдается прямая связь между шириной ниши и морфологической изменчивостью. Эта идея оказалась перспективной и полезной, хотя ряд выводов был статистически оспорен [см. обзоры 50–52].

Некоторые подходы к оценке ШН описаны П. Джиллером [59]. В качестве ШН обычно предлагается использовать среднеквадратичное отклонение или размах значений распределения того или иного ресурсного показателя, т.е. некую меру его изменчивости у данного вида [60]. Для оценки перекрывания ниш двух видов исходно было предложено использовать отношение разности между средними значениями их распределений к усредненной обобщенной величине внутригрупповых среднеквадратичных отклонений [см. 59]. Были предложены и другие способы оценки ШН и степени перекрывания ниш по на-

бору ресурсов [61–64]. Эти меры применимы для парного сравнения видов по отдельным ресурсным признакам, но в случае многомерных сравнений будут иными [65].

Дж. Хатчинсоном [66] для гильдий таксономически близких видов (по принятой нами терминологии – таксоценов) предложено эмпирическое правило (его часто называют правилом или отношением Хатчинсона), что соотношение средних размеров тела или кормодобывающих органов (например, клювов птиц) между ближайшими по размерам симпатрическими видами составляет приблизительно 1.28–1.30. Вероятными механизмами этого соотношения предполагались сортировка и отбор видов из их регионального пула или то, что такой сдвиг размеров тела и кормодобывающих морфоструктур симпатрических видов должен способствовать снижению межвидовой конкуренции. Однако после применения “нулевой модели” регулярность соотношения 1.3 при повторном пересчете материалов Хатчинсона статистически не подтвердилась [43]. Тем не менее реальность смещений размерных характеристик видов несомненна и продемонстрирована в ряде исследований [см. 50, 67].

Изменчивость морфологических и морфофункциональных характеристик используется при оценке структурирования сообществ и анализе соотношения факторов конкуренции и фильтрации видов местообитанием в русле нового направления экологии, основанного на признаках (trait-based ecology), – признаковой экологии (= экоморфологии) [68–70] и функциональной экологии [71, 72]. Предложено использовать соотношение дисперсий морфологических признаков для четырех иерархических уровней – индивидуального, популяционного, ценотического и регионального, что позволило оценить соотношение роли внешнего и внутреннего фильтров в организации и функционировании популяций и сообществ [14].

Другой подход связан с оценкой гиперобъема (hypervolume) видовых пространств, моделирующих ЭН и их размещение в многомерном пространстве [38, 73]. Существует также много методов и индексов оценки функционального разнообразия (functional diversity) [74, 75]. Для этих целей перспективно использование мер внутри- и межгруппового морфоразнообразия (morphological disparity), опирающихся на дисперсионные и дистанционные методы сравнения [76–78].

Еще один подход развивается на основе соотношения филогенетического и морфологического разнообразия [79, 80], что позволяет связать функциональные свойства с эволюционным становлением сообществ. Пересмотр ряда эволюционных представлений в рамках эпигенетической теории эволюции (ЭТЭ) и русле концепции рас-

ширенного эволюционного синтеза (РЭС) требует пересмотра прежних интерпретаций в признаковой экологии (экоморфологии) сообществ и новой трактовки быстрых эволюционно-экологических перестроек в свете новейших открытий в области эпигенетического “мягкого” наследования (epigenetic soft heredity) [9, 10, 12].

Дж. Хатчинсон [81] выделил два варианта сегрегации ЭН по адаптации видов к региональным абиотическим условиям: “сценотическим” (scenopoetic) переменным, которые не связаны друг с другом и не являются причиной межвидовой конкуренции, а также к локальным биотическим характеристикам — “биотическим” (biotomic) переменным, которые могут способствовать конкурентным отношениям. В рамках географического моделирования и картирования ниш [31, 82] первая группа условий может быть использована для моделирования “Гриннеллианской ниши” (Grinnellian’ niche), характеризующая региональные абиотические условия местообитаний (habitat environment). Вторую группу локальных функциональных ресурсов — трофические и другие биотические переменные — предлагается учитывать при моделировании локальной “Элтоннианской ниши” (Eltonian’ niche). На основе использования ГИС и методов географического моделирования ЭН развивается представление о разных пространственных масштабах моделей этих ниш [31]. Разработано много методов географического моделирования потенциального размещения ЭН видов в пространстве (ENFA [83], Maxent [84]), позволяющих осуществлять пространственное моделирование распределения видов — species distribution modeling (SDM) [83] и моделирование экологических ниш — ecological niche modeling (ENM) [31]. Аналогичные подходы, названные экометрикой — ecometric [85], а также функциональной биогеографией [80], разработаны для географического моделирования изменений морфопространства у определенных таксономических групп видов и метасообществ (metacommunities).

Даже краткий обзор показывает, насколько сложна и противоречива проблематика, связанная с общей теорией ЭН, оценкой соотношения конкуренции и фильтрации видов из регионального пула, правилами и механизмами ассемблирования сообществ. Сказанное выше дает основания использовать морфологическое разнообразие популяций, видов и таксоценов при косвенной характеристике ЭН [86].

ФЕНОМ КАК ПЕРВИЧНАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША И ИНДИВИДУАЛЬНАЯ МОРФОНИША

В предыдущем разделе было показано, что при характеристике ЭН и анализе организации сообществ

часто используют функциональные морфологические и морфофизиологические признаки [34, 46, 52, 80]. К ним можно отнести общие размеры и массу тела, промеры кормодобывающих морфоструктур, органов движения, размеры и форму листьев и других частей растений, а также абсолютную и относительную массу ряда внутренних органов — морфофизиологические индикаторы [87]. Их использование облегчает интерпретацию различий ЭН между сравниваемыми группами. Поэтому возникает необходимость выделить морфофункциональную компоненту ЭН, или морфонишу.

Термин морфониша, как и использование морфологических признаков при сравнении экологических ниш, — не новшество. Идея применения морфологического объема как части морфопространства, занятого ординатами особей или центроидами видов, известна давно [45, 46, 78]. Возможность сравнения в морфопространстве морфологических объемов выборок — морфологических аналогов ЭН на основе разных способов оценки морфоразнообразия (morphological disparity), показали М. Фут [76], Д. Эрвин [77] и И.Я. Павлинов [78]. Ю.В. Чайковский [88] рассматривал “морфониши” и “функционалиши” видов. П.В. Озерский [89] ассоциировал “морфонишу” с экологической субнишей определенной морфы в популяции. Упоминание термина морфологическая ниша есть у Ю.Г. Пузаченко и А.В. Абрамова [90].

Для обозначения полигона и/или эллипсоида изменчивости ординат (2D, 3D convex hull) локального сообщества в морфопространстве при характеристике обобщенной морфологической компоненты биоразнообразия А. Барноски [91], а вслед за ним Д. Фонтането с соавт. [92] используют термин морфоскаф/морфоскейл (morphoscape). Новые подходы к многомерной характеристике ЭН в виде гиперобъемов (hypervolume) [38, 93, 94] продолжают линию Дж. Риклефса и его коллег [45, 46, 86] и развивают принципиально новые методы оценки их объемов ЭН в пределах выпуклой оболочки (convex hull) и мер их перекрывания в гиперпространстве с учетом щелей и пустот между ординатами [73]. Все это указывает на необходимость терминологически обозначить морфологический аспект ЭН в морфопространстве от индивидуума до сообщества в режиме taxon-free [14, 95].

Поэтому термин *морфониша* нельзя считать только нашим изобретением. Однако для нас важна содержательная, концептуальная сторона этого понятия, опирающегося на эпигенетические и морфогенетические представления о формировании морфологического разнообразия в индивидуальном развитии и модель Риклефсианской ниши [см. ниже]. Следует также подчеркнуть, что, поскольку теория конструирования ниш

ши – ТКН [11] – предполагает активную роль особей в формировании ЭН и среды обитания, крайне важным представляется изменение и морфогенетическое “конструирование” необходимых для выживания морфофункциональных особенностей особей за счет реализации спектра возможных адаптивных модификаций в процессе развития. Пул потенциально доступных модификаций исторически накапливается в эпигенетической системе популяции за счет трансгенерационного эпигенетического наследования и тиражирования измененных профилей ДНК, задающих определенные морфогенетические траектории как адаптивные реакции на трансформации среды [9, 12],

Как мне представляется, морфониша – часть многомерной экологической ниши, характеризующей допустимые и реализованные в индивидуальном развитии пределы фенотипической пластичности синтопных биологических объектов. С одной стороны, это многомерная характеристика морфологического облика (структуры, формы и размеров) отдельных особей, ценопопуляций или сообществ (таксоценов), а с другой – область занятии их ординатами морфопространства (морфологический гиперобъем). В последнем случае она прямо ассоциируется с нишей [см. 45, 46, 78]. Ниша – некое пространство (вместилище), поэтому морфониша это часть многомерного морфопространства, ограниченного пределами допустимой фенотипической пластичности морфоструктур для данной особи или группы особей. Во многом я согласен с Г.И. Шенбротом, считавшим, что “...При помощи морфологических индикаторов, вероятно, можно достаточно адекватно отразить взаимное расположение центров экологических ниш в пространстве ресурсов, так как связь между экологическими особенностями животных и обеспечивающими эти особенности морфологическими структурами является общим правилом (хотя из него и возможны исключения, связанные с полифункциональностью морфологических структур)” [51, с. 14]. Высказанная Ван Валеном [34] нишевая вариационная гипотеза – НВГ (niche variation hypothesis – NVH) – предполагает, что увеличение ширины популяционной ниши связано с более высокой степенью индивидуальной специализации.

Вероятно, именно на основании этой гипотезы Г.И. Шенброт пришел к заключению, что “...Применение морфологических индикаторов для определения ширины и перекрытия ниш представляется весьма сомнительным, поскольку гипотеза связи амплитуды морфологической изменчивости с шириной ниши предполагает, что популяции состоят из наборов узкоспециализированных фенотипов, причем диапазоны этих наборов тем больше, чем шире ниша” [51, с. 14]. Однако на примере многомерного морфометрического сравнения представителей отряда воробьиных

умеренных широт и тропиков Р. Риклефс [46] обнаружил, что, вопреки необходимости соблюдения правила равномерного рассеивания центроидов видов в общем морфопространстве, обеспечивающего снижение конкуренции, ординаты видов более плотно распределены в центре 3D сферы – общего морфопространства, построенного вдоль первых трех главных компонент. Он пришел к заключению, что это явление, означающее возможность значительного перекрытия трофических ниш (особенно в тропиках), должно быть связано с мультифункциональностью морфоструктур и избытком объектов питания. Последнее не опровергает НВГ, но частично ей противоречит и указывает на то, что нельзя прямолинейно переносить диапазон морфологических различий на различия между другими компонентами экологической ниши. В то же время выявлена прямая взаимосвязь между морфологией таксономически близких цихлидовых рыб и использованием пространственных и кормовых ресурсов как на межвидовом, так и внутривидовом уровнях [70]. Напротив, это указывает на возможность оценивать структуру сообществ и особенности пространственной и трофической ниш по изменчивости морфофункциональных признаков, причем при учете внутривидовой морфологической изменчивости точность косвенных оценок ЭН возрастает [14, 70]. Таким образом, скорее всего, не следует придерживаться упрощенной трактовки прямой связи между морфологической изменчивостью и ресурсно-факториальными компонентами ЭН, но опосредованная связь между ними, несомненно, существует [см. 70, 86]. Поэтому я полагаю, что морфологический аспект сравнения ниши (морфониши) характеризует самостоятельную морфофункциональную компоненту, занимающую промежуточное положение между Гриннеллианской и Элтонианской нишами [31, 82].

В чем специфика моих представлений о морфонише? Подчеркну, что морфониша представляет собой самостоятельную часть ЭН – особую ее компоненту, которую формально можно противопоставить другим компонентам, характеризующим совокупную ресурсную ЭН: пространственную, временную, трофическую, биотическую, функциональную. Многие авторы [31, 51, 96] считают все эти компоненты ниши относительно независимыми. Формирование новейших подходов в русле экометрики [85], построение taxon-free (без учета принадлежности к таксону) CWM (community weighted means) моделей [72] и развитие новых методов функциональной биогеографии на основе геометрической морфометрии на уровне региональных метасообществ в аналогичной taxon-free модели [80] показывают, что закономерности морфофункционального отражения свойств Гриннеллианской и Элтонианской ниш во многом специфичны.

Поэтому предлагаю дополнить эти два типа ниш третьим – Риклефсианской нишей, которая многомерно характеризует по комплексу морфологических и морфофункциональных признаков особую область ЭН, соответствующую моему представлению о морфонише, и отражает адаптивную пластичность феномов в процессе индивидуального развития. Напомню, что Р. Риклефс одним из первых использовал для характеристики ЭН морфологический объем (*morphological volume*), занятый ординатами объектов (особей и/или видовых средних) в морфопространстве [45, 46, 86], причем в одной работе [46] использовал для него понятие ниша, поставив, однако, вопросительный знак (= *niche?*).

Риклефсианская ниша (= морфониша) занимает промежуточное положение между Гриннеллианской и Элтонианской нишами, обладая собственными свойствами. На ее формирование существенно влияют как региональные условия, так и локальные ресурсы, но она способна адаптивно изменять свои функциональные возможности по извлечению пространственных, временных, трофических и других биотических ресурсов и отчасти регулировать воздействие региональных условий. В этом смысле морфониша способна активно реагировать в ответ на климато-географические и трофические изменения, т.е. буквально конструируя особую нишу за счет модификаций. Последнее прямо соотносится с развиваемыми ТКН [11] представлениями, связанными в основном с возможностями поведения, изменяющими условия обитания особей, популяций и сообществ. Перестройка морфониши, связанная с морфофункциональными изменениями, неизбежно ведет и к изменению функциональных свойств (расширению экологической лицензии и сдвигу ниши), а также к модификации поведения, направленного на оптимизацию условий. Поэтому представление о морфонише существенно дополняет аргументацию ТКН. Это особенно важно в контексте концепции расширенного эволюционного синтеза (РЭС) [8], включающей и фактор ТКН. Поскольку РЭС допускает возможность быстрых стресс-индуцированных эпигенетических перестроек, способных трансгенерационно наследоваться и изменять онтогенетические траектории [7–9, 12], то анализ эпигенетических и морфогенетических изменений морфониши теоретически позволяет напрямую связать перестройку ЭН в реальном времени с длительными эволюционно-экологическими процессами на разных временных отрезках.

Следует также заключить, что морфониша – это фактически первичная, базовая часть ЭН. Все прочие компоненты ниши необходимо отнести к категории вторичной ЭН (эволюционно-экологического атрибута первичной). Полагаю, что в многомерной модели Риклефсианской ниши в

качестве особого ресурса особей конкретного вида выступает сам видовой феном, динамически изменяющийся на разных этапах онтогенеза, а также его модификационный потенциал. Совокупность свойств первичной (Риклефсианской) и вторичных (Гриннеллианской и Элтонианской) ниш формирует обобщенную ЭН. Морфониша (МН) не только не равна обобщенной эконише (ЭН), но всегда образует только часть ее гиперобъема. Другой аспект МН состоит в том, что ее фенотипическая пластичность потенциально ограничена возможностями эпигенетической и морфогенетической систем, исторически и филогенетически сформированных в единой по происхождению природной популяции/ценопопуляции. В нашем понимании, которое опирается на многолетние феногенетические исследования [97], каждая особь (феном) способна реализовать определенный инвариантный для представителей данной локальной популяции диапазон (вер) онтогенетических [98] и морфогенетических [20] траекторий.

Поэтому при характеристике понятия “морфониша” следует использовать понятие феном – совокупность свойств особи, динамически преобразующихся в онтогенезе от зиготы до сенильного состояния организма, включая все его субклеточные, клеточные, тканевые, органные, морфофизиологические и этологические черты, которые служат необходимыми ресурсами для поддержания ее жизни и участия в размножении. Можно рассматривать феном как первичную морфофункциональную оболочку, выполняющую роль базовой ЭН особи. Феном – особый “развитийный ресурс”, формирующий в процессе онтогенеза морфофункциональную оболочку, позволяющую обеспечивать автономность, целостность, обмен веществ как внутри нее, так и с окружающей средой, поддерживая ее в устойчивом неравновесном термодинамическом состоянии, присущем Жизни. В то же время феном особи – это эволюционно длительно формируемый многофункциональный “биоинструмент”, выполняющий в популяции и сообществе необходимые экологические функции, главным образом трофические, репродуктивные и средообразующие и/или средопреобразующие [см. 99]. Видовой феном является компромиссным системным решением как для самого носителя – особи данного вида, так и сообщества, к которому он относится. В этом смысле феном действительно функционирует как первичная ЭН и обеспечивает функционирование вторичной ниши ЭН, т.е. доступность всех окружающих особей необходимых физических, химических и биологических ресурсов.

Мое представление о МН основано на модели популяционного онтогенеза [97] и инвариантности потенциальных морфогенетических траекторий особей популяции/ ценопопуляции [20]. Все

особи популяции обладают инвариантным набором основных модификаций развития, обусловленных единой эпигенетической системой популяции (эпигенетическим ландшафтом популяции). Объем МН в неблагоприятных условиях возрастает за счет индуцированного стрессом увеличения веера изменчивости и минимален в благоприятных условиях [20, 100] при способности регуляции большинством особей развитий-ной нормы (в понимании И.И. Шмальгаузена).

Поскольку феном в первую очередь воспринимается как морфологический или морфофизиологический облик особи на всех этапах ее индивидуального развития, он на макроуровне может рассматриваться как индивидуальная морфологическая или морфофизиологическая ниша – индивидуальная морфониша (ИМ – *i*-морфониша). В общем виде *i*-морфониша – совокупность всех морфофизиологических, включая этологические, в том числе средообразующие проявления фенома, обеспечивающих автономность, целостность, обмен веществ как внутри нее, так и с окружающей средой.

Хороший пример *i*-морфониши – разнообразие размеров, формы и структуры листьев, взятых из разных частей кроны дерева как модулярного организма. Поскольку априорно существует внутрииндивидуальная изменчивость листьев как метамеров, обусловленная разными функциями и условиями развития (например, теневые и световые листья), то их морфология отражает особенности экологической ниши конкретного дерева. При многомерном анализе по комплексу морфологических признаков (например, методом главных компонент – Principal components) ординаты отдельных листьев образуют в общем морфопространстве некий гиперобъем (в случае 3D – объем). Модель ИМ и ее связь с другими иерархически более высокими МН популяции и таксоцена можно представить в виде общей схемы (рис. 1а).

В пространстве первых трех главных компонент полученную конфигурацию ординат в морфопространстве можно представить как эллипсоид их рассеивания. Если соединить все краевые ординаты линиями, используя метод триангуляции Делоне, то эллипсоид будет оконтурен как полиэдр с поверхностью в виде фасет-треугольников (см. рис. 1а). Его границы характеризуют реализованную *i*-морфонишу (*p*ИМ, *ri*-морфониша) на примере листьев кроны модельного дерева. В отдельные годы конфигурация рассеивания ординат и занимаемого ими объема может смещаться относительно средней многолетней. Если рассматривать конфигурацию ординат, полученную из смешанных выборок разных лет, то они приблизятся к гиперобъему/объему, соответствующему потенциальной *i*-морфонише (*p*ИМ, *ri*-морфониша). Последняя ситуация будет ха-

рактеризовать веер основных допустимых морфогенетических траекторий особи в морфопространстве, а гиперобъем приблизится к пределам ее нормы реакции (NoR). При этом в морфопространстве будет отражена реализация максимального возможного набора модификаций морфогенеза (подпрограмм развития) листьев данной особи во взрослом состоянии, т.е. ее почти максимальная индивидуальная фенотипическая пластичность по структуре, форме и размерам взятых для анализа морфоструктур.

Рассмотрим конкретный пример изменчивости размеров и формы листьев выборок деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth.), взятых на участках с разной степенью загрязнения тяжелыми металлами на разном удалении от Средне-Уральского медеплавильного завода в Свердловской области. Материал представлен июльскими сборами листьев на побегах модельных деревьев, произрастающих на трех участках: импактный (0.5–1 км от завода); буферный (3–5 км); контрольный (30 км). Оценки токсической нагрузки техногенных поллютантов на участках основаны на материалах публикации [101]. Исследовали только листья укороченных побегов – брахибласты. Пробы в каждой ценопопуляции брали с 5 деревьев по 5 побегов с каждого. На каждом побеге использовали все листья (от 2 до 4) со второго от его основания укороченного элементарного побега. Листья каждого побега сканировали с помощью планшетного сканера с постоянным разрешением. На изображении листа с помощью программы экранного дигитайзера tpsDig2 Ф.Дж. Рольфа [102] разместили 18 ландмарков (рис. 2а), конфигурация которых характеризует изменчивость формы и отчасти расположения жилок. Размеры листа косвенно оценили по площади полигона, охваченного по наружным ландмаркам (landmarks). Наибольшая площадь листьев обнаружена у деревьев контрольного участка, наименьшая – на импактном, а промежуточная – на буферном, что подтверждено результатами однофакторного ANOVA ($F = 66.51$; d.f. = 284; $p < 0.0001$) и парного Q-теста Тьюки. Другими словами, на импактном участке формировались стабильно мелкие листья, т.е. ростовые процессы были угнетены.

Результаты сравнения средних значений канонических переменных для деревьев трех участков (рис. 2б) свидетельствуют о том, что разброс центроидов отдельных особей тесно связан с конкретными ценопопуляциями: ординаты деревьев каждого участка строго локализованы в своей части общего морфопространства. В контрольной ценопопуляции межиндивидуальные различия формы листьев минимальны, наибольший разброс проявляется в группе деревьев буферного участка и достаточно высокий уровень рассеивания центроидов деревьев характерен для импактной группы. Таким образом, модификационное

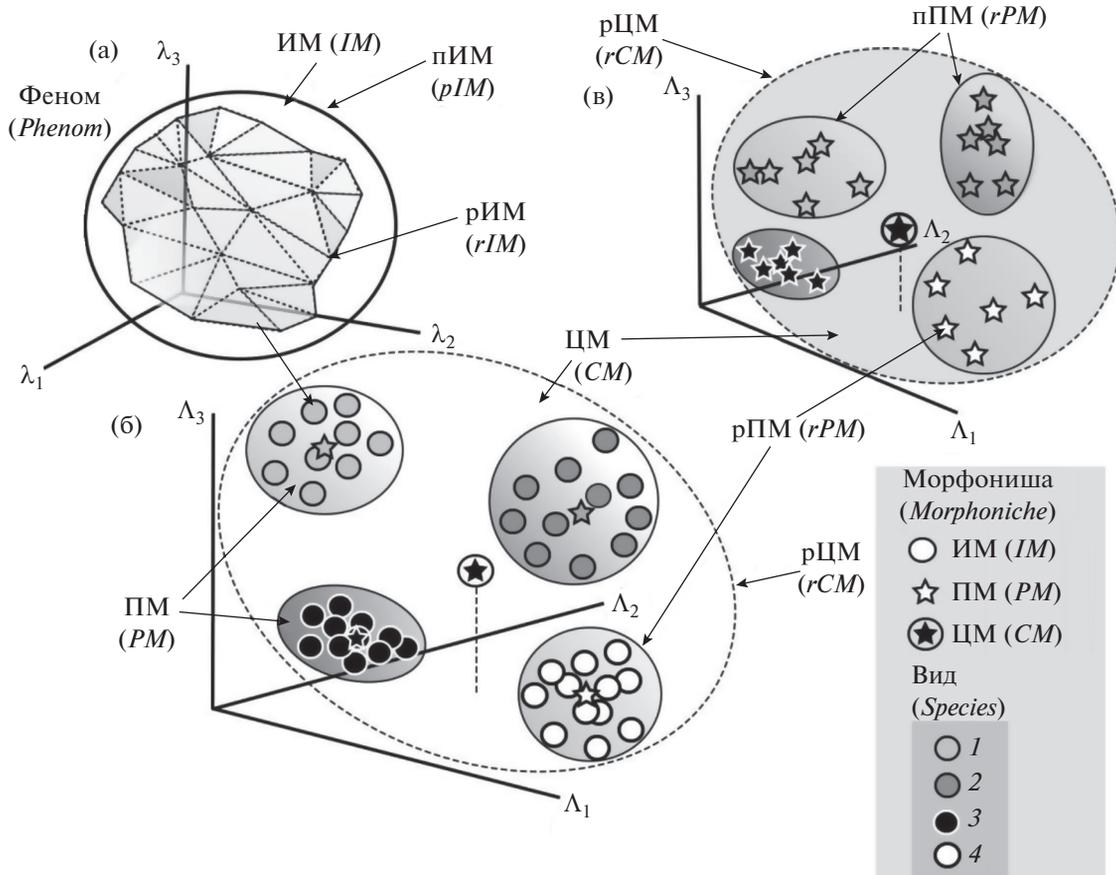


Рис. 1. Концептуальная схема иерархии морфониш на уровне: а – особи (фенома), б – ценопопуляции/популяции и в – таксоцена/сообщества с учетом взаимосвязей между ними. Обозначения морфониш: ИМ (*IM*) – индивидуальная, ПМ (*PM*) – ценопопуляционная/популяционная, ЦМ (*CM*) – таксоценоотическая/ценоотическая; *p* (*r*) – реализованная, *p* (*p*) – потенциальная; Λ_1 – Λ_3 – оси 3D-морфопространства, в котором размещены ординаты и центроиды ценопопуляций, формирующих таксоцен (ценоз); штриховой линией оконтурены ценоотические морфониши. Принятые символы: кружки – ординаты особей, звезды – центроиды реализованных ПМ, звезды в кружках – центроиды реализованной – *p*ЦМ (*rCM*) и потенциальной – *p*ЦМ (*pCM*) ценоотических морфониш; 1–4 – номера видов. Модель в виде полиэдра (а) означает реализованную индивидуальную морфонишу фенома – *r*ИМ (*rIM*), которая помещена внутри сферы (convex hull), соответствующей потенциальной индивидуальной морфонише – *p*ИМ (*pIM*) в морфопространстве модулярной особи, образованном осями λ_1 – λ_3 .

переключение морфогенеза листьев на разных участках происходит на уровне локальных групп деревьев, что привело к техногенной изменчивости формы их листьев [20].

ПОПУЛЯЦИОННАЯ, ВИДОВАЯ И ЦЕНОТИЧЕСКАЯ МОРФОНИШИ

Многомерный статистический анализ множества особей одной и той же генерации позволяет визуализировать групповую морфонишу в общем морфопространстве. Существование инвариантной для каждой особи данной популяции и в то же время поливариантной системы морфогенеза, формируемой на основе эпигенетического ландшафта популяции [97], обеспечивает образование характерного потенциального морфопространства траекторий развития в данной популяции.

Популяционное морфопространство исторически сформировано как возможность реализации типовых модификаций развития, т.е. морфогенетических реакций на широкий диапазон флуктуаций локальных аут- и синэкологических условий. Это позволяет выделить популяционную морфонишу (ПМ) – *p*-морфонишу. Множество *i*-морфониш, синхронно изученных в локальной группировке на определенной стадии онтогенеза вида, образуют реализованную популяционную морфонишу ПМ (*p*ПМ) – *rp*-морфонишу (см. рис. 1б). В составе таксоценов это будут ценопопуляции симпатрических видов и их ПМ.

Реализованные объемы частных морфониш, например полученные в отдельные годы, могут усредняться и позволяют получить среднее значение объема реализованной морфониши. Многолетнее слежение за популяцией дает возможность

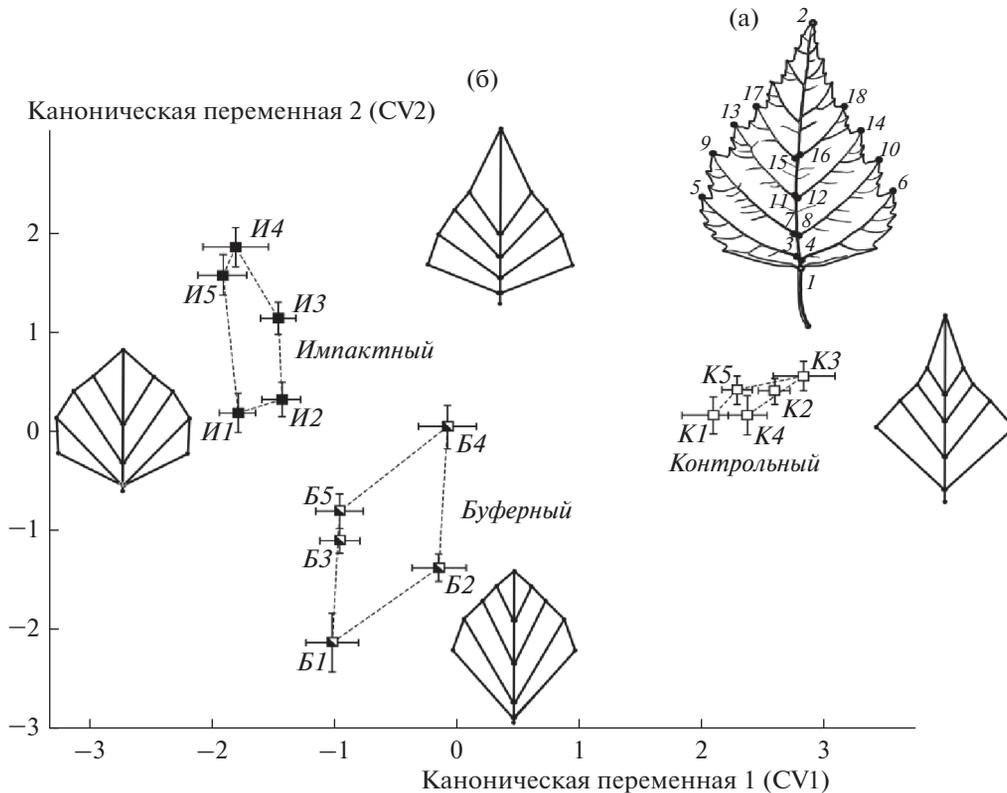


Рис. 2. Размещение (а) меток-ландмарков (1–18) на верхней стороне листа березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и результаты ординации (б) средних значений канонических переменных с учетом их стандартных ошибок ($\pm SE$) для отдельных деревьев березы (1–5), произрастающих на трех участках: К – контрольном, Б – буферном, И – импактном. Схематичные конфигурации листьев отражают направления изменчивости их формы и соответствуют экстремальным (минимальным и максимальным) значениям ординат вдоль канонических осей CV1 и CV2.

приблизиться к оценке ее потенциальной ПМ (пПМ, *pp*-морфониша) – гиперобъему, характеризующему проявление ее хронографического морфоразнообразия, которое близко к максимально возможному (см. рис. 1в).

Внутривидовой хроно-географический анализ изменчивости теоретически позволяет оценить его морфопространство – видовую морфонишу (ВМ, *s*-морфонишу). Можно, например, оценить и сравнить реализованные ниши тех или иных внутривидовых форм (рВМ, *rs*-морфониша), а также соотнести их с потенциальной нишей вида (пВМ, *ps*-морфониша). На практике в пределах ареала вида это крайне затруднительно и сегодня осуществимо лишь как грубое приближение на основе массового коллекционного материала.

Другой аспект сравнения может быть представлен в виде сопряженного анализа морфоразнообразия таксоцена в режиме taxon-free [71, 95], т.е. на уровне особей без разделения их на виды. Ценопопуляции таксономически близких симпатрических видов одного таксоцена образуют ценотическую морфонишу (ЦМ) – *s*-морфонишу (см. рис. 1б, в). Сравнение материала, включающего сходных по возрасту особей, по одновре-

менно полученным выборкам из ценопопуляций симпатрических видов позволяет оценить морфопространство, характеризующее реализованную ЦМ (рЦМ) – *rc*-морфонишу (см. рис. 1б). Получение таких данных по тому же набору видов за ряд лет позволяет выявить потенциальную ЦМ (пЦМ) – *ps*-морфонишу (см. рис. 1в). Разнообразии потенциальной ценотической ниши пЦМ длительно формируется и шлифуется естественным отбором. Новые констелляции условий, с которыми виды в своей истории еще не сталкивались (в частности, за счет антропогенного воздействия или его сочетания с изменениями климата), должны приводить к быстрому исчерпанию нормальных регуляторных возможностей морфогенеза и реализации веера aberrаций и морфозов [20].

Резкое изменение условий среды обитания вызывает стресс развития и усиливает стресс-индуцированную эпигенетическую изменчивость у импактных популяций [9, 10, 12]. Как уже отмечалось, эпигенетические изменения часто связаны с морфогенетическими эффектами и способны трансгенерационно наследоваться. В результате этих процессов область морфопространства, за-

нимаемая потенциальной ценотической морфонишей (пЦМ), тоже изменится.

ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ МЕТОДЫ АНАЛИЗА РАЗНООБРАЗИЯ МОРФОНИШ В МОРФОПРОСТРАНСТВЕ

Понятие “морфопространство” (morphospace) было наиболее полно представлено Дж. Макги как элемент концепции теоретической морфологии [103]. В его трактовке при многомерном анализе изменчивости ордината каждой особи – точка в общем морфопространстве. В нашем понимании взаимное размещение и агрегация ординат феномов в морфопространстве характеризуют не только их морфогенетические особенности, но и отражают специфику индивидуальных и групповых морфониш. При этом условия морфогенеза особей должны быть сходными (сопоставимыми).

Групповые выборки, характеризующие реализованные частные морфониши, необходимо предварительно привести к равному числу наблюдений, используя случайное прореживание (rarefaction), затем их объединяют в общий массив. В дальнейшем при многомерном анализе массив должен иметь группирующие переменные, маркирующие принадлежность особей к той или иной группе (особи, полу, виду, ценопопуляции, году, таксоцену и др.). Вычисление объемов морфопространств, занимаемых морфонишами особи, ценопопуляции, вида и таксоцена, осуществляется сходным образом. На основе геометрической морфометрии для всех объектов вычисляются прокрустовы координаты, характеризующие изменчивость их формы и центроидный размер (CS – centroid size), отражающий размер объектов [20]. По прокрустовым координатам обычно проводится дальнейший многомерный анализ изменчивости и ординация объектов в морфопространстве. При необходимости прокрустовы координаты объектов можно умножить на соответствующие им значения натуральных логарифмов центроидных размеров [104, 105], т.е. совместить процедуры центрирования и ротации конфигураций ландмарок с возвращением им собственных размеров объектов. В результате образуется “пространство форм” (form space) [104], на основе которого можно выполнить процедуру дальнейшей ординации. Далее с использованием методов многомерного анализа (PCA, PCo, RW, CVA, MDS и др.) по прокрустовым координатам (или координатам пространства форм) осуществляют ординацию объектов в морфопространстве.

Дальнейший расчет объема (или площади) морфониш, т.е. морфопространства, заключенного внутри выпуклой оболочки – convex hull [38, 92, 93], построенной по множеству наружных краевых координат групп объектов, проводится по заранее вычисленным значениям ординат

вдоль двух (2D) или трех (3D) переменных [см. 92]. Например, можно взять первые три канонические переменные (CV1–CV3) или три первые главные компоненты (PC1–PC3). При оценке площадей и/или объемов соответствующих морфониш была использована надстройка (add-in) CalculateVolume (автор А.Г. Курсанов) для Microsoft Office Excel, написанная на основе встроенной MatLab функции convhull, позволяющей вычислить объем выпуклой оболочки конечного множества точек (3D convex hull). Для расчета R-объема convex hull можно также использовать R-программы geometry [106] или hypervolume [94].

Объем V_{ch} (convex hull volume) реализованной морфониши для группы иерархически более высокого уровня, например ценопопуляции (рПМ), будет всегда больше, чем сумма реализованных

объемов $\sum_{i=1}^n V_{ch_i}$ в этой выборке, за счет имеющих свободных пространств. Например, в выборке деревьев по всей совокупности ординат листьев контрольной ценопопуляции березы повислой первый показатель $V_{ch_{rp}}$ составил 76.11, а во втором варианте, вычисленном для суммы объемов ИМ деревьев, – 45.83. Доля незаполненного ординатами листьев отдельных деревьев морфопространства контрольной ценопопуляции в данном случае составила около 40%. В импактной ценопопуляции эта доля была несколько выше – 52%, косвенно указывая на небольшое увеличение взаимного расхождения частных эллипсоидов ординат деревьев в импактной среде (эффект провокационного фона по Н.В. Глотову [100]).

Показатель V_{ch} зависит от объема выборки, особенно при относительно небольшом числе наблюдений, поскольку влияние краевых точек на объем convex hull при этом велико. Другая проблема связана с тем, что значительное увеличение числа объектов в выборке может не приводить к изменению V_{ch} , поскольку краевые ординаты могут оставаться неизменными. Поэтому необходимо использовать объемы морфониш V_{ch} , вычисленные для случайно выровненных выборок с фиксированным числом объектов (при n не менее 15–20 экз.).

Напомним, что ранее С.С. Шварц [107] высказал идею “оптимального фенотипа”. Суть ее сводится к тому, что оптимален фенотип, обладающий в данных условиях избытком энергии за счет своих тканевых и морфологических конструктивных особенностей, т.е. он устроен так, что затрачивает на поддержание жизнедеятельности существенно меньшую долю от собственных возможностей бюджета времени-энергии, чем другие, и имеет селективные преимущества. При способности особи нормально регулировать развитие ее реализованная индивидуальная морфониша (рИМ) будет занимать по сравнению с дру-

гими, у которых регуляция нарушена, относительно небольшой объем морфопространства, т.е. для данных условий развития фенотип такой особи будет близок к оптимальному. Поэтому по объемам реализованных морфониш для каждого отдельного объекта (группы), входящего в объединяющую общую группу, можно рассчитать еще один показатель — индекс оптимальности реализованной морфониши (*RMO*, index of realized morphoniche optimality), который предлагается вычислить по формуле

$$RMO = 2 - (Vch_i / \bar{V}ch_i),$$

где Vch_i — объем (3D convex hull) частной реализованной морфониши, а $\bar{V}ch_i$ — средний объем частных реализованных морфониш. При этом Vch_i не может быть равен нулю, поскольку при одинаковых значениях измерений даже только вдоль одной оси из двух или трех вычисление 2D или 3D convex hull становится невозможным. Однако чем в большей мере будет зарегулировано развитие в пределах нормы, приводящее к меньшей величине объема частной реализованной морфониши, тем ближе данный фенотип/феномы к оптимальному фенотипу. Полная морфологическая идентичность всех особей выборки с биологической точки зрения — явление невероятное даже для однояйцевых близнецов. Величина *RMO* у фенотипов, близких к оптимальным, всегда будет больше, чем 1.0. При неблагоприятных условиях среда дестабилизирует процесс развития, поэтому изменчивость и внутригрупповое морфоразнообразие существенно возрастают. Поскольку большинство особей при таком режиме не способны осуществлять нормальное регулирование развития [20, 100], это неизбежно приводит к увеличению объема морфониши в морфопространстве. При кратном превышении Vch_i значения среднего объема $\bar{V}ch_i$, указывающего на существенную дестабилизацию развития особи или группы, величина *RMO* может иметь отрицательное значение. Поэтому, используя характеристики групповых объемов морфониши при разных условиях существования ценопопуляции, можно по формуле *RMO* ориентировочно оценить, какие из них для нее оптимальные ($RMO > 1.5$), нормальные ($1 = RMO < 1.5$), пессимальные ($0.5 < RMO < 1$), экстремальные ($0 = RMO < 0.5$), а какие критические ($RMO < 0$).

Оценивая отношения объемов реализованных и потенциальных морфопространств для каждой морфониши, можно вычислить адаптивный модификационный потенциал *AMP* (adaptive modification potential) морфониш соответствующих групп:

$$AMP = [1 - (Vch_r / (Vch_p / N))],$$

где нижние индексы *r* и *p* означают соответственно принадлежность к реализованной (или частной) и потенциальной (или обобщенной) морфонишам, а *N* — число изученных географически удаленных популяций вида или ценопопуляций симпатрических видов в сообществе (таксоцене). Подобные соотношения морфониш могут быть вычислены для биосистем разных уровней иерархии. Соответственно объемы реализованных морфониш можно оценивать как отдельно (например, у каждой элементарной выборки, а также за один или разные отдельные периоды времени), так и в среднем (например, среднее за ряд лет). Потенциальная морфониша представляет собой не сумму объемов, а полный объем морфопространства, занятого всеми реализованными морфонишами. При равном числе наблюдений в сравниваемых выборках меньший объем морфопространства, занятый одной из них, косвенно указывает на относительно большую устойчивость морфогенеза этой группы к данным условиям среды, а больший объем — на меньшую способность регуляции развития и большее рассеивание морфогенетических траекторий в морфопространстве. Поэтому при расчете индекса *AMP* наибольшая его величина будет наблюдаться у групп с наименьшим объемом морфониш в морфопространстве.

Применяя один из методов ресэмплинга, например технику бутстрепа (bootstrap) [108] со случайным замещением (bootstrap with replacement), или более устойчивый к смещению оценок перестановочный (Permutation) метод [109], можно вычислить средние объемы соответствующих морфониш (mean morphoniche volumes), а также величины стандартных ошибок и доверительных интервалов.

Для расчетов с применением методов геометрической морфометрии и других многомерных методов ординации и классификации рекомендуется использовать сочетание пакетов программ TPS [102], MorphoJ [18] и PAST [105].

ПРИМЕР СРАВНЕНИЯ МОРФОНИШ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ НА ЦЕНОТИЧЕСКОМ УРОВНЕ

Рассмотрим ценотическую модель морфониши на примере трех видов таксоцена землероек рода *Sorex*: *araneus* — обыкновенная, *caecutiens* — средняя и *minutus* — малая. Ранее мы сравнили изменчивость формы лингвальной стороны нижней челюсти землероек у представителей двух локальных таксоценов: ильменского (Ильменский заповедник, Челябинская обл., Южный Урал) и кытлымского (окрестности пос. Кытлым, Свердловская обл., Северный Урал). Поскольку материал уже был опубликован [110], рассмотрим лишь новые данные, полученные с применением предложенного нового подхода. На основе про-

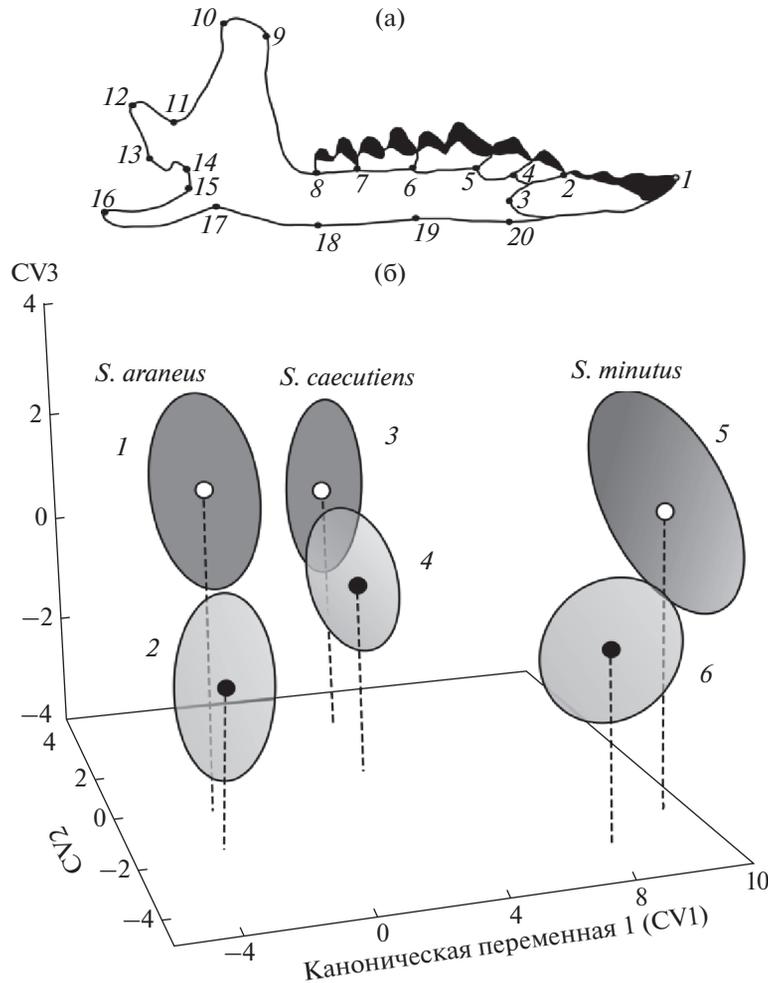


Рис. 3. Размещение меток-ландмарок (1–20) на лингвальной стороне нижней челюсти обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (а) и результаты канонического анализа (б) прокрустовых координат, характеризующих изменчивости формы нижней челюсти и соотношение морфониш ценопопуляций симпатрических видов землероек рода *Sorex*: *araneus* (1, 2), *caecutiens* (3, 4) и *minutus* (5, 6) двух локальных таксонов: ильменского, Южный Урал (1, 3, 5) и кытлымского, Северный Урал (2, 4, 6).

