

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 83, номер 5, 2022

---

---

(Воспроизводится в журнале “Current Contents”)

Фитопланктонные сообщества юго-восточной части Баренцева моря и юго-западной части Карского моря как индикаторы фитогеографического статуса регионов <i>П. Р. Макаревич, В. В. Ларионов, В. В. Водопьянова, Т. Г. Ишчулова</i>	323
Воздействие доминантов на видовое богатство растительных сообществ в контексте энергетической гипотезы <i>В. В. Акатов, Т. В. Акатова, Д. Ф. Афанасьев, Т. Г. Ескина, Н. М. Сазонев, Е. Г. Сушкова, С. Г. Чефранов</i>	336
Совместная динамика популяций брусники и черники в заповедных послепожарных сосняках: ретроспективный прогноз в рамках марковской модели <i>А. А. Маслов, Д. О. Логофет</i>	346
Что общего между экологией и ядерной физикой: модель случайной матрицы для распределения деревьев в насаждении по таксационным показателям <i>В. Г. Суховольский, Ю. Д. Иванова, О. В. Тарасова</i>	358
Общие закономерности влияния солености на энергетический баланс водных животных в гиперсолёной среде <i>Е. В. Ануфриева, Н. В. Шадрин</i>	369
Морфологическое разнообразие икосаэдрических вирусов <i>Ю. Л. Войтеховский</i>	380
Возможности метода мультифрактального анализа для оценки перемещения биологических объектов <i>Н. В. Зайцева, М. А. Землянова, А. М. Игнатова, О. Б. Наймарк, М. С. Степанков</i>	389

---

---

# Contents

---

---

Vol. 83, No. 5, 2022

---

---

(Indexed in “Current Contents”)

Phytoplankton communities in the southeastern Barents Sea and the southwestern Kara Sea as indicators of the phytogeographic status of these regions <i>P. R. Makarevich, V. V. Larionov, V. V. Vodopyanova, T. G. Ishkulova</i>	323
Effect of dominants on species richness of plant communities in the context of the energy hypothesis <i>V. V. Akatov, T. V. Akatova, D. F. Afanasyev, T. G. Eskina, N. M. Sazonets, E. G. Sushkova, S. G. Chefranov</i>	336
Joint dynamics of <i>Vaccinium vitis-idaea</i> and <i>V. myrtillus</i> populations in the protected post-fire pine forests: Retrospective prediction with a Markov model <i>A. A. Maslov, D. O. Logofet</i>	346
What is common between ecology and nuclear physics: A random matrix model for the distribution of trees in a stand by inventory data <i>V. G. Soukhovolsky, Yu. D. Ivanova, O. V. Tarasova</i>	358
General patterns of salinity influence on the energy balance of aquatic animals in hypersaline environment <i>E. V. Anufrieva, N. V. Shadrin</i>	369
Morphological diversity of the icosahedral viruses <i>Yu. L. Voytekhovskiy</i>	380
Potential of multifractal analysis for characterizing movements of biological objects <i>N. V. Zaitseva, M. A. Zemlyanova, A. M. Ignatova, O. B. Naimark, M. S. Stepankov</i>	389

---

---

УДК 574.583(268.45+268.58)

## ФИТОПЛАНКТОННЫЕ СООБЩЕСТВА ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ И ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ КАРСКОГО МОРЯ КАК ИНДИКАТОРЫ ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКОГО СТАТУСА РЕГИОНОВ

© 2022 г. П. Р. Макаревич<sup>1</sup>, В. В. Ларионов<sup>1</sup> \*, В. В. Водопьянова<sup>1</sup>, Т. Г. Ишкулова<sup>1</sup><sup>1</sup>Мурманский морской биологический институт РАН  
Владимирская, 17, Мурманск, 183010 Россия

\*E-mail: larionov@mmbi.info

Поступила в редакцию 24.05.2022 г.

После доработки 20.07.2022 г.

Принята к публикации 30.08.2022 г.

В конце августа—первой половине сентября 2020 г. в юго-восточной части Баренцева моря и юго-западной части Карского моря проведены комплексные исследования фитопланктона одновременно с определением гидролого-гидрохимических характеристик. Таксономический список микроводорослей, обнаруженных на изученной акватории, включал 35 представителей, идентифицированных до вида. Из них 14 (40%) были встречены в обоих водоемах. В Печорском море средняя численность фитопланктона в столбе воды варьировала от 10.65 до 41.84 тыс. кл./л, биомасса — от 71.04 до 300.55 мкг/л; в юго-западной части Карского моря значения этих показателей составляли 3.51–28.42 тыс. кл./л и 16.31–66.96 мкг/л соответственно. При этом оба сообщества находились на осенней стадии сезонной сукцессии, по биомассе в них преобладали формы аркто-бореального происхождения, преимущественно океанические, а в списке доминантов равные доли составляли крупноклеточные центрические диатомовые и динофлагеллаты. Виды, не достигавшие высоких величин обилия, отличались значительной мозаичностью пространственного распределения: они присутствовали на небольшом числе станций и не на всех горизонтах. Таким образом, результаты сравнительного анализа позволяют утверждать, что пелагические альгоценозы сравнимых районов, несмотря на различие гидрологических параметров, характеризовались значительной степенью сходства. Описанная ситуация в целом подтверждает гипотезу о флористическом единстве юго-восточной части Баренцева моря и юго-западной части карскоморской пелагиали.

DOI: 10.31857/S0044459622050050

Биогеографические исследования морского фитопланктона имеют более чем вековую историю, однако до настоящего времени в данном направлении гидробиологии отсутствует единая методологическая концепция. И хотя очевидным признается утверждение, что водные массы Мирового океана представляют собой единство среды и обитающей в ней биоты, зачастую каждая область в пределах границ морских водоемов рассматривается как отдельная структура с присущей только ей пелагической альгофлорой. Данный подход, именуемый “биотопическим” (Моисеев, 1986), предполагает выделение по сходству каких-либо абиотических характеристик относительно однородных участков акватории, считающихся на этом основании фитогеографическими районами.

Существует и прямо противоположный взгляд на проведение флористических исследований: аналогичные районы выявляются путем сопоставления всех имеющихся в литературе таксономических списков микроводорослей (Околотков,

2000; Ильяш, Житина, 2009). Он выглядит более адекватным поставленной задаче, но на самом деле имеет тот же главный недостаток, что и вышеописанный биотопический — искусственное разделение среды и биоты. В итоге общее высокое видовое разнообразие и обширные ареалы большинства организмов приводят к не вполне корректным результатам. Это ярко проявляется в попытках выделения биогеографических районов в Арктическом бассейне. Практически все сообщества фитопланктона, населяющие круговороты Гренландского, Норвежского, Баренцева морей и юго-западной части Карского моря, в значительной степени происходят от одного источника, а именно от крупномасштабной Субарктической циркуляции, расположенной в Северной Атлантике к югу от Гренландии (Виноградова, Грузов, 1990). Принос богатой космополитной флоры из Северной Атлантики в Арктику создает высокий уровень таксономического сходства. И тогда, основываясь только на видовом составе, можно

сделать парадоксальный вывод о том, что на всех перечисленных акваториях мы имеем дело с одним и тем же альгоценозом. Подобная точка зрения встречается в литературе (Guillard, Kilham, 1977; Heimdal, 1989); более того, существует даже концепция, рассматривающая весь Мировой океан как биотоп, а весь фитопланктон как сообщество (Williams et al., 1981) — правда, последний термин сами авторы отвергают, но суть от этого не меняется.

В сложившейся ситуации наиболее перспективным представляется сравнение альгофлоры близлежащих областей, географически принадлежащих к различным водоемам. Удачным примером таковых являются юго-восточная часть Баренцева моря (ЮВБМ) и юго-западная часть Карского моря (ЮЗКМ). Вопрос о единстве их биогеографического статуса уже рассматривался ранее (Druzhkov, Makarevich, 1999). Основания для такого предположения давали оба вышеописанных подхода: данные районы характеризуются высоким сходством гидрологического и ледового режимов, а также видовых списков микроводорослей (Grönlund et al., 1994, 1995, 1997; Матишов и др., 1996; Druzhkov et al., 1997). Важное значение имеет и низкая степень межгодовой изменчивости как абиотических параметров среды, так и биологических показателей (Loeng, 1989; Изменчивость ..., 2004; Ларионов, 2016; Суханова и др., 2017).

Однако, чтобы избежать указанных выше недостатков, при проведении такого сравнения должны быть соблюдены по крайней мере два условия. Во-первых, использование методических приемов наземной фитоценологии. В исследованиях материковых природных сообществ выделение таковых производится на основе сравнения не всего видового состава организмов, а групп доминантов, в первую очередь видов-эдификаторов, которыми практически всегда являются цветковые растения. В пелагических же экосистемах в роли таковых выступают именно представители доминирующих групп фитопланктона. Являясь основными первичными продуцентами органического вещества, они определяют общую продуктивность акватории, вызывают “цветение” морской воды, а также вследствие различного метаболизма оказывают влияние на большинство гидрохимических параметров. В конечном счете они оказываются средообразующим фактором для остальных компонентов биоценоза, формируя систему консортивных связей и в значительной мере всю структуру экосистемы (Хайлов и др., 2005).

Во-вторых, необходим правильный выбор сезона проведения исследований. Описанное таксономическое сходство арктических альгоценозов является характерной особенностью зимней

стадии развития с преобладанием представителей криофлоры и весенней стадии, когда максимум биомассы создается фактически одним набором видов диатомовых ледово-неритического комплекса (Макаревич, Дружкова, 2007). Поэтому для достоверного сравнения состава микроводорослей наблюдения должны выполняться в завершающую фазу годового сукцессионного цикла — в позднелетний и осенний сезоны (Wang et al., 2018).

Целью нашей работы являлась проверка возможного единства фитогеографического статуса двух географически разных акваторий (юго-восточная часть Баренцева моря и юго-западная часть Карского моря) на основе сравнительного анализа фитопланктонных сообществ данных районов в конце вегетационного периода.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Наблюдения проводились в юго-восточной части Баренцева моря и юго-западной части Карского моря (рис. 1) в конце августа—первой половине сентября 2020 г. в ходе рейса НИС “Дальние Зеленцы” (Рейсовый отчет..., 2021).

Температуру и соленость водных масс устанавливали с помощью STD-зонда SBE 19plus. Пробы воды на фитопланктон, а также содержание хлорофилла *a* и биогенных элементов отбирали из одних и тех же 10-литровых батометров Нискина комплекса ROSETTE HydroBios MWS-12 сразу после проведения гидрологического зондирования. Отбор был выполнен на шести станциях в Печорском море и восьми станциях в Карском море с поверхностного, промежуточного и придонного горизонтов.

Обработку полученного материала осуществляли по стандартным гидробиологическим методикам: пробы фитопланктона объемом 1–2 л концентрировали с помощью метода обратной фильтрации до конечного объема 4–5 мл и фиксировали 40%-ным раствором формальдегида (конечная концентрация составляла 2–4%) для последующего микроскопирования (Суханова, 1983). Таксономическую идентификацию организмов и подсчет клеток производили под световым микроскопом “Ампливаль” (при увеличении ×400) в счетной камере Нажотта объемом 0.05 мл по стандартной методической схеме (Федоров, 1979). Названия видов и систематических групп приведены согласно номенклатуре, принятой в электронных источниках: AlgaeBase (<https://www.algaebase.org/>), WoRMS (<http://www.marinespecies.org>). Биомассу вычисляли с помощью таблиц средних клеточных объемов микроводорослей (Makarevich et al., 1993).

Фильтрацию проб морской воды на содержание пигментов (объем 3–5 л) осуществляли в су-

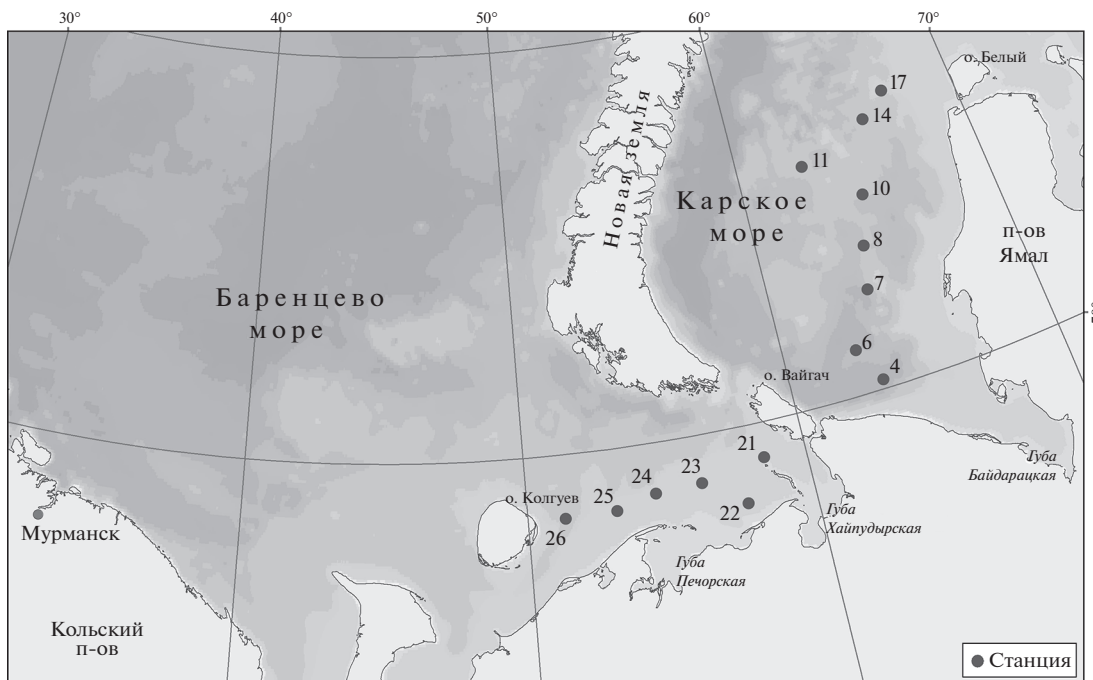


Рис. 1. Карта-схема района исследований и расположение станций отбора проб.

довой лаборатории на вакуумной фильтровальной установке (насос производства фирмы GAST, США). Использовали мембранные фильтры с диаметром рабочей поверхности 47 мм и размером пор 0.6 мкм. Концентрацию хлорофилла *a* определяли спектрофотометрическим методом (Вода, 2001). Изучение экстракта осуществляли на UV-Visible спектрофотометре Nicolett Evolution 500 (“Spectronic Unicam”, Великобритания).

Параллельно проводили гидрохимические исследования: осуществляли оценку содержания в воде растворенного кислорода и минеральных форм основных биогенных элементов. Концентрацию кислорода определяли методом Винклера, измерение нитритов, нитратов, фосфатов и силикатов выполняли на фотоколориметре ПЭ-5300ВИ. Неорганический растворенный фосфор ( $P-PO_4^{3-}$ ) определяли по методу Морфи-Райли, растворенный кремний ( $Si-SiO_2^{2-}$ ) – методом Королева, нитритный ( $N-NO_2^-$ ) и нитратный азот ( $N-NO_3^-$ ) – методом Бендшнайдера и Робинсона (Руководство..., 1993).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Гидролого-гидрохимические параметры*

Распределение основных гидрологических показателей в плоскости разрезов исследованных районов изображено на рис. 2 и 3. Юго-западная часть Карского моря характеризовалась четко вы-

раженным пикноклином, располагавшимся на глубине 10–15 м в устьевой области Байдаракской губы (станции 4 и 6) и на глубине 25–30 м на остальной акватории водоема. Общий размах колебаний температуры составлял от –1.51 до +11.39°C, солености – 29.08–34.38 psu; в верхнем перемешанном слое минимальные значения достигали +8.85°C, солености – 32.87 psu. На всех станциях, кроме 4-й и 6-й, обнаруживался слой воды с отрицательной температурой и несколько пониженной соленостью в интервале глубин от 35 до 60 м. Он образован собственно карскоморской водной массой, формирующейся в зимний период в результате конвективного перемешивания (Фомин, Петров, 1985; Зацепин и др., 2010). Ниже располагаются более теплые и соленые воды, скорее всего, баренцевоморского происхождения (Зацепин и др., 2010).

В Печорском море вследствие малых глубин распределение температуры и солености было практически однородным, а диапазон изменчивости их величин составлял 8.81–10.94°C и 27.52–31.56 psu соответственно. При этом минимальные значения температуры и максимальные – солености были зарегистрированы только в придонном горизонте на станции 21, расположенной на восточном краю разреза, где проявляется очень слабое влияние трансформированных атлантических вод (Бышев и др., 2003).

Характерной чертой распределения гидрохимических показателей в водах юго-западной части Карского моря было наличие значительного

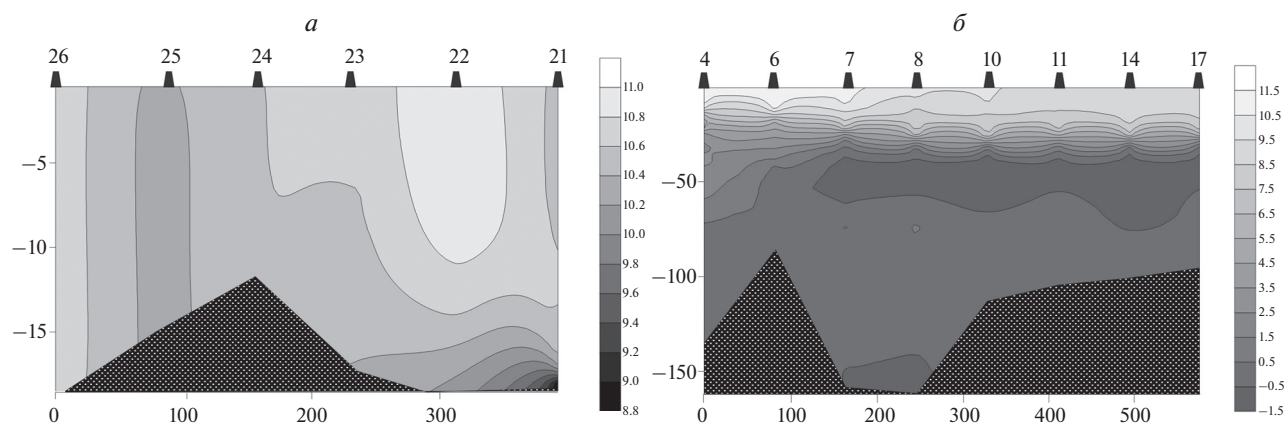


Рис. 2. Распределение температуры ( $^{\circ}\text{C}$ ) в плоскостях условных разрезов в исследованных районах Печорского моря (а) и юго-западной части Карского моря (б).

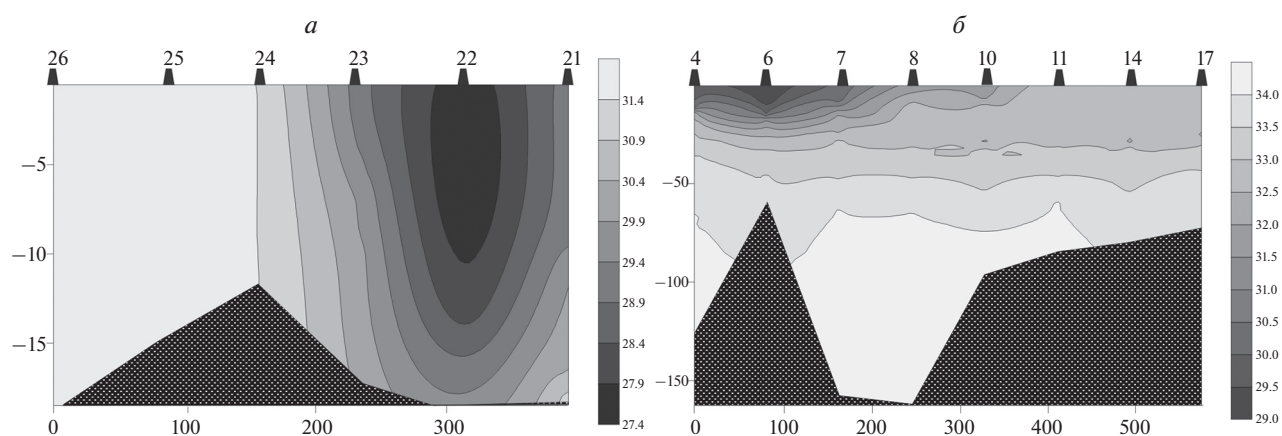


Рис. 3. Распределение солёности (psu) в плоскостях условных разрезов в исследованных районах Печорского моря (а) и юго-западной части Карского моря (б).

вертикального градиента величин с промежуточным минимумом в слое пикноклина и максимумом у дна (табл. 1). Концентрация кремния в поверхностном слое варьировала от 0.70 до 1.91 мкг-ат/л, его наибольшее содержание отмечалось на станции 8, самой глубоководной на данном участке. Остальные изученные биогенные элементы отличались низкими значениями в нулевом горизонте и падением их в слое скачка плотности до аналитического нуля, что может быть следствием только фотосинтетической активности автотрофной биоты. Нитратный азот был лимитирующим фактором для фитопланктона — при нулевом уровне нитратов имелся некоторый избыток фосфатов и силикатов, а соотношение N/Si в среднем не превышало 1.0. Минимальная величина последней характеристики (0.04) была зарегистрирована в поверхностном слое на станции 10 (при невысоком уровне силикатов: 0.89 мкг-ат/л).

Также в распределении биогенов на данном участке акватории выявлялась некоторая мозаичность: в нулевом горизонте на станциях 7 и 8 выделялась область низких концентраций одновременно и фосфатов, и нитратов, а на станции 6, напротив, их содержание было наибольшим. При этом соотношение Si/P на первых двух станциях в среднем составляло 51.8, а на последней — 9.5: такая ситуация четко свидетельствует о локализации на этих участках различных водных масс (Хмельницкая, 2011).

В Печорском море гидрохимические показатели характеризовались невысокими значениями и однородностью пространственного распределения (табл. 1).

Максимальные концентрации были выявлены на востоке района (станции 22, 23), в зоне распространения пресного стока. Наиболее значимые корреляционные зависимости обнаруживались в

**Таблица 1.** Величины концентраций биогенных элементов (мкг-ат/л) на исследованной акватории

Горизонт	P-PO <sub>4</sub>	N-NO <sub>2</sub>	N-NO <sub>3</sub>	Si-SiO <sub>2</sub>
Юго-западная часть Карского моря				
Поверхность	$0.09 \pm 0.03$ 0.02–0.30	$0.014 \pm 0.008$ 0–0.062	$0.17 \pm 0.09$ 0–0.72	$1.62 \pm 0.34$ 0.70–1.91
Дно	$0.70 \pm 0.14$ 0.20–1.29	$0.055 \pm 0.022$ 0–0.157	$6.23 \pm 1.66$ 0.85–15.45	$7.64 \pm 2.25$ 1.75–19.04
Печорское море				
Поверхность	$0.15 \pm 0.04$ 0.02–0.25	$0.015 \pm 0.007$ 0–0.040	$0.11 \pm 0.07$ 0–0.42	$3.84 \pm 1.03$ 0.65–6.85
Дно	$0.14 \pm 0.02$ 0.07–0.18	$0.005 \pm 0.003$ 0–0.013	$0.11 \pm 0.04$ 0–0.18	$3.76 \pm 0.85$ 1.73–6.41

парах “соленость–фосфаты” ( $r = -0.79$ ,  $R^2 = 0.62$ ) и “соленость–силикаты” ( $r = -0.71$ ,  $R^2 = 0.52$ ). Соотношение N/P в среднем невысокое (0.6), что указывает на дефицит по биогенным элементам (Ильин и др., 1985). На станциях 25 и 26 на поверхности и у дна были выявлены нулевые значения нитритов и нитратов при наиболее низком для горизонта содержании кремния (1.73 мкг-ат/л – дно, 0.65 мкг-ат/л – 0 м).

Концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое карскоморской акватории не превышала 0.45 мг/м<sup>3</sup> (среднее  $0.22 \pm 0.15$  мг/м<sup>3</sup>), в зоне пикноклина диапазон значений данного показателя составил от 0.15 до 0.41 мг/м<sup>3</sup>, при этом на некоторых станциях они оказались ниже чувствительности применяемого метода; в придонном горизонте аналогичная ситуация наблюдалась на большинстве станций (табл. 2). В Печорском море, в связи с малыми глубинами, наблюдалась почти полная однородность в распределении пигмента по всей водной толще. В поверхностном слое содержание хлорофилла *a* в среднем составляло  $0.92 \pm 0.29$  мг/м<sup>3</sup>, в слое скачка плотности –  $1.15 \pm 0.46$  мг/м<sup>3</sup>, в придонном горизонте –  $0.99 \pm 0.22$  мг/м<sup>3</sup>. Невысокое среднее содержание пигмента в фотическом слое (в ЮЗКМ –  $0.24 \pm 0.13$  мг/м<sup>3</sup>; в ЮВБМ –  $1.02 \pm 0.33$  мг/м<sup>3</sup>) и доля феофитина > 50% в обоих водоемах характеризуют позднелетнюю и осеннюю стадии сезонной сукцессии пелагических альгоценозов.

*Качественные и количественные показатели развития фитопланктона*

Полный таксономический список микроводорослей, обнаруженных на изученной акватории, приведен в табл. 3. В него включены 35 организмов, определенных до вида, а также не идентифицированные представители нескольких родов и крупных таксонов различного ранга. По система-

тическому положению 15 видов относятся к классу Bacillariophyceae, 16 – к классу Dinophyceae; остальные 4 – к классам Ebriophyceae (*Ebria tripartita*), Dictyochophyceae (*Octactis speculum*), Prasinophyceae (*Polyasterias problematica*), Pyramimonadophyceae (*Halosphaera viridis*). По фитогеографической принадлежности 10 видов имеют аркто-бореальное происхождение, 9 – бореальное, 16 – космополиты. В экологическом плане 21 вид характеризовался как неритический, 7 – океанические, 7 – панталассные.

Закономерный вопрос может вызвать отсутствие в данном списке кокколитофорид (мелких жгутиковых из класса Prymnesiophyceae). Эта группа в течение последних двадцати лет особенно привлекает внимание исследователей, поскольку регулярно образует мощные цветения в баренцевоморском бассейне в летний период, что обычно объясняется усилением притока атлантических вод (Сергеева и др., 2020; Паутова, 2021). Нами эти организмы обнаружены не были, скорее всего, по методическим причинам. При фиксации формалином кокколитофориды очень быстро теряют известковые пластинки, и их достоверная идентификация становится невозможной. Однако сами клетки не разрушаются, и потому учитываются с прочими жгутиковыми как “не идентифицированные флагелляты”. И здесь необходимо отметить, что данная группа ни в одном из водоемов ни на одной станции не составляла значимой доли в общей численности микроводорослей, а следовательно, кокколитофориды, по крайней мере в осенний сезон, не играют существенной роли в альгоценозах изучаемых районов. Этот факт вполне объясняется тем, что и в ЮЗКМ, и в ЮВБМ влияние атлантических вод крайне слабое (Никифоров и др., 2003; Зацепин и др., 2010), и даже за последние десятилетия не наблюдается ощутимых изменений ни в ледовом режиме, ни в гидрологической обстановке, ни в таксономическом составе фитопланктона (Пау-

**Таблица 2.** Значения концентраций хлорофилла *a* (мг/м<sup>3</sup>) на исследованной акватории

Номер станции	Поверхностный горизонт	Слой скачка	Придонный горизонт
Юго-западная часть Карского моря			
4	0.45	0.20	0.07
6	0.09	0.40	—*
7	0.08	—*	—*
8	0.28	0.21	—*
10	0.11	0.15	—*
11	0.11	—*	—*
14	—*	0.20	0.09
17	0.41	0.41	0.12
Печорское море			
21	1.48	0.99	1.04
22	0.66	0.64	0.58
23	0.79	1.10	1.01
24	1.33	0.95	1.03
25	0.60	2.02	1.05
26	0.81	1.22	0.68

**Примечание:** \* — значения ниже чувствительности метода.

това, 2003, 2021; Изменчивость ..., 2004; Суханова и др., 2011; Ларионов, 2016).

При этом сравнение двух участков района исследований выявило следующие особенности. Среди микроводорослей, встреченных на всей акватории (практически у каждого из них количественные показатели были очень близки в обеих рассматриваемых областях), обнаружено 5 видов диатомовых, 8 динофитовых и один представитель класса Ebridia (Ebridia tripartita). Аркто-бореальное происхождение имели 5 форм, бореальное — 1, космополитическое — 8. По экологической характеристике отмечено 9 неритических видов, 3 океанических, 2 панталассных.

В числе организмов, зарегистрированных только в юго-западной части Карского моря, равные доли (по 6 видов) составляли диатомеи и динофлагелляты, а также присутствовали представители остальных систематических групп: *Octactis speculum*, *Polyasterias problematica*, *Halosphaera viridis*. Фитогеографическая структура данного альгоценоза включала 4 аркто-бореальных вида, 3 бореальных и 8 космополитов; экологическая — 7 неритических форм и по 4 — океанических и панталассных. В Печорском море среди видов, обнаруженных только в этом водоеме, было 4 представителя диатомовых и 2 — динофитовых; 5 форм имели бореальное происхождение, 1 — аркто-бореальное; 5 видов относились к неритическим, 1 — к панталассным.

Описанные показатели свидетельствуют, что в целом сообщества пелагических микроводорослей изученной части арктического бассейна ха-

рактеризовались полным преобладанием представителей двух классов — Bacillariophyceae и Diporphyceae — примерно в равном соотношении. При этом были зарегистрированы организмы всех трех свойственных данному региону фитогеографических и трех основных экологических групп, за исключением пресноводных и достоверно идентифицированных форм микрофитобентоса. Наибольшую долю в альгоценозах составляли космополиты, которые, однако, отсутствовали среди видов, встреченных только в Печорском море. На всей исследованной акватории преобладали представители неритической альгофлоры, значительно меньшую роль играли панталассные и океанические формы (на печорском участке организмы последней группы вообще не отмечены). Все перечисленные особенности в целом можно считать типичными для арктических пелагических экосистем северных морей. Ни в таксономической, ни в фитогеографической, ни в экологической структурах не выявлено значимых различий между альгоценозами баренцевоморской и карскоморской пелагиали. Список видов, обнаруженных только в Печорском море, более беден, но это может быть обусловлено тем, что наблюдения проводились лишь в одном, довольно узком, прибрежном районе водоема (Ларионов, 2016).

Несколько иную картину мы видим при рассмотрении пространственного распределения доминирующих форм микроводорослей. Среди таких по численности выделяются в первую очередь мелкие не идентифицированные представители



**Таблица 3.** Общий таксономический список представителей фитопланктонных сообществ на исследованной акватории: на светло-сером фоне – виды, обнаруженные только в ЮЗКМ; на темно-сером – только в ЮВБМ

Таксон	
<b>Класс Bacillariophyceae</b>	<b>Класс Dinophyceae</b>
<i>Asteroplanus karianus</i> (Grun.) C. Gardner et R.M. Crawford, 1997	<i>Dinophysis arctica</i> Mereschk., 1879
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cl.) Hendey, 1937	<i>D. norvegica</i> Clap. et Lachm., 1859
<i>Chaetoceros borealis</i> Bailey, 1854	<i>Gonyaulax</i> sp.
<i>C. curvisetus</i> Cl., 1889	<i>Gyrodinium fusiforme</i> Kof. et Sw., 1921
<i>C. decipiens</i> Cl., 1873	<i>G. lachryma</i> (Meunier) Kof. et Sw., 1921
<i>C. lacinosus</i> F. Schütt, 1895	<i>Heterocapsa triquetra</i> (Ehr.) Stein, 1883
<i>Chaetoceros</i> sp.	<i>Phalacroma rotundatum</i> (Clap. et Lachm.) Kof. et Michener, 1911
<i>Ceratoneis closterium</i> Ehr., 1839	<i>Protoperidinium brevipes</i> (Pauls.) Balech, 1974
<i>Leptocylindrus danicus</i> Cl., 1889	<i>P. cerasus</i> (Pauls.) Balech, 1973
<i>L. minimus</i> Gran, 1915	<i>P. pallidum</i> (Ostf.) Balech, 1973
<i>Melosira</i> sp.	<i>P. pellucidum</i> Bergh, 1881
<i>Odontella granulata</i> (Roper) R. Ross, 1986	<i>Scrippsiella trochoidea</i> (Stein) Loeblich III, 1976
<i>Paralia sulcata</i> (Ehr.) Cl., 1873	<i>Tripos arcticus</i> (Vanh.) F. Gómez, 2013
<i>Rhizosolenia hebetata</i> Bailey, 1856	<i>T. fusus</i> (Ehr.) F. Gómez, 2013
<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cl., 1873	<i>T. horridus</i> (Cl.) F. Gómez, 2013
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grun.) Mereschk., 1902	<i>T. lineatus</i> (Ehr.) F. Gómez, 2013
<i>Thalassiosira decipiens</i> (Grun.) Jørg, 1905	<i>T. longipes</i> (J.W. Bailey) F. Gómez, 2013
Не идентифицированные диатомовые	Не идентифицированные флагелляты
<b>Класс Pyramimonadophyceae</b>	<b>Класс Dictyochophyceae</b>
<i>Halosphaera viridis</i> F. Schmitz, 1878	<i>Octactis speculum</i> (Ehr.) F.H. Chang, J.M. Grieve & J.E. Sutherland, 2017
<b>Класс E briophyceae</b>	<b>Класс Prasinophyceae</b>
<i>Ebria tripartita</i> (J. Schumann) Lemm., 1899	<i>Polyasterias problematica</i> (Cl.) Meunier, 1910
<b>Класс Euglenoidea</b>	<b>Класс Cyanophyceae</b>
Не идентифицированные формы	Не идентифицированные формы

диатомовых, динофитовых и эвгленовых водорослей, достигающие высоких концентраций на всей исследованной акватории. Кроме них, на баренцевоморском участке значительную долю составляют диатомеи *Thalassiosira decipiens*, *Thalassionema nitzschioides* и *Paralia sulcata*. В карскоморских водах уровень их обилия намного ниже, а первый вид вообще отсутствует. По биомассе лидирующее положение занимают следующие организмы: на всей исследованной акватории – *Chaetoceros borealis*, *Tripos longipes*; встречающиеся в обеих областях, но преобладающие по данному показателю лишь в Карском море – *Dinophysis norvegica*, *Scrippsiella trochoidea*; только в Печорском море – *Paralia sulcata*, *Thalassionema nitzschioides*, *Tripos fusus*. Также в число доминантов входят зарегистрированные лишь в карскоморских водах *Leptocylindrus danicus*, *Tripos arcticus*, *Gonyaulax* sp., *Gyrodinium lachryma*, *Protoperidinium brevipes*, *Halosphaera viridis*; только в баренцевоморских водах – *Thalassiosira decipiens*, *Tripos horridus*. Таким образом, прослеживаются достаточно выраженные различия между рассматриваемыми альгоценозами: основная часть биомассы микроводорослей образована разными их представителями, в том числе развивающимися в каком-либо одном из водоемов. Кроме того, если в сообществе Кар-

ского моря нет форм, заметно преобладающих по численности, а среди видов, обнаруженных только на данном участке, наблюдается большое количество лидеров по биомассе, то в Печорском море имеет место обратная ситуация.

В то же время обращает на себя внимание ярко проявляющаяся черта пространственного распределения, характерная для всех без исключения идентифицированных организмов фитопланктона: ни один из них не был отмечен на всех станциях исследованного бассейна. Даже формы, безусловно доминирующие по численности или биомассе, достигали значительных средних значений этих показателей за счет очень высоких концентраций лишь на небольших участках водоемов, часто на двух–трех станциях, тогда как на остальной акватории их уровни обилия были минимальными или нулевыми. Однако комплексы видов, встречающихся только в одной из двух сравниваемых областей, в данном отношении отличаются. В юго-западной части Карского моря также нет представителей альгоценоза, которые бы присутствовали на каждой станции, тогда как в Печорском море эта особенность не носит абсолютного характера: все доминанты регистрировались на всей исследованной акватории водоема.

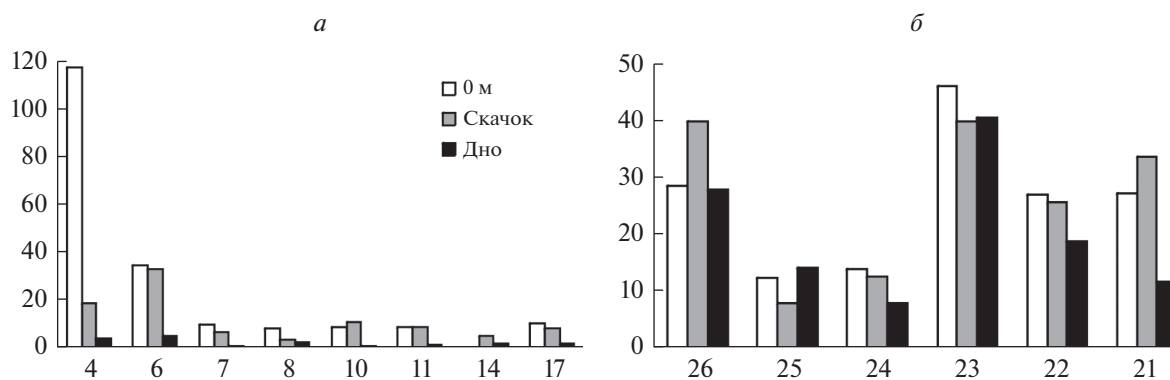


Рис. 4. Численность фитопланктона (тыс. кл./л) на исследованных горизонтах станций, расположенных в юго-западной части Карского моря (а) и в Печорском море (б).

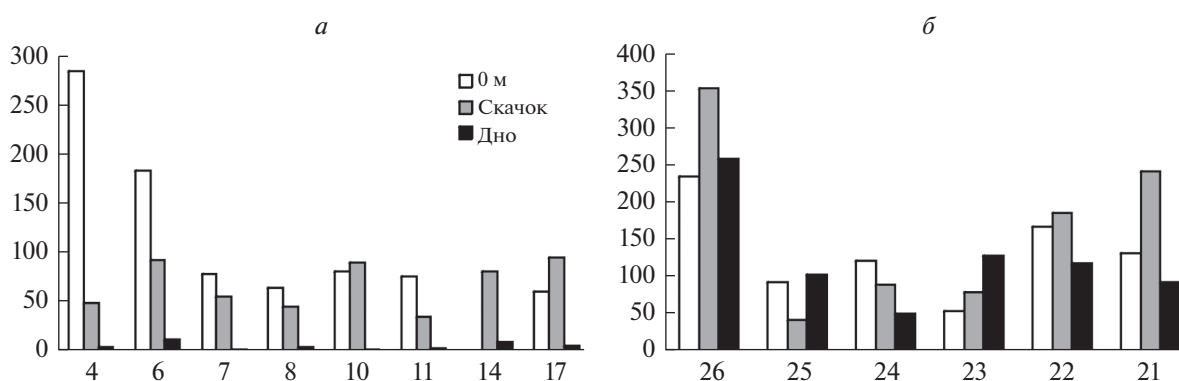


Рис. 5. Биомасса фитопланктона (мкг/л) на исследованных горизонтах станций, расположенных в юго-западной части Карского моря (а) и в Печорском море (б).

Что касается общих количественных показателей развития фитопланктона, в них также обнаруживаются отличия между сообществами изученных участков Печорского и Карского морей (табл. 4, рис. 4, 5). В целом по акватории размах колебаний величин обеих характеристик был невелик, за исключением альгоценозов на станциях 4 и 6, расположенных в устьевой области Байдарцкой губы. При этом если по численности там полностью преобладают диатомеи *Skeletonema costatum* и в меньшей степени *Leptocylindrus danicus* и *L. minimus* (только на станции 4, на станции 6 оба вида отсутствуют), то по биомассе лидирует динофлагеллята *Tripes longipes*, а второстепенную роль играют динофитовые *Gonyaulax* sp. и *Dinophysis norvegica* и диатомовые *Chaetoceros borealis*, *L. danicus* (на станции 4) и *Rhizosolenia hebetata* (встреченная лишь на этих двух станциях и только в нулевом горизонте). Таким образом, имеет место еще одно проявление мозаичности пространственного распределения микроводорослей.

Сравнение общих значений количественных показателей развития фитопланктона двух рассматриваемых участков выявило (без учета сообщества на станции 4) более высокий уровень обо-

их в Печорском море — в среднем примерно в 2 раза. Для этого же района был отмечен и больший их разброс между точками наблюдений.

В вертикальной структуре пелагических альгоценозов заметных различий между станциями и водоемами не обнаруживается (опять-таки за исключением станции 4). В баренцевоморской области ее можно считать однородной во всем столбе воды. Карскоморский участок характеризовался очень сходными величинами обилия организмов в поверхностном слое и на глубине скачка плотности и значительно более низкими в придонном горизонте. Последний факт вполне объясним различиями рельефа: исследованный район юго-западной части Карского моря характеризовался глубинами порядка 100 м и более, тогда как в мелководном Печорском море их значения находились в диапазоне 12–22 м.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что приток атлантических вод оказывает значительное влияние на гидрометеорологические режимы юго-восточной части Баренцева моря (Grönlund et al., 1995, 1997; Матишов

**Таблица 4.** Значения общей численности (тыс. кл./л, числа над чертой) и биомассы (мкг/л, числа под чертой) фитопланктона на исследованной акватории

Станция	Горизонт			Среднее в столбе воды
	поверхность	пикноклин	придонный	
Юго-западная часть Карского моря				
4	117.80	18.90	4.17	28.42
	285.44	48.23	4.06	66.96
6	34.80	33.17	5.47	16.39
	184.12	92.95	11.71	51.95
7	9.98	6.92	0.84	8.24
	77.90	54.88	1.20	60.49
8	8.37	3.96	2.45	5.44
	64.16	44.24	3.32	41.27
10	9.04	11.20	0.94	4.18
	81.34	89.71	1.36	32.19
11	9.25	9.24	1.56	3.51
	76.13	34.35	2.58	16.31
14	0.00	5.36	2.32	4.85
	0.00	80.91	8.88	60.24
17	10.75	8.51	2.18	4.79
	60.60	95.58	4.24	41.96
Печорское море				
26	28.73	40.15	28.05	34.27
	235.77	353.27	259.91	300.55
25	12.41	7.96	14.27	10.65
	93.94	43.20	103.80	71.04
24	14.03	12.67	7.92	12.09
	122.97	90.75	51.11	92.07
23	46.40	40.05	40.84	41.84
	54.91	79.85	128.65	85.81
22	27.22	25.86	18.89	24.87
	168.65	186.39	118.56	167.50
21	27.37	33.77	11.69	27.43
	133.24	242.54	93.03	179.85

и др., 1996) и юго-западного участка акватории Карского моря (Степанов, 1979). Рассматриваемый регион характеризуется сложной динамикой течений, образованной тремя основными циркуляциями. Первая – циклонический (против часовой стрелки) круговорот Печорского моря, особенно явно проявляющийся в весенне-летний период (Grönlund et al., 1995, 1997; Архипов, Попов, 1996; Матишов и др., 1996); вторая – циркуляция по часовой стрелке, огибающая побережье арх. Новая Земля (Бацких, Денисов, 1995); третья – циклонический круговорот, занимающий всю юго-западную часть Карского моря (Степанов, 1985). Итогом становится стабильная разнообразная сеть водообмена между Печорским и Карским морями, осуществляющегося через проливы Карские ворота и Югорский Шар. Между этими двумя бассейнами существует и интенсивный обмен льдом, но он носит сезонный характер (Loeng, 1991). Есть все основания предполагать, что имеет место и дрейф организмов, вследствие ко-

торого (учитывая, что перенос воды с запада на восток оказывается преобладающим) именно фитопланктон Печорского моря играет решающую роль в формировании пелагической альгофлоры всей новоземельской фитогеографической провинции (Druzhkov, Makarevich, 1999).

Анализ результатов исследований прошлых лет, проводившихся в указанных районах, в целом подтверждает данную гипотезу. Он показывает, что сообщества планктонных микроводорослей юго-восточной части Баренцева моря и юго-западной части Карского моря сформированы в основном аркто-бореальными неритическими видами с высокой долей космополитов. При этом преобладание аркто-бореальных форм в пелагиали – характерная черта не только Баренцева и Карского морей, но и других окраинных бассейнов Арктики. Более того, на всех этих акваториях наблюдается большое сходство в составе доминирующего комплекса организмов (Guillard, Kilham, 1977; Heimdal, 1989; Дружков, Макаре-

вич, 1996). Остальные экологические и фитогеографические группы не занимают в экосистемах данных областей лидирующего положения. Присутствие в них бореальных (тепловодных) элементов можно объяснить влиянием трансформированных атлантических вод. Вклад криофильной флоры – преимущественно пенистых диатомей – в сообщества ЮВБМ и ЮЗКМ незначителен, а в летний период с открытой водой минимален, так как ледяной покров здесь носит сезонный характер (Степанов, 1985). Основные различия таксономического состава пелагических альгоценозов этих районов обнаруживаются среди микрофитобентосных и пресноводных форм, но таковые являются аллохтонными и нехарактерными для них компонентами, а потому их учетом можно пренебречь.