цедуры случайного выбора объектов с выбыванием для анализа взяты фиксированные по числу наблюдений выборки оцифрованных изображений нижнечелюстных ветвей из ценопопуляций каждого вида [110]. Для описания изменчивости формы мандибул использовали 20 ландмарок (рис. 3а). По итогам канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти землероек, построены эллипсоиды рассеивания ординат ценопопуляций трех симпатрических видов южного и северного таксонов в общем морфопространстве (рис. 3б). Эллипсоиды рассеивания ординат, характеризующие реализованные морфониши соответствующих ценопопуляций (рПМ) землероек разных видов, расположены в морфопространстве на некотором удалении друг от друга. Морфониши северных выборок каждого вида параллельно смещены в морфопространстве в од-

ном и том же направлении вдоль осей CV2 и CV3 по отношению к таковым южных выборок. Ранее мы уже отмечали проявление географической изменчивости формы мандибул как отдельных видов бурозубок, так и их таксонов в целом [110].

Расчет объемов реализованных морфониш Vch позволил их оценить как у отдельных ценопопуляций – рПМ, так и у каждого таксона – рЦМ. Общий объем морфопространства равен $Vch_{rc} = 324.75$. Объем ЦМ южного таксона достоверно меньше ($t = 4.41$; $p = 0.0003$), чем северного (соответственно 110.89 ± 1.63 и 125.60 ± 2.91). Наибольший объем rp -морфониши (Vch_{rp}) выявлен у южной ценопопуляции *S. minutus* (7.98 ± 0.49), а наименьший также в южных ценопопуляциях *S. caecutiens* (1.72 ± 0.23) и *S. araneus* (2.13 ± 0.18). В северных ценопопуляциях этих видов показатель Vch_{rp} кратно меньше у малой бурозубки, больше – у

обыкновенной, а максимума достиг у средней (соответственно 3.86 ± 0.33 , 3.76 ± 0.32 и 4.64 ± 0.39). Значение показателя *AMP* оказалось самым низким в южной ценопопуляции *S. minutus*, но в северной было максимальным среди остальных (соответственно 0.792 ± 0.013 и 0.926 ± 0.007). У *S. caecutiens* на юге показатель был наибольшим, а на севере — наименьшим (соответственно 0.955 ± 0.006 и 0.899 ± 0.008). У *S. araneus* и на юге, и на севере *AMP* имеет промежуточные значения (соответственно 0.945 ± 0.005 и 0.918 ± 0.007). Судя по величинам индекса оптимальности реализованных морфониш *RMO*, условия развития в горах Южного Урала были наиболее благоприятными ($RMO > 1.0$) — нормальными у *S. caecutiens* и оптимальными у *S. araneus* (1.468 ± 0.043 и 1.577 ± 0.050), но экстремальными ($0 = RMO < 0.5$) для *S. minutus* (0.004 ± 0.122). Однако на Северном Урале условия были вполне пригодными для нормального развития ($RMO \sim 1.0$) у *S. araneus* и *S. minutus* (1.070 ± 0.059 и 1.040 ± 0.073), но оказались, по видимому, пессимальными ($0.5 < RMO < 1.0$) для *S. caecutiens* (0.841 ± 0.093). К сожалению, формат данной статьи не позволяет привести многие другие примеры анализа морфониш.

Таким образом, используя концепцию морфониши применительно к разным модельным ситуациям, можно получить возможность количественно оценить и проверить как популяционно-экологические, так и эволюционно-экологические гипотезы исходя из соотношения реализованных и потенциальных пределов фенотипической пластичности особей, ценопопуляций и таксонов в морфопространстве.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Концепция морфониши лежит в русле быстро формирующихся в последние годы функциональной и “признаковой” экологии (trait-based ecology). Она может быть использована как в исследованиях, связанных с популяционной экологией и морфологией отдельных видов, так и с эволюционной экологией и синэкологией при анализе ценопопуляций симпатрических видов, входящих в состав таксонов. На основе данной концепции появляется теоретическая перспектива косвенно оценивать для тех или иных групп соотношение в общем морфопространстве их Риклефсианских ниш — морфониш, являющихся морфологическими компонентами экологических ниш. Представляется перспективным использовать оценки пределов фенотипической пластичности при анализе соотношения реализованной и потенциальной морфониш для решения различных задач экологии, связанных с выявлением уровня толерантности к изменениям среды на разных уровнях биологической организации.

Основная направленность исследований при использовании концепции морфониши — изучение устойчивости развития и адаптивного потенциала биосистем при изменении условий среды в пространстве и во времени. Наш подход может позволить выявить в составе выборки модулярных организмов тех особей, феномы которых наиболее соответствуют в данных условиях “оптимальному” фенотипическому состоянию (испытывают низкий уровень дестабилизации развития). Для групп особей, в том числе ценопопуляций, существует возможность оценить по их морфогенетической реакции (изменчивости формы объектов) степень благоприятности условий, влияющих на процесс развития. При сравнении популяций вида в ареале можно выявить регионы, где условия более благоприятны и близки к оптимальным. Наконец, при изучении таксонов можно обнаружить ценопопуляции экологически уязвимых видов, а также оценить устойчивость и толерантность самих сообществ в изменяющейся среде. Сближение по величине объемов морфопространств, занятых реализованными и потенциальными морфонишами объектов сравнения, может указывать на снижение или исчерпание их адаптивного модификационного потенциала. Такая ситуация позволяет выявить уязвимость вида и сообщества, а также обнаружить первые признаки возникновения локальных эволюционно-экологических кризисных явлений в биоценозах. Предложенный подход может быть использован как особый инструментальный для мониторинга состояния и устойчивости природных популяций и сообществ и решения природоохранных задач.

Работа выполнена в рамках государственного задания АААА-А19-119031890087-7 Института экологии растений и животных УрО РАН. Автор искренне благодарит рецензента за содержательный анализ статьи, критические замечания и полезные рекомендации по ее улучшению.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Read A.F., Clark J.S. The next 20 years of ecology and evolution // Trends in Ecol. and Evolution. 2006. V. 21. № 7. P. 354–355.
2. Sutherland W.J., Freckleton R.P., Goodfray H.Ch.J. et al. Identification of 100 fundamental ecological questions // Ecology. 2013. V. 101. P. 58–67.
3. Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2003. 542 с.
4. Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // The Ann. Rev. of Ecol., Evol., and Syst. 2006. V. 37. P. 637–669.
5. Palkovacs E.P., Hendry A.P. Eco-evolutionary dynamics: intertwining ecological and evolutionary processes in contemporary time // F1000 Biol. Reports. 2010.

- V. 2. № 1. P. 1–5.
<https://doi.org/10.3410/B2-1>
6. *Pigliucci M.* Do we need an extended evolutionary synthesis? // *Evolution*. 2007. V. 61. № 2. P. 2743–2749.
 7. *Dickins T.E., Rahman Q.* The extended evolutionary synthesis and the role of soft inheritance in evolution // *Proc. of the Royal Soc. B*. 2012. V. 279. P. 2913–2921.
 8. *Laland K.N., Uller T., Feldman M.W.* et al. The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions // *Philos. Trans. R. Soc. B.: Biol. Sci.* 2015. V. 282. P. 1–14.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2015.10>
 9. *Jablonka E., Raz G.* Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // *Quart. Rev. Biol.* 2009. V. 84. P. 131–176.
 10. *Duncan E.J., Gluckman P.D., Dearden P.K.* Epigenetics, plasticity and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype? // *J. Exp. Zool. Part B. Molec. and Develop. Evol.* 2014. V. 322. P. 208–220.
 11. *Laland K., Matthews B., Feldman M.W.* An introduction to niche construction theory // *Evol. Ecol.* 2016. V. 30. P. 191–202.
 12. *Burggren W.* Epigenetic inheritance and its role in evolutionary biology: re-evaluation and new perspectives // *Biology*. 2016. V. 5. № 24. P. 2–22.
 13. *West-Eberhard M.J.* Developmental plasticity and evolution. Oxford: Oxford University Press, 2003. 816 p.
 14. *Violle C., Enquist B.J., McGill B.J.* et al. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology // *Trends in Ecol. and Evolution*. 2012. V. 27. № 4. P. 244–252.
 15. *Rohlf F.J., Slice D.* Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Biol.* 1990. V. 39. P. 40–59.
 16. *Павлинов И.Я., Микешина Н.Г.* Принципы и методы геометрической морфометрии // *Журн. общей биол.* 2002. Т. 63. № 6. С. 473–493.
 17. *Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L.* Geometric morphometrics for biologists: a primer. New York: Elsevier Acad. Press., 2004. 437 p.
 18. *Klingenberg C.P.* MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Resour.* 2011. V. 11. P. 353–357.
 19. *Sheets H.D., Zelditch M.L.* Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix, the Ital. Journal of Mammal.* 2013. V. 24. № 1. P. 67–73.
 20. *Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О.* Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2018. 471 с.
 21. *Grinnell J.* Field tests of theories concerning distributional control // *Amer. Nat.* 1917. V. 51. P. 115–128.
 22. *Elton Ch.* Animal ecology. London: Sidwick & Jackson, 1927. 207 p.
 23. *Hutchinson G.E.* Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symp. Quart. Biol.* 1957. V. 22. P. 415–427.
 24. *Hutchinson G.E.* The niche. An abstractly inhabited hyper-volume // *The ecological theater and the evolutionary play*. New Haven, 1965. P. 26–78.
 25. *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
 26. *Одум Ю.П.* Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
 27. *Левченко В.Ф.* Модели в теории биологической эволюции. СПб.: Наука, 1993. 383 с.
 28. *Озерский П.В.* О концепции экологической ниши Хатчинсона: противоречие и путь его устранения // *Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных: Научные труды кафедры зоологии*. СПб.: ТЕССА, 2006. Вып. 5. С. 137–146.
 29. *Günther K.* Über Evolutionfaktoren und die Bedeutung des egriffs “ökologische Lizenzen” für die Erklärung von Formenerscheinungen in Tierreichs // *Ornithologie als biologische Wissenschaftl. 28 Beiträgers Festschrift zum 60 Geburtstag von Erwin Stresemann (22 November, 1949)*. Heidelberg: C. Winter-Universitätsverlag, 1949. S. 23–54.
 30. *Старобогатов Я.И., Левченко В.Ф.* Экоцентрическая концепция макроэволюции // *Журн. общей биол.* 1993. Т. 54. № 4. С. 389–407.
 31. *Peterson A.T., Soberón L., Pearson R.G.* et al. Ecological niches and geographic distributions / *Levin S.A., Horn H.S.* Eds. Princeton, New Jersey: Princeton University Press., 2011. 315 p.
 32. *Gause G.F.* The struggle for existence. New York, 1934. 163 p.
 33. *Park T.* Experimental studies of interspecies competition. II. Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium* // *Physiol. Zool.* 1954. V. 27. № 3. P. 177–238.
 34. *Van Valen L.* Morphological variation and width of ecological niche // *Amer. Nat.* 1965. V. 99. P. 377–390.
 35. *Bolnick D., Ingram T., Stutz W.E.* et al. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2010. V. 277. P. 1789–1797.
 36. *MacArthur R., Levins R.* The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species // *Amer. Nat.* 1967. V. 101. № 921. P. 377–385.
 37. *Mouillot D., Dumay O., Tomasini J.A.* Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities // *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 2007. V. 71. P. 443–456.
 38. *Cornwell W.K., Schwilk D.W., Ackerly D.D.* A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume // *Ecology*. 2006. V. 87. № 6. P. 1465–1471.
 39. *Diamond J.M.* Assembly of species communities // *Ecology and evolution of communities* / *Cody M.L., Diamond J.M.* Eds. Cambridge, MA: Belknap Press., 1975. P. 342–444.
 40. *Diamond J.M., May R.M.* Island biogeography and the design of natural reserves // *Theoretical Ecology: Principles and Applications* / *Ed. May R.M.* Oxford, U.K.: Blackwell, 1981. P. 228–252.
 41. *Simberloff D.S.* Colonization of islands by insects: immigration, extinction, and diversity // *Diversity of Insect Faunas. Symposium of the Royal Entomological Society, London* / *Mound L.A., Waloff N.* Eds. London. U.K.: Royal Entomological Society, 1978. № 9. P. 139–153.

42. *Connor E.F., Simberloff D.* The assembly of species communities: chance or competition? // *Ecology*. 1979. V. 60. P. 1132–1140.
43. *Simberloff D., Boecklen W.* Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition // *Evolution*. 1981. V. 35. P. 1206–1228.
44. *Schoener T.W.* Field experiments on interspecific competition // *Amer. Nat.* 1983. V. 122. P. 240–285.
45. *Ricklefs R., Travis J.* A morphological approach to the study of avian community organization // *The Auk*. 1980. V. 97. № 2. P. 321–338.
46. *Ricklefs R.E.* Species richness and morphological diversity of passerine birds // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2012. V. 109. P. 14482–14487.
47. *Moulton M.P., Pimm S.L.* The extent of competition in shaping an introduced avifauna // *Community ecology*. Ed. Diamond J. New York: Harper & Row., 1986. P. 80–97.
48. *Swanson H.K., Lysy M., Power M.* et al. A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap // *Ecology*. 2015. V. 96. P. 318–324.
49. *Granot I., Belmaker J.* Niche breadth and species richness: Correlation strength, scale and mechanisms (meta-analysis) // *Global Ecol. and Biogeography*. 2020. V. 29. № 1. P. 159–170.
50. *Lewin R.* Santa Rosalia was a goat // *Science*. 1983. V. 221. P. 636–639.
51. *Шенброт Г.И.* Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // *Экологические, этологические и эволюционные аспекты организации многовидовых сообществ позвоночных: Итоги науки и техники. Сер. “Зоология позвоночных”*. Т. 14. М.: ВИНТИ, 1986. С. 5–70.
52. *Роговин К.А.* Морфологическая дивергенция и структура сообществ наземных позвоночных // *Экологические, этологические и эволюционные аспекты организации многовидовых сообществ позвоночных: Итоги науки и техники. Сер. “Зоология позвоночных”*. Т. 14. М.: ВИНТИ, 1986. С. 71–126.
53. *Michalko R., Pekár S.* Niche partitioning and niche filtering jointly mediate the coexistence of three closely related spider species (Araneae, Philodromidae) // *Ecol. Entomol.* 2015. V. 40. P. 22–33.
54. *Moreno C.E., Arita H.T., Solis L.* Morphological assembly mechanisms in Neotropical bat assemblages and ensembles within a landscape // *Oecologia*. 2006. V. 149. P. 133–140.
55. *Bolnick D.I., Svanbäck R., Araújo M.S., Persson L.* Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous // *Proc. of the Natl. Acad. of Sci.* 2007. V. 104. № 24. P. 10075–10079.
56. *Stevens R.D., Willig M.R.* Community structure, abundance, and morphology // *Oikos*. 2000. V. 88. P. 48–56.
57. *Grinnell J.* A geographical study of the kangaroo rat in California // *Zoology*. 1922. V. 24. № 1. P. 1–124.
58. *MacArthur R.H.* The theory of the niche // *Population Biology and Evolution*. Ed. Lewontin R.C. Syracuse, N.Y.: Syracuse Univ. Press., 1968. P. 159–176.
59. *Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
60. *Feinsinger P., Spears E.E., Poole R.W.* A simple measure of niche breadth // *Ecology*. 1981. V. 62. P. 27–32.
61. *Schoener T.W.* Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats // *Ecology*. 1970. V. 51. P. 408–418.
62. *Colwell R.K., Futuyma D.J.* On the measurement of niche breadth and overlap // *Ecology*. 1971. V. 52. P. 567–576.
63. *Pianka E.R.* The structure of lizard communities // *Ann. Rev. of Ecol. and Syst.* 1973. V. 4. P. 53–74.
64. *Abrams P.* Some comments on measuring niche overlap // *Ecology*. 1980. V. 61. P. 44–49.
65. *Broennimann O., Fitzpatrick M.C., Pearman P.B.* et al. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data // *Global Ecol. and Biogeography*. 2012. V. 21. P. 481–497.
66. *Hutchinson D.E.* Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? // *Amer. Nat.* 1959. V. 93. P. 145–159.
67. *Schoener T.W.* Size differences among sympatric, bird-eating hawks: a world-wide survey // *Ecological communities: conceptual issues and the evidence* / Strong D.R., Simberloff D., Abele L.G. Eds. Princeton N.J.: Princeton Univ. Press., 1984. P. 254–279.
68. *Ackerly D.D., Cornwell W.K.* A trait based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among community components // *Ecol. Lett.* 2007. V. 10. № 2. P. 135–145.
69. *Violle C., Navas M.-L., Vile D.* et al. Let the concept of trait be functional! // *Oikos*. 2007. V. 116. P. 882–892.
70. *Sampaio A.L.A., Pagotto J.P.A., Goulart E.* Relationships between morphology, diet and spatial distribution: testing the effects of intra and interspecific morphological variations on the patterns of resource use in two Neotropical Cichlids // *Neotropical Ichthyol.* 2013. V. 11. № 2. P. 351–360.
71. *McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., Westoby M.* Rebuilding community ecology from functional traits // *Trends Ecol. and Evolution*. 2006. V. 21. P. 178–185.
72. *Ricotta C., Moretti M.* CWM and Rao’s quadratic diversity: a unified framework for functional ecology // *Oecologia*. 2011. V. 167. P. 181–188.
73. *Blonder B.* Hypervolume concepts in niche and trait-based ecology // *Ecography*. 2018. V. 41. P. 1441–1455.
74. *Pla L., Casanoves F., Di Rienzo J.* Quantifying functional biodiversity. Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer, 2012. 98 p.
75. *Villéger S., Brosse S., Mouchet M.* et al. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges // *Aquatic Sci.* 2017. P. 1–19. <https://doi.org/10.1007/s00027-017-0546-z>
76. *Footo M.* Contributions of individual taxa to overall morphological disparity // *Paleobiology*. 1993. V. 19. P. 403–419.
77. *Erwin D.H.* Disparity: morphological pattern and developmental context // *Palaeontology*. 2007. V. 50. Part 1. P. 57–73.

78. Павлинов И.Я. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики // Зоологическое исследование: Сб. трудов Зоологического музея МГУ. Павлинов И.Я., Калыкин М.В. (ред.). М.: Изд-во МГУ, 2008. С. 343–388.
79. Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A., Donoghue M.J. Phylogenies and community ecology // *Ann. Rev. of Ecol. and Syst.* 2002. V. 33. P. 475–505.
80. Maestri R., Monteiro L.R., Fornel R. et al. Geometric morphometrics meets metacommunity ecology: environment and lineage distribution affects spatial variation in shape // *Ecography*. 2018. V. 41. P. 90–100.
81. Hutchinson G.E. An introduction to population ecology. New Haven, CT: Yale University Press., 1978. 260 p.
82. Soberón J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species // *Ecol. Lett.* 2007. V.10. P. 1115–1123.
83. Hirzel A.H., Hausser J., Chessel D., Perrin N. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? // *Ecology*. 2002. V. 83. № 7. P. 2027–2036.
84. Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecol. Model.* 2006. V. 190. P. 231–259.
85. Polly P.D., Lawing A.M., Eronen J.T., Schnitzler J. Processes of ecometric patterning: modelling functional traits, environments, and clade dynamics in deep time // *Biol. J. of the Linn. Soc.* 2016. V. 118. P. 39–63.
86. Ricklefs R.E., Miles D.B. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective // *Ecological morphology: integrative organismal biology* / Wainwright P.C., Reilly S.M. Eds. Chicago, IL: University of Chicago Press, 1994. P. 13–41.
87. Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 387 с.
88. Чайковский Ю.В. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2008. 726 с.
89. Озерский П.В. К формализации концепции экологической ниши Элтона–Одума. Ниши сложно организованных популяций // *Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных*. 2015. Т. 15. № 1. С. 4–73.
90. Пузаченко Ю.Г., Абрамов А.В. Морфологические ниши мелких куньих (Mustelidae) Барабинской лесостепи // *Териофауна России и сопредельных территорий: Мат-лы междунар. совещ.* М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2011. С. 385.
91. Barnosky A.D. Defining climate's role in ecosystem evolution: clues from late quaternary mammals // *Historical Biol.* 1994. V. 8. P. 173–190.
92. Fontaneto D., Panisi M., Mandrioli M. et al. Estimating the magnitude of morphoscapes: how to measure the morphological component of biodiversity in relation to habitats using geometric morphometrics // *Sci. Nat.* 2017. V. 104. № 55. P. 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1475-3>
93. Barber C.B., Dobkin D.P., Huhdanpaa H.T. The Quickhull algorithm for convex hulls // *ACM Trans. on Mathematical Software*. 1996. V. 22. № 4. P. 469–483. <http://www.qhull.org>
94. Blonder B. Hypervolume. R package version 1.0.1.2019. <https://cran.r-project.org/package=hypervolume>].
95. Damuth J.D., Jablonski D., Harris R.M. et al. Taxon-free characterization of animal communities // *Terrestrial ecosystems through time: Evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals* / Beherensmeyer A.K., Damuth J.D., DiMichele W.A. et al. Eds. Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 1992. P. 183–203.
96. Hutchinson G.E. The ecological theater and the evolutionary play. New Haven, CT: Yale University Press., 1965. 139 p.
97. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Изд-во “Академкнига”, 2005. 640 с.
98. Alberch P. Ontogenesis and morphological diversification // *Amer. Zool.* 1980. V. 20. P. 653–667.
99. Chase J.M., Leibold M.A. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. Chicago: University of Chicago Press, 2003. 221 p.
100. Глотов Н.В. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1983. 33 с.
101. Безель В.С. Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспекты. Екатеринбург: Изд-во “Гошицкий”, 2006. 280 с.
102. Rohlf F.J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.17. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013 (program).
103. McGhee G.R. Theoretical Morphology. The concept and its applications. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1999, 316 p.
104. Mitteroecker P., Gunz P. Advances in geometric morphometrics // *Evol. Biol.* 2009. V. 36. P. 235–247.
105. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
106. Sterratt D.C. Package ‘geometry’. Version 0.4.5. Mesh Generation and Surface Tessellation. 2019. Program. <https://davidcsterratt.github.io/geometry>
107. Шварц С.С. Принцип оптимального фенотипа // *Журн. общей биол.* 1968. Т. 29. № 1. С. 12–24.
108. Efron B., Tibshirani R.J. An introduction to the bootstrap. New York: Chapman & Hall, 1986. 436 p.
109. Anderson M.J., ter Braak C.J.F. Permutation tests for multifactorial analysis of variance // *J. Stat. Comput. Simul.* 2003. V. 73. P. 85–113.
110. Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Kourova T.P. Analysis of coupled geographic variation of three shrew species from southern and northern Ural taxocenes // *Rus. J. of Ecology*. 2015. V. 46. № 6. P. 552–558.

АНАЛИЗ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СЕТЕЙ МНОГОКОМПОНЕНТНЫХ СООБЩЕСТВ МИКРООРГАНИЗМОВ: ВОЗМОЖНОСТИ, ОГРАНИЧЕНИЯ, ПОТЕНЦИАЛЬНЫЕ ОШИБКИ

© 2021 г. В. С. Микрюков^{а, *}, О. В. Дуля^а, Г. А. Лиходеевский^б, Е. Л. Воробейчик^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^бУральский федеральный аграрный научно-исследовательский центр УрО РАН, Россия 620142 Екатеринбург, ул. Белинского, 112а

*e-mail: vmikryukov@gmail.com

Поступила в редакцию 20.08.2020 г.

После доработки 13.11.2020 г.

Принята к публикации 20.11.2020 г.

Благодаря высокой разрешающей способности и производительности секвенирования ДНК исследователям открывается чрезвычайно высокое разнообразие сообществ бактерий, грибов, протистов и микробеспозвоночных почвы, древесины, филлосферы и других природных сред. Для изучения свойств таких сообществ необходимы мощные инструменты анализа многокомпонентных систем. Один из них – анализ экологических сетей, позволяющий решить широкий круг задач экологии. В обзоре кратко описаны возможности анализа сетей, его базовые понятия и метрики топологии сетей. Указаны ограничения, связанные с особенностями секвенирования ДНК (композиционность и разреженность данных), а также потенциальные источники ошибок при интерпретации результатов (реликтовая ДНК, артефактные последовательности ДНК, артефактные связи). Основное внимание уделено сообществам микроорганизмов, но обсуждаемые вопросы релевантны большинству других групп биоты.

Ключевые слова: анализ сетей, экологическая сеть, биотические взаимоотношения, биотическое сообщество, экологическая ниша, метабаркодирование, секвенирование ДНК, микроорганизмы

DOI: 10.31857/S0367059721030082

Взаимосвязи компонентов экологических сообществ во многом определяют их функционирование и устойчивость к внешним воздействиям, что обуславливает необходимость их изучения и охраны [1–4]. Однако межвидовые связи в сообществах важнейших организмов планеты – микроорганизмов – исследованы недостаточно [5], так как до начала эры молекулярной экологии полная таксономическая инвентаризация их природных сообществ была недостижима [6]. В настоящее время ситуация кардинально изменилась: с помощью молекулярно-генетических методов можно с высоким таксономическим разрешением описать микробсообщество любой среды. С недавних пор идентификация микроорганизмов на основе методов секвенирования следующего поколения (NGS, *next-generation sequencing*) стала настолько доступной и высокопроизводительной [7], что исследования микробиомов в региональном, континентальном и даже глобальном масштабах, выполненные в рамках одной работы, уже не вызывают удивления [8–11]. Несмотря на ряд технических проблем (наличие реликтовой

ДНК, недостаточная специфичность или универсальность праймеров, неполнота референтных баз данных и др.), решением которых активно занимается исследовательское сообщество, NGS уже сейчас обеспечило возможность не только инвентаризации таксономического разнообразия сообществ, но и изучения взаимосвязей между видами [12, 13].

Анализ структуры взаимосвязей в многокомпонентных системах, в том числе их наглядную визуализацию, часто реализуют в рамках анализа сетей – одного из разделов математической теории графов [5, 14]. Уже несколько десятилетий внутри этой области развивается отдельное направление – анализ экологических сетей. Круг его приложений очень широк: от выявления факторов формирования сообществ и изучения связей их сложности с устойчивостью до описания и моделирования экологических ниш отдельных видов. Несколько примеров, демонстрирующих успешное решение разнообразных задач, приведено в табл. 1.

Таблица 1. Примеры задач, решаемых с помощью анализа экологических сетей

Группа биоты	Местообитание	Задача исследования	Публикация
Грибы и прокариоты	Почва	Разделение сообществ ризосферы и дрилосферы	[15]
Грибы и бактерии	Легкие человека	Оценка роли грибов в сложности и устойчивости структуры микробиома	[16]
Нематоды и бактерии-нитрификаторы	Почва	Анализ пространственной ниши на основе модулярности	[17]
Грибы	Ткани листьев	Анализ пространственной ниши на основе модулярности	[18]
Прокариоты	Почва	Анализ пространственной ниши на основе модулярности	[19]
Прокариоты	Разные слои океанической толщи	Анализ пространственной ниши на основе модулярности	[20]
Прокариоты	Глобальные сборы из множества местообитаний (по материалам базы данных Greengenes)	Исследование связи между филогенетическим родством и пространственной нишей	[21]
Прокариоты	Коралловые рифы	Поиск ключевых видов, ответственных за развитие черноленточной болезни коралловых полипов (<i>black band disease</i>)	[22]
Прокариоты	Биопленка на поверхности океанической воды	Поиск ключевых компонентов сообщества биопленки	[23]

В последнее время наблюдается всплеск интереса к анализу экологических сетей: в библиографической базе Scopus число публикаций возросло от единиц в год в середине 2000-х гг. до сотен к концу 2010-х гг. (рис. 1). К сожалению, анализ сетей пока не оценен по достоинству в отечественной экологии: российские исследователи были авторами лишь 25 из 1994 работ, представленных в базе Scopus на конец октября 2020 г.

Наш обзор посвящен не столько описанию возможностей анализа сетей в экологических приложениях, сколько его ограничениям и потенциальным ошибкам в интерпретации результатов, а также способам их устранения. Наличие обзоров, например [5, 24, 25], монографий [26] и учебных пособий [14, 27–29] по анализу сетей избавило нас от необходимости подробного введения в проблему и рассмотрения вычислительных алгоритмов.

Основное внимание мы уделили сообществам микроорганизмов – пожалуй, наиболее сложному объекту синэкологии, но обсуждаемые вопросы в полной мере относятся и к другим группам биоты. Поскольку в анализе сетей особенно актуален принцип *GIGO* (“*Garbage In, Garbage Out*”, т.е. качество результатов в первую очередь определяется качеством исходных данных), мы отдельно остановились на специфике информационных массивов, получаемых в ходе ДНК-метабаркодирования – основного метода изучения

микробиомов природных сред. Представленная информация, на наш взгляд, может быть полезна при планировании применения ДНК-метабаркодирования для исследования сообществ бактерий, грибов, протистов и микробеспозвоночных почвы, древесины, филлосферы, донных отложений и других аналогичных сред.

ИССЛЕДОВАНИЯ СООБЩЕСТВ МИКРООРГАНИЗМОВ С ПОМОЩЬЮ СЕКВЕНИРОВАНИЯ ДНК

С каждым годом разрешающая способность, точность и производительность методов инвентаризации биоты с помощью анализа состава нуклеиновых кислот и белков увеличиваются, а стоимость снижается. Поэтому в последнее десятилетие ДНК-метабаркодирование стало основным инструментом анализа разнообразия микроорганизмов природных сред [10, 11, 30–32]. Переход от традиционной “чашечной микробиологии” к метабаркодированию вскрыл неожиданно высокое биоразнообразие даже в очень небольших объемах природных субстратов. Например, число OTU уровня вида, выявленных в образце почвы или мертвой древесины массой 250–500 мг, может достигать сотен для грибов и микроартропод и тысяч для прокариот [10, 33–36].

Хотя специфика исследуемой группы или среды может потребовать дополнительных манипу-

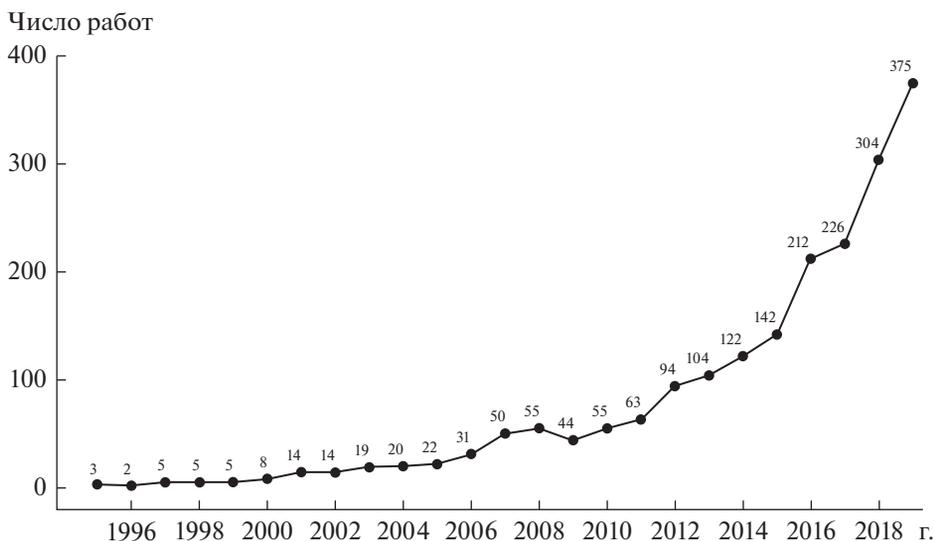


Рис. 1. Динамика числа работ, посвященных изучению взаимосвязей в биотических сообществах с помощью анализа экологических сетей по результатам поискового запроса в базе Scopus на 24.10.2020: TITLE-ABS-KEY ((“network analysis” OR “co-occurrence”) AND “community”) AND SUBJAREA (“AGRI” OR “IMMU”) AND EXACTKEYWORD (“Actinobacteria” OR “Animal*” OR “Bacteria (microorganisms)” OR “Bacteri*” OR “Bacterial Community” OR “Bacteroidetes” OR “Biodiversity” OR “Bioinformatics” OR “Community Composition” OR “Community Structure” OR “DNA Sequence” OR “Ecology” OR “Ecosystem*” OR “Firmicutes” OR “Food Web” OR “Fung*” OR “High-throughput Sequencing” OR “Metagenomics” OR “Microbial Activity” OR “Microbial Communit*” OR “Microbial Diversity” OR “Microbiology” OR “Microbiome” OR “Microbiota” OR “Microflora” OR “Microorganisms” OR “Phylogeny” OR “RNA 16S” OR “RNA, Ribosomal, 16S” OR “Soil Microbiology” OR “Soil*” OR “Species Diversity”).

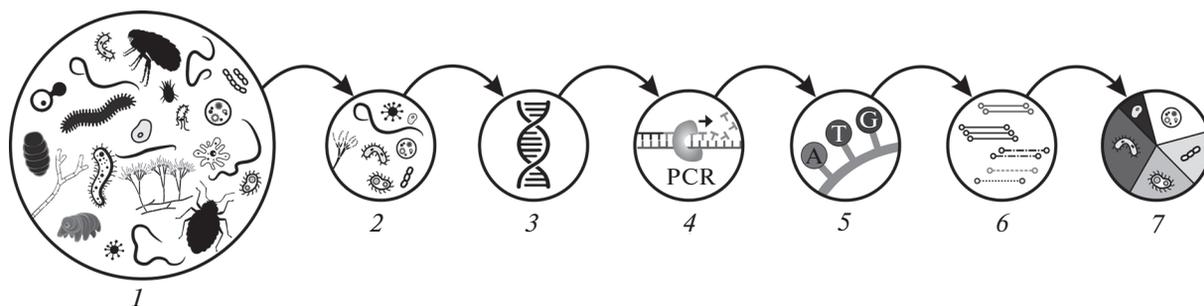


Рис. 2. Последовательность анализа состава биоты природных сред с помощью ДНК-метабаркодирования: 1 – биота природной среды; 2 – отбор репрезентативных образцов; 3 – экстракция ДНК; 4 – ПЦР, в ходе которой увеличивают концентрацию ДНК-маркера для инвентаризации целевой группы организмов, а также проводят подготовку ДНК к секвенированию; 5 – секвенирование ДНК; 6 – биоинформационный анализ последовательностей ДНК; 7 – список OTU с таксономическими аннотациями и относительными обилиями.

ляций на начальных этапах работы, последовательность действий по молекулярной идентификации представителей любого таксона в образце любой природной среды однотипна (рис. 2). В начале из образца выделяют тотальную ДНК, т.е. смесь ДНК всех организмов (*environmental DNA* или *eDNA*). Далее на основе полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием таксон-специфичных праймеров в экстракте увеличивают концентрацию ДНК-маркеров интересующей группы. ДНК-маркеры – это короткие участки генома, изменчивость последовательности нуклеотидов которых позволяет различать более мел-

кие таксономические единицы (например, виды) в пределах более крупного таксона (например, класса). В качестве ДНК-маркеров для грибов наиболее часто используют участки внутренних транскрибируемых спейсеров рРНК (*internal transcribed spacer, ITS*) [37], для прокариот – фрагменты генов малой субъединицы рРНК 16S, для большинства микрорукариот – 18S [38], для беспозвоночных – ген цитохромоксидазы [39].

В результате секвенирования получают прочтения, т.е. нуклеотидные последовательности ДНК-маркеров. В ходе последующего биоинфор-

мационного анализа сходные последовательности объединяют в “оперативные (операционные, операциональные) таксономические единицы” (*operational taxonomic unit, OTU*) или в “варианты последовательностей ампликонов” (*amplicon sequence variant, ASV*): OTU – набор последовательностей, которые могут отличаться друг от друга в границах выбранного порога сходства, например из-за генетической изменчивости или ошибок ПЦР; ASV – набор строго идентичных последовательностей (иногда его обозначают как *zero-radius OTU*); чаще используют OTU. Таксономическое разрешение зависит от задач исследования и регулируется выбором ДНК-маркера и порога сходства последовательностей [40]. Для идентификации принадлежности OTU к определенным таксонам их последовательности сопоставляют с последовательностями ДНК известных таксонов, депонированных в различных базах данных: UNITE [41], SILVA [42], PR2 [43], BOLD [44] и др. В итоге формируется список OTU с таксономическими аннотациями и относительными обилиями в виде числа прочтений ДНК в каждом образце.

Из-за ограниченной производительности секвенаторов оценка абсолютного обилия OTU напрямую невозможна, поэтому по результатам секвенирования каждая OTU представлена долей прочтений ее ДНК от суммарного количества прочтений. Важное свойство таких данных, существенно осложняющее анализ, – композиционность, т.е. взаимозависимость относительных обилий OTU: поскольку в сумме все доли равны единице, увеличение обилия любой OTU приводит к снижению обилия остальных OTU и наоборот. Композиционность накладывает ограничения на выбор методов математического анализа данных [45, 46] и вызывает сложности при интерпретации результатов.

Еще одно “малопривлекательное” свойство результатов секвенирования ДНК – разреженность данных (*data sparsity*), т.е. большое число нулевых значений обилия. В значительной степени оно обусловлено спецификой микробных сообществ, для многих видов которых характерна низкая встречаемость. Важно, что такая разреженность может быть следствием не только редкости видов, действительно отсутствующих в большинстве образцов (так называемые “настоящие нули”, *essential zeros*). Проблема заключается в том, что в ходе секвенирования на разные образцы, как правило, приходится разное количество прочтений, т.е. разное выборочное усилие. Поэтому в образцах с малым количеством прочтений вероятность попадания в выборку ДНК видов с низким обилием может быть настолько небольшой, что в массиве данных появляются “ложные нули” (иначе их называют “округленные нули”, *rounded zeros*). При возможности образцы с малым количеством прочтений секвенируют повторно или же прибегают

к различным приемам замены ложных нулей ожидаемыми значениями (*zero imputation*) [47].

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СЕТИ

Визуализация взаимоотношений множества объектов с помощью графов давно используется в социологии, нейробиологии, теории эволюции, техническом проектировании, химии и многих других дисциплинах [14, 48]. Первые и наиболее известные примеры отображения с помощью графов экологических взаимодействий – пищевые сети и цепи – относятся к концу XIX в. [4, 28]. Сегодня анализу биологических и экологических сетей посвящено много обобщающих обзоров, например [5, 24, 26–29].

Важно подчеркнуть ключевую особенность экологических сетей: в отличие от нейронных, химических или технических систем, связи в которых чаще всего можно наблюдать непосредственно, экологические сети строятся на основе информации о совместной встречаемости видов (*presence-absence data*) или сопряженности их обилий (*abundance data*) в выборках образцов, наблюдений, учетов, описаний и пр. Статистически значимую положительную связь между обилием или встречаемостью пары видов принято интерпретировать как их симбиотические взаимоотношения или сходные экологические предпочтения, а отрицательную – как антагонизм или разделение экологических ниш. К сожалению, отражение экологических процессов в сетях может быть искажено как по объективным причинам, так и из-за методических ограничений, причины которых мы обсудим далее.

Базовые понятия

В большинстве случаев узлы экологической сети – это виды, а ребра – связи между парами видов в контексте исследуемого процесса (рис. 3). Базовые понятия при работе с сетями – путь и степень узла. Путь (иногда его называют геодезический или кратчайший путь, *path*) – это наименьшее число связей, соединяющих два узла, а степень узла (*node degree*) – число принадлежащих узлу связей. Например, на рис. 3б степень узлов 07 и 15 равна трем и четырем соответственно, а путь между этими узлами составляет три ребра, несмотря на то, что от узла 07 до 15 можно пройти по большему числу ребер, например по шести (через узлы 10, 06, 11, 12 и 17).

Поскольку построение экологических сетей основано на оценках связи между встречаемостью или обилием пар видов, то в качестве меры силы связи используют стандартные коэффициенты корреляции (Спирмена или Пирсона). Однако их применение напрямую к данным ДНК-метабаркодирования некорректно вследствие

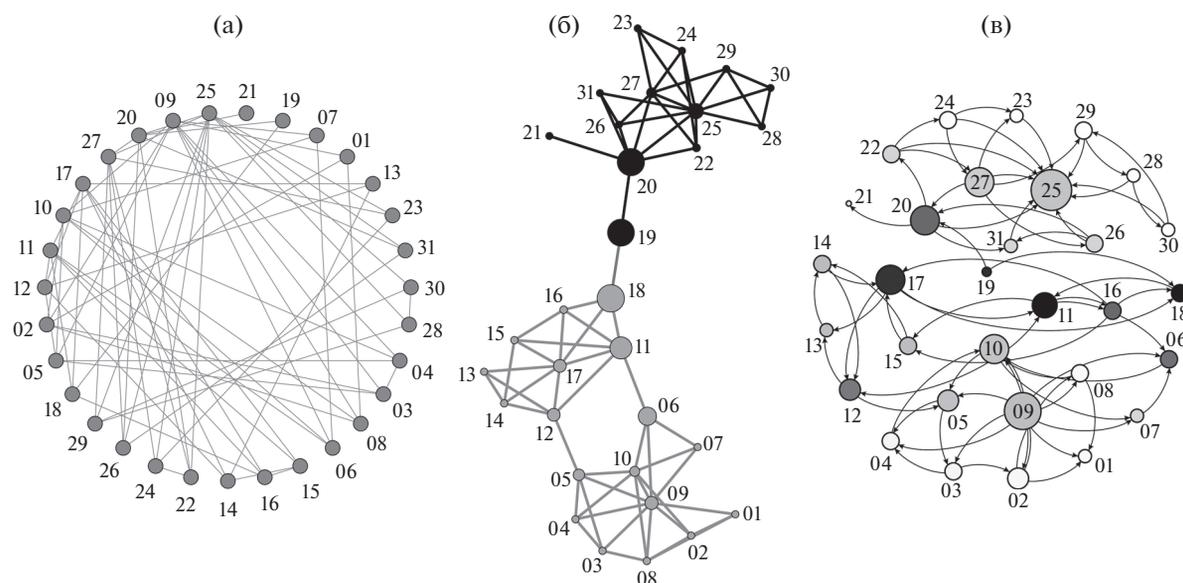


Рис. 3. Примеры визуализации одной и той же сети (искусственные данные): а – круговая раскладка с узлами, упорядоченными по их степени; б – раскладка NEATO, размер узла пропорционален центральности по промежуточности, разным цветом обозначены модули сети; в – раскладка Фрухтермана-Рейнгольда, показана направленность связей, размер узла пропорционален центральности по степени, насыщенность заливки – центральности по близости.

композиционности величин, поэтому оно возможно только после трансформации обилий OTU. Для этого чаще всего используют CLR-трансформацию (*centered log ratio transformation*) – логарифм отношения обилия к среднему геометрическому обилий всех OTU в образце [45].

Расчет среднего геометрического при наличии нулевых значений невозможен, поэтому нули предварительно заменяют произвольно выбранными малыми величинами (*pseudocounts*) или ожидаемыми значениями [47]. Однако при высокой разреженности данных, о которой мы упомянули выше, замена большого количества нулей может существенно повлиять на конечный результат. В такой ситуации целесообразно использовать альтернативные способы трансформации без замены нулей: ALR (*additive log-ratio*), IQLR (*inter-quartile log ratio*) [49] или mCLR (*modified CLR*) [50].

Алгоритмы построения сетей

Разработано множество алгоритмов построения сетей, в том числе учитывающих композиционность и разреженность данных (табл. 2). Помимо мер корреляции, в них используют альтернативные метрики для измерения силы связи: индексы несходства пар видов по наборам образцов, в которых они обнаружены, а также меры условной зависимости (*conditional dependence*), исключающие из сети опосредованные связи. Некоторые методы, например CoNet, позволяют

одновременно использовать разные метрики и строить консенсусные сети [12, 51].

При выборе подходящего алгоритма построения сетей в первую очередь необходимо учитывать характер данных. Высокая чувствительность некоторых алгоритмов к композиционности и разреженности данных может проявляться в увеличении долей выявленных ложных либо не выявленных истинных связей. В ряде работ [12, 24, 50, 52] сравнивают эффективность разных алгоритмов и обсуждают стратегии их выбора.

Итог работы представленных в табл. 2 пакетов программ – это матрицы взаимосвязей пар видов. Для визуализации взаимосвязей в виде графов и различных манипуляций с графами разработаны специальные программы, из которых наиболее известны igraph [53], Gephi [54] и Cytoscape [55].

Топология сетей

Хотя сеть и может служить средством визуализации взаимосвязей объектов, ее облик сам по себе вряд ли может объективно характеризовать сообщество, поэтому попытки напрямую интерпретировать изображения сетей многовидовых микробиомов часто обречены на неудачу. Более того, разнообразные приемы визуализации могут ввести неподготовленного исследователя в заблуждение, акцентируя внимание на одних свойствах сети или объектов и отвлекая от других (см. рис. 3).

Таблица 2. Методы построения экологических сетей на основе встречаемости или обилия видов

Пакет программ	Метод	Метрика силы связи	Источник информации
SparCC	Sparse correlations for compositional data	Корреляция	[49]
MENAP	Molecular ecological network analysis pipeline	Корреляция	[25]
CCREPE	Compositionality corrected by permutation and renormalization	Корреляция	[50]
MINE	Maximal information-based nonparametric exploration	Максимальная информация	[51]
LSA	Local similarity analysis	Сходство	[52]
CCLasso	Correlation inference for compositional data through lasso	Корреляция	[53]
propg	Proportionality between vectors of compositional data	Пропорциональность	[54]
REBACCA	Regularized estimation of the basis covariance based on compositional data	Корреляция	[55]
CoNet; CoNetinR	Co-occurrence network inference	Корреляция, несходство	[56]
SPIEC-EASI	Sparse and compositionally robust inference of microbial ecological networks	Условная зависимость	[47]
SPRING	Semi-parametric rank-based approach for inference in graphical model	Условная зависимость	[36]

Для описания взаимосвязей в сообществе и роли в нем отдельных видов более продуктивно и надежно использовать формализованные параметры топологии сети. Таких параметров разработано чрезвычайно много [5, 14, 27, 64]. Мы остановимся только на тех из них, которые, с нашей точки зрения, информативны в контексте экологических процессов в сообществах микроорганизмов (табл. 3). Параметры топологии, используемые в анализе экологических сетей (в основном в трофических сетях многоклеточных организмов), хорошо описаны в [64], а в [27] даны учебные примеры их расчетов.