Наши наблюдения, охватывающие зимний и весенний периоды, начиная с 80-ых годов 20-го столетия (Макаревич, 1998; Макаревич, Дружкова, 2010), также свидетельствуют о сходстве сообществ в данных водоемах. Сроки начала вегетации и набор доминирующих форм в Печорском море и юго-западной части Карского морей очень близки, отличия состоят лишь в наличии единичных специфических таксонов для отдельных участков и в небольших отклонениях календарных дат наступления максимума цветения фитопланктона.

Однако все рассмотренные материалы имеют один существенный недостаток: они практически не затрагивают летнюю и осеннюю фазы годового сукцессионного цикла развития альгоценозов. По сути, заключение об однотипности их состава в данных областях базируется главным образом на сравнении комплексов видов, формирующих пик весеннего цветения. Такой подход может быть оправдан тем, что именно эти представители абсолютно преобладают в пелагиали по численности и/или по биомассе. И он в конечном итоге приводит к закономерному выводу о единообразии одноклеточной альгофлоры всех северных морей, называемой панарктической (Guillard, Kilham, 1977) или ледово-неритической (Виноградова, Грузов, 1990). Более того, даже в тех исследованиях, в которых фигурирует полный список организмов, используется тот же самый прием: формы, свойственные летне-осеннему периоду, игнорируются, поскольку не образуют уровней обилия, сравнимых с весенними, и характеризуются мозаичностью пространственного распределения, встречаясь не на всей площади водоема и лишь на отдельных участках достигая высоких концентраций. Но не следует забывать, что подобная картина вообще является типичной для морских фитопланктонных сообществ, находящихся в фазе смешанного синтеза годового продукционного цикла (Makarevich et al., 2012). Виды, лидирующие по количественным показателям на данной стадии, пусть даже в течение короткого времени и на ограниченной акватории, тем не менее должны быть признаны доминантами и в

этом качестве включены в сравнительный флористический анализ.

В этом плане результаты работ, изложенные в настоящей статье, представляют особую ценность, поскольку дают возможность заполнить указанный пробел и внести необходимые коррективы в определение биогеографического статуса изучаемых районов. В предыдущем разделе четко показаны значительные отличия вод ЮВБМ и ЮЗКМ по гидролого-гидрохимическим параметрам. Причины этого очевидны: разница глубин и динамики течений. Следствием же, в свою очередь, оказываются различия абсолютных величин численности и биомассы микроводорослей. На таком фоне выявленные черты сходства сравниваемых сообществ, несомненно, будут свидетельствовать об их близости.

Одной из таковых, безусловно, должна считаться характеристика сезонного состояния фитопланктона. Пелагические альгоценозы обоих водоемов по всем признакам находились в конце летней–начале осенней стадии сукцессии. Термохалинная структура водной толщи полностью соответствовала данной фазе годового гидрологического цикла, достаточно хорошо изученной и в Печорском море (Никифоров и др., 2003), и на рассматриваемом участке карскоморской акватории (Зацепин и др., 2010). Средние и предельные значения концентраций биогенных элементов были типичными для указанного сезона и не обнаруживали заметных отличий от описанных в данный период времени в различные годы исследования как для баренцевоморского бассейна (Позднякова, Виноградов, 1966; Маккавеев и др., 2003; Сергеева и др., 2018), так и для карскоморского (Широколобов, 1982; Маккавеев, Стунжас, 1994; Маккавеев и др., 2010; Морозова и др., 2013). Уровни содержания хлорофилла *a* и структура его пространственного распределения также практически совпадают с таковыми, опубликованными в литературных источниках по материалам наблюдений разных лет, проводившихся в сентябре в ЮВБМ (Ведерников и др., 2001, 2003) и ЮЗКМ (Ведерников и др., 1994; Мошаров, 2010).

К аналогичному результату приводит и сравнение качественных и количественных характеристик фитопланктона с таковыми, приведенными ранее для того же сезона в Печорском море (Макаревич, 1996; Паутова, 2003; Ларионов, 2016) и юго-западной части Карского (Дружков, Макаревич, 1996; Суханова и др., 2017). Согласуются и общие таксономические списки, и наборы доминирующих видов, и средние абсолютные величины численности и биомассы. Из этого, кстати, можно сделать вывод о слабой межгодовой изменчивости данных показателей. Причиной этому служит давно установленный факт: размах многолетних колебаний климатических факторов, в первую очередь сроков образования и таяния ледяного покрова, в данных областях бассей-

на крайне невелик (Loeng, 1989; Зубакин, 1987; Изменчивость природных условий..., 2004).

Исходя из вышеизложенного, по итогам сравнения двух рассматриваемых сообществ, представляется необходимым выделить следующие важные особенности.

1. В обоих исследованных альгоценозах полностью отсутствуют, даже в единичных количествах, микроводоросли, принадлежащие к весеннему видовому комплексу.

2. Из общего числа идентифицированных организмов 40% зарегистрированы в пелагиали обоих рассматриваемых районов.

3. Среди фитопланктов, отмеченных и в ЮЗКМ, и в ЮВБМ, лидировали по биомассе исключительно формы аркто-бореального происхождения, преимущественно океанические. Среди обнаруженных только в Печорском море — бореальные неритические; только в Карском море — космополиты и аркто-бореальные виды из различных экологических групп.

4. В списке доминантов, как общих для обоих водоемов, так и встреченных лишь в одном из них, практически равные доли составляли крупноклеточные центрические диатомовые и динофлагелляты.

5. Микроводоросли, не достигавшие высоких величин обилия, отличались большей “степенью мозаичности” пространственного распределения: они присутствуют на меньшем числе станций и не на всех горизонтах.

Таким образом, проведенный анализ позволяет утверждать, что пелагические альгоценозы сравниваемых районов, несмотря на различие гидрологических параметров, находились на одной стадии сезонной сукцессии и характеризовались значительным сходством качественного состава, в том числе и по экологической и фитогеографической принадлежности. Важной чертой летней, а тем более осенней фаз их годового сукцессионного цикла является отсутствие видов, намного превосходящих остальные по количественным показателям на обширной площади акватории. Именно такую картину мы наблюдаем в представленном материале: на фоне общего таксономического разнообразия относительно большое число форм доминирует на небольших участках акватории. При этом отличия по составу микроводорослей в пределах одного водоема не меньше, а то и больше таковых между ними.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Описанная ситуация в целом подтверждает гипотезу о флористическом единстве Печорского моря и юго-западной части карскоморской пелагиали. При этом особенно нужно подчеркнуть, что такое подтверждение получено на материале, практически исключающем альтернативные объяснения. Гидролого-гидрохимические параметры рассматриваемых водоемов осенью 2020 г. харак-

теризовались значительными отличиями, которые обуславливали разные уровни обилия организмов, но при этом никак не отражались на качественном составе альгофлоры. Выбранный сезон проведения наблюдений определял нахождение сообществ на стадии сукцессии с максимальным видовым разнообразием и высокой мозаичностью распределения большинства видов; несмотря на это, в них четко проявлялись черты сходства по набору доминантов и соотношению форм различного происхождения.

В итоге мы вправе сделать вывод, что основным механизмом флористической интеграции юго-восточной части Баренцева моря и юго-западной части Карского моря служит стабильный интенсивный водообмен между этими акваториями. Тем не менее для окончательной проверки обсуждаемой гипотезы необходимы дальнейшие исследования и сравнение с описанием летне-осеннего состояния пелагических альгоценозов других водоемов Арктического бассейна: на настоящий момент эти данные малочисленны либо вообще отсутствуют.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарят сотрудников Лаборатории планктона ММБИ РАН за помощь при сборе и обработке материала.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов в финансовой или какой-либо другой области.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архипов Б.В., Попов С.К.*, 1996. Моделирование плотностных и ветровых течений в юго-восточной части Баренцева моря // *Океанология*. Т. 36. С. 805–813.
- Бацких Ю.М., Денисов В.В.*, 1995. Льды и айсберги // *Среда обитания и экосистемы Новой Земли: Архипелаг и шельф*. Апатиты: Изд. КНЦ РАН. С. 29–35.
- Бышев В.И., Галеркин Л.И., Галеркина Н.Л., Шербинин А.Д.*, 2003. Динамика и структура вод // *Печорское море: Системные исследования*. М.: “МОРЕ”. С. 93–116.
- Ведерников В.И., Демидов А.Б., Судьбин А.И.*, 1994. Первичная продукция и хлорофилл в Карском море в сентябре 1993 г. // *Океанология*. Т. 34. С. 693–703.
- Ведерников В.И., Гагарин В.И., Буренков В.И.*, 2001. Особенности распределения первичной продук-

- ции и хлорофилла в Печорском море в августе–сентябре 1998 г. // *Океанология*. Т. 41. С. 69–79.
- Ведерников В.И., Гагарин В.И., Ветров А.А.*, 2003. Первичная продукция и хлорофилл // Печорское море: Системные исследования. М.: “МОРЕ”. С. 195–206.
- Виноградова Л.А., Грузов Л.Н.*, 1990. О биоценологическом районировании эпипелагиали Северной Атлантики и сопредельных районов // *Тр. ГОИН*. Т. 182. С. 112–133.
- Вода, 2001. Спектрофотометрическое определение хлорофилла *a* (ГОСТ 17.1.4.02-90). М.: Стандарты. 688 с.
- Дружков Н.В., Макаревич П.Р.*, 1996. Пространственно-временная организация пелагического фитопланктона в открытых шельфовых водах Западной Арктики (Карское море) // *Экосистемы пелагиали морей Западной Арктики*. Апатиты: Изд. КНЦ РАН. С. 37–72.
- Защипин А.Г., Завьялов П.О., Кременецкий В.В., Поярко С.Г., Соловьев Д.М.*, 2010. Поверхностный опресненный слой в Карском море // *Океанология*. Т. 50. № 5. С. 698–708.
- Зубакин Г.К.*, 1987. Крупномасштабная изменчивость состояния ледяного покрова Северо-Европейского бассейна. Л.: Гидрометеоздат. 160 с.
- Изменчивость природных условий в шельфовой зоне Баренцева и Карского морей, 2004 / Ред. Данилов А.И. и др. СПб.: Изд. ААНИИ. 432 с.
- Ильин Г.В., Несветова Г.И., Петров В.С., Цехоцкая Л.К.*, 1985. Биогенные элементы и режим кислорода // *Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря*. Апатиты: Изд. КФ АН СССР. С. 46–63.
- Ильяш Л.В., Житина Л.С.*, 2009. Сравнительный анализ видового состава диатомовых водорослей льдов морей российской Арктики // *Журн. общ. биологии*. Т. 70. С. 143–154.
- Ларионов В.В.*, 2016. Особенности годового цикла развития фитопланктонных сообществ в различных районах Печорского моря // *Современные экологические, биологические и химические исследования, технологии и производственные технологии*. Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. Мурманск: Изд. МГТУ. С. 196–202.
- Макаревич П.Р.*, 1996. Фитопланктонные сообщества // *Экосистемы, биоресурсы и антропогенное загрязнение Печорского моря*. Апатиты: Изд. КНЦ РАН. С. 50–54.
- Макаревич П.Р.*, 1998. Весеннее состояние микрофитопланктонного сообщества юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей на акваториях, покрытых льдами // *Биология и океанография Карского и Баренцева морей (по трассе Севморпути)*. Апатиты: Изд. КНЦ РАН. С. 138–150.
- Макаревич П.Р., Дружкова Е.И.*, 2007. Функционирование пелагических и криопелагических экосистем в покрытых льдом участках Баренцева и Карского морей // *Биология и океанография Северного морского пути: Баренцево и Карское моря*. М.: Наука. С. 50–63.
- Макаревич П.Р., Дружкова Е.И.*, 2010. Сезонные циклические процессы в прибрежных планктонных альгоценозах северных морей. Ростов-на-Дону: Изд. ЮНЦ РАН. 280 с.
- Маккаев П.Н., Стунжас П.А.*, 1994. Гидрохимическая характеристика вод Карского моря // *Океанология*. Т. 34. С. 662–667.
- Маккаев П.Н., Стунжас П.А., Маккаев А.П.*, 2003. Гидрохимия // *Печорское море: Системные исследования*. М.: “МОРЕ”. С. 134–170.
- Маккаев П.Н., Стунжас П.А., Мельникова З.Г., Хлебобашев П.В., Якубов Ш.Х.*, 2010. Гидрохимическая характеристика вод западной части Карского моря // *Океанология*. Т. 50. С. 730–739.
- Матишов Г.Г., Ильин Г.В., Матишов Д.Г.*, 1996. Общие закономерности океанологического режима и океанологические условия безледного периода // *Экосистемы, биоресурсы и антропогенное загрязнение Печорского моря*. Апатиты: Изд. КНЦ РАН. С. 25–39.
- Моисеев П.А.*, 1986. Биотопический подход к изучению биологических ресурсов Мирового океана // *Биотопическая основа распределения морских организмов*. М.: Наука. С. 3–6.
- Морозова О.А., Весман А.В., Добротина Е.Д., Тарасенко А.Д., Шумская Н.К. и др.*, 2013. Особенности гидрохимической структуры вод Карского моря в летний период 2012 г. // *Проблемы Арктики и Антарктики*. № 1 (95). С. 61–71.
- Мошаров С.А.*, 2010. Распределение первичной продукции и хлорофилла “*a*” в Карском море в сентябре 2007 г. // *Океанология*. Т. 50. С. 933–941.
- Никифоров С.Л., Дунаев Н.Н., Огородов С.А., Артемьев А.В.*, 2003. Физико-географическая характеристика // *Печорское море: Системные исследования*. М.: “МОРЕ”. С. 27–92.
- Околотков Ю.Б.*, 2000. Динофлагеллаты (Dinophyceae) морей Евразийской Арктики. Дисс. ... д-ра биол. наук. СПб.: БИН РАН. 363 с.
- Паутова Л.А.*, 2003. Фитопланктон Печорского моря // *Печорское море: Системные исследования*. М.: “МОРЕ”. С. 171–194.
- Паутова Л.А.*, 2021. Фитопланктон Баренцева моря // *Система Баренцева моря*. М.: ГЕОС. С. 217–230.
- Позднякова Л.Е., Виноградов В.И.*, 1966. Некоторые особенности распределения гидрохимических элементов в юго-восточной части Баренцева моря в августе–сентябре 1959 г. // *Состав и распределение планктона и бентоса в южной части Баренцева моря*. М.; Л.: Изд. АН СССР. С. 140–156.
- Рейсовый отчет комплексной экспедиции на НИС “Дальние Зеленцы” в Баренцево море (10.03–14.04.2021), 2021 / Ред. Макаревич П.Р. Мурманск: ММБИ. 99 с.
- Руководство по химическому анализу морских вод, 1993. Л.: Гидрометеоздат. 265 с.
- Сергеева В.М., Житина Л.С., Мошаров С.А., Недоспасов А.А., Полухин А.А.*, 2018. Структура фитопланктонного сообщества в области Полярного фронта восточной части Баренцева моря в конце вегетационного сезона // *Океанология*. Т. 58. № 5. С. 763–773.
- Сергеева В.М., Суханова И.Н., Флинт М.В., Полухин А.А., Кременецкий В.В. и др.*, 2020. Фитопланктон желоба Св. Анны: влияние абиотических факторов // *Океанология*. Т. 60. № 4. С. 528–544.
- Степанов С.И.*, 1979. Пространственно-временная изменчивость полей солёности в Карском море в навигационный период // *Тр. ААНИИ*. Т. 361. С. 59–62.
- Степанов С.И.*, 1985. Особенности циркуляции вод Карского моря в навигационный период // *Тр. ААНИИ*. Т. 389. С. 43–45.
- Суханова И.Н.*, 1983. Концентрирование фитопланктона в пробе // *Современные методы количественной оценки распределения морского планктона*. М.: Наука. С. 97–105.

- Суханова И.Н., Флинт М.В., Сергеева В.М., Кременецкий В.В., 2011. Фитопланктон юго-западной части Карского моря // *Океанология*. Т. 51. С. 1039–1053.
- Суханова И.Н., Флинт М.В., Георгиева Е.Ю., Ланге Е.К., Кравчишина М.Д. и др., 2017. Структура сообществ фитопланктона в восточной части моря Лаптевых // *Океанология*. Т. 57. С. 86–102.
- Федоров В.Д., 1979. О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: Изд. МГУ. 167 с.
- Фомин О.К., Петров В.С., 1985. Роль природных факторов в распределении биомассы планктона в Карском море // *Природа и хозяйство Севера*. Т. 13. С. 34–45.
- Хайлов К.М., Юрченко Ю.Ю., Снегирев С.М., 2005. От растения к ноосфере: Антиучебник. Одесса: Друк. 272 с.
- Хмельницкая О.К., 2011. Основные гидрохимические характеристики промежуточных и глубинных водных масс Северной Атлантики // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. Геогр.* № 6. С. 60–66.
- Широколов В.Н., 1982. Гидролого-гидрохимические условия юго-западной части Карского моря // *Комплексные исследования природы северных морей*. Апатиты: Изд. КФ АН СССР. С. 7–17.
- Druzhkov N.V., Makarevich P.R., 1999. Comparison of the phytoplankton assemblages of the southeastern Barents Sea and southwestern Kara Sea: Phytogeographic status of the regions // *Botanica Marina*. V. 42. P. 103–115.
- Druzhkov N.V., Grönlund L., Kuznetsov L.L., 1997. The phytoplankton of the Pechora Sea, the Pechora Bay and the Cheshskaya Bay // *Pechora Sea Ecological Studies in 1992–1995: Final Report*. Helsinki: Finnish-Russian Offshore Technology Working Group. Rep. B13. P. 41–52.
- Grönlund L., Kuznetsov L.L., Druzhkov N.V., 1997. Hydrology of the Pechora Sea, the Pechora Bay and the Cheshskaya Bay // *Pechora Sea Ecological Studies in 1992–1995: Final Report*. Helsinki: Finnish-Russian Offshore Technology Working Group. Rep. B13. P. 15–28.
- Grönlund L., Kuznetsov L.L., Fomin O.K., Leppanen J.-M., Makarevich P.R., 1994. Hydrography, chemistry, chlorophyll-a, phytoplankton and zooplankton species composition and biomass in the Pechora Sea in 1993 // *Pechora Sea Ecological Studies in 1993*. Helsinki: Finnish-Russian Offshore Technology Working Group. Rep. B5. P. 3–34.
- Grönlund L., Kuznetsov L.L., Fomin O.K., Leppanen J.-M., Larionov V.V., 1995. Plankton production, nutrient concentration and hydrography at the Pechora Sea, in 1994 // *Pechora Sea Ecological Studies in 1993*. Helsinki: Finnish-Russian Offshore Technology Working Group. Rep. B6. P. 3–30.
- Guillard R.R.L., Kilham P., 1977. The ecology of marine planktonic diatoms // *The Biology of Diatoms*. Oxford: Blackwell Sci. Publ. P. 372–469.
- Heimdal B.R., 1989. Arctic Ocean phytoplankton // *The Arctic Seas: Climatology, Oceanography, Geology and Biology*. N.-Y.: Van Nostrand Reinhold. P. 123–146.
- Loeng H., 1989. Ecological features of the Barents Sea // *Proc. 6th Conf. Com. Arctique Int.*, 13–15 May 1985. Leiden: E.J. Brill. P. 327–365.
- Loeng H., 1991. Features of the physical oceanographic conditions of the Barents Sea // *Polar Res.* V. 10. № 1. P. 5–18.
- Makarevich P.R., Larionov V.V., Druzhkov N.V., 1993. Mean weights of dominant phytoplankton of the Barents Sea // *Algology*. V. 13. P. 103–106.
- Makarevich P.R., Druzhkova E.I., Larionov V.V., 2012. Primary producers of the Barents Sea // *Diversity of Ecosystems*. Rijeka: InTech. P. 367–393. <http://www.intechopen.com/books/diversity-of-ecosystems/primary-producers-of-the-barents-sea>
- Wang Y., Xiang P., Kang J., Ye Y., Lin G., et al., 2018. Microphytoplankton community structure in the western Arctic Ocean: Surface layer variability of geographic and temporal considerations in summer // *Hydrobiologia*. V. 811. P. 295–312.
- Williams W.T., Bunt J.S., John R.D., Abel D.J., 1981. The community concept and the phytoplankton // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 6. P. 115–121.

## Phytoplankton communities in the southeastern Barents Sea and the southwestern Kara Sea as indicators of the phytogeographic status of these regions

P. R. Makarevich<sup>a</sup>, V. V. Larionov<sup>a, \*</sup>, V. V. Vodopyanova<sup>a</sup>, and T. G. Ishkulova<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Murmansk Marine Biological Institute, RAS  
Vladimirskaia str., 17, Murmansk, 183010 Russia

\*e-mail: larionov@mmbi.info

The paper describes the results of a complex study of phytoplankton carried out in the end of August – the first half of September 2020 in the southeastern part of the Barents Sea and the southwestern part of the Kara Sea simultaneously with the determination of hydrological and hydrochemical characteristics. Taxonomic list of microalgae founded out in the studied area included 35 representatives identified to species. Out of these, 14 (40%) were found in both basins. In the Pechora Sea, the average number of phytoplankton in the water column varied from 10.65 to 41.84 thousand cells/L, biomass – from 71.04 to 300.55 µg/L; in the southwestern part of the Kara Sea, the values of these indicators were 3.51–28.42 thousand cells/L and 16.31–66.96 µg/L, respectively. Both communities were at the autumn stage of seasonal succession; in terms of biomass, forms of arcto-boreal origin, predominantly oceanic, prevailed, and in the list of dominants, large-celled centric diatoms and dinoflagellates accounted for equal proportions. Species not exhibiting high abundance values distinguished by a great degree of patchiness in spatial distribution: they were present at a small number of stations and not in all seawater layers. Thus, the results of the comparative analysis allow us to assert that the pelagic algocenoses of the compared regions, despite the difference in the hydrological parameters, were characterized by a significant degree of similarity. In general, the situation described confirms the hypothesis of the floristic unity of the southeastern part of the Barents Sea and the southwestern part of the Kara Sea.

УДК 581.552+58.072

## ВОЗДЕЙСТВИЕ ДОМИНАНТОВ НА ВИДОВОЕ БОГАТСТВО РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В КОНТЕКСТЕ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОЙ ГИПОТЕЗЫ

© 2022 г. В. В. Акатов<sup>1</sup>, \*, Т. В. Акатова<sup>2</sup>, Д. Ф. Афанасьев<sup>3</sup>,  
Т. Г. Ескина<sup>2</sup>, Н. М. Сазонец<sup>1</sup>, Е. Г. Сушкова<sup>3</sup>, С. Г. Чефранов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Майкопский государственный технологический университет  
ул. Первомайская, 191, Майкоп, 385000 Россия

<sup>2</sup>Кавказский государственный природный биосферный заповедник  
ул. Советская, 187, Майкоп, 385000 Россия

<sup>3</sup>Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (“АзНИИРХ”)

ул. Береговая, 21б, Ростов-на-Дону, 344002 Россия

\*E-mail: akatovmgt@mail.ru

Поступила в редакцию 18.04.2022 г.

После доработки 13.05.2022 г.

Принята к публикации 30.05.2022 г.

Мы сопоставили участие доминантов, биомассу и число сопутствующих видов в сериях проб биомассы, отобранных на 69 участках наземных растительных сообществ Западного Кавказа и Предкавказья (высокогорные и низнегорные луга и степи, сообщества пустырей, старых залежей и т.д.), а также на семи участках макрофитобентоса верхней сублиторали Черного и Азовского морей. Результаты показали, что рост участия доминирующих видов ведет к существенному снижению видового богатства на небольших участках наземных сообществ, но не оказывает на него значимого влияния в морских. При этом как в наземных, так и в морских сообществах сходная биомасса сопутствующих видов, отобранная на участках с разным участием доминантов, включает преимущественно сходное число таких видов. Этот результат можно рассматривать в качестве аргумента в пользу правомерности энергетической гипотезы Райта. Он также свидетельствует, что связь между биомассой и числом сопутствующих видов является основным механизмом воздействия доминантов на видовое богатство растительных сообществ. Это может означать, что их воздействие на сопутствующие виды носит преимущественно неизбирательный характер. Соответственно, размер видового пула участков сообществ с высоким и низким участием доминантов должен быть примерно одинаковым.

DOI: 10.31857/S0044459622040030

Согласно энергетической (species-energy) гипотезе (Wright, 1983) и объясняющей ее гипотезе “большого числа индивидуумов” (larger number of individuals) (Srivastava, Lawton, 1998), количество доступной энергии (продуктивность среды обитания) может ограничивать число сосуществующих видов путем сокращения плотности их особей: меньше доступных ресурсов, ниже продукция и биомасса сообществ, ниже плотность особей, ниже вероятность, что эти особи будут относиться ко многим видам. Это означает, что менее продуктивные сообщества должны включать меньшее число видов, чем более продуктивные, а в сообществах со сходной продукцией (биомассой, числом особей) видовое богатство должно быть примерно одинаковым (Wright, 1983; Currie, Paquin, 1987; Currie, 1991; Latham,

Ricklefs, 1993; Bhattarai et al., 2004; Hurlbert, Stegen, 2014).

Результаты полевых исследований преимущественно подтверждают первое из этих предсказаний, по крайней мере на части градиента продукции от низкой до средней (Grime, 1973; Tilman, 1988; Moore, Keddy, 1989; Waide et al., 1999; Cornwell, Grubb, 2003; Bhattarai et al., 2004; Adler et al., 2011; Fraser et al., 2015; Twist et al., 2020). Однако они оказались неопределенными в отношении второго предсказания, поскольку видовое богатство сообществ разных типов, но с одинаковой продукцией (биомассой), часто существенно различается (Garsía et al., 1993; Bhattarai et al., 2004; Adler et al., 2011; Šimová et al., 2013; Fraser et al., 2015; Akatov et al., 2022). Разная скорость видообразования, так же как разные эволюционный воз-



раст сообществ и частота их нарушений в историческом прошлом, обычно рассматриваются в качестве причины этого явления (Garsía et al., 1993; Latham, Ricklefs, 1993; Ricklefs et al., 1999; Kaspari et al., 2003; Longino, Colwell, 2011; Акатов, Чефранов, 2014; Akatov et al., 2022).

Из гипотезы Райта (Wright, 1983) также следует, что чем выше участие доминантов в растительных сообществах (степень доминирования), тем меньше ресурсов остается другим (сопутствующим) видам, тем ниже суммарная биомасса и число таких видов. Данный механизм предполагает, что рост участия доминантов ведет к неизбежному (случайному) вытеснению из участков других (сопутствующих) видов. Результатом такого воздействия может стать существенное снижение их встречаемости, однако любой из этих видов будет иметь ненулевую вероятность быть обнаруженным на любом участке сообщества с любым участием доминанта. Это означает, что размер видового пула этих участков будет примерно одинаковым. В этом случае определенная биомасса сопутствующих видов растений, отобранная на участках сообщества с высоким участием доминанта, должна включать примерно такое же число видов, как и сходная по запасу биомасса, отобранная на участках с низкой степенью его доминирования.

Однако доминанты могут влиять на сопутствующие виды и другими способами, например, путем трансформации экотопа (накопление ветоши, изменение светового и гидрологического режимов, физико-химических свойств почвы и т.д.) или аллелопатии (Работнов, 1983; Levine et al., 2003; Callaway, Ridenour, 2004; Lanta et al., 2013; Bartha et al., 2014; Blackburn et al., 2019). Доминанты, способные существенно изменять условия произрастания для других видов, называются эдификаторами (Работнов, 1983), в инвазивной экологии – “видами-трансформерами” (Richardson et al., 2000; Виноградова и др., 2009). Их средообразующая деятельность может препятствовать произрастанию в сообществах одних видов, но не оказывать существенного влияния на другие (избирательный характер воздействия). Соответственно, рост участия таких доминантов в фитоценозах будет сопровождаться последовательным исключением из их состава сначала наименее, а затем все более устойчивых видов растений (упорядоченное вымирание; Solan et al., 2004; Gross, Cardinale, 2005). Это означает, что размер видового пула участков сообществ с разной степенью доминирования будет разным. В этом случае определенная биомасса сопутствующих видов растений, отобранная на участках сообщества с высоким участием доминанта, должна включать меньшее число таких видов, чем сходная по запасу биомасса, отобранная на участках с низкой степенью его доминирования.

Таким образом, если воздействие доминантов на видовое богатство растительных сообществ можно объяснить связью между биомассой и числом сопутствующих видов (т.е. на основе энергетической гипотезы), то его последствия будут проявляться только на относительно небольших участках растительного покрова. В противном случае (если присутствуют другие механизмы воздействия) – в более крупном пространственном масштабе. Но насколько широко эти механизмы распространены в природе? Сделано предположение, что среди чужеродных видов растений только около 10% могут быть отнесены к “трансформерам” (Rejmánek et al., 2013). Однако их способность избирательно воздействовать на другие виды растений требует проверки. Информация о том, какая часть аборигенных доминантов обладает такими возможностями в том или ином регионе, нам не известна.

Ранее мы тестировали правомерность гипотезы Райта (Wright, 1983), а также характер (избирательный, неизбирательный) воздействия доминантов на сопутствующие виды на примере 15 участков растительных сообществ разных типов (Акатов и др., 2021). Правомерность энергетической гипотезы проверяли путем сравнения числа видов в группах проб надземной биомассы с разным участием доминанта, но со сходной суммарной биомассой сопутствующих видов (благодаря разному числу проб в группах). Характер воздействия доминантов на сопутствующие виды (избирательный или неизбирательный) оценивали путем сравнения структуры распределения видов на градиенте степени доминирования в сериях проб биомассы и в соответствующих им сериях модельных ценозов со случайным распределением видов. Правомерность энергетической гипотезы и признаки неизбирательного (случайного) вытеснения доминантами сопутствующих видов были выявлены на 11 из 15 участков, обратная ситуация – на трех. Несогласованный результат был получен на одном участке. В данной статье мы оценили правомерность гипотезы Райта (Wright, 1983) на примере 69 участков наземных сообществ (Западный Кавказ, Предкавказье) и семи участков макрофитобентоса Черного и Азовского морей.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

### *Методы сбора фактического материала*

Район исследования включает предгорье и горные массивы Западного Кавказа в бассейнах рек Белая, Малая и Большая Лаба, Шахе, Хоста и Абин (Краснодарский край, Республика Адыгея, 200–2500 м над ур. м.), Ставропольскую возвышенность (Ставропольский край, 585 м над ур. м.), западную часть Кубано-Приазовской низменности

(Краснодарский край), прибрежные участки шельфа Черного моря и мелководные участки Таманского залива Азовского моря (Краснодарский край, глубины от 0.1 до 2 м).

Объектом изучения явились однородные по условиям среды участки растительных сообществ с хорошо выраженным доминированием определенного вида, расположенные на наземных нелесных природных (NAT) и антропогенных (с доминированием аборигенных видов – DISTa, чужеродных – DISTex) местообитаниях, а также в верхней сублиторали Черного и Азовского морей (BENT). В том числе: сообщества альпийского и субальпийского поясов с доминированием *Alchemilla retinervis* (1 участок), *A. persica* (1), *Calamagrostis arundinacea* (5), *Chamaenerion angustifolium* (1), *Kobresia macrolepis* (1), *Geranium gymnocaulon* (1), *Inula orientalis* subsp. *grandiflora* (1); нижнегорные луговые и степные сообщества с доминированием *Agropyron cristatum* subsp. *sclerophyllum* (1), *Botriochloa ischaemum* (2), *Brachypodium pinnatum* (1), *Calamagrostis epigeios* (2), *Geranium sanguineum* (1); травяной ярус лесов с доминированием аборигенных видов – *Allium ursinum* (1), *Equisetum telmateia* (1), *Matteuccia struthiopteris* (1), *Oplismenus undulatifolium* (1); чужеродного – *Duchesnea indica* (1); сообщества залежей, пустырей, местообитаний с отсутствием почвенного покрова, обезлесенных участков с доминированием аборигенных видов – *Botriochloa ischaemum* (3), *Calamagrostis epigeios* (3), *Cynanchum acutum* (1), *Echinochloa crus-galli* (1), *Echium vulgare* (1), *Glycyrrhiza glabra* (1), *Medicago falcata* (5), *Melilotus officinalis* (1), *Trifolium arvense* (1), *Trifolium pratense* (1), *Rubus caesius* (5), *Setaria viridis* (1), *Sisymbrium loeselii* (1); чужеродных – *Ambrosia artemisiifolia* (5), *Asclepias syriaca* (2), *Bidens frondosa* (1), *Helianthus tuberosus* (1), *Impatiens glandulifera* (1), *Parthenocissus quinquefolia* (2), *Paspalum thunbergii* (1), *Silfium perfoliatum* (1), *Solidago canadensis* (6), *Xanthium albinum* (1); макрофитобентос горизонта фотофильной растительности сублиторали Черного моря с доминированием *Ericaria bosporica* и *Gongolaria barbata* (*Cystoseira sensu lato*) (3) и Азовского моря с доминированием *Zostera noltei* и *Z. marina* (4). Как видно, воздействие нескольких доминантов на видовое богатство сообществ было изучено на нескольких участках: *Solidago canadensis* – на шести; *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *Botriochloa ischaemum*, *Rubus caesius*, *Medicago falcata* и *Ambrosia artemisiifolia* – на пяти; *Zostera noltei* и *Z. marina* – на четырех; *Ericaria bosporica* и *Gongolaria barbata* – на трех; *Asclepias syriaca* и *Parthenocissus quinquefolia* – на двух. Это позволило нам оценить воздействие определенных доминантов на растительные сообщества разных местообитаний.

В пределах каждого из участков сообществ было заложено по 25–30 площадок размером 0.5 × 0.5 м. Часть площадок была заложена регулярным спо-

собом в виде одной или двух трансект, включающих по 10 площадок; другие – сериями по 5–10 штук на участок. Во втором случае выбирали варианты сообществ с высоким и низким проективным покрытием доминирующих видов, которое оценивали визуально. С каждой площадки была отобрана проба надземной биомассы. Для каждой из них были определены: 1) сырая биомасса в целом ( $W$ ), биомасса доминирующего вида ( $W_d$ ) и сопутствующих видов ( $W_s$ ); 2) число сопутствующих видов ( $S_s$ ); 3) степень доминирования ( $D = W_d/W$ ). Кроме того, для каждой серии проб определяли общее число сопутствующих видов ( $N'_s$ ). Для проб макрофитобентоса показатель  $W_d$  отражал совместную биомассу *Ericaria bosporica* и *Gongolaria barbata*, так же как *Zostera noltei* и *Z. marina*. Кроме того, поскольку цистозиры (*Cystoseira sensu lato*) и зоостеры могут оказывать как отрицательное (конкуренция), так и положительное (как субстрат) воздействие на другие виды, соотношение между биомассой и числом сопутствующих видов анализировали только для макроводорослей эпицитов (т.е. без учета эпифитов). Общее число изученных участков сообществ составило 76, отобранных и обработанных проб – 2165. Среди них 69 участков наземных и 7 морских сообществ.

Номенклатура сосудистых растений дана по А.С. Зернову (2006), макроводорослей – основана на глобальной таксономической базе данных и номенклатуре водорослей AlgaeBase (<https://www.algaebase.org/>).

#### Методы анализа фактического материала

Для каждого участка сообщества сформировали группы из пяти проб с наименьшим участием доминанта (LD) и для каждой из этих групп определили суммарную биомассу сопутствующих видов. Сформировали группы проб с наиболее высоким участием этого вида (HD), в которых суммарная надземная биомасса сопутствующих видов примерно соответствовала значениям этой характеристики в группах проб с низким его участием. Сопоставили среднее ( $S_s$ ) и общее ( $N_s$ ) число сопутствующих видов в группах проб с LD и HD.

Мы предположили, что в случае, если энергетическая гипотеза является основным механизмом воздействия доминантов на видовое богатство растительных сообществ, следует ожидать: 1) число сопутствующих видов ( $N_s$ ), выявленных в группах проб с LD, будет статистически незначимо отличаться от числа таких видов, выявленных в группах проб с HD; 2) число участков сообществ с более высокими и более низкими значениями  $N_s$  в группах проб с LD, чем в группах проб с HD, должно быть примерно одинаковым. Соотношение числа видов, обнаруженных ( $N_s$ ) и необнару-

**Таблица 1.** Характеристика среднего видового богатства и общего числа видов в группах проб биомассы с разным участием доминантов, отобранных в растительных сообществах разных типов

Сообщества	$m$	Низкое участие доминанта (LD)					Высокое участие доминанта (HD)				
		$n_1$	$D$	$W_s$	$S_s$	$N_s$	$n_2$	$D$	$W_s$	$S_s$	$N_s$
NAT	22	5	0.31	828.5	13.4/22/17	27.0/10/4	8–20	0.77	828	9.3/0/0	28.3/12/5
DISTa	26	5	0.24	1206	9.9/25/21	21.6/13/5	9–20	0.77	1201	6.1/1/0	21.0/8/3
DISTex	21	5	0.32	1367	9.3/20/14	18.5/6/2	10–21	0.82	1369	6.0/1/0	20.1/14/5
BENT	7	5	0.57	625	5/7/1	8.4/0/0	11–25	0.92	624	4.2/0/0	10.7/7/2

**Примечание.**  $m$  – число изученных участков сообществ разных типов;  $n_1$  и  $n_2$  – число проб в группах;  $D$  – средняя для участков степень доминирования в группах проб биомассы с низким (LD) и с высоким (HD) участием доминирующего вида;  $W_s$  – средняя для участков суммарная биомасса сопутствующих видов в группах проб с LD и с HD (в граммах на 0.25 м<sup>2</sup>). Параметры  $S_s$  и  $N_s'$  характеризуются: средними значениями для участков/числом участков с более высокими значениями этих характеристик в группах проб с LD или с HD/числом участков с достоверно ( $P < 0.05$ ) более высокими значениями этих характеристик в группах проб с LD или HD. Сообщества: NAT – наземные природные, DISTa – антропогенных местообитаний с доминированием аборигенных видов, DISTex – такие же с доминированием чужеродных видов, BENT – макрофитобентос верхней сублиторали Черного и Азовского морей.

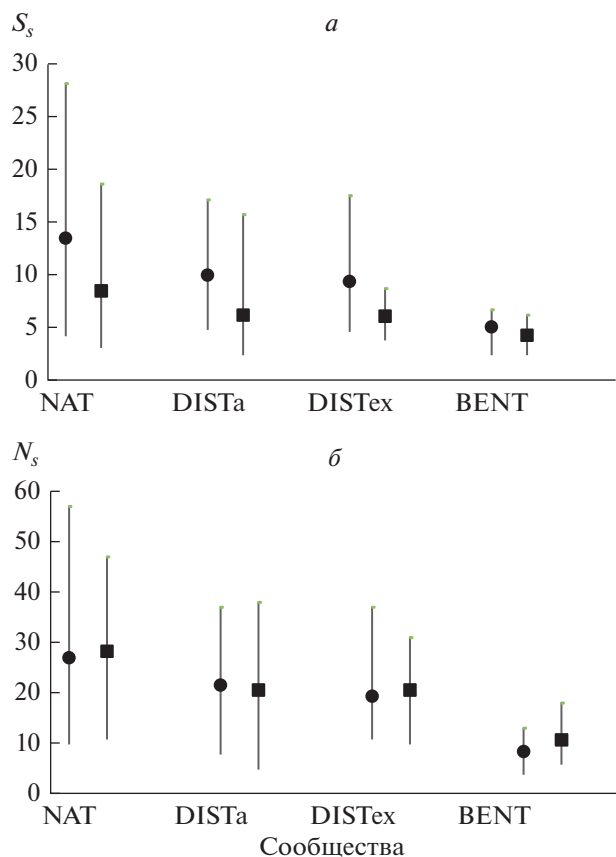
женных ( $N_s' - N_s$ ) в пробах с LD, отобранных с определенных участков сообществ, рассматривали как ожидаемое для проб с HD, отобранных с тех же участков. Статистическую значимость различий этих соотношений оценивали с использованием критерия  $\chi^2$ . Этот же критерий использовали для оценки статистической значимости отклонения соотношения между числом участков сообществ с более высокими и более низкими значениями  $N_s$  в группах проб с LD и HD от 1 : 1. Разницу средних значений  $S_s$  в группах проб с LD и HD оценивали с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Информация о среднем числе сопутствующих видов растений в отдельных пробах ( $S_s$ ) и общем числе таких видов в их группах ( $N_s$ ) для участков сообществ разных типов (NAT, DISTa, DISTex и BENT) представлена в табл. 1 и на рис. 1–3. Группы проб сформированы на основе двух признаков: 1) существенно разное участие доминанта (наиболее низкое – LD, наиболее высокое – HD); 2) примерно равная суммарная (для групп проб) наземная биомасса сопутствующих видов растений, благодаря разному числу проб в группах. Группы проб с LD, отобранные с участков наземных сообществ (средние для типов сообществ значения  $D$  меньше 0.32), состояли из пяти проб, с HD ( $D$  более 0.77) – из 8–21 пробы (табл. 1). Как видно из табл. 1, а также рис. 1а и 2а, среднее число сопутствующих видов ( $S_s$ ) в пробах с LD, отобранных с участков наземных сообществ (NAT, DISTa, DISTex), в среднем и в подавляющем большинстве случаев (в 67 из 69) выше, чем в пробах с HD. На 52 участках эта разница является статистически значимой (табл. 1, рис. 2а). Однако об-

щее число видов ( $N_s$ ) в группах проб с LD и HD отличается разнонаправленно (табл. 1, рис. 1б, 3а). В целом из 69 изученных участков наземных сообществ на шести участках в группах проб с HD обнаружено такое же число видов, как и в группах проб с LD, на 29 участках – меньшее число видов, на 34 участках – большее (соотношение статистически не значимо отличается от 1 : 1,  $\chi^2 = 0.397$ ) (рис. 3а).

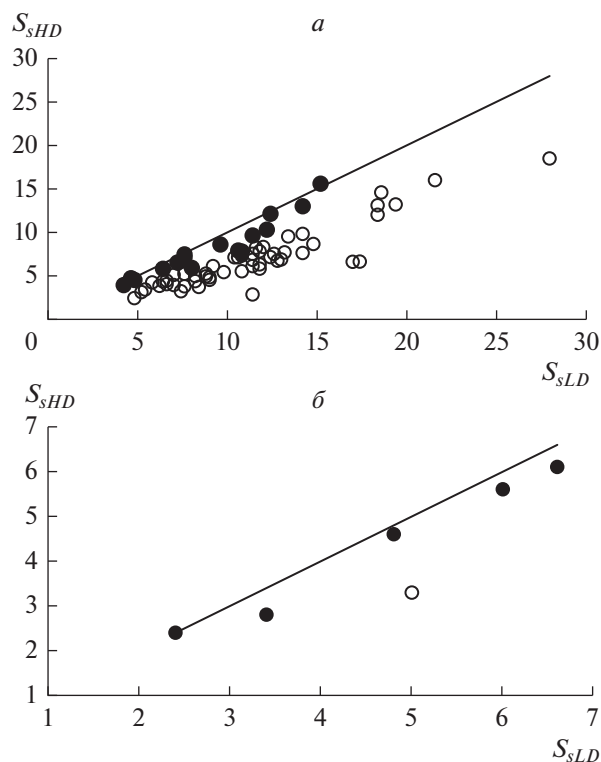
Значимо меньшее число видов ( $N_s$ ) в группах проб с HD, чем в соответствующих им по суммарной биомассе группах проб с LD, выявлено на 11 участках (табл. 1, рис. 3а). В том числе на трех участках с доминированием *Rubus caesius* (DISTa), по одному – с доминированием *Allium ursinum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Equisetum telmateia* и *Trifolium gymnocaulon* (NAT), *Glycyrrhiza glabra* и *Trifolium arvense* (DISTa), а также *Asclepias syriaca* и *Solidago canadensis* (DISTex). Обратная ситуация (т.е. число видов в группах проб с HD значимо выше, чем в группах проб с LD) выявлена на тринадцати участках: на двух участках с доминированием *Calamagrostis arundinacea* (NAT), на одном – с доминированием *Brachypodium pinnatum* (NAT), на двух – с *Botriochloa ischaemum* (NAT, DISTa), на трех – с *Ambrosia artemisiifolia* (DISTex), по одному – с *Echium vulgare*, *Sisymbrium loeselii*, *Bidens frondosa* и *Solidago canadensis* (DISTa, DISTex). При этом из шести изученных участков сообществ с доминированием *Solidago canadensis* на одном из них значение  $N_s$  было значимо выше, а на другом значимо ниже в группах проб с LD, чем в группах проб с HD (табл. 2). Сходная ситуация выявлена на участках с доминированием *Calamagrostis arundinacea*: на одном из пяти участков значение  $N_s$  было значимо выше в группах проб с LD, на двух – в группах проб с HD. Напротив, иная ситуация была обнаружена на участках с доминированием *Ru-*



**Рис. 1.** Среднее ( $S_s$ ) и общее ( $N_s$ ) число видов в группах проб с относительно низким (LD) и относительно высоким (HD) участием доминирующих видов, отобранных в наземных растительных сообществах Западного Кавказа и Предкавказья и макрофитобентосе Черного и Азовского морей. Показаны средние, минимальные и максимальные значения  $S_s$  (а) и  $N_s$  (б) для участков сообществ разных типов. Черные кружки – средние значения  $S_s$  и  $N_s$  для групп проб с LD, черные квадраты – для групп проб с HD. NAT – наземные природные сообщества, DISTa – сообщества антропогенных местообитаний с доминированием аборигенных видов, DISTex – такие же сообщества с доминированием чужеродных видов, BENT – макрофитобентос.