Меры сложности сети. В качестве наиболее простого показателя сложности может выступать абсолютное число связей, но оно, как правило, сильно зависит от числа узлов сети, поскольку чем больше объектов, тем больше возможностей для формирования связей. Число связей, отнесенное к числу узлов — плотность связей, также зависит от числа объектов, но слабее. Оба показателя больше подходят для сравнения сложности сообществ со сходным числом видов. Более информативна связность сети — доля реализованных связей от всех потенциально возможных [65]. При определении числа потенциальных связей можно учитывать особенности сообществ: например, каннибализм некоторых видов (т.е. связь узла “на себя”), возможность связи только между видами, принадлежащими разным трофическим уровням, а не между всеми, и пр. [66]. В многокомпонентных сообществах, как правило, реализовано менее 20% потенциальных связей [65, 67, 68].

Показатели плотности связей и связности сети нашли применение в исследованиях зависимо-

стей между сложностью и устойчивостью сообществ (*complexity–stability relationship*). В этом активно разрабатываемом направлении синэкологии сталкиваются две противоположные позиции: с экологической точки зрения чем больше путей переноса энергии в экосистеме, тем она устойчивей [69], тогда как с математической верно обратное [70]. В реальности форма связи между сложностью и устойчивостью сообществ зависит от его размера, состава и силы отдельных взаимодействий [71].

Меры центральности узлов используют для оценки важности объектов в сети, в частности видов в сообществе. Разработано более 250 мер центральности [72], из которых широко известны импакт-фактор научных журналов, а также PageRank, на которой ранее был основан поиск информации в поисковой системе Google. Релевантные сообществам микроорганизмов меры — центральность по степени узла (число связей узла), промежуточности (доля путей, проходящих через узел) и близости (обратная величина к сумме путей от узла до всех остальных узлов). На основе мер центральности можно выявлять так называемые хабы (*hubs*) — узлы с высокой интегрированностью в сеть, т.е. играющие ключевую роль в ее формировании.

Интерпретация мер центральности неодинакова для ориентированных (*directed networks*) и неориентированных (*undirected*) сетей: в первом случае направленность связей между узлами известна, во втором — нет. В ориентированных сетях хабы можно интерпретировать как ключевые виды (*keystone species*), которые настолько важны для функционирования сообщества, что их ис-

Таблица 3. Параметры топологии сетей, информативные для экологических приложений

Свойство	Метрика	Способ расчета	Интерпретация
Интегральные параметры топологии сети			
Сложность сети	Число связей (<i>edge number</i>)	Абсолютное число связей	Чем больше метрика, тем сложнее сеть.
	Плотность связей (<i>linkage density</i>)	Число связей, нормированное на число узлов сети	Можно использовать только для сравнения сетей со сходным числом узлов
	Связность (<i>connectance</i>)	Число связей, нормированное на число потенциальных связей	Чем больше метрика, тем сложнее сеть. Можно сравнивать сети с разным числом узлов
Модулярность сети	Коэффициент модулярности (<i>modularity index</i>)	Степень подразделенности сети на подсети по сравнению со случайной сетью с таким же числом узлов и связей	Чем больше метрика, тем более обособлены подсети внутри сети
	Число модулей	Абсолютное число подсетей	Чем больше метрика, тем больше обособленных подсетей внутри сети
Ассортативность сети	Коэффициент ассортативности (<i>assortativity index</i>)	Мера сопряженности связей между узлами со сходством свойств узлов; приведена к интервалу от -1 до +1	Чем ближе значение к 1, тем вероятнее формирование связей между сходными объектами (ассортативная сеть); чем ближе значение к -1, тем вероятнее формирование связи между несходными объектами (дисассортативная сеть). Близкие к нулю значения указывают на преимущественно случайное формирование связей
Параметры топологии отдельных узлов			
Центральность узла	Центральность по степени узла (<i>node degree centrality</i>)	Число связей узла	Чем больше метрика, тем с большим числом узлов связан узел и тем более он важен. Важно учитывать направленность связей
	Центральность по промежуточности (<i>betweenness centrality</i>)	Доля путей, проходящих через узел	Чем больше метрика, тем чаще узел встречается на путях между парами узлов в сети. Важно учитывать направленность связей
	Центральность по близости (<i>closeness centrality</i>)	Обратная величина к сумме путей от узла до всех других узлов сети	Чем больше метрика, тем ближе узел к остальным узлам сети. Важно учитывать направленность связей
Локальная ассортативность	Коэффициент локальной ассортативности (<i>local assortativity</i>)	Мера аналогична ассортативности сети, но для окружения узла, а не всей сети	Интерпретация аналогична таковой для ассортативности сети, но в пределах окружения узла

чезновение влечет за собой его кардинальную перестройку. На рис. 3в узел 09 с учетом большого числа исходящих из него связей представляет собой хаб. Узлы с высокой центральностью по степени и близости могут быть интерпретированы как эдификаторы – виды с сильным прямым и опосредованным влиянием на все остальные виды в сообществе.

В большинстве сетей меры центральности тесно коррелируют друг с другом [64, 73], поэтому наличие отклонений от такой корреляции – это дополнительный источник информации. Извест-

ны примеры, когда высокая центральность по промежуточности в сочетании с низкой степенью узла указывает на важную регуляторную роль видов [22], которые могут соединять большие подсети (как, например, узел 19 на рис. 3б).

В неориентированных сетях на основе центральности узла нельзя сделать вывод о роли вида, поскольку большое число связей может иметь узел, зависящий от множества других видов, но не влияющий на них [74, 75]. Например, на рис. 3б вывод о важности узла 25, который можно сделать с учетом его высокой степени, меняется на проти-

воположный, если принять во внимание направленность связей, показанную на рис. 3в.

Направленность связей можно определить с помощью анализа временной динамики сообщества или на основе знания биологии видов, а ключевую роль хабов проверить экспериментально, сравнивая последствия их удаления из сообщества с последствиями удаления случайных узлов (*targeted vs. random node removal*) [75, 76]. Однако из-за высокой микромасштабной изменчивости повторный отбор многокомпонентных природных сообществ, как и экспериментальное манипулирование с их составом практически невозможны. На наш взгляд, выявление хабов более перспективно осуществлять на основе информации о синтрофии (*syntrophy, cross-feeding*) или цепях трансформации органического вещества. При таком подходе направленность связей можно определить с помощью предсказанного функционального потенциала вида по разнообразию семейств генов (например, на основе баз данных KEGG и EC [77]), кодирующих ферменты, ответственные за разложение тех или иных веществ. Узлом, интерпретируемым как хаб, может быть вид, осуществляющий разложение труднорастворимых субстратов или представляющий уникальное звено в цепях их превращений.

Модулярность. С помощью индекса модулярности оценивают степень подразделенности наблюдаемой сети на подсети (сообщества, группы или модули) по сравнению со случайной сетью той же размерности [78]. Анализ модулярности, пожалуй, один из наиболее перспективных инструментов в исследованиях экологических сетей. В зависимости от целей работы группы объектов могут быть выбраны на основе разных критериев (например, по таксономической или функциональной принадлежности). Еще больший интерес представляет выявление самих модулей, т.е. подсетей тесно связанных видов, а также сравнение сетей по числу модулей и поиск детерминантов, обуславливающих их существование. Из-за важности выявления обособленных частей сообществ в эпидемиологии, физиологии, социологии и технической инженерии разработано множество алгоритмов поиска модулей (*community detection algorithms*) [78, 79], которые можно использовать и при анализе экологических сетей.

Ассортативность, т.е. предпочтение объектов формировать связи с себе подобными, — хорошо известный феномен в социологии, психологии и популяционной генетике [78]. Анализ сетей позволяет оценить ассортативность количественно. В отличие от модулярности сходство объектов можно оценивать не только в номинальных, но и непрерывных шкалах (например, степень сходства по фенотипу, генотипу или числу связей).

Считается, что большинство биологических сетей дисассортативны по степени, т.е. большинство связей формируется между узлами с разной степенью, что среди прочего обуславливает неустойчивость сети к удалению хабов [29, 78, 80]. Дисассортативность по функциональным признакам может проявляться в пищевых сетях, в которых связаны представители разных трофических групп.

Важно помнить, что сети, построенные на оценках совместной встречаемости (даже при учете обилий видов), могут отражать не только непосредственно взаимоотношения между видами, но также сходство их экологических предпочтений [20, 21, 24]. Анализ модулярности и ассортативности позволяет выявлять группы видов, объединенных пространственной нишей. Примером может служить сеть, построенная на наших данных ДНК-метабаркодирования сообществ грибов мертвой древесины в южной тайге (рис. 4). На ней выделенные в ходе анализа модули состоят из OTU со сходными экологическими предпочтениями, что, помимо визуального результата, подтверждается высокими и статистически значимыми коэффициентами ассортативности по экологическим предпочтениям OTU.

Если задача состоит в анализе трофической ниши видов, то можно заранее избавиться от влияния пространственной ниши на структуру сети, добиваясь максимальной однородности выборок по условиям среды [24]. При работе с большинством природных сообществ микроорганизмов полная однородность серии образцов практически невозможна, поэтому полезным инструментом для анализа трофических ниш могут быть меры локальной ассортативности [81].

Поиск мотивов

С исследованием трофических взаимоотношений также связана задача поиска элементарных функциональных единиц сообщества. К ее решению можно подойти с помощью выявления мотивов сети (*network motifs*) — часто повторяющихся небольших подграфов, которые логично интерпретировать как ее “строительные блоки” [83]. В пищевых сетях макроорганизмов мотивы могут представлять, например, группы хищник–жертва–ресурс или пары конкурирующих видов [84, 85]. Из-за сложности интерпретации громоздких функциональных единиц искомые мотивы обычно включают не более четырех узлов. В отношении сообществ микроорганизмов поиск мотивов перспективен с помощью характеристики трофической ниши по разнообразию генов, кодирующих ответственные за превращения тех или иных веществ ферменты.

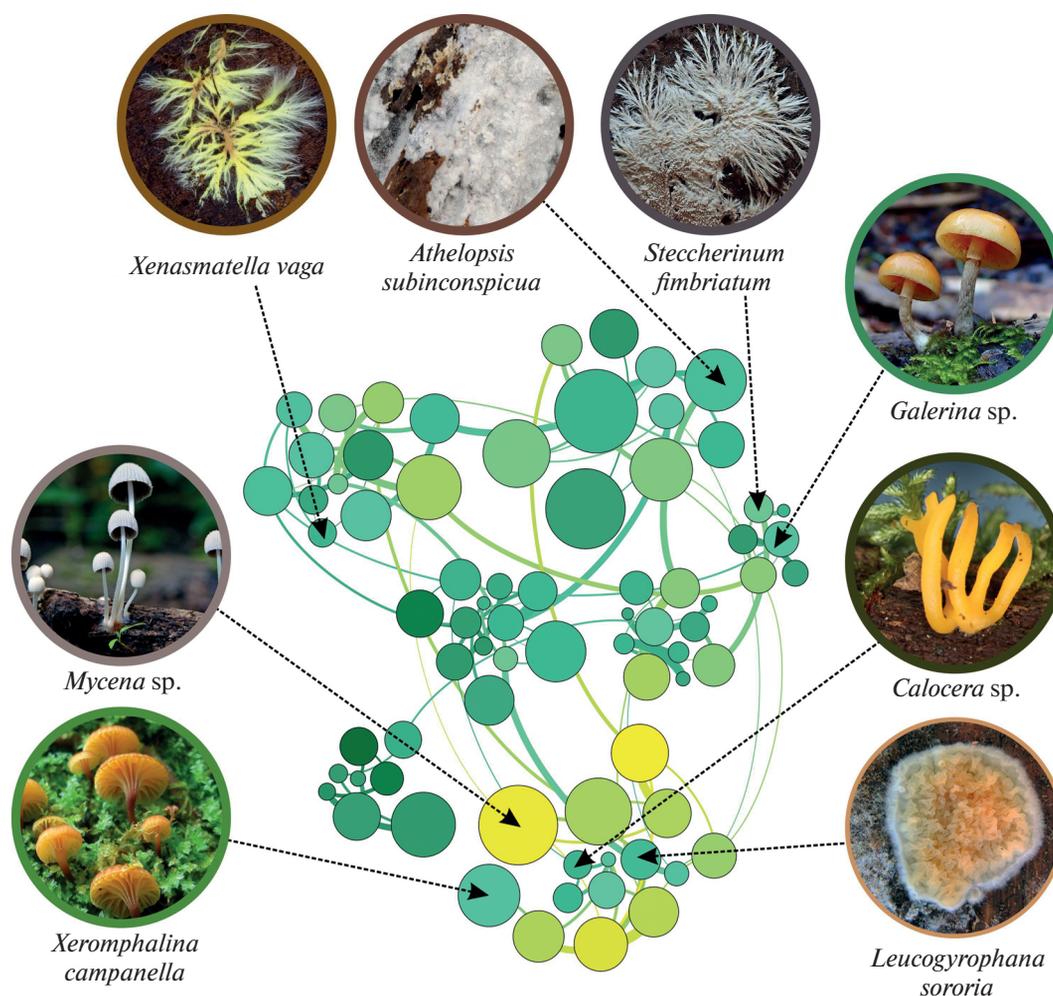


Рис. 4. Сеть положительных взаимодействий между OTU грибных сообществ мертвой древесины. Параметры топологии сети: число узлов равно 74, число связей – 97, плотность связей – 1.31 связей/узел, связность сети – 3.59%, индекс модулярности – 0.63, число модулей – 7, коэффициент ассортативности по экологическим предпочтениям – 0.64. Толщина линии пропорциональна силе связи, размер узла – относительному обилию OTU. Узлы сгруппированы по принадлежности к модулям. Цветом обозначены предпочтения OTU: от темно-зеленого к желтому увеличиваются встречаемость и обилие OTU в более мягкой, кислой и влажной древесине. Показана таксономическая принадлежность некоторых узлов (фотографии). Построение и расчет интегральных характеристик сети выполнены в R v.4.0.2 [82] с использованием пакетов SPRING v.1.0.2 [50] и igraph v.1.2.5 [53], визуализация – в Gephi v.0.9.2 [54].

ИСТОЧНИКИ ОШИБОК В АНАЛИЗЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СЕТЕЙ

Условием корректного анализа сетей должен быть учет ограничений, обусловленных как многокомпонентностью и пространственно-временной изменчивостью объектов исследования, так и особенностями методов получения данных. Некоторые из таких ограничений рассмотрены ниже.

Наличие реликтовой ДНК. Доля находящейся в свободном виде или в мертвых клетках ДНК (*extracellular DNA, relic DNA*) иногда достигает 90% от всей ДНК в исследуемой среде [86]. В макроэкологических исследованиях, выполняемых в масштабе регионов и континентов, а также при работе с сообществами со сглаженной динамикой со-

става наличие реликтовой ДНК может лишь незначительно исказить (как занижать, так и завышать) оценки разнообразия микроорганизмов [87, 88]. Однако при работе в микромасштабе – а именно этот масштаб в пространстве и во времени чаще всего интересен при исследовании взаимоотношений микроорганизмов – реликтовая ДНК из-за возможного смещения обилия видов может стать причиной как ложноположительных, так и ложноотрицательных связей в сетях [87]. Избавиться от ДНК, находящейся на поверхности почвенных частиц и в поврежденных клетках, позволяют некоторые технические приемы, в частности предварительная обработка образцов моноазидом этидия [89]. Кроме того, наличие реликтовой ДНК не препятствует анализу разнооб-

разия актуальной (физиологически активной) части микробного сообщества с помощью секвенирования РНК [87, 90].

Артефактные последовательности ДНК. Помимо упомянутой выше проблемы ложных нулей (из-за малой глубины секвенирования), существует опасность возникновения артефактных последовательностей ДНК. Причины этого – ошибки ПЦР, контаминация реагентов или помещений, а также обмен индексами, идентифицирующими образцы в процессе секвенирования (*index switching* или *cross-talk*) [91]. Поскольку алгоритмы поиска контаминантов пока несовершенны [92], исходные данные принято предварительно очищать от редких OTU, устанавливая порог фильтрации по встречаемости [93]. К сожалению, выбор величины такого порога произволен, поэтому при фильтрации всегда есть риск исключения из выборки действительно редких видов. Пока решение этой проблемы, как и при любом другом методе описания сообществ, сводится к увеличению размера выборки и/или выборочного усилия (т.е. глубины секвенирования).

Артефактные связи. Исследователи большинства микробоценозов природных сред сталкиваются с тем, что количество образцов несопоставимо мало по сравнению с видовым богатством сообществ (эту проблему обозначают *large p, small n problem*). Это может приводить к появлению артефактных связей по причинам инфляции уровня значимости из-за множественного тестирования статистических гипотез, наличия опосредованных взаимодействий между видами, сосуществования видов в результате разделения их трофических ниш. Для минимизации риска появления артефактных связей, помимо “универсального средства” – увеличения объема выборки, необходимы поправки на множественное тестирование гипотез (например, контроль доли ложных гипотез, *false discovery rate*, FDR) [94]. Для устранения влияния опосредованных связей между видами можно использовать методы, основанные на показателях частной или условной корреляций [5].

Ошибочные интерпретации. На протяжении почти всей истории экологии исследователи редко могли устоять перед соблазном интерпретировать совместную встречаемость видов (*co-occurrence*) в контексте межвидовых отношений [95]. Однако такая интерпретация полна артефактами. Простейший из них – трактовка высокой совместной встречаемости видов исключительно как свидетельство их симбиоза. Добавление информации об обилии видов может указать на их антагонистические взаимоотношения, при которых обилие одного вида снижается при увеличении другого. В обзорных работах приведены многочисленные “подводные камни” этого подхода [52, 75, 95, 96].

При обсуждении параметров топологии мы уже упоминали еще один источник потенциальных ошибок в анализе экологических сетей – интерпретацию хабов как важных для функционирования сообщества видов при отсутствии информации о направленности связей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ сетей – это стремительно развивающееся направление, завоевывающее все большую популярность в самых разных предметных областях, в первую очередь связанных с изучением многокомпонентных систем. Благодаря этому в распоряжении экологов оказался мощный инструментарий для описания структуры многовидовых сообществ и выявления их ключевых свойств. Поэтому первоочередной становится задача не “изобретения” новых показателей и методов, а выбора информативных метрик и алгоритмов построения сетей из богатого арсенала уже существующих. Такие метрики и алгоритмы должны не только учитывать специфику экологических сетей, но и быть содержательно интерпретируемы в контексте изучаемых экологических процессов.

При выборе конкретного метода анализа сетей важно убедиться в соответствии исходных данных его допущениям, поскольку результаты зависят и от выбранной метрики связи, и от порога фильтрации по ее силе, и от собственно алгоритма построения сети [97]. Впрочем, устойчивые ассоциации и большинство интегральных параметров топологии обычно сохраняются при использовании разных методов построения сети [24].

С одной стороны, широкое внедрение в практику экологических исследований методов анализа сетей может способствовать развитию понятийного аппарата и наработке полезного опыта. Однако, с другой стороны, некритичное заимствование подходов из смежных областей чревато не только ошибочными выводами, но и в определенной степени может компрометировать саму идею использования анализа сетей в экологических приложениях. В отечественной биологии, начиная с классических работ А.А. Любищева, ошибки применения количественных методов делят на две группы – связанные с “недостатком осведомленности” и “избытком энтузиазма”. Мы надеемся, что представленный обзор современных подходов к анализу экологических сетей и его ограничений в определенной степени будет препятствовать распространению и тех, и других.

Авторы признательны М.В. Модорову, О.Е. Лиходеевской, И.А. Шадрину и Е.А. Бельскому за ценные комментарии к рукописи. Сбор материала, построение сетей, биоинформационный и статистический анализ данных выполнены

при поддержке РФФИ (проекты № 18-29-05042 и № 19-04-00921), подготовка рукописи завершена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. При проведении биоинформационного анализа был использован суперкомпьютер “Уран” Института математики и механики УрО РАН. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ives A.R., Carpenter S.R.* Stability and diversity of ecosystems // *Science*. 2007. V. 317. № 5834. P. 58–62. <https://doi.org/10.1126/science.1133258>
2. *Pimm S.L.* The complexity and stability of ecosystems // *Nature*. 1984. V. 307. № 5949. P. 321–326. <https://doi.org/10.1038/307321a0>
3. *Tylianakis J.M., Didham R.K., Bascompte J., Wardle D.A.* Global change and species interactions in terrestrial ecosystems // *Ecology Letters*. 2008. V. 11. № 12. P. 1351–1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>
4. *Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. 667 с.
5. *Layeghifard M., Hwang D.M., Guttman D.S.* Disentangling interactions in the microbiome: A network perspective // *Trends in Microbiology*. 2017. V. 25. № 3. P. 217–228. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2016.11.008>
6. *Nannipieri P., Ascher J., Ceccherini M.T.* et al. Microbial diversity and soil functions // *European Journal of Soil Science*. 2003. V. 54. № 4. P. 655–670. <https://doi.org/10.1046/j.1351-0754.2003.0556.x>
7. *Metzker M.L.* Sequencing technologies – the next generation // *Nature Reviews Genetics*. 2010. V. 11. № 1. P. 31–46. <https://doi.org/10.1038/nrg2626>
8. *Bahram M., Netherway T., Hildebrand F.* et al. Plant nutrient-acquisition strategies drive topsoil microbiome structure and function // *New Phytologist*. 2020. V. 227. № 4. P. 1189–1199. <https://doi.org/10.1111/nph.16598>
9. *Davison J., Moora M., Öpik M.* et al. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism // *Science*. 2015. V. 349. № 6251. P. 970–973. <https://doi.org/10.1126/science.aab1161>
10. *Tedersoo L., Bahram M., Põlme S.* et al. Global diversity and geography of soil fungi // *Science*. 2014. V. 346. № 6213. P. 1256688. <https://doi.org/10.1126/Science.1256688>
11. *Tisthammer K.H., Cobian G.M., Amend A.S.* Global biogeography of marine fungi is shaped by the environment // *Fungal Ecology*. 2016. V. 19. P. 39–46. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.09.003>
12. *Weiss S., van Treuren W., Lozupone C.* et al. Correlation detection strategies in microbial data sets vary widely in sensitivity and precision // *The ISME Journal*. 2016. V. 10. № 7. P. 1669–1681. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.235>
13. *Faust K., Raes J.* Microbial interactions: from networks to models // *Nature Reviews Microbiology*. 2012. V. 10. № 8. P. 538–550. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2832>
14. *Newman M.* *Networks: An Introduction*. Oxford: Oxford University Press, 2010. 772 p. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199206650.001.0001>
15. *Jacquioud S., Puga-Freitas R., Spor A.* et al. A core microbiota of the plant-earthworm interaction conserved across soils // *Soil Biology and Biochemistry*. 2020. V. 144. P. 107754. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107754>
16. *Tipton L., Muller C.L., Kurtz Z.D.* et al. Fungi stabilize connectivity in the lung and skin microbial ecosystems // *Microbiome*. 2018. V. 6. № 1. P. 12. <https://doi.org/10.1186/s40168-017-0393-0>
17. *Jiang Y.J., Sun B., Li H.X.* et al. Aggregate-related changes in network patterns of nematodes and ammonia oxidizers in an acidic soil // *Soil Biology and Biochemistry*. 2015. V. 88. P. 101–109. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.05.013>
18. *Darcy J.L., Swift S.O.I., Cobian G.M.* et al. Fungal communities living within leaves of native Hawaiian dicots are structured by landscape-scale variables as well as by host plants // *Molecular Ecology*. 2020. V. 29. P. 3102–3115. <https://doi.org/10.1111/mec.15544>
19. *Banerjee S., Thrall P.H., Bissett A.* et al. Linking microbial co-occurrences to soil ecological processes across a woodland-grassland ecotone // *Ecology and Evolution*. 2018. V. 8. № 16. P. 8217–8230. <https://doi.org/10.1002/ece3.4346>
20. *Cram J.A., Xia L.C., Needham D.M.* et al. Cross-depth analysis of marine bacterial networks suggests downward propagation of temporal changes // *The ISME Journal*. 2015. V. 9. № 12. P. 2573–2586. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.76>
21. *Chaffron S., Rehrauer H., Pernthaler J., von Mering C.* A global network of coexisting microbes from environmental and whole-genome sequence data // *Genome Research*. 2010. V. 20. № 7. P. 947–959. <https://doi.org/10.1101/gr.104521.109>
22. *Meyer J.L., Gunasekera S.P., Scott R.M.* et al. Microbiome shifts and the inhibition of quorum sensing by Black Band Disease cyanobacteria // *The ISME Journal*. 2016. V. 10. № 5. P. 1204–1216. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.184>
23. *Pollet T., Berdjeb L., Garnier C.* et al. Prokaryotic community successions and interactions in marine biofilms: the key role of Flavobacteria // *FEMS Microbiology Ecology*. 2018. V. 94. № 6. P. fyy083. <https://doi.org/10.1093/femsec/fyy083>
24. *Rottjers L., Faust K.* From hairballs to hypotheses—biological insights from microbial networks // *FEMS Microbiology Reviews*. 2018. V. 42. № 6. P. 761–780. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuy030>
25. *Deng Y., Jiang Y.-H., Yang Y.* et al. Molecular ecological network analyses // *BMC Bioinformatics*. 2012. V. 13. № 1. P. 113. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-13-113>
26. *Dáttilo W., Rico-Gray V.* Ecological networks in the tropics: An integrative overview of species interactions

- from some of the most species-rich habitats on earth. Cham: Springer, 2018. 202 p.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0>
27. *Junker B.H., Schreiber F.* Analysis of biological networks. Hoboken, N.J.: Wiley-Interscience, 2008. 346 p.
 28. *Képès F.* Biological networks. Singapore: World Scientific, 2007. 516 p.
<https://doi.org/10.1142/6459>
 29. *Woodward G.* Advances in ecological research: Ecological networks. Amsterdam: Elsevier, 2010. 454 p.
 30. *Семенов М.В.* Метабаркодинг и метагеномика в почвенно-экологических исследованиях: успехи, проблемы и возможности // Журн. общ. биол. 2019. Т. 80. № 6. С. 403–417.
<https://doi.org/10.1134/S004445961906006X>
 31. *Salazar G., Cornejo-Castillo F.M., Benitez-Barríos V.* et al. Global diversity and biogeography of deep-sea pelagic prokaryotes // The ISME Journal. 2016. V. 10. № 3. P. 596–608.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2015.137>
 32. *Pawlowski J., Audic S., Adl S.* et al. CBOL protist working group: Barcoding eukaryotic richness beyond the animal, plant, and fungal kingdoms // PLoS Biology. 2012. V. 10. № 11. e1001419.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001419>
 33. *Mikryukov V.S., Dulya O.V., Modorov M.V.* Phylogenetic signature of fungal response to long-term chemical pollution // Soil Biology and Biochemistry. 2020. V. 140. P. 107644.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107644>
 34. *Porter T.M., Morris D.M., Basiliro N.* et al. Variations in terrestrial arthropod DNA metabarcoding methods recovers robust beta diversity but variable richness and site indicators // Scientific Reports. 2019. V. 9. 18218.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-54532-0>
 35. *Чернов Т.И., Железова А.Д., Кутювая О.В.* и др. Сравнительная оценка структуры микробиомов погребенных и современных почв при помощи анализа микробной ДНК // Микробиология. 2018. Т. 87. № 6. С. 737–746.
<https://doi.org/10.1134/S0026365618060071>
 36. *Walters K.E., Martiny J.B.H.* Alpha-, beta-, and gamma-diversity of bacteria varies across habitats // PLoS One. 2020. V. 15. № 9. e0233872.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233872>
 37. *Schoch C.L., Seifert K.A., Huhndorf S.* et al. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2012. V. 109. № 16. P. 6241–6246.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1117018109>
 38. *Pace N.R.* A molecular view of microbial diversity and the biosphere // Science. 1997. V. 276. № 5313. P. 734–740.
<https://doi.org/10.1126/science.276.5313.734>
 39. *Liu M., Clarke L.J., Baker S.C.* et al. A practical guide to DNA metabarcoding for entomological ecologists // Ecological Entomology. 2020. V. 45. № 3. P. 373–385.
<https://doi.org/10.1111/een.12831>
 40. *Callahan B.J., McMurdie P.J., Holmes S.P.* Exact sequence variants should replace operational taxonomic units in marker-gene data analysis // The ISME Journal. 2017. V. 11. № 12. P. 2639–2643.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2017.119>
 41. *Nilsson R.H., Larsson K.H., Taylor A.F.S.* et al. The UNITE database for molecular identification of fungi: handling dark taxa and parallel taxonomic classifications // Nucleic Acids Research. 2019. V. 47. № D1. P. D259–D264.
<https://doi.org/10.1093/nar/gky1022>
 42. *Pruesse E., Quast C., Knittel K.* et al. SILVA: a comprehensive online resource for quality checked and aligned ribosomal RNA sequence data compatible with ARB // Nucleic Acids Research. 2007. V. 35. № 21. P. 7188–7196.
<https://doi.org/10.1093/nar/gkm864>
 43. *Guillou L., Bachar D., Audic S.* et al. The Protist Ribosomal Reference database (PR2): A catalog of unicellular eukaryote small sub-unit rRNA sequences with curated taxonomy // Nucleic Acids Research. 2013. V. 41. № D1. P. 597–604.
<https://doi.org/10.1093/nar/gks1160>
 44. *Ratnasingham S., Hebert P.D.* BOLD: The barcode of life data system (<http://www.barcodinglife.org>) // Molecular Ecology Notes. 2007. V. 7. № 3. P. 355–364.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x>
 45. *Gloor G.B., Macklaim J.M., Pawlowsky-Glahn V., Egozcue J.J.* Microbiome datasets are compositional: And this is not optional // Frontiers in Microbiology. 2017. V. 8. 2224.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02224>
 46. *Morton J.T., Marotz C., Washburne A.* et al. Establishing microbial composition measurement standards with reference frames // Nature Communications. 2019. V. 10. № 1. 2719.
<https://doi.org/10.1038/s41467-019-10656-5>
 47. *Martín-Fernández J.-A., Hron K., Templ M.* et al. Bayesian-multiplicative treatment of count zeros in compositional data sets // Statistical Modelling. 2015. V. 15. № 2. P. 134–158.
<https://doi.org/10.1177/1471082X14535524>
 48. *Freeman L.C.* The development of social network analysis: A study in the sociology of science. Vancouver BC: Empirical Press, 2004. 218 p.
 49. *Fernandes A.D., Reid J.N., Macklaim J.M.* et al. Unifying the analysis of high-throughput sequencing datasets: characterizing RNA-seq, 16S rRNA gene sequencing and selective growth experiments by compositional data analysis // Microbiome. 2014. V. 2. 15.
<https://doi.org/10.1186/2049-2618-2-15>
 50. *Yoon G., Gaynanova I., Muller C.L.* Microbial networks in SPRING – Semi-parametric rank-based correlation and partial correlation estimation for quantitative microbiome data // Frontiers in Genetics. 2019. V. 10. P. 516.
<https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00516>
 51. *Faust K., Sathirapongsasuti J.F., Izard J.* et al. Microbial co-occurrence relationships in the human microbiome // PLoS Computational Biology. 2012. V. 8. № 7. e1002606.
<https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002606>
 52. *Hirano H., Takemoto K.* Difficulty in inferring microbial community structure based on co-occurrence network approaches // BMC Bioinformatics. 2019. V. 20. 329.
<https://doi.org/10.1186/s12859-019-2915-1>

53. *Csardi G., Nepusz T.* The igraph software package for complex network research // *InterJournal, complex systems*. 2006. V. 1695. № 5. P. 1–9.
54. *Bastian M., Heymann S., Jacomy M.* Gephi: An open source software for exploring and manipulating networks // *Proceedings of the third international AAAI conference on weblogs and social media*. 2009. V. 8. P. 361–362.
<https://doi.org/10.13140/2.1.1341.1520>
55. *Shannon P., Markiel A., Ozier O.* et al. Cytoscape: A software environment for integrated models of biomolecular interaction networks // *Genome Research*. 2003. V. 13. № 11. P. 2498–2504.
<https://doi.org/10.1101/gr.1239303>
56. *Friedman J., Alm E.J.* Inferring correlation networks from genomic survey data // *PLoS Computational Biology*. 2012. V. 8. № 9. e1002687.
<https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002687>
57. *Schwager E., Weingart G., Bielski C.* CCREPE: Compositionality corrected by permutation and renormalization / URL: <https://www.bioconductor.org/packages/devel/bioc/html/ccrepe.html>
58. *Reshef D.N., Reshef Y.A., Finucane H.K.* et al. Detecting novel associations in large datasets // *Science*. 2011. V. 334. № 6062. P. 1518–1524.
<https://doi.org/10.1126/science.1205438>
59. *Ruan Q., Dutta D., Schwalbach M.S.* et al. Local similarity analysis reveals unique associations among marine bacterioplankton species and environmental factors // *Bioinformatics*. 2006. V. 22. № 20. P. 2532–2538.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl417>
60. *Fang H., Huang C., Zhao H., Deng M.* CCLasso: correlation inference for compositional data through Lasso // *Bioinformatics*. 2015. V. 31. № 19. P. 3172–3180.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btv349>
61. *Quinn T.P., Richardson M.F., Lovell D., Crowley T.M.* propr: An R-package for identifying proportionally abundant features using compositional data analysis // *Scientific Reports*. 2017. V. 7. 16252.
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-16520-0>
62. *Ban Y., An L., Jiang H.* Investigating microbial co-occurrence patterns based on metagenomic compositional data // *Bioinformatics*. 2015. V. 31. № 20. P. 3322–3329.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btv364>
63. *Faust K., Raes J.* CoNet app: inference of biological association networks using Cytoscape // *F1000Research*. 2016. V. 5. 1519.
<https://doi.org/10.12688/f1000research.9050.2>
64. *Antoniazzi R., Dáttilo W., Rico-Gray V.* A useful guide of main indices and software used for ecological networks studies // *Ecological networks in the tropics* / Eds. Dáttilo W., Rico-Gray V. Cham, 2018. P. 185–196.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0_13
65. *Dunne J.A., Williams R.J., Martinez N.D.* Food-web structure and network theory: The role of connectance and size // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2002. V. 99. № 20. P. 12917–12922.
<https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>
66. *Delmas E., Besson M., Brice M.H.* et al. Analysing ecological networks of species interactions // *Biological Reviews*. 2019. V. 94. № 1. P. 16–36.
<https://doi.org/10.1111/brv.12433>
67. *Lupatini M., Suleiman A.K.A., Jacques R.J.S.* et al. Network topology reveals high connectance levels and few key microbial genera within soils // *Frontiers in Environmental Science*. 2014. V. 2. 10.
<https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00010>
68. *Mikhailov I.S., Zakharova Y.R., Bukin Y.S.* et al. Co-occurrence networks among bacteria and microbial eukaryotes of lake Baikal during a spring phytoplankton bloom // *Microbial Ecology*. 2019. V. 77. № 1. P. 96–109.
<https://doi.org/10.1007/s00248-018-1212-2>
69. *MacArthur R.* Fluctuations of animal populations and a measure of community stability // *Ecology*. 1955. V. 36. № 3. P. 533–536.
<https://doi.org/10.2307/1929601>
70. *May R.M.* Will a large complex system be stable? // *Nature*. 1972. V. 238. № 5364. P. 413–414.
<https://doi.org/10.1038/238413a0>
71. *Landi P., Minoarivelo H.O., Brannstrom A.* et al. Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory // *Population Ecology*. 2018. V. 60. № 4. P. 319–345.
<https://doi.org/10.1007/s10144-018-0628-3>
72. *Jalili M., Salehzadeh-Yazdi A., Asgari Y.* et al. CentiServer: A comprehensive resource, web-based application and R package for centrality analysis // *PLoS One*. 2015. V. 10. № 11. e0143111.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143111>
73. *Lau M.K., Borrett S.R., Baiser B.* et al. Ecological network metrics: opportunities for synthesis // *Ecosphere*. 2017. V. 8. № 8. e01900.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.1900>
74. *Faust K., Bauchinger F., Laroche B.* et al. Signatures of ecological processes in microbial community time series // *Microbiome*. 2018. V. 6. 120.
<https://doi.org/10.1186/s40168-018-0496-2>
75. *Rottjers L., Faust K.* Can we predict keystones? // *Nature Reviews Microbiology*. 2019. V. 17. № 3. P. 193–193.
<https://doi.org/10.1038/s41579-018-0132-y>
76. *Agler M.T., Ruhe J., Kroll S.* et al. Microbial hub taxa link host and abiotic factors to plant microbiome variation // *PLoS Biology*. 2016. V. 14. № 1. P. 1–31.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002352>
77. *Douglas G.M., Maffei V.J., Zaneveld J.R.* et al. PICRUSt2 for prediction of metagenome functions // *Nature Biotechnology*. 2020. V. 38. № 6. P. 685–688.
<https://doi.org/10.1038/s41587-020-0548-6>
78. *Newman M.E.J.* Assortative mixing in networks // *Physical Review Letters*. 2002. V. 89. № 20. 208701.
<https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.89.208701>
79. *Yang Z., Algesheimer R., Tessone C.J.* A comparative analysis of community detection algorithms on artificial networks // *Scientific Reports*. 2016. V. 6. 30750.
<https://doi.org/10.1038/srep30750>
80. *Piraveenan M., Uddin S., Chung K.S.K.* Measuring topological robustness of networks under sustained targeted attacks // 2012 IEEE/ACM international conference on advances in social networks analysis and min-

- ing (Asonam). 2012. P. 38–45.
<https://doi.org/10.1109/Asonam.2012.17>
81. *Peel L., Delvenne J.C., Lambiotte R.* Multiscale mixing patterns in networks // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2018. V. 115. № 16. P. 4057–4062.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1713019115>
 82. R Core Team R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2020. URL: <https://www.R-project.org/>
 83. *Milo R., Shen-Orr S., Itzkovitz S.* et al. Network motifs: Simple building blocks of complex networks // Science. 2002. V. 298. № 5594. P. 824–827.
<https://doi.org/10.1126/science.298.5594.824>
 84. *Giling D.P., Ebeling A., Eisenhauer N.* et al. Plant diversity alters the representation of motifs in food webs // Nature Communications. 2019. V. 10. № 1. P. 1226.
<https://doi.org/10.1038/s41467-019-08856-0>
 85. *Stouffer D.B., Camacho J., Jiang W., Amaral L.A.N.* Evidence for the existence of a robust pattern of prey selection in food webs // Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences. 2007. V. 274. № 1621. P. 1931–1940.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0571>
 86. *Dell'Anno A., Danovaro R.* Extracellular DNA plays a key role in deep-sea ecosystem functioning // Science. 2005. V. 309. № 5744. P. 2179–2179.
<https://doi.org/10.1126/science.1117475>
 87. *Carini P., Delgado-Baquerizo M., Hinckley E.L.S.* et al. Effects of spatial variability and relic DNA removal on the detection of temporal dynamics in soil microbial communities // Mbio. 2020. V. 11. № 1. e02776–19.
<https://doi.org/10.1128/mBio.02776-19>
 88. *Lennon J.T., Muscarella M.E., Placella S.A., Lehmkuhl B.K.* How, when, and where relic DNA affects microbial diversity // Mbio. 2018. V. 9. № 3. e00637–18.
<https://doi.org/10.1128/mBio.00637-18>
 89. *Wagner A.O., Malin C., Knapp B.A., Illmer P.* Removal of free extracellular DNA from environmental samples by ethidium monoazide and propidium monoazide // Applied and Environmental Microbiology. 2008. V. 74. № 8. P. 2537–2539.
<https://doi.org/10.1128/Aem.02288-07>
 90. *Baldrian P., Kolařík M., Štursová M.* et al. Active and total microbial communities in forest soil are largely different and highly stratified during decomposition // The ISME Journal. 2012. V. 6. № 2. P. 248–258.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2011.95>
 91. *Edgar R.C.* UNCROSS: Filtering of high-frequency cross-talk in 16S amplicon reads // bioRxiv. 2016. P. 088666.
<https://doi.org/10.1101/088666>
 92. *Davis N.M., Proctor D.M., Holmes S.P.* et al. Simple statistical identification and removal of contaminant sequences in marker-gene and metagenomics data // Microbiome. 2018. V. 6. 226.
<https://doi.org/10.1186/s40168-018-0605-2>
 93. *Lagkouvardos I., Fischer S., Kumar N., Clavel T.* Rhea: a transparent and modular R pipeline for microbial profiling based on 16S rRNA gene amplicons // PeerJ. 2017. V. 5. e2836.
<https://doi.org/10.7717/peerj.2836>
 94. *Verhoeven K.J.F., Simonsen K.L., McIntyre L.M.* Implementing false discovery rate control: Increasing your power // Oikos. 2005. V. 108. P. 643–647.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13727.x>
 95. *Blanchet F.G., Cazelles K., Gravel D.* Co-occurrence is not evidence of ecological interactions // Ecology Letters. 2020. V. 23. № 7. P. 1050–1063.
<https://doi.org/10.1111/ele.13525>
 96. *Berry D., Widder S.* Deciphering microbial interactions and detecting keystone species with co-occurrence networks // Frontiers in Microbiology. 2014. V. 5. 219.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00219>
 97. *Connor N., Barberan A., Clauset A.* Using null models to infer microbial co-occurrence networks // PLoS One. 2017. V. 12. № 5. e0176751.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0176751>

ЭКОСИСТЕМНЫЙ ОБМЕН ДИОКСИДА УГЛЕРОДА И ВЛАГИ В СОСНЯКЕ БРУСНИЧНО-ЛИШАЙНИКОВОМ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

© 2021 г. С. В. Загирова^а, *, О. А. Михайлов^а

^аИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН, Россия 167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

*e-mail: zagirova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 09.06.2020 г.

После доработки 20.11.2020 г.

Принята к публикации 26.11.2020 г.

Для определения экосистемного обмена диоксида углерода в сосняке бруснично-лишайниковом выполнен анализ 8790 измерений по методу микровихревых пульсаций в летне-осенний период. Годовой цикл потоков диоксида углерода между лесом и атмосферой восстановлен с использованием регрессионных уравнений. Суммарные значения нетто-обмена диоксида углерода, gross-фотосинтеза и экосистемного дыхания соснового насаждения соответствовали -103 , -407 и 304 г С м⁻² год⁻¹. Суммарная эвапотранспирация в июне–сентябре составила 98 мм, а эффективность использования воды на gross-фотосинтез менялась в пределах 2–3 г С кг⁻¹ Н₂О. Установлена тесная связь среднесуточных значений gross-фотосинтеза и суммарного испарения влаги над лесным пологом. Экосистемный обмен диоксида углерода и эвапотранспирация в сосняке бруснично-лишайниковом значительно ниже, чем в ельнике восточно-европейской тайги, что подтверждает гипотезу о влиянии структуры лесного покрова на характеристики энерго-массообмена в приземном слое атмосферы.

Ключевые слова: лесная экосистема, метод микровихревых пульсаций, потоки газа, баланс углерода, эвапотранспирация, эффективность использования воды на фотосинтез

DOI: 10.31857/S0367059721030100

Россия остается регионом мира, где потепление климата в последние десятилетия существенно превышает среднее глобальное изменение температуры [1]. Повышение температуры и увеличение продолжительности вегетационного периода положительно повлияли на сток углерода и продукцию фитомассы в большей части бореальных лесов России [2]. По мнению некоторых авторов [3], увеличение глобальной нетто-продукции наземных экосистем (*NEP*) вызвано возросшей концентрацией CO₂ в атмосфере, а увеличение температуры в регионах с холодным климатом усиливало этот эффект. В условиях современного климата бореальные леса вносят значительный вклад в связывание атмосферного CO₂, однако климатические события в текущем столетии могут превратить их в источник парниковых газов, в первую очередь в зоне распространения многолетней мерзлоты [4].

Прогнозные оценки функционального состояния лесов основываются на выявлении ключевых факторов, контролирующих экосистемный обмен вещества и энергии. В последние десятилетия в исследованиях энерго-массообмена локальных экосистем, прежде всего за рубежом, широ-

кое применение нашел метод микровихревых пульсаций [5]. С помощью этого метода установлено, что реакция обмена CO₂ в лесных насаждениях на повышение температуры зависит от водного баланса [6, 7]. При дефиците влаги в приземной атмосфере и экстремально высокой температуре в летний период снижаются фотосинтетический сток углерода [8, 9] и эффективность использования света на фотосинтез [10]. Компиляция результатов долговременных измерений методом микровихревых пульсаций показала, что суммарный нетто-обмен диоксида углерода в хвойных лесах бореальной зоны варьирует от -206 до 95 г С м⁻² год⁻¹ [11]. Пространственная вариабельность обмена CO₂ может быть обусловлена климатом, экологическими факторами, а также структурой и состоянием фитоценозов.