*bus caesi*: значение  $N_s$  было значимо выше в группах проб с LD, чем с HD, на трех из пяти участков.

Информация о видовом богатстве эпилитных макроводорослей в группах проб с LD и HD, отобранных с участков донных морских сообществ Черного и Азовского морей, представлена в табл. 1 и на рис. 1–3. Группы проб с LD состояли из пяти проб, с HD – из 11–25. Из табл. 1 и рис. 1 видно, что среднее число видов в пробах с LD несколько выше, а общее число видов в них немного ниже, чем в группах проб с HD. На всех участках группы проб с LD характеризуются более высокими значениями  $S_s$  и более низкими значениями  $N_s$ , чем

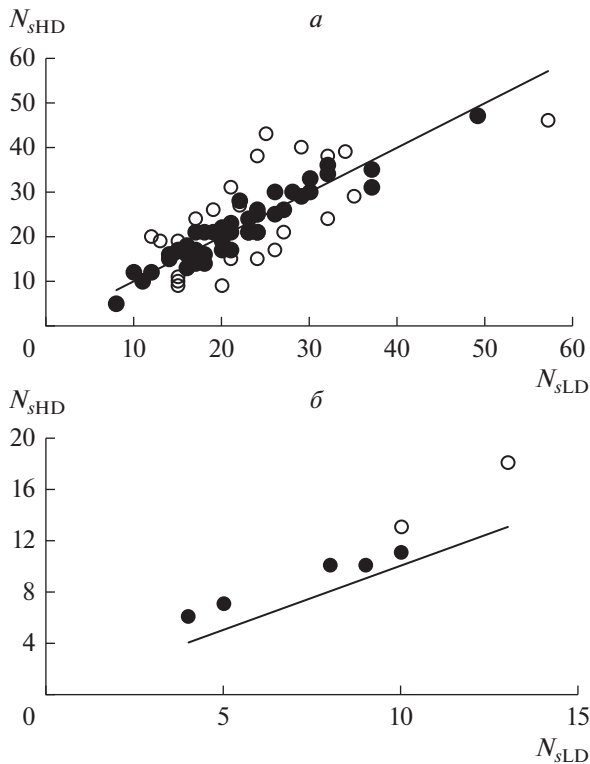


**Рис. 2.** Отклонение среднего видового богатства ( $S_s$ ) в группах проб с высоким уровнем доминирования ( $S_{sHD}$ ) от значений данной характеристики в соответствующих им по суммарной биомассе группах проб с низким уровнем доминирования ( $S_{sLD}$ ). Прямая линия построена в соответствии с равенством  $S_{sHD} = S_{sLD}$ . Участки сообществ со значимо ( $P < 0.05$ ) более высокими или низкими значениями этой характеристики в группах проб с HD, чем в группах проб с LD, обозначены белыми кружками, незначимо – черными. а – наземные растительные сообщества Западного Кавказа и Предкавказья, б – макрофитобентос Черного и Азовского морей.

группы проб с HD (табл. 1, рис. 2б, 3б). При этом значения  $S_s$  значимо более высокие в группе проб с LD, чем с HD, выявлены только на одном из участков макрофитобентоса с доминированием цистозир. Значения  $N_s$  значимо более низкие в группе проб с LD, чем с HD, выявлены на двух участках – по одному с доминированием цистозир и зостер.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, мы сопоставили биомассу и число сопутствующих видов на 76 участках растительных сообществ разных типов (наземных нелесных и донных морских) с доминированием видов разной систематической принадлежности и разного происхождения. Как следует из полученных результатов, рост участия доминантов ведет к существенному снижению числа сопутствующих ви-



**Рис. 3.** Отклонение общего числа видов ( $N_s$ ) в группах проб с высоким уровнем доминирования ( $N_{sHD}$ ) от значений данной характеристики в соответствующих им по суммарной биомассе группах проб с низким уровнем доминирования ( $N_{sLD}$ ). Прямая линия построена в соответствии с равенством  $N_{sHD} = N_{sLD}$ . Участки сообществ со значимо ( $P < 0.05$ ) более высокими или низкими значениями этой характеристики в группах проб с HD, чем в группах проб с LD, обозначены белыми кружками, незначимо – черными. *a* – наземные растительные сообщества Западного Кавказа и Предкавказья, *b* – макрофитобентос Черного и Азовского морей.

дов на небольших участках наземных сообществ, но не оказывает значимого влияния на видовое богатство донных морских сообществ. При этом как в наземных, так и в морских сообществах сходная биомасса сопутствующих видов, отобранная на участках с высоким и низким участием доминантов, включает преимущественно сходное число таких видов (разница статистически незначима). Признаки избирательного вытеснения доминантами сопутствующих видов (их число в группах проб с HD значимо ниже, чем в группах проб с LD) обнаружены только на 16% от 69 изученных наземных участков и ни на одном из семи морских сообществ. На некоторых из участков, где такие признаки были обнаружены, доминируют виды, способные формировать высокие и густые заросли, предположительно малоприспособленные для произрастания неустойчивых к затенению растений (*Equisetum telmateia*, *Glycyrrhiza glabra*, *Asclepias*

*syriaca* и *Solidago canadensis*). Кроме того, высказано предположение, что *Solidago canadensis* способен выделять в среду дитерпеноиды, которые ингибируют рост семян других видов (Weber, 2000; Виноградова и др., 2009). Однако обратим внимание на то, что для изучения *Asclepias syriaca* было использовано два участка, а *Solidago canadensis* – шесть. При этом только на одном из участков с доминированием ваточника, так же как и золотарника, значение  $N_s$  было значимо выше в группах проб с LD, чем в группах проб с HD. Как указывалось выше, аналогичная ситуация была выявлена на пяти участках с доминированием *Calamagrostis arundinacea*. Возможно, воздействие одних и тех же доминантов может иметь разные последствия в разных сообществах (Hejda et al., 2017; Vítková et al., 2017). Однако нельзя исключить предположение, что отдельные случаи более высокого видового богатства групп проб с LD, чем групп проб с HD, так же как отдельные случаи обратной ситуации, могут быть связаны со случайными процессами.

Поскольку в качестве объектов исследования использовано значительное число участков сообществ существенно разных типов местообитаний, полученный нами результат позволяет рассматривать гипотезу Райта (Wright, 1983) как очень важный и широко распространенный механизм воздействия доминантов на видовое богатство, по крайней мере не лесных растительных сообществ. С другой стороны, это может означать, что доминанты, способные избирательно воздействовать на другие виды, скорее всего, не имеют широкого распространения в растительном покрове. Соответственно, рост участия доминантов в большинстве случаев может вызвать полное исчезновение некоторых других видов только на относительно небольших участках растительного покрова. Причем, как следует из наших данных, это в равной мере касается как аборигенных, так и чужеродных доминантов. Такой результат можно считать неожиданным, поскольку из-за длительного периода совместного сосуществования (сопряженной эволюции) местных видов с местными доминантами они должны быть к ним более устойчивы, чем к чужеродным (Работнов, 1983; Meiners et al., 2001; Hejda et al., 2017; Blackburn et al., 2019). Однако аргументы в пользу такого представления не были найдены и некоторыми другими авторами (Houlahan, Findlay, 2004; Gaertner et al., 2009; Powell et al., 2011, 2013; Веселкин, Дубровин, 2019; Czarniecka-Wiera et al., 2019; Hejda et al., 2021). В частности, в обзоре Гертнер с соавторами (Gaertner et al., 2009) и Пауэлл с соавторами (Powell et al., 2011) показано, что хотя чужеродные доминанты часто сильнее снижают видовое богатство на небольших участках ценозов, чем аборигенные, сила этого эффекта ослабевает по мере увеличения пространствен-

**Таблица 2.** Характеристика среднего видового богатства и общего числа видов в группах проб биомассы с разным участием *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus caesius* и *Solidago canadensis*

№	$N'_s$	Низкое участие доминанта (LD)					Высокое участие доминанта (HD)					
		$n$	$D$	$W_s$	$S_s$	$N_s$	$n$	$D$	$W_s$	$S_s$	$N_s$	$\chi^2$
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (NAT)												
1	38	5	0.25	2683	10.6	22	18	0.77	2685	7.1	28	4.89 <sup>1</sup>
2	42	5	0.15	1567	14.8	32	20	0.73	1563	8.7	36	3.11
3	42	5	0.24	1222	18.4	30	19	0.74	1222	12.0	33	1.27
4	73	5	0.13	1128	21.6	57	14	0.67	1126	16.0	46	7.11 <sup>2</sup>
5	55	5	0.22	707.6	18.6	29	12	0.78	709.2	14.6	40	11.09 <sup>3</sup>
<i>Rubus caesius</i> (DISTa)												
1	27	5	0.23	1426	9.0	20	10	0.78	1424	4.5	9	20.17 <sup>3</sup>
2	32	5	0.16	785	11.4	26	18	0.77	787.4	2.8	17	10.16 <sup>2</sup>
3	34	5	0.17	1446	7.6	18	17	0.69	1440	3.8	21	1.12
4	31	5	0.21	528	6.4	18	9	0.65	524	4.3	16	0.52
5	29	5	0.14	610	9.0	24	10	0.62	608	4.8	15	11.19 <sup>3</sup>
<i>Solidago canadensis</i> (DISTex)												
1	31	5	0.56	1089	12.0	20	11	0.83	1101	8.3	22	0.63
2	33	5	0.46	1042	11.4	24	18	0.87	1042	6.1	25	0.17
3	17	5	0.36	806.6	6.4	15	17	0.83	806.2	5.8	17	2.27
4	30	5	0.26	1075	11.4	22	14	0.85	1083	8.1	27	9.26 <sup>2</sup>
5	33	5	0.38	857.8	11.8	27	14	0.85	855.8	5.8	21	7.33 <sup>2</sup>
6	22	5	0.34	1009	9.8	16	14	0.86	1002	5.4	13	1.69

**Примечание.** № – номер участка;  $n$  – число проб в группах;  $D$  – средняя для пробы степень доминирования;  $W_s$  – суммарная биомасса сопутствующих видов в группах проб в граммах;  $S_s$  – среднее для пробы число сопутствующих видов;  $N'_s$  – общее число сопутствующих видов в сериях проб;  $N_s$  – число сопутствующих видов, обнаруженных в группах проб с разным участием доминанта. Соотношение  $N_s$  и  $(N'_s - N_s)$  в группах проб с высоким участием доминанта ниже или выше, чем в группах проб с низким его участием, причем это различие значимо для: <sup>1</sup> –  $P < 0.05$ , <sup>2</sup> –  $P < 0.01$ , <sup>3</sup> –  $P < 0.001$ .

ного масштаба исследования, а на участках более 25–100 м<sup>2</sup> разница становится практически незаметной.

При этом на трех из пяти участков сообществ с доминированием аборигенного кустарника *Rubus caesius* правомерность энергетической гипотезы не была подтверждена. Это может свидетельствовать о преимущественно избирательном воздействии этого доминанта на другие виды. Ранее такой же результат мы получили путем сопоставления серий проб с доминированием *R. caesius* с сериями модельных ценозов со случайным распределением видов (Акатов и др., 2021). Можно предположить, что плотный полог, образуемый над травяным покровом стелющимися и укореняющимися побегами этого низкого кустарника, существенно снижает освещенность для других растений и механически препятствует их росту вверх. С целью проверить, является ли такой характер воздействия на травянистые растения об-

щим для всех доминантов, образующих полог, мы специально включили в число объектов исследования сообщества с доминированием североамериканского вида *Parthenocissus quinquefolia* (два участка) и аборигенного – *Cynanchum acutum* (один участок). Однако мы не обнаружили на этих участках признаков избирательного вытеснения видов.

Несмотря на то, что результаты анализа серий проб биомассы, отобранных на участках макрофитобентоса, преимущественно не противоречат энергетической гипотезе (на пяти из семи участков разница между значениями  $N_s$  для групп проб с LD и HD статистически незначима), они оказались менее определенными, чем аналогичные результаты по участкам наземных сообществ (на всех изученных участках  $N_s$  в группах проб с HD выше, чем в группах проб с LD). Это может быть связано с двумя причинами. Во-первых, многие виды макроводорослей могут испытывать со сто-

роны доминантов (цистозир и зостер) как отрицательное (конкуренция), так и положительное (защита, субстрат для прикрепления) воздействие. Поэтому в нашем исследовании мы исключили из анализа эпифитные виды. Однако отделение эпифитов от эпилитов, учитывая наличие переходных форм, задача довольно сложная и не имеющая однозначного решения. Во-вторых, бентосные макрофиты Черного и Азовского морей произрастают в довольно суровых условиях среды: относительно низкая соленость и прозрачность воды, неблагоприятный температурный режим, значительное волновое воздействие (Афанасьев и др., 2017). При этом известно, что чем суровее условия произрастания, тем, как правило, слабее негативное влияние доминантов на другие виды, но чаще проявляются положительные взаимоотношения между растениями (Миркин, Намумова, 2012; Онипченко, 2013; Акатов и др., 2018, 2019; Афанасьев, Акатов, 2021). Ранее мы показали, что только половина облигатных эпилитов, обнаруженных на участках макрофитобентоса с доминированием цистозир, характеризуется более высокой встречаемостью на участках с низкой степенью их участия. Остальные эпилиты не показывают особых предпочтений в этом отношении (Афанасьев, Акатов, 2021). Встречаемость большинства видов макроводорослей, обнаруженных в сообществах с доминированием *Z. noltei* и *Z. marina*, также слабо связана с плотностью особей этих морских сосудистых растений (Афанасьев, Акатов, 2021).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Знания о роли межвидовых взаимодействий в организации биологических сообществ важны для формирования осознанного отношения к угрозе сокращения биоразнообразия из-за изменения численности (биомассы, покрытия) определенных видов, особенно доминантов, как аборигенных, так и чужеродных, как в наземных, так и в водных экосистемах (Hillebrand et al., 2008; Hejda et al., 2021, и др.). Наше исследование касается одного из аспектов этой проблемы. Мы показали, что сходная биомасса сопутствующих видов, отобранная на участках растительных сообществ с разным участием доминантов, независимо от их таксономической принадлежности и происхождения, включает преимущественно сходное число таких видов. Этот результат хорошо согласуется с предсказаниями гипотезы Райта (Wright, 1983). Он также свидетельствует о том, что связь между биомассой и числом сопутствующих видов является очень важным механизмом воздействия доминантов на видовое богатство растительных сообществ. Это может означать, что их воздействие на сопутствующие виды носит преимущественно неизбирательный

характер, а соответственно, может стать причиной полного исчезновения некоторых из этих видов только на относительно небольших участках растительного покрова.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 16-04-00228 и № 20-04-00364).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В.В., Чефранов С.Г., 2014. Эффект компенсации плотностью в сообществах деревьев Западного Кавказа // Журн. общ. биологии. Т. 75. № 1. С. 48–61. [Akaton V.V., Chefranov S.G., 2014. Density compensation effect in arboreal communities of the West Caucasus // Biol. Bull. Rev. V. 4. № 5. P. 421–432].
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г., 2018. Связь доминирования и выравненности с продуктивностью и видовым богатством в растительных сообществах разных моделей организации // Экология. № 4. С. 264–274. [Akaton V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G., 2018. The relationship of dominance and evenness with productivity and species richness in plant communities with different organization models // Russ. J. Ecol. V. 49. № 4. P. 296–305].
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г., 2019. Растительные сообщества суровых и благоприятных местообитаний: особенности организации, структура доминирования и ее связь с видовым богатством // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 2. С. 145–160. [Akaton V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G., 2020. Plant communities in harsh and favorable environments: characteristics of their organization, their dominant structure and its relationship to species richness // Biol. Bull. Rev. V. 10. № 3. P. 215–229].
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Афанасьев Д.Ф., Сушкова Е.Г., Чефранов С.Г., 2021. Результат воздействия доминантов на видовое богатство растительных сообществ: упорядоченное или случайное исчезновение видов? // Экология. № 4. С. 243–253. [Akaton V.V., Akatova T.V., Afanasyev D.F., Eskina T.G., Sushkova E.G., Chefranov S.G., 2021. Result of impact of dominants on species richness of plant communities: ordered or random species loss? // Russ. J. Ecol. V. 52. № 4. P. 257–266].
- Афанасьев Д.Ф., Акатов В.В., 2021. Влияние видов *Cystoseira sensu lato* (Fucales: Phaeophyceae) на сообщества макрофитобентоса полуострова Абрау (Чёр-

- ное море) // Океанология. Т. 61. № 2. С. 276–285. [Afanasyev D.F., Akatov V.V., 2021. Effects of biomass of Abrau Peninsula shelf macrophytobenthic communities (Black Sea) // Oceanology. V. 61. № 2. P. 244–253].
- Афанасьев Д.Ф., Камнев А.Н., Сеськова Д.В., Сушкова Е.Г., 2017. Сезонная динамика сообществ морских водорослей с доминированием *Cystoseira crinita* Duby, 1830 (Fucales: Phaeophyceae) в северо-восточной части Черного моря // Биол. моря. Т. 43. № 6. С. 393–402. [Afanasyev D.F., Kamnev A.N., Seskova D.V., Sushkova E.G., 2017. The seasonal dynamics of *Cystoseira crinita* Duby, 1830 (Fucales: Phaeophyceae) – Dominated communities in the Northeastern Black Sea // Russ. J. Mar. Biol. V. 43. № 6. P. 431–441].
- Веселкин Д.В., Дубровин Д.И., 2019. Разнообразие травяного яруса урбанизированных сообществ с доминированием инвазивного *Acer negundo* // Экология. № 5. С. 323–331. [Veselkin D.V., Dubrovin D.I., 2019. Diversity of the grass layer of urbanized communities dominated by invasive *Acer negundo* // Russ. J. Ecol. V. 50. № 5. P. 413–421].
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В., 2009. Черная книга флоры Средней России Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС. 494 с.
- Зернов А.С., 2006. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Т-во науч. изд. КМК. 664 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем. 488 с.
- Онищенко В.Г., 2013. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М.: Красанд. 640 с.
- Работнов Т.А., 1983. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ. 296 с.
- Adler P.B., Seabloom E.W., Borer E.T., Hillebrand H., Hautier Y. et al., 2011. Productivity is a poor predictor of plant species richness // Science. V. 333. P. 1750–1753.
- Afanasyev D., Akatov V., 2021. Influence of *Zostera marina* L. and *Z. noltei* Hornem. (Zosterales: Liliopsida) on the composition, species richness and coenotic diversity of the phytobenthos of the Azov Sea // BIO Web Conf. V. 38. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800001>
- Akatov V.V., Afanasyev D.F., Akatova T.V., Chefranov S.G., Eskina T.G., Sushkova E.G., 2022. Small-scale species richness of plant communities with similar biomass: The influence of habitat types in the context of historical hypothesis (Western Caucasus and Ciscaucasia, Black and Azov Seas, Russia) // Botanica Pacifica. V. 11. № 1. <https://doi.org/10.17581/bp.2022.11106>
- Bartha S., Szentes Sz., Horváth A., Hází J., Zimmermann Z. et al., 2014. Impact of mid-successional dominant species on the diversity and progress of succession in regenerating temperate grasslands // Appl. Veg. Sci. V. 17. № 2. P. 201–213.
- Bhattarai K.R., Vetaas O.R., Grytnes J.A., 2004. Relationship between plant species richness and biomass in an arid sub-alpine grassland of the Central Himalayas, Nepal // Folia Geobot. V. 39. P. 57–71.
- Blackburn T.M., Bellard C., Ricciardi A., 2019. Alien versus native species as drivers of recent extinctions // Front. Ecol. Environ. V. 17. № 4. P. 203–207.
- Callaway R.M., Ridenour W.M., 2004. Novel weapons: a biochemically based hypothesis for invasive success and the evolution of increased competitive ability // Front. Ecol. Environ. V. 2. P. 433–436.
- Cornwell W.K., Grubb P.J., 2003. Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability // Oikos. V. 100. P. 417–428.
- Currie D.J., 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant-species richness // Am. Nat. V. 137. P. 27–40.
- Currie D.J., Paquin V., 1987. Large – scale biogeographical patterns of species richness of trees // Nature. V. 329. P. 326–327.
- Czarniecka-Wiera M., Kacki Z., Chytry M., Palpurina S., 2019. Diversity loss in grasslands due to the increasing dominance of alien and native competitive herbs // Biodivers. Conserv. V. 28. P. 2781–2796.
- Fraser L.H., Pither J., Jentsch A., Sternberg M., Zobel M. et al., 2015. Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness // Science. V. 349. № 6245. P. 302–305.
- Gaertner M., Breyer A.D., Hui C., Richardson D.M., 2009. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis // Prog. Phys. Geogr. V. 33. P. 319–338.
- Garsía L.V., Marañón T., Moreno F., Clemente L., 1993. Above-ground biomass and species richness in a Mediterranean salt march // J. Veg. Sci. V. 4. № 3. P. 417–424.
- Grime J.P., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation // Nature. V. 242. P. 344–347.
- Gross K., Cardinale B.J., 2005. The functional consequences of random vs. ordered species extinctions // Ecol. Lett. V. 8. P. 409–418.
- Hejda M., Štajerová K., Pyšek P., 2017. Dominance has a biogeographical component: Do plants tend to exert stronger impacts in their invaded rather than native range? // J. Biogeogr. V. 44. P. 18–27.
- Hejda M., Sádlo J., Kutlvaš J., Peřík P., Vítková M. et al., 2021. Do invasive alien plants impact the diversity of vegetation more compared to native expansive dominants? // Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI: Sixth International Symposium. Book of abstracts / Eds Dgebuadze Yu.Yu., Krylov A.V., Petrovskiy V.G., Karabanov D.P. Kazan: Buk. P. 88–89.
- Hillebrand H., Bennett D.M., Cadotte M.W., 2008. Consequences of dominance: A review of evenness effects on local and regional ecosystem processes // Ecology. V. 89. № 6. P. 1510–1520.
- Houlahan J.E., Findlay C.S., 2004. Effect of invasive plant species on temperate wetland plant diversity // Conserv. Biol. V. 18. № 4. P. 1132–1138.
- Hurlbert A.H., Stegen J.C., 2014. When should species richness be energy limited, and how would we know? // Ecol. Lett. V. 17. P. 401–413.
- Kaspari M., Yuan M., Lecanne A., 2003. Spatial grain and the causes of regional diversity gradients in ants // Am. Nat. V. 161. № 3. P. 459–477.
- Lanta V., Hyvonen T., Norrdahl K., 2013. Non-native and native shrubs have differing impacts on species diversity and composition of associated plant communities // Plant Ecol. V. 214. № 12. P. 1517–1528.
- Latham R.E., Ricklefs R.E., 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity // Species Diversity in Ecological Communities: Historical and



- Geographical Perspectives / Eds Ricklefs R.E., Schlüter D. Chicago: Chicago Univ. Press. P. 294–315.
- Levine J.M., Vila M., D'Antonio C.M. et al., 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 270. P. 775–781.
- Longino J.T., Colwell R.K., 2011. Density compensation, species composition, and richness of ants on a neotropical elevational gradient // Ecosphere. V. 2. № 3. P. 1–20.
- Meiners S.J., Pickett S.T.A., Cadenasso M.L., 2001. Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land // Ecography. V. 24. P. 633–644.
- Moore D.R.J., Keddy P.A., 1989. The relationship between species richness and standing crop in wetlands: the importance of scale // Vegetatio. V. 79. P. 99–106.
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M., 2011. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales // Am. J. Bot. V. 98. № 3. P. 539–548.
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M., 2013. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships // Science. V. 339. P. 316–318.
- Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P., 2013. Plant invasions and invasibility of plant communities // Vegetation Ecology, 2nd Edition / Eds Maarel E., van der, Chichester J.F. Chichester: Wiley and Sons, Ltd. P. 387–424.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions // Divers. Distrib. V. 6. P. 93–107.
- Ricklefs R.E., Latham R.E., Qian H., 1999. Global patterns of tree species richness in moist forests: Distinguishing ecological influences and historical contingency // Oikos. V. 86. P. 369–373.
- Šímová I., Li Y.M., Storch D., 2013. Relationship between species richness and productivity in plants: The role of sampling effect, heterogeneity and species pool // J. Ecol. V. 101. P. 161–170.
- Solan M., Cardinale B.J., Downing A.L., Engelhardt K.A.M., Ruesink J.L., Srivastava D.S., 2004. Extinction and ecosystem function in the marine benthos // Science. V. 306. P. 1177–1180.
- Srivastava D.S., Lawton J.H., 1998. Why more productive sites have more species: An experimental test of theory using tree-hole communities // Am. Nat. V. 152. P. 510–529.
- Tilman D., 1988. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. (Monographs in Population Biology. V. 26). Princeton: Princeton Univ. Press. 362 p.
- Twist B.A., Kluibenschedl A., Pritchard D., Desmond M.J., D'Archino R., et al., 2020. Biomass and species richness relationships in macroalgal communities that span intertidal and subtidal zones // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 654. P. 67–78.
- Vítková M., Müllerová J., Sádlo J., Pergl J., Pyšek P., 2017. Black locust (*Robinia pseudoacacia*) beloved and despised: A story of an invasive tree in Central Europe // For. Ecol. Manag. V. 384. P. 287–302.
- Waide R.B., Willig M.R., Steiner C.F., Mittelbach G., Gough L. et al., 1999. The relationship between productivity and species richness // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 30. P. 257–300.
- Weber E., 2000. Biological flora of Central Europe: *Solidago altissima* L. // Flora. V. 195. P. 123–134.
- Wright D.H., 1983. Species-energy theory: An extension of species-area theory // Oikos. V. 41. P. 496–506.

## Effect of dominants on species richness of plant communities in the context of the energy hypothesis

V. V. Akatov<sup>a, \*</sup>, T. V. Akatova<sup>b</sup>, D. F. Afanasyev<sup>c</sup>, T. G. Eskina<sup>b</sup>,  
N. M. Sazonets<sup>a</sup>, E. G. Sushkova<sup>c</sup>, and S. G. Chefranov<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Maykop State Technological University  
Pervomaiskaya, 191, Maykop, 385000 Russia

<sup>b</sup>Caucasian State Nature Biosphere Reserve  
Sovetskaya, 187, Maykop, 385000 Russia

<sup>c</sup>Azov-Black Sea Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography  
Beregovaya, 21b, Rostov-on-Don, 344002 Russia

\*e-mail: akatovmgti@mail.ru

We compared the participation of dominants, biomass, and the number of associated species in a series of biomass samples taken from 69 sites of terrestrial plant communities in the Western Caucasus and Ciscaucasia (high and low mountain meadows and steppes, communities of wastelands, old fallows, etc.), as well as seven sites of macrophytobenthos in the upper sublittoral of the Black and Azov Seas. The results showed that an increase in the participation of dominant species leads to a significant decrease in species richness in small areas of terrestrial communities, but does not have a significant effect on it in marine communities. At the same time, both in terrestrial and marine communities, similar biomass of associated species, selected in sites with different participation of dominants, includes a predominantly similar number of such species. This result can be considered as an argument for the validity of Wright's species-energy hypothesis. It also indicates that the relationship between biomass and the number of associated species is the main mechanism for the influence of dominants on the species richness of plant communities. This means that their effect on other species is predominantly indiscriminate. Accordingly, the size of the species pool of community sites with high and low participation of dominants should be approximately the same.

УДК 519.217.2:574.42

## СОВМЕСТНАЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ БРУСНИКИ И ЧЕРНИКИ В ЗАПОВЕДНЫХ ПОСЛЕПОЖАРНЫХ СОСНЯКАХ: РЕТРОСПЕКТИВНЫЙ ПРОГНОЗ В РАМКАХ МАРКОВСКОЙ МОДЕЛИ

© 2022 г. А. А. Маслов<sup>1</sup>, \*, Д. О. Логофет<sup>1, 2</sup><sup>1</sup>Институт лесоведения РАН

Советская, 21, п/о Успенское, Московская обл., 143030 Россия

<sup>2</sup>Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН

Пыжевский пер., 3, Москва, 119017 Россия

\*E-mail: amaslov@ilan.ras.ru

Поступила в редакцию 27.08.2022 г.

После доработки 14.09.2022 г.

Принята к публикации 19.09.2022 г.

Совместная динамика популяций брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) и черники (*V. myrtillus*) после пожаров в сосняках двух типов: заболоченном сосняке-долгомошнике (*Pinetum polytrichosum*) и сухом сосняке-зеленомошнике (*P. vaccinosum*) — на бедных песчаных почвах в зоне смешанных лесов исследована с помощью математической модели. Полевые наблюдения провели в течение 25 лет (1980–2005 гг.) на постоянных трансектах, причем план эксперимента отличался большим размером выборки, 5-летним интервалом между учетами и регистрацией встречаемости видов на площадках 20 × 20 см. В качестве модели наблюдаемой динамики предложена дискретная марковская цепь из четырех состояний: отсутствие обоих видов на площадке, присутствие только брусники, присутствие только черники, совместное присутствие видов. Каждый 5-летний шаг выявляет переходы между любой парой состояний, и мы калибруем переходную матрицу цепи, усредняя частоты переходов за весь период наблюдений для каждого типа леса. Модель стандартным образом предсказывает стационарное распределение состояний площадок в будущем и впервые представляет ретроспективную картину того, как послепожарная сукцессия в ярусе кустарничков началась и продолжалась в прошлом. Показано, что в двух разных сообществах наблюдается одинаковый тренд изменений во времени: доля площадок только с *V. vitis-idaea* увеличивается на ранних стадиях послепожарной сукцессии, достигает локального максимума, а затем снижается. Наоборот, доли площадок только с *V. myrtillus* и площадок с обоими видами постоянно увеличиваются в ходе сукцессии. И в сосняке-долгомошнике, и в сосняке-зеленомошнике стационарное распределение состояний характеризуется максимальным процентом участков с двумя видами, преобладающими над участками только с черникой, которые, в свою очередь, преобладают над участками только с брусникой. Полученные результаты подтверждают возможность устойчивого сосуществования черники и брусники на заключительных стадиях сукцессии с заметным преобладанием черники. Различия между типами леса заключаются, главным образом, в скорости сукцессии: если в заболоченном сосняке-долгомошнике модельное время от начала послепожарной сукцессии в кустарничковом ярусе до выхода на устойчивое (финальное) распределение составляет 30–45 лет, то в сухом сосняке-зеленомошнике оно вдвое больше, 60–90 лет. Кроме того, брусника преобладает на ранних стадиях сукцессии в сосняке-зеленомошнике. Априори не известно, на какой именно стадии сукцессии был начат полевой эксперимент, а ретроспективный метод позволяет восстановить неочевидные ранние фазы сукцессии и привязать период сбора данных к определенному отрезку ее хода.

DOI: 10.31857/S0044459622050062

Настоящая публикация продолжает серию работ по изучению мелкомасштабной динамики популяций вересковых кустарничков — брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) и черники (*V. myrtillus*) (Маслов, Логофет, 2016, 2020; Логофет, Маслов, 2018). В этих работах были построены марковские модели совместной динамики популяций брусники, черники в ходе послепожарной сукцессии в сосняках разными методами и, в частности, методом усреднения частот наблюдавшихся переходов между состояниями площадок (Logofet, Maslov, 2019; Maslov, Logofet, 2020). Построенные модели позволили рассчитать процент площадок

с брусникой и черникой по отдельности, площадок с обоими видами и площадок, ими не занятых, а также процент площадок с брусникой, черникой в классическом понимании динамики популяций (Маслов, Логофет, 2020).

Эти результаты были получены в рамках однородных во времени марковских моделей, и их прогностическая ценность, с точки зрения биолога, заключается в том, что модель дает возможность рассчитать ход динамики или сукцессии вперед на многие годы/десятилетия по не слишком длинному ряду полевых наблюдений. Особую ценность при этом имеют характеристики

равновесного (финального, климаксного) распределения состояний при гипотезе сохранения тех условий среды, которые реализовались за весь период наблюдений.

Вместе с тем любые графики хода сукцессии (или динамики популяций) как результаты расчета марковского процесса своей начальной точкой всегда имеют то состояние системы, которое зафиксировано в момент начала полевых наблюдений. От этой точки строится прогноз в будущее. Как следствие, если период наблюдений приходится на среднюю или позднюю фазу динамики, модельный прогноз не скажет нам ничего о характере более ранних стадий. Возникают два очевидных вопроса: 1) Можно ли сделать ретроспективный прогноз от точки начала фактических наблюдений, рассчитав модельное распределение состояний на более ранних фазах динамики? 2) Возможно ли определить в рамках модели ту стадию (фазу) динамики, на которой находится лес в период фактических наблюдений? Поиск ответов на эти вопросы, а также сравнение хода сукцессии в заболоченном и сухом типе леса составляет содержание настоящей работы.

С математической точки зрения вопрос о возможности прогноза вперед (из настоящего в будущее) или ретроспективного прогноза “из прошлого” в настоящее и будущее решается слишком просто, поскольку фундаментальное свойство однородной модели обеспечивает сходимости к единственному финальному распределению состояний из любого начального распределения — каким бы в прошлом оно ни было.

Поэтому ранее (Logofet, 2019) была предпринята попытка осуществить на основе наших полевых данных *обратный* прогноз, т.е. проекцию из настоящего назад в прошлое. Формально дело сводилось к обращению вспять оси времени, соответствующей инверсии данных наблюдений и осреднению полученных одношаговых переходных матриц марковской цепи (Logofet, 2019). Однако финальное распределение состояний, полученное в результате обратного прогноза и призванное установить начальное распределение в прошлом, лишь качественно подтвердило общее направление хода сукцессии в будущее при том, что количественные различия между прошлым и будущим распределениями оказались чрезвычайно малы (Logofet, 2019, Table 5). Такой результат не мог удовлетворить биолога, так как не соответствовал известным фактам об общем ходе послепожарных сукцессий.

Предлагаемый в настоящей работе ретроспективный метод основан на априорном предположении о распределении состояний в начальный момент сукцессии и неизменности переходной матрицы итоговой модели. Вполне логично предположить, что после пожара распределение состояний площадок исчерпывается 100% площадок, где оба вида отсутствуют. Подобный подход вполне оправдан не только для гарей, но и для любых сукцессий на месте обнаженной почвы или субстрата. Как оказалось, аналогичный при-

ем использован ранее в работах по зарастанию обнаженной почвы в сосняке лишайниковом (Самойлов, Тархова, 1985) и шахтных отвалов (Ваасх et al., 2010).

Положительный ответ на второй вопрос — возможно ли определить с помощью модели конкретную стадию (фазу) динамики, на время которой пришелся период фактических наблюдений, — поможет биологу в интерпретации наблюдаемой картины, понимании характеристик растительности *до* и *после* периода наблюдений в природе, а также добавит информации к принятию решения о продолжении или прекращении этих весьма трудоемких работ.

## 1. ОБЪЕКТЫ И МЕТОД НАБЛЮДЕНИЙ

### 1.1. Объекты

Сосновые леса на бедных песчаных почвах — широко распространенный тип сообществ зоны бореальных лесов (Hytteborn et al., 2005; Рысин, Савельева, 2008). В центре Русской равнины такие леса особенно часто встречаются на территории флювиогляциальных равнин (Огуреева и др., 1996). Полевые исследования проводили на севере Московской области — в заповедных лесных участках Клинского и Талдомского районов (Верхневолжская низменность, зона смешанных лесов). Постоянные пробные площадки размером 50 × 40 м были заложены для изучения сукцессионной динамики в двух типах сосняков на бедной песчаной почве: “сухом” зеленомошнике и заболоченном долгомошнике. Время начала послепожарной сукцессии в сосняке-зеленомошнике — 1894 г. (год сплошного пожара). Время начала послепожарной сукцессии в сосняке-долгомошнике — 1954 г. (год низового пожара средней интенсивности). На момент начала наблюдений (1980 г.) возраст сосняка-зеленомошника составлял 70 лет, сосняка-долгомошника — 60 лет. И в том, и в другом сообществе абсолютными доминантами травяно-кустарничкового яруса были черника и брусника, однако суммарное покрытие двумя этими видами не превышало 30–40%. В мохово-лишайниковом ярусе в сосняке-зеленомошнике доминировали *Pleurozium schreberi* и *Dicranum rugosum*; отдельные пятна формировали лишайники *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*. В сосняке-долгомошнике преобладали *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi* и *Sphagnum girgensohnii*. Подробное описание объектов приведено в недавних публикациях (Маслов, Логофет, 2016, 2020) и в монографии А.А. Маслова (1990).

### 1.2. Метод наблюдений, характер данных

Учеты видов нижних ярусов проводили на постоянных трансектах, состоящих из закрепленных на местности площадок размером 0.2 × 0.2 м; общее число площадок на пробной площади составляло 2000. На площадках отмечали факт при-

**Таблица 1.** Данные шести последовательных учетов в сосняке-долгомошнике и сосняке-зеленомошнике по годам в виде частотных распределений площадок по состояниям:  $\emptyset$  – отсутствие видов, V – черника, W – брусника, VW – оба вида

Состояния	1980	1985	1990	1995	2000	2005
Сосняк-долгомошник						
$\emptyset$	401	350	505	482	321	280
V	580	451	516	524	646	601
W	273	278	246	245	157	175
VW	483	668	515	498	587	655
Число площадок	1737	1747	1782	1749	1711	1711
Сосняк-зеленомошник						
$\emptyset$	1188	917	660	530	401	344
V	133	138	208	280	297	440
W	359	454	511	508	515	469
VW	229	355	424	440	578	538
Число площадок	1909	1864	1803	1758	1791	1791

сутствия укоренившихся побегов трав и кустарничков и присутствие видов мхов. В качестве счетных единиц у черники и брусники выступали парциальные побеги. Отдельно отмечали также наличие на поверхности почвы валежа – стволов и крупных ветвей. Подробнее полевая методика описана в первой публикации по теме (Маслов, Логофет, 2016) и в монографии (Маслов, 1990).

Продолжительность наблюдений на постоянных трансектах составила 25 лет: с 1980 по 2005 год с проведением пересчетов каждые пять лет. Всего имеется шесть учетов, что позволяет отследить изменения на площадках за пять интервалов: 1980 → 1985, 1985 → 1990, 1990 → 1995, 1995 → 2000, 2000 → 2005. За весь период наблюдений общее число описаний площадок в лесу каждого типа составило  $2000 \times 6 = 12\,000$ .

В ходе первичной обработки данных присутствие на площадке черники обозначали буквой V, а брусники – буквой W, и тогда состояние каждой площадки определялось в следующих терминах: 1)  $\emptyset$  – оба вида отсутствуют (такие площадки для краткости называем далее “незанятыми”), 2) V – есть черника, 3) W – есть брусника, 4) VW – присутствуют оба вида. Это позволяет представить общую картину состояния объекта в год учета в виде частотного распределения всех учетных площадок по четырем состояниям, а данные всех шести учетов – в виде таблицы из 4 строк и 6 столбцов (табл. 1).

## 2. МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ И РЕТРОСПЕКТИВНЫЙ АНАЛИЗ

### 2.1. Марковская цепь как модель наблюдаемого процесса

Следуя способу представления данных (раздел 1.2), марковская цепь имеет четыре возможных состояния, обозначенных теми же буквами  $\emptyset$ , V, W и VW, а переменными состояниями модели служат конечные распределения  $x(t)$  вероятностей состоя-

ний цепи в момент наблюдения  $t = 1980, 1985, \dots$  (Маслов, Логофет, 2016).

*Постулат марковости* означает, что распределение вероятностей переходов из любого состояния  $S$  ( $S = \emptyset, V, W, VW$ ) во все остальные целиком определяется текущим состоянием и не зависит от того, каким путем цепь пришла в это состояние. Из априорных биологических представлений (подтвержденных нашими наблюдениями) следует, что за 5 лет в природе возможны все типы переходов между четырьмя перечисленными состояниями и, значит, схему переходов за один шаг модели можно изобразить в виде *полного ориентированного графа (орграфа)*, в котором присутствуют дуги, ведущие из любого узла графа в любой другой, включая тот же самый. На рис. 1 показан полный орграф переходов в сосняке-долгомошнике, причем разными типами линий показан количественный уровень соответствующей частоты перехода из одного состояния в другое, но этот вопрос мы рассмотрим при обсуждении результатов. Аналогичный орграф для сосняка-зеленомошника опубликован ранее (Маслов, Логофет, 2020, рис. 1).

Формально, если распределение вероятностей перехода из некоторого состояния  $S$  ( $S = \emptyset, V, W, VW$ ) в каждое из состояний представлено *стохастическим* вектором-столбцом  $[p_{\emptyset S}, p_{VS}, p_{WS}, p_{VWS}]^T$ , а вероятности самих состояний в текущий момент времени  $t$  – стохастическим вектором-столбцом  $x(t) = [x_{\emptyset}, x_V, x_W, x_{VW}]^T$ , то элементарная формула теории вероятностей дает вероятность состояния  $S$  в следующий момент, равную

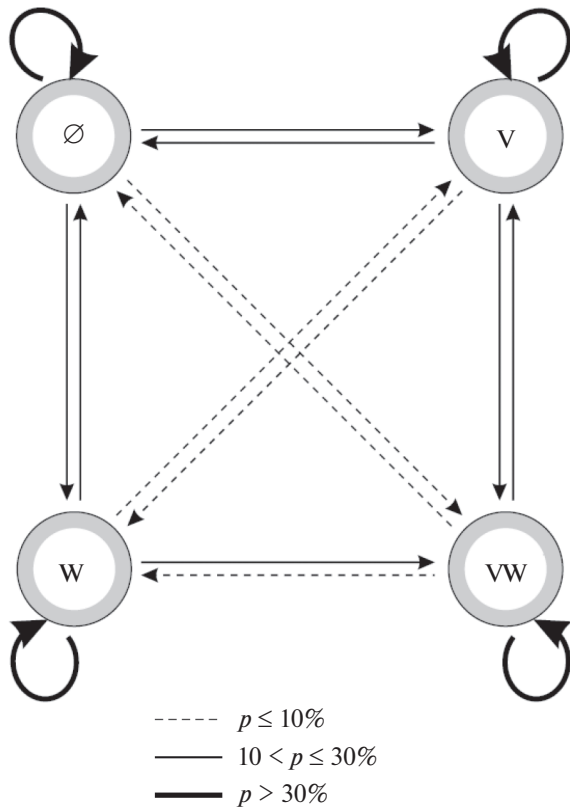
$$x_S(t + \Delta t) = x_{\emptyset}(t)p_{S\emptyset} + x_V(t)p_{SV} + x_W(t)p_{SW} + x_{VW}(t)p_{SVW}, \quad (1)$$

$$S = \emptyset, V, W, VW.$$

Четыре скалярных уравнения (1) можно представить в векторно-матричной форме:

$$x(t + \Delta t) = Px(t), \quad (2)$$

где  $P = [p_{ij}]$  –  $4 \times 4$  матрица переходных вероятностей, или *переходная* матрица марковской цепи.



**Рис. 1.** Полный граф переходов между четырьмя состояниями учетной площадки за один временной шаг  $\Delta t = 5$  согласно данным учетов в сосняке-долгомошнике. Состояния: Ø – оба вида отсутствуют, V – есть *Vaccinium myrtillus*, W – есть *V. vitis-idaea*, VW – присутствуют оба вида. Частоты переходов даны в процентах.

Ее ненулевые элементы  $p_{ij}$  имеют смысл вероятностей перехода из состояния  $j$  в состояние  $i$  за один шаг  $\Delta t = 5$  годам ( $i, j = 1, \dots, 4$ ) и отражают относительную скорость процесса замещения видов на площадках. Из уравнения (2) следует, что

$$x(t) = P^t x(0), \tag{3}$$

если  $p_{ij}$  не изменяются во времени. Количественные значения  $p_{ij}$  определяются в результате калибровки переходной матрицы методом экспертной оценки или по данным наблюдений (см. ниже).

Калиброванная переходная матрица позволяет вычислить такие характеристики модельного процесса, как *стационарное распределение* вероятностей для состояний цепи ( $x^* = [x_1^*, x_2^*, x_3^*, x_4^*]^T$ ), т.е. положительное и нормированное (условием  $x_1^* + x_2^* + x_3^* + x_4^* = 1$  либо 100%) решение уравнения

$$P x^* = x^*. \tag{4}$$

Общеизвестное следствие из классической теоремы Перрона–Фробениуса для неотрицательных матриц (Гантмахер, 1967) обеспечивает *сходимость* динамики  $x(t)$  к  $x^*$  при достаточно

больших значениях  $t$  из любого начального распределения  $x(0)$ , т.е.