На Европейском Северо-Востоке России в растительном покрове преобладают еловые и сосновые фитоценозы [12], которые характеризуются невысокой эффективностью использования солнечной радиации на создание продукции [13] и низкой продуктивностью транспирации [14]. Применение метода микровихревых пульсаций позволило выявить суточную и сезонную дина-

мики нетто-обмена CO_2 и эвапотранспирации в ельнике среднетаежной подзоны при разных погодных условиях в период вегетации [9]. В сосновых фитоценозах Европейского Северо-Востока России подобные исследования ранее не проводили.

Цель настоящей работы состояла в оценке экосистемного обмена CO_2 и влаги в сосняке бруснично-лишайниковом восточно-европейской средней тайги по результатам измерений методом микровихревых пульсаций. В задачи исследований входило: 1) установить суточный и сезонный ход обмена CO_2 и влаги между сосновым лесом и приземной атмосферой в летне-осенний период; 2) выявить связь gross-фотосинтеза (P_{gross}) с основными экологическими факторами и эвапотранспирацией (ET); 3) оценить годовой баланс нетто-обмена CO_2 (NEE) экосистемы соснового леса. Предполагалось, что в сосняке бруснично-лишайниковом с невысоким индексом листовой поверхности, сформированном на относительно сухих и бедных песчаных почвах, обмен CO_2 и влаги будет заметно ниже, чем в ранее исследованном еловом насаждении средней тайги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на территории Якшинского участкового лесничества Печорно-Ильского заповедника ($61^{\circ}49'$ с.ш., $56^{\circ}52'$ в.д., Республика Коми), который находится в 120 км от районного центра пос. Троицко-Печорск. На этом участке заповедника преобладают равнинные ландшафты с господством сосновых лесов и сфагновых болот, среди сосняков преобладают лишайниковые и брусничные типы [15]. Среднегодовая температура составляет -0.8°C , средняя многолетняя температура января -17.9°C , июля $+16.3^{\circ}\text{C}$, продолжительность безморозного периода — 83 дня. За год выпадает 627 мм осадков, большая их часть приходится на лето и начало осени.

В сосняке бруснично-лишайниковом древесной образован *Pinus sylvestris* L. в возрасте 70–320 лет, средняя высота — 14 м, запас древесины $-177 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ [12]. В напочвенном покрове доминируют кустарнички рода *Vaccinium* и лишайники рода *Cladina*. Сосняки лишайниковой группы типов леса в равнинных ландшафтах заповедника сформированы на бедных по минералогическому составу подзолах иллювиально-железистых со средней мощностью подстилки и низким содержанием гумуса (0.3–0.4%) [16]. В процессе развития они неоднократно подвергались действию пожаров. Индекс поверхности листьев древостоя (LAI), измеренный с помощью LAI-2200C plant canopy analyzer (Li-Cor, USA) на высоте 1.3 м от

поверхности земли в период максимального облиствления, соответствовал 1.5.

Система для измерений вертикальных потоков CO_2 (F_{CO_2}) и скорости теплообмена по методу микровихревых пульсаций включала ультразвуковой анемометр (Wind Master, Gill Instruments Ltd., США) и инфракрасный газоанализатор закрытого типа (EC-100, Campbell Scientific Inc., США). Оборудование установлено в июне 2013 г. на вышке высотой 22 м от поверхности земли. Одновременно регистрировали интенсивность фотосинтетически активной радиации (ΦAP), температуру воздуха (T_a), дефицит упругости водяного пара в атмосферном воздухе (DVP) над пологом, температуру (T_n) и объемное содержание влаги (OB) в почве. Для заполнения пропусков в микроклиматических измерениях использовали данные логгеров Hobo (Onset, США), установленных на вышке в 2012 г.

Нами использованы результаты измерений вертикальных потоков парниковых газов по методу микровихревых пульсаций с 26 июня по 31 декабря 2013 г. Данные регистрировали с частотой 20 Гц, их обработку производили в программном обеспечении LoggerNet (Campbell Scientific Inc., США) в соответствии с общепринятым методом статистического анализа [17]. Качество полученных средних значений 30-мин измерений оценивали с учетом стабильности атмосферных условий, выражающемся в отношении показателя шероховатости подстилающей поверхности Монина-Обухова (z/L) и футрпринта ($d_{\text{fetch}70}$) к динамической скорости ветра (u^*) в момент измерения. При очень стабильных ($z/L > 1$) и очень нестабильных ($z/L < -5$) атмосферных условиях наблюдали критическое значение $u^* < 0.2 \text{ м с}^{-1}$. Чаще всего это происходило в ночной период при низкой турбулентности в приземном слое атмосферы, поэтому такие данные исключали из дальнейшей обработки. Для статистического анализа выбрано 8790 измерений (97% от всего набора первичных данных). Единичные пропуски в суточных измерениях (до 2 ч) заполняли линейной аппроксимацией по методике [18].

Поток воздуха, который использовался системой для расчета потока CO_2 , формировался на расстоянии до 500 м от вышки в зависимости от скорости ветра над пологом леса. Рассчитанный вертикальный поток диоксида углерода F_{CO_2} эквивалентен нетто-обмену CO_2 (NEE), который представляет собой сумму двух разнонаправленных процессов — gross-фотосинтеза (P_{gross}) и дыхания экосистемы (R_{eco}) [19]:

$$NEE = P_{\text{gross}} + R_{\text{eco}}. \quad (1)$$

В уравнении баланса NEE имеет положительный знак, если R_{eco} превышает P_{gross} , и отрицательный —

Таблица 1. Температура воздуха и сумма осадков в период наблюдений*

Месяц	Средняя температура, °С		Сумма осадков, мм мес ⁻¹	
	2013 г.	2008–2012 гг.	2013 г.	2008–2012 гг.
Июнь	15.5	14.1	42	57
Июль	19.1	17.1	49	71
Август	14.4	12.5	65	92
Сентябрь	6.4	8.1	63	88
Октябрь	-0.9	2.3	86	58
Ноябрь	-1.6	-5.8	69	66
Декабрь	-10.9	-15.5	53	36

* Для метеостанции Троицко-Печорск по данным [20].

если P_{gross} превышает R_{eco} . Направленность потока CO_2 из атмосферы в экосистему соответствует NEE со знаком “-”, а со знаком “+” – от поверхности растительного покрова в атмосферу.

В ночное время ($\Phi AP < 20$ мкмоль м⁻² с⁻¹) фотосинтез приравнивался к нулю, а NEE соответствовал R_{eco} . Дыхание экосистемы в дневные часы рассчитывали по уравнению зависимости NEE от T_a в ночное время:

$$R_{eco} = 0.0293e^{0.0668 \cdot T_a} \quad (2)$$

Верификация этой модели по эмпирическим данным ночного дыхания в период с 26 июня по 31 декабря показала удовлетворительный результат ($r^2 = 0.7$). Стандартная ошибка оценки регрессионной модели составила 0.0157 ($p < 0.00000$); P_{gross} соответствовал разности между измеренной величиной NEE и смоделированным экосистемным дыханием.

Эвапотранспирацию (ET), или суммарное испарение, в июне-сентябре рассчитывали на основании регистрируемых системой затрат тепла на испарение воды (LE):

$$ET = LE/\lambda, \quad (3)$$

где λ – скрытая теплота парообразования (2.45 МДж/кг).

Эффективность использования влаги на гросс-фотосинтез определяли как отношение P_{gross}/ET [7].

Суммарный поток CO_2 и эвапотранспирация за определенный промежуток времени соответствовали интегралу значений с 30-мин шагом измерений. Нормальность распределения NEE и ET оценивали по критерию Колмогорова–Смирнова. Для выявления зависимости обмена CO_2 от факторов окружающей среды (ΦAP , температуры и влажности воздуха, температуры и объемного содержания влаги в почве) использовали корреляцию Пирсона и регрессионный анализ в программном пакете Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Метеорологические условия. В районе проведения исследований в летний период 2013 г. сохранялась умеренно-теплая погода, среднемесячные температуры превышали на 1–2°С средние многолетние значения за предыдущие пять лет (табл. 1). В сентябре–октябре погода была прохладнее, а в ноябре–декабре теплее, чем в 2008–2012 гг. Минимальная температура воздуха (-30°С) отмечена в декабре. В летние месяцы наблюдался незначительный дефицит осадков – с 1 июня по 31 декабря 2013 г. их сумма составила 426 мм. Снежный покров сформировался в середине октября.

Температура воздуха над древесным пологом соснового леса в некоторые дни июля повышалась в дневные часы до 30°С. Первые ночные заморозки наблюдали в конце сентября (рис. 1). Аномально теплая погода с температурой до 8°С установилась в начале ноября. В июне–начале июля среднее за сутки значение ΦAP , поступающей к земной поверхности, составило 640 мкмоль м⁻² с⁻¹, к концу сентября снизилось в 2 раза, в октябре оно не превышало 200 мкмоль м⁻² с⁻¹, а в ноябре–декабре – 30 мкмоль м⁻² с⁻¹. Альbedo соснового леса в летний период варьировало в пределах 0.15–0.25 и увеличилось до 0.3 в октябре после формирования снежного покрова (см. рис. 1). Кратковременное снижение альbedo отмечено в ноябре при аномально высокой температуре воздуха днем (до 8°С), что могло быть вызвано исчезновением снега с крон деревьев. Среднесуточное значение дефицита упругости водяного пара в атмосферном воздухе над пологом древостоя в июне–июле составило 0.4–1.6 кПа, однако в некоторые дни июля в дневные часы оно превышало 2.5 кПа. В августе–сентябре $ДУВП$ постепенно снижался, достигнув нулевого значения в октябре (см. рис. 1).

Температура верхнего горизонта почвы на глубине 20 см от поверхности в сосновом лесу следовала за изменением температуры воздуха – ее максимум наблюдали в конце июля, а минимум – в декабре (см. рис. 1). Минимальное объемное со-

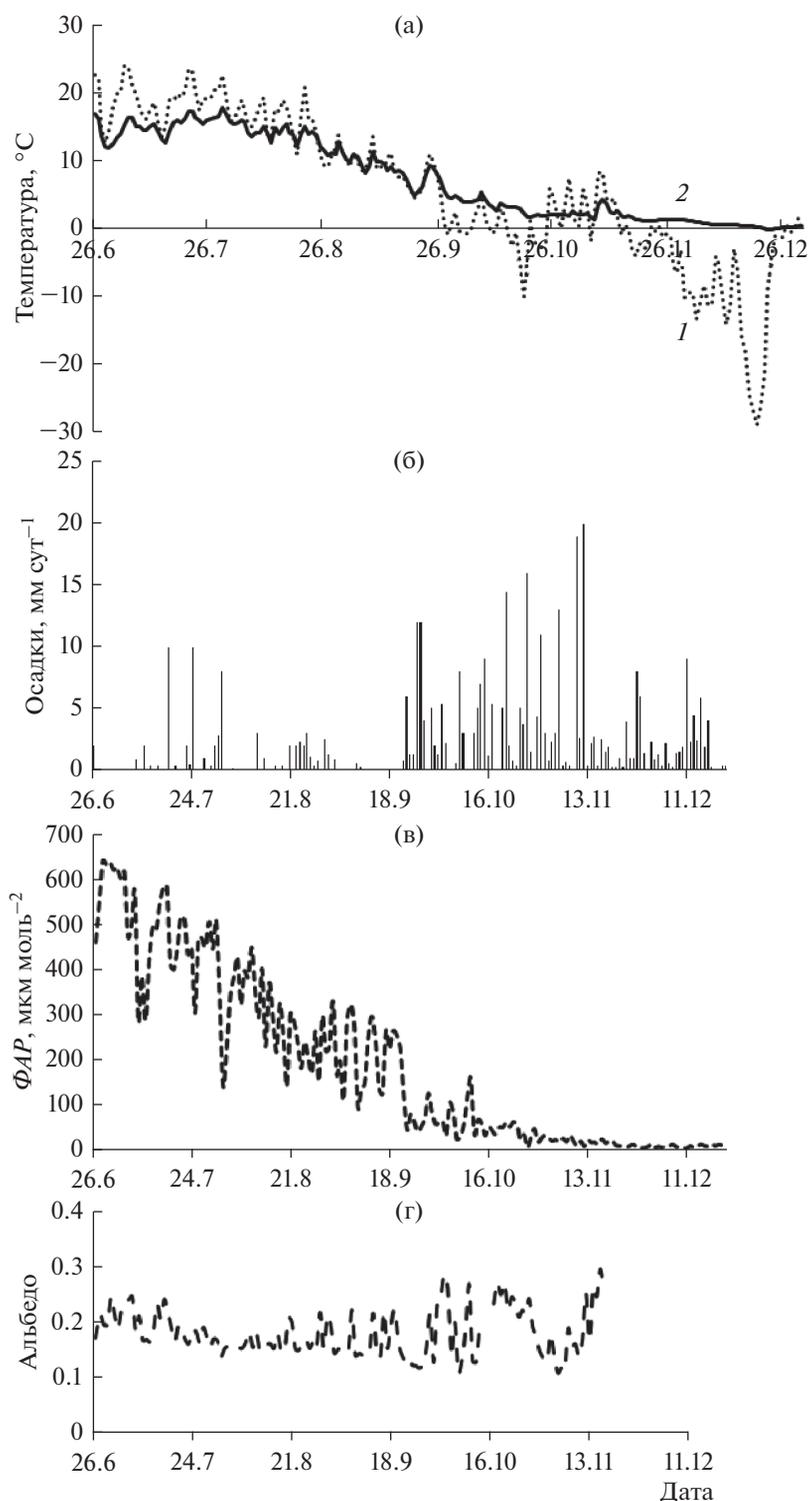


Рис. 1. Сезонный ход среднесуточных значений T_a (а, 1), T_p (а, 2), суммы осадков (б), ΦAP (в), альbedo (г), $ДУВП$ (д) на высоте 22 м и $ОВ$ почвы (е) на глубине 20 см в сосняке бруснично-лишайниковом.

держание влаги в верхних горизонтах почвы отмечено в середине июля, а максимальное — в ноябре. Увеличение $ОВ$ в 3 раза регистрировали в начале августа после выпадения обильных осадков ($Ос$).

Обмен CO_2 между лесом и приземной атмосферой в июне—декабре. Нетто-обмен CO_2 постепенно снижался в летне-осенний период. В начале наблюдений скорость экосистемного обмена

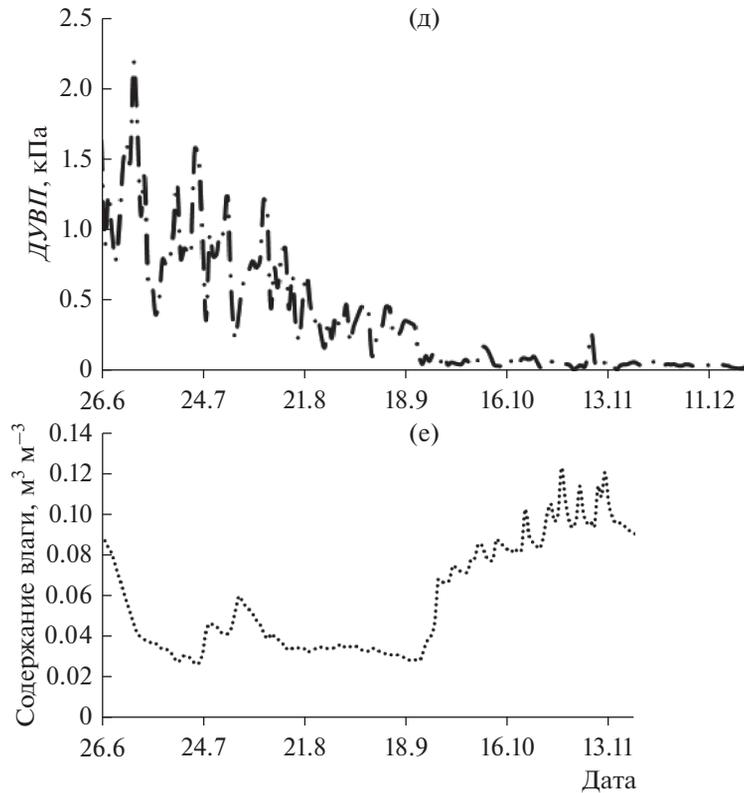


Рис. 1. Окончание.

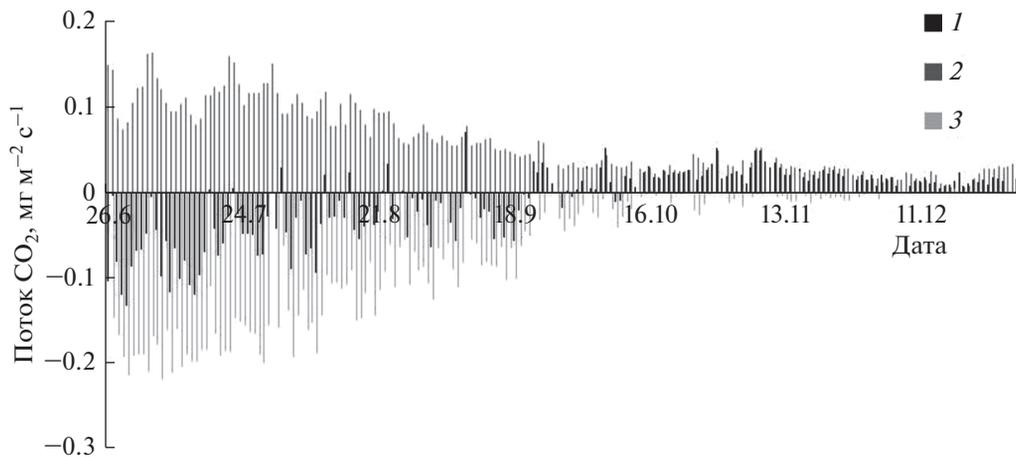


Рис. 2. Сезонный ход среднесуточных значений потоков NEE (1), R_{eco} (2) и P_{gross} (3) в экосистеме соснового леса в период наблюдений.

CO_2 соснового леса в дневные часы достигала $-0.6\ mg\ CO_2\ m^{-2}\ c^{-1}$ и снизилась в 2 раза к концу августа. Максимальное среднесуточное значение NEE составило $-0.14\ mg\ CO_2\ m^{-2}\ c^{-1}$ (рис. 2). Осенний переход леса от стока к источнику CO_2 регистрировали в конце сентября, когда среднее за день значение ΦAP не превышало $200\ \mu mol\ m^{-2}\ c^{-1}$, а температура воздуха приближалась к нулю. В целом

суточный баланс NEE в августе составил около 40%, в сентябре – 20% июльских значений (табл. 2). С октября по декабрь сосновый лес являлся источником CO_2 для приземной атмосферы.

В июле при благоприятных погодных условиях суточный ход NEE соответствовал изменению ΦAP , его максимум отмечен в дневные часы (с 11.00 до 14.00). Экосистемное дыхание снижалось ночью, усиливалось в течение дня, достигая мак-

Таблица 2. Суточный ход обмена CO_2 ($\Gamma \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{сут}^{-1}$) и эвапотранспирация ($\text{мм H}_2\text{O} \text{сут}^{-1}$) в сосняке в июне–октябре 2013 г.

Период	NEE	R_{eco}	P_{gross}	ET
26–30 июня	-7.2	6.8	-13.9	1.8
1–15 июля	-6.9	7.9	-14.8	1.6
16–31 июля	-3.9	8.5	-12.4	1.4
1–15 августа	-2.8	6.9	-9.7	1.2
16–31 августа	-1.5	5.8	-7.3	0.9
1–15 сентября	-1.3	4.6	-5.9	0.5
16–30 сентября	-0.2	3.5	-3.7	0.2
1–15 октября	+2.5	2.5	0	0

симула в вечерние часы (рис. 3). Нарушение обычного суточного хода NEE наблюдали при дневной температуре воздуха $>25^\circ\text{C}$ и дефиците упругости водяного пара >2 кПа, в результате чего сосновый лес после полудня становился источником CO_2 .

Максимальные значения экосистемного дыхания соснового леса, смоделированного по изменению температуры воздуха, отмечены в июне–июле (см. рис. 2, табл. 2). В последующем дыхание снижалось, а в октябре–декабре варьировало в пределах $0.02\text{--}0.05 \text{ мг CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Всплеск дыхания произошел в ноябре при кратковременном повышении температуры воздуха.

Максимальные значения gross-фотосинтеза в сосновом насаждении отмечены в июне–июле, в период с наиболее благоприятными свето-температурными условиями для ассимиляции CO_2 (см. рис. 2, табл. 2). В последующем P_{gross} снижался, достигнув нулевых значений в начале октября. С gross-фотосинтезом связаны нетто-обмен CO_2 и экосистемное дыхание (рис. 4). В свою очередь P_{gross} в сосновом насаждении достоверно зависел от факторов окружающей среды (табл. 3): наиболее высокий коэффициент корреляции P_{gross} выявлен с ΦAP и T_a , самый низкий – с объемным содержанием влаги в почве. С температурой воздуха

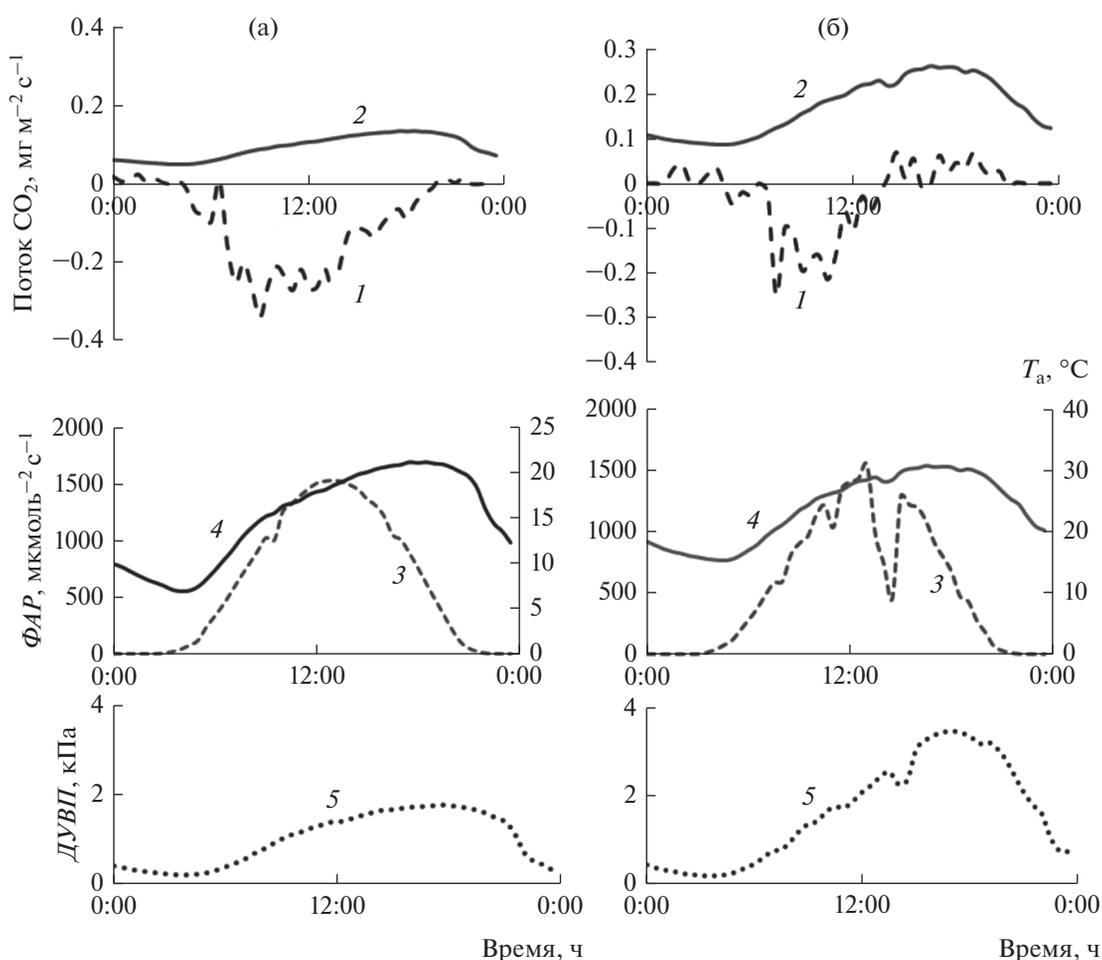


Рис. 3. Суточный ход NEE (1) и R_{eco} (2) в сосновом насаждении в малооблачную погоду при разном сочетании ΦAP (3), T_a (4) и $ДУВП$ (5): а – 15.07.2013; б – 21.07.2013.

коррелировали температура почвы и дефицит влажности воздуха.

Моделирование годичного цикла нетто-обмена CO₂. Восстановление годичного цикла нетто-обмена CO₂ в сосновом насаждении выполнено с использованием моделей gross-фотосинтеза и экосистемного дыхания. Для моделирования P_{gross} в качестве независимых переменных использованы среднесуточные значения ΦAP и T_a . Методом подбора выбрано уравнение линейной регрессии P_{gross} , которое давало наибольший коэффициент детерминации для этих переменных ($R^2 = 0.95$, $F(2, 91) = 844$, $p < 0.01$):

$$P_{gross} = -15.27T_a - 0.5\Phi AP. \quad (4)$$

Скорость обмена выражали в мг CO₂ м⁻² ч⁻¹. Верификация модели gross-фотосинтеза показала удовлетворительный результат сходимости с данными, полученными в июне–сентябре (рис. 5). Найденное уравнение использовали для оценки мгновенных величин P_{gross} в годичном цикле. Мгновенные значения R_{eco} рассчитывали по уравнению (2), а NEE – по уравнению (1).

В соответствии с модельными данными gross-фотосинтез в сосновом насаждении весной начался в апреле при отрицательных температурах воздуха. В этот период скорость P_{gross} в среднем за сутки не превышала -200 мг CO₂ м⁻² ч⁻¹, в мае увеличилась в два раза, достигнув максимума в июле (рис. 6). Среднесуточные значения NEE в середине апреля составляли около -50 мг CO₂ м⁻² ч⁻¹, повышались в мае и в первой половине июня достигали -240 мг CO₂ м⁻² ч⁻¹. В последующем постепенное снижение NEE сопровождалось усилением экосистемного дыхания. В соответствии с моделью фотосинтетический сток углерода прекратился в октябре при отрицательных температурах воздуха, что соответствовало результатам инструментальных измерений обмена CO₂. Однако gross-фотосинтез отмечен в ноябре при положительных среднесуточных температурах. В целом за год суммарный P_{gross} соснового насаждения составил -1222 г CO₂ м⁻² год⁻¹, R_{eco} и NEE – 913 и -309 г CO₂ м⁻² год⁻¹ соответственно (рис. 7).

Эвапотранспирация, или суммарное испарение воды с подстилающей поверхности, представляет собой сумму двух основных процессов – физического испарения и транспирации растений. В июне–августе среднесуточное значение ET в сосняке составило 0.06 ± 0.02 мм ч⁻¹. Наиболее высокая скорость эвапотранспирации отмечена в июне–июле, в последующем она снижалась и достигала нулевых значений в октябре (рис. 8). Летом снижение ET наблюдали также в пасмурные дни при $\Phi AP < 300$ мкмоль м⁻² с⁻¹. Установлена тесная связь среднесуточных значений ET и P_{gross}

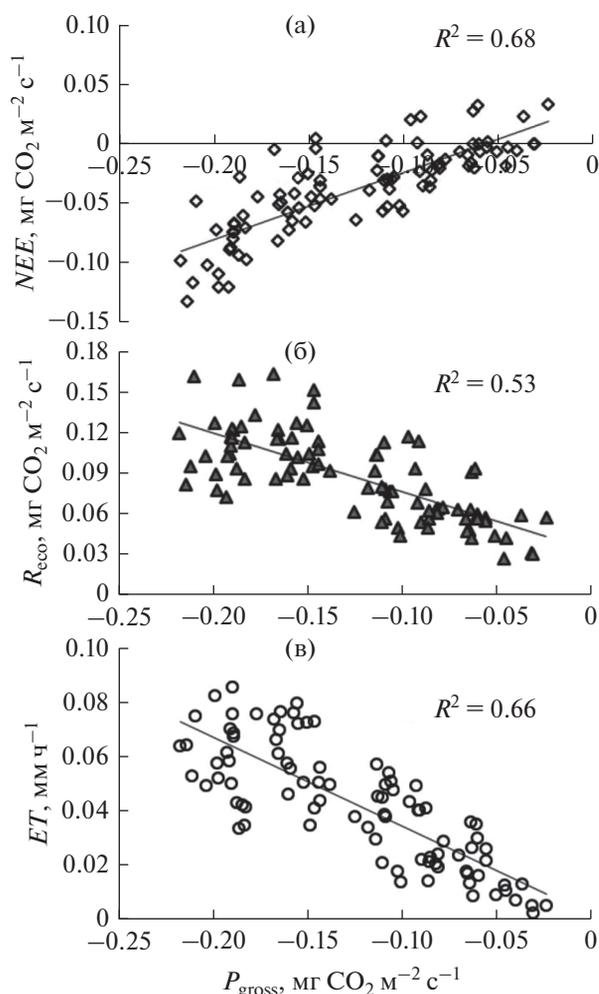


Рис. 4. Зависимость среднесуточных значений NEE (а), R_{eco} (б) и ET (в) от gross-фотосинтеза в сосняке бруснично-лишайниковом в июне–сентябре 2013 г.

(см. рис. 4). Суммарная за сутки эвапотранспирация в конце августа составила около 50%, а в сентябре – 30% июльских значений (см. табл. 2). В теплый период года суммарное испарение влаги превышало сумму осадков – разница между ними достигала 2 мм сут⁻¹, за исключением нескольких

Таблица 3. Корреляционная матрица среднесуточных значений в июне–сентябре ($n = 91$, $p < 0.05$)

Показатель	P_{gross}^*	ΦAP	T_a	T_n	VPD	OB
P_{gross}	1					
ΦAP	-0.76	1				
T_a	-0.75	0.59	1			
T_n	-0.70	0.47	0.95	1		
$ДВП$	-0.70	0.46	0.94	0.98	1	
OB	-0.25	0.20	0.10	0.10	0.10	1

* Используются абсолютные значения P_{gross} со знаком “–”.

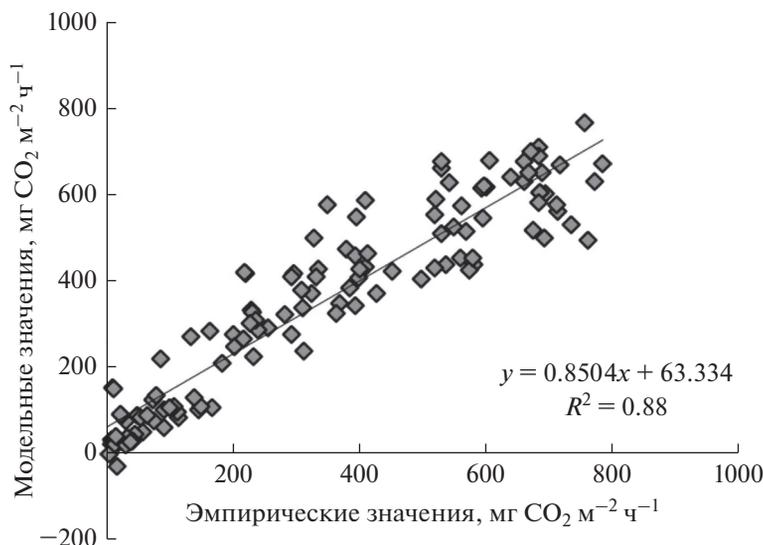


Рис. 5. Корреляция модельных и эмпирических среднесуточных значений gross-фотосинтеза ($-P_{\text{gross}}$) в сосняке бруснично-лишайниковом в июне–сентябре 2013 г.

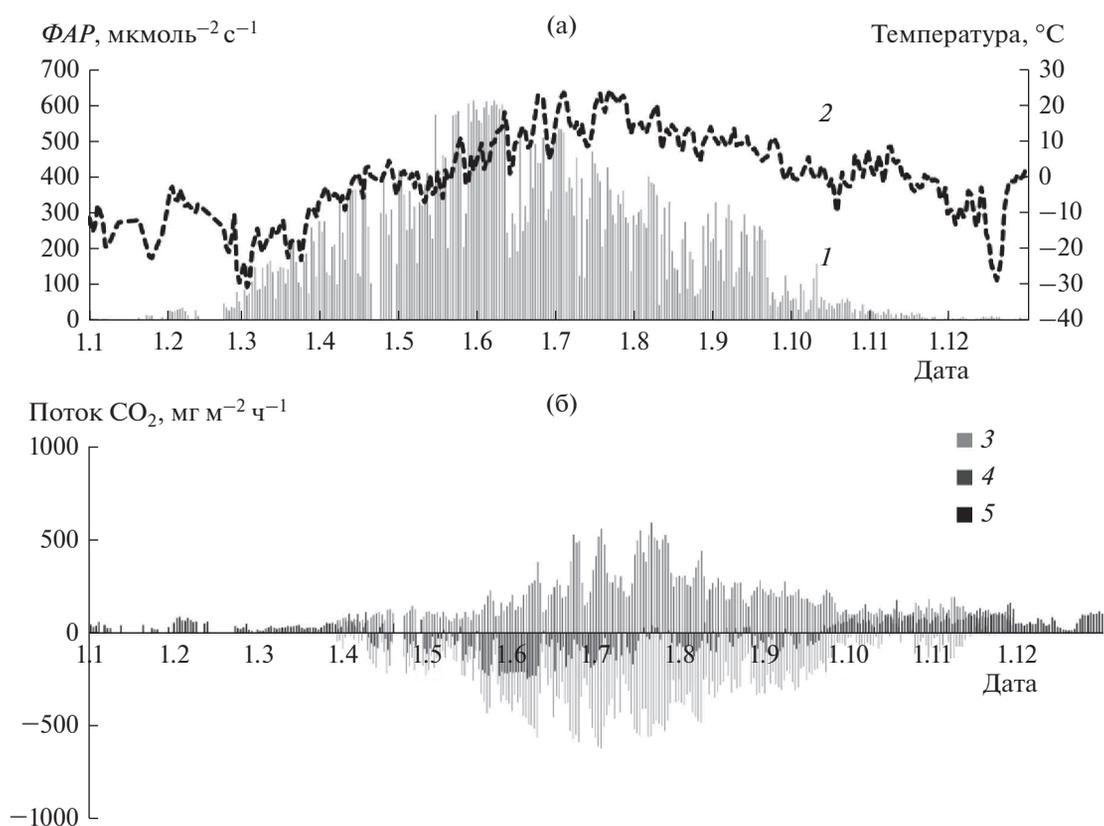


Рис. 6. Годовой цикл ΦAP (а, 1), T_a (а, 2) и модельных значений P_{gross} (б, 3) R_{eco} (б, 4), NEE (б, 5) в сосновом насаждении в 2013 г.

дней с обильными дождями (см. рис. 8). За период наблюдений с 26 июня по 30 сентября кумулятивное значение ET в сосняке составило 98.4 мм, а эффективность использования воды на фото-

синтез варьировала в пределах 2–3 г С кг^{-1} H_2O . Отсутствие данных теплообмена с 1 января по 25 июня 2013 г. не позволило оценить годичный цикл эвапотранспирации соснового леса.

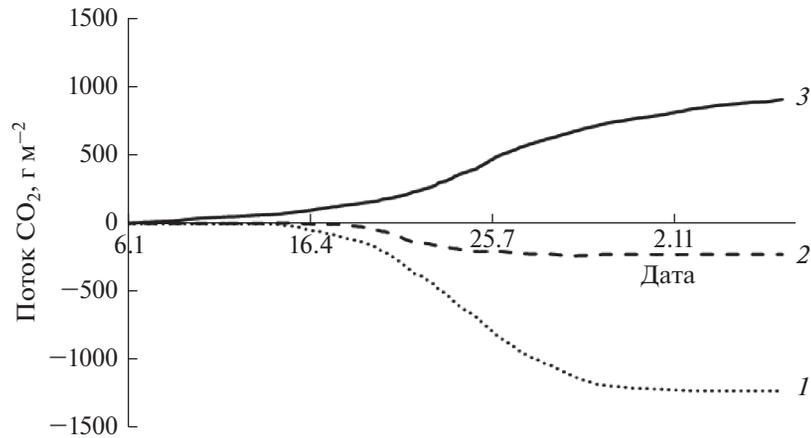


Рис. 7. Кумулятивные значения P_{gross} (1), NEE (2) и R_{eco} (3) в сосняке бруснично-лишайниковом в 2013 г.

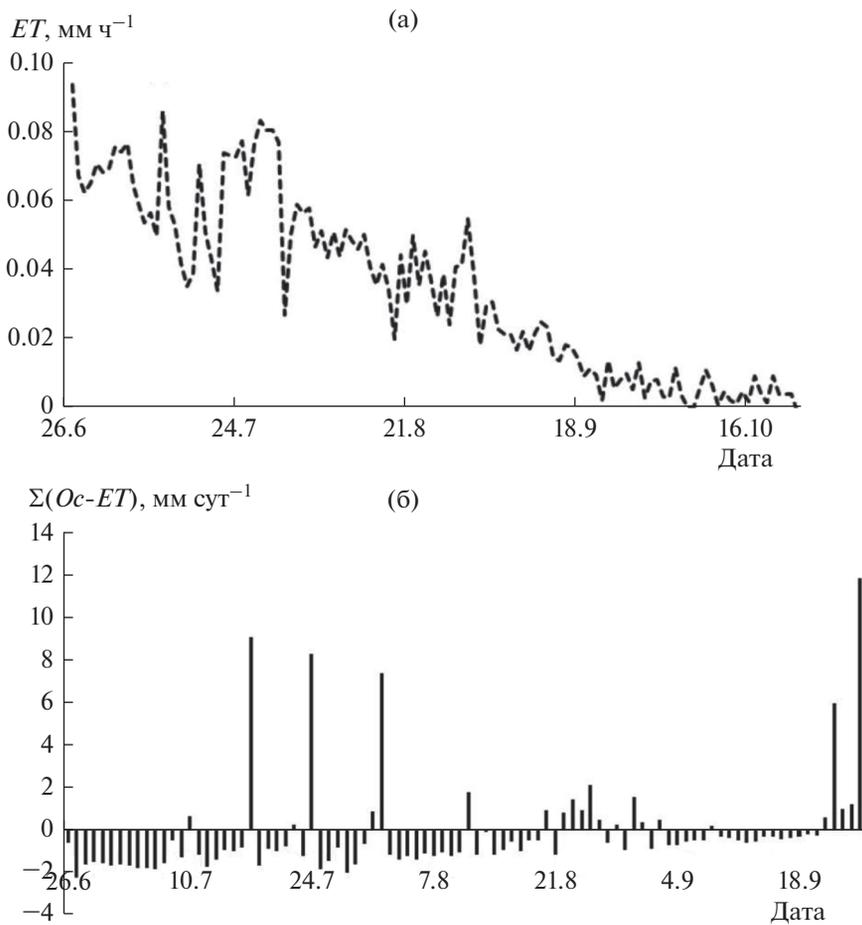


Рис. 8. Сезонный ход среднесуточных значений эвапотранспирации (а) и баланса влаги $\Sigma(Oc-ET)$ (б) над пологом соснового леса в летне-осенний период 2013 г.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В сосняке бруснично-лишайниковом среднесуточная скорость нетто-обмена CO_2 в июне–июле достигала $-0.14 \text{ мг } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, что значительно меньше результатов, полученных в сосно-

вых лесах Сибири ($-0.35 \text{ мг } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, [21]) и Финляндии ($-0.66 \text{ мг } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, [22]), а также в темнохвойных насаждениях бореальной зоны ($-0.57 \text{ мг } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, [23]; $-0.44 \text{ мг } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, [24]; $-0.6 \text{ мг } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, [9]). В исследованном нами

сосняке баланс NEE составил $-309 \text{ г CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ год}^{-1}$ (или $-103 \text{ г C м}^{-2} \text{ год}^{-1}$), в то время как в сосняке лишайниковом Сибири среднее значение NEE за три года измерений соответствовало $-156 \text{ г C м}^{-2} \text{ год}^{-1}$ [21]. В разных типах хвойных лесов бореальной зоны баланс экосистемного обмена CO_2 варьирует от -206 до $95 \text{ г C м}^{-2} \text{ год}^{-1}$ [11]. При этом межгодовая вариабельность NEE может быть обусловлена разной чувствительностью gross-фотосинтеза и дыхания к изменению факторов среды. Тесная связь среднесуточных NEE и P_{gross} в экосистеме соснового леса указывает на то, что фотосинтез определяет баланс нетто-обмена CO_2 .

Фотосинтетическое связывание атмосферного углерода в экосистеме леса зависит от поступающей солнечной радиации. В исследованном нами сосняке бруснично-лишайниковом gross-фотосинтез тесно связан с ΦAP и температурой воздуха. Восстановленный по этим переменным годичный цикл gross-фотосинтеза начался в апреле при отрицательных среднесуточных температурах и $\Phi AP > 400 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Некоторые авторы [23, 25, 26] предполагают, что при отсутствии транспирационного потока влаги ранней весной хвойные растения в процессе фотосинтеза могут использовать воду, запасенную в стволах деревьев. О возможности фотосинтеза в хвойных фитоценозах в апреле свидетельствуют также суточные колебания концентрации CO_2 в приземном слое атмосферы над лесами Центральной Сибири [27].

Суммарный gross-фотосинтез в сосновом насаждении, рассчитанный по ΦAP и температуре воздуха, составил $-1222 \text{ г CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ год}^{-1}$ (или $407 \text{ г C м}^{-2} \text{ год}^{-1}$). Одним из важнейших предикторов пространственной вариабельности gross-фотосинтеза и нетто-обмена CO_2 в бореальных экосистемах является LAI [28]. Возможно, поэтому в исследованном сосняке бруснично-лишайниковом с низким LAI фотосинтетический сток углерода меньше, чем в еловом насаждении средней тайги [9]. Кроме того, сосняк отличался от ельника повышенным альбедо и соответственно имел более низкий радиационный баланс, что также могло повлиять на экосистемный обмен CO_2 и эвапотранспирацию.

Экосистемное дыхание лесного насаждения является результирующей дыхания двух компонентов — автотрофов и гетеротрофов, и его доля может превышать 50% gross-фотосинтеза [22, 29]. В сосняке бруснично-лишайниковом R_{eco} составило $913 \text{ г CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ год}^{-1}$, или $304 \text{ г C м}^{-2} \text{ год}^{-1}$, что заметно меньше результатов, полученных в темнохвойных насаждениях средней тайги [9, 24]. Это может быть обусловлено продуктивностью насаждения, сформированного на бедных песчаных почвах. Отношение экосистемного дыхания к gross-фотосинтезу в июне—августе соответ-

ствовало $0.5-0.7$, в сентябре достигало 0.9 . Увеличение $R_{\text{eco}}/P_{\text{gross}}$ в осенний период обусловлено более быстрым снижением скорости фотосинтеза по сравнению с экосистемным дыханием (см. табл. 2) вследствие повышения облачности, снижения поступления ΦAP и температуры воздуха. Согласно исследованиям других авторов [10], в лесных экосистемах при теплой погоде весной среднее значение $R_{\text{eco}}/P_{\text{gross}}$ за период вегетации составляло $0.74-0.81$, а в годы с низкими температурами повышалось до 0.96 . В целом в лесах северного полушария среднее значение отношения $R_{\text{eco}}/P_{\text{gross}}$ соответствует $0.84-0.85$ [6, 29].

В дыхании лесной экосистемы доля гетеротрофного (почвенного) дыхания может составлять более 50% [30]. В Центральной Сибири экосистемное дыхание сосняка лишайникового достигало $1240 \text{ г CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ сезон}^{-1}$ [21], а почвенная эмиссия в сосновых насаждениях в разные годы варьировала в пределах $300-800 \text{ г CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ сезон}^{-1}$ [31]. При этом авторы отмечали повышение чувствительности дыхания почвы к температуре в засушливые годы. В сосняке бруснично-лишайниковом восточно-европейской тайги при среднесуточной температуре воздуха $10-15^\circ\text{C}$ дыхание почвы в разные годы составляло более $5 \text{ г CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$ [32], что превышает 50% суточного экосистемного дыхания, полученного нами для этого же типа леса в июле—августе (см. табл. 2).