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P^t x(0) = x^*.$$

Для оценки длительности хода сукцессии было предложено (Маслов, Логофет, 2016) на каждом шаге по времени оценивать показатель несходства – меру  $\Delta(x(t), x^*)$  отличия текущего распределения  $x(t)$  от стационарного  $x^*$  по Кейфицу (Keyfitz, 1968, p. 47),

$$\Delta(x(t), x^*) = \frac{1}{2} \sum_{j=1}^n |x_j(t) - x_j^*|, \tag{5}$$

где распределения выражены в процентах. Формальными критериями завершения сукцессии принимаем достижение показателя несходства на уровне  $\leq 5\%$  и (в более точном варианте) на уровне  $\leq 1\%$ .

### 2.2. Метод калибровки

Характер имеющихся данных – наличие повторных учетов на постоянных трансектах в сочетании с большим размером выборки – предоставляет (довольно редкую в экологии) возможность вычислить все параметры модели однозначно и достоверно. Параметрами служат 16 переходных вероятностей  $p_{ij}$  из уравнения (2), точнее 12 переходных плюс 4 вероятности  $p_{ij}$  сохранения текущего состояния за один шаг. О вероятностях мы судим по фактической картине переходов и в качестве их значений принимаем частоты состоявшихся событий перехода и сохранения состояния. Тогда четыре калибровочных уравнения (1) удовлетворялись бы автоматически для каждой из пяти пар последовательных учетов (табл. 1), если бы число учтенных площадок оставалась неизменным. Пять получаемых в результате такой калибровки переходных матриц закономерно отличались бы друг от друга, отражая временной тренд в изучаемом процессе и формируя тем самым *неавтономную* (во времени) цепь Маркова, или *неавтономную* модель в более общей терминологии. Однако в нашей ситуации не только число, но и сами учитываемые площадки меняются от учета к учету, и потому задача получить долгосрочный прогноз ставит вопрос об осреднении частот переходов в пяти интервалах между учетами. Временной тренд будет опосредовано учтен в значениях усредненных частот.

### 2.3. Метод осреднения

Наблюдая результаты процессов замещения или совмещения видов на площадках, мы не вникаем в причинные механизмы явления, а полагаем этот процесс *случайным* согласно известному тезису, что случайность есть непознанная закономерность. Тогда частота перехода из одного состояния в другое, зафиксированная в текущем учете, есть результат фактической реализации случайного процесса. Для каждого типа переходов ча-

стоты меняются по годам наблюдений. Логично предположить, что осреднение частот переходов, полученных в разных выборках (интервалах учетов) за весь период наблюдений позволит более точно оценить истинную вероятность перехода из одного состояния в другое (Маслов, Логофет, 2020).

Осреднение частот для каждого перехода из состояния  $j$  в состояние  $i$  проводили по стандартной формуле (Справочник..., 1989, с. 378):

$$\bar{p}_{ij} = \frac{\sum_{l=1}^k n_l(j \rightarrow i)}{\sum_{l=1}^k N_l}, \quad (6)$$

где  $\bar{p}_{ij}$  – средневзвешенное значение частоты за  $k$  учетов,  $N_l$  – объем выборки для учета  $l$ ,  $n_l(j \rightarrow i)$  – число переходов  $j \rightarrow i$ , зарегистрированных в учете  $l$ .

Все виды расчетов (как на этапе подготовки данных, так и в процессе моделирования) выполнены путем автоматизации вычислений в программе MS Excel (версия 2207), включая операции матричной алгебры.

#### 2.4. Ретроспективный прогноз и временная локализация периода наблюдений

Ретроспективный прогноз основан на априорном предположении (или знании) о том, каким является распределение состояний в год начала сукцессии в кустарничковом ярусе –  $t_0$ . В настоящей работе мы принимаем началом послепожарной сукцессии распределение состояний, где все 100% площадок относятся к состоянию  $\emptyset$ , т.е. “незанятым”.

Если начало отсчета времени поместить в год  $t_0$  начала послепожарной сукцессии в кустарничковом ярусе,  $t_0 = 0$ , то год  $t_1$  первого учета окажется неопределенным:  $t_1 = ?$ , а *ретроспективный прогноз* (из прошлого в будущее) будет означать вычисление модельных траекторий  $x(t)$  вплоть до достаточно малой окрестности финального состояния  $x^*$  (см. (5)). Тогда вопрос, как “определить ту стадию (фазу) динамики, на которой находится лес в период фактических наблюдений”, формально сводится к задаче найти значение  $t_1$ . Технически эта задача означает привязку временного периода наблюдений к модельному графику хода сукцессии. Поскольку распределение состояний в природе в конкретный год наблюдений вносит свой вклад случайности в итоговую переходную матрицу  $P$ , для более точной привязки мы предлагаем использовать полную картину распределений, включающую все шесть учетов.

Эта общая картина, т.е. матрица  $6 \times 4$  из табл. 1, сравнивается с последовательными шестерками модельных распределений, т.е. с матрицами  $[x(t), x(t + \Delta), x(t + 2\Delta), x(t + 3\Delta), x(t + 4\Delta), x(t + 5\Delta)]$ , которые составлены из соответствующих векторов-распределений, полученных из уравнения (2), и по-

следовательно сдвигаются на шаг  $\Delta$  в поиске наименьшей разницы. Наименьшая разница отыскивается общеизвестным методом наименьших квадратов.

Полученный для определенного набора из шести шагов модели наименьший квадрат отклонений от фактической матрицы позволяет определить, на какую фазу сукцессии приходится ряд полевых наблюдений.

### 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

#### 3.1. Фактическая картина переходов

Данные о фактических переходах между состояниями площадок за пять интервалов между учетами в сосняке-долгомошнике представлены в табл. 2 в абсолютных числах. Чтобы убрать влияние фактора пространственного исключения и фактора нарушения, в каждом интервале учетов из анализа исключались площадки с живыми и сухостойными стволами деревьев и площадки с наличием валежа. В результате размеры выборки в разных интервалах учетов варьировали от 1711 до 1782.

Из 80 ячеек таблицы только одна, отвечающая за переход  $VW \rightarrow \emptyset$  в интервале 1995  $\rightarrow$  2000, оказалась нулевой, что подтверждает предположение о реализации всех теоретически возможных переходов между состояниями и сохранении текущих состояний за пятилетние интервалы между учетами. Одновременно это свидетельствует о правильном выборе длины временного шага и количества пробных площадок: за каждые 5 лет в сообществе реализовались практически все переходы, что подтверждает полноту орграфа переходов (рис. 1). Аналогичные данные о фактических переходах между состояниями площадок за пять интервалов учетов в сосняке-зеленомошнике опубликованы в предыдущей статье (Маслов, Логофет, 2020).

#### 3.2. Усредненные частоты переходов

Переходная матрица  $P$  для сосняка-долгомошника, вычисленная по данным табл. 2, представлена в табл. 3. Ее элементы (переходные вероятности), найденные как средневзвешенные частоты соответствующих событий по формуле (6), показаны для наглядности в форме процентов. На рис. 1 градации этих же вероятностей показаны разными типами линий. Наибольшие значения (>60%) за пятилетний интервал характерны только для диагональных элементов матрицы – вероятностей сохранения каждого из четырех состояний. Это говорит об относительно медленном ходе сукцессии. Наиболее вероятными переходами в сосняке-долгомошнике являются  $W \rightarrow VW$ ,  $V \rightarrow VW$  и  $\emptyset \rightarrow V$ . Аналогичная матрица усредненных вероятностей переходов для сосняка-зеленомошника опубликована в предыдущей статье (Маслов, Логофет, 2020).

**Таблица 2.** Данные о переходах между состояниями площадок по интервалам учетов  $t \rightarrow t + 5$  в сосняке-долгомошнике за 25 лет наблюдений

Год $t$	Переходы в	Исходящие состояния в год $t$				Итого в год $t + 5$
		∅	V	W	VW	
1980	∅	250	83	19	5	357
	V	51	351	14	48	464
	W	82	16	157	24	279
	VW	18	130	83	406	637
	Итого в год $t$	401	580	273	483	1737
1985	∅	252	89	100	58	499
	V	52	281	31	143	507
	W	34	14	94	93	235
	VW	12	67	53	374	506
	Итого в год $t$	350	451	278	668	1747
1990	∅	356	78	46	20	500
	V	79	324	18	107	528
	W	52	16	125	51	244
	VW	18	98	57	337	510
	Итого в год $t$	505	516	246	515	1782
1995	∅	256	34	31	0	321
	V	151	368	24	111	654
	W	48	6	90	18	162
	VW	27	116	100	369	612
	Итого в год $t$	482	524	245	498	1749
2000	∅	194	70	10	6	280
	V	71	430	11	89	601
	W	40	17	87	31	175
	VW	16	129	49	461	655
	Итого в год $t$	321	646	157	587	1711

**3.3. Стационарное распределение вероятностей состояний и графики сходимости**

В последнем столбце табл. 3 для сосняка-долгомошника показан предельный (равновесный) вектор вероятностей  $x^*$ , полученный как решение уравнения (4) с матрицей  $P$  из табл. 3 и выраженный в процентах. Иными словами, предельным результатом сукцессии — при гипотезе однородности во времени, т.е. сохранении тех условий среды, которые были реализованы за весь период наблюдений, — должно быть распределение состояний, где 11.5% площадок будет занято только брусникой, 32.2% — только черникой, на 36.2% площадок будут присутствовать оба вида, а 20.1% площадок будут существовать без кустарничков.

В табл. 4 для того же сообщества представлены показатели несходства между распределениями в конкретные годы после начала сукцессии и предельным распределением. Видно, что компоненты начального распределения достаточно быстро приближаются к предельным значениям (табл. 4; рис. 2а). Так, через 5 лет после начала послепожарной сукцессии распределение состояний отличается от стационарного на 44.4%, а через 20 лет сукцессии — на 11%. Отличие  $\leq 5\%$  достигается через 30 лет (4.3%), а через 45 лет оно составляет 1%. Важно отметить, что показатель несходства уменьшается на каждом шаге моделирования, что свидетельствует о направленности процесса в це-

лом и в пользу состоятельности калиброванной матрицы из средневзвешенных частот.

Равновесный предельный вектор вероятностей  $x^*$  для сосняка-зеленомошника опубликован ранее (Маслов, Логофет, 2020). В процентах его значения составляют 11.3, 29.1, 15.2, 44.4%, что можно видеть из графика на рис. 2б. Как показал расчет показателей несходства между распределениями состояний в конкретные годы после начала сукцессии в кустарничковом ярусе и равновесием  $x^*$ , отличие  $\leq 5\%$  достигается через 60 лет, а  $\leq 1\%$  — через 90 лет (рис. 2б).

Как следует из рис. 2, и в том, и в другом сообществе в ходе сукцессии возрастает доля площадок только с черникой (V) и доля площадок, где оба вида произрастают совместно (WV). Напротив, доля “незанятых” площадок (∅) быстро снижается. В отличие от монотонного возрастания/убывания для V, WV, ∅, число площадок только с брусникой (W) сначала растет, а затем снижается — кривая имеет локальный максимум.

**3.4. Временная локализация периода наблюдений**

Результаты сравнения матрицы фактических распределений состояний за шесть учетов с последовательными шестерками модельных распределений приведены в табл. 5.

**Таблица 3.** Матрица усредненных вероятностей переходов (за пять интервалов) в сосняке-долгомошнике и ее предельный вектор  $x^*$ 

Куда переход	Исходящие состояния				Предельный вектор $x^*$ , %
	$\emptyset$	V	W	VW	
$\emptyset$	0.6353	0.1303	0.1718	0.0324	20.1
V	0.1962	0.6456	0.0817	0.1810	32.2
W	0.1243	0.0254	0.4612	0.0789	11.5
VW	0.0442	0.1987	0.2853	0.7077	36.2

**Таблица 4.** Показатели несходства между равновесием  $x^*$  и распределениями  $x(t)$  в конкретные годы после начала сукцессии в сосняке-долгомошнике

Время с начала сукцессии, лет	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
Показатель, %	79.9	44.4	28.1	17.6	11.0	6.8	4.3	2.7	1.7	1.0

**Таблица 5.** Отклонения фактической картины шести распределений от последовательных наборов из шести модельных прогнозов в сосняке-долгомошнике в виде “наименьших квадратов” (жирным шрифтом выделено наименьшее значение)

Время $t_1$ с начала сукцессии, лет	0	5	10	15	20	25	30	35
Интервал сукцессии, лет	0–25	5–30	10–35	15–40	20–45	25–50	30–55	35–60
Сумма квадратов отклонений	1.2192	0.3978	0.1449	0.0627	0.0395	<b>0.0360</b>	0.0383	0.0414

Наибольший квадрат отклонений фактической картины от модельного прогноза наблюдается в сосняке-долгомошнике в интервале сукцессии 0–25 лет, т.е. в самом начале. С увеличением времени от начала сукцессии сумма квадратов отклонений между фактической матрицей и модельной уменьшается, достигая минимума для времени  $t_1 = 25$  лет. При дальнейшем увеличении времени различия вновь возрастают. Таким образом, в сосняке-долгомошнике период фактических наблюдений наилучшим образом соответствует модельному распределению состояний в интервале времени 25–50 лет от начала сукцессии в кустарничковом ярусе. Для большей наглядности этот расчетный период полевых наблюдений показан серой заливкой на графиках хода сукцессии (рис. 2).

Аналогичным образом временную привязку периода наблюдений осуществили и в сосняке-зеленомошнике (рис. 2б).

### 3.5. Динамика популяций

Расчет по шагам сходимости начального распределения состояний  $x(0)$  к равновесному состоянию  $x^*$  (рис. 2) позволяет рассчитать и динамику популяций каждого вида отдельно в традиционной для популяционной теории форме. Действительно, если  $V_m$  обозначает число всех площадок с черникой, а  $V_v$  – число всех площадок с брусникой, то на каждом шаге  $V_m = V + WV$ , а  $V_v = W + WV$ .

На рис. 3 представлена динамика популяций брусники, черники по шагам усредненной модели – от условного начала сукцессии до достижения равновесного состояния. Как оказалось, и в сосняке-долгомошнике, и в сосняке-зеленомошнике в равновесном состоянии преобладают пло-

щадки с черникой – в долгомошнике они составляют 68%, в зеленомошнике – 73%. Между типами леса есть и различия. В заболоченном сосняке-долгомошнике роль черники увеличивается быстрее и в результате ее обилие всегда выше, чем у брусники (рис. 3а). В сухом сосняке-зеленомошнике на ранних стадиях быстрее растет встречаемость брусники, и в результате на протяжении первых 40 лет обилие брусники выше, чем у черники. На более поздних стадиях виды меняются местами (рис. 3б), в связи с чем были описаны несколько стадий сукцессии (Маслов, Логофет, 2020).

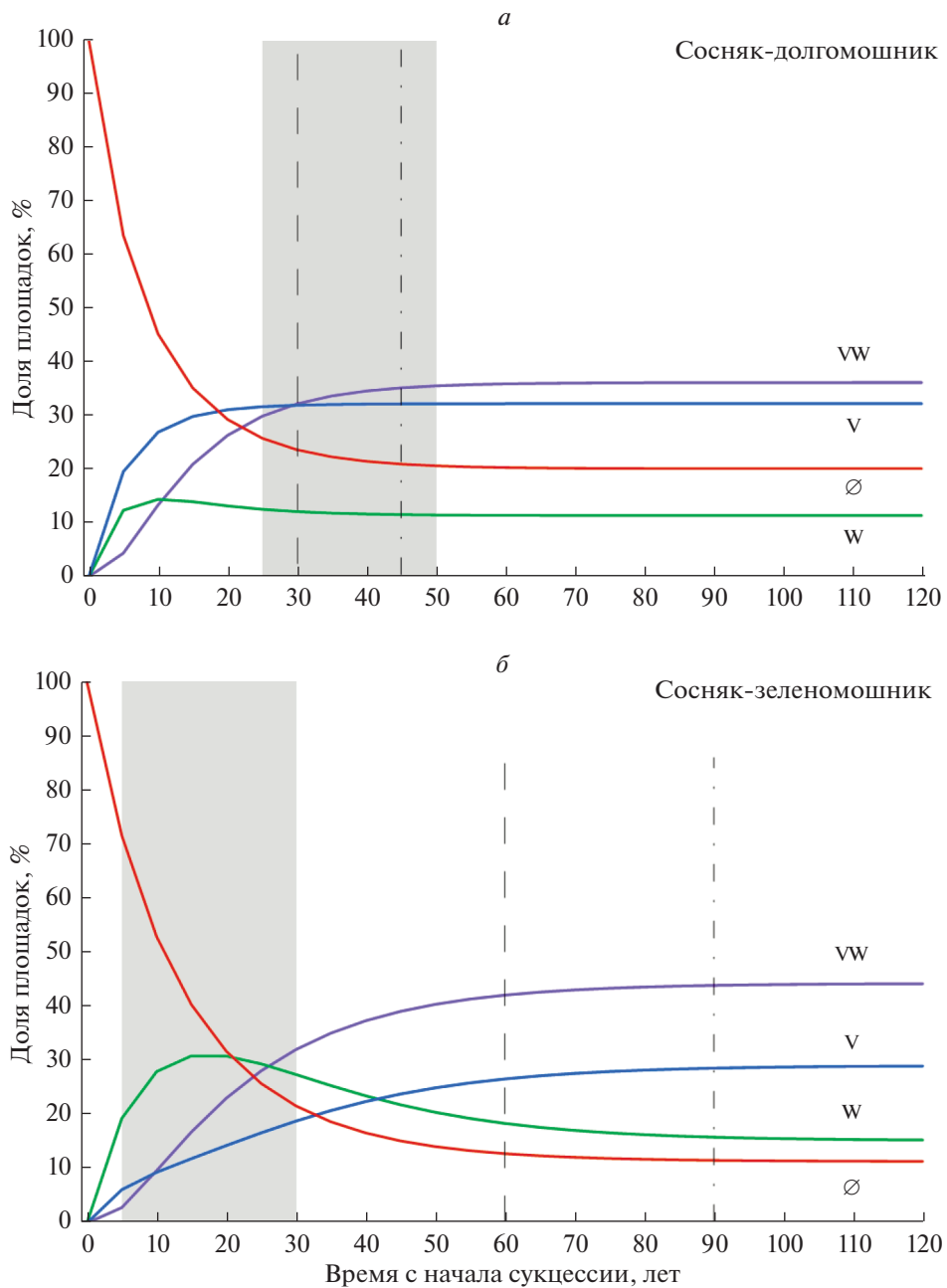
## 4. ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенной работы позволяют дать положительные ответы на оба поставленных вопроса: 1) ретроспективный прогноз динамики (или хода сукцессии) – из прошлого через период наблюдений в природе в будущее – возможен с помощью однородной марковской модели; 2) с помощью модели можно определить ту стадию (фазу) сукцессии, на время которой пришелся период фактических наблюдений.

### 4.1. Важность ретроспективы

Главным условием для прогноза “в прошлое” по данным марковской модели является биологически обоснованное определение начального состояния системы, т.е. распределения состояний в момент начала динамики. Такое распределение достаточно очевидно, когда речь идет о первичных сукцессиях на лишенных растительности участках (Денисенко и др., 1996; Vaasch et al., 2010) или о вторичных сукцессиях на залежах (Korotkov et al., 2001) и сплошных гарях. Распре-





**Рис. 2.** Динамика распределения состояний площадок по пятилетним шагам в усредненной модели от условного начала сукцессии в кустарничковом ярусе до достижения равновесного состояния: *а* – сосняк-долгомошник, *б* – сосняк-зеленомошник. Серой заливкой показан расчетный период полевых наблюдений, вертикальными линиями – моменты времени, когда распределение состояний отличается от стационарного:  $\leq 5\%$  (штриховая линия) и  $\leq 1\%$  (штрих-пунктирная линия). Другие обозначения см. на рис. 1.

деление состояний в этих случаях сводится к 100% площадок, свободных от изучаемых видов растений. Для других типов сукцессии, если распределение состояний в начальный момент не известно, применение ретроспективного анализа в рамках однородной марковской модели оказывается невозможным.

Ретроспективный прогноз динамики позволяет решить проблему оценки общей продолжитель-

ности сукцессии (или процесса динамики) – от начальной фазы до достижения равновесного состояния. Классический расчет модели – вперед от времени наблюдений в природе – не может дать такой оценки, так как зависит от фазы динамики. Наблюдения, проведенные в ранней фазе, дадут существенно большую продолжительность сукцессии, чем наблюдения, проведенные в поздней фазе. В том случае, когда время начала сук-

цессии (например, год пожара) невозможно определить независимым способом, ретроспективный расчет, объединенный с расчетом “вперед”, дает реальный шанс оценить продолжительность всех фаз динамики и общее время сукцессии.

В сосняке-долгомошнике, как показал ретроспективный анализ, время от условного начала сукцессии до начала фактических наблюдений составило 25 лет, а общее время сукцессии от заданного “нуля” (все без кустарничков) до равновесного — 30–45 лет (рис. 2а). Как показала привязка периода наблюдений, учеты в природе пришлось на позднюю фазу сукцессии — последние годы учетов настолько близки к стационарному состоянию, что дальнейшее продолжение трудоемких полевых наблюдений вряд ли имело смысл. В этих условиях ретроспективный прогноз позволил выявить в сосняке-долгомошнике ранние фазы динамики, предсказать которые иными способами было бы невозможно. В частности, оказалось, что график для состояния “только брусника” имеет локальный максимум через 10 лет после начала сукцессии.

Иную картину мы наблюдаем в сосняке-зеленомошнике. Время от условного начала сукцессии (все без кустарничков) до начала фактических наблюдений составило всего 5 лет (рис. 2б), а общее время сукцессии до равновесного состояния — 60–90 лет. Учеты в природе пришлось на начальную фазу динамики популяций кустарничков и периоды существенных изменений в распределении состояний. Согласно модели, в случае продолжения полевых наблюдений еще 30 лет в распределении состояний наблюдались бы важные изменения.

#### 4.2. Оценка общего времени послепожарной сукцессии

При анализе хода сукцессий прогностическая ценность марковских моделей определяется, в первую очередь, верной концептуальной схемой и правильным составлением переходной матрицы (Логофет, 2010). Очевидно, что всеобъемлющая модель сукцессии должна включать все состояния (фазы динамики) — от пионерных до завершающих, при этом разные представления авторов о начальных и конечных фазах сукцессии будут определять и результаты моделирования.

В настоящей работе за перечень состояний мы принимали наличие или отсутствие на учетных площадках побегов брусники и черники (рис. 1) в ходе послепожарной сукцессии. Это заведомо исключает из схемы первые стадии после пожара в незаболоченных сосняках. Согласно литературным данным, на ранних стадиях послепожарной сукцессии в сухих сосняках преобладают лишайники, затем им на смену приходят зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, виды р. *Dicranum*), и лишь на более поздних стадиях преобладают кустарнички (Горшков, 1995; Самойлов, Ипатов, 1995; Коротков, 2002; Маслов, 2002; Nautala et al., 2005).

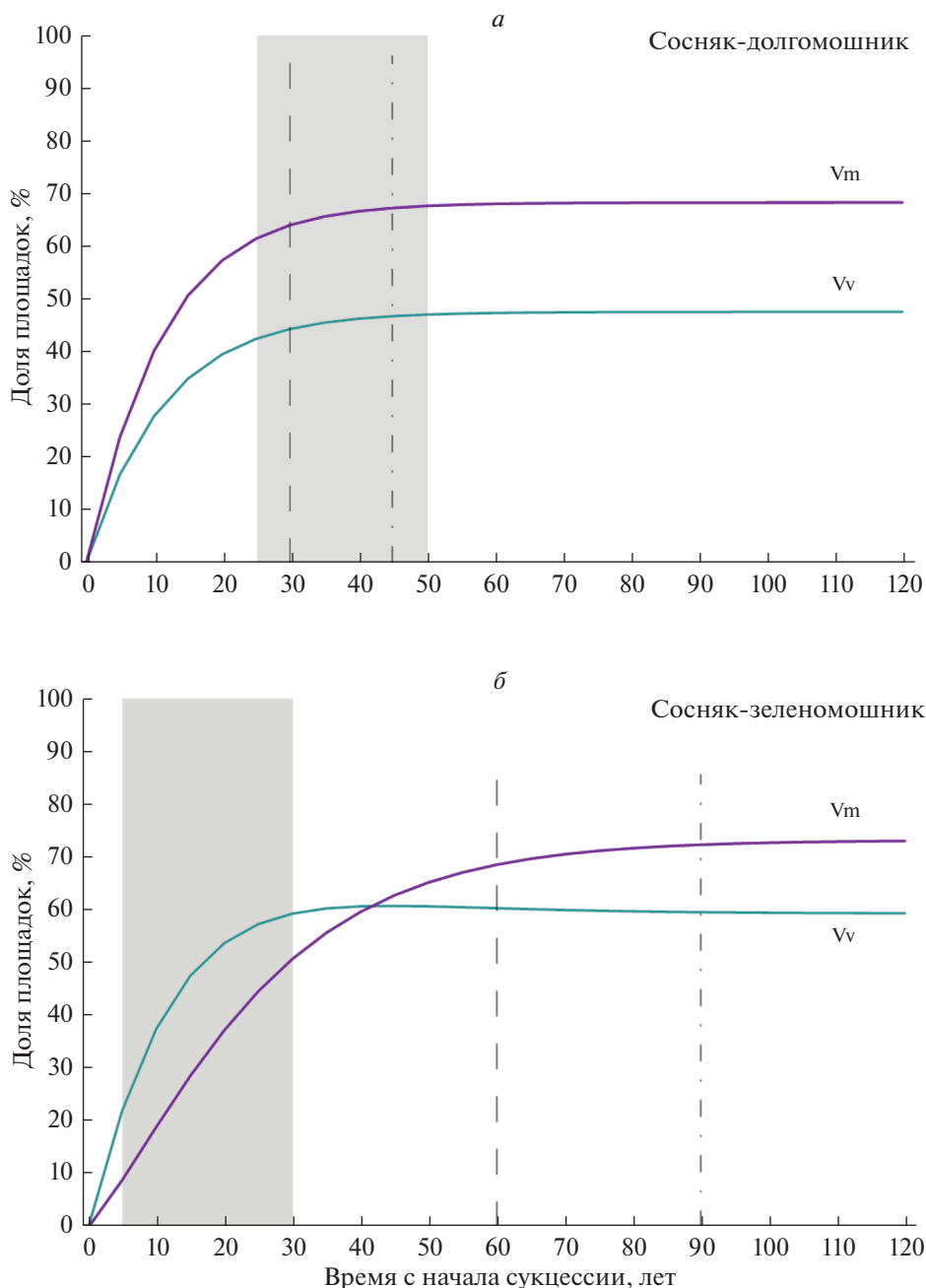
В заболоченном сосняке-долгомошнике расчетное время от начала сукцессии кустарничкового яруса до начала фактических наблюдений составило 25 лет (рис. 2а). Наблюдения были начаты в 1980 г., а низовой пожар (по данным анализа пожарных шрамов на соснах) произошел в 1954 г. (Маслов, 1990). Началом послепожарной сукцессии можно считать 1955 г. Таким образом, интервал от фактического начала сукцессии до начала полевых наблюдений составил точно такие же 25 лет. Совпадение временных интервалов сукцессии (согласно модели и согласно фактическим данным) позволяет сделать важный вывод о том, что кустарнички появляются в заболоченном сосняке-долгомошнике сразу после низового пожара. Похожий эффект очень быстрого роста черники сразу после пожара описан для близкого типа леса в Литве (Marozas et al., 2011).

В сухом сосняке-зеленомошнике расчетное время от условного начала сукцессии кустарничкового яруса до начала фактических наблюдений составило только 5 лет (рис. 2б). Наблюдения были начаты в 1980 г., сплошной пожар произошел в 1894 г. Началом послепожарной сукцессии можно считать 1895 г. Таким образом, интервал от начала сукцессии до начала полевых наблюдений составил 85 лет. Существенное несовпадение временных интервалов сукцессии (согласно модели и согласно фактическим данным) позволяет сделать вывод о том, что в сухом борovém сосняке интервал от фактического начала послепожарной сукцессии до появления брусники, черники (за счет лишайниковых, зеленомошных стадий) составил восемь десятилетий. До достижения равновесного состояния, согласно модели, необходимо еще 60–90 лет. Таким образом, общее время послепожарной сукцессии составляет 140–170 лет (Маслов, Логофет, 2020), но это время рассчитано с привлечением данных, выходящих за рамки модели динамики популяций кустарничков. В лесах Севера, по данным В.В. Горшкова с соавт. (2009), доля черники достоверно увеличивается через 80–100 лет после пожара, тогда как на южной границе распространения изученных нами типов леса (Брянская обл.) кустарнички доминируют уже через 25 лет после пожара (Evstigneev, Korotkov, 2016).

#### 4.3. Сравнение хода сукцессии в сосняках двух типов

Результаты моделирования позволяют подробнее описать этапы послепожарной сукцессии на разных уровнях детализации: а) динамика состояний площадок, отражающих отдельную и совместную встречаемость черники, брусники; б) динамика популяций черники и брусники (Маслов, Логофет, 2020).

По результатам динамики состояний площадок (рис. 2) можно выделить несколько стадий динамики. В заболоченном сосняке-долгомошнике на первой стадии преобладают площадки только с черникой, на втором месте — площадки



**Рис. 3.** Динамика популяций *Vaccinium myrtillus* (Vm) и *V. vitis-idaea* (Vv) по шагам в усредненной модели от начала сукцессии в кустарничковом ярусе до достижения равновесного состояния: а – сосняк-долгомошник, б – сосняк-зеленомошник.  $Vm = V + VW$ ,  $Vv = W + VW$ . Другие обозначения см. на рис. 2.

только с брусникой, на последнем месте – площадки, где оба вида присутствуют вместе. Средняя стадия характеризуется быстрым увеличением роли площадок только с черникой и несколько медленнее – площадок с обоими видами. На заключительной стадии преобладают площадки с двумя видами и только с черникой. В сухом сосняке-зеленомошнике отличие первой стадии – преобладание площадок только с брусникой, тогда

как тенденции средней и заключительных фаз такие же, как в долгомошнике.

Таким образом, результаты моделирования подтверждают тот факт, что между черникой и брусникой в ходе послепожарной сукцессии не происходит конкурентного исключения, хотя экологические ниши видов очень близки (Grime et al., 1988; Макараа, 1999). Напротив, площадки, где оба вида произрастают совместно, преобладают на поздних стадиях сукцессии (рис. 2). На

уровне популяций отдельных видов стационарные состояния (поздние фазы сукцессии) в заболоченном долгомошнике и сухом зеленомошнике практически совпадают: преобладает черника, однако брусники лишь ненамного меньше (рис. 3).

Время послепожарной сукцессии кустарничкового яруса в изученных типах леса существенно различается. В сухом сосняке-зеленомошнике оно составляет 60–90 лет, а в заболоченном долгомошнике только 30–45. Если же выйти за рамки двувидовой модели (с учетом начальных стадий без кустарничков), то общее время сукцессии составит в зеленомошнике 140–170 лет против 30–45 в долгомошнике. Различия в скорости изменений, по всей вероятности, связаны с более медленным накоплением гумуса в сухих условиях зеленомошника по сравнению с заболоченным долгомошником (Маслов, Логофет, 2020).

## 5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование совместной динамики популяций брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) и черники (*V. myrtillus*) с помощью ретроспективного прогноза в рамках марковской модели позволило описать процесс послепожарной сукцессии в двух разных типах сосновых лесов.

Для заболоченного сосняка-долгомошника (*Pinetum polytrichosum*) и сухого сосняка-зеленомошника (*P. vaccinosum*) реализована однородная марковская модель с усредненными вероятностями перехода (Маслов, Логофет, 2020), причем модельные расчеты позволили не только получить прогноз стационарного состояния системы в будущем, но и выполнить ретроспективный анализ хода послепожарной сукцессии в прошлом и оценить длительность сукцессии на основании фактических и модельных данных. Ретроспективный метод основан на априорном предположении о распределении состояний в начальный момент сукцессии и неизменности матрицы переходов. Одновременно предложен оригинальный метод локализации периода сбора данных (полевых наблюдений) относительно хода сукцессии. Показано, что в двух разных сообществах наблюдается одинаковый тренд изменений во времени: на ранних этапах послепожарной сукцессии возрастает и достигает локального максимума доля площадок только с брусничкой, в дальнейшем доля таких площадок снижается. Напротив, доли площадок только с черникой и площадок с присутствием двух видов постоянно увеличиваются в ходе сукцессии. И в сосняке-долгомошнике, и в сосняке-зеленомошнике стационарное распределение состояний характеризуется максимальным процентом площадок с присутствием обоих видов, на втором месте — площадки только с черникой, на третьем — только с брусничкой. Результаты подтверждают возможность устойчивого сосуществования черники и брусники на заключительных стадиях сукцессии с заметным преобладанием черники. Установленные различия между типами леса заключаются, главным образом, в скоростях

сукцессии. В заболоченном сосняке-долгомошнике модельное время от начала послепожарной сукцессии в ярусе кустарничков до достижения устойчивого (финального) состояния составляет 30–45 лет, а в сухом сосняке-зеленомошнике — вдвое больше (60–90). Кроме того, брусничка преобладает на ранних стадиях сукцессии в сосняке-зеленомошнике. Локализация периода наблюдений в природе во времени хода сукцессии позволила восстановить неочевидные ранние фазы сукцессии, когда фактический ряд наблюдений в поле пришелся на средние или поздние стадии.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гантмахер Ф.Р., 1967. Теория матриц. М.: Наука. 576 с.
- Горшков В.В., 1995. Послепожарное восстановление мхово-лишайникового яруса в сосновых лесах Кольского полуострова // Экология. № 3. С. 179–183.
- Горшков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю., 2009. Основные этапы восстановительной динамики северотаежных лесов // Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб.: ВВМ. С. 228–236.
- Денисенко Е.А., Каргополова У.Д., Логофет Д.О., 1996. Первичная сукцессия растительности в техногенном ландшафте лесостепной зоны (марковская модель) // Изв. РАН. Сер. Биол. № 5. С. 542–551.
- Коротков В.Н., 2002. Биоразнообразие растительного покрова при разных типах пожарных нарушений: результаты наблюдений на стационарных пробных площадях в Окском заповеднике // Мониторинг сообществ на гаях и управление пожарами в заповедниках. М.: ВНИИ природы. С. 47–56.
- Логофет Д.О., 2010. Марковские цепи как модели сукцессии: новые перспективы классической парадигмы // Лесоведение. № 2. С. 46–59.
- Логофет Д.О., Маслов А.А., 2018. Анализ мелкомасштабной динамики двух видов-доминантов в сосняке чернично-бруснично-долгомошном. II. Неоднородная марковская цепь и осредненные показатели // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 2. С. 135–147.
- Маслов А.А., 1990. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М.: Наука. 160 с.
- Маслов А.А., 2002. Сукцессионная динамика древостоя и нижних ярусов в послепожарном 100-летнем сосняке лишайниково-зеленомошном // Лесоведение. № 2. С. 23–29.
- Маслов А.А., Логофет Д.О., 2016. Анализ мелкомасштабной динамики двух видов-доминантов в сосняке чернично-бруснично-долгомошном. I. Однородная марковская цепь и показатели цикличности // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 6. С. 423–433.
- Маслов А.А., Логофет Д.О., 2020. Совместная динамика популяций черники и брусники в заповедном

- послепожарном сосняке-зеленомошнике. Модель с осредненными вероятностями перехода // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 4. С. 243–256.
- Огурева Г.Н., Микляева И.М., Сулова Е.Г., Швергунова Л.В., 1996. Растительность Московской области. Пояснительный текст к карте (м-б 1:200 000). М.: Экор. 45 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И., 2008. Сосновые леса России. М.: Т-во науч. изд. КМК. 290 с.
- Самойлов Ю.И., Инатов В.С., 1995. Пирогенные сукцессии напочвенного покрова сухих сосняков на песках // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Биол. № 4. С. 58–67.
- Самойлов Ю.И., Тархова Т.Н., 1985. Анализ сукцессионной мозаики напочвенного покрова с использованием марковских моделей // Бот. журн. Т. 70. № 1. С. 12–21.
- Справочник по прикладной статистике, 1989 / Под ред. Ллойда Э., Ледермана У. Т. 1. М.: Финансы и статистика. 508 с.
- Baasch A., Tischew S., Bruelheide H., 2010. Twelve years of succession on sandy substrates in a post-mining landscape: A Markov chain analysis // Ecol. Appl. V. 20. № 4. P. 1136–1147.
- Evstigneev O.I., Korotkov V.N., 2016. Pine forest succession on sandy ridges within outwash plain (Sandur) in Nerussa-Desna Polesie // Russ. J. Ecosyst. Ecol. V. 1. № 3. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-3-2>
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R., 1988. Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species. L.: Unwin Hyman. 742 p.
- Hautala H., Kuuluvainen T., Hokkanen T.J., Tolvanen A., 2005. Long-term spatial organization of understorey vegetation in boreal *Pinus sylvestris* stands with different fire histories // Community Ecol. V. 6. № 2. P. 119–130.
- Hyttborn H., Maslov A.A., Nazimova D.I., Rysin L.P., 2005. Boreal forests of Eurasia // Coniferous Forests (Ecosystems of the World, V. 6). Amsterdam: Elsevier. P. 23–99.
- Keyfitz N., 1968. Introduction to the Mathematics of Population. Reading: Addison-Wesley. 490 p.
- Korotkov V.N., Logofet D.O., Loreau M., 2001. Succession in mixed boreal forest of Russia: Markov models and non-Markov effects // Ecol. Model. V. 142. № 1–2. P. 25–38.
- Logofet D.O., 2019. Bilberry vs. cowberry in a Scots pine boreal forest. II. Alternate modes of prediction // Ecol. Model. V. 405. P. 43–50.
- Logofet D.O., Maslov A.A., 2019. Bilberry vs. cowberry in a Scots pine boreal forest: Exclusion or coexistence in a post-fire succession? // Ecol. Model. V. 401. P. 134–143.
- Makipaa R., 1999. Response patterns of *Vaccinium myrtillus* and *V. vitis-idaea* along nutrient gradients in boreal forest // J. Veg. Sci. V. 10. № 1. P. 17–26.
- Marozas V., Plausinyte E., Augustaitis A., Kaciulyte A., 2011. Changes of ground vegetation and tree-ring growth after surface fires in Scots pine forests // Acta Biol. Univ. Daugavp. V. 11. P. 156–162.
- Maslov A.A., Logofet D.O., 2020. Bilberry vs. cowberry in a Scots pine boreal forest: III. Another forest, another method, and similar conclusions // Ecol. Model. V. 431. Art. 109193. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109193>

## Joint dynamics of *Vaccinium vitis-idaea* and *V. myrtillus* populations in the protected post-fire pine forests: Retrospective prediction with a Markov model

A. A. Maslov<sup>a, \*</sup> and D. O. Logofet<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup>Institute of Forest Science, RAS  
Sovetskaya, 21, Uspenskoe, Moscow Region, 143030 Russia

<sup>b</sup>Laboratory of Mathematical Ecology, Institute of Atmospheric Physics, RAS  
Pyzhevsky Lane, 3, Moscow, 119017 Russia

\*e-mail: amaslov@ilan.ras.ru

The joint dynamics of cowberry (*Vaccinium vitis-idaea*) and bilberry (*V. myrtillus*) population occurring after fires in two natural Scots pine forests (wet *Polytrichum*-type and semi-xeric *Vaccinium*-type) on poor sandy soils have been studied by means of a mathematical model. The field observations were carried out in the boreo-nemoral zone, the Moscow Region, for 25 years (1980–2005). The experiment design featured a large sample size on permanent transects, a 5-year reexamination interval, and the use of species rooted frequency on small (20 × 20 cm) quadrats. We propose a discrete Markov chain as a model of how the species replace each other on the quadrats. It has the following four states: the both species being absent on the quadrat, one of them being present alone, and the both being present jointly. Every 5-year step reveals transitions between any pair of states, and we calibrate the transition matrix of the chain by averaging the transition frequencies over the whole observation period for each forest type. The model predicts, in a standard way, the steady-state distributions of quadrat states in the future and elucidate retrospectively, for the first time, how the post-fire succession in the dwarf shrubs layer had started and been continuing in the past. Identical trends are shown to occur in changes over time in two different communities: the proportion of quadrats with only *V. vitis-idaea* increases at the early stages of post-fire succession, reaches a local maximum, and decreases after that. On the contrary, the proportions of quadrats with only *V. myrtillus* and those with the both species are permanently increasing in the course of succession. In both the *Polytrichum*-type and the *Vaccinium*-type pine forests, the steady-state distribution of states features the maximal percentage of plots with two species, dominating over those with bilberry alone, which, in turn, dominate over those with cowberry alone. The results confirm that a stable coexistence of bilberry and cowberry is possible at the final stages of succession, with a noticeable predominance of bilberries. The forest types differ mainly in the succession rates: while the model time from the start of post-fire succession in the dwarf shrub layer to reaching a stable (final) distribution is 30–45 years in the wet *Polytrichum*-type pine forest, it is twice as long, 60–90 years, in the semi-xeric *Vaccinium*-type pine forest. In addition, *V. vitis-idaea* dominates the early stages of succession in the *Vaccinium*-type forest. A priori, it is not known at what particular stage of succession the field experiment was started, and the retrospective method we propose allows to restore non-obvious early phases of succession and link the period of data collection to a certain segment of its course.

УДК 630\*5:001.891

## ЧТО ОБЩЕГО МЕЖДУ ЭКОЛОГИЕЙ И ЯДЕРНОЙ ФИЗИКОЙ: МОДЕЛЬ СЛУЧАЙНОЙ МАТРИЦЫ ДЛЯ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ДЕРЕВЬЕВ В НАСАЖДЕНИИ ПО ТАКСАЦИОННЫМ ПОКАЗАТЕЛЯМ

© 2022 г. В. Г. Суховольский<sup>1</sup>, \*, Ю. Д. Иванова<sup>2</sup>, О. В. Тарасова<sup>3</sup><sup>1</sup>Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН  
Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 Россия<sup>2</sup>Институт биофизики СО РАН  
Академгородок, 50/50, Красноярск, 660036 Россия<sup>3</sup>Сибирский федеральный университет  
пр. Свободный, 79, Красноярск, 660041 Россия

\*E-mail: soukhovolsky@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.07.2022 г.

После доработки 20.08.2022 г.

Принята к публикации 06.09.2022 г.

Взаимодействия деревьев в лесу проявляются в уменьшении прироста фитомассы, ослаблении и отпаде части деревьев. Одним из способов выявления характера взаимоотношений деревьев в лесу является изучение текущих функций распределения деревьев в насаждении по высоте и диаметру ствола. При этом для описания используются различные функции: гамма-функция, нормальная и логарифмически нормальная функции, функция Вейбулла и др. Для теоретического обоснования выбора того или иного распределения для описания диаметров и высот деревьев в насаждении в настоящей работе предложено использовать модель гауссового ортогонального ансамбля (Gaussian orthogonal ensemble – GOE), используемого в ядерной физике для описания распределения энергетических уровней атомных ядер и характеризующего взаимодействия в хаотических системах. Показано, что взаимодействия как в атомной ядре, так и в лесном насаждении могут быть описаны общей моделью. Для описания таксационных показателей деревьев введены характеристики обратных высот и диаметров. Модель GOE для лесного насаждения верифицирована по данным таксационных измерений. Показано, что параметры нормированной GOE-модели не зависят от возраста насаждения.

DOI: 10.31857/S0044459622050074

Давно замечено, что разные научные дисциплины в определенной степени “пересекаются” по своим подходам. Перенос концепций между различными областями наук случается достаточно часто и хорошо известен в теории науки. Достаточно вспомнить взаимоотношения между экономико-социальной концепцией народонаселения Мальтуса (Malthus, 1798) и биологической концепцией естественного отбора Дарвина (Darwin, 1859). Такой объект, как осциллятор, используется в классической и квантовой механике, экологии, экономике. Подход, связанный с представлением о распределении ресурса, широко используется в экономике (Pareto, 1896), лингвистике (Zipf, 1949), науковедении (Bredford, 1948), теории эволюции (Yule, 1924).

Чаще всего такое сходство связано с применением общих математических моделей. Однако иногда сходство подходов (даже в сильно различающихся научных дисциплинах) является более глубоким. В настоящей работе рассмотрена воз-

можность переноса концепции взаимодействия объектов из ядерной физики в лесную экологию на примере сопоставления моделей распределения энергетических уровней атомного ядра и распределения деревьев в насаждении по морфологическим параметрам.

Начнем с ядерной физики. В начале 50-х годов прошлого века Вигнером была рассмотрена задача описания свойств сложных атомных ядер с сильными взаимодействиями между компонентами ядра (Wigner, 1951; Вигнер, 1961). В чем заключаются трудности теоретического описания функций распределения энергетических уровней сложных ядер, состоящих из большого числа взаимодействующих протонов и нейтронов и характеризующихся большим числом взаимодействий неизвестных типов? Как известно, для описания квантовой системы необходимо ввести некоторый матричный оператор – гамильтониан, характеризующий энергию системы, который для сложных физических систем, таких как атомные

ядра, можно представить в виде конечномерных матриц (Мета, 2012). Допустимые энергетические уровни системы можно найти, определив собственные значения этого гамильтониана (Зи, 2009). Однако такой подход достаточно сложен: не всегда такой гамильтониан известен, и даже если бы он был из каких-то соображений получен, возникли бы математические трудности с нахождением его собственных значений. Согласно гипотезе, предложенной Вигнером, локальное статистическое распределение энергетических уровней атомного ядра при большом числе различных взаимодействий идентично распределению собственных значений случайных матриц, состоящих из нулей и единиц. В этом случае вместо выбора некоторого гамильтониана можно рассмотреть большие случайные матрицы и изучать распределение собственных значений таких матриц (Wigner, 1951; Dyson, 1962; Дайсон, 1963; Mehta, 2004; Зи, 2009; Мета, 2012). Спектр собственных значений таких случайных матриц можно описать гауссовским ортогональным распределением (Gaussian orthogonal ensemble – GOE) (Dyson, 1962; Stockmann, 2007).