Тесная связь эвапотранспирации с gross-фотосинтезом в сосняке бруснично-лишайниковом ($r = 0.7$) указывает на способность растений регулировать оптимальное соотношение фотосинтеза и транспирации при разных погодных условиях [33, 34]. Этим же обусловлено относительное постоянство эффективности использования воды на фотосинтез в бореальных лесах [7]. Известно, что транспирация в темнохвойных насаждениях достигает 80%, а в сосняках — 60% суммарного испарения [13]. В теплый период года суммарное испарение с наземных экосистем не всегда зависит от суммы выпавших осадков [7], однако влажность воздуха в приземной атмосфере и эвапотранспирация связаны между собой [35]. В исследованном нами сосняке бруснично-лишайниковом значения ET заметно меньше, чем в ельнике среднетаежной подзоны [9], что могло быть обусловлено низкими LAI древостоя (1.5) и запасом почвенной влаги ($0.04-0.06 \text{ м}^3 \text{ м}^{-3}$). Эффективность использования воды на фотосинтез в сосняке составила в среднем $2-3 \text{ г C кг}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, что согласуется со значением продуктивности транспирации древостоев хвойных фитоценозов, рассчитанным весовым методом [14].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Применение метода микровихревых пульсаций и эмпирических моделей позволило определить годовой цикл вертикальных потоков CO_2 и эвапотранспирации над пологом соснового насаждения. Результаты проведенных исследований согласуются с мнением других авторов о влиянии наземных экосистем на суточные и сезонные колебания концентрации газов в приземном слое атмосферы. Сосняк бруснично-лишайниковый восточно-европейской средней тайги характеризовался невысокой скоростью экосистемного обмена диоксида углерода и эвапотранспирации. Согласно модельной оценке, суммарный гросс-фотосинтез и нетто-обмен CO_2 составили соответственно -1222 и -309 г CO_2 м^{-2} год^{-1} , что соответствует -407 и -103 г С м^{-2} год^{-1} . Выявлена тесная зависимость между нетто-обменом CO_2 и гросс-фотосинтезом в теплый период года. Максимальные значения эвапотранспирации отмечены в июне–июле: эффективность использования воды на фотосинтез составила $2\text{--}3$ г С кг^{-1} H_2O . Различия скорости вертикальных потоков CO_2 и эвапотранспирации между еловым и сосновым насаждениями восточно-европейской средней тайги подтверждает гипотезу о влиянии структурной организации лесного покрова на энерго-массообмен в приземном слое атмосферы.

Работа подготовлена в рамках государственного задания Института биологии Коми научного центра УрО РАН по теме “Пространственно-временная динамика структуры и продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем на Европейском Северо-Востоке России” (АААА-А17-117122090014-8).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. В настоящей работе не содержатся какие либо исследования с участием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2014. 58 с.
2. *Lapenis A., Shvidenko A., Shepaschenko D.* et al. Acclimation of Russian forests to recent changes in climate // *Global Change Biology*. 2005. V. 11. P. 2090–2102.
3. *Fernández-Martínez M., Sardans J., Chevallier J.* et al. Global trends in carbon sinks and their relationships with CO_2 and temperature // *Nature Climate Change*. 2019. V. 9. P. 73–79. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0367-7>
4. *Gauthier S., Bernier P., Kuuluvainen T.* et al. Boreal forest health and global change // *Science*. 2015. V. 349. P. 819–822.
5. *Alekseychik P., Lappalainen H., Petäjä T.* et al. Ground-based station network in Arctic and Subarctic Eurasia: an overview // *Geography. Environment. Sustainability*. 2016. V. 9. № 2. P. 75–81. https://doi.org/10.15356/2071-9388_02v09_2016_06
6. *Low B.E., Falge E., Gu L.* et al. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation // *Agriculture and Forest Meteorology*. 2002. V. 113. P. 97–120.
7. *Brunner Ch., Black T., Jassal R.* et al. How climate and vegetation type influence evapotranspiration and water use efficiency in Canadian forest, peatland and grassland ecosystems // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2012. V. 153. P. 14–30. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.04.008>
8. *Замолодчиков Д.Г., Гитарский М.Л., Шилкин А.В.* и др. Мониторинг циклов диоксида углерода и водяного пара на полигоне “Лог таёжный” (Валдайский национальный парк) // *Фундаментальная и прикладная климатология*. 2017. Т. 1. С. 54–68.
9. *Zagirova S.V., Mikhailov O.A., Elsakov V.V.* Carbon dioxide and water exchange between spruce forest and atmosphere in spring-summer under different weather conditions // *Contemporary Problems Ecology*. 2019. V. 12. P. 45–58.
10. *Barr A., Black T., Hogg E.* et al. Climatic controls on the carbon and water balances of a boreal aspen forests, 1994–2003 // *Global Change Biology*. 2007. V. 13. P. 561–576. <https://doi.org/10.1111.j.1365-2486.2006.01220>
11. *Baldocchi D., Chu H., Reichstein M.* Inter-annual variability of net and gross ecosystem carbon fluxes: A review // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2018. V. 249. P. 520–533. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.05.015>
12. Углерод в лесных и болотных экосистемах особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2014. 202 с.
13. *Галенко Э.П.* Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1983. 129 с.
14. *Сенькина С.Н.* Связь влагообмена с продукцией фитомассы древесного и травяно-кустарничкового ярусов в ельниках черничных средней подзоны тайги // *Растительные ресурсы*. 2014. Т. 50. С. 25–30.
15. Закономерности полувекковой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар, 2000. 206 с.
16. Почвы и почвенный покров Печоро-Ильчского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2013. 328 с.
17. *Vickers D., Mahrt L.* Quality control and flux sampling problems for tower and aircraft data // *J. of Atmospheric and Oceanic Technology*. 1997. V. 14. P. 512–526.
18. *Falg E., Baldocchi D., Olson R.* et al. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystems exchange // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2001. V. 107. P. 43–69.
19. *Greco S., Baldocchi D.* Seasonal variations of CO_2 and water vapor exchange rates over a temperate deciduous forest // *Global Change Biology*. 1996. V. 2. P. 183–197.
20. *Novakovskiy A.B., Elsakov V.V.* Hydrometeorological database (HMDB) for practical research in ecology //

- Data Science J. 2014. V. 13. P. 57–63.
<https://doi.org/10.2481/dsj.IFPDA-10>
21. Чебакова Н.М., Выгодская Н.Н., Арнет А. и др. Энерго-массообмен и продуктивность основных экосистем Сибири (по результатам измерений методом турбулентных пульсаций). 2. Углеродный обмен и продуктивность // Изв. РАН. Сер биологич. 2014. № 1. С. 65–75.
<https://doi.org/10.7868/S0002332914010044>
 22. Kolari P., Pumpanen J., Rannik U. et al. Carbon balance of different aged Scots pine forest in Southern Finland // Global Change Biology. 2004. V. 10. P. 1106–1119.
 23. Hollinger D.Y., Goltz S.M., Davidson E.A. et al. Seasonal patterns and environmental control of carbon dioxide and water vapor exchange in an ecotonal boreal forest // Global Change Biology. 1999. V. 5. P. 891–902.
 24. Röser C., Montagnani L., Schulze E.-D. et al. Net CO₂ exchange rates in three different succession stages of “dark taiga” of central Siberia // Tellus. 2002. № 54. P. 642–654.
 25. Suni T., Berninger F., Vesala T. et al. Air temperature triggers the recovery of evergreen boreal forest photosynthesis in spring // Global Change Biology. 2003. № 9. P. 1410–1426.
 26. Arneth A., Veenendaal E.M., Best C. et al. Water use strategies and ecosystem-atmosphere exchange of CO₂ in two highly seasonal environments // Biogeosciences. 2006. V. 3. P. 421–437.
 27. Тимохина А.В., Прокушкин А.С., Онучин А.А. и др. Динамика приземной концентрации СО₂ в среднетаёжной подзоне Приенисейской Сибири // Экология. 2015. № 2. С. 110–119.
<https://doi.org/10.7868/S0367059715020122>
 28. Ueyama M., Iwata H., Harazono Y. et al. Growing season and spatial variations of carbon fluxes of Arctic and boreal ecosystems in Alaska (USA) // Ecological Applications. 2013. V. 23. P. 1798–1816.
 29. Chen Z., Guirui Y., Zhu X. et al. Covariation between gross primary production and ecosystem respiration across space and the underlying mechanisms: A global synthesis // Agricultural and Forest Meteorology. 2015. V. 203. P. 180–190.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.01.012>
 30. Law B.E., Ryan M.G., Anthoni P.M. Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem // Global Change Biology. 1999. V. 5. P. 169–182.
 31. Махныкина А.В., Прокушкин А.С., Меняйло О.В. и др. Влияние климатических факторов на эмиссию СО₂ из почв в среднетаёжных лесах Центральной Сибири: эмиссия как функция температуры и влажности // Экология. 2020. № 1. С. 51–61.
<https://doi.org/10.31857/S0367059720010060>
 32. Осипов А.Ф. Влияние межгодовых различий метеорологических характеристик вегетационного периода на эмиссию СО₂ с поверхности почвы среднетаёжного сосняка бруснично-лишайникового (Республика Коми) // Почвоведение. 2018. № 12. С. 1455–1463.
 33. McCaughey J.H., Pejam M.R., Arain M.A., Cameron D.A. Carbon dioxide and energy fluxes from a boreal mixed-wood forest ecosystem in Ontario, Canada // Agricultural and Forest Meteorology. 2006. V. 140. P. 79–96.
 34. Amiro B.D., Barr A.G., Black T.A. et al. Carbon, energy and water fluxes at mature and disturbed forest sites, Saskatchewan, Canada // Agricultural and Forest Meteorology. 2006. V. 136. P. 237–251.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2004.11.012>
 35. Kasurinen V., Alfredsen K., Kolari P. et al. Latent heat exchange in the boreal and arctic biomes // Global Change Biology. 2014. V. 20. P. 3439–3456.
<https://doi.org/10.1111/gcb.12640>

УДК 581.9(571.54)

ЭКОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ НЕМОРАЛЬНЫХ РЕЛИКТОВЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ХРЕБТЕ ХАМАР-ДАБАН (ЮГ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ) ПО ДАННЫМ СЕТОЧНОГО КАРТИРОВАНИЯ

© 2021 г. В. В. Чепинога^{a, b, *}, М. В. Протопопова^{b, c}, В. В. Павличенко^{b, c}, С. В. Дудов^d

^aЦентральный сибирский ботанический сад СО РАН, Россия 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

^bИркутский государственный университет, Россия 664003 Иркутск, ул. Карла Маркса, 1

^cСибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Россия 664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 132

^dМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Россия 119234 Москва, Ленинские горы, 1

*e-mail: Victor.Chepinoga@gmail.com

Поступила в редакцию 01.10.2020 г.

После доработки 12.11.2020 г.

Принята к публикации 20.11.2020 г.

Представлены результаты крупномасштабного сеточного картирования реликтовых видов растений (*Anemone altaica* Fisch. ex С.А. Меу., *A. baicalensis* Turcz., *Corydalis bracteata* (Steph.) Pers., *Eranthis sibirica* DC., *Primula pallasii* Lehm., *Waldsteinia ternata* (Steph.) Fritsch) в пределах неморального рефугиума на северном макросклоне хребта Хамар-Дабан (Республика Бурятия). Картирование проведено в нижней части бассейна р. Большой Мамай на модельном участке площадью 25 км². Результаты исследования подтвердили общую для южно-сибирских неморальных реликтов закономерность: их приуроченность к долинам и берегам рек и ручьев. В то же время изученные виды различаются по своим экотопическим предпочтениям, в том числе по способности распространяться за пределы речной долины, диапазону предпочитаемых высот и устойчивости к нарушению растительного покрова. Кластерный анализ и оценка сопряженности видов с использованием непараметрического коэффициента конкордации Кендалла подтвердили наличие согласованности пространственного распределения модельных видов.

Ключевые слова: рефугиум, сеточное картирование, Байкальская Сибирь, *Anemone*, *Corydalis*, *Eranthis*, *Primula*, *Waldsteinia*

DOI: 10.31857/S0367059721030057

Большинство неморальных рефугиумов Южной Сибири в настоящее время довольно хорошо описаны и охарактеризованы [1–4 и др.], однако вопрос о встречаемости, пространственном распределении и экологических особенностях реликтовых видов, сохранившихся в этих рефугиумах, остается открытым. Некоторые исследователи считают, что реликтовые виды должны находиться в дисгармонии с современными условиями окружающей среды, поскольку концепция реликтовости предполагает редкую и спорадическую встречаемость вида в пределах своего дизъюнктивного ареала [5]. Однако в ряде случаев, напротив, отмечаются повышенное обилие и регулярная встречаемость реликтов в пределах участков их ареалов [6, 7]. Такая ситуация может объясняться тем, что каждый вид имеет свои уникальные экологические характеристики и особенности распространения. Несмотря на то, что ряд неморальных реликтов включен в федеральную [8] и/или региональные Красные книги, во многих случаях информация о распространении

этих видов либо ограничена, либо недоступна, что не позволяет полноценно оценить состояние популяций или организовать их мониторинг.

Фрагментированность ареалов реликтовых видов в пределах рефугиума может указывать на его пространственную неоднородность, длительную изоляцию популяций друг от друга и наличие более мелких убежищ (микрорефугиумов), образовавшихся в периоды неблагоприятных климатических условий. Ранее нами было показано, что, несмотря на наступление благоприятных условий в голоцене, отдельные популяции реликтов на хр. Хамар-Дабан в настоящее время все еще остаются пространственно изолированными [9] и сохраняют относительную генетическую обособленность [10–13]. Для выявления степени пространственной изолированности популяций наиболее перспективен метод сеточного картирования. Этот подход является одним из наиболее эффективных в изучении географического распределения растений, а анализ пространствен-

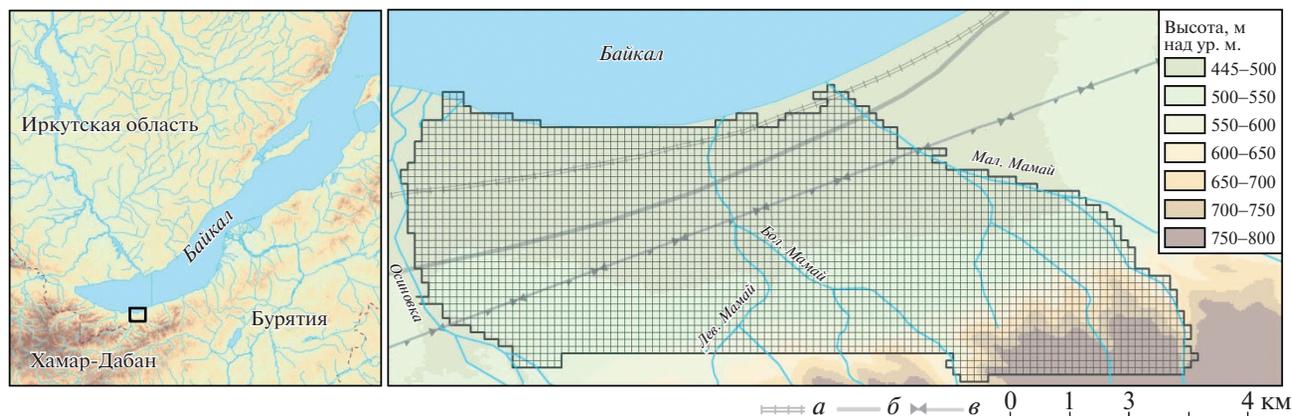


Рис. 1. Модельный участок в низовьях р. Большой Мамай (хр. Хамар-Дабан, юг Восточной Сибири), охваченный сеточным картированием: *a* – Транссибирская железнодорожная магистраль; *b* – автомобильная трасса Р-258; *v* – просеки с высоковольтными линиями электропередач.

ных данных, организованных в регулярную сетку, широко используется в исследованиях различного масштаба [14]: от локального и регионального [15–19 и др.] до континентального и глобального [20–22 и др.].

Цель данной работы – выявить экотопические и пространственные закономерности распространения реликтовых растений на северном макросклоне хр. Хамар-Дабан на основе результатов крупномасштабного сеточного картирования. Задачи исследования: 1) проведение картирования неморальных видов растений на модельном участке; 2) определение особенностей их экотопической приуроченности; 3) выделение групп сопряженности между модельными видами; 4) оценка вероятности контакта между популяциями соседних бассейнов рек.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика модельного участка

Неморальный рефугиум на северном макросклоне хр. Хамар-Дабан был описан Н.А. Еповой в середине XX в. [2]. Возможность существования здесь убежища для мезофильных неморальных видов объясняется гумидным и мягким климатом этой территории с большим количеством осадков летом и мощным снежным покровом зимой [23, 24]. Подобные условия характерны и для других неморальных рефугиумов юга Сибири [4]. В качестве модельной территории для сеточного картирования был выбран участок нижней части бассейна р. Большой Мамай (Республика Бурятия, Кабанский район) в пределах предгорной равнины и нижней полосы низкогорий. Выбор модельного участка обусловлен его положением в центральном секторе хребта (см. рис. 1), где встречается наибольшее (не менее 19 из 27) количество реликтовых видов растений [9]. В качестве гра-

ниц территории картирования были приняты русла соседних с р. Большой Мамай рек – Осиновки на западе и Малого Мамаея на востоке. На севере естественным рубежом считался берег оз. Байкал (456 м над ур. м.), с южной стороны граница проходила по отрогам хребта и была определена уже в ходе картирования по мере увеличения пересеченности рельефа и труднодоступности местности.

Истоки р. Большой Мамай находятся в 12 км от оз. Байкал на высотах 1500–1700 м. До самых низовий река собирает со склонов небольшие притоки. Наиболее крупным является р. Левый Мамай, который сливается с основным руслом в 1.6 км от устья. Несмотря на небольшую ширину русла, обычно не превышающую 10–12 м, в пределах предгорной равнины р. Большой Мамай образует достаточно обширную долину, изрезанную пересохшими руслами временных водотоков. Очевидно, разработанность речной долины связана с селевой активностью реки, что в целом характерно для многих водотоков северного макросклона хр. Хамар-Дабан [25] и подтверждается многократными переслоениями гумусового горизонта и грубообломочного материала в почве [26].

Река Малый Мамай берет свое начало в 9 км от оз. Байкал в пределах лесного пояса. Междуречье Большого Мамаея и Малого Мамаея в пределах предгорной равнины отличается пологим и спокойным рельефом. Основные крутосклонные гряды отрогов хребта заканчиваются в 3.7 км от берега оз. Байкал на высоте 550 м над ур. м. Предгорная равнина в междуречье большей частью трансформирована: преобладают вторичные березовые и хвойно-березовые леса на месте разновозрастных вырубок. В 1.3–1.4 км от устья междуречье пересекается двумя просеками высоковольтных линий электропередач, тянущихся с запада на восток вдоль всего хребта. Кроме того, междуречье пересекают федеральная автомобильная трасса

P-258 (500–700 м от побережья оз. Байкал) и Транссибирская железнодорожная магистраль, проходящая почти по берегу озера. Приустьевая часть междуречья отделена от озера береговым валом и заболочена. Сооруженная более 120 лет назад железнодорожная насыпь способствовала обводнению, что привело к появлению водоемов непосредственно вдоль нее.

Река Осиновка имеет более протяженное (не менее 30 км) русло, достигающее в нижнем течении ширины 25–30 м. В пределах предгорной равнины русло почти не имеет притоков и “зажато” между двумя невысокими грядами, возможно, также селевого происхождения. Гряды образуют крутые обрывистые берега, которые возвышаются над руслом на высоту до 40 м и обрамляют реку почти на 3 км от створа долины. Правобережная гряда занимает около половины ширины междуречья Осиновки и Большого Мамая и образована крупноглыбовыми гранитными блоками, перекрытыми маломощной почвой. На гряде развиты разреженные темнохвойные леса с густым кустарниковым ярусом из стланиковой формы пихты (*Abies sibirica* Ledeb.). У автомобильной трассы гряда заканчивается. Значительная часть лесов наклонной равнины, особенно в районе железной дороги, нарушены в результате рубок и представлены различными сочетаниями смешанных хвойно-мелколиственных лесов. Заболоченность в приустьевой части реки незначительна и развита главным образом в пределах 100-метровой зоны вдоль берегового вала оз. Байкал.

Модельные виды

Для картирования была отобрана группа из шести видов весенних эфемероидов, относящихся к числу неморальных реликтов и включенных в Красную книгу Республики Бурятия [27]. Период цветения модельных видов продолжается с конца мая по начало июня, что делает их удобными объектами для проведения картирования на фоне еще неподнявшегося травостоя. Для характеристики видов использованы региональные флористические сводки [28, 29] и результаты собственных исследований [7, 9, 30, 31].

Anemone altaica Fisch. ex С.А. Меу. (ветреница алтайская) – восточно-европейский и преимущественно южно-сибирский вид. Участок его ареала на хр. Хамар-Дабан отделен от основного ареала в Западной Сибири дизъюнкцией порядка 700 км. Вид относится к группе рода европейского *A. nemorosa* L. и имеет серию викариантных таксонов на Российском Дальнем Востоке и в странах Восточной Азии.

Anemone baicalensis Turcz. (ветреница байкальская) – южно-сибирский эндем, описанный с хр. Хамар-Дабан. Здесь же расположен основной участок его ареала. Второй фрагмент ареала нахо-

дится в Западном Саяне. В случае широкой трактовки вида ареал *A. baicalensis* охватывает южные регионы Российского Дальнего Востока и некоторых стран Восточной Азии, где произрастают несколько близкородственных ему таксонов.

Corydalis bracteata (Steph.) Pers. (хохлатка прицветниковая) – эндем Южной Сибири. Основной ареал вида расположен западнее 98-го меридиана, что определяет дизъюнкцию с популяциями на хр. Хамар-Дабан примерно в 600 км. Серия близкородственных видов распространена от Западной Европы до Нижнего Амура, однако в пределах хр. Хамар-Дабан родственных таксонов *C. bracteata* не имеет.

Eranthis sibirica DC. (весенник сибирский) – южно-сибирский эндем, описанный с хр. Хамар-Дабан. Распространен также в горах Восточного Саяна и изредка в Западном Саяне. Близкородственные виды встречаются на юге Российского Дальнего Востока и в странах Восточной Азии.

Primula pallasii Lehm. (примула Палласа) – западно-азиатский вид, доходящий на запад до Урала. В Европе замещается близким видом *P. elatior* (L.) Hill, в Европе и на Кавказе также имеется несколько близкородственных эндемичных таксонов. Популяции на хр. Хамар-Дабан оторваны от основного ареала на юге Западной Сибири и представляют собой крайний восточный фрагмент ареала вида.

Waldsteinia ternata (Steph.) Fritsch. (вальдштейния тройчатая) – южно-сибирский эндем, описанный с хр. Хамар-Дабан, где имеет популяции наибольшей плотности. Небольшие фрагменты ареала встречаются на отрогах Восточного Саяна и Западного Саяна. Рядом ученых *W. ternata* принимается в широком смысле, включая близкородственные таксоны, произрастающие на территории Центральной и Юго-Восточной Европы, Западной Сибири, Российского Дальнего Востока и стран Восточной Азии.

Методика сеточного картирования

Картирование проводили в конце мая и первой половине июня (25.05.2014; 01–04.06.2014; 13–18.06.2014; 31.05–02.06.2015; 02–05.06.2018) на модельном участке площадью 25 км² (см. рис. 1). Максимальное расстояние с севера на юг (от 51.421° до 51.462° с.ш.) составило 4,5 км, а с запада на восток – 6,3 км (от 104.731° до 104.782° в.д.). Перепад высот составил около 500 м, варьируя от 460 м (урез воды оз. Байкал) до 700 м (водораздел рек Осиновка и Большой Мамай) и 950 м над ур. м. (водораздел рек Большой Мамай и Малый Мамай).

На модельный участок была наложена координатная сетка с размером ячейки 0.001° × 0.001°, что на местности примерно соответствовало 110 м по широте и 70 м по долготе. В общей сложности

картирование видов проведено в 3261 ячейке в ходе пеших маршрутов, которые были проложены с запада на восток параллельно одной широте. Границы ячеек на местности определяли с использованием портативных GPS-навигаторов GPSMAP 64ST (Garmin, США) по смене одной тысячной доли градуса. Общая протяженность пройденных маршрутов составила более 230 км.

Встречаемость видов оценивали визуально по четырехбалльной шкале: 0 – вид отсутствует, 1 – вид встречается редко, 2 – вид встречается довольно часто, 3 – вид обычен. В пределах каждой ячейки встречаемость видов оценивали дважды каждые 35 м (сначала для первой, а затем для второй половины ячейки). Оба значения использовали для вычисления итогового показателя встречаемости видов в ячейке. Расчет проводили по следующему алгоритму: если разница между значениями показателя встречаемости вида в половинах ячейки составляла одну ступень (например, 0–1, 1–2, 2–3), то в качестве итогового принимали большее значение; если разница была равна двум (0–2, 1–3) или трем (0–3) ступеням, то итоговое значение вычисляли как большее значение минус один. Например, если в первой половине ячейки встречаемость вида была оценена как вид обычен (3), а во второй половине вид отсутствовал (0), то, учитывая разницу значений в три ступени, итоговый показатель встречаемости вида в ячейке вычисляли как $3 - 1 = 2$. Для оценки сопряженности видов с помощью кластерного анализа итоговые показатели встречаемости были условно переведены в значения проективного покрытия с шагом в один порядок: 1 = 0.1%, 2 = 1%, 3 = 10%.

Одновременно с картированием проводилось визуальное наблюдение за экотопической и фитоценотической приуроченностью модельных видов. Отдельные факты наблюдений как в пределах модельного участка, так и за его пределами использованы при описании результатов исследования.

Статистический анализ сопряженности

Для подтверждения предположения о сопряженном пространственном распределении модельных видов (и соответственно о близости их экологических ниш) был использован алгоритм, описанный П. Лежандром [32]. Алгоритм включал три этапа: 1) исходные данные были организованы в виде матрицы с видами (столбцы) и ячейками (строки) картирования, на их пересечении – значение встречаемости, а на основе матрицы были рассчитаны попарные корреляции Пирсона между видами; 2) матрица корреляций была пересчитана в матрицу расстояний $1 - r$, где r – коэффициент корреляции Пирсона, на основе которой, используя кластерный анализ по методу Варда, были определены предварительные груп-

пы сопряженных видов; 3) на основе исходной матрицы встречаемости видов в ячейках была проведена оценка сопряженности видов друг с другом, а также видов внутри групп с использованием непараметрического коэффициента конкордации Кендалла (W).

При расчете коэффициента W была проверена нулевая гипотеза об отсутствии сопряженности распределения. Для определения степени сопряженности распределения анализируемого вида с прочими, включенными в исследование, был также рассчитан апостериорный коэффициент конкордации W_j . Во всех случаях расчеты проводили при уровне значимости $p < 0.01$ с поправкой Хольма и выполняли при 999 пермутациях. Анализ данных проводили с использованием функции `kendall.global` пакета `vegan v. 2.5–6` [33] и базового статистического пакета `stats` в среде `R v. 3.6.1` (функции `“cor”`, `“dist”`, `“hclust”`). Степень конкордации (сопряженности пространственного распределения видов) оценивали по следующей условной шкале W : 0–0.4 – низкая, 0.4–0.6 – умеренная, 0.6–1 – высокая.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Anemone altaica обнаружен в 349 ячейках, что составляет 10.7% от их общего числа (табл. 1, рис. 2). В пределах модельного участка преобладали разреженные популяции, расположенные близ русел рек и ручьев. Широкая полоса скоплений *A. altaica* вдоль р. Большой Мамай соответствует руслам временных водотоков, которые не были обводнены в момент картирования. Крайне спорадичны популяции вида в междуречье Осиновки и Большого Мамай, где расположена горная гряда, а водотоки редки. Этот вид встречается не только в лесном, но также и в субальпийском поясе хр. Хамар-Дабан [9]. По нашим наблюдениям, вид поднимается до высоты 1413 м над ур. м., где выше границы леса располагаются наиболее массовые популяции.

Anemone baicalensis – наиболее частый и массовый вид среди модельных. Его популяции отмечены более чем в 40% ячеек. Количество ячеек, где вид отмечен “редко”, “довольно часто” и “обычно”, почти равное (см. табл. 1). На рис. 2 видно, что на предгорной равнине популяции *A. baicalensis* четко указывают положение постоянных или временных водотоков. Так, в междуречье Осиновки и Большого Мамай часть популяций линейно вытянута по направлению к Байкалу. Скопление соответствует сухому ложу временного водотока, проходящему вдоль восточного края горной гряды и отсутствующему на картах. Это пересохшее ложе опознается на картах в виде скоплений популяций и других видов, распространение которых также связано с водотоками (см. рис. 2). Популяции *A. baicalensis* практически отсутствуют на водораздельных нарушенных про-

Таблица 1. Встречаемость видов в ячейках сеточного картирования в бассейне нижнего течения р. Большой Мамай (хр. Хамар-Дабан, юг Восточной Сибири)

Вид	Встречаемость вида			Всего ячеек	Доля (%) от общего числа (3261) ячеек
	редко	довольно часто	обычно		
<i>Anemone altaica</i>	226	84	39	349	10.7
<i>Anemone baicalensis</i>	427	496	472	1395	42.8
<i>Corydalis bracteata</i>	226	121	70	417	12.8
<i>Eranthis sibirica</i>	494	177	54	725	22.2
<i>Primula pallasii</i>	44	3	0	47	1.4
<i>Waldsteinia ternata</i>	380	346	204	930	28.5

странствах со вторичными березовыми лесами (междуречье Большого Мамая и Малого Мамая), на заболоченных приустьевых участках, а также на гряде между реками Осиновка и Большой Мамай, где доминирование стланиковой пихты создает условия, не пригодные для произрастания и остальных модельных видов. С увеличением абсолютной высоты популяции *A. baicalensis* из бассейнов соседних водотоков постепенно смыкаются в горно-таежном поясе. На примере междуречья рек Большой Мамай и Малый Мамай видно, что смыкание популяций начинается приблизительно на отметке 600–700 м над ур. м. Именно в горно-таежном поясе, где вид встречается с высоким постоянством, Н.А. Еповой были описаны оригинальные для хр. Хамар-Дабан “пихтачи с покровом из байкальской анемоны” [34]. Непрерывное распространение *A. baicalensis* фактически сохраняется до высоты 1200 м над ур. м., где на северном макросклоне хребта расположен субальпийский пояс [9].

Corydalis bracteata относится к тому же приустьевому комплексу видов, что и *A. altaica*. Схемы распространения этих двух видов довольно схожи между собой: *C. bracteata* был найден в 12.8% ячеек (см. табл. 1 и рис. 2), что близко к встречаемости *A. altaica* – 10.7%. Однако в отличие от последнего *C. bracteata* не отмечается в высокогорьях – по нашим наблюдениям [9], он поднимается лишь до высоты 1064 м над ур. м. Это типичный вид лесного пояса, представленный массовыми популяциями непосредственно близ русел либо по ложам высохших водотоков, чем и объясняется небольшое число ячеек (16.8%), где встречаемость вида оценена как “обычно”.

Eranthis sibirica отмечен в 22.2% ячеек, из которых в каждой 4-й – “довольно часто”, а в каждой 13-й – “обычно” (см. табл. 1 и рис. 2). В пределах предгорной равнины *E. sibirica* вместе с *A. altaica* и *C. bracteata* участвует в формировании зарослей приустьевых раннецветущих эфемероидов. В то же время с увеличением абсолютной высоты *E. sibirica* часто удаляется от русел и стабильно (но с меньшим обилием) встречается также по склонам различной крутизны и экспозиции в составе гор-

но-таежных лесов вместе с *A. baicalensis*. Следует отметить, что *E. sibirica* распространен как в лесном, так и в высокогорном поясах [9, 31], поднимаясь на хр. Хамар-Дабан, по нашим наблюдениям, до высоты не менее 1700 м. В среднегорьях ареал вида, очевидно, имеет непрерывный характер.

Primula pallasii обнаружен в 47 ячейках (1.4%), в большинстве из которых вид встречался “редко” (см. табл. 1). Все ячейки расположены на модельном участке вдоль русел главных водотоков (см. рис. 2), а основной ареал вида находится в высокогорьях, в субальпийском поясе, где он является одним из диагностических видов высокогорных лугов с доминированием *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Pjij s.l. [35, 36]. В низовьях рек *P. pallasii* оказывается, очевидно, только в случае прорастания семян, смытых вниз потоками воды. Поэтому местонахождения регулярно отмечены вдоль русел Осиновки и Большого Мамай, верхние течения которых находятся в высокогорьях. Полное отсутствие находок вдоль русла р. Малый Мамай может объясняться тем, что эта река начинается в пределах лесного пояса, т.е. ниже пределов высокогорного ареала вида.

Waldsteinia ternata обнаружен в 28.5% ячеек (см. табл. 1), из них в каждой третьей отмечен “довольно часто”, а в каждой пятой – “обычно”. Вид приурочен к долинам и берегам рек (см. рис. 2). В приустьевой части междуречья Большого Мамай и Малого Мамай *W. ternata* был впервые обнаружен на осоковом болоте, на верхушках кочек *Carex juncella* (Fries) Th. Fr. Следует отметить серию местонахождений вдоль автомобильной трассы и на просеках линий электропередач. Являясь светолюбивым видом, *W. ternata* густо разрастается по опушкам и вдоль дорог. Активное расселение вдоль линейных инженерных сооружений и нарушенных участков указывает на антропоинтерантность вида. В целом картосхема распространения *W. ternata* в низовьях рек близка к паттернам распространения *A. baicalensis* и *E. sibirica*, однако в отличие от последних он является типичным лесным низкогорным видом, и его популяции обычно не поднимаются выше 600 м над ур. м. По нашим наблюдениям, на

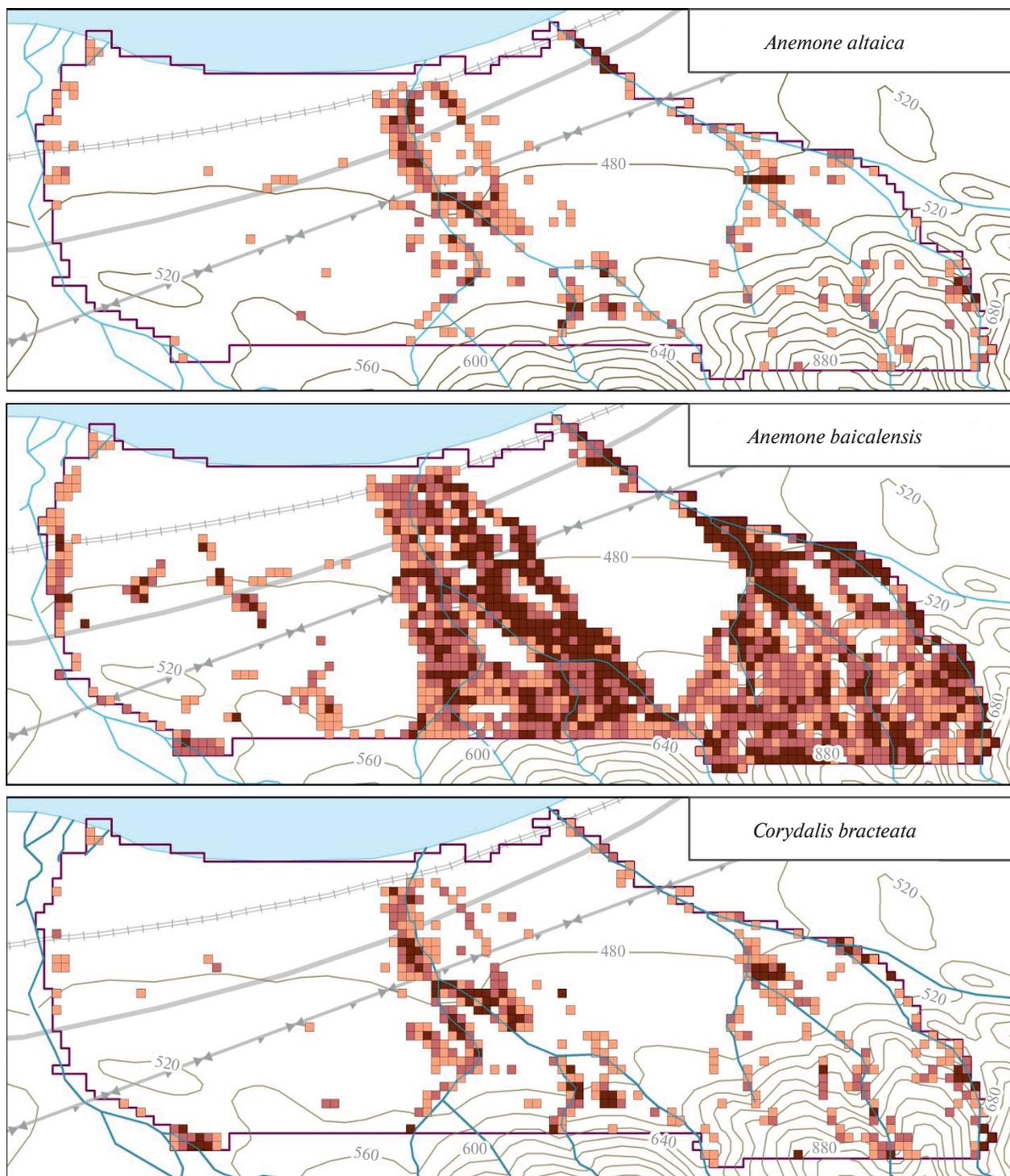


Рис. 2. Пространственное распределение картированных видов в пределах модельного участка в бассейне нижнего течения р. Большой Мамай (хр. Хамар-Дабан, юг Восточной Сибири). Встречаемость видов: 1 – редко, 2 – часто, 3 – обычен.

хр. Хамар-Дабан (за пределами модельного участка) популяции *W. ternata* отмечались на высотах от 600 до 700 м только на нарушенных участках: вдоль дорог и туристических троп.

В общей сложности модельные виды были обнаружены в 1580 ячейках из 3261, что составляет

48.5%. Количество ячеек с разным числом видов и распределение непустых ячеек в пространстве представлены в табл. 2 и на рис. 3 соответственно. В трети всех непустых ячеек (30.3%) было выявлено присутствие лишь одного модельного вида – в большинстве случаев это был один из самых мас-

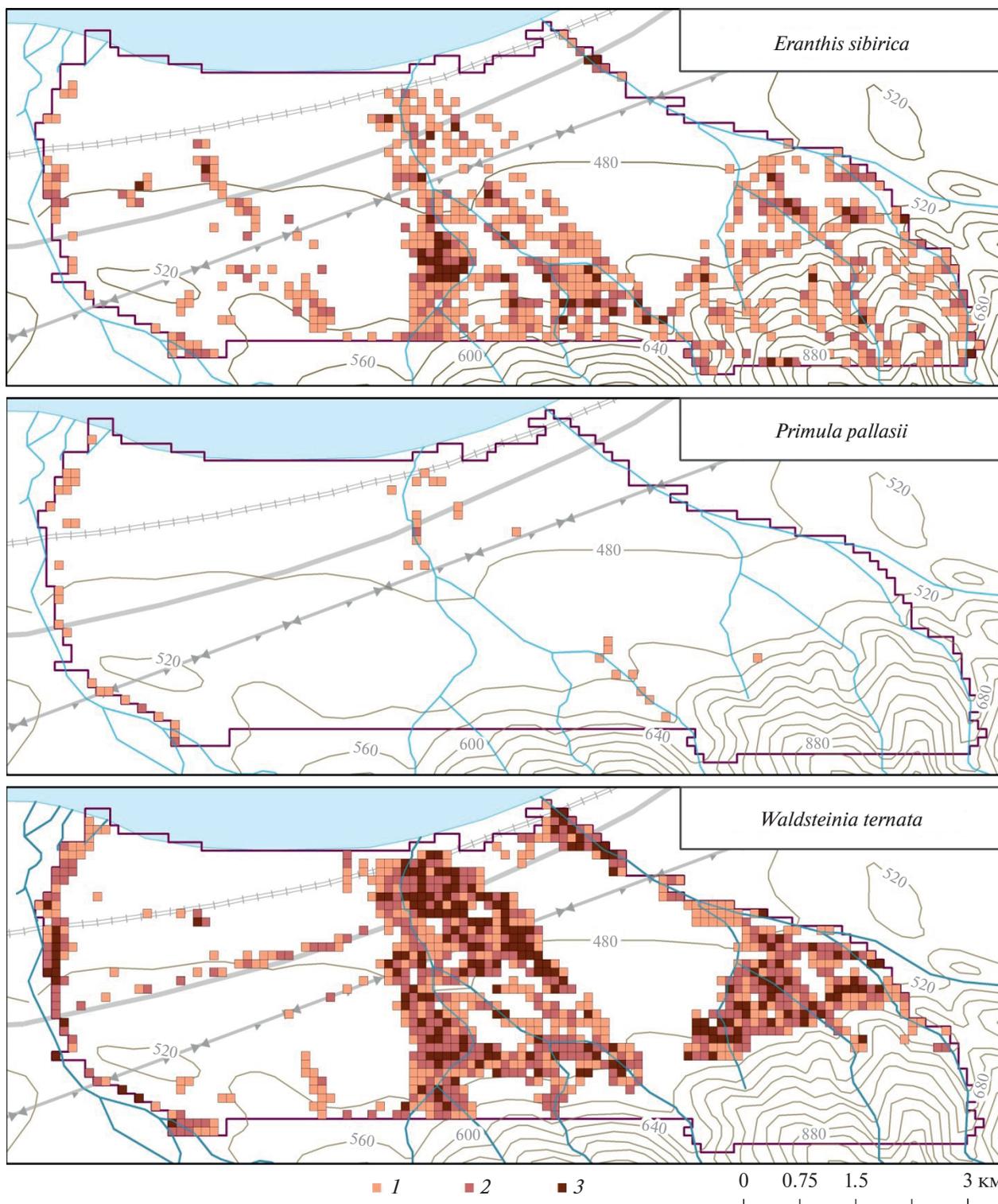


Рис. 2. Окончание.

совых видов: *A. baicalensis* или *W. ternata*. В каждой четвертой непустой ячейке (24.4%) было зафиксировано одновременно по два вида: чаще всего были представлены пары *A. baicalensis*–*E. sibirica* и *A. baicalensis*–*W. ternata*. Ячейки с тремя видами

составили 21.6% от общего числа непустых ячеек. В большинстве этих ячеек присутствовал *A. baicalensis*, который сочетался с парой *E. sibirica*–*W. ternata*. Таким образом, две трети, или 76%, непустых ячеек содержали не более трех видов. Все

Таблица 2. Совместная встречаемость видов в пределах ячеек сеточного картирования

Количество видов, отмеченных в одной ячейке	Количество ячеек	Доля (%) от количества непустых ячеек (1580)
1	479	30.3
2	385	24.4
3	342	21.6
4	221	14.0
5	136	8.6
6	16	1.0

шесть модельных видов одновременно встретились только в 17 ячейках.

В результате кластерного анализа (рис. 4) на первом иерархическом уровне была выделена пара строго приручьевых видов *A. altaica* и *C. bracteata* (группа I). Лесные светолюбивые виды *W. ternata*, *A. baicalensis* и *E. sibirica*, отличающиеся наибольшей встречаемостью и широкой экологической валентностью, формировали группу II. Редкий вид *P. pallasii* на ключевой территории не вошел ни в одну из обозначенных групп.

Коэффициент конкордации Кендалла (W) при рассмотрении шести видов составил 0.47, что отражает умеренную сопряженность их пространственного распределения (табл. 3). Коэффициент W_j оказался наименьшим для *P. pallasii* (0.13), а для остальных видов находился в диапазоне от 0.45 до 0.52. Степень сопряженности пространственного распределения видов в пределах выделенных групп характеризуется как высокая для группы I ($W = 0.83$; *A. altaica* и *C. bracteata*) и уме-

ренная – для группы II ($W = 0.67$; *W. ternata*, *A. baicalensis* и *E. sibirica*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что состав неморальных реликтов Южной Сибири представлен видами различного происхождения, имеющими родственные виды (либо собственный ареал) в Европе (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Daphne mezereum* L.), регионах Восточной Азии (*Festuca extremorientalis* Ohwi, *Galium paradoxum* Maxim.); некоторые обладают трансевроазиатскими (*Epilobium montanum* L., *Galium triflorum* Michx.) ареалами [4, 37]. Модельные виды, отобранные нами для картирования (см. раздел “Материал и методы”), также отличаются по происхождению, однако, видимо, происхождение не имеет заметного влияния на распространение видов на хр. Хамар-Дабан. Наблюдается закономерная и характерная для многих неморальных реликтов приуроченность к долинам и берегам рек и ручьев [9]. При этом для собственно приручьевых видов временное отсутствие открытой воды рядом с местом их произрастания не считается критическим. Репрезентативными примерами таких видов являются *A. altaica* и *C. bracteata*. За пределы речных долин выходят *A. baicalensis*, *E. sibirica* и *W. ternata*.

Изученные нами виды отличаются по некоторым экологическим особенностям, например по высотному распределению. Несмотря на то, что модельный участок не охватывает высотный диапазон распространения исследованных видов целиком, наши наблюдения на других участках северного макросклона хр. Хамар-Дабан позволяют составить более цельную картину об их высотном

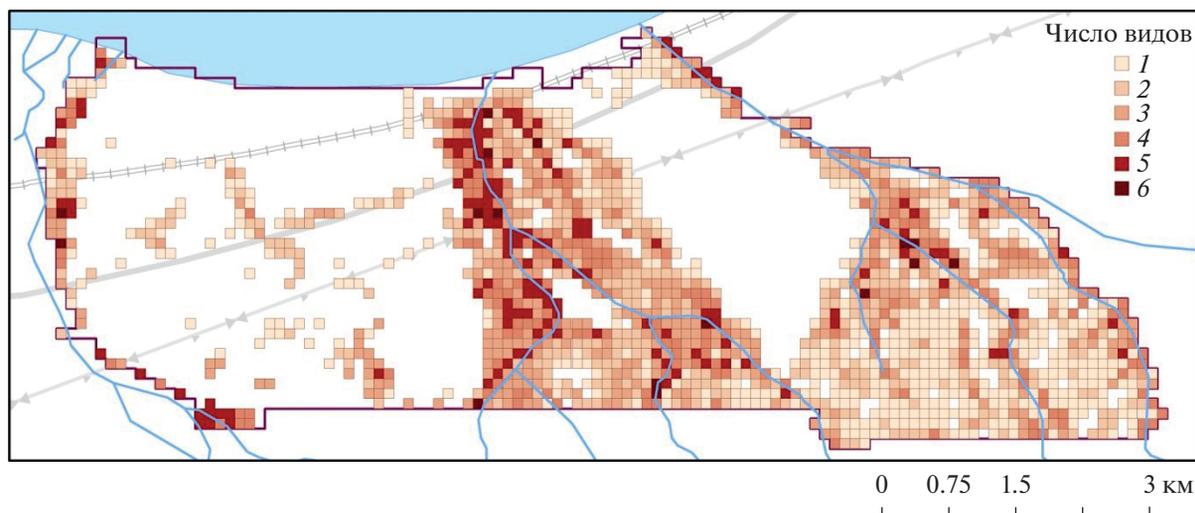


Рис. 3. Распределение ячеек с разным числом модельных видов в пределах модельного участка в бассейне нижнего течения р. Большой Мамай (хр. Хамар-Дабан, юг Восточной Сибири).