Лесной ценоз как сложную систему можно охарактеризовать через видовой состав и взаимодействия его компонентов – деревьев, кустарников и трав. Определение видовой состава растений в насаждении не является проблемой, но достаточно сложно выявить особенности взаимодействий растений в лесной экосистеме. Эти сложности, в частности, связаны с тем, что большинство процессов взаимодействия происходят медленно. Так, характерные времена взаимодействия деревьев в лесу, проявляющиеся в уменьшении прироста фитомассы, ослаблении и отпаде части деревьев, составляют как минимум десятки лет. Проводить столь продолжительные исследования крайне сложно технически. В связи с этим возникает задача поиска “быстрых” индикаторов взаимодействий компонентов лесных ценозов. Одним из способов выявления характера взаимоотношений деревьев в лесу является изучение текущих функций распределения деревьев в насаждении по высоте и диаметру ствола. При этом для описания используются различные функции: гамма-функция, нормальная и логарифмически нормальная функции, функция Вейбулла и др. (Weibull, 1951; Bailey, Dell, 1973; Ek et al., 1975; Ганина, 1984; Shiver, 1988; Лебков, 1990; Maltamo et al., 1995, 2000; Рыжков, 2000; Kangas, Maltamo, 2000; Zhang et al., 2001, 2003; Li et al., 2002; Cao, 2004; Newton et al., 2004; Zasada, Cieszewski, 2005; Mergani, Sterba, 2006; Nord-Larsen, Cao, 2006; Zhang, Liu, 2006; Palahí et al., 2007; Лебков, Каплина, 2008; Lei, 2008; Fonseca et al., 2009; Stankova, Zlatanov, 2010; Zhang, Lei, 2010; Mateus, Tomé, 2011; Jaworski, Podlaski, 2012; Jin et al., 2013; Poudel, Cao, 2013; Gómez-García et al., 2014; Gorgoso-Varela, Rojo-Alboreca, 2014; Liu et al., 2014; Tsogt, Lin, 2014; Lima et al., 2015; Mehtatalo et al., 2015; Gorgoso-Varela et al., 2016; Lin et al., 2016; Podlaski, 2017; Ozelik et al., 2018; Pogoda et al., 2019; Sharma

et al., 2019). При этом тип функции распределения может изменяться на разных стадиях развития насаждения – от симметричного нормально-го распределения в период от начала интенсивного отпада деревьев до скошенного (skewed) ассиметричного (Laar, Акса, 2007).

Чем, в частности, можно теоретически обосновать выбор того или иного распределения для описания диаметров и высот деревьев в насаждении? Так, известно, что распределение Вейбулла играет значительную роль в ряде прикладных статистических задач, в частности, при исследовании максимально возможных значений (пределов, рекордов) тех или иных показателей, например страховых выплат или потерь из-за коммерческих рисков. Для распределения Вейбулла можно найти аналоги в теории надежности, где этим уравнением описывается распределение времени безотказной работы элементов, времени работы до предельного состояния машин, для описания распределений сроков службы других различных устройств (Острейковский, 2003). Распределение Вейбулла–Гнеденко применяется также в случае построения вероятностных моделей ситуаций, поведение объекта в которых определяется “наиболее слабым звеном” (Гнеденко, 1988). Однако теоретические модели для объяснения функций распределения деревьев не рассматриваются. Обычно выбор функции распределения производится чисто эмпирически – по степени согласия выбранной теоретической функции с таксационными данными (Лебков, 1990).

Отсутствие единой теоретической модели взаимодействий деревьев в насаждении в ходе онтогенеза заставляет рассматривать насаждение как “черный ящик”, в котором большое число частиц (деревьев) взаимодействует между собой неизвестным образом. Сложность описания подобной системы состоит в том, что в ней потенциально могут одновременно реализовываться различные законы взаимодействия компонентов, и неясно, как в этом случае описывать систему с такими взаимодействиями.

Взаимодействия в хаотической системе без указания на тип системы (физической, биологической, экономической и т.п.) описываются теорией случайных матриц (Stockmann, 2007). Используя эту концепцию, в настоящей работе предложена статистическая модель, с помощью которой возможно с высокой точностью описать распределение деревьев в насаждении по высоте и диаметру ствола для различных насаждений в разных возрастах. Используя статистический подход, можно получить полезную информацию относительно взаимодействий в сложной экологической системе в ситуации, когда детальное изучение взаимодействий в экосистеме провести невозможно.

При переносе той или иной концепции в другую научную дисциплину возникают проблемы, связанные с переформулировкой положений концепции на язык новой дисциплины. Поэтому при переносе концепции описания с помощью

случайной матрицы энергетических уровней в ядре атома для описания взаимодействия большого числа деревьев в лесном насаждении необходимо трансформировать энергетические представления и принцип минимума энергии в устойчивой физической системе в экологические характеристики.

В качестве аналога энергетических принципов и гамильтониана для экосистемы нами предлагается использовать принцип минимума гибели компонентов устойчивой сложной экосистемы. Будем предполагать, что наблюдаемость такой системы связана с тем, что риск гибели экосистемы минимален. Тогда при описании лесного насаждения можно рассматривать распределение деревьев в насаждении по высоте и диаметру как эквивалент функции риска гибели. Чем выше риск гибели дерева с определенными таксономическими показателями, тем реже такое дерево будет встречаться в насаждении и тем меньше будет “вклад” такого дерева в функцию распределения по таксономическим характеристикам. Если это предположение окажется корректным, то для описания распределения деревьев по таксационным характеристикам в достаточно большом однородном насаждении с большим числом взаимодействий разных типов можно будет использовать гауссовскую ортогональную функцию (GOE) плотности распределения, аналогичную модели, полученной для атомного ядра (Мета, 2012).

Из каких соображений в ядерной физике получена модель GOE? Пусть при наличии уровня энергии  $E$  в системе вероятность появления уровня энергии со значением  $E + s$  пропорциональна  $s$  при малых значениях  $s$ . Будем полагать, что это условие выполняется для всех значений  $s$ . Разобьем весь интервал значений  $s$  на  $m$  равных частей длиной  $s/m$  и будем предполагать, что вероятности появления энергетического уровня в каждом интервале  $s/m$  независимы. В этом случае общая вероятность будет равна произведению вероятности событий (нахождения уровней) в отдельном интервале (Мета, 2012):

$$p(s)ds = \lim_{m \rightarrow \infty} \prod_{r=0}^{m-1} \left(1 - \frac{s_r s}{m m} a\right) as ds = \quad (1)$$

$$= as \exp(as^2/2).$$

Близкое к (1) выражение, которое будет в дальнейшем нами использоваться, было предложено Вигнером (Wigner, 1951):

$$f(s) = A \frac{\pi s}{2B} \exp\left(-\frac{\pi s^2}{4B^2}\right), \quad (2)$$

где  $s$  – моделируемая переменная,  $A$  и  $B$  – константы модели.

Так как  $f(s)$  – функция плотности распределения, то должно выполняться условие  $\int_0^\infty f(s)dx = 1$ . Учтывая это условие, из выражения (2) получим:

$$\int_0^\infty \frac{A\pi}{2B} s \exp\left(-\frac{\pi s^2}{4B^2}\right) ds = 1. \quad (3)$$

Интеграл (3) – табличный (Двайт, 1978) и легко вычисляется:

$$\int_0^\infty \frac{A\pi}{2B} s \exp\left(-\frac{\pi s^2}{4B^2}\right) ds = \quad (4)$$

$$= \frac{A\pi}{2B} \int_0^\infty s \exp\left(-\frac{\pi s^2}{4B^2}\right) ds = 2AB = 1.$$

Из (4) следует, что нормировочный множитель  $A$  зависит от значения  $B$  и фактически функция (2) – однопараметрическая.

Найдем максимум функции (1) из условий  $\frac{df}{ds} = 0, \frac{d^2f}{ds^2} < 0$ :

$$\frac{df}{ds} = \frac{\pi A}{2B} \exp\left(-\frac{\pi s^2}{4B^2}\right) - \frac{\pi A s}{2B} \frac{2s}{4B^2} \times \quad (5)$$

$$\times \exp\left(-\frac{\pi s^2}{4B^2}\right) = 1 - \frac{s^2}{2B^2} = 0,$$

$$\frac{d^2f}{ds^2} = -\frac{s}{B^2} < 0, \quad (6)$$

$$B = s_m \sqrt{\frac{1}{2}}, \quad (7)$$

где  $s_m$  – значение переменной  $s$ , при котором функция плотности распределения  $f(s)$  достигает максимума.

Таким образом, параметр  $B$  уравнения (2) однозначно связан со значением моды  $s_m$  распределения  $f(s)$ .

Далее рассмотрим возможности применения модели случайных матриц для описания распределения деревьев в насаждении по высотам и диаметрам.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### Объекты исследований

В качестве объектов исследований использовались данные различных авторов по сплошным переписям деревьев в насаждениях по диаметрам и высотам. Нами использовались данные переписей в сосновых древостоях (*Pinus sylvestris* L.) на территории Иркутской области (Бузыкин и др., 2009) и в лесах Северного Казахстана (Усольцев, 2013).

Данные по Иркутской области (табл. 1) характеризовали разновозрастные сосняки рододендрово-брусничные в возрасте 25, 55 и 90 лет, образовавшиеся после пожаров на слабодерновой среднеподзолистой супесчаной почве, и разновозрастной 35-летней березняк разнотравный, естественно сформировавшийся на старопахотной дерново-лесной суглинистой почве. Древостой расположен в Иркутской области на территории Тангуйского лесхоза, в междуречье рек Ия и



**Таблица 1.** Таксационная характеристика сосновых древостоев на пробных площадях в Иркутской области

Пробная площадь	Возраст $T$ , лет	Число деревьев $N$	Средние показатели	
			высота, м	диаметр, см
S1	25	529	3.9	3.1
S2	25	379	5.7	4.4
S3	55	591	12.8	10.7
S4	90	552	18.7	17.9

**Таблица 2.** Таксационная характеристика сосновых древостоев на пробных площадях в Северном Казахстане

Пробная площадь	Возраст $T$ , лет	Число деревьев $N$	Средние показатели	
			высота, м	диаметр, см
U5	20	311	3.5	2.3
U6	20	83	3.9	3.2
U7	20	259	3.1	2.9
U8	22	158	6.9	7.7
U13	23	101	7.6	8.4
U20	25	128	6.9	6.6
U22	21	102	5.4	7.4
U23	20	133	6.3	6.5
U25	24	110	10.8	10.1
U26	22	101	8.8	12.6
U30	26	106	9.3	8.4
U32	42	173	4.4	2.1
U33	42	156	8.3	4.6
U44	21	235	4.2	2.6
U49	19	147	5.8	7.4
U50	19	137	8.8	8.6
U55	40	120	13.6	14.3
U56	40	124	11.8	14.0

Ока, впадающих в Ангару, от 55°10' с.ш., 101°20' в.д. до 55°20' с.ш., 101°30' в.д. Сосновые древостои принадлежали к одному естественному ряду. Доминирующей породой на пробных площадях является сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Единично в сосняках старших возрастов присутствуют деревья лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.). Возраст модельных деревьев одного насаждения различался не более чем на два–три года. Пробные площади включали от 379 до 591 дерева.

Для описания таксационных характеристик сосняков Северного Казахстана (табл. 2) использовались данные пересчетов в бору Аман-Карагай (52°30' с.ш., 63°90' в.д.) (провинция Тоболо-Убаганской равнинной степной зоны Северного Казахстана) (Усольцев, 2013).

*Выбор таксационных показателей деревьев для анализа*

В стандартной процедуре расчета эмпирической функции распределения (или плотности распределения)  $f(H_i)$  и  $f(D_i)$  деревьев в насаждении по их морфологическим показателям используется отношение числа  $n(H_i)$  или  $n(D_i)$  деревьев классов высот  $H_i$  или диаметров  $D_i$  стволов деревьев к общему числу деревьев в насаждении:

$$f(H_i) = \frac{n(H_i)}{N}, \quad f(D_i) = \frac{n(D_i)}{N}. \quad (8)$$

С точки зрения рисков гибели деревьев, различия морфологических показателей между угнетенными деревьями в насаждении важнее различий по этим показателям между господствующими деревьями. Значения высот или диаметров угнетенных деревьев могут быть много меньше значений высот или диаметров больших деревьев. Например, рассмотрим два угнетенных и два господствующих дерева в насаждении с высотами соответственно  $H_1 = 1$  м,  $H_2 = 2$  м,  $H_3 = 19$  м,  $H_4 = 20$  м. Безусловно, риск гибели угнетенных деревьев выше, чем риск гибели деревьев, господствующих в насаждении в результате конкуренции. Различия высот между угнетенными и между господствующими деревьями соответственно будут  $\Delta H_{12} = 2 - 1 = 1$  м и  $\Delta H_{34} = 10 - 9 = 1$  м. Однако с экологической точки зрения разница  $\Delta H_{12} = 1$  м между угнетенными деревьями не есть одно и то же, что разница  $\Delta H_{34} = 1$  м между господствующими деревьями. Разницу  $\Delta H_{34}$  можно не принимать во внимание. Разница же  $\Delta H_{12}$  может быть критической с точки зрения вероятности гибели деревьев.

В связи с этим в модели вместо обычных линейных шкал размеров, в которых высота  $H$  деревьев измеряется в метрах, а диаметр  $D$  ствола – в

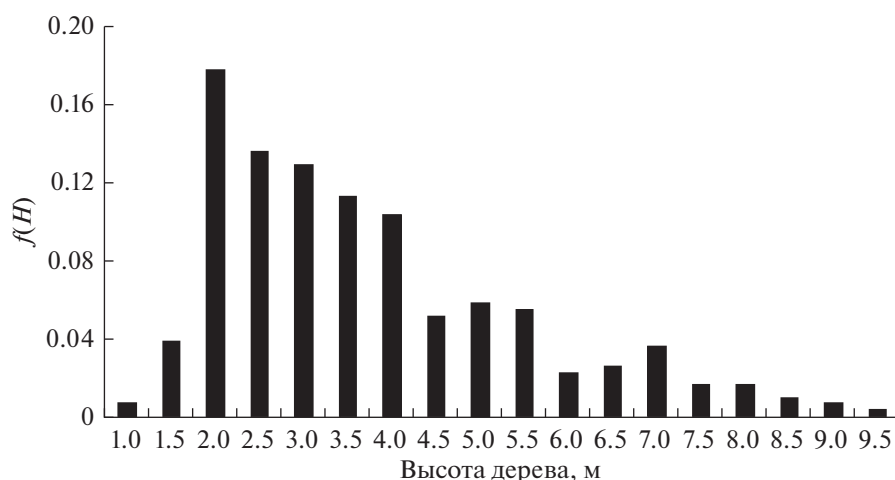


Рис. 1. Распределение деревьев по высоте в насаждении S2.

сантиметрах, используются шкалы обратных значений высот и диаметров ствола. Пересчет производится по формулам:

$$d = \frac{1}{D}, \quad h = \frac{1}{H}, \quad (9)$$

где  $d$  — значения диаметров в обратной шкале,  $h$  — значения высот в обратной шкале.

В рассматриваемом примере в линейной шкале абсолютные значения различий высот между угнетенными и между господствующими деревьями равны. Однако в шкале обратных значений различия морфологических характеристик между угнетенными  $\Delta h_2 = 1 - 0.5 = 0.5$  будет существенно больше различия между господствующими деревьями  $\Delta h_4 = 0.052632 - 0.05 = 0.002632$ . Таким образом, в предлагаемой обратной шкале различия между господствующими в насаждении деревьями окажутся незначительными, тогда как даже достаточно малые различия характеристик угнетенных деревьев будут приводить к существенным различиям показателей этих деревьев в шкале обратных значений.

Для нормализации функций распределения по обратным высотам и диаметрам в различных насаждениях производилась замена переменных. Для нормализованной переменной  $s$  запишем

$$s = \frac{p - p_{\min}}{p_{\max} - p_{\min}}, \quad (10)$$

где  $p$  — данные в шкалах обратных высот  $h$  или диаметров  $d$ ;  $p_{\min}$ ,  $p_{\max}$  — минимальное и максимальное значение  $p$ .

Параметр  $p_{\min}$  необходим для того, чтобы убрать пустой пробел между нулем и минимальным значением  $p$  в данных. Таким образом, после нормализации по формуле (10) значения  $s$  изменяются в пределах от 0 до 1 для всех рассматриваемых выборок данных. Изменение исходного моделируемого параметра в одинаковых пределах для всех насаждений обеспечивает возможность сравнения и анализа параметров модели.

Далее переменная  $s$  в (10) будет использована для расчетов экологических аналогов выражений (1)–(7). Для расчетов параметров функции (2) использовалась процедура нелинейной регрессии с помощью статистического пакета Statistica 10. Качество приближения к функции (2) оценивалось с помощью коэффициента детерминации  $R^2$  и критерия Колмогорова–Смирнова (Поллард, 1982).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Рассмотрим возможность использования ГОЕ-модели для описания распределения морфологических характеристик деревьев в обратной шкале. На рис. 1–4 приведены эмпирические распределения диаметров и высот деревьев в линейной и обратной шкалах для пробной площади S2 (Бузыкин и др., 2009).

На рис. 5 приведена функция плотности распределения в шкалах нормированных обратных значений  $s$  для насаждения S2, для которого функция плотности распределения по высотам приведена на рис. 1, а функция плотности распределения по обратным высотам приведена на рис. 3.

Для сравнения качества приближения с помощью функции Вейбулла  $f(x) = \frac{b}{a} \left( \frac{x-c}{a} \right)^{b-1} \exp \left( - \left( \frac{x-c}{a} \right)^b \right)$  и с помощью ГОЕ-функции можно использовать показатели коэффициента детерминации  $R^2$  для приближения с помощью этих уравнений (табл. 3).

Как видно из табл. 3, значения коэффициентов детерминации для приближения таксационных данных с помощью функции Вейбулла для многих насаждений несколько меньше, чем приближение этих же данных с помощью обратной ГОЕ-функции. Но в любом случае модель с од-

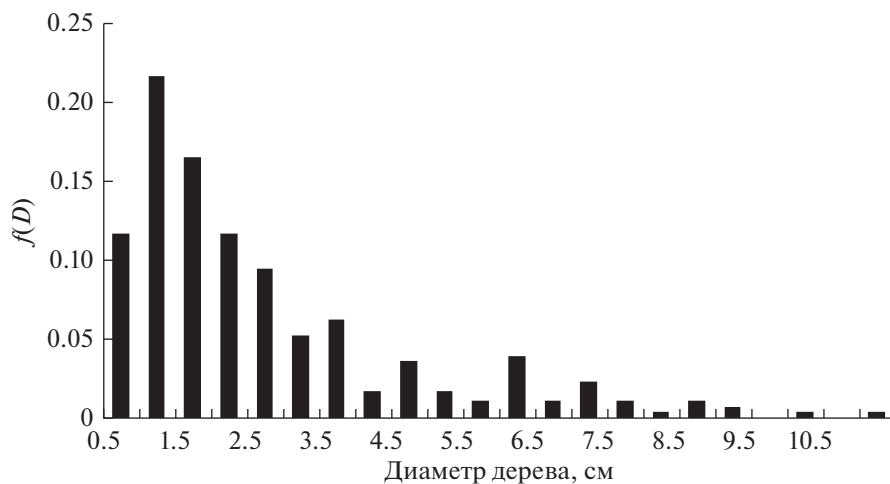


Рис. 2. Распределение деревьев по диаметру в насаждении S2.

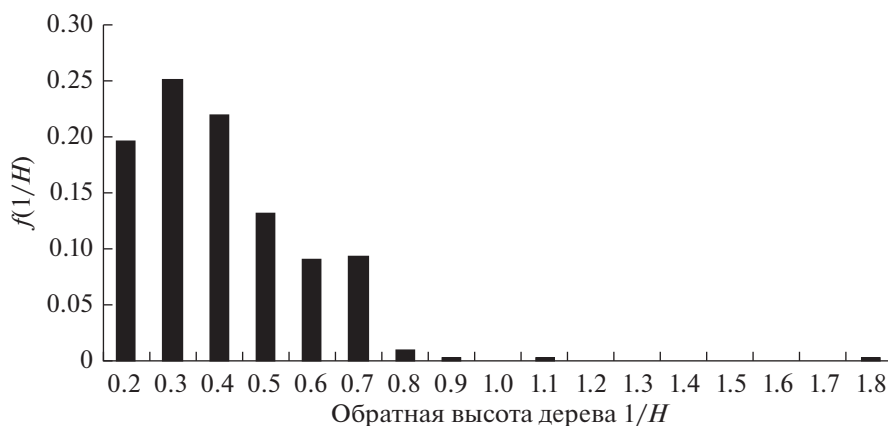


Рис. 3. Типичное распределение деревьев по обратной высоте в насаждении S2.

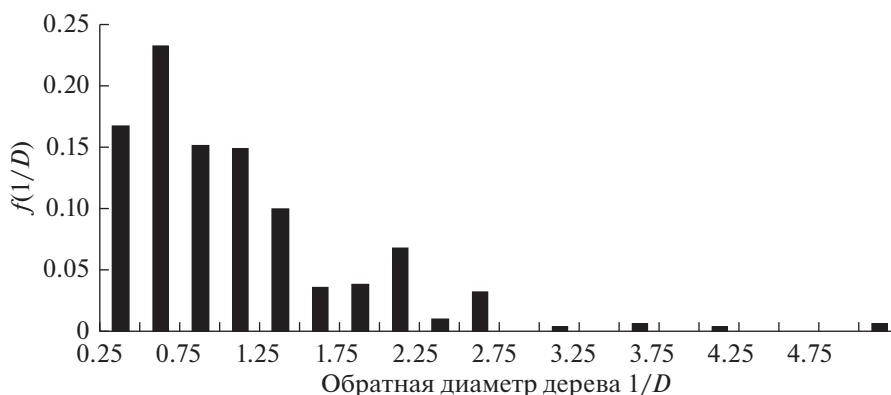


Рис. 4. Распределение деревьев по обратному диаметру в насаждении S2.

ним параметром предпочтительнее трехпараметрической модели с точки зрения простоты и надежности расчетов.

В табл. 4 приведены результаты расчетов параметров GOE-модели распределения по обратным высотам и диаметрам для изученных насаждений.

На рис. 6 отражены изменения с возрастом деревьев в насаждениях параметров  $A_d$  и  $B_d$  GOE распределения деревьев в насаждениях по обратному диаметру  $d$ , а на рис. 7 – изменения параметров  $A_h$  и  $B_h$  GOE распределения деревьев в насаждениях по обратной высоте  $h$ .

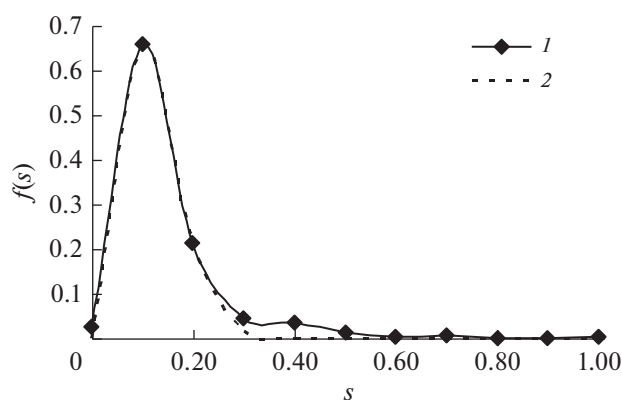


Рис. 5. Эмпирическая функция плотности распределения (1) и GOE-модель (2) в шкале  $s$  обратных значений высот для насаждения S2.

Как видно из рис. 6 и 7, при нормировании характеристик высоты и диаметра с использованием (5) с увеличением возраста параметры функций распределения  $B_d$  и  $B_h$  не изменяются, тогда как разброс значений  $A_d$  и  $A_h$  с возрастом уменьшается. При этом значимых связей между параметрами  $A$  и  $B$  для высот и диаметров не выявлено (рис. 8 и 9).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, использование предложенной GOE-модели позволяет с высокой точностью охарактеризовать распределение деревьев в насаждении по высотам и диаметрам стволов. Корректность описания распределений по высотам и диаметрам с помощью GOE-модели может указывать на хаотический характер взаимодействия

Таблица 3. Значения коэффициента детерминации  $R^2$  для приближения таксационных данных с помощью трехпараметрической функции Вейбулла и обратной GOE-функции

Пробная площадь	Модель Вейбулла		Обратная GOE-модель	
	диаметр	высота	диаметр	высота
S1	0.998	0.998	0.987	0.996
S2	0.977	0.760	0.985	0.996
S3	0.986	0.979	0.981	0.996
S4	0.959	0.825	0.985	0.934
S5	0.991	0.844	0.967	0.962

Таблица 4. Характеристики параметров  $A$  и  $B$  для GOE-приближений в обратных шкалах диаметров и высот для изученных насаждений

Пробная площадь	Возраст $T$ , лет	Параметры модели			
		обратный диаметр		обратная высота	
		$A_d$	$B_d$	$A_h$	$B_h$
U5	20	1.18	0.18	1.11	0.20
U6	20	1.62	0.13	0.99	0.20
U7	20	1.57	0.13	0.80	0.28
U44	21	3.14	0.09	0.96	0.19
U8	22	2.53	0.11	1.02	0.21
U13	23	1.10	0.17	1.21	0.17
U20	25	1.51	0.15	1.23	0.15
U22	21	2.32	0.11	1.26	0.15
U23	20	2.45	0.11	1.40	0.15
U25	24	0.77	0.28	1.44	0.14
U26	22	0.97	0.26	1.46	0.15
U30	26	1.57	0.15	1.72	0.14
U49	19	1.47	0.15	1.93	0.12
U50	19	1.57	0.15	2.33	0.10
U32	42	1.10	0.20	0.78	0.24
U33	42	2.04	0.11	1.34	0.17
U55	40	1.53	0.14	1.76	0.12
U56	40	0.72	0.29	0.86	0.25
S2	25	1.55	0.45	2.03	0.18
S3	25	0.85	0.26	1.01	0.29
S4	40	0.89	0.24	1.37	0.24
S5	90	0.97	0.25	1.04	0.19

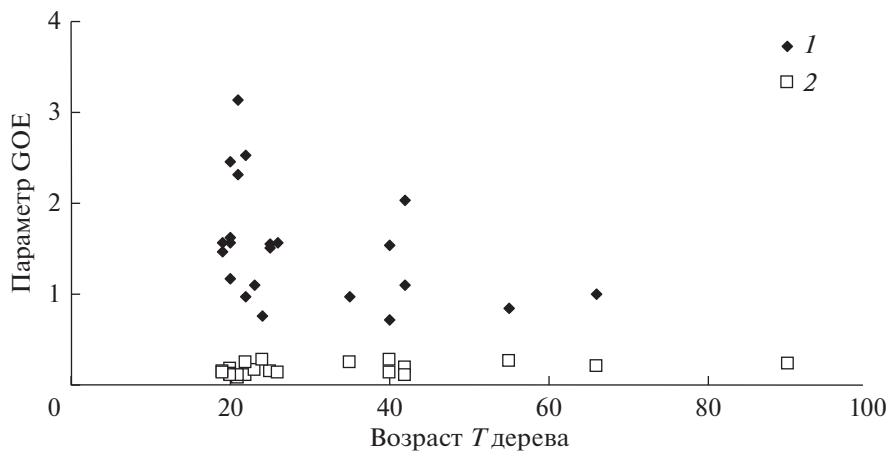


Рис. 6. Изменения с возрастом  $T$  параметров  $A_d$  (1) и  $B_d$  (2) GOE распределения деревьев в насаждениях по обратному диаметру  $d$ .

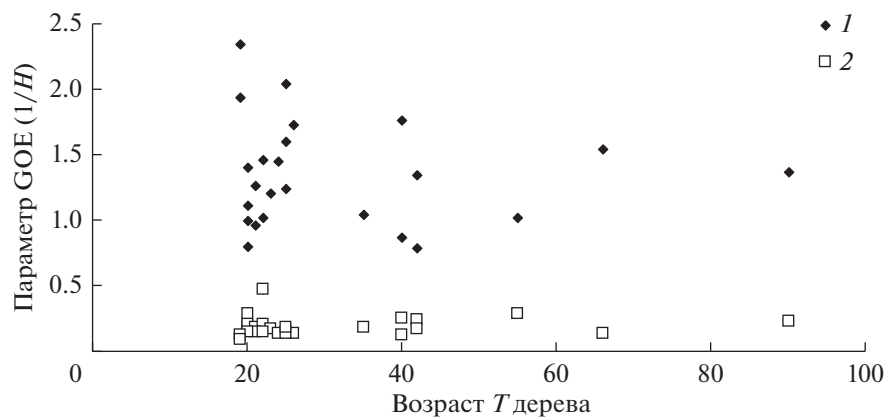


Рис. 7. Изменения с возрастом  $T$  параметров  $A_h$  (1) и  $B_h$  (2) GOE распределения деревьев в насаждениях по обратной высоте  $h$ .

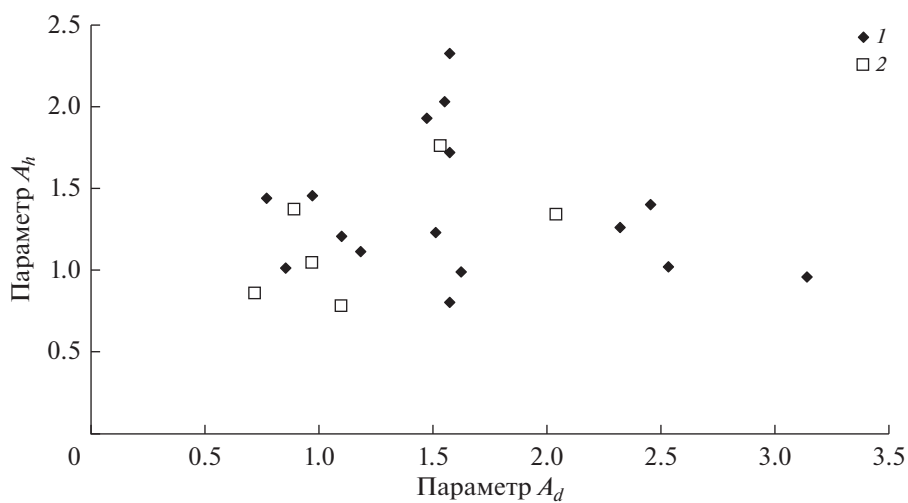


Рис. 8. Соотношения между параметрами  $A_d$  и  $A_h$  для насаждений в возрастах 20–30 лет (1) и свыше 40 лет (2).

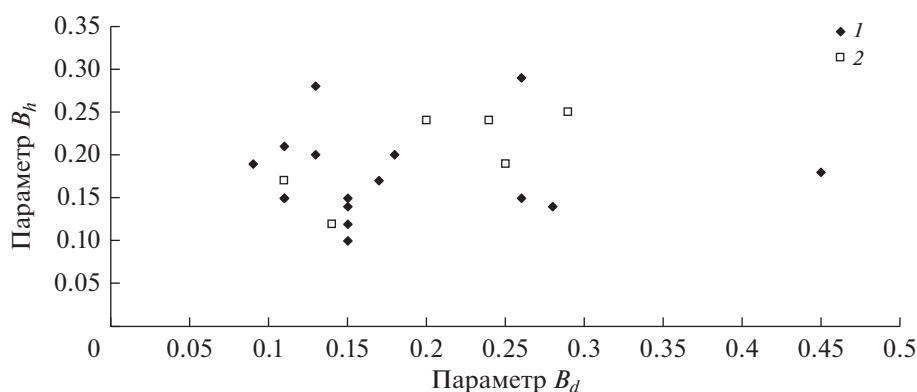


Рис. 9. Соотношения между параметрами  $B_d$  и  $B_h$  для насаждений в возрастах 20–30 лет (1) и свыше 40 лет (2).

между деревьями в насаждении. Применимость модели хаоса для описания распределения деревьев в насаждении по таксационным показателям может быть связана с нерегулярностью пространственной структуры насаждения, что приводит к сильному разбросу расстояний между деревьями и, как следствие, к различию в характере конкурентных или кооперативных взаимодействий между деревьями. В этой связи было бы интересно сравнить различия характеристик GOE-модели для естественных древостоев и рядовых посадок с фиксированными расстояниями между деревьями. Отсутствие тренда параметров  $B_d$  и  $B_h$  можно трактовать как постоянство значений моды обратных значений таксационных параметров  $h$  и  $d$  для насаждений разных возрастов.

Представляется, что найденные при переходе к обратной шкале с помощью GOE-ансамбля закономерности распределения деревьев в насаждении по высотам и диаметрам носят общий характер для насаждений разных пород и возрастов. По-видимому, найденные при переходе к описанию в экологических шкалах с помощью GOE-ансамбля закономерности распределения деревьев в насаждении по высотам и диаметрам фактически количественно выражают выдвинутый еще Н.В. Третьяковым (1927) принцип единства структуры лесных насаждений.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Давно замечено, что в разных научных областях имеют место процессы, схожие между собой. Так, ранее нами было показано сходство между процессами в экономике и процессами роста насаждений (Soukhovolsky, Ivanova, 2018), между динамикой численности лесных насекомых, развитием эпидемий и процессами фазовых переходов в физических системах (Суховольский, Ковалев, 2020; Суховольский и др., 2020). При этом сходство между моделями заключается не просто в использовании общих математических моделей

(модели, использующие для описания процессов дифференциальные уравнения, встречаются в самых разных областях науки, и это никого не удивляет понятию почему: дифференциальные уравнения — это “язык” науки), а в близости базовых представлений о процессах в этих областях. В настоящей работе показано, что сходными моделями могут быть описаны взаимодействия как в атомном ядре, так и в лесном насаждении. Что это может означать? И в атомном ядре, и в насаждении мы имеем дело с системами сильно взаимодействующих компонентов. Описание таких сильно взаимодействующих систем в науке началось, по-видимому, с описания взаимодействий между молекулами в газах, прямо измерить которые для числа молекул, равного числу Авогадро  $6 \times 10^{23}$  моль<sup>-1</sup>, невозможно, с помощью таких легко измеряемых макропеременных, как температура, давление и объем. В нашем случае системное сходство между описаниями процессов в атомном ядре и в лесном насаждении заключается в трудностях прямого описания процессов взаимодействия и в возможностях введения макропеременных, описываемых моделью GOE. Пригодность GOE-модели для описания распределения деревьев в насаждении по высотам и диаметрам позволяет говорить о возможности введения функции риска гибели деревьев в насаждении как некоторого аналога гамильтониана для физических систем.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов в финансовой или какой-либо другой области.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бузыкин А.И., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г., 2009. Данные наблюдений и анализ горизонтальной структуры на пяти пробных площадях в разновозрастных древесных ценозах. Красноярск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. 80 с.
- Вигнер Ю., 1961. Теория групп и ее приложения к квантовомеханической теории атомных спектров. М.: ИЛ. 452 с.
- Ганина Н.В., 1984. Распределение деревьев по диаметру с помощью функции Вейбулла // Лесоведение. № 2. С. 17–19.
- Гнеденко Б.В., 1988. Курс теории вероятностей. М.: Наука; Гл. ред. физ.-мат. лит. 448 с.
- Дайсон Ф., 1963. Статистическая теория энергетических уровней сложной систем. М.: ИЛ. 121 с.
- Двайт Г.Б., 1978. Таблица интегралов и другие математические формулы. М.: Наука. 228 с.
- Зи Э., 2009. Квантовая теория поля в двух словах. М.; Ижевск: НИЦ РХД. 632 с.
- Лебков В.Ф., 1990. Динамика распределения деревьев сосны по морфометрическим показателям ствола и кроны // Лесоведение. № 5. С. 57–68.
- Лебков В.Ф., Каплина Н.Ф., 2008. Закономерности и оценки структуры древостоев сосны // Лесное хозяйство. № 3. С. 39–41.
- Мета М.Л., 2012. Случайные матрицы. М.: Изд-во МЦНМО. 648 с.
- Острейковский В.А., 2003. Теория надежности. М.: Высш. шк. 463 с.
- Поллард Дж., 1982. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика. 344 с.
- Рыжков О.В., 2000. Особенности распределения деревьев по диаметру в заповедных лесах центральной лесостепи // Лесоведение. № 5. С. 43–52.
- Суховольский В.Г., Ковалев А.В., 2020. Моделирование эпидемии коронавируса как фазового перехода // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 5. С. 362–373.
- Суховольский В.Г., Тарасова О.В., Ковалев А.В., 2020. Моделирование критических явлений в популяциях лесных насекомых // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 5. С. 374–386.
- Третьяков Н.В., 1927. Закон единства в строении насаждений. М.; Л.: Новая деревня. 113 с.
- Усольцев В.А., 2013. Продукционные показатели и конкурентные отношения деревьев. Исследование зависимостей. Екатеринбург: УГЛТУ. 555 с.
- Bailey R.L., Dell T.R., 1973. Quantifying diameter distribution with the Weibull function // For. Sci. V. 19. № 2. P. 97–104.
- Bredford S.C., 1948. The documentary chaos // Documentation / Ed. Bredford S.C. L.: Crosby Lockwood. P. 106–121.
- Cao Q.V., 2004. Predicting parameters of a Weibull function for modelling diameter distribution // For. Sci. V. 50. № 5. P. 682–685.
- Darwin Ch., 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. L.: John Murray. 501 p.
- Dyson F.J., 1962. Statistical theory of the energy levels of complex systems // J. Math. Phys. V. 3. P. 140–175.
- Ek A.R., Issos J.N., Bailey R.L., 1975. Solving for Weibull diameter distribution parameters to obtain specified mean diameters // For. Sci. V. 21. P. 290–292.
- Fonseca T.F., Marques C.P., Parresol B.R., 2009. Describing maritime pine diameter distributions with Johnson's  $S_B$  distribution using a new all-parameter recovery approach // For. Sci. V. 55. № 4. P. 367–373.
- Gómez-García E., Crecente-Campo F., Tobin B., Hawkins M., Nieuwenhuis M., Diéguez-Arenda U., 2014. A dynamic volume and biomass growth models system for even-aged downy birch stands in south-western Europe // Forestry. V. 87. P. 165–176.
- Gorgoso-Varela J.J., Rojo-Alboreca A., 2014. Short communication: A comparison of estimation methods for fitting Weibull and Johnson's  $S_B$  functions to pedunculate oak (*Quercus robur*) and birch (*Betula pubescens*) stands in northwest Spain // For. Syst. V. 23. № 3. P. 500–505.
- Gorgoso-Varela J.J., Garcia-Villabril J.D., Rojo-Alboreca A., Gadow K., Alvarez-Gonzalez J.G., 2016. Comparing Johnson's  $S_{BB}$ , Weibull and Logit-Logistic bivariate distributions for modeling tree diameters and heights using copulas // For. Syst. V. 25. № 1. <https://doi.org/10.5424/fs/2016251-08487>
- Jaworski A., Podlaski R., 2012. Modelling irregular and multimodal tree diameter distributions by finite mixture models: an approach to stand structure characterization // J. For. Res. V. 17. № 1. P. 79–88.
- Jin X., Li F., Jia W., Zhang L., 2013. Modelling and predicting bivariate distributions of tree diameter and height // Sci. Silvae Sin. V. 49. № 6. P. 74–82.
- Kangas A., Maltamo M., 2000. Performance of percentile based diameter distribution prediction and Weibull method in independent data sets // Silva Fenn. V. 34. P. 381–398.
- Laar A., van, Akca A., 2007. Forest Mensuration. Dordrecht: Springer. 389 p.
- Lei Y., 2008. Evaluation of three methods for estimating the Weibull distribution parameters of Chinese pine (*Pinus tabulaeformis*) // J. For. Sci. V. 54. P. 566–571.
- Li F., Zhang L., Davis C.J., 2002. Modelling the joint distribution of tree diameters and heights by bivariate generalized beta distribution // For. Sci. V. 48. № 1. P. 47–58.
- Lima R.A.F., de, Batista J.L.F., Prado P.I., 2015. Modeling tree diameter distributions in natural forests: An evaluation of 10 statistical models // For. Sci. V. 61. P. 320–327.
- Lin C., Tsogi K., Zandraabal T., 2016. A decompositional stand structure analysis for exploring stand dynamics of multiple attributes of a mixed-species forest // For. Ecol. Manag. V. 378. P. 111–121.
- Liu F., Li F., Zhang L., Jin X., 2014. Modelling diameter distributions of mixed-species forest stands // Scand. J. For. Res. V. 28. № 7. P. 653–663.
- Maltamo M., Puumalainen J., Päivinen R., 1995. Comparison of beta and Weibull functions for modelling basal area diameter distribution in stands of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* // Scand. J. For. Res. V. 10. P. 284–295.
- Maltamo M., Kangas A., Uuttera J., Tornainen T., Saramäki J., 2000. Comparison of percentile based prediction methods and the Weibull distribution in describing the diameter distribution of heterogeneous Scots pine stands // For. Ecol. Manag. V. 133. P. 263–274.
- Malthus T.R., 1798. An Essay on the Principle of Population, As It Affects the Future Improvement of Society. L.: J. Johnson. 396 p.
- Mateus A., Tomé M., 2011. Modeling the diameter distribution of *Eucalyptus* plantations with Johnson's probability density function: Parameters recovery from a compatible system of equations to predict stand variables // Ann. For. Sci. V. 68. P. 325–335.
- Mehta M.L., 2004. Random Matrices. Amsterdam; San Diego: Elsevier/Academic Press. 688 p.
- Mehtätalo L., de-Miguel S., Gregoire T.G., 2015. Modelling height-diameter curves for prediction // Can. J. For. Res. V. 45. P. 826–837.

- Mergani C.J., Sterba H., 2006. Characterisation of diameter distribution using the Weibull function: Method of moments // *Eur. J. For. Res.* V. 125. P. 427–439.
- Newton P.F., Lei Y., Zhang S.Y., 2004. A parameter recovery model for estimating black spruce diameter distributions within the context of a stand density management diagram // *For. Chron.* V. 80. P. 349–358.
- Nord-Larsen T., Cao Q.V., 2006. A diameter distribution model for even-aged beech in Denmark // *For. Ecol. Manag.* V. 231. P. 218–225.
- Ozcelik R., Cao Q.V., Trincado G., Nilsum G., 2018. Predicting tree height from tree diameter and dominant height using mixed-effect and quantile regression models for two species in Turkey // *For. Ecol. Manag.* V. 419–420. P. 240–248.
- Palahí M., Pukkala T., Blasco E., Trasobares A., 2007. Comparison of beta, Johnson's  $S_B$ , Weibull and truncated Weibull functions for modelling the diameter distribution of forest stands in Catalonia (north-east of Spain) // *Eur. J. For. Res.* V. 126. P. 563–571.
- Pareto V., 1896. *Cours d'économie politique*. Lausanne: F. Rouge. 430 p.
- Podlaski R., 2017. Forest modelling: the gamma shape mixture model and simulation of tree diameter distributions // *Ann. For. Sci.* V. 74. № 2. P. 29–39.
- Pogoda P., Ochał W., Orzeł S., 2019. Modeling diameter distribution of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) stands in Poland // *Forests*. V. 10. P. 412–428.
- Poudel K.P., Cao Q.V., 2013. Evaluation of methods to predict Weibull parameters for characterizing diameter distributions // *For. Sci.* V. 59. № 2. P. 243–252.
- Sharma R.P., Vacek Z., Vacek S., Kucera M., 2019. Modelling individual tree height-diameter relationships for multi-layered and multi-species forests in central Europe // *Tree*. V. 33. № 1. P. 103–119.
- Shiver B.D., 1988. Sample sizes and estimation methods for the Weibull distribution for unthinned slash pine plantation diameter distributions // *For. Sci.* V. 34. P. 809–814.
- Soukhovolsky V., Ivanova Y., 2018. Modeling production processes in forest stands: An adaptation of the Solow growth model // *Forests*. V. 9. P. 391–403.
- Stankova T.V., Zlatanov T.M., 2010. Modelling diameter distribution of Austrian black pine (*Pinus nigra* Arn.) plantations: A comparison of the Weibull frequency distribution function and percentile-based projection methods // *Eur. J. For. Res.* V. 129. P. 1169–1179.
- Stockmann H.-J., 2007. *Quantum Chaos. An Introduction*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 386 p.
- Tsogt K., Lin C., 2014. A flexible modelling of irregular diameter structure for the volume estimation of forest stands // *J. For. Res.* V. 19. P. 1–11.
- Weibull W., 1951. A statistical distribution function of wide applicability // *J. Appl. Mech.* V. 18. P. 293–297.
- Wigner E.P., 1951. On the statistical distribution of the widths and spacing of nuclear resonance levels // *Math. Proc. Camb. Philos. Soc.* V. 47. P. 790–798.
- Yule G.U., 1924. A mathematical theory of evolutionary based on conclusions of Dr. J.C. Willis, F.R.S. // *Philos. Trans. Roy. Soc. B.* V. 213. P. 21–87.
- Zasada M., Cieszewski C.J., 2005. A finite mixture distribution approach for characterizing tree diameter distributions by natural social class in pure even-aged Scots pine stand in Poland // *For. Ecol. Manag.* V. 204. P. 145–158.
- Zhang L., Liu C., 2006. Fitting irregular diameter distributions of forest stands by Weibull, modified Weibull, and mixture Weibull models // *J. For. Res.* V. 11. P. 369–372.
- Zhang L., Kevin C.P., Chuanmin L., 2003. A comparison of estimation methods for fitting Weibull and Johnson's  $S_B$  distributions to mixed spruce-fir stands in north-eastern North America // *Can. J. For. Res.* V. 33. P. 1340–1347.
- Zhang L., Gove J.H., Liu C., Leak W.B., 2001. A finite mixture of two Weibull distributions for modelling the diameter distributions of rotated-sigmoid, uneven-aged stands // *Can. J. For. Res.* V. 31. P. 1654–1659.
- Zhang X., Lei Y., 2010. A linkage among whole-stand model, individual-tree model and diameter-distribution model // *J. For. Sci.* V. 56. P. 600–608.
- Zipf G.K., 1949. *Human Behaviour and the Principle of Least Effort*. Cambridge: Addison-Wesley. 600 p.

## What is common between ecology and nuclear physics: A random matrix model for the distribution of trees in a stand by inventory data

V. G. Soukhovolsky<sup>a, \*</sup>, Yu. D. Ivanova<sup>b</sup>, and O. V. Tarasova<sup>c</sup>

<sup>a</sup>*Sukachev Institute of Forest SB RAS  
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

<sup>b</sup>*Institute of Biophysics SB RAS  
Akademgorodok, 50/50, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

<sup>c</sup>*Siberian Federal University  
av. Svobodny, 79, Krasnoyarsk, 660041 Russia*

\**e-mail: soukhovolsky@yandex.ru*

The interactions of trees in the forest are manifested in a decrease in the growth of phytomass, weakening and disappearance of some trees. One of the ways to identify the nature of the relationship of trees in the forest is to study the current functions of the distribution of trees in the stand in terms of height and diameter of the trunk. In this case, various functions are used for description: gamma function, normal and logarithmically normal functions, Weibull function, etc. To theoretically substantiate the choice of one or another distribution to describe the diameters and heights of trees in a stand, in this paper it is proposed to use the Gaussian Orthogonal Ensemble (GOE) model used in nuclear physics to describe the distribution of energy levels of atomic nuclei and characterize interactions in chaotic systems. It is shown that the interactions both in the atomic nucleus and in the forest stand can be described by a general model. To describe the taxation indicators of trees, the characteristics of reciprocal heights and diameters are introduced. The GOE model for the forest stand was verified according to the inventory data. It is shown that the parameters of the normalized GOE model do not depend on the age of the stand.



УДК 574.5(285.32)

## ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВЛИЯНИЯ СОЛЕННОСТИ НА ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ В ГИПЕРСОЛЕННОЙ СРЕДЕ

© 2022 г. Е. В. Ануфриева<sup>1</sup>, Н. В. Шадрин<sup>1</sup>, \*<sup>1</sup>Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН  
Пр-т Нахимова, 2, Севастополь, 299011 Россия

\*E-mail: snickolai@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.06.2022 г.

После доработки 08.09.2022 г.

Принята к публикации 19.09.2022 г.

Балансово-энергетический подход, базируясь на принципах термодинамики, позволяет лишь очертить область возможного, отсеять то, чего не может быть. Его широко используют в гидробиологии/экологии для описания экосистем, однако очень редко – для понимания тех или иных эмпирически найденных закономерностей. В статье на основе анализа собственных и литературных данных сделан ряд эмпирических обобщений по влиянию солености на животных в интервале от 35 до 300 г/л, рассмотренных с использованием балансово-энергетического подхода. По видам осмоадаптационных механизмов животные делятся на два типа: активных осморегуляторов концентрации солей в жидкостях тела и осмоконформеров, у которых осмоадаптация осуществляется внутри клеток (накопление веществ-осмолитов), как у одноклеточных организмов. Животные-осмоконформеры могут не только сами синтезировать разные виды осмолитов, но и получать их с пищей или из растворенного органического вещества. С ростом солености выше оптимальной у организмов обоих типов происходит увеличение трат энергии на работу этих механизмов. Верхний предел галотолерантности у осмоконформеров в первую очередь может определяться наличием доступных осмолитов в среде, а не физиологическими особенностями вида. С ростом солености, связанной с пропорционально увеличивающейся вязкостью раствора, у всех животных происходит увеличение трат на движение. При увеличении солености траты на движение будут стремиться к максимально допустимым, ограничивая объем двигательной активности. Это уменьшает возможность получения необходимого рациона. Эмпирическое обобщение: при увеличении солености выше оптимальной общие траты на обмен будут увеличиваться, а получаемый рацион уменьшаться. Анализ этого обобщения на основе балансово-энергетического подхода позволяет сделать ряд выводов: 1. возможный дефинитивный размер будет уменьшаться с увеличением солености, что и наблюдается в природе и экспериментах; 2. чем выше концентрация пищи, тем менее выражен этот эффект; 3. уменьшение массы тела позволяет виду существовать в более широком диапазоне солености и концентрации пищи. Этим, прежде всего, можно объяснить тот факт, что с ростом солености и при других неблагоприятных/стрессовых условиях из сообщества в первую очередь “выпадают” крупноразмерные виды животных, что и наблюдается в природе. Балансово-энергетический подход можно использовать для понимания найденных экологических закономерностей. При этом подход лишь очерчивает область возможностей и определяет тренды, ничего не говоря о механизмах и о том, как будет идти их конкретная реализация. Он не может дать понимания уникальности конкретных сложных процессов и систем.

DOI: 10.31857/S0044459622050037

Балансово-энергетический подход, разработанный в 1930-х годах выдающимися экологами Г.Г. Винбергом и В.С. Ивлевым, не исчерпал возможностей своего использования в гидробиологии (Шадрин, 2011; Алимов и др., 2013). Данный подход позволяет очертить границы возможного, хотя и не раскрывает действующие при этом механизмы (Винберг, 1981; Шадрин, 2011). Тем не менее, несмотря на его ограниченность, подход

может еще многое дать для понимания особенностей функционирования и динамики популяций и сообществ, в частности, экологических эффектов различных факторов. Попытаемся продемонстрировать это на примере солености, рассмотрим ее роль для животных в гиперсолёной среде. Воздействие любого фактора на организм/популяцию одновременно осуществляется разными путями, среди которых имеются как влияющие непосред-

ственно на особь/популяцию, так и опосредованно через модификацию действия иных абиотических и биотических факторов (Ивлев, 1977; Шадрин, 1990). Соленость, действуя прямо и опосредованно, считается одним из основных факторов, влияющих на структуру и функционирование популяций и сообществ в водоемах, особенно гиперсоленых. Анализ общих закономерностей воздействия солености на животных, конечно, можно вести, используя разные теоретические подходы. В настоящем исследовании используется балансово-энергетический подход (Заика, 1985; Алимов и др., 2013), развивающий идею Г.Г. Винберга (1981) о его ценности и ограниченности. Суть подхода можно передать рядом уравнений, кратко представим их. Общее уравнение энергетического баланса особи можно записать следующим образом (Шадрин, 2011; Алимов и др., 2013):

$$P = A - R, \quad (1)$$

где  $P$  – суммарная продукция особи,  $A$  – ассимилированная энергия,  $R$  – суммарные траты на обмен.

### СОЛЕНОСТЬ И ТРАТЫ НА ОБМЕН

Суммарные траты на обмен можно записать следующим образом (Шадрин, 2011):

$$R = R_o + R_a + \text{СДДП} + R_k, \quad (2)$$

где  $R$  – суммарные траты на обмен;  $R_o$  – основной обмен;  $R_a$  – траты энергии на внешнюю работу (активный обмен); СДДП – траты энергии на окисление и другие биохимические процессы, связанные с трансформацией пищи и ее использованием для роста (специфическое динамическое действие пищи);  $R_k$  – траты энергии на адаптационные процессы для существования в неоптимальной среде, которые увеличиваются при росте дискомфорта среды.

Не вдаваясь в детали, в общем виде рассмотрим влияние солености на составляющие  $R$ . Влияние солености на интенсивность основного обмена ( $R_o$ ) нельзя считать достаточно изученным, большинство имеющихся данных не позволяют разделять  $R_o$ , специфическое динамическое действие пищи (СДДП) и траты на осморегуляцию ( $R_k$ ). Лишь в небольшом количестве работ сделаны оценки трат, связанных с осмоадаптацией или СДДП, в дальнейшем будем рассматривать сумму этих трат при оценке влияния солености. Анализ опубликованных результатов экспериментов с ракообразными, рыбами, моллюсками (Nelson et al., 1996; Marshall et al., 2003; Gillikin, 2004; Gonzalez et al., 2005; Allan et al., 2006; Gracia-López et al., 2006; Arjona et al., 2007; Resgalla et al., 2007; Shock et al., 2009; Svetlichny et al., 2010; Uliano et al., 2010; Ern et al., 2014; Rivera-Ingraham, Lignot, 2017; Ern, Esbaugh, 2018) показал отсутствие однозначной общей зависимости интен-

сивности обмена от солености. У животных реализуется два разных типа осмоадаптации (Хлебович, 1974; Gilles, 1979; Аладин, 1987, 1990; Хлебович, Аладин, 2010; Rivera-Ingraham, Lignot, 2017), и они делятся на две группы: осморегуляторы, у которых концентрация солей в жидкостях тела активно регулируется на организменном уровне, и осмоконформеры, у которых, как и у одноклеточных, осмоадаптация осуществляется на клеточном уровне и в клетках создаются высокие концентрации осмолитов.

Энергозатраты на активную осморегуляцию будут расти с увеличением осмотического градиента, что подтверждено многократно (Gillikin, 2004; Gonzalez et al., 2005; Rivera-Ingraham, Lignot, 2017; Ern, Esbaugh, 2018, и др.). Например, у рыб затраты энергии на осморегуляцию могут составлять от 1 до 50% общих энергетических затрат в зависимости от солености среды (Ern et al., 2014; Weaver et al., 2016). В настоящее время основные молекулярно-клеточные механизмы этого феномена поняты (Gonzalez et al., 2005; Ern et al., 2014; Weaver et al., 2016; Rivera-Ingraham, Lignot, 2017). Доля энергии, идущая на реализацию этих процессов, может изменяться в очень широких пределах, маскируя рассматриваемую зависимость. У жаброногих рачков р. *Artemia*, животных с наилучшей системой осморегуляции (Gajardo, Beardmore, 2012), обмен слабо зависит от солености в широком диапазоне, по крайней мере от 35 до 150 г/л (Gilchrist, 1958; Irwin et al., 2007; El-Gamal, 2011). В то же время потребление кислорода у них постепенно увеличивается при уменьшении солености ниже 35 г/л (Dwivedi et al., 1987; El-Gamal, 2011). Частично это объясняется тем, что в разных диапазонах солености и концентрации кислорода у *Artemia* способны синтезироваться три типа гемоглобина с разным сродством к кислороду (Moens et al., 1991). *Artemia* могут существовать в диапазоне солености от 5 до более 300 г/л, реализуя при низкой солености гиперосмотический механизм регуляции, а при солености выше 50–54 г/л – гипоосмотический. При этой критической солености рачки перенастраивают механизм осморегуляции, что, в частности, показано в исследовании влияния малых доз радиации на рачков при разной солености (Мирзоева и др., 2018). У рачков в период перенастройки наблюдается уменьшение устойчивости к действию стрессовых факторов и повышается смертность. Скорее всего, это происходит в результате дополнительных затрат энергии на процесс акклимации. В период акклимации к новой солености или температуре всегда происходит увеличение трат энергии (Ивлева, 1981; Хлебович, 2012). При изменениях солености может варьировать соотношение биохимических субстратов, используемых для получения энергии (Verslycke, Janssen, 2002; Uliano et al., 2010; Ern,

Esbaugh, 2018), что также маскирует влияние солености на обмен. Соленость влияет и на экспрессию генов, регулирующих синтез различных ферментов, участвующих в метаболизме и осморегуляции (Rivera-Ingraham et al., 2016; Weaver et al., 2016; Rivera-Ingraham, Lignot, 2017; Lee et al., 2022), уменьшая рост затрат энергии на осморегуляцию. Из приведенного выше вытекает заключение: с ростом солености у животных-осморегуляторов происходит увеличение трат на осморегуляцию, и это — общий тренд. Однако его проявления видо- и местоспецифичны и могут маскироваться действием других факторов (температура, концентрация пищи и кислорода и др.).

Зависимость трат на осмоадаптацию от солености у осмоконформеров не столь очевидна, как у осморегуляторов. В цитозоле клеток животных в значительных количествах всегда имеются органические осмолиты, которые играют важную роль в объемном гомеостазе и являются цитопротекторами (Чеботарева, 2007). Небольшие органические молекулы (моно- и олигосахариды, многоатомные спирты, аминокислоты, бетаины, амины и белки) хорошо растворяются в воде и могут действовать как осмолиты, не нарушая нормальный ход метаболизма в клетке (Yancey, 2001; Деткова, Болтянская, 2007). В клетках животных они могут образовываться за счет расщепления сложных молекул на более простые или поступать из пищи (глицерин, бетаин и т.д.) (Patrick, Bradley, 2000; Yancey, 2001; Yoder et al., 2006; Renault et al., 2016). Животные-осмоконформеры могут не только сами синтезировать разные виды осмолитов, но и использовать осмолиты поедаемых первичных продуцентов (Gilles, 1979; Patrick, Bradley, 2000; Yancey, 2001; Vooys, Geenevasen, 2002; Lindley et al., 2011; Anufriieva, 2015; Rivera-Ingraham et al., 2016). Такое использование животными чужих осмолитов является наименее энергозатратным механизмом. У некоторых видов животных их одноклеточные симбионты — фото- или хемосинтетики — способствуют возможности существования хозяев при высокой солености, обеспечивая их энергией и веществами-осмолитами (Smith et al., 2000; Hickman, 2003; Yancey et al., 2010; Röthig et al., 2016). Возможно, животные-осмоконформеры могут потреблять осмолиты из растворенного органического вещества (РОВ). Можно предположить, что в этом случае также не требуется видимых дополнительных трат энергии для создания повышенной внутриклеточной концентрации осмолитов. При повышении солености первичные продуценты интенсифицируют синтез осмолитов, например, глицерола, и их концентрация в продуцируемой биомассе растет (Шадрин, Ануфриева, 2018). Эффективность же поглощения/усвоения РОВ животными увеличивается с ростом солености выше определенного уровня (Комендантов, Хлебович,

1989). Следовательно, возможность получения осмолитов животными в гиперсоленых водах достаточно высока. Оба механизма (осморегуляция и синтез осмолитов) требуют определенных затрат энергии, таким образом, получение осмолитов с пищей и/или из РОВ может существенно снижать затраты энергии на процессы осмоадаптации (Yoder et al., 2006; Shadrin et al., 2017). Можно допустить, исходя из этого, что верхний предел галотолерантности у осмоконформеров в первую очередь определяется наличием доступных осмолитов в среде, а не энергетических ресурсов. Для различных таксонов животных найдено, что чем в большей степени соленость отклоняется от комфортной, тем выше траты на осмоадаптацию и общее потребление кислорода (Farmer, Beamish, 1969; Skadhauge, Lotan, 1974; Kokkinn, 1986; Villarreal et al., 1994; Iwama et al., 1997; Gillikin, 2004; Gonzalez et al., 2005; Ern et al., 2014; Rivera-Ingraham, Lignot, 2017). Любой тип осмоадаптации требует дополнительных затрат энергии, и при росте солености в результате этого всегда в той или иной степени будет увеличиваться и общий обмен.

Траты на движение ( $R_a$ ) являются важной составляющей общего обмена животных, в определенных случаях в несколько раз превышающей сумму всех остальных составляющих общего обмена (Dickson, Kramer, 1971; Torres, Childress, 1983; Morris et al., 1985; Cowles, Childress, 1988; Rosewarne et al., 2016; Svetlichny et al., 2017; Hernández-Sandoval et al., 2018). Эти траты зависят от характера и интенсивности двигательной активности животного. Рассмотрим возможное влияние солености на них. В ряде исследований показано, что двигательная активность уменьшается с ростом солености выше оптимального значения (Finney, 1979; Swanson, 1998; McAllen, Taylor, 2001; Zhang et al., 2007; Michalec et al., 2012). Например, средняя скорость движения у науплиусов и метанауплиусов *Artemia* (длина тела 0.6–1.5 мм) при солености 70 г/л была в среднем на 20% больше, чем при 145 г/л, а у взрослых рачков (длина тела 9–10 мм) различия составляли 30% (Anufriieva, Shadrin, 2014a). При этом в среде с водорослями скорость перемещения рачков была существенно ниже, чем в среде без пищи. С ростом солености в этих опытах наблюдали и увеличение разности между скоростью движения рачков в среде с пищей и без пищи. Подобное отмечено и для других подвижных животных (Ивлев, 1944; Шадрин, 1981; Williamson, 1981; Seuront et al., 2004; Sims et al., 2008). На двигательное поведение влияют и другие факторы. Экспериментально показано, что в присутствии хищников (личинок рыб) у неполовозрелых *Artemia* разных размеров происходило увеличение скорости движения в среднем в 1.8 раз (Beck, Turingan, 2007).

В опытах с *Artemia* максимально возможная скорость движения значимо не зависела от солёности (Anufrieva, Shadrin, 2014a), что, возможно, объясняется тем, что сопротивление жидкости движению хоть и увеличивается с ростом солёности, но увеличение этого же сопротивления делает более эффективным механизм гребли рачков (Alexander, 2003). Следовательно, энергетическая эффективность движения рачков практически независима от солёности, но суммарные траты на движение при этом увеличиваются. Таким образом, можно предположить, что максимально возможный обмен, по крайней мере у *Artemia*, не зависит от солёности. Хотя с увеличением солёности и пропорционально увеличивающейся вязкости раствора будет происходить рост трат на движение. Следовательно, можно предположить, что при увеличении солёности траты на движение будут стремиться к максимально возможным, резко ограничивая возможности двигательной активности. Это, в частности, должно вести к уменьшению возможности получения необходимого рациона. Хотя, скорее всего, это не общее правило, в понимании трофических взаимодействий еще много неясностей. Следует отметить, что влияние солёности на локомоторную активность животных и трат энергии на движение являются недостаточно изученными вопросами для случая гиперсолёной среды. Есть еще один механизм снижения трат энергии на активный обмен, связанных с поиском и потреблением пищи. Поиск и потребление животной пищи требует больших затрат энергии, чем растительной, и это может вести к изменению состава рациона рыб (Hossain et al., 2017a, b; Vieira et al., 2020). Так, например, показано, что у высоко галотолерантного вида рыб *Atherinella brasiliensis* (Quoy, Gaimard, 1854) с увеличением солёности в пищевом комке существенно уменьшается доля потребленных животных и увеличивается объем растительной пищи (Vieira et al., 2020).

### СОЛЁНОСТЬ И АССИМИЛИРОВАННАЯ ЭНЕРГИЯ

В обобщенном виде зависимость рациона и его ассимилированной части от концентрации пищевых объектов можно представить следующим образом (Шадрин, 1981, 1990; Shadrin et al., 2020):

$$A = \alpha C = \alpha W_p / (T_1 + T_2), \quad (3)$$

где  $A$  – ассимилированная часть рациона,  $C$  – рацион,  $\alpha$  – усвояемость пищи,  $W_p$  – масса (калорийное содержание пищевого объекта),  $T_1$  – среднее время эффективного поиска пищевого объекта,  $T_2$  – среднее время обработки одного пищевого объекта.

$T_2$  необходимо учитывать только при высокой концентрации достаточно крупных жертв, когда

их объем близок к объему кишечника (Jeschke et al., 2002). В случае мелких жертв, когда их может помешаться в кишечнике много,  $T_2 \ll T_1$ , и поэтому этим показателем допустимо пренебречь. Учитывая, что  $T_1 = 1/(\beta Vn)$ , где  $\beta$  – коэффициент,  $n$  – концентрация пищевых объектов,  $V$  – относительная скорость движения животного, равная  $\sqrt{(V_1^2 + V_2^2)}$ , где  $V_1$  и  $V_2$  – скорости хищника и жертвы, уравнение (3) можно записать следующим образом (Shadrin et al., 2020):

$$C = W_p \beta V n. \quad (4)$$

С уменьшением средней скорости движения рацион будет уменьшаться, что следует из уравнения (4). Существует общий тренд уменьшения двигательной активности в гиперсолёной среде с ростом солёности в различных таксонах животных (Finney, 1979; Swanson, 1998; McAllen, Taylor, 2001; Zhang et al., 2007; Michalec et al., 2012). Поэтому рост солёности будет вести к падению рациона при одинаковой концентрации пищи. Обсуждая вопрос влияния солёности на количество ассимилированной энергии, нельзя упускать из виду возможность животных потреблять растворенное органическое вещество (Stephens, 1968; Anderson, Stephens, 1969; Хайлов, Ерохин, 1978; Комендантов, Хлебович, 1989), учитывая, что его концентрация, как правило, высока в гиперсолёной среде (Shadrin et al., 2019c).  $\text{Na}^+$ -зависимый обменный транспорт осуществляется через клеточную мембрану, и интенсивность потребления растворенного органического вещества, включая свободные аминокислоты, с ростом солёности увеличивается (Stephens, 1964, 1968; Stephens, Virscar, 1966; Siebers, Bulnheim, 1977). Роль этого феномена в гиперсолёных местообитаниях в настоящее время абсолютно неизвестна, но можно предположить, что она значима.

Для организма, чтобы он мог существовать, должно выполняться следующее соотношение (Шадрин, 2011; Алимов и др., 2013):

$$R \leq A. \quad (5)$$

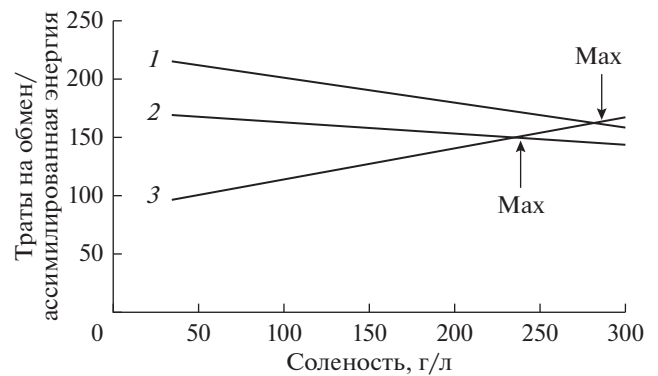
Из неравенства (5) следует, что верхний предел галотолерантности у животных, в том числе и у одноклеточных (Ogen, 2011), определяется биоэнергетическими ограничениями. Исходя из вышеприведенных данных и рассуждений, можно сделать следующее эмпирическое обобщение: с ростом солёности траты на обмен несколько увеличиваются, а рацион (при заданной концентрации пищи) будет убывать. Возможность получать достаточное количество энергии с рационом будет определять возможность существования данного вида животных при той или иной солёности. Графической иллюстрацией может служить рис. 1.

$R$  существенно зависит от эколого-физиологических особенностей вида, в то время как  $A$  в

большей степени определяется условиями питания, а именно концентрацией и составом доступной пищи (Шадрин, Ануфриева, 2018). Например, для веслоногих рачков *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) было показано, что верхний предел солености, до которого доживали рачки, при очень высокой концентрации микроводорослей был 140–150 г/л, а в сосудах с меньшим количеством микроводорослей – лишь 80 г/л (Ануфриева, Шадрин, 2014). Увеличение осмоадаптационных возможностей с ростом обеспеченности пищей показано и для представителей других таксонов животных, в частности и рыб (Rippin-gale, Hodgkin, 1977; Swanson, 1998; Kang, King, 2012; Lee et al., 2013; Hossain et al., 2017a; Vieira et al., 2020). Животные, используя осмолиты микроводорослей, могут существенно снижать затраты энергии на их синтез. Вероятно, поэтому ряд галотолерантных копепод и личинок хирономид находили при наивысшей солености только при интенсивном “цветении” микроводорослей (Kokkinn, 1986; Shadrin, Anufrieva, 2013; Anufrieva, 2015; Ануфриева, 2016; Shadrin et al., 2017). Соленость в этом случае является лишь одним из важных экологических фильтров, лимитирующих возможную видовую структуру зооценоза (Shadrin et al., 2019a). Существует общий тренд уменьшения видовой обилия с увеличением солености выше 40–50 г/л (Дагаева, 1927; Hedgpeth, 1959; Hammer, 1986; Williams, 1998; Anufrieva, Shadrin, 2018; Sacco et al., 2021). При этом, как правило, в диапазоне от 40 до 120 г/л соленость не является основным фактором, определяющим видовое богатство, биотические факторы играют более важную роль (Williams, 1998; Шадрин, Ануфриева, 2018; Anufrieva, Shadrin, 2018; Shadrin et al., 2019a). Еще в 1955 г. В.С. Ивлев сделал обобщение: “Для выживания подавляющего большинства животных решающее значение имеют биотические факторы. ... Лишь критические, летальные напряжения абиотических факторов приобретают мощность биологических причин...” (Ивлев, 1977, с. 7). И проведенный анализ случая гиперсоленых экосистем еще раз подтверждает это общее правило.

### СОЛЕННОСТЬ И РОСТ

Исходя из уравнения (1) и вышеприведенных данных об увеличении затрат на обмен и уменьшении рациона, можно говорить об общей тенденции убывания продукции с ростом солености выше оптимальной. Экспериментально это подтверждено для одного вида амфипод (Normant, Lamprecht, 2006) и артемий (Barnes, Wurtsbaugh, 2015). Разумеется, количественное проявление этой тенденции является видоспецифичным и зависит также от других факторов (температуры, концентрации пищи и т.д.). Дефинитивная/максимальная масса животного определяется суммой



**Рис. 1.** Зависимость трат на обмен и ассимилированной энергии от солености при разной концентрации пищи для абстрактного животного. Обозначения: 1 – ассимилированная энергия при высокой концентрации пищи; 2 – ассимилированная энергия при низкой концентрации пищи; 3 – траты на обмен. Графическое обобщение литературных данных.

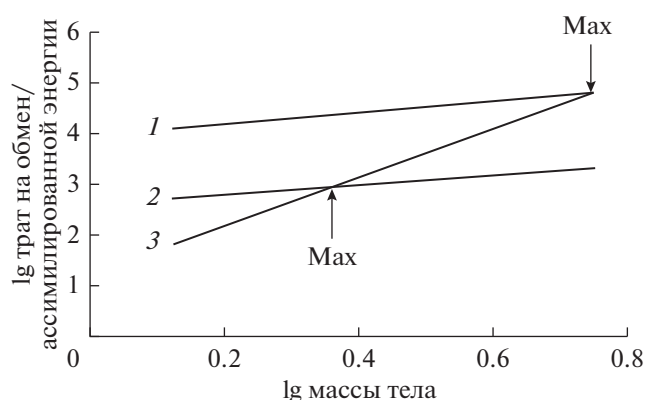
суточных приростов массы за время развития, что можно представить в виде уравнения (Сушеня, 1975; Шадрин, 2011; Алимов и др., 2013):

$$\int_0^t \frac{dW}{dt} = \int_0^t (A - R) = \int_0^t (a_1 W^{b_1} - a_2 W^{b_2}), \quad (6)$$

где  $\frac{dW}{dt}$  – мгновенный прирост массы,  $W$  – текущая масса,  $a$  и  $b$  – коэффициенты,  $t$  – продолжительность роста до момента, когда  $A = R$ .

Разумеется, в уравнении (6)  $A = a_1 W^{b_1}$  является лишь определенным приближением к реальности, так как рассматривает идеальный случай, когда коэффициенты  $a_1$  и  $b_1$  не меняются с возрастом и не зависят от факторов среды, чего в природе не бывает. Лишь в контролируемых условиях эксперимента такая зависимость реализуется. Так как обычно  $b_1 < b_2$  (Сушеня, 1975; Печень-Финенко и др., 1986; Day et al., 1996), из уравнения следует, что при увеличении массы тела удельная скорость роста будет уменьшаться. Есть максимальная масса, при которой  $A = R$ , т.е. дальнейший рост невозможен. В идеальном случае эта максимальная масса будет зависеть от рациона (усвоенной энергии), что графически представлено на рис. 2.

Совместный анализ рис. 1 и 2 позволяет сделать вывод, что возможный дефинитивный размер будет определяться концентрацией пищи, а не только соленостью, и будет уменьшаться с увеличением солености. Это показано на двух видах артемий и личинках *Diptera* экспериментально в мезокосмах (Barnes, Wurtsbaugh, 2015). Например, размер самок *Artemia* уменьшался примерно на 30% с увеличением солености от 25 до 225 г/л,



**Рис. 2.** Зависимость трат на обмен и ассимилированной энергии от массы тела при разной концентрации пищи для абстрактного животного. Обозначения: 1 — ассимилированная энергия при высокой концентрации пищи; 2 — ассимилированная энергия при низкой концентрации пищи; 3 — траты на обмен.

масса рачков при этом в среднем уменьшалась от 0.68 до 0.23 мг, почти в 3 раза. Подобная зависимость отмечена и для личинок *Ephydra* sp., средний размер был почти одинаков в диапазоне солености от 25 до 75 г/л, а потом уменьшался на 40% с увеличением солености до 250 г/л, масса личинок изменялась от 1.1 до 0.6 мг, почти в 2 раза. Для видов ряда таксонов найдено, что в природных популяциях с увеличением солености наблюдается уменьшение средних размеров/массы животных (Carbonnel, 1983; Kokkinn, 1986; Van Harten, 1996; Mezquita et al., 2000; Herbst, 2006; Anufrieva, Shadrin, 2014b; Weaver et al., 2016; Shadrin et al., 2019b). Зависимость среднего размера/массы тела от солености не всегда является линейной. В крымской и марокканской популяциях копеподы *Arctodiaptomus salinus* происходило существенное уменьшение размеров тела самцов и самок при повышении солености от 15–20 до 70 г/л (Rokneddine, 2004; Anufrieva, Shadrin, 2014b). Другие факторы влияют на характер проявления этой зависимости, прежде всего температура (Rokneddine, 2004; Anufrieva, Shadrin, 2014b). Чем выше температура, тем меньше размер тела *A. salinus* (Ануфриева, Шадрин, 2014; Anufrieva, Shadrin, 2014b). Температурой определяется и вид зависимости от солености, например, при температуре 10°C была отмечена положительная зависимость длины тела копеподы *A. salinus* от солености, а при температуре >20°C — отрицательная (Rokneddine, 2004).

При любой концентрации пищи существует максимальная масса животного, при которой оно способно существовать. Максимально возможный размер животного с ростом солености будет уменьшаться тем сильнее, чем меньше концентрация пищи. Таким образом, уменьшение массы

тела позволяет виду существовать в более широком диапазоне солености и концентрации пищи. Вероятно этим, прежде всего, можно частично объяснить тот факт, что с ростом солености и при других неблагоприятных/стрессовых условиях из сообщества в первую очередь “выпадают” крупноразмерные виды животных (Плотников, 2016; Shadrin et al., 2019c).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммируя все вышеприведенное, можно сделать общий вывод, что балансово-энергетический подход полезен для понимания найденных экологических закономерностей. При этом следует помнить, как писал Г.Г. Винберг (1981), что наблюдаемые в природе феномены — всего лишь реализованные варианты среди многих нереализованных, эвентуально возможных вариантов. Базируясь на термодинамике, подход может лишь помогать очерчивать области возможного и определяет тренды, не давая понимания закономерностей и механизмов реализации эвентуально возможного. Термодинамика имеет дело с усредненными величинами, которые дают характеристики совокупности каких-либо объектов, она не может дать понимание уникальности отдельных дискретных систем. Балансово-энергетический подход также не может этого сделать в экологии.

Оценивая возможности подхода, уместно вспомнить слова одного из его создателей Г.Г. Винберга (1981): “Экосистема рассматривается как некоторая природная целостность при продукционно-энергетическом исследовании, и оно направляется на выяснение и количественное выражение ее исторически сложившихся особенностей. Затем эти в общих чертах выясненные особенности экосистемы могут и должны подвергаться аналитическому изучению для выяснения механизма характеризующих экосистему явлений и протекающих в ней процессов, взаимодействия и взаимозависимости видов и т.д. Существенно, что в этом случае успеху аналитического исследования подчиненных целому явлений способствует то, что оно ведется при уже известных ограничениях, отражающих место данного явления в экосистеме”.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ФИЦ ИнБЮМ “Изучение особенностей структуры и динамики экосистем соленых озер и лагун в условиях климатической изменчивости и антропогенной нагрузки для создания научных основ их рационального использования” (№ 121041500203-3).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием лабораторных животных в качестве объектов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аладин Н.В., 1987. Соленостные адаптации и эволюция осморегуляторных способностей в пределах классов Ostracoda и Branchiopoda // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 160. С. 106–126.
- Аладин Н.В., 1990. Общая характеристика гидробионтов Аральского моря с точки зрения физиологии осморегуляции // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 223. С. 5–18.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М., 2013. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука. 342 с.
- Ануфриева Е.В., 2016. Суслоройда в гиперсолёных водоёмах Крыма и мира: разнообразие, влияние факторов среды, экологическая роль // Журн. СФУ. Сер. Биол. Т. 9. № 4. С. 398–408.
- Ануфриева Е.В., Шадрин Н.В., 2014. *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) (Calanoida, Copepoda) в солёных водоёмах Крыма // Морской экол. журн. Т. 13. № 3. С. 5–11.
- Винберг Г.Г., 1981. Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии // Журн. общ. биологии. Т. 42. № 1. С. 5–18.
- Дагаева В.Н., 1927. Наблюдения над жизнью солёного озера у бухты Круглой у Севастополя // Изв. АН СССР. Сер. VI. Т. 21. Вып. 7. С. 1319–1346.
- Деткова Е.Н., Болтянская Ю.В., 2007. Осмоадаптация галоалкофильных бактерий: роль осморегуляторов и возможности их практического применения // Микробиология. Т. 76. № 5. С. 581–593.
- Заика В.Е., 1985. Балансовая теория роста животных. Киев: Наукова думка. 191 с.
- Ивлев В.С., 1944. Время охоты и проходимость хищником путь в связи с плотностью популяции жертвы // Зоол. журн. Т. 23. № 4. С. 139–145.
- Ивлев В.С., 1977. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наукова думка. 272 с.
- Ивлева И.В., 1981. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев: Наукова думка. 231 с.
- Комендантов А.Ю., Хлебович В.В., 1989. Соленостная зависимость поглощения водными беспозвоночными растворённых органических веществ // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 196. С. 22–50.
- Мирзоева Н.Ю., Ануфриева Е.В., Шадрин Н.В., 2018. Влияние гамма-облучения цист партеногенетических *Artemia* (Branchiopoda, Anostraca) на выход науплиусов и постнауплиальную выживаемость при разной солёности // Поволжский экол. журн. № 4. С. 418–432. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2018-4-418-432>
- Печень-Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Романова З.А., 1986. Энергетический бюджет двух видов равноногих ракообразных // Экология моря. Вып. 23. С. 54–64.
- Плотников И.С., 2016. Многолетние изменения фауны свободноживущих водных беспозвоночных Аральского моря. СПб.: ЗИН РАН. 168 с.
- Суценыя Л.М., 1975. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника. 208 с.
- Хайлов К.М., Ерохин В.Е., 1978. Вопросы утилизации РОВ рачками *Tigriopus brevicornis* и *Calanus Finmarchicus* // Океанология. Т. 11. № 1. С. 117–126.
- Хлебович В.В., 1974. Критическая солёность биологических процессов. Л.: Наука. 235 с.
- Хлебович В.В., 2012. Очерки экологии особи. СПб.: ЗИН РАН. 143 с.
- Хлебович В.В., Аладин Н.В., 2010. Фактор солёности в жизни животных // Вестн. РАН. Т. 80. № 5–6. С. 527–532.
- Чеботарева Н.А., 2007. Влияние молекулярного краудинга на ферменты гликогенолиза // Успехи биол. химии. Т. 47. С. 233–258.
- Шадрин Н.В., 1981. Некоторые теоретические аспекты питания копепод // Экология морских организмов. Киев: Наукова думка. С. 38–44.
- Шадрин Н.В., 1990. Влияние биотических факторов на энергетический баланс гидробионтов // Биоэнергетика гидробионтов. Киев: Наукова думка. С. 102–118.
- Шадрин Н.В., 2011. Исчерпал ли себя балансово-энергетический подход в гидробиологии: возможности и ограничения // Морской экол. журн. Т. 10. № 1. С. 98–103.
- Шадрин Н.В., Ануфриева Е.В., 2018. Экосистемы гиперсолёных водоёмов: структура и трофические связи // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 6. С. 418–427. <https://doi.org/10.1134/S0044459618060076>
- Alexander R.M., 2003. Principles of Animal Locomotion. Princeton: Princeton Univ. Press. 372 p.
- Allan E.L., Froneman P.W., Hodgson A.N., 2006. Effects of temperature and salinity on the standard metabolic rate (SMR) of the caridean shrimp *Palaemon peringueyi* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 337. № 1. P. 103–108. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.06.006>
- Anderson J.W., Stephens G.C., 1969. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. VI. Role of epiflora in apparent uptake of glycine by marine crustaceans // Mar. Biol. V. 4. № 3. P. 243–249. <https://doi.org/10.1007/BF00393901>
- Anufrieva E.V., 2015. Do copepods inhabit hypersaline waters worldwide? A short review and discussion // Chin. J. Ocean. Limnol. V. 33. № 6. P. 1354–1361. <https://doi.org/10.1007/s00343-014-4385-7>
- Anufrieva E.V., Shadrin N.V., 2014a. The swimming behavior of *Artemia* (Anostraca): New experimental and observational data // Zoology. V. 117. № 6. P. 415–421. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2014.03.006>
- Anufrieva E.V., Shadrin N.V., 2014b. Factors determining the average body size of geographically separated *Arcto-*

- diaptomus salinus* (Daday, 1885) populations // Zool. Res. V. 35. P. 132–141.
- Anufrieva E.V., Shadrin N.V., 2018. Diversity of fauna in Crimean hypersaline water bodies // J. Sib. Fed. Univ. Biol. V. 11. № 4. P. 294–305.  
<https://doi.org/10.17516/1997-1389-0073>
- Arjona F.J., Vargas-Chacoff L., Ruiz-Jarabo I., Martín del Río M.P., Mancera J.M., 2007. Osmoregulatory response of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) to changes in environmental salinity // Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. V. 148. № 2. P. 413–421.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.05.026>
- Barnes B.D., Wurtsbaugh W.A., 2015. The effects of salinity on plankton and benthic communities in the Great Salt Lake, Utah, USA: A microcosm experiment // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72. № 6. P. 807–817.  
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0396>
- Beck J.L., Turingan R.G., 2007. The effects of zooplankton swimming behavior on prey-capture kinematics of red drum larvae, *Sciaenops ocellatus* // Mar. Biol. V. 151. № 4. P. 1463–1470.  
<https://doi.org/10.1007/s00227-006-0598-4>
- Carbonnel G., 1983. Morphometrie et hypersalinite chez *Cyprideis torosa* (Jones) (Ostracoda, Actuel) dans les Salines de Santa-Pola (Alicante, Espagne) // Sci. Geol. Bull. V. 36. P. 211–219.
- Cowles D.L., Childress J.J., 1988. Swimming speed and oxygen consumption in the bathypelagic mysid *Gnathophausia ingens* // Biol. Bull. V. 175. № 1. P. 111–121.  
<https://doi.org/10.2307/1541898>
- Day O.J., Jones D.A., Howell B.R., 1996. Food consumption, growth and respiration of sole, *Solea solea* (L.), during early ontogeny in a hatchery environment // Aquac. Res. V. 27. № 11. P. 831–839.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.1996.t01-1-00800.x>
- Dickson I.W., Kramer R.H., 1971. Factors influencing scope for activity and active and standard metabolism of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 28. № 4. P. 587–596.  
<https://doi.org/10.1139/f71-082>
- Dwivedi S.N., Diwan A.D., Iftikhar M.B., 1987. Oxygen uptake in the brine shrimp *Artemia* in relation to salinity // Indian J. Fish. V. 34. P. 359–361.
- El-Gamal M.M., 2011. Respiration of *Artemia franciscana* cultured under different salinities // Anim. Biol. V. 61. № 4. P. 413–425.  
<https://doi.org/10.1163/157075511X596891>
- Ern R., Esbaugh A.J., 2018. Effects of salinity and hypoxia-induced hyperventilation on oxygen consumption and cost of osmoregulation in the estuarine red drum (*Sciaenops ocellatus*) // Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. V. 222. P. 52–59.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2018.04.013>
- Ern R., Huong D.T., Cong N.V., Bayley M., Wang T., 2014. Effect of salinity on oxygen consumption in fishes: A review // J. Fish Biol. V. 84. № 4. P. 1210–1220.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.12330>
- Farmer G.J., Beamish F.W., 1969. Oxygen consumption of *Tilapia nilotica* in relation to swimming speed and salinity // J. Fish. Res. Board Can. V. 26. № 11. P. 2807–2821.  
<https://doi.org/10.1139/f69-277>
- Finney C.M., 1979. Salinity stress in harpacticoid copepods // Estuaries. V. 2. P. 132–135.  
<https://doi.org/10.2307/1351640>
- Gajardo G.M., Beardmore J.A., 2012. The brine shrimp *Artemia*: Adapted to critical life conditions // Front. Physiol. V. 3.  
<https://doi.org/10.3389/fphys.2012.00185>
- Gilchrist B.M., 1958. The oxygen consumption of *Artemia salina* (L.) // Hydrobiologia. V. 12. № 1. P. 27–37.  
<https://doi.org/10.1007/BF00035925>
- Gilles R., 1979. Mechanisms of Osmoregulation in Animals. N.-Y.: Wiley Interscience. 667 p.
- Gillikin D.P., 2004. Osmoregulatory ability of *Chiromantes ortmanni* (Crosnier, 1965) subjected to dilute and hypersaline seawater // Crustaceana. V. 77. № 1. P. 67–74.  
<https://doi.org/10.1163/156854004323037892>
- Gonzalez R.J., Cooper J., Head D., 2005. Physiological responses to hyper-saline waters in sailfin mollies (*Poecilia latipinna*) // Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. V. 142. № 4. P. 397–403.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2005.08.008>
- Gracia-López V., Rosas-Vázquez C., Brito-Pérez R., 2006. Effects of salinity on physiological conditions in juvenile common snook *Centropomus undecimalis* // Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. V. 145. № 3. P. 340–345.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.07.008>
- Hammer U.T., 1986. Saline Lake Ecosystems of the World. Dordrecht: Dr. W. Junk Publ. 616 p.
- Hedgpeth J.W., 1959. Some preliminary considerations of the biology of inland mineral waters // Archivio di Oceanografia e Limnologia. V. 11. P. 111–141.
- Herbst D.B., 2006. Salinity controls on trophic interactions among invertebrates and algae of solar evaporation ponds in the Mojave Desert and relation to shorebird foraging and selenium risk // Wetlands. V. 26. № 2. P. 475–485.
- Hernández-Sandoval P., Díaz F., Re-Araujo A.D., López-Sánchez J.A., Martínez-Valenzuela M.D., et al., 2018. Thermal preference, critical thermal limits, oxygen routine consumption and active metabolic scope of *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) maintained at different acclimation temperatures // Lat. Am. J. Aquat. Res. V. 46. № 3. P. 558–569.  
<https://doi.org/10.3856/V46-Issue3-fulltext-9>
- Hickman C.S., 2003. Mollusc-microbe mutualisms extend the potential for life in hypersaline systems // Astrobiology. V. 3. № 3. P. 631–644.  
<https://doi.org/10.1089/153110703322610717>
- Hossain M.A., Ye Q., Leterme S.C., Qin J.G., 2017a. Spatial and temporal changes of three prey-fish assemblage structure in a hypersaline lagoon: The Coorong, South Australia // Mar. Freshw. Res. V. 68. № 2. P. 282–292.  
<https://doi.org/10.1071/MF15212>
- Hossain M.A., Hemraj D.A., Ye Q., Leterme S.C., Qin J.G., 2017b. Diet overlap and resource partitioning among three forage fish species in Coorong, the largest inverse estuary in Australia // Environ. Biol. Fishes. V. 100. P. 639–654.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-017-0592-3>
- Irwin S., Wall V., Davenport J., 2007. Measurement of temperature and salinity effects on oxygen consumption of