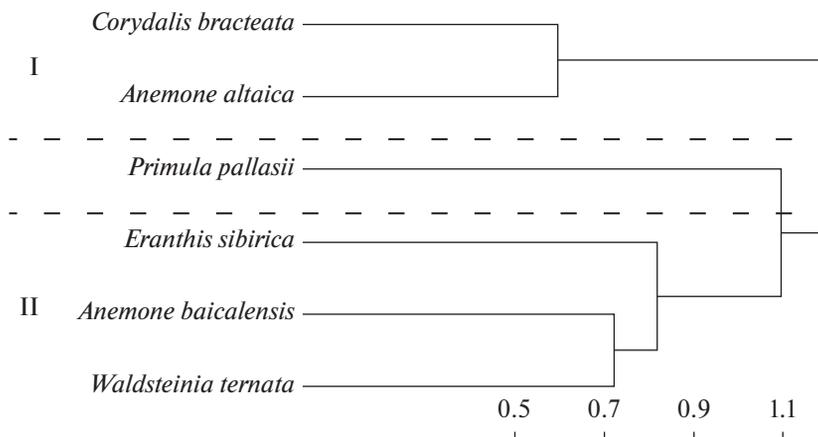


Рис. 4. Дендрограмма кластерного анализа повидовых корреляций Пирсона методом Варда; I, II – номера групп, использованные в анализе сопряженности (см. табл. 3). Шкала расстояний приведена под дендрограммой.

распределении. Распространение *W. ternata* ограничено нижней полосой лесного пояса (500–600 м), почти полностью вписываясь в район картирования. Распространение *C. bracteata* включает как нижнюю, так и среднюю полосы лесного пояса, не удаляясь при этом от водотоков. Диапазон распространения *A. baicalensis* охватывает целиком лесной пояс, а также часть субальпийского. Ареалы *A. altaica* и *E. sibirica* протягиваются через все высотные пояса хребта, однако в пределах модельного участка *A. altaica* ведет себя как строго приручьевого вид, в то время как *E. sibirica* свободно удаляется от русел водотоков. Настоящим высокогорным видом является *P. pallasii*, появление которого в предгорьях, очевидно, происходит только в результате смыва семян и/или вегетативных частей растений потоками воды.

Согласно нашим наблюдениям в ходе картирования, почти для всех модельных видов характерны черты, присущие антропофобным растениям, избегающим участков с нарушенным растительным покровом, и только *W. ternata* проявляет признаки антропотолерантности, положительно реагируя на нарушения растительности, разрастаясь на опушках леса, по придорожным канавам, вдоль троп и лесных дорог. Именно вдоль троп *W. ternata* проникает в горы до высоты 700 м.

Совместное отображение распространения модельных видов на одной картосхеме (см. рис. 4) однозначно указывает на их неслучайное распределение. Очевидно, что общий контур распределения непустых ячеек определяется присутствием трех наиболее массовых видов. Однако и остальные виды лишь незначительно выходят за пределы распространения массовых, группируясь в первую очередь близ водотоков. Выявленные закономерности подтверждают ранее выдвинутое предположение о том, что ареал *A. baicalensis*, самого массового вида среди реликтов хр. Хамар-Дабан, территориально соответствует

всему неморальному рефугиуму на его северном макросклоне [38].

Кластерный анализ подтвердил наличие пространственной сопряженности распространения большинства модельных и двух групп сопряженных видов. В качестве таких групп выделилась пара приручьевых видов (*A. altaica* и *C. bracteata*) и три вида преимущественно лесных растений с более широкой экологической валентностью (*A. baicalensis*, *E. sibirica* и *W. ternata*). Интересно отметить положение *E. sibirica*, который в пределах предгорной равнины ведет себя как приручьевого вид, встречаясь совместно с *C. bracteata* и *A. altaica*. Однако по мере увеличения абсолютной высоты и пересеченности рельефа *E. sibirica* все чаще удаляется от водотоков и регулярно, хотя и с меньшим обилием, отмечается совместно с *A. baicalensis* в составе горно-таежных лесов. Результа-

Таблица 3. Значения коэффициента конкордации Кендалла W для групп видов и W_j для отдельных видов внутри групп, выделенных на основе кластерного анализа

Вид	Для всех видов		Для групп		
	W_j	W	№	W	W_j
<i>Corydalis bracteata</i>	0.50	0.47	I	0.83	0.83
<i>Anemone altaica</i>	0.48				0.83
<i>Primula pallasii</i>	0.13		–	–	–
<i>Eranthis sibirica</i>	0.49		II	0.67	0.51
<i>Anemone baicalensis</i>	0.52				0.71
<i>Waldsteinia ternata</i>	0.45				0.64

Примечание. W – коэффициент конкордации Кендалла, W_j – апостериорный коэффициент конкордации; № – группы сопряженных видов. Во всех случаях уровень значимости с множественной поправкой Хольма < 0.01.

ты кластерного анализа также показали, что *E. sibirica* объединяется не с приручевыми, а с лесными видами, занимающими, как и он, более широкую экологическую нишу.

По нашим наблюдениям, совместная встречаемость видов сопряженных групп сохраняется и на других участках северного макросклона хр. Хамар-Дабан. Это указывает на то, что при различиях в происхождении, экотопической приуроченности, диапазоне высотного распределения и реакции на антропогенное нарушение растительного покрова неморальные реликты обладают определенным единством, связанным с их длительным сосуществованием в рефугиуме. Одним из результатов сосуществования являются оригинальные типы лесных сообществ, выявленные на хр. Хамар-Дабан [34, 39], в состав блока диагностических видов которых в полном составе входит группа I.

Необходимо отметить, что в пределах модельного участка ячейки с наибольшим количеством видов не отличаются какой-либо вариабельностью местообитаний. Подобные ячейки, как правило, расположены в пределах предгорной равнины на выположенных участках с руслами водотоков или в непосредственной близости к ним. В таких условиях для наличия полного (или почти полного) набора модельных видов достаточно сочетание приручевых местообитаний с лесными. Леса представлены здесь пойменными смешанными (*Abies sibirica* Ledeb., *Populus suaveolens* Fisch., *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour) разнотравными фитоценозами, наиболее богатыми на хр. Хамар-Дабан реликтовыми видами растений [9, 34].

Охват модельным участком территории, относящейся к бассейнам трех рек, позволил выявить наличие контактов между популяциями некоторых реликтовых видов из разных речных бассейнов. Очевидное преимущество в образовании контактов имеют массовые и с широким диапазоном распространения по высоте виды. Если приуроченность таких видов к долинам рек на предгорной равнине ограничивает вероятность контактов, то в условиях среднегорий или высокогорий контакты более вероятны уже по причине более густой речной сети. Для гумидных условий центрального сектора хр. Хамар-Дабан, где расположен модельный участок, полное или частичное объединение популяций соседних бассейнов в единую метапопуляцию может быть констатировано для *A. baicalensis* и *E. sibirica*. Наличие контактов между популяциями можно также предположить для *A. altaica*, *C. bracteata* и *P. pallasii*.

Иная закономерность пространственного распространения характерна для *W. ternata*. В отличие от остальных видов ареал *W. ternata* охватывает лишь нижнюю полосу лесного пояса, а популяции соседних речных бассейнов отчетливо дистанци-

рованы друг от друга. Это позволяет предполагать, что в пределах модельного участка контакт между популяциями может быть ограничен распространением данного вида вдоль линейных инженерных конструкций (автомобильных магистралей, линий электропередач). На других участках предгорий хр. Хамар-Дабан, где расстояние между руслами рек может быть больше, случайный перенос семян человеком, очевидно, является единственным механизмом, связывающим популяции с разных бассейнов.

Таким образом, анализ данных сеточного картирования показал, что реликтовые виды хамардабанского рефугиума формируют популяции, плотность и границы распространения которых в первую очередь определяются их экотопическими предпочтениями и устойчивостью к нарушениям растительного покрова. Проведенное нами исследование позволило впервые для рефугиумов Южной Сибири оценить плотность популяций реликтовых растений в крупном масштабе. До сих пор данные с хр. Хамар-Дабан были ограничены единичными местонахождениями, опубликованными в работах, посвященных флористическим находкам [40–42 и др.], либо гербарными образцами, большинство из которых собирали в одних и тех же локалитетах [7].

Помимо экологии и реакции на нарушения, распределение видов в определенных ситуациях может корректироваться также причинами, связанными с историей растительного покрова хр. Хамар-Дабан: относительной удаленностью от микрорефугиумов плейстоцена [9], пределами распространения грязе-каменных потоков во время катастрофических селевых явлений [25, 26]. Выявленные нами закономерности позволяют отделить ситуации, связанные с экологией видов, и рассмотреть влияние на распространение неморальных реликтов непосредственно исторических факторов.

Анализ результатов крупномасштабного сеточного картирования позволил выявить следующие закономерности неморальных реликтовых видов растений: 1) реликты обладают определенными экологическими особенностями, связанными со своими экотопическими предпочтениями, в том числе в пределах группы модельных раннецветущих видов; 2) различия между модельными видами заключаются, в частности, в способности распространяться за пределы речной долины, в диапазоне предпочитаемых высот и реакции на нарушения растительного покрова; 3) широкая экологическая валентность некоторых модельных видов определяет возможность формирования ими единой метапопуляции, объединяющей локальные популяции из соседних речных бассейнов; 4) несмотря на различное происхождение неморальных реликтов, их длительное совместное существование в пределах рефугиума привело к возникновению групп сопря-

женных видов и, как следствие, оригинальных растительных сообществ.

Полученный в ходе выполнения настоящей работы опыт позволяет согласиться с утверждением о широких возможностях анализа и применения сеточных данных [14]. В соответствии с требованиями, предъявляемыми к ведению Красных книг в Российской Федерации [43] и требованиями Международного союза охраны природы при установлении категорий охраны [44], крупномасштабное сеточное картирование может быть рекомендовано для оценки плотности популяций, их состояния и организации мониторинга видов, нуждающихся в охране. Получаемые в ходе картирования количественные данные можно использовать для определения пороговых значений между категориями статуса редкости и уязвимости.

Авторы выражают глубокую признательность О.А. Аненхонову (ИОЭБ СО РАН, г. Улан-Удэ) за ценные советы и замечания по тексту рукописи статьи, а также благодарность студентам ИГУ (Э.М. Байрамова, В.А. Белова, М.А. Вилор, Е.М. Гладких, Е.Д. Золотовская, В.П. Иванова, А.Д. Коновалов, А.В. Мишина, А.В. Рудых, А.А. Толмачева, А.М. Скорнякова, А.В. Юдинцева) и Иркутского государственного аграрного университета (С.О. Быстров) за участие в полевых работах по картированию.

Работа выполнена в рамках государственных заданий ЦСБС СО РАН (рег. № АААА-А2-121011100007-6), СИФИБР СО РАН (тема № 0343-2019-006), МГУ им. М.В. Ломоносова (рег. № АААА-А16-116021660039-1), а также при поддержке РФФИ (проекты № 20-45-380009, 19-54-53014-ГФЕН, 16-34-60135-мол_а_дк, 14-04-31350-мол_а). Часть полевых исследований, проведенных в течение полевого сезона 2018 г. в междуречье рек Большой Мамай и Осиновка, выполнена при частичной финансовой поддержке РНФ (проект № 17-74-10074).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Крылов П.Н. Липа в предгорьях Кузнецкого Алатау // Изв. Томского ун-та. 1891. Вып. 1. С. 3–40.
2. Епова Н.А. Реликты широколиственных лесов в пихтовой тайге Хамар-Дабана // Изв. Биол.-геог. НИИ при Иркут. гос. ун-те им. А.А. Жданова. Иркутск, 1956. Т. XVI. Вып. 1–4. С. 25–61.
3. Куминова А.В. Телецкий рефугиум третичной растительности // Изв. Вост.-Сиб. фил. АН СССР. 1957. Т. 2. С. 104–108.
4. Положий А.В., Крапивкина Э.Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск: Изд-во Томского гос. ун-та, 1985. 158 с.
5. Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1974. 244 с.
6. Еленевский А.Г., Радыгина В.И. О понятии “реликт” и реликтомании в географии растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 3. С. 39–48.
7. Чепинога В.В., Мишина А.В., Протопопова М.В. и др. Новые данные о распространении некоторых неморальных реликтовых растений в предгорьях хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // Бот. журн. 2015. Т. 100. № 5. С. 478–489.
8. Красная книга Российской Федерации: растения и грибы / Под ред. Трутнева Ю.П. и др. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.
9. Чепинога В.В., Протопопова М.В., Павличенко В.В. Выявление вероятных плейстоценовых микрорефугиумов на северном макросклоне хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // Сиб. экол. журн. 2017б. № 1. С. 44–50. [Chepinoga V.V., Protoporova M.V., Pavlichenko V.V. Detection of the most probable Pleistocene microrefugia on the northern macroslope of the Khamar-Daban Ridge (Southern Prebaikalia) // Contemp. Probl. of Ecology. 2017. V. 10, № 1. P. 38–42.]
10. Протопопова М.В., Павличенко В.В., Гнутиков А.А. и др. Использование генетических маркеров для оценки состояния реликтовых видов растений Байкальской Сибири // Вестн. Росс. ун-та дружбы народов. Сер. “Экология и безопасность жизнедеятельности”. 2015. № 4. С. 28–36.
11. Протопопова М.В., Павличенко В.В., Коновалов А.Д. и др. Перспективы использования внутренних транскрибируемых слайсеров (ITS1 и ITS2) для идентификации редких видов растений на примере рода *Waldsteinia* (Rosaceae) // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. “Биология. Экология”. 2016. Т. 17. С. 5–11.
12. Протопопова М.В., Павличенко В.В., Орлова Д.А., Чепинога В.В. Филогеографическая структура *Anemone baicalensis* (Ranunculaceae) на основе полиморфизма пластидной ДНК (*trnL-trnF*) как подтверждение существования плейстоценовых микрорефугиумов на хребте Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. “Биология. Экология”. 2019. Т. 30. С. 3–15.
13. Protopopova M., Pavlichenko V., Gnutikov A., Chepinoga V. DNA Barcoding of *Waldsteinia* Willd. (Rosaceae) species based on ITS and *trnH-psbA* nucleotide sequences // Information Technologies in the Research of Biodiversity / Bychkov I., Voronin V. Eds. Springer Proceedings in Earth and Environmental Sciences. Cham: Springer Nature Switzerland, 2019. P. 107–115.
14. Серёгин А.П. Сеточное картирование флоры: мировой опыт и современные тенденции // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер. “Биология и экология”. 2013. Вып. 32. С. 210–245.
15. Firbank L.G., Ellis N.E., Hill M.O. et al. Mapping the distribution of weeds in Great Britain in relation to national survey data and to soil type // Weed Research. 1998. V. 38. P. 1–10.
16. Petřík P., Bruelheide H. Species groups can be transferred across different scales // J. of Biogeography. 2006. V. 33. № 9. P. 1628–1642.
17. Чепинога В.В., Солодянкина С.В., Иванова В.П. Распространение некоторых синантропных растений в историческом центре города Иркутска (Восточная Сибирь) // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. 2016. № 2(34). С. 87–100.

18. *Чепинога В.В., Петухин В.А., Стальмакова Д.П.* Результаты сеточного картирования сводки “Флора Центральной Сибири” (1979) в цифровом формате: итоги и перспективы использования // Растит. мир Азиат. России. 2017. № 3(27). С. 70–78.
19. *Чепинога В.В., Солодянкина С.В., Иванова В.П.* Особенности распространения некоторых культивируемых древесных растений в историческом центре города Иркутска (Восточная Сибирь) // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. 2017. № 40. С. 102–115.
20. *Mutke J., Barthlott W.* Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales // *Biologiske Skrifter*. 2005. V. 55. № 4. P. 521–531.
21. *Kreft H., Jetz W.* Global patterns and determinants of vascular plant diversity // *Proceed. of the National Academy of Sciences*. 2007. V. 104. № 14. P. 5925–5930.
22. *Liu Y., Su X., Shrestha N.* et al. Effects of contemporary environment and Quaternary climate change on drylands plant diversity differ between growth forms // *Ecography*. 2018. V. 42. P. 334–345.
23. *Ладейщиков Н.П., Филиппов А.Х., Зедгендизе Е.Г.* и др. Осадки и режим увлажнения // Структура и ресурсы климата Байкала и сопредельных пространств / Под ред. Ладейщикова Н.П. Новосибирск: Наука, 1977. С. 98–125.
24. Расписание погоды *gp5*, 2004–2020. Интернет-ресурс. Адрес доступа: URL: <https://gp5.ru> (последнее обращение: 12.09.2020)
25. *Ивановский Л.Н.* Особенности развития долин на южном побережье Байкала в антропогене // История развития речных долин и проблемы мелиорации земель. Сибирь и Дальний Восток. Новосибирск: Наука, 1979. С. 55–62.
26. *Макаров С.В., Черкашина А.А.* Селевой морфолитогенез в центральной части Саяно-Байкальского станového нагорья // *Геогр. и прир. ресурсы*. 2019. № 1. С. 96–105. [*Makarov S.A., Cherkashina A.A.* Debris flow morpholithogenesis in the central part of the Sayan-Baikal stanovoi highlands // *Geography and Natural Resources*. 2019. V. 40, № 1. P. 54–62.]
27. Красная книга Республики Бурятия: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов / Под ред. Пронина Н.М. 3-е изд. перераб. и доп. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. 688 с.
28. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. В 8-и т. / Под ред. Харкевича С.С. Л.; СПб.: Наука, 1985–1996.
29. Флора Сибири / Под ред. Малышева Л.И. и др. В 14-и т. Новосибирск: Наука, 1987–2003.
30. *Чепинога В.В., Степанов Н.В., Протопопова М.В., Павличенко В.В.* О распространении *Waldsteinia ternata* (Rosaceae) в Западном Саяне // *Бот. журн.* 2019. Т. 104. № 8. С. 1203–1210.
31. *Heim R.J., Chepinoga V.V.* Subalpine tall-herb vegetation patterns: a case study from the Khamar-Daban Range (southern Baikal region, Eastern Siberia) // *Botanica Pacifica*. 2019. V. 8. № 1. P. 39–49.
32. *Legendre P.* Species associations: The Kendall coefficient of concordance revisited // *J. of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*. 2005. V. 10. № 2. P. 226–245.
33. *Oksanen J., Blanchet G., Friendly M.* et al. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. 2019. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Last accessed 12 September 2020.
34. *Енова Н.А.* К характеристике пихтовой тайги Хамар-Дабана // *Тр. Бурят. комплексного НИИ. Серия биол.-почв.* Улан-Удэ, 1961. Вып. 4. С. 141–163.
35. *Ermakov N., Shaulo D., Maltseva T.* The class *Mulgedio-Aconitetea* in Siberia // *Phytocoenologia*. 2000. V. 30. № 2. P. 145–192.
36. *Чепинога В.В.* Ценотическое разнообразие и географические особенности высокотравных лугов хребта Хамар-Дабан // *Современные проблемы биологии, экологии и почвоведения: Мат-лы междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию высш. биол. образования в Вост. Сибири.* Иркутск: изд-во Иркут. гос. ун-та, 2019. С. 119–121.
37. *Малышев Л.И., Пешкова Г.А.* Особенности и генезис флоры Сибири: Предабайкалье и Забайкалье. Новосибирск: Наука, 1984. 264 с.
38. *Солодянкина С.В., Истомина Е.А., Сороковой А.А., Чепинога В.В.* Моделирование потенциального ареала ветреницы байкальской (*Anemone baicalensis*, Ranunculaceae) в Байкальском регионе // *Геогр. и прир. ресурсы*. 2016. № 5. С. 92–99.
39. *Lashchinskiy N., Chepinoga V.* Class *Asaro-Abietetea* on its eastern limit // *27th Congress of the European Vegetation Survey. Vegetation survey 90 years after the publication of Braun-Blanquet’s textbook – new challenges and concepts. Abstracts (23–26 May, 2018, Wrocław, Poland)*. Wrocław, 2018. P. 127.
40. *Иванова М.М., Казановский С.Г., Киселева А.А.* Находки во флоре юго-восточного (Хамар-Дабанского) побережья оз. Байкал: реликты третичной неморальной флоры и редкие виды // *Turczaninowia*. 2016. Т. 19. № 3. С. 94–105.
41. *Чепинога В.В., Протопопова М.В., Павличенко В.В., Гладких Е.М.* К распространению неморальных видов растений на хребте Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье, Восточная Сибирь) // *Изв. Иркут. гос. ун-та. Серия “Биология. Экология”*. 2016. Т. 17. С. 30–37.
42. *Чепинога В.В., Лащинский Н.Н., Арбузова Г.А., Гладких Е.М.* Новые и редкие виды растений с хребта Хамар-Дабан (юг Восточной Сибири) // *Turczaninowia*. 2019. Т. 22. № 2. С. 151–159.
43. Методические рекомендации по ведению Красной книги субъекта Российской Федерации. М.: Министерство природных ресурсов Российской Федерации, 2006. 20 с.
44. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 14. Prepared by the IUCN Standards and Petitions Committee. 2019. Downloadable from <http://www.iucnredlist.org/documents/RedList-Guidelines.pdf>. Last accessed 12 September 2020.

УДК 574.3

АНАЛИЗ СМЕЩЕНИЯ ФЕНОДАТ У ПТИЦ КАК ИНДИКАТОРОВ КЛИМАТОГЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ

© 2021 г. А. А. Зорина^а, *, Е. А. Шуйская^б

^аПетрозаводский государственный университет, Россия 185910 Петрозаводск, просп. Ленина, 33

^бЦентрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник,
Россия 172521 Тверская обл., пос. Заповедный

*e-mail: zor-nastya@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.08.2020 г.

После доработки 22.09.2020 г.

Принята к публикации 05.10.2020 г.

Апробирован новый метод оценки реакции биоты на климатические изменения в экосистеме. В Центрально-Лесном биосферном заповеднике за период 1990–2019 гг. среднегодовая температура воздуха составила $4.8 \pm 0.13^\circ\text{C}$ (скорость роста $0.35^\circ\text{C}/10$ лет), показатель осадков – 781 ± 22.9 мм/год (22.6 мм/10 лет). Достоверное изменение сроков сезонной активности установлено для 11 феноявлений у 9 видов птиц (52%). Кластеризация фенологических событий у птиц зависит от характера их сезонных миграций, влияния агро- и гидрометеорологических, трофических факторов, использования весенних или осенних фенодат. Интегральный индекс на основе нормированного отклонения наряду с методами многомерной статистики позволяет проводить биологически и статистически обоснованное объединение метеорологических рядов и фенологических признаков в целях повышения чувствительности индикационных свойств биоты под действием климатогенных изменений.

Ключевые слова: мониторинг, заповедник, климатические изменения, феноявления у птиц, кластеризация, интегральный индекс

DOI: 10.31857/S0367059721020116

В условиях сезонной смены климатических режимов проявляются периодические процессы у живых организмов, которые охватывают комплекс физиологических систем, обеспечивающих биологически значимые изменения форм деятельности. Эволюционно сезонность возникла как адаптация живых организмов к циклическим изменениям климатических характеристик в результате взаимодействия врожденных эндогенных биологических циклов с окологодовой периодичностью (цирканнуальных или цирканных ритмов) и информацией о состоянии внешних условий среды [1]. Поэтому смещение сроков наступления и продолжительности фенологических фаз биологических видов считают биоиндикаторами абиотических изменений в природной среде [2–6].

В качестве определяющего фактора смещения фенодат (времени наступления биологических событий) выделяют устойчивую тенденцию изменения климата [7–10]. Однако генетически детерминированная изменчивость феноявлений находится в пределах нормы реакции биологического вида, что определяет диапазон их адаптации к спонтанному варьированию или законо-

мерным трендам смещения экологических условий годовых циклов. Отмечается неоднозначная реакция компонентов экосистем на изменения в глобальной климатической системе [11, 12].

Большинство исследователей проводят статистический анализ временных рядов фенологических данных сезонного развития растений и животных отдельно [2, 3, 5, 11]. Однако сходная реакция и причины смещения фенодат видов [4, 10] в ответ на изменения в климатических системах изучаемых территорий определяют целесообразность поиска аргументированного с биологических позиций и статистически обоснованного интегрального индекса. Индекс, характеризующий смещение совокупности признаков (феноявлений) организмов, позволит комплексно оценить индикационные свойства биоты под действием климатогенных изменений.

Цель данной статьи – выявление климатических причин смещения феноявлений на примере птиц южно-таежного Центрально-Лесного биосферного заповедника с помощью интегрального индекса на основе нормированного отклонения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Центрально-Лесной заповедник (далее заповедник) расположен в южно-таежной подзоне на моренном рельефе центральной части Русской равнины ($56^{\circ}26' - 56^{\circ}39'$ с.ш. и $32^{\circ}29' - 33^{\circ}01'$ в.д.; $S \approx 24700$ га), в западной подобласти лесной атлантико-континентальной климатической области, подверженной влиянию теплого Северо-Атлантического течения. Климат территории заповедника также определяется положением природного комплекса на юго-западном наветренном склоне Валдайской возвышенности [11, 13].

Исходными данными послужили материалы метеорологических и фенологических наблюдений, выполняемых по программе ведения Летописи природы на базе метеопоста Тверского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды “Лесной заповедник”, расположенного на центральной усадьбе заповедника. Анализ метеорологических рядов и фенологических данных выполнен за 30 лет – с 1990 г. по 2019 г.

Обработано 46 климатических характеристик и метеоявлений: температура воздуха ($^{\circ}\text{C}$) среднегодовая и отдельно за 12 мес.; среднегодовая сумма осадков и отдельно за 12 мес. (мм); даты установления среднесуточных температур ниже и выше 0°C , -5°C ($t < 0^{\circ}\text{C}$; $t > 0^{\circ}\text{C}$; $t < -5^{\circ}\text{C}$; $t > -5^{\circ}\text{C}$); даты установления максимальной температуры ниже и выше 0°C ($t < 0^{\circ}\text{C}$; $t > 0^{\circ}\text{C}$); даты образования и разрушения устойчивого снежного покрова, схода снежного покрова на открытых местах и в лесу; даты первого заморозка на почве (осенние), первых заберегов на водоеме, первого и окончательного ледостава на водоеме, появления первых кольцевых проталин вокруг деревьев, первых проталин на открытых местах, начала фенологической зимы, весны, лета, осени [14, 15].

Для формирования метеорологических рядов и климатических параметров использовали медианные значения, что обусловлено несоответствием выборок закону нормального распределения и их небольшими объемами. Медиана является наиболее представительной и устойчивой статистической характеристикой, на которую слабо влияют “выскакивающие” варианты [16].

Сбор фенологических данных в заповеднике проводится по стандартной методике [17] в рамках программы “Летопись природы”. К сожалению, непрерывный ряд многолетних данных за 30 лет исследований для большинства видов птиц восстановить не удалось. Виды, вариационные ряды которых меньше 20, были исключены из анализа.

Проанализированы смещения сроков 21 фенода-ты для 16 видов птиц. Названия фенологических явлений даны по руководству С.М. Преображенского и Н.Н. Галахова [18]. Номенклатура видов птиц указана в соответствии с базой данных Fau-

на Europaea [19], русские названия видов приведены по “Списку птиц Российской Федерации” [20]. Разнообразие мест обитания заповедника учитывали вычислением медианной даты начала феноявления для выборок из разных участков (от 3 до 8) с учетом данных по 11 фенологическим маршрутам.

Для подтверждения результатов кластерного анализа указан уровень бутстреп-поддержки в точках ветвления дендрограмм при количестве итераций для бутстрепинга 10000 [21]. При обработке данных проводилось нормирование факторных нагрузок компонентного анализа – в каждой компоненте все факторные нагрузки по отдельности делили на модуль максимального значения [16]. Для полученных относительных величин применили простой критерий оценки достоверности их отличия от нуля – для этого они должны быть по модулю больше 0.7.

Базовый способ унификации данных в вариационной статистике – нормированное отклонение [16] – использован при создании интегрального индекса. Сначала проводится нормирование каждого признака (феноявления) отдельного вида ($j = 1, 2, \dots, m$) определенного года ($i = 1, 2, \dots, n$): $t_{ij} = (x - M)/S$, где x – календарная дата, переведенная в непрерывный ряд, M – среднее арифметическое за N лет, S – стандартное отклонение. Далее безразмерные признаки (феноявления видов) усредняются по каждому году: $t_i = 1/m \sum_{(1 \rightarrow m)} t_{ij}$. В результате получают многолетние ряды значений индекса t_i , который за каждый год включает информацию по нескольким феноявлениям, объединение которых биологически обосновано. При необходимости (например, при сравнении удаленных друг от друга территорий) оценка величины интегрального индекса t за весь период исследования проводится усреднением выборки значений по всем годам: $t = 1/n \sum_{(1 \rightarrow n)} t_i$.

Нормирование метеорологических рядов с достоверными трендами изменчивости и вычисление индекса климатогенных изменений (In_{cl}) выполнено по аналогичному алгоритму.

Методы многомерной статистики обеспечивают, с одной стороны, более полное (многоплановое) количественное описание биообъектов и окружающей среды (с помощью большого числа переменных), а с другой – представляют огромные массивы информации в более наглядном, интегрированном, обобщенном виде [16]. Предлагается авторами интегральный индекс предназначен для аналогичных целей. Более того, во многих случаях обработка многомерного массива начинается с нормирования данных по формуле нормированного отклонения.

Статистическая обработка выполнялась в программах Microsoft Excel 2010, STATGRAPHICS Plus 5.0 и бесплатном пакете PAST v3.17.

Таблица 1. Нормированные факторные нагрузки компонентного анализа климатических характеристик и метеоявлений с достоверными трендами изменчивости

Характеристики	Факторные нагрузки			
	a ₁	a ₂	a ₃	a ₄
Температура воздуха:				
среднегодовая	0.76	-1.00	0.11	0.12
май	0.75	0.49	-0.78	0.24
август	1.00	-0.12	-0.08	0.18
сентябрь	0.70	-0.59	0.57	-0.54
ноябрь	0.50	-0.71	0.19	1.00
Сумма осадков:				
сентябрь	-0.62	0.54	-0.24	0.82
декабрь	0.19	-0.22	-1.00	-0.78
Метеоявления:				
<i>t</i> _{макс} ниже 0°C	0.94	0.91	0.50	0.00
окончательный ледостав на водоеме	0.91	0.97	0.33	-0.17
начало фенологического лета	-0.81	0.10	0.81	-0.28
<i>S</i> ²	3.2	1.6	1.4	1.1
<i>S</i> ² , %	32	16	14	11

Примечание. Полу жирным отмечено достоверное отличие от нуля, курсивом выделены дисперсии главных компонент (*S*²) и их информационная значимость (*S*², %).

РЕЗУЛЬТАТЫ

За 30-летний период среднегодовая температура воздуха в заповеднике составила $4.8 \pm 0.13^\circ\text{C}$ при средней скорости роста $0.35^\circ\text{C}/10$ лет (коэффициент корреляции Спирмена $r = 0.47$, $p = 0.01$); среднегодовой показатель осадков – 781 ± 22.9 мм/год (22.6 мм/10 лет, $r = 0.08$, $p = 0.70$). Из 46 метеорологических рядов только для 10 наблюдаются достоверные многолетние изменения за период 1990–2019 гг. ($p < 0.05$): увеличение температуры воздуха среднегодовой ($r = 0.47$), в мае ($r = 0.44$), августе ($r = 0.39$), сентябре ($r = 0.37$), ноябре ($r = 0.35$); понижение суммы осадков в сентябре ($r = -0.37$) и их повышение в декабре ($r = 0.41$); положительное смещение дат наступления максимальной температуры ниже 0°C ($r = 0.41$) и образования окончательного ледостава на водоеме ($r = 0.41$); отрицательное смещение дат начала фенологического лета ($r = -0.44$).

Для наиболее полной характеристики изменений в климатической системе заповедника для 10 метеорологических рядов с достоверными трендами изменчивости был проведен компонентный анализ (табл. 1).

Первые четыре главные компоненты “забирают” наибольшую часть информации (73%), при этом первая главная компонента (PC1) имеет максимальную дисперсию – 3.2 из 10. Нормированные на максимальное значение факторные нагрузки в PC1 (a₁, см. табл. 1) имеют достовер-

ные величины (по модулю >0.7) для температурных показателей (кроме ноября), для дат наступления $t_{\text{макс}} < 0^\circ\text{C}$, образования окончательного ледостава на водоеме и начала фенологического лета. Повышение температуры сопоставимо с положительным изменением дат зимних процессов, поэтому PC1 можно назвать “смещение сроков наступления зимы”.

Факторные нагрузки в PC2 (a₂, см. табл. 1) выражают обратную связь между среднегодовыми и ноябрьскими температурами и смещением дат наступления $t_{\text{макс}} < 0^\circ\text{C}$, образования ледостава на водоеме. Подобное отклонение от закономерности, выявленной в PC1, может быть связано с возрастанием температуры поверхности воды в теплый период года или другими причинами. Следовательно, вторую компоненту называем “нарушение внутригодовой динамики климатических характеристик и метеоявлений”. Факторные нагрузки третьей компоненты (a₃) характеризуют “смещение сроков наступления фенологического лета”: чем меньше осадков в декабре и температура мая, тем позднее наступает лето. Нормированные факторные нагрузки PC4 (a₄) показывают противопоставление осадков в сентябре и декабре, а также влияние на качество осадков температуры ноября: дождь заменяется снегом, или “смена типа осадков при удлинении осени”.

“Смещение сроков наступления зимы”, или рост продолжительности безморозного периода

Таблица 2. Характеристика фенологических явлений для исследованных видов птиц заповедника за период 1990–2019 гг.

Название вида		Феноявление	N ^a	Средняя дата	r ^b	p ^c
латинское	русское					
<i>Dendrocopos major</i> (L.)	Большой пестрый дятел	Первая барабанная дробь	21	16.02 ± 17* (16 февраля ± 17 дней)	–0.29	0.11
<i>Parus major</i> (L.)	Большая синица	Первая песня	24	17.02 ± 13	–0.50	0.01
<i>Lyrurus tetrix</i> (L.)	Тетерев	Начало токования	25	07.03 ± 16	–0.37	0.07
<i>Tetrao urogallus</i> (L.)	Глухарь	Начало токования	25	12.03 ± 21	–0.69	<0.01
<i>Sturnus vulgaris</i> (L.)	Обыкновенный скворец	Первая встреча	28	22.03 ± 8	–0.35	0.07
<i>Alauda arvensis</i> (L.)	Полевой жаворонок	Первая песня	25	25.03 ± 9	–0.04	0.87
<i>Anas platyrhynchos</i> (L.)	Кряква	Первая встреча	25	25.03 ± 14	–0.54	<0.01
<i>Motacilla alba</i> (L.)	Белая трясогузка	Первая встреча	24	30.03 ± 8	–0.59	<0.01
<i>Lyrurus tetrix</i> (L.)	Тетерев	Массовое токование	25	01.04 ± 12	–0.10	0.63
<i>Grus grus</i> (L.)	Серый журавль	Первая стая	25	04.04 ± 7	–0.41	0.04
<i>Anser anser</i> (L.)	Серый гусь	Первая стая	25	05.04 ± 9	–0.40	0.046
<i>Fringilla coelebs</i> (L.)	Зяблик	Первая встреча	20	06.04 ± 6	–0.61	<0.01
<i>Scolopax rusticola</i> (L.)	Вальдшнеп	Первая тяга	27	07.04 ± 7	–0.55	0.01
<i>Tetrao urogallus</i> (L.)	Глухарь	Массовое токование	25	11.04 ± 7	–0.38	0.06
<i>Scolopax rusticola</i> (L.)	Вальдшнеп	Массовая тяга	20	14.04 ± 6	–0.13	0.59
<i>Cuculus canorus</i> (L.)	Обыкновенная кукушка	Первая песня	28	23.04 ± 7	–0.29	0.13
<i>Hirundo rustica</i> (L.)	Деревенская ласточка	Первая встреча	28	27.04 ± 7	–0.17	0.39
<i>Luscinia luscinia</i> (L.)	Обыкновенный соловей	Первая песня	24	03.05 ± 7	–0.38	0.07
<i>Crex crex</i> (L.)	Коростель	Первая песня	25	12.05 ± 6	–0.49	0.01
<i>Anser</i> sp. Brisson	Гуси	Окончание осеннего пролета	22	26.09 ± 12	0.57	<0.01
<i>Grus grus</i> (L.)	Серый журавль	Окончание осеннего пролета	23	01.10 ± 11	0.58	<0.01

Примечание. * – стандартное отклонение; *a* – объем выборки для вида; *b* – коэффициент корреляции Спирмена; *c* – уровень значимости (полужирным обозначен уровень $p < 0.05$).

[7], отражается на годовых циклах жизнедеятельности биоты, которые мы рассмотрели для нескольких видов птиц. Для весенних фенодат наблюдается отрицательный многолетний линейный тренд изменчивости фенологических явлений в сторону более раннего начала событий (табл. 2, рис. 1). Положительный линейный тренд выявлен для двух осенних феноявлений, что подтверждает результат анализа климатических характеристик и метеоявлений заповедника за период 1990–2019 гг.

Значимое смещение фенодат удалось доказать для 9 видов, более того, для двух из них (гуси и журавли) наблюдаются достоверные изменения как весенних (более ранний прилет), так и осенних (поздний отлет) феноявлений (см. табл. 2).

Выявление причин изменчивости фенодат теплокровных животных усложняется их опосредованной реакцией на климатические изменения. Кластерный анализ птиц проведен для уста-

новления межвидовой синхронности в варьировании фенологических событий (рис. 2).

Parus major и *Tetrao urogallus* формируют первую группу (I кластер), которая по характеру сезонных миграций включает полуоседлых (глухарь) и кочующих (большая синица) видов. Прилет кряквы (II кластер) приходится на период вскрытия водоемов. Первое время прилетевшие кряквы живут стайками на наиболее кормных участках больших водоемов и сырых лугах [20].

Третий кластер (III, см. рис. 2) включает пять видов птиц, средние даты феноявлений которых приходятся на конец марта–начало апреля. Сроки их весеннего прилета (или пролета) определяются как трофическим фактором, так и освобождением водоемов от ледового покрова: белая трясогузка питается наземными и водными насекомыми; журавль серый, особенно в период прилета, характеризуется всеядностью; для пролета гусей важной защитой являются открытые водоемы, а пища – бо-

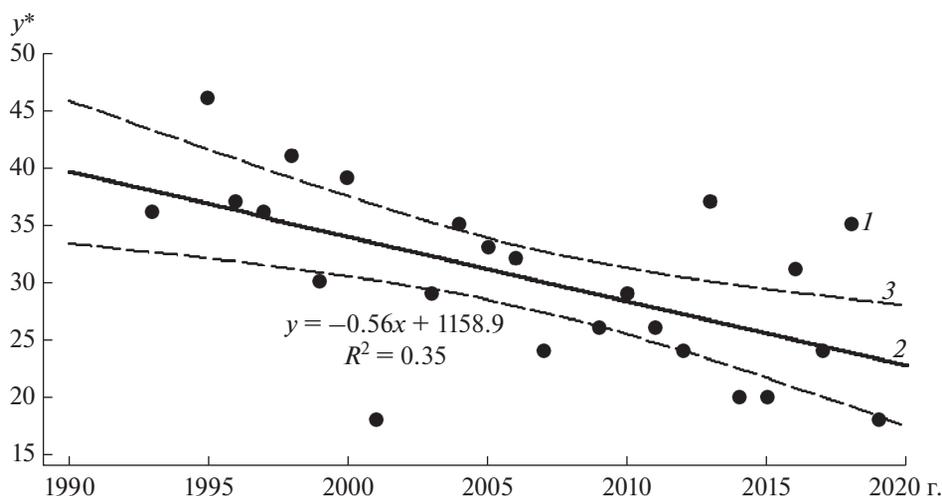


Рис. 1. Линейный тренд изменчивости фенодат первой встречи белой трясогузки в заповеднике за период 1990–2019 гг.: y^* – календарные даты переведены в непрерывный ряд: 1 – исходные данные; 2 – линия тренда; 3 – границы доверительного интервала.

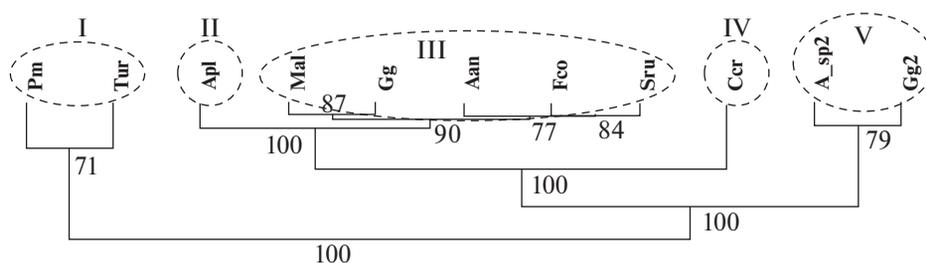


Рис. 2. Дендрограмма сходства достоверных трендов смещения феноявлений птиц в заповеднике за период 1990–2019 гг., полученная методом ближайшего соседа по матрице нормированных евклидовых дистанций с нанесенными оценками бутструп-вероятностей ветвей; пунктиром разделены кластеры птиц с доверительной вероятностью >95%: первая песня большой синицы (**Pm**) и коростель (**Ccr**), начало токования глухаря (**Tur**), первая встреча кряквы (**Apl**), белой трясогузки (**Mal**) и зяблика (**Fco**), первая стая серого журавля (**Gg**) и серого гуся (**Aan**), первая тяга вальдшнепа (**Sru**), окончание осеннего пролета гусей (**A_sp2**) и журавлей (**Gg2**).

лотные, водные и наземные растения; зерноядность зябликов определяет их концентрацию во время прилета на полях, огородах, около населенных пунктов; основу питания вальдшнепа составляют дождевые черви, насекомые и их личинки, пауки и пилильщики, иногда корма растительного происхождения [22].

В IV кластер входит только один вид – коростель, средняя дата прилета которого приходится на середину мая. *Crex crex* питается насекомыми, пауками, моллюсками, иногда мелкими лягушками и млекопитающими, семенами и зелеными частями трав [22].

Пятая группа (V, см. рис. 2) феноявлений птиц, сформированная по результатам кластерного анализа, объединяет положительное смещение сроков окончания осеннего пролета гусей и журавлей: чем теплее осень, тем позднее наблюдается пролет птиц.

Анализ смещения отдельных признаков (феноявлений) биологических видов под действием климатогенных изменений слабо характеризует преобразования в климатической системе исследуемой территории. Объединение свойств разных видов в единый интегральный индекс (In) должно быть аргументировано с биологических позиций и статистически обосновано. При классификации достоверных трендов смещения фенодат птиц в заповеднике за период 1990–2019 гг. выделено пять кластеров. Установленная межвидовая синхронность в варьировании фенологических событий биологически обоснована, и для расчета индекса подходят фенологические ряды III кластера, включающего наибольшее число видов (см. рис. 2). В результате мы получили 30-летний ряд значений индекса (In_{f_bird}), включающий информацию по следующим феноявлениям: первая встреча белой

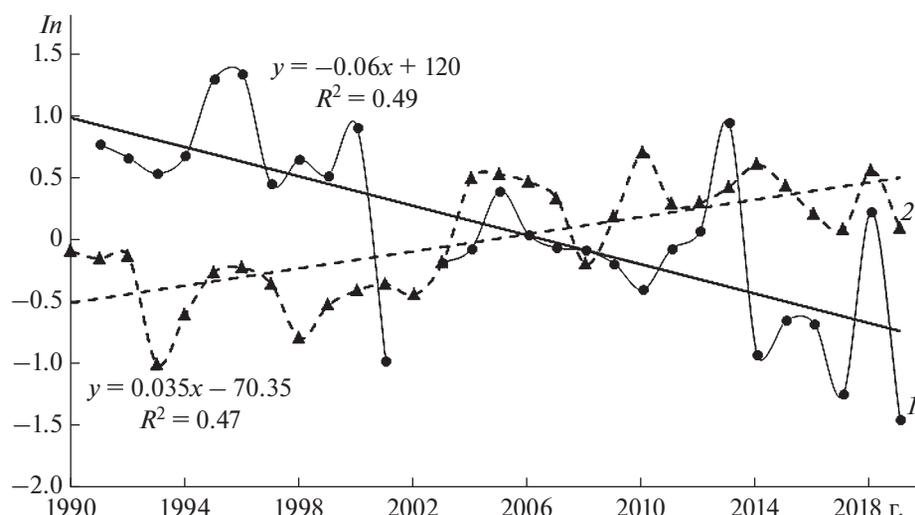


Рис. 3. Интегральные индексы фенодат перелетных птиц раннего прилета ($1 - In_{f_bird}$) и климатогенных изменений ($2 - In_{cl}$) и соответствующие им тренды изменчивости в заповеднике за период 1990–2019 гг.