- Artemia franciscana* K., measured using fibre-optic oxygen micro-sensors // *Hydrobiologia*. V. 575. № 1. P. 109–115.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-006-0358-y>
- Iwama G.K., Takemura A., Takano K., 1997. Oxygen consumption rates of tilapia in fresh water, sea water, and hypersaline sea water // *J. Fish Biol.* V. 51. № 5. P. 886–894.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01528.x>
- Jeschke J.M., Kopp M., Tollrian R., 2002. Predator functional responses: Discriminating between handling and digesting prey // *Ecol. Monogr.* V. 72. P. 95–112.  
[https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2002\)072\[0095:PFRDBH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2002)072[0095:PFRDBH]2.0.CO;2)
- Kang S.R., King S.L., 2012. Influence of salinity and prey presence on the survival of aquatic macroinvertebrates of a freshwater marsh // *Aquat. Ecol.* V. 46. № 4. P. 411–420.  
<https://doi.org/10.1007/s10452-012-9410-3>
- Kokkinn M.J., 1986. Osmoregulation, salinity tolerance and the site of ion excretion in the Halobiont Chironomid, *Tanytarsus barbitoris* Freeman // *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* V. 37. № 2. P. 243–250.  
<https://doi.org/10.1071/MF9860243>
- Lee C.E., Moss W.E., Olson N., Chau K.F., Chang Y.M., Johnson K.E., 2013. Feasting in fresh water: Impacts of food concentration on freshwater tolerance and the evolution of food × salinity response during the expansion from saline into fresh water habitats // *Evol. Appl.* V. 6. № 4. P. 673–689.  
<https://doi.org/10.1111/eva.12054>
- Lee J., Cho B.C., Park J.S., 2022. Transcriptomic analysis of brine shrimp *Artemia franciscana* across a wide range of salinities // *Mar. Genomics*. V. 61. Art. 100919.  
<https://doi.org/10.1016/j.margen.2021.100919>
- Lindley L.C., Phelps R.P., Davis D.A., Cummins K.A., 2011. Salinity acclimation and free amino acid enrichment of copepod nauplii for first-feeding of larval marine fish // *Aquaculture*. V. 318. № 3–4. P. 402–406.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.05.050>
- Marshall D.J., Perissinotto R., Holley J.F., 2003. Respiratory responses of the mysid *Gastrosaccus brevifissura* (Percarida: Mysidacea), in relation to body size, temperature and salinity // *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* V. 134. № 2. P. 257–266.  
[https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00258-1](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00258-1)
- McAllen R., Taylor A., 2001. The effect of salinity change on the oxygen consumption and swimming activity of the high-shore rockpool copepod *Tigriopus brevicornis* // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 263. № 2. P. 227–240.  
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00308-2](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00308-2)
- Mezquita F., Olmos V., Oltra R., 2000. Population ecology of *Cyprideis torosa* (Jones, 1850) in a hypersaline environment of the Western Mediterranean (Santa Pola, Alacant) (Crustacea: Ostracoda) // *Ophelia*. V. 53. № 2. P. 119–130.  
<https://doi.org/10.1080/00785236.2000.10409442>
- Michalec F.G., Holzner M., Hwang J.S., Souissi S., 2012. Three dimensional observation of salinity-induced changes in the swimming behavior of the estuarine calanoid copepod *Pseudodiaptomus annandalei* // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 438. P. 24–31.  
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.09.013>
- Moens L., Wolf G., Hauwaert M.L., van, Baere I., de, Beuemen J., van, et al., 1991. The extracellular hemoglobins of *Artemia*: Structure of the oxygen carrier and respiration physiology // *Artemia Biology*. N.-Y.: CRC Press. P. 187–220.
- Morris M.J., Gust G., Torres J.J., 1985. Propulsion efficiency and cost of transport for copepods: a hydromechanical model of crustacean swimming // *Mar. Biol.* V. 86. № 3. P. 283–295.  
<https://doi.org/10.1007/BF00397515>
- Nelson J., Tang Y.O., Boutilier R., 1996. The effects of salinity change on the exercise performance of two Atlantic cod (*Gadus morhua*) populations inhabiting different environments // *J. Exp. Biol.* V. 199. № 6. P. 1295–1309.
- Normant M., Lamprecht I., 2006. Does scope for growth change as a result of salinity stress in the amphipod *Gammarus oceanicus*? // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 334. № 1. P. 158–163.  
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.01.022>
- Oren A., 2011. Thermodynamic limits to microbial life at high salt concentrations // *Environ. Microbiol.* V. 13. № 8. P. 1908–1923.  
<https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02365.x>
- Patrick M.L., Bradley T.J., 2000. Regulation of compatible solute accumulation in larvae of the mosquito *Culex tarsalis*: Osmolarity versus salinity // *J. Exp. Biol.* V. 203. P. 831–839.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.203.4.831>
- Renault D., Lombard M., Vingère J., Laparie M., 2016. Comparative salinity tolerance in native flies from the subantarctic Kerguelen Islands: A metabolomic approach // *Polar Biol.* V. 39. P. 47–56.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-014-1605-8>
- Resgalla C., Jr., Brasil E.D., Salomão L.C., 2007. The effect of temperature and salinity on the physiological rates of the mussel *Perna perna* (Linnaeus, 1758) // *Braz. Arch. Biol. Technol.* V. 50. № 3. P. 543–556.  
<https://doi.org/10.1590/S1516-89132007000300019>
- Rippingale R.J., Hodgkin E.P., 1977. Food availability and salinity tolerance in a brackish water copepod // *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* V. 28. № 1. P. 1–7.  
<https://doi.org/10.1071/MF9770001>
- Rivera-Ingraham G.A., Lignot J.H., 2017. Osmoregulation, bioenergetics and oxidative stress in coastal marine invertebrates: Raising the questions for future research // *J. Exp. Biol.* V. 220. № 10. P. 1749–1760.  
<https://doi.org/10.1071/MF9770001>
- Rivera-Ingraham G.A., Nommick A., Blondeau-Bidet E., Ladurner P., Lignot J.H., 2016. Salinity stress from the perspective of the energy-redox axis: lessons from a marine intertidal flatworm // *Redox Biol.* V. 10. P. 53–64.  
<https://doi.org/10.1016/j.redox.2016.09.012>
- Rokneddine A., 2004. The influence of salinity and temperature on the growth of *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) (Copepoda, Calanoida), from the temporary salt marsh, “La Sebkhia Zima”, Morocco // *Crustaceana*. V. 77. № 9. P. 1025–1044.  
<https://doi.org/10.1163/1568540042900259>
- Rosewarne P.J., Wilson J.M., Svendsen J.C., 2016. Measuring maximum and standard metabolic rates using intermittent-flow respirometry: A student laboratory investigation of aerobic metabolic scope and environmental

- hypoxia in aquatic breathers // *J. Fish Biol.* V. 88. № 1. P. 265–283.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.12795>
- Röthig T., Ochsenkühn M.A., Roik A., Merwe R., van der Voolstra C.R., 2016. Long-term salinity tolerance is accompanied by major restructuring of the coral bacterial microbiome // *Mol. Ecol.* V. 25. № 6. P. 1308–1323.  
<https://doi.org/10.1111/mec.13567>
- Sacco M., White N.E., Harrod C., Salazar G., Aguilar P., et al., 2021. Salt to conserve: a review on the ecology and preservation of hypersaline ecosystems // *Biol. Rev.* V. 96. № 6. P. 2828–2850.  
<https://doi.org/10.1111/brv.12780>
- Seuront L., Hwang J.S., Tseng L.C., Schmitt F.G., Souissi S., Wong C.K., 2004. Individual variability in the swimming behavior of the sub-tropical copepod *Oncaea venusta* (Copepoda: Poecilostomatoida) // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 283. P. 199–217.  
<https://doi.org/10.3354/meps283199>
- Shadrin N.V., Anufriieva E.V., 2013. Dependence of *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) halotolerance on exoosmolytes: New data and a hypothesis // *J. Meditter. Ecol.* V. 12. P. 21–26.
- Shadrin N., Yakovenko V., Anufriieva E., 2020. Behavior of *Gammarus aequicauda* (Crustacea, Amphipoda) during predation on *Artemia* (Crustacea, Anostraca): New experimental results // *Int. Rev. Hydrobiol.* V. 105. № 5–6. P. 143–150.  
<https://doi.org/10.1002/iroh.202002059>
- Shadrin N.V., Anufriieva E.V., Belyakov V.P., Bazhora A.I., 2017. Chironomidae larvae in hypersaline waters of the Crimea: Diversity, distribution, abundance and production // *Eur. Zool. J.* V. 84. № 1. P. 61–72.  
<https://doi.org/10.1080/11250003.2016.1273974>
- Shadrin N.V., Belyakov V.P., Bazhora A.I., Anufriieva E.V., 2019a. The role of salinity as an environmental filtering factor in the determination of the Diptera taxonomic composition in the Crimean waters // *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* № 420. Art. 3.  
<https://doi.org/10.1051/kmae/2020024>
- Shadrin N.V., Belyakov V.P., Bazhora A.I., Anufriieva E.V., 2019b. Does salinity affect body proportions and “size/mass” ratios of highly halotolerant *Baeotendipes noctivagus* larvae (Diptera, Chironomidae)? // *Oceanol. Hydrobiol. Stud.* V. 48. № 4. P. 305–315.  
<https://doi.org/10.2478/ohs-2019-0028>
- Shadrin N., Kolesnikova E., Revkova T., Latushkin A., Chepyzhenko A. et al., 2019c. Macrostructure of benthos along a salinity gradient: The case of Sivash Bay (the Sea of Azov), the largest hypersaline lagoon worldwide // *J. Sea Res.* V. 154. Art. 101811.  
<https://doi.org/10.1016/j.seares.2019.101811>
- Shock B.C., Foran C.M., Stueckle T.A., 2009. Effects of salinity stress on survival, metabolism, limb regeneration, and ecdysis in *Uca pugnax* // *J. Crustacean Biol.* V. 29. № 3. P. 293–301.  
<https://doi.org/10.1651/08-2990.1>
- Siebers D., Bulnheim H.P., 1977. Salinity dependence, uptake kinetics and specificity of amino acid absorption across the body surphase of the oligochaete annelid *Enchytraeus albidus* // *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* V. 29. № 4. P. 473–492.  
<https://doi.org/10.1007/BF01609985>
- Sims D.W., Southall E.J., Humphries N.E., 2008. Scaling laws of marine predator search behavior // *Nature.* V. 451. P. 1098–1102.  
<https://doi.org/10.1038/nature06518>
- Skadhauge E., Lotan R., 1974. Drinking rate and oxygen consumption in the euryhaline teleost *Aphanius dispar* in waters of high salinity // *J. Exp. Biol.* V. 60. № 2. P. 547–556.
- Smith E.B., Scott K.M., Nix E.R., Korte C., Fisher C.R., 2000. Growth and condition of seep mussels (*Bathymodiulus childressi*) at a Gulf of Mexico brine pool // *Ecol. V.* 81. № 9. P. 2392–2403.  
<https://doi.org/10.2307/177462>
- Stephens G.C., 1964. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. III. Uptake of glycine by brackish water annelids // *Biol. Bull.* V. 126. № 1. P. 150–162.  
<https://doi.org/10.2307/1539425>
- Stephens G.C., 1968. Dissolved organic matter as a potential source of nutrition for marine organisms // *Am. Zool.* V. 8. № 1. P. 95–106.  
<https://doi.org/10.1093/icb/8.1.95>
- Stephens G.C., Virkar R.A., 1966. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. IV. The influence of salinity on the uptake of amino acids by the brittle star, *Ophiactis arenosa* // *Biol. Bull.* V. 131. № 1. P. 172–185.  
<https://doi.org/10.2307/1539657>
- Svetlichny L., Hubareva E., Isinibilir M., 2017. Comparative trends in respiration rates, sinking and swimming speeds of copepods *Pseudocalanus elongatus* and *Acartia clausi* with comments on the cost of brooding strategy // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 488. P. 24–31.  
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.12.005>
- Svetlichny L., Hubareva E., Isinibilir M., Kideys A., Belmonte G., Giangrande E., 2010. Salinity tolerance of *Calanus euxinus* in the Black and Marmara Seas // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* V. 404. P. 127–138.  
<https://doi.org/10.3354/meps08475>
- Swanson C., 1998. Interactive effects of salinity on metabolic rate, activity, growth and osmoregulation in the euryhaline milkfish (*Chanos chanos*) // *J. Exp. Biol.* V. 201. № 24. P. 3355–3366.
- Torres J.J., Childress J.J., 1983. Relationship of oxygen consumption to swimming speed in *Euphausia pacifica* // *Mar. Biol.* V. 74. № 1. P. 79–86.  
<https://doi.org/10.1007/BF00393008>
- Uliano E., Cataldi M., Carella F., Migliaccio O., Iaccarino D., Agnisola C., 2010. Effects of acute changes in salinity and temperature on routine metabolism and nitrogen excretion in gambusia (*Gambusia affinis*) and zebrafish (*Danio rerio*) // *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* V. 157. № 3. P. 283–290.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.07.019>
- Van Harten D., 1996. *Cyprideis torosa* (Ostracoda) revisited. Of salinity, nodes and shell size // *Proc. 2nd European Ostracodologists Meeting. L.: British Micropalaeontological Society.* P. 191–194.
- Verslycke T., Janssen C.R., 2002. Effects of a changing abiotic environment on the energy metabolism in the estuarine mysid shrimp *Neomysis integer* (Crustacea: Mysidacea) // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 279. № 1–2. P. 61–72.  
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00339-8](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00339-8)
- Vieira A.G.F., Jr., Lima D.E.P.C., Sales N.D.S., Terra B.F., Pessanha A., 2020. Trade-offs between ontogenetic changes and food consumption in Brazilian silverside *Atherinella brasiliensis* from two tropical estuaries // *J.*

- Fish Biol. V. 98. № 1. P. 196–207.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.14570>
- Villarreal H., Hinojosa P., Naranjo J., 1994. Effect of temperature and salinity on the oxygen consumption of laboratory produced *Penaeus vannamei* postlarvae // Comp. Biochem. Physiol. A. Physiol. V. 108. № 2–3. P. 331–336.  
[https://doi.org/10.1016/0300-9629\(94\)90103-1](https://doi.org/10.1016/0300-9629(94)90103-1)
- Voys C.G.N., de, Geenevasen J.A.J., 2002. Biosynthesis and role in osmoregulation of glycine-betaine in the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* LMK // Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol. V. 132. № 2. P. 409–414.  
[https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(02\)00052-0](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(02)00052-0)
- Weaver P.F., Tello O., Krieger J., Marmolejo A., Weaver K.F., et al., 2016. Hypersalinity drives physiological and morphological changes in *Limia perugiae* (Poeciliidae) // Biol. Open. V. 5. № 8. P. 1093–1101.  
<https://doi.org/10.1242/bio.017277>
- Williams W.D., 1998. Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes // Hydrobiologia. V. 381. № 1–3. P. 191–201.  
<https://doi.org/10.1023/A:1003287826503>
- Williamson C.E., 1981. Foraging behavior of a freshwater copepod: Frequency changes in looping behavior at high and low prey densities // Oecologia. V. 50. P. 330–336.  
<https://doi.org/10.1007/BF00344972>
- Yancey P.H., 2001. Water stress, osmolytes and proteins // Am. Zool. V. 41. № 4. P. 699–709.  
<https://doi.org/10.1093/icb/41.4.699>
- Yancey P.H., Heppenstall M., Ly S., Andrell R.M., Gates R.D., et al., 2010. Betaines and dimethylsulfoniopropionate as major osmolytes in cnidaria with endosymbiotic dinoflagellates // Physiol. Biochem. Zool. V. 83. № 1. P. 167–173.  
<https://doi.org/10.1086/644625>
- Yoder J.A., Benoit J.B., Denlinger D.L., Rivers D.B., 2006. Stress-induced accumulation of glycerol in the flesh fly, *Sarcophaga bullata*: Evidence indicating anti-desiccant and cryoprotectant functions of this polyol and a role for the brain in coordinating the response // J. Insect Physiol. V. 52. № 2. P. 202–214.  
<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.10.005>
- Zhang P., Zhang X., Li J., Huang G., 2007. The effects of temperature and salinity on the swimming ability of whiteleg shrimp, *Litopenaeus vannamei* // Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. V. 147. № 1. P. 64–69.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.11.020>

## General patterns of salinity influence on the energy balance of aquatic animals in hypersaline environment

E. V. Anufrieva<sup>a</sup> and N. V. Shadrin<sup>a, \*</sup>

<sup>a</sup>Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS  
 Nakhimov ave., 2, Sevastopol, 299011 Russia

\*e-mail: snickolai@yandex.ru

The balance-energy approach, based on the principles of thermodynamics, makes it possible only to outline the area of the possible, to cut off what cannot be. It is widely used in hydrobiology/ecology to describe ecosystems, but very rarely to understand certain empirically found patterns. In the article, based on the generalization and analysis of our own and literature data, several empirical generalizations were made on the effect of salinity in the hypersaline interval from 35 to 300 g/L on animals, which were analyzed using the balance-energy approach. According to the type of osmoadaptive mechanisms, animals are divided into active osmoregulators of salt concentration in body fluids and osmoconformers, in which osmoadaptation is carried out inside the cells (accumulation of osmolyte substances), as in unicellular organisms. Animals-osmoconformers can not only synthesize different types of osmolytes themselves but also use osmolytes of consumed primary producers or dissolved organic matter. With an increase in salinity above the optimum for both types, there is an increase in energy expenditure for these mechanisms operation. The upper limit of halotolerance in osmoconformers can be primarily determined by the presence of available osmolytes in the environment, rather than by the physiological characteristics of the species. With an increase in salinity, in proportion to the increased viscosity of the solution, there is an increase in the cost of movement for all animals. So, spending on movement will tend to the maximum possible, sharply limiting the possibilities of locomotor activity. This reduces the possibility of obtaining the necessary diet. Thus, the empirical generalization: as salinity increases above optimal level, total metabolic costs will increase, and the resulting diet will decrease. Analysis of this generalization based on the balance-energy approach allows us to draw some conclusions: 1) the possible definitive size will decrease with increasing salinity, which is observed in nature and experiments; 2) the higher the concentration of food, the less pronounced this effect will be; 3) a decrease in body weight allows the species to exist in wider ranges of salinity and food concentration. This, first of all, can explain the fact that with an increase in salinity and under other unfavorable/stressful conditions, large-sized animal species “drop out” of the community in the first place, which is observed in nature. The balance-energy approach can be used to understand the found empirical patterns. At the same time, it only outlines the areas of the possible and defines trends, not to mention specific realizations of those possibilities and their mechanisms. It cannot give an understanding of the uniqueness of specific complex processes and systems.

УДК 578.324+578.346

**МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ИКОСАЭДРИЧЕСКИХ ВИРУСОВ**

© 2022 г. Ю. Л. Войтеховский\*

Геологический институт ФИЦ КНЦ РАН  
Ферсмана, 14, Апатиты, 184209 Россия

\*E-mail: woyt@geoksc.apatity.ru

Поступила в редакцию 01.07.2022 г.

После доработки 28.07.2022 г.

Принята к публикации 16.08.2022 г.

Статья посвящена морфологическому разнообразию икосаэдрических вирусов — отдельным капсидам и структуре многообразия в целом. Показано, что фиксация капсидов триангуляционными числами не различает изомеров. Описание капсидов с точечными группами симметрии  $I_h$  (с плоскостями симметрии) и  $I$  (без них) детализировано. В их многообразии выделены серии подобия, попарно связанные переходами к дуальным капсидам. В рамках общебиологической проблематики серии подобия интерпретированы как гомологические ряды, дуальные переходы между ними — как рефрены. Определено понятие капсидов-генераторов, порождающих гомологические ряды и рефрены и не сводимых к более простым формам. Высказаны гипотезы о том, что базовыми формами икосаэдрических вирусов могут быть не только икосаэдр и дуальный к нему додекаэдр, но все формы икосаэдро-додекаэдрической системы и их комбинации, а гомологические ряды и рефрены икосаэдрических вирусов могут указывать на их филогенетическое родство.

DOI: 10.31857/S0044459622050086

Мир вирусов весьма разнообразен. Как особая, пограничная форма жизни они поражают широтой экспансии в клетки живых и растительных организмов, а также бактерий. Проявляя вне клетки хозяина лишь признаки биополимеров, в клетке они показывают признаки живого — имея генетический материал (ДНК, РНК, иногда то и другое), копируют себя путем самосборки из тела хозяина и эволюционируют (мутируют) под влиянием внешних агентов. Не имея клеточного строения как фундаментального свойства живой материи, вирусы обладают рациональной конструкцией — свернутые в клубки (закономерна ли свертка — неизвестно) ДНК, РНК (или обе) упакованы в капсиды из белковых глобул, иногда еще и в липидные оболочки. Форма вирусов варьирует от спиральной, икосаэдрической и продолговатой до более сложной комплексной. Их высокая эргономичность доказывается тем, что все элементы конструкций использованы природой на разных уровнях иерархии неорганической и органической материи. Во всех формах, так или иначе, усматривается симметрия, подсказывающая математический аппарат описания.

Продолжающаяся пандемия COVID-19 заставила представителей разных наук говорить об икосаэдрических вирусах. Проблема их места в природе (Жданов и др., 2012) из теоретической быстро перешла в практическую. Сейчас важно

объединить усилия в исследовании этих совершенных механизмов, уничтожающих наш биологический вид. В части таксономии икосаэдрических вирусов далее мы базируемся на хорошо известном положении. “Номенклатура и классификация вирусов — трудная область вирусологии... Группировка может быть основана на морфологических и физиологических критериях. Идеал, к которому мы стремимся — это создать такую классификацию, которая отражала бы эволюционные и филогенетические взаимоотношения организмов, а также обеспечивала бы удобную и рациональную систему номенклатуры” (Лурия и др., 1981, с. 18–23). Форма капсида по-прежнему остается важным классификационным признаком, несмотря на смещение акцентов в детальное исследование генома (International Committee..., 2020).

Форма минеральных и биологических объектов — всегда компромисс между внутренним императивом (у первых — кристаллическая решетка, у вторых — генотип) и условиями среды. Для икосаэдрических вирусов хотелось бы иметь такую морфологическую классификацию, которая вскрывала бы их филогенетическое родство. Кристаллография биологических структур впервые и мощно заявила о себе расшифровкой ДНК и РНК Уотсоном и Криком в 1953 г. (Нобелевская премия 1962 г.). Но они занимались и сферическими вирусами (Crick, Watson, 1956). Экспонируя тени,

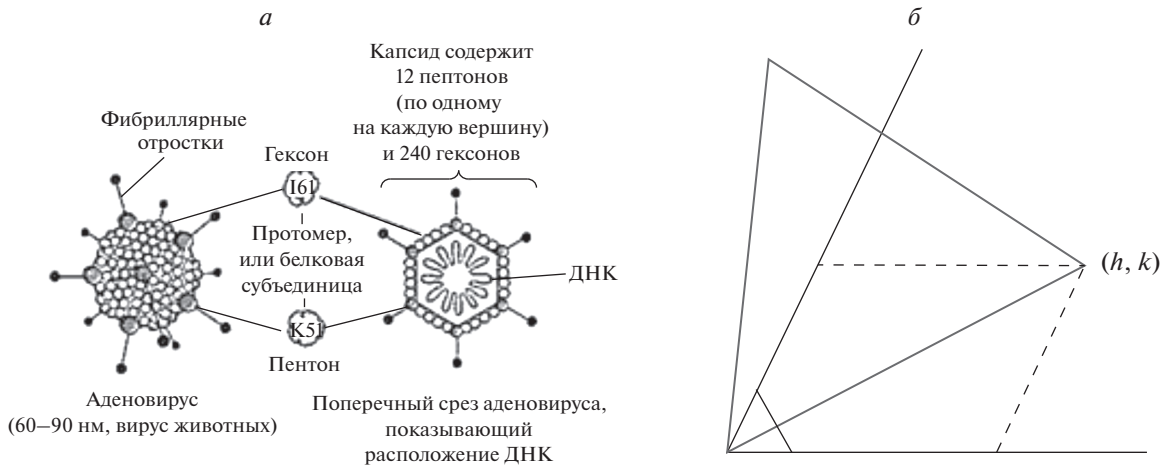


Рис. 1. а – аденовирус с т. г. с.  $I_h$  (по: Рис, Стернберг, 2002). б – разворот треугольной грани капсида с т. г. с.  $I$  относительно ряда глобул (горизонтальная ось  $h$ ).

отбрасываемые вирусами в рентгеновских лучах, они увидели их полигональные контуры и догадались о полиэдрических формах. Вскоре для капсидов был подобран и базовый полиэдр – икосаэдр. Мы постараемся показать, что в уточнении существующей классификации и номенклатуры икосаэдрических капсидов, а также в более глубоком понимании внутренних связей в их многообразии помощь может оказать кристаллография. Ввиду гетерогенности популяций вирусов оговоримся, что в целом нами рассматриваются их идеальные модели. О плеоморфизме коронавирусов коротко сказано в конце статьи.

### ПРИНЦИПЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ И НОМЕНКЛАТУРЫ КАПСИДОВ ИКОСАЭДРИЧЕСКИХ ВИРУСОВ

Принципы строения капсидов икосаэдрических вирусов из капсомеров (субъединиц, сферических белковых глобул) и их классификация предложены в статье Каспара и Клуга (Caspar, Klug, 1962). Всякий капсид построен из 20 равно-сторонних треугольных граней – фрагментов плоской сетки, образованной глобулами по принципу плотнейшей шаровой упаковки (рис. 1а). Если линии глобул параллельны ребрам икосаэдра, то капсиды имеют плоскости симметрии, а их точечная группа симметрии (т. г. с.) обозначается  $I_h^1$ .

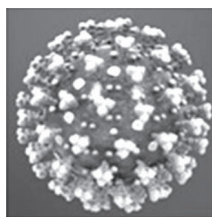
<sup>1</sup> Строго говоря, икосаэдрические т. г. с. не являются кристаллографическими. Поэтому Международный союз кристаллографов не установил для них обязательных символов. В литературе встречаются разные варианты. Важно, чтобы в одном из символов участвовали плоскости симметрии  $m(I_h, -5-3m)$ , в другом – лишь поворотные оси ( $I, 532$ ).

Линии глобул не всегда параллельны ребрами икосаэдра, что и создавало проблему отыскания общей формулы для их числа в капсиде (рис. 1б). Такие капсиды не имеют плоскостей симметрии, а их т. г. с. обозначается  $I$ . В статье Каспара и Клуга (Caspar, Klug, 1962) анонсирована формула для “триангуляционных чисел”:  $T = Pf^2$ , где  $P = h^2 + hk + k^2$ ,  $h \geq k \geq 0$  – любые пары целых чисел без общих делителей ( $h > 0$ , так как  $h = 0$  влечет  $k = 0$ , что противоречит смыслу триангуляционного числа как площади грани капсида);  $f = 1, 2, 3, \dots$ ;  $(h, k)$  – координаты вершины грани в косоугольной ( $60^\circ$ ) системе координат, согласованной с плотнейшей упаковкой глобул. Ее вывод впервые дан в статье Шмальца с соавт. (Schmalz et al., 1988) и сводится к отысканию площади грани капсида по теореме косинусов. При этом за элементарный принимается треугольник, в который вписана одна глобула.

Сегодня в основу описания икосаэдрических капсидов положены именно триангуляционные числа, сведенные в классификационную таблицу (табл. 1). В этом есть известное удобство. Число глобул в капсиде равно  $M = 10T + 2$ . Они образуют морфологические субъединицы: 12 пентамеров и  $10(T - 1)$  гексамеров. При этом  $T = (m - 1)^2$ , где  $m$  – число глобул на ребре грани капсида с т. г. с.  $I_h$  (верхняя строка табл. 1),  $20T$  – число элементарных треугольников на любом капсиде (Костюченко, Месянжинов, 2002; Rux et al., 2003; Simpson et al., 2003; Гнутова, 2011). Для многих вирусов эти характеристики известны: бактериофаг  $\phi X174$ :  $T = 1, M = 12, m = 2, (h, k) = (1, 0)$ ; вирус желтой мозаики турнепса:  $T = 3, M = 32, (h, k) = (1, 1)$ ; вирус полиомы:  $T = 4, M = 42, m = 3, (h, k) = (2, 0)$ ; паповавирус:  $T = 7, M = 72, (h, k) = (2, 1)$ ; реовирус:  $T = 9, M = 92, m = 4, (h, k) = (3, 0)$ ; ротавирус:  $T = 13, M = 132, (h, k) = (3, 1)$ ; вирусы

Таблица 1. Триангуляционные числа

$k \setminus h$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	1	4	9	16	25	36	49	64	81	100
1	3	7	13	21	31	43	57	73	91	111
2		12	19	28	39	52	67	84	103	124
3			27	37	49	63	79	97	117	139
4				48	61	76	93	112	133	156
5					75	91	109	129	151	175
6						108	127	148	171	196
7							147	169	193	219
8								192	217	244
9									243	271
10										300



Примечание: выделены капсиды-изомеры, во врезке – коронавирус SARS-CoV-2.

герпеса и ветряной оспы:  $T = 16$ ,  $M = 162$ ,  $m = 5$ ,  $(h, k) = (4, 0)$ ; аденовирус и вирус собачьего гепатита:  $T = 25$ ,  $M = 252$ ,  $m = 6$ ,  $(h, k) = (5, 0)$ ; радужный вирус:  $T = 81$ ,  $M = 812$ ,  $m = 10$ ,  $(h, k) = (9, 0)$  и др. (Вайнштейн, Киселев, 1964; Мэтьюз, 1973). Триангуляционные числа сверены с международной базой данных (<https://ictv.global/report>).

Табл. 1 открыта в бесконечность, но для вирусов должна иметь естественное ограничение. Для гигантских икосаэдрических вирусов указывают размер 600 нм (Xiao et al., 2005; Claverie et al., 2006; Raoult et al., 2007; Van Etten, 2011; Forterre, Gaïa, 2016), что примерно в 6 раз больше вируса полиомы с  $(h, k) = (2, 0)$ . Следовательно, они находятся за пределами табл. 1. Анализ таблицы обнаруживает вирусы-изомеры с одинаковым триангуляционным числом. Для  $T = 49$  их можно различить по симметрии: капсид  $(h, k) = (7, 0)$  имеет т. г. с.  $I_h$ , капсид  $(5, 3)$  – т. г. с.  $I$ . Но для  $T = 91$  оба капсида  $(9, 1)$  и  $(6, 5)$  имеют т. г. с.  $I$ . Это говорит о недостаточности описания капсидов триангуляционными числами и т. г. с. В то же время символ  $(h, k)$  (рис. 1б) фиксирует структуру капсида однозначно. Его и следует использовать в номенклатуре икосаэдрических вирусов. Как будет показано далее, дело не только в однозначности описания.

### СЕРИИ ПОДОБИЯ И ДУАЛЬНЫЕ ПЕРЕХОДЫ

В статье Каспара и Клуга (Caspar, Klug, 1962, p. 15) предложено деление икосаэдрических капсидов на три серии (табл. 1). Первая (верхняя строка табл. 1) порождена простейшим капсидом  $(1, 0)$  – икосаэдром, в вершинах которого расположены белковые глобулы. Он отвечает бактериофагу  $\phi X174$ . Остальные капсиды серии, все с

т. г. с.  $I_h$ , получаются увеличением грани икосаэдра с помощью коэффициентов подобия  $f = 2, 3, 4, \dots$  при той же ориентировке относительно плотнейшей упаковки глобул (рис. 1б). Эту серию подобия логично обозначить  $(h, k) = (1, 0)$ . Судя по публикациям (к сожалению, даются не снимки высокого разрешения, а раскрашенные модели), коронавирус SARS-CoV-2 имеет капсид  $(2, 0)$ ,  $T = 4$ , аналогичный вирусу полиомы (табл. 1, врезка). (Еще одна, неожиданная модель рассмотрена в конце статьи). Это второй капсид в серии. Далее следуют: реовирус  $(3, 0)$ , вирус герпеса и ветряной оспы  $(4, 0)$ , аденовирус и вирус собачьего гепатита  $(5, 0)$ , радужный вирус  $(9, 0)$ .

Вторая серия подобия (диагональ табл. 1) порождается капсидом  $(1, 1)$  – додекаэдром, над гранями которого построены пентагональные пирамиды. Капсиды этой серии тоже имеют т. г. с.  $I_h$ . Остальные капсиды в табл. 1 имеют т. г. с.  $I$ . Судя по тому, что в статье Каспара и Клуга (Caspar, Klug, 1962) они названы “skew classes” (скошенные классы), каждый капсид  $(h, k)$  означает отдельный класс. Но преобразованием подобия любой такой капсид тоже порождает бесконечную серию. А все их многообразие состоит из серий подобия (лучей), начинающихся с  $(h, k)$ , у которых  $h$  и  $k$  не имеют общих делителей (табл. 2).

Табл. 1 и 2 содержат и другие связи. Капсид  $(1, 1)$  получается из  $(1, 0)$  как усеченный икосаэдр из додекаэдра – дуальным переходом<sup>2</sup> и последующим отсечением всех вершин. То есть капсиды бактериофага  $\phi X174$  и вируса желтой мозаики турнепса соотносятся, как додекаэдр и усеченный икосаэдр, т.е. нобелевский фуллерен  $C_{60}$ .

<sup>2</sup> При дуальном переходе в центрах граней полиэдра берутся точки. Затем отрезками соединяются точки, лежащие на соседних гранях. Они образуют реберную сеть дуального полиэдра. Так, куб дуален октаэдру, икосаэдр – додекаэдру (и наоборот), тетраэдр – другому тетраэдру.

**Таблица 2.** Серии подобия

$k \setminus h$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	1	4	9	16	25	36	49	64	81	100
1	3	7	13	21	31	42	54	67	81	96
2		12	19	28	39	52	67	84	102	124
3			27	37	49	63	81	102	126	156
4				48	61	76	93	112	135	175
5					75	93	114	138	168	196
6						108	132	162	198	244
7							147	182	228	284
8								192	243	300
9									243	300
10										300

**Примечание:** серии с началом  $(h, k)$  при  $h > 5$  не показаны, так как уже второй член серии находится вне таблицы.

**Таблица 3.** Объединение серий (2, 1) и (4, 1)

$k \setminus h$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0										
1		7		21						
2			28					84		
3						63				
4								112		
5										175
6										
7										
8										
9										
10										

Следующие отсюда биоминеральные аналогии рассмотрены в нескольких статьях (Voytekhovskiy, 2015; Voytekhovskiy, Stepenshchikov, 2016).

Как выразить алгебраически дуальный переход? На целочисленной треугольной решетке (рис. 1) ребра  $(h_1, k_1)$  и  $(h_2, k_2)$  любых двух капсидов выражаются друг через друга линейно:  $(h_1, k_1) \rightarrow (h_2, k_2) = (ah_1 + bk_1, ch_1 + dk_1)$ . В статье Войтеховского (Voytekhovskiy, 2016) показано, что дуальный переход утраивает триангуляционное число. Из условия  $T_2 = 3T_1$  найдено, что для любого  $(h_1, k_1)$  оно разрешимо лишь в случае:  $(h_1, k_1) \rightarrow (h_1 + 2k_1, h_1 - k_1)$ . Легко убедиться в переходах между верхней строкой и диагональю табл. 1:  $(f, 0) \rightarrow (f, f) \rightarrow (3f, 0) \rightarrow (3f, 3f) \dots$  Серии подобия (1, 0) и (1, 1), казавшиеся раздельными, дуальным переходом объединяются (рис. 2, зигзаги 16–48–..., 25–75–..., 49–147–... и др. опущены). Ничто не мешает соединить в пары и серии подобия (лучи), образованные “skew” капсидами. В табл. 3 показано объ-

единение серий, порожденных капсидами (2, 1) и (4, 1).

Легко видеть, что каждый капсид принадлежит некоторой серии подобия и некоторому зигзагу, связывающему ее с дуальной серией. В начале дуальных серий стоит капсид, названный нами генератором  $(h, k)$ . Его критерий:  $h$  и  $k$  взаимно просты,  $(h - k)$  не делится на 3 (табл. 4). От любого капсида переход к генератору выполняется пошаговым алгоритмом:  $(h, k) \rightarrow [(h + 2k)/3, (h - k)/3]$ . Заметим, что изомеры существуют и среди генераторов. Простейшие – это (9, 1) и (6, 5) с  $T = 91$  и т. г. с.  $I$  (табл. 1).

**ОБЩЕЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЕ КАПСИДА**

Между икосаэдрическими капсидами есть еще более глубокая связь. А именно, можно найти их общее преобразование друг в друга:  $(h_1, k_1) \rightarrow (h_2, k_2)$ . По сути, задача состоит в повороте вектора

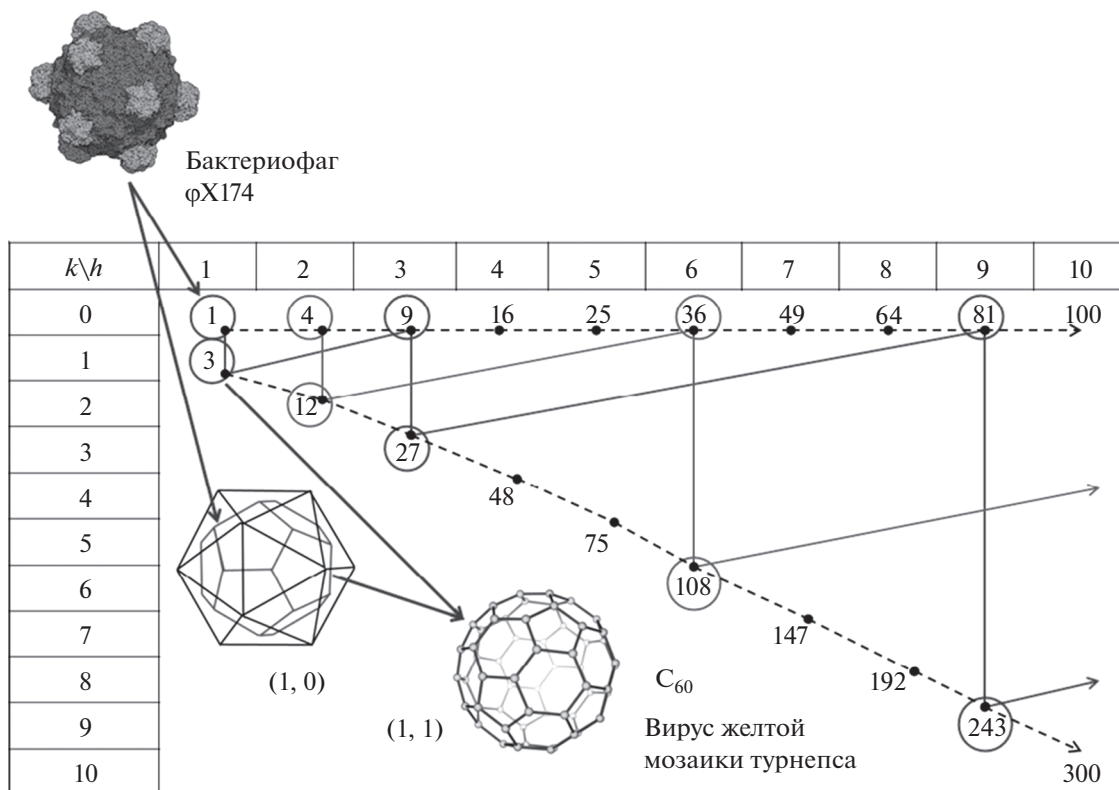


Рис. 2. Объединение серий (1, 0) и (1, 1).

$(h_1, k_1)$ , образующего угол  $\alpha_1$  с осью  $h$ , до вектора  $(h_2, k_2)$ , образующего угол  $\alpha_2$  с осью  $h$ , и растяжению/сжатии (рис. 3). В ортогональной декартовой системе координат преобразование имеет вид:

$$(x_2, y_2) = (x_1, y_1) \begin{pmatrix} \cos \alpha & \sin \alpha \\ -\sin \alpha & \cos \alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} t & 0 \\ 0 & t \end{pmatrix},$$

где  $\alpha = \alpha_2 - \alpha_1$ , коэффициент растяжения  $t = (T_2/T_1)^{1/2}$ . Переход к косоугольной ( $60^\circ$ ) системе координат:  $x_1 = T_1^{1/2} \cos \alpha_1, y_1 = T_1^{1/2} \sin \alpha_1, x_2 = T_2^{1/2} \cos \alpha_2, y_2 = T_2^{1/2} \sin \alpha_2$ . Выражая тригонометрические функции через стороны треугольников (рис. 3), после преобразований получим:

Таблица 4. Триангуляционные числа генераторов

$k \setminus h$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	1									
1		7	13		31	43		73	91	
2			19				67		103	
3				37	49		79	97		139
4					61				133	
5						91	109		151	
6							127			
7								169	193	
8									217	
9										271
10										

Примечание: выделены генераторы-изомеры.



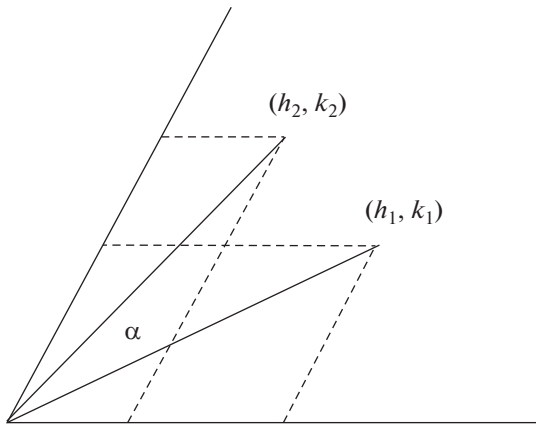


Рис. 3. Общее преобразование капсида.

$$\begin{aligned} & (2h_2 + k_2, \sqrt{3}k_2) = \\ & = (2h_1 + k_1, \sqrt{3}k_1) \begin{pmatrix} \cos \alpha & \sin \alpha \\ -\sin \alpha & \cos \alpha \end{pmatrix} \sqrt{T_2/T_1}. \end{aligned}$$

Зная  $(h_1, k_1)$  и  $(h_2, k_2)$ , находим коэффициент растяжения  $(T_2/T_1)^{1/2}$  и угол  $0 \leq \alpha \leq 60^\circ$ .

Частные случаи следуют из этого уравнения. Для преобразований подобия  $(h_1, k_1) \rightarrow (h_2, k_2) = (f h_1, f k_1)$  подстановкой получим единичную матрицу поворота:  $\cos \alpha = 1, \sin \alpha = 0$ , т.е.  $\alpha = 0$ . Действительно, серии подобия объединяют капсиды с одинаково ориентированными гранями. Для дуальных переходов  $(h_1, k_1) \rightarrow (h_2, k_2) = (h_1 + 2k_1, h_1 - k_1)$  решение имеет вид:  $\alpha = \arcsin [1/2 - 3k_1 \times (h_1 + k_1)/2T_1]$ . При  $k_1 = 0$  (верхняя строка табл. 1):  $\alpha = 30^\circ$ , при  $k_1 = h_1$  (диагональ табл. 1):  $\alpha = -30^\circ$  — в обоих случаях коэффициент растяжения равен  $\sqrt{3}$ . Последовательные дуальные переходы отличаются знаком поворота.

### ПРОСТЫЕ ФОРМЫ ИКОСАЭДРИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

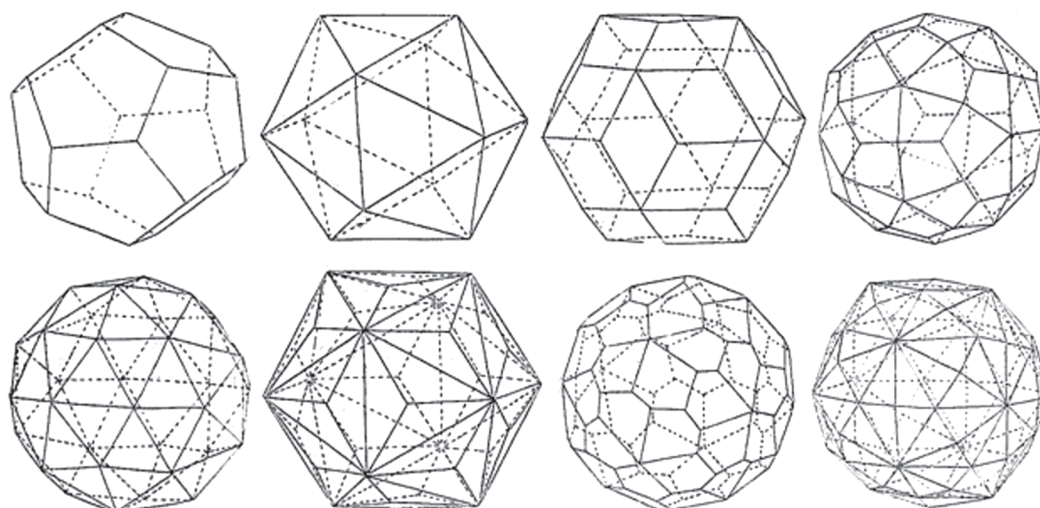
Кристаллографический взгляд на икосаэдрические капсиды позволяет допустить, что ситуация может быть сложнее. Икосаэдр и додекаэдр (он особенно ощущается при дуальных переходах между сериями подобия) — лишь две простые формы<sup>3</sup> в икосаэдрических т. г. с.  $I_h$  и  $I$ . Почему

<sup>3</sup> В кристаллографии простой формой называют совокупность граней, получаемых размножением исходной грани всеми элементами данной т. г. с. Простые формы бывают открытыми и закрытыми (полиэдрическими), частными (исходная грань параллельна или ортогональна какому-либо элементу симметрии) и общими (исходная грань расположена косо ко всем элементам симметрии). Комбинация простых форм — их пересечение в пространстве. При этом грани одной простой формы срезают вершины и ребра другой.