трясогузки и зяблика, первая стая журавлей и гусей, первая тяга вальдшнепа (рис. 3).

Достоверный отрицательный тренд смещения индекса $t_i = In_{f_bird}$ ($r = -0.71$, $p < 0.01$) за период 1990–2019 гг. характеризует изменчивость фенодат перелетных птиц раннего прилета. Для оценки его индикационной способности проведено вычисление индекса климатогенных изменений – In_{cl} ($r = 0.69$, $p < 0.01$, см. рис. 3). Интегральный индекс $t = In_{birds_30}$ для феноявлений птиц заповедника за 30-летний период исследований составил 0.09, для климатогенных изменений – $t = In_{cl_30} = 0.01$.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Выделены четыре причины достоверных многолетних изменений климатических характеристик и метеоявлений на территории заповедника за период 1990–2019 гг.: смещение сроков наступления зимы, нарушение внутригодовой динамики климатических характеристик и метеоявлений, смещение сроков наступления фенологического лета и смена типа осадков при удлинении осени.

По данным ФГБУ «ИГКЭ» [23], средняя скорость роста среднегодовой температуры воздуха на территории Российской Федерации в 1976–2018 гг. составила $0.47^\circ\text{C}/10$ лет. Это сопоставимо с полученными нами данными ($+0.35^\circ\text{C}/10$ лет) за период 1990–2019 гг. и практически совпадает со скоростью потепления Северного полушария: $+0.34^\circ\text{C}/10$ лет с 1970-х гг. [24]. Сопоставление изменений климатических характеристик заповедника по сезонам года за период 1990–2019 гг. с

общей тенденцией на территории России в 1976–2018 гг. показало следующие сходства: 1 – слабое потепление зимой с недостоверными трендами изменчивости температуры; 2 – среднегодовые, весенние и осенние температуры растут на всей территории России [24]. Доказано повышение среднегодовых температур для заповедника; среди весенних месяцев достоверные линейные тренды изменчивости наблюдаются только для мая, среди осенних – для сентября и ноября. Однако результаты по анализу обилия осадков в заповеднике не всегда соответствуют данным Росгидромета и РАН [23, 24]. По России количество осадков увеличивается за счет весеннего сезона и зимы, тогда как их достоверное повышение на исследуемой территории наблюдается только в декабре. Летом и осенью тренд осадков в целом по России незначим, что отчасти соответствует результатам исследований – для сентября отмечено достоверное понижение суммы осадков.

Проведение многолетних научно-исследовательских работ, в том числе оценка климатических характеристик и метеоявлений, во многом зависит от локальных условий местности, методики сбора информации и человеческого фактора [8]. Значимое смещение 11 феноявлений для 9 исследованных видов птиц (52%) характеризуется высокой долей многолетней компоненты изменчивости, что обусловлено отклонениями в климатической системе заповедника, и в свою очередь вызвано изменениями климатических параметров на глобальном уровне [11]. В качестве индикаторов климатогенных изменений рекомендуется использовать следующие признаки биологических видов: первая песня большой синицы, коростеля; начало токования глухаря; первая встреча кряквы,

белой трясогузки, зяблика; первые стаи журавлей и гусей; первая тяга вальдшнепа; окончание осеннего пролета журавлей и гусей (см. табл. 2, рис. 1).

Характер сезонных миграций птиц лежит в основе их реакции на изменения в климатической системе заповедника. Для полуседлых (глухарь) и кочующих (большая синица) видов птиц, которые с осени до весны отличаются всеядностью и в наименьшей степени зависят от биотического (кормового) фактора, характерны ранневесенние явления (см. рис. 2). У перелетных птиц корреляция сезонных явлений с температурным режимом территории выражена слабо, что обусловлено влиянием вторичных агро- и гидрометеорологических условий (снеготаяние, вскрытие водоемов, оттаивание почвы и т.д.) и трофических факторов [3]. Раньше прилетают всеядные и растительноядные птицы, для которых достаточное количество корма в местах гнездования появляется сразу или вскоре после схода снежного покрова, потом — насекомоядные. Позднее всех появляются виды, питающиеся летающими насекомыми, вылет которых связан с устойчивым переходом температуры воздуха выше нижних порогов развития ($+5^{\circ}\text{C}$ и выше) [4].

Изменения в климатической системе заповедника проявляются в стабильном увеличении температуры воздуха и нарушении типичного соотношения осадков в осенне-зимний период. Смещение сроков наступления зимы является основной причиной динамики биоты. На примере изменчивости фенодат перелетных птиц раннего прилета ($In_{f, bird}$) наглядно показаны последствия климатогенных изменений (In_{cl}) — смещение времени наступления биологических событий или более раннее возвращение перелетных птиц на места гнездования (см. рис. 3). Интегральный индекс на основе нормированного отклонения позволяет проводить биологически и статистически обоснованное объединение феноявлений видов в целях повышения чувствительности индикационных свойств биоты. Актуален анализ изменчивости интегрального индекса в пространстве (на удаленных друг от друга территориях) и во времени (за разные временные промежутки и при непрерывности мониторинга ООПТ).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Климатические факторы неоднозначно влияют на компоненты экосистем и в значительной степени определяют состояние популяций, их плотность и характер распространения видов [5, 25, 26]. Экологический мониторинг годовых циклов животных на особо охраняемых природных территориях позволяет сделать акцент на изучении влияния климатических трендов изменчивости без учета негативного воздействия антропоген-

ных условий. Анализ смещения феноявлений у биологических видов приобретает особую значимость при их использовании в качестве индикаторов климатогенных изменений локальных экосистем с последующим выявлением биоклиматических тенденций биосферного уровня [27].

На примере достоверного смещения фенодат большинство исследованных видов птиц проявили способность быстро адаптироваться к отклонениям от типичных условий обитания, что объясняется хорошей экологической пластичностью организмов (экологической валентностью) или степенью их приспособляемости [1].

Интегральный индекс на основе нормированного отклонения наряду с методами многомерной статистики позволяет проводить биологически и статистически обоснованное объединение феноявлений видов в целях повышения чувствительности индикационных свойств биоты. Выявление устойчивых тенденций в динамике флоры и фауны исследуемой территории необходимо для своевременной корректировки рационального природопользования и сохранения биоразнообразия региона [3].

Выражаем благодарность специалистам метеопоста “Лесной заповедник” за предоставленные метеорологические данные и всем сотрудникам заповедника за сбор фенологической информации.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов. В работе с животными соблюдены применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 2003. 512 с.
2. Скороходова С.Б., Щербаков А.Н. Тренды наступления фенологических событий в заповеднике «Кивач» за 1966–2005 годы // Труды государственного природного заповедника “Кивач”. Петрозаводск, 2011. Вып. 5. С. 207–221.
3. Соловьев А.Н. Биота и климат в XX столетии. М.: Пасьява, 2005. 288 с.
4. Соловьев А.Н. Вековая динамика сроков сезонных миграций птиц в средних широтах Европейского Востока // Бюл. Московского общества испытателей природы. Отдел биол. 2015. Т. 120. № 1. С. 3–17.
5. Кузнецова В.В., Минин А.А., Голубева Е.И. Фенологические явления в системе биоиндикации климатических трендов // Проблемы региональной экологии. 2014. № 5. С. 66–71.
6. Thuiller W., Lavergne S., Roquet C. et al. Consequences of climate change on the tree of life in Europe // Nature. 2011. V. 470. № 7335. P. 531–534. <https://doi.org/10.1038/nature09705>

7. Кондратьев К.Я., Демирчян К.С. Климат Земли “Протокол Киото” // Вестник РАН. 2001. Т. 71. № 11. С. 1002–1009.
8. Пузаченко Ю.Г. Вековые изменения климата в районе заповедника // Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Великие Луки: ООО “Великолукская городская типография”, 2012. Вып. 6. С. 6–32.
9. Hansen J., Sato M., Ruedy R. Perception of climate change // PNAS USA. 2012. V. 109. № 37. P. 2415–2423. <https://doi.org/10.1073/pnas.1205276109>
10. Ovaskainen O., Skorokhodova S., Yakovleva M. et al. Community-level phenological response to climate change // Proceedings of the National Academy of Sciences J. 2013. V. 110. № 33. P. 13434–13439.
11. Зорина А.А., Шуйская Е.А., Куракина И.В. и др. Климатические причины смещения сроков цветения растений в Центрально-Лесном заповеднике // Поволжский экологич. журн. 2020. № 1. С. 52–65. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-1-52-65>
12. Sherry R.A., Zhou X., Gu S. et al. Divergence of reproductive phenology under climate warming // Proceedings of the National Academy of Sciences J. 2007. V. 104. № 1. P. 198–202.
13. Минаева Т.Ю., Истомин А.В., Абражко В.И. и др. К изучению реакции биоты Центрально-Лесного заповедника на изменения климата // Влияние изменения климата на экосистемы. М.: Русский ун-т, 2001. С. 87–100.
14. РД52.04.614-2000: Руководящий документ. Направление гидрометеорологическим станциям и постам. Вып. 3. Ч. II. СПб.: Гидрометеоиздат, 2000. 90 с.
15. РД 52.33.725-2010: Руководящий документ. Методические указания по составлению агрометеорологического ежегодника для земледельческой зоны Российской Федерации. Обнинск: ВНИИГМИ-МЦД, 2010. 142 с.
16. Коросов А.В. Специальные методы биометрии. Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. 364 с.
17. Филонов К.П., Нухимовская Ю.Д. Летопись природы в заповедниках СССР: Методическое пособие. М.: Наука, 1985. 143 с.
18. Преображенский С.М., Галахов Н.Н. Фенологические наблюдения. Руководство. М.: Главное управление по заповедникам, 1948. 158 с.
19. de Jong Y., Verbeek M., Michelsen V. et al. Fauna Europaea – all European animal species on the web // Biodiversity Data J. 2014. № 2: e4034. <https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e4034>
20. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2006. 256 с.
21. Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с.
22. Зимин В.Б., Ивантер Э.В. Птицы. Петрозаводск: ПетрГУ, 2002. 288 с.
23. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 год. М.: Росгидромет, 2019. 79 с.
24. Обзор состояния и тенденций изменения климата России: Изменение климата 2018. Год (декабрь 2017–ноябрь 2018). М.: Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, РАН, 2019. 42 с.
25. Коломыц Э.Г. Прогноз влияния глобальных изменений климата на зональные экосистемы Волжского бассейна // Экология. 2006. № 6. С. 429–440.
26. Cahill A.E., Aiello-Lammens M.E., Caitlin F.M. et al. Causes of warm-edge range limits: systematic review, proximate factors and implications for climate change // J. Biogeography. 2014. V. 41(3). P. 429–442. <https://doi.org/10.1111/jbi.12231>
27. Phenology and climate change / Xiaoyang Zhang (ed.). Croatia, 2012. <https://doi.org/10.5772/2146>

ИЗМЕНЧИВОСТЬ УСАЧЕЙ КОМПЛЕКСА *BARBUS INTERMEDIUS* В ТРЕХ ОЗЕРАХ ЭФИОПИИ: ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ОСОБЕЙ ГЕНЕРАЛИЗОВАННОЙ ФОРМЫ ПО ПРИЗНАКАМ, СВЯЗАННЫМ С РАЗДЕЛЕНИЕМ ПИЩЕВЫХ РЕСУРСОВ. МЕТОД КОРРЕЛЯЦИОННЫХ ПЛЕЯД

© 2021 г. А. Н. Мироновский^{a, b, *}

^aИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Россия 119071 Москва, Ленинский просп., 33

^bИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Россия 152743 Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок

*e-mail: adissa@mail.ru

Поступила в редакцию 11.08.2020 г.

После доработки 22.09.2020 г.

Принята к публикации 01.10.2020 г.

У особей генерализованной формы крупных африканских усачей, обитающих в озерах Лангано и Аваса, изменчивость параметров, связанных с процессом захвата и удержания пищевых объектов, коррелирует с длиной тела. Отсутствие такой зависимости в оз. Тана показывает, что изменчивость танских усачей — это не постепенное изменение морфологии вследствие смены спектра питания по мере роста особей, а результат микроэволюции, направленной на образование форм, занимающих разные трофические ниши.

Ключевые слова: крупные африканские усачи, комплекс *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius*, симпатрическое формообразование, озера Тана, Аваса, Лангано

DOI: 10.31857/S0367059721020062

Озеро Тана, дающее начало р. Голубой Нил, находится на севере Эфиопии (рис. 1). Ихтиофауна озера привлекает внимание исследователей обилием морфоэкологических форм (или морфотипов) крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius sensu Vanister* [1]. Различия между морфотипами сопоставимы с различиями видов и родов Cyprinidae (рис. 2) [2]. Считается, что комплекс морфотипов танских усачей — это результат адаптивной радиации в процессе разделения пищевых ресурсов озера [3, 4]. Наряду с особями форм, специализированных в отношении питания, в озере обитают особи без выраженных признаков пищевой специализации. Такие особи, именуемые генерализованными, широко распространены в водоемах Эфиопии. Они слагают мономорфные популяции крупных африканских усачей и численно доминируют в популяциях полиморфных — как это наблюдается в оз. Тана.

Генерализованную форму рассматривают как подобную предковой, которая дала начало комплексу *B. intermedius* [2, 5–8]. Показано [9], что диверсификация особей генерализованной и специализированных форм в оз. Тана — это разные

стадии одного процесса, и начало специализированным формам (всем или некоторым) действительно могли дать генерализованные особи озера. Нельзя исключить, что процесс формообразования перманентен, и в потомстве генерализованных особей есть рыбы, подобные (или тождественные) особям специализированных форм [9, 10]. Обнаружено, что векторы диверсификации генерализованных особей в мономорфных популяциях озер Лангано и Аваса, будучи сходными между собой, отличаются от векторов диверсификации генерализованных особей в оз. Тана [9]. Отсюда следует, что в разных водоемах диверсификация особей генерализованной формы происходит по-разному.

Цель настоящего исследования — поиск ответа на вопрос: в чем заключается разница между диверсификацией генерализованных особей в оз. Тана и озерах Аваса и Лангано, которая обуславливает разный уровень формообразования? Очевидно, главный интерес в этом контексте представляет диверсификация по параметрам, связанным с разделением пищевых ресурсов.

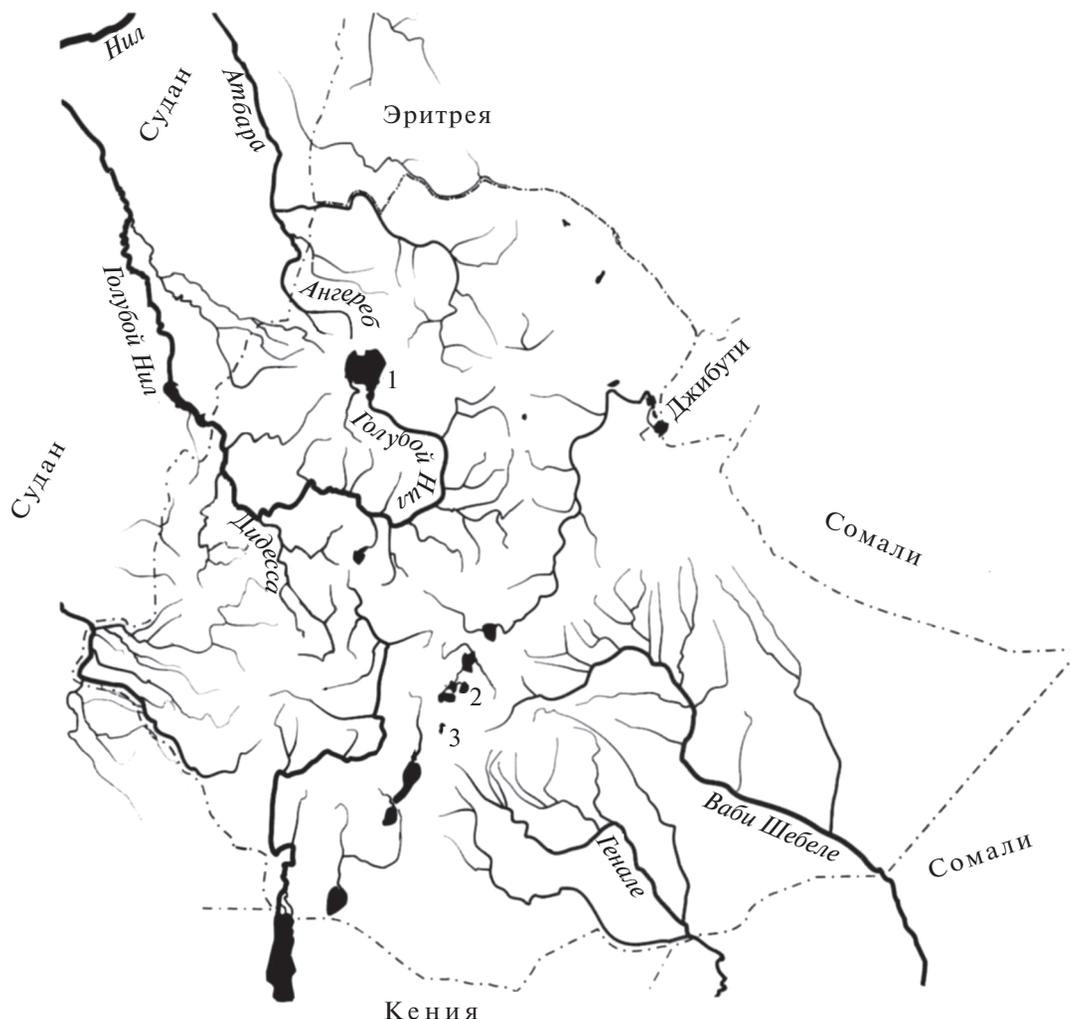


Рис. 1. Карта-схема района исследований. Озера: 1 – Тана, 2 – Лангано, 3 – Аваса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

С 1992 г. по 2010 г. в оз. Тана поймано 145 особей генерализованной формы (далее – GF¹) стандартной длиной (*SL*) от 10 до 34 см. Рыб ловили жаберными и накидными сетями, брали из уловов местных рыбаков. В открытой части Бахардарского залива озера поймано 77 особей, в поросшей камышом прибрежной части залива – 68.

Для оценки морфологических отношений экологических форм озера наряду с генерализованными усачами рассматривались выборки специализированных морфотипов: *carplike* (далее обозначается как *ca*) – 12 особей; *zurki* (*zu*) – 54; *Lip* (*Li*) – 27; *shorthead* (*sh*) – 13; *white hunch* (*wh*) – 48; *troutlike* (*tr*) – 41; *barbel* (*ba*) – 17; *dark* (*da*) – 35;

bigmouth mini eye (*me*) – 10; *bighead* (*bh*) – 11; *acute* (*ac*) – 75; *bigmouth big eye* (*be*) – 56; *bigmouth small eye* (*se*) – 51.

В сравнении с разнообразием форм оз. Тана популяции усачей озера Аваса и Лангано, расположенных в Рифтовой долине Эфиопии (см. рис. 1), можно рассматривать как практически мономорфные. Слабо выраженный полиморфизм по пропорциям черепа, обнаруженный у особей этих озер, дает основания предполагать лишь едва наметившуюся дивергенцию на две формы: эврифагов и ихтиофагов, и не сопряжен с различиями по внешним признакам [11]. Численность выборки из оз. Аваса составила 49 особей длиной 17.9–28.3 см, из оз. Лангано – 73 особи длиной 12.4–34.7 см.

Для каждой особи выполнено 14 промеров черепа (рис. 3). Как показывает изучение изменчи-

¹ GF – аббревиатура от англ. “generalized form” – генерализованная форма.

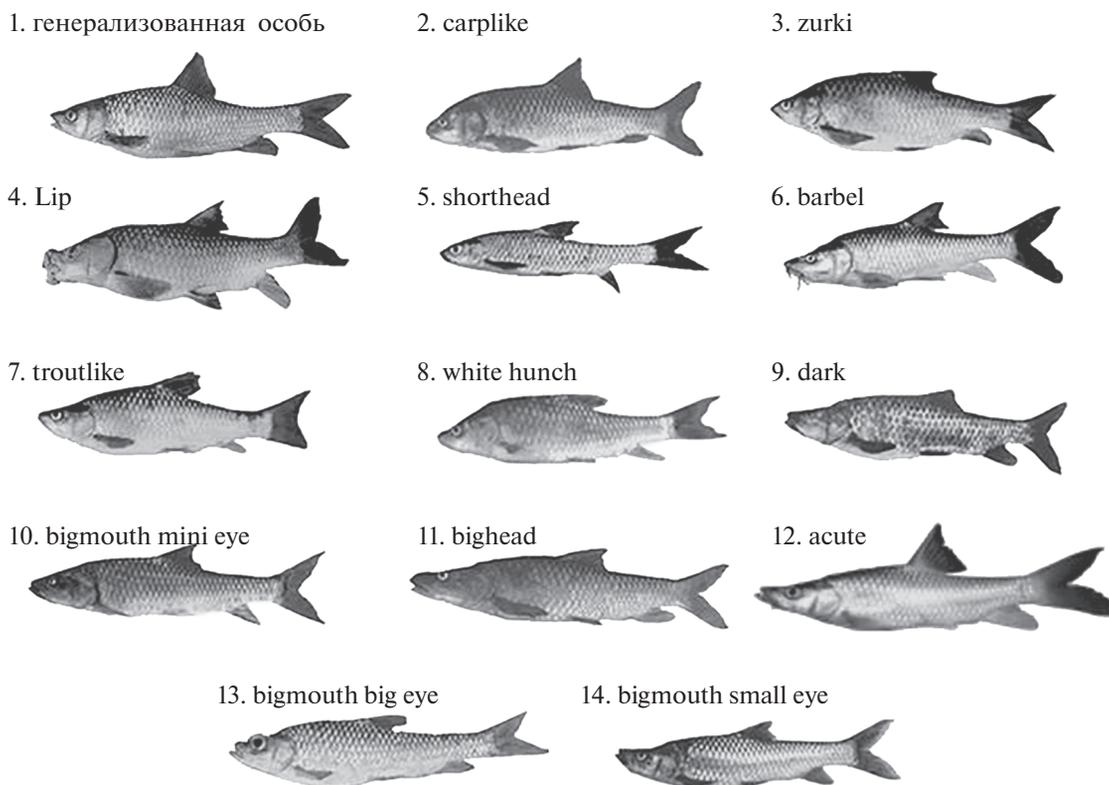


Рис. 2. Экологические формы крупных африканских усачей в оз. Тана: 1–6 – нерыбоядные; 7–14 – рыбоядные.

ности крупных африканских усачей [7, 9–11], данный набор признаков позволяет достаточно уверенно оценивать фенетические отношения большинства морфотипов. Статистическая обработка данных выполнена в пакетах NTSYS 2.02k и Статистика 6. В расчетах использованы индексы, представляющие собой отношения абсолютных значений промеров к базальной длине черепа (BL). Далее в обсуждении, упоминая тот или иной признак, мы будем иметь в виду его индекс, а не сам промер. Значения индексов преобразовывали в натуральные логарифмы для нормализации распределений. Морфологические дистанции в многомерном пространстве признаков оценивали, используя манхэттенскую метрику. Матрицы сходства анализировали методом complete linkage, результаты иллюстрированы дендрограммами. Анализ главных компонент (АГК) производили с учетом рекомендации Л.А. Животовского [12, с. 107] “не сваливать все признаки в кучу”, но, согласно тому или иному правилу, делить на группы, АГК групп проводить порознь и далее анализировать ГК1 каждой группы.

Как установлено ранее [9, 13], в процессе диверсификации экологических форм танских усачей рассматриваемые признаки образуют две корреляционные плеяды. В одну входят 6 призна-

ков осевого черепа: $B_1, B_2, B_3, B_4, HS_1, HS_2$ и 3 признака висцерального черепа: Hm, Pop, Op . Вторую составляют 4 параметра висцерального черепа, 3 из которых – Pmx, Mx и De – отражают морфологию челюстей, что дает основание рассматривать изменчивость этой плеяды как сопряженную с особенностями питания². Четвертый признак второй плеяды – Iop – характеризует длину межкрышечной кости. В черепе усачей эта кость протянулась за зубной, что, видимо, определяет тесную корреляцию между нею и De . АГК проводили отдельно для “плеяды из 9 признаков” и “плеяды из 4 признаков”, затем анализировали распределение точек-объектов в координатах ГК1 первой и второй плеяд. Собственные векторы (СВ) рассчитывали по корреляционной матрице; длину вектора принимали равной 1.

² Очевидно, с питанием может быть связана изменчивость и 9 признаков первой плеяды, поскольку с образом жизни вообще и питанием, в частности, в той или иной мере связаны все или почти все параметры организма. Вместе с тем, если связь изменчивости параметров челюстной дуги с питанием – это связь непосредственная, функциональная, то связь с питанием параметров осевого черепа ($B_1, B_2, B_3, B_4, HS_1, HS_2$), жаберной крышки (Pop и Op) и подъязычной дуги (Hm) – это связь косвенная, опосредованная и логично полагать, что вклад особенностей питания в изменчивость этой плеяды меньше.

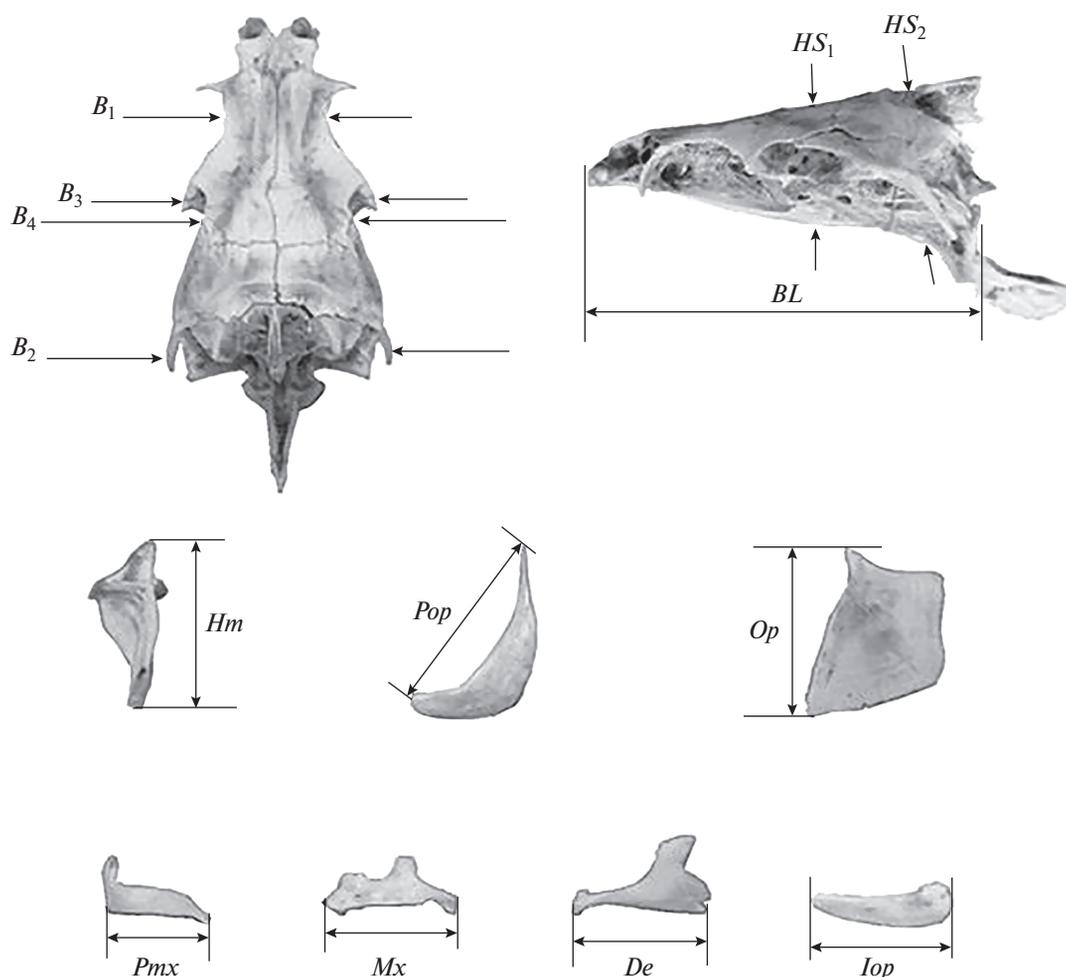


Рис. 3. Схема промеров черепа рыб комплекса *B. intermedius*: *BL* – базальная длина черепа; *B₁*, *B₂*, *B₃* – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; *B₄* – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum; *HS₁* и *HS₂* – высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum; *Hm* – высота hyomandibulare; *Pop* – длина praeperculum; *Op* – высота передней части operculum; *Pmx*, *Mx*, *De* и *Iop* – длина соответственно praemaxillare, maxillare, dentale и interoperculum.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Фенетические отношения особей изучаемых выборок по совокупности 14 признаков иллюстрирует рис. 4. Усачи побережья Бахардарского залива слагают на дендрограмме 26 кластеров **низшего уровня иерархии** (рис. 4а), образованных в результате последовательного объединения **особей** (в отличие от кластеров следующих уровней иерархии, где между собой объединяются уже не отдельные **особи**, но **кластеры** особей, сформированные ранее). Кластеры низшего уровня иерархии можно рассматривать как **элементарные феноны**, т.е. первичные, предельно однородные, неподразделенные группы сходных особей. В случае выборки открытой части Бахардарского залива дендрограмму слагают 32 элементарных фенона (рис. 4б), в оз. Лангано – 30 (рис. 4в), в оз. Аваса – 18 (рис. 4г).

На рис. 5 представлены результаты АГК средних оценок признаков особей, слагающих каждый фенон на каждой дендрограмме (см. рис. 4), и особей каждого из 14 морфотипов усачей оз. Тана (включая GF). Соответствующие точки на графиках будем именовать “фенонами GF” и “реперами морфотипов”. На рис. 5 обозначены только те феноны GF, которые в силу своего положения обсуждаются в тексте. По оси *X* отложены значения ГК1 “плеяды 4 признаков”, по оси *Y* – значения ГК1 “плеяды 9 признаков”. Таким образом, ось *X* отражает изменчивость параметров, прямо связанных с процессом захвата и удержания пищевых объектов, т.е. сопряженную с диверсификацией особей в процессе разделения пищевых ресурсов. Слева от вертикальной штрих-линии на графиках распределены реперы нерыбоядных

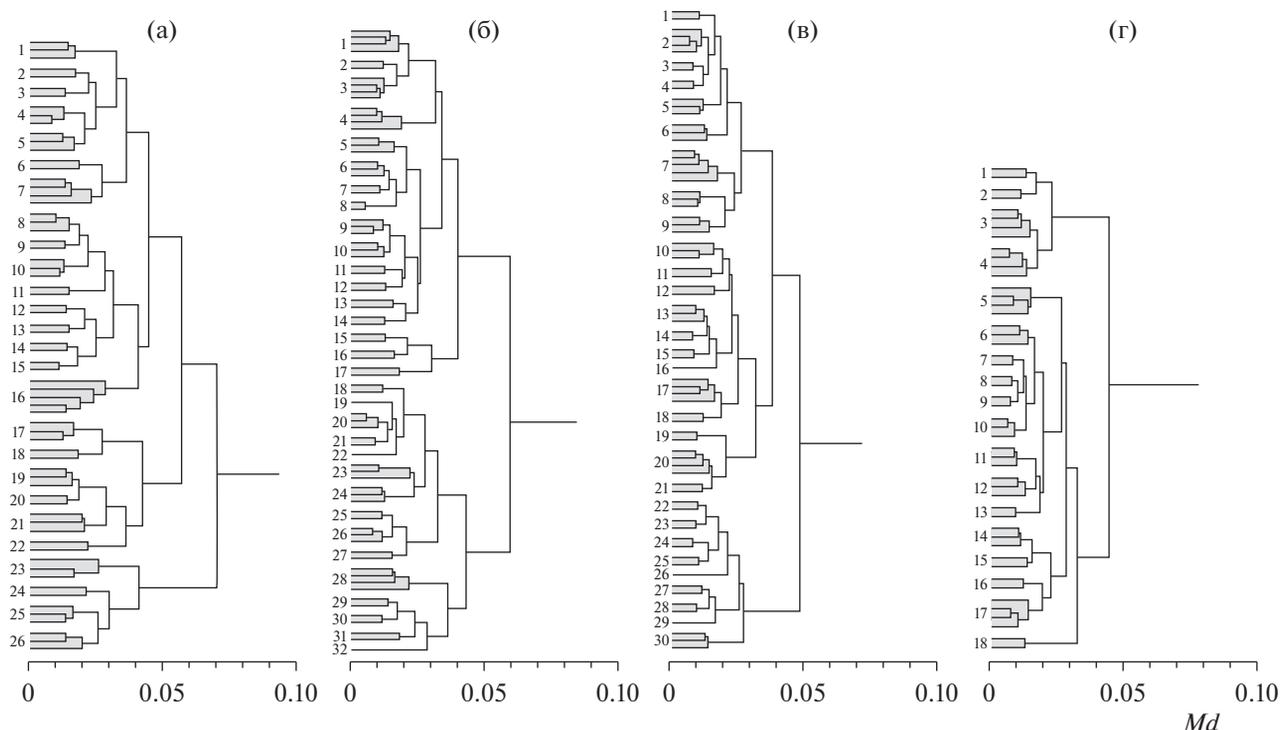


Рис. 4. Дендрограммы сходства особей генерализованной формы комплекса *B. intermedius* в выборках: а – прибрежной зоны Бахардарского залива оз. Тана; б – открытой части Бахардарского залива оз. Тана; в – оз. Лангано; г – оз. Аваса; *Md* – манхэттенская дистанция.

морфотипов, справа – рыбадных и бентофага *barbel*³.

Как следует из табл. 1, ГК1 “плеяды 4 признаков” на разных графиках объясняет от 74.61 до 81.02% общей дисперсии, ГК1 “плеяды 9 признаков” – от 57.15 до 70.96%. Нагрузки признаков на собственные векторы каждой ГК1 одинаковы по знаку и близки по абсолютной величине, а нагрузки признаков на собственные векторы ГК1 в разных сравнениях (см. рис. 5а–г) весьма близки и в некоторых случаях полностью совпадают. Отсюда следует, что векторы дисперсии объектов в четырех рассматриваемых сравнениях практически одинаковы, а двумерные распределения на рис. 5 с большой полнотой и минимальными искажениями отражают отношения фенонов и морфотипов в многомерном пространстве исходных признаков. Об этом также свидетельствует сходство взаиморасположения реперов морфотипов усачей оз. Тана на четырех графиках – визуально паттерны их распределений неразличимы.

Наиболее разнесенными по значениям ГК1 параметров, связанных с процессом захвата и удержания пищевых объектов (ось *X*), оказыва-

ются реперы морфотипов *sh* и *me* (см. рис. 5), что ожидаемо: особи первого – планктофаги, особи второго – рыбадные хищники. Вместе с тем феноны GF прибрежной зоны Бахардарского залива (рис. 5а), наиболее разнесенные по оси *X*, различаются между собой не меньше, чем реперы *sh* и *me*. Это дает основания полагать, что и в отношении питания эти феноны различаются не меньше означенных морфотипов. Отметим, что пять фенонов GF на рис. 5а расположены правее линии, разделяющей нерыбадные и рыбадные формы. В выборке открытой части Бахардарского залива (рис. 5б) различия между крайними по оси *X* фенонами несколько меньше, чем на рис. 5а. Тем не менее эти различия больше различий между репером нерыбадного *Lip* и реперами рыбадных *ac*, *me* и *da*, а один фенон GF находится правее разделительной линии (см.рис. 5б), что позволяет предположить существенные различия в спектре питания между особями разных фенонов GF.

В выборках мономорфных озер (см. рис. 5в, г) ситуация аналогична: по оси *X* диапазон изменчивости фенонов GF не уступает диапазону изменчивости реперов специализированных форм усачей оз. Тана и в ряде сочетаний различия между разными фенонами больше, чем между разными морфотипами. В оз. Лангано правее линии, разделяющей нерыбадные и рыбадные формы, находится 6 фенонов из 32, в оз. Аваса – 8 из 18.

³ Особенность морфотипа *barbel*, который, будучи нерыбадным бентофагом, по совокупности признаков внешней морфологии попадает в группу рыбадных хищников, отмечается и другими авторами [2].

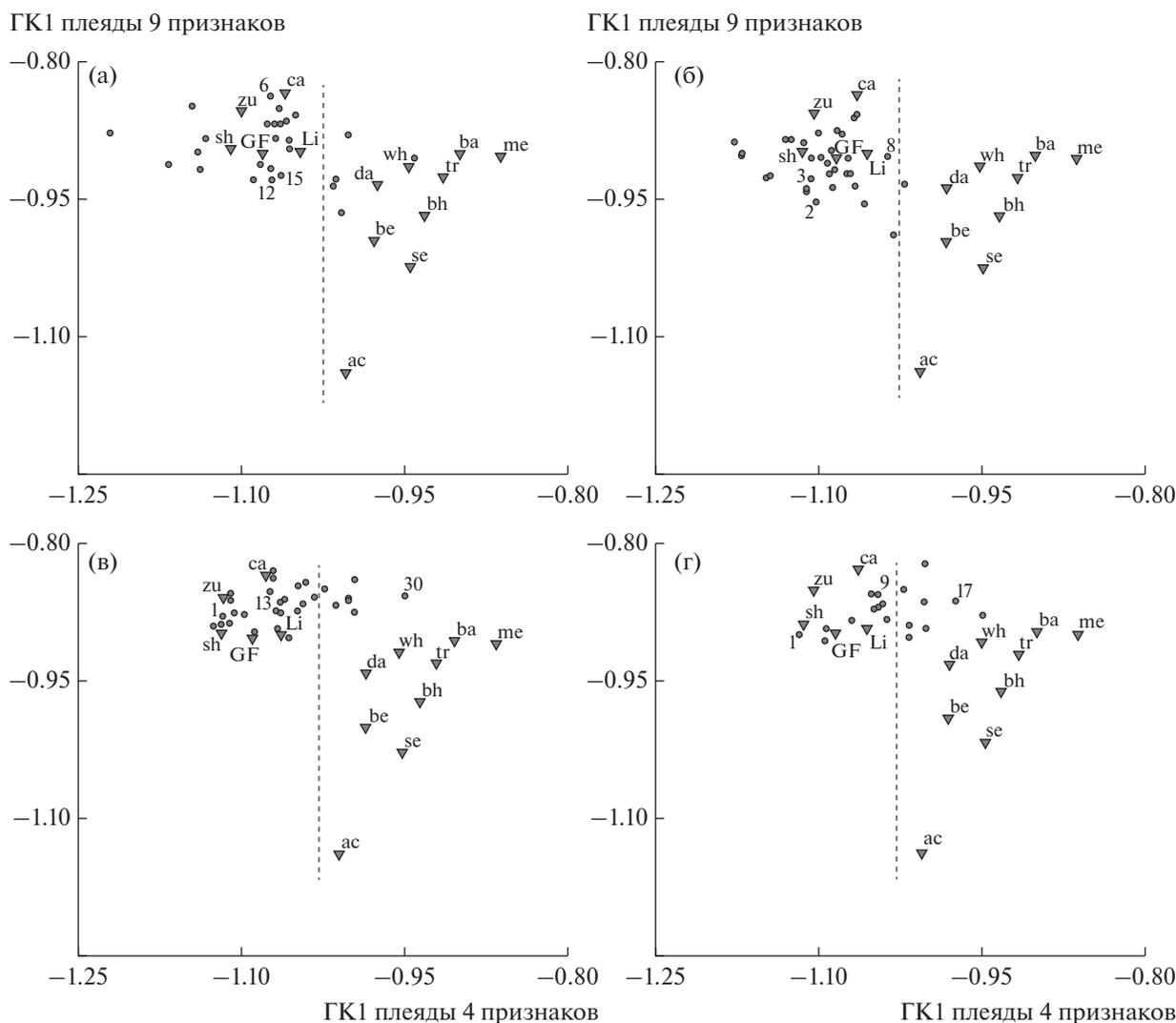


Рис. 5. Реперы морфотипов (▼) и феноны генерализованной формы (●) комплекса *B. intermedius*. Распределение на плоскости главных компонент: а – выборка прибрежной зоны Бахардарского залива оз. Тана: 6, 12 и 15 – номера фенонов с минимальной, средней и максимальной *SL* особей соответственно; б – выборка открытой части Бахардарского залива оз. Тана: 2, 3 и 8 – номера фенонов с минимальной, средней и максимальной *SL* особей соответственно; в – выборка оз. Лангано: 1, 13 и 30 – номера фенонов с минимальной, средней и максимальной *SL* особей соответственно; г – выборка оз. Аваса: 1, 9 и 17 – номера фенонов с минимальной, средней и максимальной *SL* особей соответственно. По оси абсцисс – ГК1 признаков челюстной дуги и interoperculum (“плеяда 4 признаков”), по оси ординат – ГК1 признаков осевого черепа, подъязычной дуги и жаберной крышки (“плеяда 9 признаков”); слева от вертикальной штрих-линии – нерыбоядные формы, справа – рыбаодные и морфотип *ba*vel. Пояснения и обозначения морфотипов см. в тексте.

Между распределениями фенонов мономорфных и полиморфной популяций есть существенная разница, которая становится весьма наглядной, если посчитать среднюю *SL* особей, вошедших в каждый фенон, и обозначить на графиках феноны, чья средняя *SL* находится в начале, центре и конце вариационного ряда средних *SL*. Из рис. 5в, г следует, что в выборках озер Лангано и Аваса феноны, центральные в ряду средних *SL*, находятся близко и к центру распределения по оси *X*, феноны с максимальной и минимальной средней *SL* – по краям или близко к краям рас-

пределений. Это дает основания полагать, что в мономорфных популяциях положение фенонов на графике зависит от *SL* слагающих их особей. Феноны, слагаемые мелкими особями, находятся в левом краю распределения по оси *X* – рядом с репером планктофага *sh*, тогда как феноны, слагаемые крупными особями, располагаются правее линии, разделяющей нерыбоядные и рыбаодные формы, и некоторые из таких фенонов расположены правее реперов некоторых рыбаодных форм. Такое распределение фенонов *GF* вдоль оси *X* не вызывает удивления – факт смены объ-

Таблица 1. Собственные векторы и собственные значения

Признаки	Распределение на плоскости ГК1 корреляционных плеяд на							
	рис. 5а		рис. 5б		рис. 5в		рис. 5г	
	СВ1 _{ось X}	СВ1 _{ось Y}	СВ1 _{ось X}	СВ1 _{ось Y}	СВ1 _{ось X}	СВ1 _{ось Y}	СВ1 _{ось X}	СВ1 _{ось Y}
<i>B</i> ₃		0.383		0.379		0.379		0.377
<i>B</i> ₂		0.344		0.360		0.353		0.356
<i>B</i> ₁		0.363		0.377		0.360		0.354
<i>B</i> ₄		0.369		0.373		0.359		0.370
<i>HS</i> ₁		0.298		0.312		0.321		0.301
<i>HS</i> ₂		0.287		0.281		0.294		0.263
<i>Hm</i>		0.389		0.375		0.367		0.372
<i>Pop</i>		0.206		0.178		0.170		0.214
<i>Op</i>		0.318		0.311		0.346		0.354
<i>iOp</i>	0.486		0.456		0.485		0.459	
<i>Pmx</i>	0.535		0.536		0.557		0.554	
<i>Mx</i>	0.474		0.474		0.424		0.464	
<i>De</i>	0.502		0.529		0.525		0.516	
Собственные значения	3.24	5.46	3.10	5.14	3.00	6.20	2.98	6.38
Объясненная дисперсия, %	81.02	60.67	77.61	57.15	75.05	68.90	74.61	70.96

Примечание. Обозначения признаков см. на рис. 2.

ектов питания по мере роста рыб общеизвестен [14]. Со сменой питания, очевидно, меняются параметры аппарата захвата и удержания пищевых объектов, отражаемые в ГК1 “плеяды из 4 признаков”. Необходимо отметить, что и на рис. 4в, г означенные феноны находятся по краям и в центре соответствующих дендрограмм. В выборках полиморфной популяции такой зависимости положения фенона по оси X от длины слагающих его особей не наблюдается (см. рис. 5а, б). Очевидно, в оз. Тана дифференциация фенонов по характеру питания не связана с размерами особей, слагающих феноны, и не может быть объяснена следствием закономерной смены пищевых объектов по мере роста рыб.

Достоверность предположений, основанных на визуальном анализе распределений на рис. 5, математически подтверждают результаты регрессионного анализа на рис. 6, где по оси Y отложенные значения ГК1 плеяды признаков, отражающих морфологию челюстей, по оси X – средняя SL особей, слагающих феноны GF. В популяциях озер Лангано и Аваса сравниваемые параметры связаны тесной корреляцией высокого уровня достоверности (рис. 6в, г), в выборках из оз. Тана достоверной корреляции между SL особей, составивших фенон, и положением фенона на оси X нет (рис. 6а, б).

Таким образом, по параметрам, связанным с процессом захвата и удержания пищевых объек-

тов, феноны, возникающие в процессе морфологической диверсификации особей GF, различаются между собой на уровне, соизмеримом с уровнем различий данных параметров у разных экологических форм усачей оз. Тана. Это дает основания полагать, что различия спектра питания особей разных фенонов GF сопоставимы с различиями спектра питания особей разных экологических форм. В озерах Аваса и Лангано выявлена высокая достоверная корреляция между строением челюстного аппарата особей разных фенонов и средней длиной особей каждого фенона. Это свидетельствует о том, что в мономорфных популяциях различие параметров челюстной дуги особей разных фенонов определяется сменой спектра питания по мере их роста. В полиморфной популяции оз. Тана такая зависимость не обнаружена. Поэтому можно утверждать, что диверсификация генерализованных особей в оз. Тана – это не постепенное изменение морфологических пропорций одной и той же особи вследствие смены спектра питания по мере ее роста, а результат микроэволюционных преобразований, в ходе которых формируются группы особей, занимающие разные трофические ниши, что обеспечивает более полное освоение трофических ресурсов водоема.

При сравнении фенетического разнообразия фенонов GF и специализированных морфотипов обращает на себя внимание разное соотношение остеологических и внешнеморфологических раз-

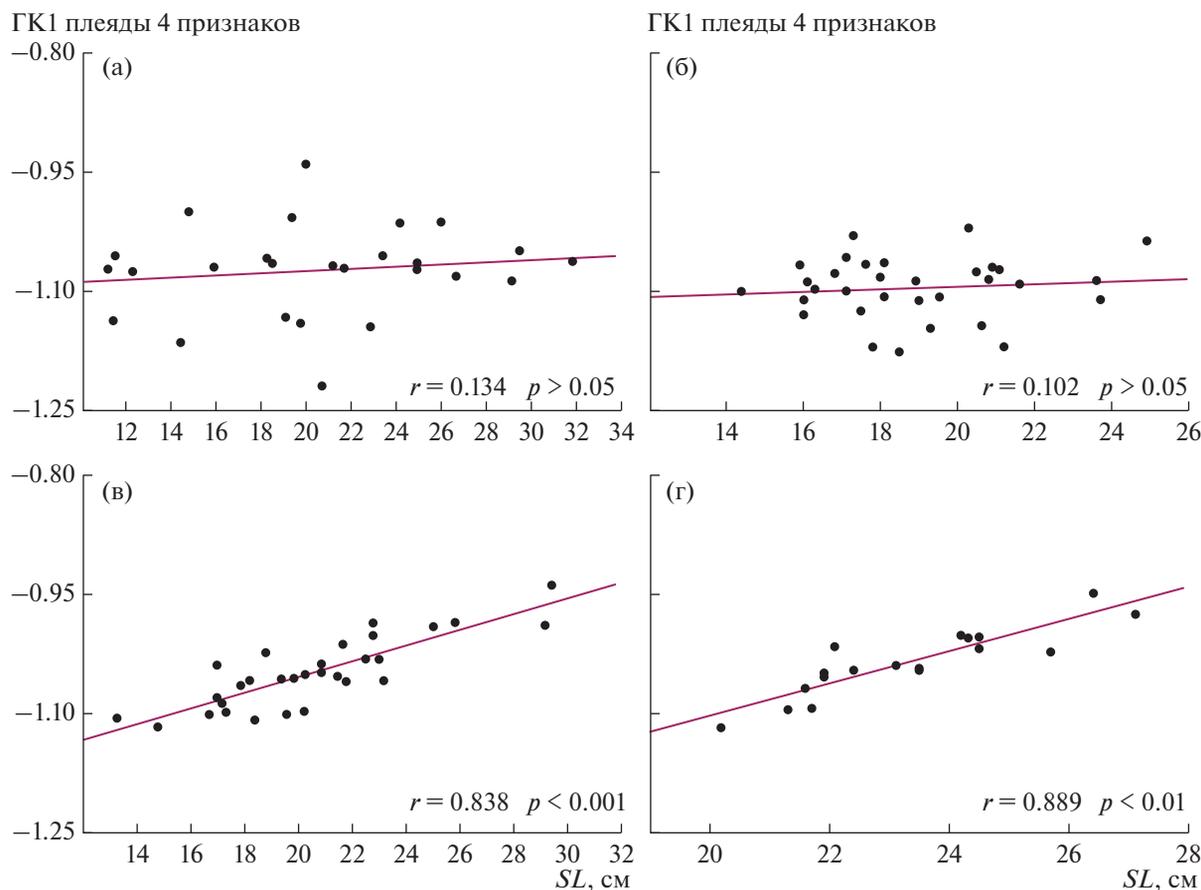


Рис. 6. Зависимость изменчивости параметров, связанных с разделением пищевых ресурсов, от размера особей, слагающих элементарные феноны GF; а – в выборке прибрежной части Бахардарского залива; б – в выборке открытой части Бахардарского залива; в – в выборке оз. Лангано; г – в выборке оз. Аваса. По оси абсцисс – GK1 признаков плеяды челюстной дуги и interoperculum, по оси ординат – средняя SL особей, сложивших элементарный фенон; r – коэффициент корреляции Пирсона, p – достоверность.

личий в том и другом случае. Специализированные морфотипы, описанные на основании внешних различий, хорошо различаются и по пропорциям черепа. Некоторые феноны GF по пропорциям черепа различаются не меньше, чем специализированные морфотипы. Вместе с тем по внешним признакам каждая из слагающих феноны особей определена в качестве генерализованной. Объяснение такому несоответствию дают представления о диверсификации генерализованных особей как о первой стадии формирования флота специализированных форм водоемов: в процессе формирования различий между формами “сперва происходит расхождение по пропорциям черепа, а уже затем – по внешнему виду...”, со временем “...различия могут увеличиваться под действием отбора, способствующего все большему развитию у специализированной формы признаков, отличающих ее от генерализованной формы” [11, с. 408].

ВЫВОДЫ

1. Анализ изменчивости параметров, связанных с процессом захвата и удержания пищевых объектов, показывает, что выявленные в настоящем исследовании различия между элементарными фенонами генерализованных особей комплекса *B. intermedius* сопоставимы с соответствующими различиями между специализированными в отношении питания морфотипами усачей в оз. Тана.

2. В мономорфных популяциях озер Аваса и Лангано различия между фенонами достоверно коррелируют со средней длиной слагающих их особей. Это позволяет трактовать различия фенонов как отражение постепенных изменений рассматриваемых параметров вследствие смены спектра питания одних и тех же особей по мере их роста.

3. В полиморфной популяции оз. Тана зависимость уровня различий фенонов от размера слагающих их особей не обнаружена. Это дает основания утверждать, что диверсификация генерализо-

ванных усачей в оз. Тана – не постепенное изменение морфологии особи вследствие смены спектра питания, а результат микроэволюционных процессов, направленных на образование форм, которые занимают разные трофические ниши, обеспечивая более полное освоение трофических ресурсов водоема.

Исследование выполнено в рамках государственных заданий ИПЭЭ РАН (№ 0109-2018-0076 АААА-А18-118042490059-5) и ИБВВ РАН (№ АААА-А18-118012690222-4). Материал собран на средства Долгосрочного международного проекта РАН “Совместная российско-эфиопская биологическая экспедиция”. Автор искренне благодарен участникам экспедиции, принимавшим участие в сборе материала: М.В. Мине, Ю.Ю. Дгебуадзе, А.С. Голубцову и А.А. Даркову. Особая благодарность М.В. Мине, Ф.Н. Шкилю (ИБР РАН), А.В. Кожаре (ИБВВ РАН) и Ю.Ю. Дгебуадзе (ИПЭЭ РАН) за ценные замечания по первым вариантам рукописи.

Автор подтверждает отсутствие конфликта интересов. В отношении объектов исследования соблюдались применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Banister K.E.* A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa. Pt. II // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.* 1973. V. 26. P. 1–148.
2. *Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., van den Boogaart J.G.M.* et al. The barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // *Environ. Biol. Fish.* 1994. V. 39. P. 1–21.
3. *Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J., Stet R.J.M., Osse J.W.M.* Speciation of endemic Lake Tana barbs (Cyprinidae, Ethiopia) driven by trophic resource partitioning; a molecular and ecomorphological approach // *Aquat. Ecol.* 1998. V. 32. P. 217–227.
4. *Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J.* Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics // *Rev. Fish Biol. Fish.* 2001. V. 10. № 4. P. 393–437.
5. *Лёвин Б.А.* Структура локальных популяционных систем у рыб рода *Barbus* // Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах: Мат-лы II міжнар. Наук. Конф. Днепропетровск: Изд-во ДНУ, 2003. С. 53–55.
6. *Голубцов А.С.* “Пучки видов” рыб в реках и озерах: симпатрическая дивергенция в фаунистически обедненных рыбных сообществах как особый модус эволюции // Актуальные проблемы современной ихтиологии. К 100-летию Г.В. Никольского. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. С. 96–123.
7. *Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu.* Morphometry of barbell of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // *Folia Zool.* 1996. V. 45. Suppl. 1. P. 109–116.
8. *Levin B.A., Casal-López M., Simonov E.* et al. Adaptive radiation of barbs of the genus *Labeobarbus* (Cyprinidae) in the East African river // *Freshwater Biol.* 2019. V. 64. Iss. 10. P. 1721–1736. <https://doi.org/10.1111/fwb.13364>
9. *Мироновский А.Н.* Крупные африканские усачи: векторы диверсификации особей генерализованной формы как основа морфологического разнообразия комплекса *Barbus intermedius* в оз. Тана, Эфиопия // *Вопр. ихтиологии.* 2020. Т. 60. № 3. С. 283–294. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030121>
10. *Mina M.V., Shkil F.N., Dzerzhinskii K.F.* et al. Morphological diversity and age dependent transformations in progeny of the large barbs (*Barbus intermedius complex sensu Banister*) of several morphotypes from Lake Tana (Ethiopia). Results of a longtime experiment // *J. Ichthyology.* 2012. V. 52. № 11. P. 821–837. <https://doi.org/10.1134/S0032945212110070>
11. *Мина М.В., Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю.* Полиморфизм по пропорциям черепа у крупных африканских усачей *Barbus intermedius sensu Banister, 1973* (Cyprinidae) из озер Аваса и Лангано (Рифтовая долина, Эфиопия) // *Вопр. ихтиологии.* 2016. Т. 56. № 4. С. 403–409. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040081>
12. *Животовский Л.А.* Интеграция полигенных систем в популяциях: проблемы анализа комплекса признаков. М.: Наука, 1984. 183 с.
13. *Мироновский А.Н.* Место генерализованной формы в структуре фенетического разнообразия крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*. Метод корреляционных плеяд // *Вопр. ихтиологии.* 2017. Т. 57. № 4. С. 393–404. <https://doi.org/10.7868/S0042875217040105>
14. *Никольский Г.В.* Экология рыб. М.: Высшая школа, 1961. С. 336.

ЦИАНОБАКТЕРИИ КАК ИСТОЧНИК ПИТАНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ: РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛЬНОГО ЭКСПЕРИМЕНТА

© 2021 г. Н. А. Березина^а, *, А. В. Тиунов^б, С. М. Цуриков^б, С. А. Курбатова^с,
Л. Г. Корнева^с, О. С. Макарова^с, С. Н. Быкова^с

^аЗоологический институт РАН, Россия 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

^бИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Россия 119071 Москва, Ленинский просп., 33

^сИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Россия 152742 Ярославская обл., п/о Борок

*e-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

Поступила в редакцию 12.08.2020 г.

После доработки 15.10.2020 г.

Принята к публикации 21.10.2020 г.

Массовое развитие цианобактерий в водоемах считается одной из глобальных экологических проблем. До сих пор роль этих прокариот в трофической сети водоемов не ясна. Нами было выполнено экспериментальное исследование трофических связей беспозвоночных в период массового развития цианобактерий *Aphanizomenon flos-aquae*. Ключевые звенья трофической сети: планктон, микроперифитон, детрит и бентосные беспозвоночные, были собраны для изотопного анализа углерода ($\delta^{15}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) после 20-суточного экспонирования мезоэкосистем, имитирующих условия прибрежного биотопа Рыбинского водохранилища при отсутствии цианобактерий (вариант I) и их высоким обилием (вариант II). Выявлены статистически значимые различия величин $\delta^{15}\text{N}$ ракообразных Cladocera, Copepoda, *Asellus aquaticus* и *Gmelinoides fasciatus* и личинок поденок между вариантами: в присутствии цианобактерий эти величины были на 1–4 ‰ ниже, чем при их отсутствии. Индуцированные цианобактериями сдвиги в величине $\delta^{15}\text{N}$ консументов свидетельствуют об ассимиляции диазотрофного азота и включении питательных веществ цианобактерий в пищевые цепи.

Ключевые слова: изотопный анализ, азот, углерод, цианобактерии, зоопланктон, зообентос, Верхняя Волга

DOI: 10.31857/S0367059721030033

Цианобактерии и микроводоросли, будучи основными первичными продуцентами органического вещества в водных экосистемах, являются базовым звеном в пищевых цепях самых различных консументов – от простейших до высших звеньев. Известно, что цианобактерии при летнем дефиците азота в водоеме способны фиксировать атмосферный азот (N_2) и таким образом создавать богатый азотом трофический ресурс, повышая продуктивность экосистемы. Цианобактерии содержат большое количество пигментов, липидов, белков, витаминов и минералов [1]. Вместе с тем цианобактерии рассматривают как нежелательный компонент водных экосистем из-за возможного токсического действия выделяемых ими вторичных метаболитов на жизнедеятельность других организмов [2].

Долгое время считалось, что цианобактерии представляют низкую пищевую ценность для зоопланктона и зообентоса и не потребляют их

[3]. Позже было показано [4, 5], что некоторые виды планктонных рачков и донных моллюсков потребляют цианобактерии. До сих пор вопрос о возможном питании беспозвоночных цианобактериями остается спорным.

В последние два десятилетия доля цианобактерий возросла во многих водохранилищах и водоемах бассейна р. Волги, и в частности в Рыбинском водохранилище [6], но роль разных видов цианобактерий в трофической сети остается неясной. Целью настоящей работы стало экспериментальное исследование трофических связей массовых видов беспозвоночных в прибрежном сообществе Рыбинского водохранилища и, в частности, оценка значимости массового вида цианобактерий *Aphanizomenon flos-aquae* в качестве пищевого источника для различных консументов. Поскольку бактерии этого вида фиксируют атмосферный азот, соотношение изотопов азота $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ (величина $\delta^{15}\text{N}$) у них ближе к атмо-

Таблица 1. Физико-химические характеристики и биомассы водных организмов в двух вариантах эксперимента

Показатель	Вариант	
	I	II
pH	8.51 ± 0.20	8.59 ± 0.11
O ₂ , мг/л	7.34 ± 0.47	7.57 ± 0.36
Na ⁺ , мг/л	5.0 ± 0.3	5.2 ± 0.1
K ⁺ , мг/л	2.3 ± 0.1	2.3 ± 0.1
N _{tot} , мг/л	1.03 ± 0.14	1.01 ± 0.1
N-NO ₃ , мкг/л	7.6 ± 2.6	6.8 ± 1.9
P _{tot} , мкг/л	54.4 ± 2.6	58.8 ± 3.2
P-PO ₄ ³⁻ , мкг/л	30.3 ± 1.4	33.8 ± 1.6
Фитопланктон, мг/л	0.22 ± 0.06	1.38 ± 0.31*
Зоопланктон, мг/л	4.06 ± 0.87	6.75 ± 1.8*
Перифитон, мг/дм ²	18.30 ± 5.90	17.50 ± 4.40

Примечание. Приведены средние и их стандартные ошибки при числе измерений $n = 3$; * – значимые различия между вариантами по критерию Манна-Уитни при $p < 0.05$.

сферному значению 0‰, чем величины $\delta^{15}\text{N}$ у видов, которые не способны фиксировать N_2 [7]. По данным [8], величины $\delta^{15}\text{N}$ у *A. flos-aquae* варьировали от -1 до -2 ‰, что во время массового развития цианобактерий приводило к снижению содержания ^{15}N в теле питающихся ими беспозвоночных.

Основываясь на этих данных, мы сочли возможным использовать особенности изотопного состава диазотрофных цианобактерий для оценки их участия в трофических сетях. Соотношение изотопов углерода и азота в тканях гидробионтов является интегральной характеристикой состава их пищи и отражает итог потребления ими тех или иных трофических ресурсов. Мы предполагали, что при массовом развитии *A. flos-aquae* величина $\delta^{15}\text{N}$ в тканях беспозвоночных-консументов из Рыбинского водохранилища должна снижаться. Для проверки этой гипотезы методом анализа изотопного состава углерода и азота в тканях были исследованы трофические связи планктонных и бентосных беспозвоночных и их пищевых ресурсов (фитопланктона, перифитона и детрита) в искусственно созданных экосистемах (мезокосмах) двух типов – с присутствием и отсутствием *A. flos-aquae*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Описание эксперимента. Исследование проводили на базе стационара экспериментальных работ ИБВВ РАН (п. Борок). Мезокосмы создавали в пла-

стиковых рыбоводных лотках (100 × 100 × 40 см), установленных в бетонный бассейн с водой. Лотки заполняли фильтрованной через сито с ячейей 63 мкм природной водой и в них имитировали летние условия мелководной зоны Рыбинского водохранилища (р. Волга): вариант I – без цианобактерий, вариант II – с добавлением массы цианобактерий. Каждый из двух вариантов мезокосмов был создан в трех идентичных повторах. Лотки изолировали сеткой от попадания животных из воздуха и бассейна. Характеристики мезокосмов приведены в табл. 1.

Природный фитопланктон попадал в вариант I вместе с добавленной речной водой. В мезокосмы варианта II были дополнительно внесены цианобактерии, которые на момент проведения эксперимента вызывали “цветение” воды в Рыбинском водохранилище (58°02′ с.ш., 38°14′ в.д.). Планктонную сетью с размером ячеек 63 мкм 200 л воды концентрировали до объема 1 л и вносили в мезокосмы варианта II. Фитопланктон в мезокосмах варианта I состоял главным образом из зеленых водорослей *Tetrasporidium* sp., *Closterium moniliferum* и *Oocystis solitaria*, на долю которых приходилось до 93% общей биомассы, а в варианте II 90% биомассы фитопланктона составляли цианобактерии *A. flos-aquae*.

В обоих вариантах в микроперифитоне по биомассе доминировали зеленые водоросли *Protoderma viride* и *Coleochaete scutata*, реже встречались виды родов *Stigeoclonium* и *Spirogyra*. В микроперифитоне мезокосмов варианта II отмечены цианобактерии *Aphanizomenon* sp.

Рачковый планктон собирали в искусственных прудах и равномерно распределяли по опытному лоткам, формируя зоопланктонное сообщество начальной численностью 150 экз/л (Cladocera : Copepoda ~ 1 : 1). По массе доминировал крупный рачок-фильтратор *Daphnia longispina*.

Бентосных беспозвоночных из водохранилища вносили в каждый лоток в равном количестве, соответствующем природной плотности. Среди них были двустворчатые *Unio pictorum* (длина раковины 70–89 мм, 13 экз/м²) и брюхоногие *Lymnaea stagnalis* (17–21 мм, 10 экз/м²) моллюски, поденки *Cloen dipterum* (длина тела 5–6 мм, 20 экз/м²), изоподы *Asellus aquaticus* (5–7 мм, 40 экз/м²) и амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (7–12 мм, 50 экз/м²). В лотки добавляли чистые камни в качестве субстрата для микроперифитона.

Мезокосмы экспонировали 20 дней – с 19.07.2018 г. по 08.08.2018 г.

Отбор проб. По окончании эксперимента все звенья трофической сети: сестон (фитопланктон и взвешенные органические частицы), микроперифитон, детрит (осажденный сестон), зоопланктон и бентосные беспозвоночные – были

собраны для анализа стабильных изотопов азота и углерода. Для оценки размерных характеристик и интенсивности роста дафний в обоих вариантах их отлавливали на 0, 5, 10, 15 и 20-е сутки.

Сестон отбирали из каждого лотка батометром в поверхностном слое воды в утренние часы. Детрит собирали на дне в седиментационные ловушки, перифитон — с поверхности камней, смывая его чистой дистиллированной водой. Планктонных рачков отлавливали планктонной сетью с размером ячеек 63 мкм и в лаборатории их разделяли на фракции крупных (в основном дафнии *D. longispina*) и мелких (в основном копеподы *Cyclops* sp.) организмов. Сестон, перифитон, детрит и зоопланктон осаждали на фильтры Whatman GF.

Макробеспозвоночных отлавливали сачком и тщательно промывали дистиллированной водой от эпибионтов и грязи. В течение 4 ч их содержали в чистой воде, чтобы обеспечить эвакуацию кишечника перед анализом. Ткани мускула ноги использовали для анализа изотопного состава у моллюсков и тело целиком — у остальных беспозвоночных. В случае мелких организмов (ракообразные, поденки) в каждой пробе для анализа были совмещены несколько особей одного вида беспозвоночных.

Изотопный анализ углерода и азота. Все образцы (по 4–12 проб для каждого источника) были высушены в термостате при температуре 55°C до постоянной массы. Используя весы Mettler Toledo MX5 (точность ±1 мкг), были сделаны навески тканей по 200–400 мкг для животных и 1000–1200 мкг для растений и детрита. Навески помещали в оловянные капсулы.

Определение изотопного состава проводили в Центре коллективного пользования ИПЭЭ РАН (г. Москва) на комплексе, состоящем из изотопного масс-спектрометра Thermo Delta V Plus (Thermo Scientific, USA) и элементарного анализатора (Thermo Flash EA 1112).

Изотопный состав азота и углерода выражали в тысячных долях отклонения от международного стандарта (δX , ‰): $\delta X_{\text{образец}} = [(R_{\text{образец}} - R_{\text{стандарт}}) / R_{\text{стандарт}}] \times 1000$, где X — углерод (C) или азот (N), R — атомное отношение тяжелого и легкого изотопа C или N в анализируемом образце и стандарте. Для азота стандартом служит N_2 атмосферного воздуха, для углерода — “венский” эквивалент белемнита PeeDee формации (VPDB).

Величины $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$ представлены в виде арифметических средних со стандартными ошибками. Сравнение средних величин между вариантами эксперимента проводили с помощью непараметрического U-критерия Манна-Уитни с использованием статистического пакета “Statistica 8.0”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Величины $\delta^{13}C$ планктона и бентоса в мезокосмах вариантов I и II варьировали в пределах от –30.9 до –23.8 и от –31.4 до –23.7‰ соответственно. В обоих вариантах наибольшие величины $\delta^{13}C$ получены для брюхоногих моллюсков *L. stagnalis* (рис. 1), а наименьшие — для двусторчатых моллюсков *U. pictorum*. Последние были более близки к величинам $\delta^{13}C$ детрита: –30.4 (I) и –30.9‰ (II). Величины $\delta^{13}C$ у этих моллюсков были статистически значимо ниже, чем у ракообразных и личинок поденок ($p < 0.001$). Различия в величинах $\delta^{13}C$ между брюхоногими моллюсками и другими консументами (кроме бентосных рачков *G. fasciatus*) были статистически значимыми ($p < 0.05$).

Между вариантами I и II были выявлены статистически значимые различия в величинах $\delta^{13}C$ сестона, состоящего из планктона (I — зеленые водоросли или II — цианобактерии) и органического вещества в виде частиц (см. рис. 1, табл. 2). Различия в средних значениях $\delta^{13}C$ консументов между вариантами статистически не подтверждались, но в присутствии цианобактерий у всех они были немного ниже, чем в варианте I.

Величины $\delta^{15}N$ в варианте I варьировали в пределах от 2.1 до 9.6‰. Средняя величина $\delta^{15}N$ сестона составила 2.81 ± 0.03 ‰. Величины $\delta^{15}N$ у моллюсков *U. pictorum* (9.43 ± 0.11 ‰) были статистически значимо выше, чем у всех остальных консументов ($p < 0.001$). Различия в величинах $\delta^{15}N$ не выявлены между рачками *A. aquaticus* (7.79 ± 0.49 ‰) и Cyclopoida (6.94 ± 0.21 ‰), *D. longispina* (5.16 ± 0.21 ‰) и *G. fasciatus* (5.82 ± 0.15 ‰), а также между личинками поденок *Cloen dipterum* (4.17 ± 0.27 ‰) и брюхоногих моллюсков *L. stagnalis* (3.62 ± 0.30 ‰).

В варианте II величины $\delta^{15}N$ были распределены существенно иным образом. Величина $\delta^{15}N$ фитопланктона, представленного преимущественно цианобактериями, составила -2.08 ± 0.15 ‰. Изотопный состав азота детрита, а также тканей моллюсков *U. pictorum* и *L. stagnalis* незначительно изменился по сравнению с вариантом I ($p > 0.05$). У всех остальных консументов, а также у микроперифитона величины $\delta^{15}N$ снизились, одновременно уменьшились и различия величины $\delta^{15}N$ консументов (см. рис. 1, табл. 2).

Рост кладоцер *D. longispina* в мезокосмах варианта II шел активнее, чем в варианте I. Так, в варианте II средний размер этих рачков был 1.35 мм на 10-е сутки эксперимента, а в варианте I даже на 15-е сутки размер дафний не превышал 1.32 мм. В среднем в варианте II биомасса зоопланктона (5 измерений за весь период) была выше, чем в варианте I (см. табл. 1, $p < 0.05$).

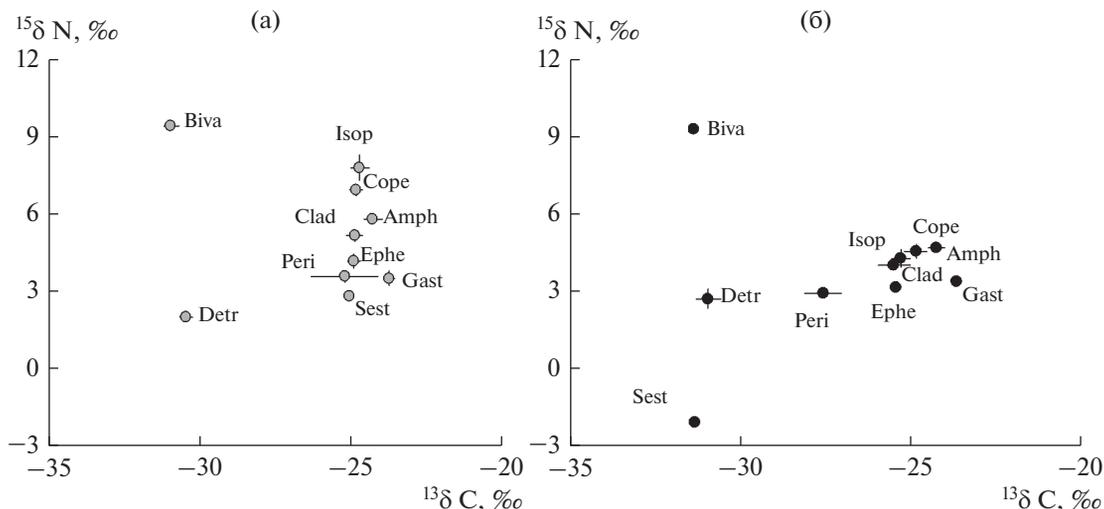


Рис. 1. Значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в мезокосмах вариантов I (а) и II (б).

Обозначения: Sest – сестон, Detr – детрит, Peri – микроперифитон, Clad – крупный зоопланктон (в основном дафнии *Daphnia longispina*), Cope – мелкий зоопланктон (веслоногие рачки), Ephe – личинки поденок *Cloen dipterum*, Gast – моллюски-гастроподы *Lymnaea stagnalis*, Amph – амфиподы *Gmelinoides fasciatus*, Isop – изоподы *Asellus aquaticus*, Biva – двусторчатые моллюски *Unio pictorum*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изотопный анализ первичных звеньев трофической сети показал, что азотфиксирующие цианобактерии значительно снизили значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ сестона: от -25.08 и 2.81‰ в варианте I до -31.35 и -2.08‰ в варианте II. Некоторое снижение $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ выявлено в варианте II и для перифитона ($\delta^{13}\text{C}$ от -25.2 до -27.6‰ ; $\delta^{15}\text{N}$ от 3.6 до 2.9‰), который, помимо зеленых водорослей, состоял из цианобактерий.

Соотношение изотопов первичных источников углерода варьировало в пределах, характерных для водорослей планктона и перифитона [9].

В обоих вариантах продуценты могли использовать не только углерод, растворенный в воде, но и атмосферный CO_2 ($\delta^{13}\text{C} = -8\text{‰}$), потребляя его в разном количестве, соответствующем их специфическим уровням фотосинтеза и роста [10]. Различия в видовом составе, скорости роста продуцентов и уровне потребления ими CO_2 обусловили разницу в величинах $\delta^{13}\text{C}$ сестона между вариантами.

Статистически значимые различия в величинах $\delta^{15}\text{N}$ между одними и теми же компонентами пищевой сети в вариантах I и II были обнаружены для сестона, микроперифитона, личинок поденок, планктонных (Cladocera, Copepoda) и бентосных ракообразных: они были на 1–4‰ ниже в

Таблица 2. Средние величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ источников и консументов и результаты анализа различий между вариантами I и II по критерию Манна-Уитни (средние со значимыми различиями выделены полужирным шрифтом)

Группа	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
	I	II	<i>p</i>	I	II	<i>p</i>
Сестон	-25.1 ± 0.1	-31.4 ± 0.1	<0.001	2.8 ± 0.0	-2.1 ± 0.1	<0.001
Перифитон	-25.2 ± 1.1	-27.6 ± 0.6	>0.05	3.6 ± 0.2	2.9 ± 0.2	0.04
Детрит	-30.4 ± 0.2	-30.9 ± 0.4	>0.05	2.0 ± 0.1	2.7 ± 0.4	>0.05
Copepoda	-24.9 ± 0.2	-24.9 ± 0.3	>0.05	6.9 ± 0.2	4.6 ± 0.3	<0.001
Cladocera	-24.9 ± 0.3	-25.5 ± 0.5	>0.05	5.2 ± 0.2	4.0 ± 0.1	0.02
Amphipoda	-24.3 ± 0.3	-24.3 ± 0.2	>0.05	5.8 ± 0.1	4.7 ± 0.2	<0.001
Isopoda	-24.7 ± 0.3	-25.3 ± 0.3	>0.05	7.8 ± 0.5	4.2 ± 0.4	0.001
Ephemeroptera	-24.9 ± 0.2	-25.4 ± 0.1	>0.05	4.2 ± 0.3	3.2 ± 0.2	0.02
Gastropoda	-23.8 ± 0.2	-23.7 ± 0.1	>0.05	3.5 ± 0.3	3.4 ± 0.2	>0.05
Bivalvia	-30.9 ± 0.3	-31.4 ± 0.1	>0.05	9.4 ± 0.1	9.3 ± 0.1	>0.05

мезокосмах варианта II, чем варианта I. Доминирующие в планктоне дафнии и веслоногие ракообразные, в основном растительноядные, потребляли зеленые водоросли фитопланктона в варианте I. О включения азота цианобактерий в цепи этих планктонных консументов в варианте II свидетельствуют значительно сниженные величины $\delta^{15}\text{N}$ (см. табл. 2).

В варианте без влияния цианобактерий величины $\delta^{15}\text{N}$ консументов статистически значимо снижались от изопод *A. aquaticus* и Cyclopoida к *D. longispina* и *G. fasciatus* и далее к личинкам поденок *C. dipterum* и брюхоногим моллюскам *L. stagnalis*. Вероятно, узкоспециализированных растительноядных поденок *C. dipterum* и брюхоногих моллюсков *L. stagnalis*, у которых выявлены минимальные величины $\delta^{15}\text{N}$, можно считать первичными (или базовыми) консументами, а их значения $\delta^{15}\text{N}$ характеризуют границу перехода с первого на второй трофический уровень.

Различия в средних значениях $\delta^{15}\text{N}$ между детритоядными рачками *G. fasciatus* и детритом составляли 3.8 ‰. Сходные величины трофического фракционирования $\Delta^{15}\text{N}$ получены и для бентосных рачков *A. aquaticus* и микроперифитона (4.2 ‰), а также рачков зоопланктона и сестона/фитопланктона (2.4–4.1 ‰). Разница в изотопном составе углерода и азота между консументами и их потенциальными источниками пищи вполне ожидаема, поскольку при переходе на каждый последующий трофический уровень $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ увеличиваются. В работе [11] было принято, что эта величина колеблется от 0.1 до 1 ‰ для $\Delta^{13}\text{C}$ и от 3 до 4 ‰ для $\Delta^{15}\text{N}$. В целом полученные нами величины трофического фактора согласуются с общепринятыми значениями [11]. Однако для водных беспозвоночных, которые относятся к детритоядным и всеядным консументам, т.е. используют в рационе множество пищевых источников, величина трофического фракционирования $\Delta^{13}\text{C}$ или $\Delta^{15}\text{N}$ может существенно варьировать [12] и быть как выше, так и ниже общепринятых значений [11]. Например, в озере Байкал величина $\Delta^{15}\text{N}$ брюхоногих моллюсков по отношению к их пищевым объектам (планктонным водорослям) была ниже одного трофического уровня (3–4 ‰), варьируя от 1.1 до 2.3 ‰, что подтверждает смешанный характер питания этих моллюсков и ассимиляцию ими среди прочих и азотфиксирующих бактерий [5].

Полученные нами относительно высокие величины $\delta^{15}\text{N}$ (9.3–9.4 ‰) *U. pictorum* в целом согласуются с величинами $\delta^{15}\text{N}$ двустворчатых моллюсков — 8.6–10.2 ‰ [13], и в частности для *U. pictorum* (около 8 ‰) в эстуарии р. Невы [14]. Известно, что виды рода *Unio* питаются разнообразно, предпочитая детрит (мелкие растения и органические частицы сестона) и водоросли из

перифитона [15]. При этом величины $\Delta^{15}\text{N}$ между *U. pictorum* и их потенциальными источниками (сестоном и детритом) намного превышали известные величины [11], что может быть связано с их относительно крупными размерами и низким уровнем обмена по сравнению с остальными изученными консументами.

Хотя часть продукции сестона в мезокосмах варианта II поступала в детрит благодаря фильтрации крупными моллюсками *U. pictorum*, за время эксперимента (20 дней) моллюски не успевали поменять изотопный состав так, чтобы он соответствовал “пище”, представленной в мезокосмах. Поэтому различия в величинах $\delta^{15}\text{N}$ двустворчатых и брюхоногих моллюсков между вариантами эксперимента были малы и статистически не подтверждались. В работе [16] индуцированные цианобактериями сдвиги в величинах $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ были четко отслежены в зоопланктоне (*Leptodora*), а моллюски, как и в нашем случае, показали слабые реакции.

Изотопный состав углерода и азота исследованных консументов отражает не только разницу в их питании. Он формируется и под влиянием других факторов, включая временную задержку оборота изотопов между пищей и потребителем [11]. Согласно линейной модели [17], время достижения “изотопного равновесия” с пищей для конкретного вида можно прогнозировать с учетом размеров организма, используя уравнение: L_p (период полувыведения элемента, сут) = $0.23 L_p$ (масса тела, г) + 3.25. Исходя из данной модели и размера тела изученных бентосных ракообразных и личинок поденок, период полувыведения элементов из их тканей можно оценить в 10–12 сут. Этот период был коротким и для планктонных рачков в отличие от таких крупных и долгоживущих консументов, как двустворчатые и брюхоногие моллюски. Последние характеризовались длительным периодом оборота элементов (время полувыведения порядка 30–50 сут). Видимо, поэтому в нашем коротком эксперименте не выявлены связи между изотопным составом источников пищи и моллюсками, которые сохранили исходный изотопный состав.

В целом влияние цианобактерий на значения $\delta^{15}\text{N}$ у консументов может быть результатом прямого потребления ими цианобактерий. В ряде исследований [4, 18] показано, что некоторые планктонные рачки активно питаются цианобактериями. Более активный рост дафний в мезокосмах варианта II, чем варианта I, указывает на наличие благоприятных трофических условий в присутствии цианобактерий. В ряде исследований (например, в оз. Эрио, [19]) были обнаружены значимые положительные связи между концентрацией цианобактерий и биомассой расти-

тельнойных таксонов зоопланктона (в том числе *Daphnia* spp.).

Поступление азота цианобактерий в трофическую сеть происходит не только через их прямое потребление, но и через утилизацию другими продуцентами доступного азота, выходящего из отмирающих бактериальных клеток, или вторичного потребления фиксированного азота через микробные пищевые сети [20]. Важную роль при этом играют гетеротрофные микроорганизмы и так называемая “микробная петля”, что показано в ряде работ по динамике пищевых цепей в различных водоемах [21, 22].

Возможное не прямое потребление углерода цианобактерий беспозвоночными подтверждается лишь небольшой разницей величин $\delta^{13}\text{C}$ у консументов между вариантами эксперимента, несмотря на статистически значимую разницу величин $\delta^{13}\text{C}$ sestona между вариантами (см. табл. 2). Вопрос о переносе углерода цианобактерий в пищевой цепи требует дальнейших исследований. Можно предположить, что ассимилированный цианобактериями углерод в большой степени теряется в быстрых циклах микробной петли, не доходя до беспозвоночных. Кроме того, у моллюсков и амфипод основная доля углерода (но не азота) накапливается в экзоскелетах (хитине, арагоните, кальците), оборот этого элемента в которых еще медленнее, чем в мягких тканях.

Проведенный анализ выявил тесные трофические связи между беспозвоночными Рыбинского водохранилища и цианобактериями *A. flos-aquae*. Индуцированные *A. flos-aquae* сдвиги в величинах $\delta^{15}\text{N}$ консументов свидетельствует об ассимиляции ими диазотрофного азота и включении питательных веществ цианобактерий в пищевые цепи. Особенно четко это показано на примере короткоцикловых беспозвоночных (ракообразных и личинок насекомых) с относительно быстрым оборотом элементов в тканях.

Несмотря на то, что ранее указывалось на ряд отрицательных последствий массового развития цианобактерий для некоторых беспозвоночных Рыбинского водохранилища [6, 23], наше исследование характеризует их как ценный пищевой ресурс, который может эффективно использоваться разными консументами. В дальнейшем было бы актуально проследить перемещение питательных веществ от цианобактерий внутри трофической сети водохранилища к ее более высоким звеньям (рыбам) и, в частности, оценить роль питательных веществ цианобактерий в формировании рыбопродуктивности этой экосистемы.

Работа выполнена в рамках госбюджетных тем Министерства науки и высшего образования Российской Федерации: АААА-А19-11902066900091-0 (Н.А. Березина), АААА-А18-118042490059-5 (А.В. Тиунов, С.М. Цуриков), АААА-А18-118012690101-2

(С.А. Курбатова, С.Н. Быкова), АААА-А18-118012690096-1 (Л.Г. Корнева, О.С. Макарова). Авторы благодарят И.Ю. Ершова за помощь в проведении эксперимента, В.Б. Вербицкого и А.Н. Шарова (ИБВВ РАН) – за ценные советы и обсуждение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Kay R.A., Barton L.L. Microalgae as food and supplement // Crit. Rev. Food Sci. Nutr. 1991. V. 30. P. 555–573.
<https://doi.org/10.1080/10408399109527556>
2. DeMott W.R., Zhang Q.X., Carmichael W.W. Effects of toxic cyanobacteria and purified toxins on the survival and feeding of a copepod and three species of *Daphnia* // Limnol. Oceanogr. 1991. V. 36. P. 1346–1357.
<https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.7.1346>
3. Schmidt K., Jonasdottir S. Nutritional quality of two cyanobacteria: How rich is “poor” food? // Marine Ecology Progress Ser. 1997. V. 151. P. 1–10.
<https://doi.org/10.3354/meps151001>
4. Mohamed Z.A., Bakr A.A., Ghramh H.A. Grazing of the copepod *Cyclops vicinus* on toxic *Microcystis aeruginosa*: potential for controlling cyanobacterial blooms and transfer of toxins // Oceanol. Hydrobiol. Stud. 2018. V. 47. № 3. P. 296–302.
<https://doi.org/10.1515/ohs-2018-0028>
5. Sitnikova T., Kiyashko S.I., Maximova N. et al. Resource partitioning in endemic species of Baikal gastropods indicated by gut contents, stable isotopes and radular morphology // Hydrobiologia. 2012. V. 682. P. 75–90.
<https://doi.org/10.1007/s10750-011-0685-5>
6. Korneva L.G., Lazareva V.I., Mineeva N.M. et al. The state and dynamics of biological communities in the Rybinsk Reservoir under climate changes // J. Sib. Fed. Univ. Biol. 2019. V. 12. № 2. P. 160–179.
<https://doi.org/10.17516/1997-1389-0037>
7. Mayer B., Wassenaar L.I. Isotopic characterization of nitrate sources and transformations in Lake Winnipeg and its contributing rivers, Manitoba, Canada // J. Great Lakes Res. 2012. V. 38. P. 135–146.
<https://doi.org/10.1016/j.jglr.2012.02.004>
8. Karlson A.M.L., Duberg J., Motwani N.H. et al. Nitrogen fixation by cyanobacteria stimulates production in Baltic food webs // AMBIO. 2015. V. 44. Suppl. 3. P. 413–426.
<https://doi.org/10.1007/s13280-015-0660-x>
9. Kiyashko S.I., Richard P., Chandler T. et al. Stable carbon isotope ratios differentiate autotrophs supporting animal diversity in Lake Baikal // Comptes rendus de L'Academy des Science. Paris. Sciences de la Vie. 1998. V. 321. P. 509–516.
10. Finlay J.C., Kendall C. Stable Isotope tracing of temporal and spatial variability in organic matter sources to freshwater ecosystems // Stable isotopes in ecology and environmental science/ Michener R., Lajtha K. Eds. Oxford: Blackwell Publishing Ltd., 2007. P. 283–333.
11. Post D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods and assumptions // Ecology. 2002. V. 83. P. 703–718.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0703:USITET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2)

12. *Dionne K., Dufresne F., Nozais C.* Variation in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ trophic enrichment factors among *Hyaletta azteca* amphipods from different lakes // *Hydrobiologia*. 2016. V. 781. P. 217–230. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2846-z>
13. *Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е.* и др. Трофические отношения и бенто-пелагические связи на западнокамчатском шельфе по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов ^{13}C и ^{15}N // *Известия ТИНРО*. 2013. Т. 175. С. 3–25.
14. *Berezina N., Razinkovas-Bazjukas A., Tiunov A.* Non-indigenous amphipods and mysids in coastal food webs of eastern Baltic Sea estuaries // *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 2017. V. 97. № 3. P. 581–590. <https://doi.org/10.1017/S0025315416000643>
15. *Makhutova O.N., Protasov A.A., Gladyshev M.I.* et al. Feeding spectra of bivalve mollusks *Unio* and *Dreissena* from Kanevskoe Reservoir, Ukraine: are they food competitors or not? // *Zool. Stud.* 2013. V. 52. 56. <https://doi.org/10.1186/1810-522X-52-56>
16. *Lesutienė J., Bukaveckas P.A., Gasiūnaitė Z.R.* et al. Tracing the isotopic signal of a cyanobacteria bloom through the food web of a Baltic Sea coastal lagoon // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2014. V. 138. P. 47–56. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.12.017>
17. *Vander Zanden M.J., Clayton M.K., Moody E.K.* et al. Stable isotope turnover and half-life in animal tissues: A Literature Synthesis // *PLoS ONE*. 2015. V. 10. № 1. e0116182. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116182>
18. *Oberhaus L., Gelinas M., Pinel-Alloul B.* et al. Grazing of two toxic *Planktothrix* species by *Daphnia pulicaria*: potential for bloom control and transfer of microcystins // *J. Plankton Res.* 2007. V. 29. P. 827–838. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbm062>
19. *Briland R.D., Stone J.P., Manubolu M.* et al. Cyanobacterial blooms modify food web structure and interactions in western Lake Erie // *Harmful Algae*. 2020. V. 92. 101586. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.03.004>
20. *Motwani N.H., Duberg J., Svedén J.B.* et al. Grazing on cyanobacteria and transfer of diazotrophic nitrogen to zooplankton in the Baltic Sea // *Limnol. Oceanogr.* 2018. V. 63. P. 672–686. <https://doi.org/10.1002/lno.10659>
21. *Копылов А.И., Лазарева В.И., Пырина И.Л.* и др. Микробная петля в планктонной трофической сети крупного равнинного водохранилища // *Успехи современной биологии*. 2010. Т. 130. № 6. С. 544–556.
22. *Бульон В.В.* Структура и функция микробальной “петли” в планктоне озерных экосистем // *Биология внутренних вод*. 2002. № 2. С. 5–14.
23. *Verbitsky V.B., Kurbatova S.A., Berezina N.A.* et al. Responses of aquatic organisms to cyanobacteria and eelgrass in microcosms // *Doklady Biological Sciences*. 2019. V. 488. № 1. P. 136–140. <https://doi.org/10.1134/S0012496619050028>