икосаэдр использован вирусами в качестве формы капсида? Вероятно, при данной длине цепочки ДНК/РНК для строительства почти сферической оболочки нужно минимальное количество материала (белковых глобул) и, возможно, времени. А еще потому, что кодирование высокосимметричной формы проще, чем низкосимметричной. (Хотя мы еще плохо понимаем, как это происходит в геноме). И если вирусы прибегают к развороту плотнейшей упаковки белковых глобул относительно ребер икосаэдра, почему не допустить, что они используют все простые формы, разрешенные в т. г. с.  $I_h$  и  $I$ , и даже их комбинации? Некоторые из них заведомо сферичнее, чем икосаэдр и додекаэдр (рис. 4). Одна из форм — ромбический триаконтаэдр — уже зафиксирована (Pimonov et al., 2019). Не за горами и остальные. И для них придется создать таблицы аналогов триангуляционных чисел. Отдадим должное классикам кристаллографии (Федоров, 1915; Дольво-Добровольский, 1924), державшим все простые формы т. г. с.  $I_h$  и  $I$  в поле зрения, несмотря на то, что в решетчатых трансляционных структурах классической кристаллографии они запрещены. Пришло время — и в расширенной кристаллографии квазисферических полиэдрических оболочек они пригодились.

Отметим еще один подход к описанию капсидов, а именно — коронавируса. В статье Косцио с соавт. (Coscio et al., 2020) отмечено, что им свойственен плеоморфизм. Соглашаясь с правилами организации капсидов икосаэдрических вирусов (Crick, Watson, 1956; Caspar, Klug, 1962), авторы погружают его во “всеобъемлющий принцип дизайна” (Wolynes, 1996), согласно которому большая конструкция должна строиться из мелких с помощью операций симметрии. В биологических структурах тем самым экономится геном. Целесообразность видится в использовании максимально высоких т. г. с. Таких две — кубо-октаэдрическая (реализуемая в кристаллах трех из пяти видов симметрии кубической сингонии) и икосаэдро-додекаэдрическая (разрешенная для квазикристаллов, в природе найденная однажды и требующая подтверждения; реализуемая в капсидах икосаэдрических вирусов, скелетах радиоларий и других биологических объектах).

Для капсидов коронавируса указанные авторы неожиданно выбирают первый вариант и называют эту модель “усеченный октаэдр”. На первый взгляд, такая форма недостаточна сферична. Зато, как утверждают авторы, она удобна для прилегающих изнутри протеиновых димеров и тетрамеров. Если модель верна хотя бы для некоторых видов коронавируса, то для систематики таких капсидов придется ввести коэффициент  $K$  “глубины срезания вершин октаэдра гранями куба”, например, в виде отношения площадей граней



**Рис. 4.** Простые формы в т. г. с.  $I_h$  и  $I$ , в скобках – число граней. Верхний ряд: додекаэдр (12), икосаэдр (20), триаконтаэдр (30), тетрагонтрикосаэдр (60). Нижний ряд: тригонпентадодекаэдр (60), тригонтрикосаэдр (60), пентагонтрикосаэдр (60, общая форма в т. г. с.  $I$ ), гексаикосаэдр (120, общая форма в т. г. с.  $I_h$ ).

этих простых форм. Далее следует установить углы, образуемые линиями белковых глобул с ребрами кубо-октаэдра, и для каждого  $K$  вывести аналоги триангуляционных чисел. Задача интересная, но все же новая модель сначала требует подтверждения.

### ОБСУЖДЕНИЕ

В науках о природе идеалом естественной системы в смысле А.А. Любищева (1923) считается периодическая таблица химических элементов Д.И. Менделеева. Ее уникальность состоит в том, что она сочетает в себе структуру (химические элементы строго упорядочены по заряду ядра, “минимальный” элемент – водород № 1, “максимальный” элемент на сегодня – оганесон № 118) и классификацию на периоды (по числу электронных оболочек) и группы (по сходству электронных конфигураций на валентных оболочках). Поэтому положение элемента в таблице очень много говорит о его свойствах.

Но система (таблица) икосаэдрических капсидов еще более совершенна. Символ  $(h, k)$  однозначно определяет его строение, в том числе т. г. с., принадлежность к той или иной серии подобия и ее дуальную серию. Уже очевидна важная роль генераторов  $(1, 0)$ ,  $(2, 1)$ ,  $(3, 1)$  и  $(3, 2)$ , покрывающих сериями подобия и дуальными сериями большую часть известного многообразия капсидов. К ним следует присмотреться хотя бы ради поиска способов разрушения этих совершенных оболочек. По-видимому, не лишена смысла следующая гипотеза. Если капсиды отражают филогенетическое родство икосаэдрических вирусов, то филогенетические линии хотя бы фрагментарно должны

вкладываться в серии подобия и/или дуальные серии.

В логике устройства системы икосаэдрических капсидов угадывается мысль С.В. Мейена (2007а, с. 209): “Зная законы композиции, мы можем наметить пределы разнообразия отдельных форм и структур, заготовить необходимое и достаточное количество классификационных ячеек. Если же отдельные ячейки окажутся пустыми, мы будем целеустремленно искать отвечающие им объекты” или, добавим, искать причины запрета. О сходном пишет Г.Ю. Любарский (2011, с. 30), обсуждая концепцию биологического разнообразия: “Все возможных зависимостей между разными показателями бесконечное количество. Среди них особо ценятся те, которые обозначают какую-то простую связь показателей, и при этом дают важную закономерность изучаемого разнообразия, “раскалывают” его, так что становится понятно, как это огромное разнообразие устроено”.

В контексте общебиологической проблематики и терминологии интересно обсудить, чему соответствуют серии подобия и дуальные серии. По-видимому, первые вполне отвечают гомологическим рядам Н.И. Вавилова, хотя последний термин употребляется в разных контекстах. “Столь же проблематичны и многоплановы современные представления о гомологии структур: диапазон ее трактовок варьирует между признанием полной объективности и полной субъективности (...). В первом случае (...) подразумевается некий тип отношений между структурами, аналогичный родству между организмами (...). Во втором случае (...) гомология нередко отождествляется со сходством: структуры гомологичны, если их сходство (подобие) существенно в некотором

фиксированном контексте” (Павлинов, 2011, с. 91). Наше понимание гомологии отвечает второму варианту, пока не доказано филогенетическое родство икосаэдрических вирусов в сериях подобия и дуальных сериях.

Дуальные переходы (зигзаги) в парах гомологичных серий подобия хочется связать с рефренами С.В. Мейена. “Члены рефрена сходны нетривиально. Это сходство сохраняется при условии сравнения с помощью (закона изменения – Ю.В.). Рефрен – это такое множество объектов, принадлежащих разным таксонам (разным сериям подобия – Ю.В.), которые могут быть сделаны неотличимыми посредством одного и того же преобразования (“изменения И”) (перехода  $(h, k) \rightarrow (h + 2k, h - k)$  – Ю.В.). (...) Ряды Н.И. Вавилова – наиболее известный случай проявления рефрена. При введении понятия рефрена я специально подчеркивал, что самое интересное и важное в рядах Вавилова – не повторность отдельных форм от ряда к ряду, а одинаковая упорядоченность обоих рядов, т.е. инвариантность изменений в рядах” (Мейен, 2007б, с. 308).

Аналогичного взгляда на рефрены придерживается и Ю.В. Чайковский (2016, с. 32): “Первичным материалом и понятием диатропики служит ряд, а основными свойствами разнообразия являются параллелизм (сходство рядов) и комбинативность. Огромное разнообразие явлений создается не количеством элементов, а количеством их комбинаций. Мысль эта есть уже у Хэйла, затем у многих, а после Мейена можно сказать, что она проявляется в рефренах. Рефрен – это (в моем понимании) ряд направленных параллельных рядов. Самый простой пример: строки периодической таблицы – это ряды, а вся таблица – это рефрен”. Уточним лишь, что в нашем случае рефрены создаются зигзагами дуальных переходов между гомологичными сериями подобия.

## ВЫВОДЫ

Все сказанное обосновывает следующие основные выводы и задачи дальнейших исследований:

Номенклатуру икосаэдрического капсида следует строить на символе  $(h, k)$  его грани, фиксирующем ее ориентацию относительно плотнейшей упаковки белковых глобул.

Систематика капсидов в первом приближении по т. г. с.  $I_h$  и  $I$  логична. Класс  $I_h$  состоит из дуальных серий подобия  $(1, 0)$  и  $(1, 1)$ , связанных переходом  $(h, k) \rightarrow (h + 2k, h - k)$ .

Класс  $I$  также состоит из дуальных серий подобия, порождаемых генераторами  $(h, k)$ , узнаваемыми по критерию:  $h$  и  $k$  взаимно просты,  $(h - k)$  не делится на 3. Поиск генератора выполняется пошаговым алгоритмом  $(h, k) \rightarrow [(h + 2k)/3, (h - k)/3]$ .

Коронавирус SARS-CoV-2, по-видимому, имеет капсид  $(2, 0)$ , т. г. с.  $I_h$ ,  $T = 4$ , аналогичный вирусу полиомы, второй в серии подобия, порождаемой генератором  $(1, 0)$  – капсидом бактериофага ФХ174. Модель “усеченного октаэдра” требует подтверждения.

Найдено общее преобразование икосаэдрических капсидов  $(h_1, k_1) \rightarrow (h_2, k_2)$ . Это уникальный случай биологического (пограничного) многообразия, для которого получен столь общий результат, даже если он имеет чисто теоретическое значение.

Представляют интерес вопросы: о частоте встречаемости икосаэдрических вирусов в классах  $I_h$  и  $I$ , их различных видов  $(h, k)$ , изомеров и генераторов; о естественных границах многообразия. Все эти задачи имеют аналоги в кристаллографии ввиду разной встречаемости пространственных групп симметрии в минералах.

Наконец, фундаментален вопрос, имеют ли гомологические ряды подобия и рефрены (дуальные серии) икосаэдрических капсидов филогенетическую подоплеку.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит рецензента за квалифицированные рекомендации, способствовавшие лучшему изложению результатов.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вайнштейн Б.К., Киселев Н.А., 1964. Строение вирусов // Основы молекулярной биологии. Вирусология и иммунология. Проблемы общей вирусологии, структура и биосинтез антител. М.: Наука. С. 7–48.
- Гнутова Р.В., 2011. Современные тенденции в таксономии и номенклатуре вирусов // Успехи современной биологии. Т. 131. № 6. С. 563–577.
- Доливо-Добровольский В.В., 1924. Исследование додекаэдро-икосаэдрической системы // Зап. РМО. № 1. С. 169–181.
- Жданов В.М., Львов Д.К., Забережный А.Д., 2012. Место вирусов в биосфере // Вопросы вирусологии. № S1. С. 21–32.
- Костюченко В.А., Месянжинов В.В., 2002. Архитектура сферических вирусов // Успехи биол. химии. Т. 42. С. 177–192.

- Лурия С., Дорнелл Дж., Балтимор Д., Кэмпбелл Э., 1981. Общая вирусология. М.: Мир. 680 с.
- Любарский Г.Ю., 2011. Рамочная концепция для теории биологического разнообразия // Зоол. исследования. № 10. С. 5–44.
- Любищев А.А., 1923. О форме естественной системы организмов // Изв. Бийск. НИИ при Перм. ун-те. Т. 2. № 3. С. 99–110.
- Мейен С.В., 2007а. Морфология растений в номотетическом аспекте // In memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель. М.: ГЕОС. С. 162–222.
- Мейен С.В., 2007б. Заметки о теоретической биологии // In memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель. М.: ГЕОС. С. 294–318.
- Мэттьюс Р., 1973. Вирусы растений. М.: Мир. 600 с.
- Павлинов И.Я., 2011. Как возможно выстраивать таксономическую теорию // Зоол. исследования. № 10. С. 45–100.
- Рис Э., Стернберг М., 2002. Введение в молекулярную биологию: от клеток к атомам. М.: Мир. 142 с.
- Федоров Е.С., 1915. Практикум по основным отделам кристаллографии. Петроград: Эконом. типо-лит. 20 с.
- Чайковский Ю.В., 2016. Заключительные мысли. М.: Т-во науч. изд. КМК. 175 с.
- Caspar D.L.D., Klug A., 1962. Physical principles in the construction of regular viruses // Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. V. 27. P. 1–24.
- Claverie J., Ogata H., Audic S., Abergel C., Suhre K., Fournier P., 2006. Mimivirus and the emerging concept of 'giant' virus // Virus Res. V. 117. P. 133–144.
- Coscio F., Nadra A.D., Ferreira D.U., 2020. A structural model for the coronavirus nucleocapsid // arXiv. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2005.12165>
- Crick F.H.C., Watson J.D., 1956. The structure of small viruses // Nature. V. 177. P. 473–475.
- Forterre P., Gaïa M., 2016. Giant viruses and the origin of modern eukaryotes // Curr. Opin. Microbiol. V. 31. P. 44–49.
- International Committee on Taxonomy of Viruses Executive Committee, 2020. The new scope of virus taxonomy: partitioning the virosphere into 15 hierarchical ranks // Nat. Microbiol. V. 5. P. 668–674.
- Pimonov V.V., Konevtsova O.V., Rochal S.B., 2019. Anomalous small viral shells and simplest polyhedra with icosahedral symmetry: the rhombic triacontahedron case // Acta Cryst. A. V. 75. P. 135–141.
- Raoult D., La Scola B., Birtles R., 2007. The discovery and characterization of *Mimivirus*, the largest known virus and putative pneumonia agent // Clin. Infect. Dis. V. 45. P. 95–102.
- Rux J., Kuser P., Burnett R., 2003. Structural and phylogenetic analysis of *Adenovirus hexons* by use of high-resolution X-ray crystallographic, molecular modeling, and sequence-based methods // J. Virol. V. 77. P. 9553–9566.
- Schmalz T.G., Seitz W.A., Klein D.J., Hite G.E., 1988. Elemental carbon cages // J. Am. Chem. Soc. V. 110. № 4. P. 1113–1127.
- Simpson A.A., Nandhagopal N., Van Etten J.L., Rossmann M.G., 2003. Structural analyses of *Phycodnaviridae* and *Iridoviridae* // Acta Cryst. D. V. 59. P. 2053–2059.
- Van Etten J., 2011. Giant viruses // Am. Sci. V. 99. № 4. P. 304–311.
- Voytekhovskiy Yu.L., 2015. Biomineral analogues in ontogeny and phylogeny // Paleontol. J. V. 49. № 14. P. 1691–1697.
- Voytekhovskiy Yu.L., 2016. Homological series of icosahedral viruses and fullerenes // Paleontol. J. V. 50. № 13. P. 1505–1509.
- Voytekhovskiy Yu.L., Stepenshchikov D.G., 2016. Fullerene transformations as analogues of radiolarian skeleton microevolution // Paleontol. J. V. 50. № 13. P. 1544–1548.
- Wolynes P.G., 1996. Symmetry and the energy landscapes of biomolecules // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 93. P. 14249–14255.
- Xiao C., Chipman P.R., Battisti A.J., Bowman V.D., Renesto P. et al., 2005. Cryo-electron microscopy of the giant *Mimivirus* // J. Mol. Biol. V. 353. P. 493–496.

## Morphological diversity of the icosahedral viruses

Yu. L. Voytekhovskiy\*

Geological Institute of FRC KSC RAS  
Fersman str., 14, Apatity, 184209 Russia

\*e-mail: [woyt@geoksc.apatity.ru](mailto:woyt@geoksc.apatity.ru)

The article is devoted to the morphological diversity of icosahedral viruses – a separate capsids and the structure of diversity in general. It is shown that the fixation of capsids with three-angulation numbers does not distinguish isomers. Description of capsids with symmetry point groups  $I_h$  (with symmetry planes) and  $I$  (without them) is detailed. In their diversity, the similarity series are highlighted, connected in pairs by transitions to dual capsids. In the framework of the general biological problems, the similarity series are interpreted as homological rows, while dual transitions between them – as refrains. The concept of capsids-generators is determined, which generate the homological series and refrains and cannot be reduced to simpler forms. Hypotheses have been expressed that not only icosahedron and dual dodecahedron can be the basic forms of icosahedral viruses, but all the forms of icosahedron-dodecahedron system and even their combinations, while the homological rows and refrains of icosahedral viruses may indicate their phylogenetic kinship.

УДК 57.084.5;57.084.1;57.087.1;57.087.3

## ВОЗМОЖНОСТИ МЕТОДА МУЛЬТИФРАКТАЛЬНОГО АНАЛИЗА ДЛЯ ОЦЕНКИ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ

© 2022 г. Н. В. Зайцева<sup>1</sup>, М. А. Землянова<sup>1, 2</sup>, А. М. Игнатова<sup>1, 3, \*</sup>,  
О. Б. Наймарк<sup>3</sup>, М. С. Степанков<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Федеральный научный центр медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения  
ул. Монастырская, 82, Пермь, 614045 Россия

<sup>2</sup>Пермский национальный исследовательский политехнический университет  
Комсомольский пр., 29, Пермь, 614990 Россия

<sup>3</sup>Институт механики сплошных сред УрО РАН  
ул. Академика Королева, 1, Пермь, 614000 Россия

\*E-mail: iampstu@gmail.com

Поступила в редакцию 05.04.2022 г.

После доработки 17.08.2022 г.

Принята к публикации 07.09.2022 г.

Объектом исследования в работе являются данные о перемещении лабораторных животных (крыс) в лабиринте “открытое поле”, которые отражают динамику изменения величины скорости и положения объектов в пространстве (координаты) в определенный момент времени. Эти данные в формате временных рядов анализировали методами фрактального и мультифрактального анализов. Постановка эксперимента с животными заключалась в том, чтобы сравнить характер перемещения крыс в присутствии фактора внешнего воздействия с доказанным влиянием на поведение и, соответственно, в отсутствие данного фактора. В качестве фактора внешнего воздействия выбрана ингаляционная экспозиция нанодисперсным оксидом кальция. Установлено, что в отсутствие указанного внешнего воздействия и при его влиянии перемещению лабораторных животных соответствуют два достоверно различных типа активности, а траектория перемещения соответствует признакам масштабно-инвариантной структуры и может быть исследована методом мультифрактального анализа. Выявлено, что при наличии внешнего воздействия траектория перемещения животных часто меняет направление, а остановки преобладают над движением. Использование анализа аномалий мультифрактального спектра, характеризующего траекторию перемещения, позволяет количественно охарактеризовать выявленные типы активности. Так, активность животных при наличии внешнего воздействия снижена в 1.8 раза, а количество остановок выше, чем действия связанные с движением, в 1.7 раза. Таким образом, выявлены дополнительные возможности мультифрактального анализа временных рядов, характеризующих перемещение биологических объектов в эксперименте, для количественной и качественной оценки состояний активности.

DOI: 10.31857/S0044459622050098

Характеристики перемещения биологического объекта в пространстве, а именно скорость, направление, извилистость пути и длительность движения, являются совокупностью физиологических реакций на внешние воздействия. Известно (Lino-de-Oliveira et al., 2005; Hu et al., 2017), что наблюдение за перемещениями таких биологических объектов, как лабораторные животные, является доступным средством выявления реакций на воздействия различного рода в эксперименте. Так, например, анализ перемещения лабораторных животных используется в прикладных фармацевтических и экологических исследованиях для оценки характера и длительности действия различных химических веществ на живые объекты (Kembro et al., 2012).

Развитие методов оценки перемещения лабораторных животных в эксперименте в последние годы значительно продвигается в сторону автоматизации и углубления математической оценки результатов наблюдений. Широко используется технология видеотрекинга, которая позволяет получить подробную траекторию движения объекта. Характеристики траектории являются объектом исследования при анализе поведения с помощью математической формализации. Популярным математическим инструментом для анализа траектории является фрактальный анализ. Так, в работе Сингха с соавт. (Singh et al., 2016) отмечается, что использование фрактальной размерности при оценке траектории позволяет исключить некогнитивные факторы, опре-

деляющие ее, и тем самым достигнуть повышения объективности оценки.

Однако не все исследователи разделяют мнение об универсальности фрактального анализа. Например, в работе Бенгаму (Benhamou, 2004) ставится под сомнение положение о том, что траектория перемещения биологических объектов в принципе имеет фрактальную природу. Авторы считают более информативными показатели средней величины косинуса углов поворота и среднюю длину шага. В указанной работе выдвинуто положение о том, что чем выше степень прямолинейности траектории, тем движение более эффективно. Мнение о значимости степени прямолинейности при оценке движения разделяют Кирнс с соавторами (Kearns et al., 2017), однако при этом они не отказываются от фрактальной размерности для комплексной оценки траектории и используют ее для описания добровольного перемещения человека в норме и при различных возрастных патологиях, с целью прогнозирования вероятности падения.

Авторам близки положения, представленные в работе Кембро с соавт. (Kembro et al., 2012), указывающие на то, что для каждого живого биологического объекта существует временной масштаб, при котором его траектория перемещения будет иметь признаки самоподобия, что позволяет рассматривать ее как фрактальный объект. В этой же публикации отмечается, что траектория перемещения является не просто фрактальным, а мультифрактальным объектом и должна быть охарактеризована мультифрактальным спектром.

В обширном исследовании Икеды с соавт. (Ikeda et al., 2020), объектом которого были нематоды *Caenorhabditis elegans*, мультифрактальный анализ их активного перемещения и пассивного статического движения показал количественные различия фрактальных характеристик флуктуаций их перемещений. Эти результаты указывают на то, что периодичность двигательной активности *C. elegans* обусловлена переходом между двумя состояниями, каждое из которых характеризуется определенными параметрами мультифрактального спектра.

Мультифрактальный характер движения, по всей видимости, может являться общим свойством для разнообразных биологических объектов. Так, в работе Кавано с соавт. (Cavanaugh et al., 2017) указывается, что в норме флуктуационные паттерны движения человека являются также мультифрактальными, благодаря чему они обеспечивают наиболее эффективную адаптивность к внешним условиям.

В целом авторы считают, что мультифрактальный анализ траектории движения является перспективным направлением оценки реакций биологических объектов на внешние воздействия,

так как позволяет количественно характеризовать разные состояния активности и качественно отличить их друг от друга.

В частности, интерес вызывает использование мультифрактального анализа для выявления различных состояний активности в экспериментах с лабораторными животными. Общеизвестно, что изменения в поведении лабораторных животных, а следовательно, и в параметрах их перемещения, могут быть вызваны физическими, химическими и смешанными видами воздействия, они могут иметь кратковременный, длительный и даже невосстановимый характер. Как правило, для мелких лабораторных животных (крысы, мыши) отслеживают изменения, возникающие непосредственно после однократного или многократного воздействия исследуемого фактора. Анализ двигательной активности и перемещения широко применяется как в тех случаях, когда физиологические биомаркеры отсутствуют, так и в токсикологии и фармакологии, в частности в экотоксикологии. Известны примеры того, как ингаляционная экспозиция лабораторных животных сопровождалась изменениями поведения без изменения биохимических показателей крови и патологии внутренних органов (Gostyukhina et al., 2016; Zaitseva et al., 2018).

Существуют различные методики наблюдения за двигательной активностью и перемещением (Нотова и др., 2018). Они позволяют оценить ориентировочно-исследовательскую активность, уровень тревожности и депрессивного состояния лабораторных животных, при этом не включают в себя оценку когнитивных функций и неврологического дефицита. Наблюдения за перемещением и движениями проводят методами открытого поля, норковых камер, приподнятого крестообразного лабиринта, теста "светло-темнового выбора", плавательного теста Порсолта и подвешивания за хвост. В ходе наблюдений визуально или при помощи технических средств фиксируются все действия, совершенные животным за определенный промежуток времени. Данные, полученные при наблюдении, анализируют с применением различных методов статистического анализа, в том числе часто для оценки отдельных поведенческих актов применяют непараметрические подходы. Оценка поведенческих актов является наиболее сложной частью анализа данных, прежде всего по причине того, что некоторые из них имеют неоднозначную трактовку, например, вытягивание шеи без горизонтального перемещения оценивают и как проявление тревожности, и как проявление исследовательской активности (Vanderschuren et al., 2016; Netser et al., 2020). Более показательными являются такие данные как скорость перемещения, длина и форма пройденной траектории, в отдельных случаях наличие микродвижений и повторяющихся действий, однако их анализ воз-

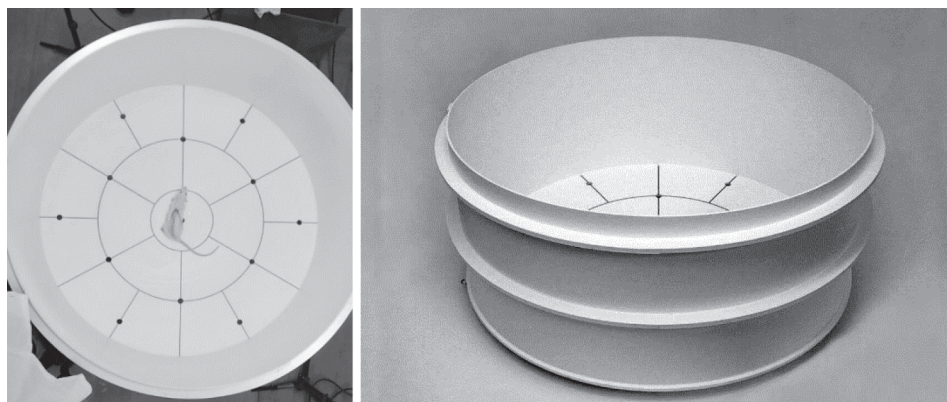


Рис. 1. Арена “открытое поле”.

можен только с применением средств видео или фотофиксации с привязкой ко времени. Следовательно, данными для оценки поведения биологических объектов в целом, и лабораторных животных в частности, являются временные ряды, характеризующие величину скорости или пройденную дистанцию и положение в пространстве (координаты) в определенный момент времени в процессе наблюдения.

Временные ряды, полученные при наблюдении за перемещением биологических объектов, являются разновидностью биологического сигнала, а значит, с большой вероятностью обладают масштабно-инвариантной структурой и могут быть интерпретированы с точки зрения фрактального анализа (Gerasimova et al., 2014; Attuel et al., 2018; França et al., 2018; Gadhomi et al., 2018). Следовательно, использование методов фрактального, а также мультифрактального анализов структуры биологического сигнала, характеризующего поведение живых объектов, является перспективным не только с точки зрения описательной характеристики, но и с точки зрения средства количественной и сравнительной оценки различных поведенческих состояний биологических объектов как в норме, так и при патологии.

Целью исследования является выявление возможностей мультифрактального анализ временных рядов, характеризующих перемещение биологических объектов в эксперименте, для количественной и качественной оценки состояний активности этих объектов.

#### ПОСТАНОВКА ЭКСПЕРИМЕНТА С БИОЛОГИЧЕСКИМИ ОБЪЕКТАМИ

Суть эксперимента заключалась в том, что сравнить перемещение лабораторных животных в присутствии фактора внешнего воздействия с доказанным влиянием на поведение и, соответственно, в отсутствие данного фактора.

В качестве биологических объектов использованы самки крыс линии Wistar. В качестве фактора внешнего воздействия выбрана ингаляционная экспозиция нанодисперсным оксидом кальция, так как авторы располагают достоверными данными о влиянии данного вещества на физиологические параметры животных (Zemlyanova et al., 2021).

В ходе эксперимента животных разделили на две группы по шесть особей в каждой: опытная группа – животные, получавшие ингаляционно аэрозоль водной суспензии нанодисперсного оксида кальция; контрольная группа – животные, находившиеся во время эксперимента в аналогичных условиях, но не подвергавшиеся воздействию исследуемого вещества. Экспозиция проводилась в ингаляционной камере для всего тела (TSE Systems GmbH, Германия) в течение 14 дней, длительность однократной ежедневной экспозиции составила 4 ч. Наблюдение за перемещением проводили через 1 ч после извлечения животных из камеры в последний день экспозиции. Для генерирования аэрозоля использовали суспензию нанодисперсного оксида кальция в концентрации 125 мг/см<sup>3</sup> на основе дистиллированной воды.

Наблюдение и фиксацию перемещения провели на установке “Открытое поле” TS0501-R, ООО “НПК Открытая Наука” (Россия), которая представляет собой круглую арену диаметром 97 см и высотой стенок 42 см (рис. 1).

В начале эксперимента каждое животное из каждой группы индивидуально помещали в центр арены. После 2 мин наблюдений за животным его убирали с открытого поля, а поверхность арены обрабатывали спиртовыми салфетками, промежуток между наблюдениями составлял 20 мин.

Движение экспериментальных животных на площадке “открытое поле” фиксировали видеосистемой, включающей в себя камеру высокого разрешения и настенный штатив для крепления камеры на высоте 2 м над ареной. Видеозапись

осуществляли в течение 2 мин на цифровую камеру марки CNB DSP270x (CNB Technology Inc., Республика Корея) со скоростью 25 кадр/с, в результате получали видеофайлы в формате "\*.AVI".

#### МЕТОДЫ АНАЛИЗА ВРЕМЕННЫХ РЯДОВ ИЗ ЭКСПЕРИМЕНТА

Данными для фрактального анализа являлись временные ряды, характеризующие изменение скорости и координат расположения животных в отдельные моменты времени, представляющие собой скейлинговые кривые. Эти данные были получены в ходе анализа видеозаписей с использованием модуля ManualTracking (<https://imagej.nih.gov/ij/plugins/track/track.html>) универсального программного обеспечения ImageJ-FiJi (программное обеспечение с открытым кодом, разработчик Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA). Для этого предварительно в программу был загружен видеофайл и преобразован в покадровую последовательность изображений. При запуске модуля ManualTracking были установлены значения соотношения  $x/y$ , равное 1, и значение временного интервала, равное 0.41, что соответствует скорости съемки и указывает на то, что временной интервал между отдельными кадрами составил 0.41 с. Для получения траектории был запущен режим отслеживания. После запуска отслеживающего режима на каждом кадре вручную отмечали точку, соответствующую положению животного, была выбрана точка между ушей, предварительно ее наносили на шерсть животного с помощью маркера. По завершении отслеживания по данным отметок была сформирована таблица значений координат  $x$  и  $y$  относительно оси времени  $t$  и таблица значений величины скорости перемещения относительно оси времени  $t$ . По данным из таблиц в программе Microsoft Excel были построены кривые, которые в дальнейшем рассматривались как характеристики биологического сигнала.

Для описания масштабно-инвариантной структуры биологического сигнала, полученного в эксперименте, использовали методы фрактального анализа.

Ко всем анализируемым данным применяли алгоритм R/S-анализа (метод нормированного размаха) (Бутаков, Граковский, 2005). Данный алгоритм позволяет установить величину показателя Херста ( $H$ ) (Калуш, Логинов, 2002) и обобщенную фрактальную размерность ( $D$ ) (Герасименко, Априлов, 2007). Известно (Stosic T., Stosic B., 2006; Кузенков, Логинов, 2014), что реальные биологические сигналы обладают пространственными и временными вариациями и являются неоднородными фрактальными объектами, т.е. их обобщенные фрактальные размерности не совпа-

дают, следовательно, они являются мультифрактальными и характеризуются мультифрактальными спектрами (Ihlen-Espen, 2012), поэтому для полученных временных рядов, обладающих различными обобщенными показателями, определяли мультифрактальные характеристики.

В основе метода нормированного размаха лежит вычисление безразмерного отношения посредством деления размаха на стандартное отклонение наблюдений  $R/S$ .

Временные ряды, рассматриваемые в работе, имеют вид:  $X = \{x_i\}$ ,  $i = 1, 2, 3... n$ ,  $n = 3000$ , так как значение  $x_i$  устанавливали покадрово. Во временном ряду последовательно выделяли отрезки  $X(t) = x_1, x_2, ... x_\tau$ ,  $\tau = 100, 150, 200, 250$  и т.д., для каждого вычисляли среднее значение:

$$x_\tau = \frac{1}{\tau} \sum_{i=1}^{\tau} x_i. \quad (1)$$

Затем для каждого из отрезков определяли накопленное отклонение:

$$x_{\tau,t} = \sum_{i=1}^t (x_i - x_\tau); \quad t = 1, \tau. \quad (2)$$

Размах ( $R$ ) определяли как

$$R = \max(X_{\tau,t}) - \min(X_{\tau,t}), \quad (3)$$

среднеквадратичное отклонение ( $S$ ) как

$$S = \sqrt{\frac{1}{\tau} \sum_{i=1}^{\tau} (x_i - x_\tau)^2}. \quad (4)$$

Соотношение  $R/S$  (нормированный размах) соотносится с показателем Херста ( $H$ ) (Ihlen-Espen, 2012) как

$$\frac{R}{S} = \left(\frac{\tau}{2}\right)^H. \quad (5)$$

Показатель Херста, в свою очередь, связан с фрактальной размерностью ( $D$ ) соотношением (Федер, 1991)

$$D = 2 - H. \quad (6)$$

Показатель Херста характеризует степень изрезанности кривой временного ряда. При малых значениях  $H$  график сильно изрезан, а при больших – имеет более плавный характер. Показатель Херста характеризует трендоустойчивость или наличие “памяти системы”, т.е. с его помощью оценивают прогнозируемость сигнала.

В зависимости от величины показателя Херста сигналы характеризуют следующим образом:

- $H = 0$  указывает на хаотичный сигнал;
- $0 < H < 0.5$  выявляет антиперсистентность или реверсивность временного ряда, т.е. частый возврат к среднему значению. В таких рядах рост



показателя сменяется снижением, общий тренд не определяется;

–  $H = 0.5$  определяет процессы как случайные;

–  $0.5 < H < 1$  обнаруживает тенденцию и свойство персистентности (качество, сохраняющее имеющуюся тенденцию); чем выше значение  $H$ , тем устойчивее тенденция.

Величина фрактальной размерности ( $D$ ) позволяет оценивать характер действия факторов, влияющих на систему, производящую сигнал. Так:

– при величине  $D < 1.4$  на систему с высокой вероятностью влияют один или несколько факторов, изменяющие ее в одном направлении;

–  $1.4 \leq D \leq 1.6$  означает, что силы, действующие на систему, разнонаправлены, но компенсируют друг друга;

– величина  $D > 1.6$  указывает на то, что система является неустойчивой и готова перейти в новое состояние.

Основной мультифрактальной характеристикой является мультифрактальный спектр, применительно к оценке поведения биологического объекта в эксперименте данный спектр является геометрическим образом его двигательной активности.

Для построения мультифрактального спектра принимаем временной ряд  $R(i)$  для  $i = 1, \dots, N$ , где  $N$  указывает длину ряда. Вычисляем “профиль”  $Y(i)$ :

$$Y(i) = \sum_{j=1}^i (R(j) - R_{cp}). \quad (7)$$

Затем профиль  $Y(i)$  разделяется на неперекрывающиеся сегменты длиной  $s$ :  $N_s \equiv (N/s)$  и вычисляется локальный тренд для каждого из  $2N_s$  сегментов с помощью аппроксимации ряда методом наименьших квадратов. Затем рассчитывается дисперсия по следующим формулам:

$$F^2(s, v) = \frac{1}{s} \sum_{i=1}^s \{Y[(v-1)s + i] - y_v(i)\} \quad (8)$$

для каждого отрезка  $v$ ,  $v = 1, \dots, N_s$  и

$$F^2(s, v) = \frac{1}{s} \sum_{i=1}^s \{Y[(v - N_s)s + i] - y_v(i)\} \quad (9)$$

для  $v = N_s + 1, \dots, 2N_s$ , где  $y_v(i)$  – полиномиальная аппроксимация на отрезке  $v$ .

После этого проводится усреднение по всем сегментам для получения флуктуации функции  $q$ -го порядка:

$$F_q(s) = \left\{ \frac{1}{2N_s} \sum_v [F^2(s, v)]^{q/2} \right\}^{1/q}; \quad q \neq 0, \quad (10)$$

$$F_q(s) = \left\{ \frac{1}{4N_s} \sum_v^{2N_s} \ln [F^2(s, v)] \right\}; \quad q = 0. \quad (11)$$

Параметр  $q$  помогает различать сегменты с малыми и большими колебаниями. Отрицательное значение параметра  $q$  усиливает небольшие колебания, а положительное – большие колебания.

В заключение определяем масштабный показатель функции флуктуации для любого фиксированного  $q$  и получаем соотношение между  $F_q(s)$  и  $s$ . Если  $F_q(s)$  является степенным законом, ряды находятся в логарифмическом масштабе для этого конкретного  $q$ :

$$F_q(s) \propto s^{h_q}, \quad (12)$$

где  $h_q$  является обобщенным показателем Херста.

Временной ряд является мультифрактальным, если показатель  $h_q$  изменяется в зависимости от  $q$ ,  $h_q$  может быть выражен как функция показателя Реньи,  $\tau(q)$ :

$$\tau(q) = qh_q - 1. \quad (13)$$

Для построения мультифрактального спектра используется следующее выражение:

$$f(\alpha) = q\alpha - \tau(q); \quad \alpha = h_q + q \frac{dh_q}{dq} - \tau(q), \quad (14)$$

где  $\alpha$  – показатель Гельдера (характеристика гладкости функции).

Общий вид мультифрактального спектра представлен на рис. 2. Применительно к реальным сигналам мультифрактальный спектр может иметь аномалии, например, несимметричное удлинение ветвей. Для выявления аномалий (рис. 2б) и их описания используются следующие величины: ширины ( $\alpha_{\max} - \alpha_{\min}$ ) и высота спектра ( $f(\alpha_0)$ ); ширина ( $\alpha_{\max} - \alpha_0$ ) и высота ( $f(\alpha_0) - f(\alpha_{\max})$ ) правой “ветви”; ширина ( $\alpha_0 - \alpha_{\min}$ ) и высота ( $f(\alpha_0) - f(\alpha_{\min})$ ) левой “ветви”.

Мультифрактальный спектр имеет длинную левую ветвь, когда временной ряд нечувствителен к локальным колебаниям малых величин и длинную правую ветвь в том случае, если временной ряд нечувствителен к локальным колебаниям больших величин.

Статистические показатели, приведенные в исследовании, вычисляли с использованием пакета программ BioStat 7.0, методом определения  $F$ -критерия Фишера при заданном уровне значимости 0.05, предварительно получая подтверждение их соответствия критериям нормального распределения.

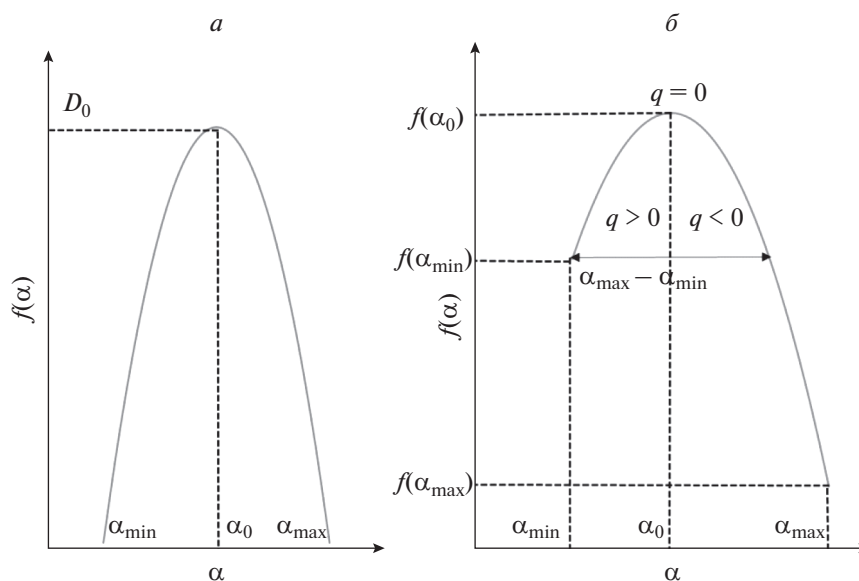


Рис. 2. Мультифрактальный спектр: *a* – типовой, *б* – с аномалиями.

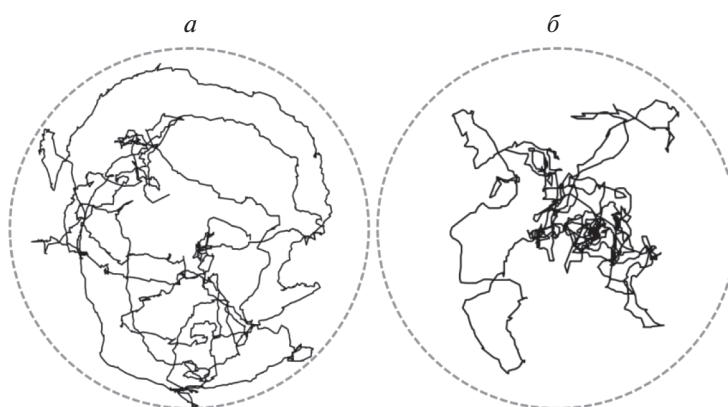


Рис. 3. Траектория перемещения крыс на поверхности arenas “открытое поле”: *a* – контрольная группа, *б* – опытная группа.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 3 представлены примеры траекторий перемещения крыс по поверхности arenas “открытое поле”. На рис. 4 представлены обобщенные кривые временных рядов, характеризующих изменение скорости движения лабораторных животных в отдельный промежуток времени на протяжении эксперимента. На рис. 5 представлены ряды, демонстрирующие изменение отдельных координат  $X$  и  $Y$  во времени, начало координат соответствует центру arenas.

В табл. 1 представлены характеристики временных рядов, полученные по результатам  $R/S$ -анализа.

Показатели Херста и фрактальные размерности временных рядов характеризуют изменение

скорости. Для контрольной и опытной групп достоверно отличаются только показатели фрактальной размерности ( $F = 16.2174 > F_{\text{крит}} = 5.0503$ ,  $p = 0.0041$ ). Диапазон значений скоростей при этом отличается в 1.5 раза, в опытной группе скорость перемещения ниже. В обеих группах имеется устойчивая тенденция к снижению скорости, факторы, действующие на систему в совокупности, имеют единый характер влияния на скорость.

Показатели Херста и фрактальные размерности кривой траектории перемещения крыс достоверно отличаются в обеих группах между собой (показатель Херста:  $F = 5.8425 > F_{\text{крит}} = 5.0503$ ,  $p = 0.0076$ ; фрактальная размерность:  $F = 12.9834 > F_{\text{крит}} = 5.0503$ ,  $p = 0.0137$ ). Для качественной оценки перемещения наиболее показательным

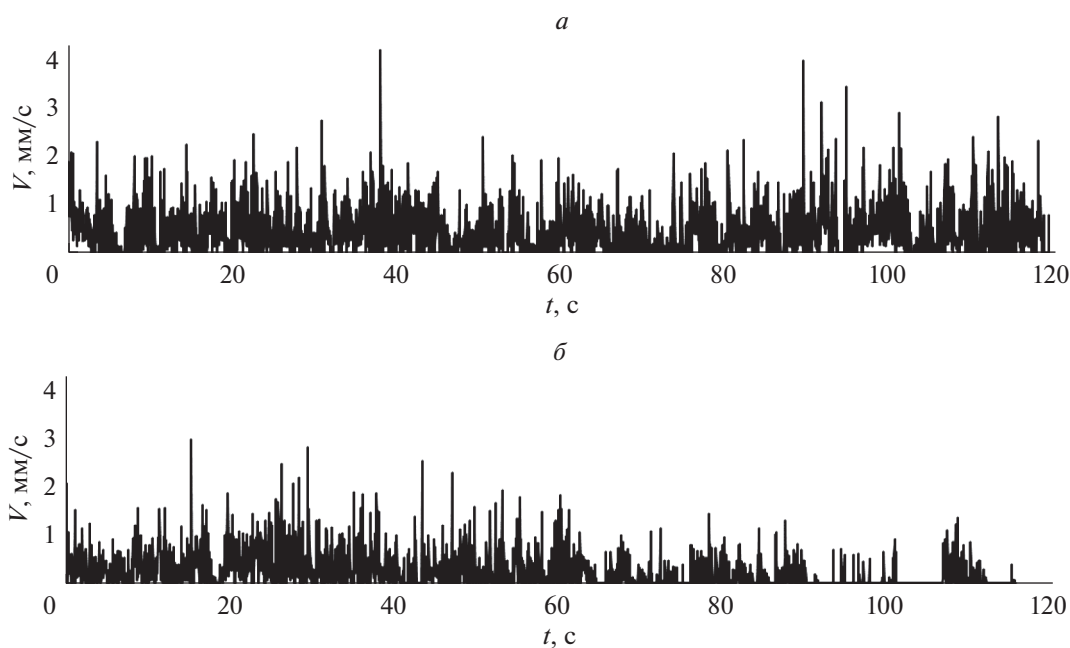


Рис. 4. Изменение скорости за время эксперимента: *a* – контрольная группа, *б* – опытная группа.

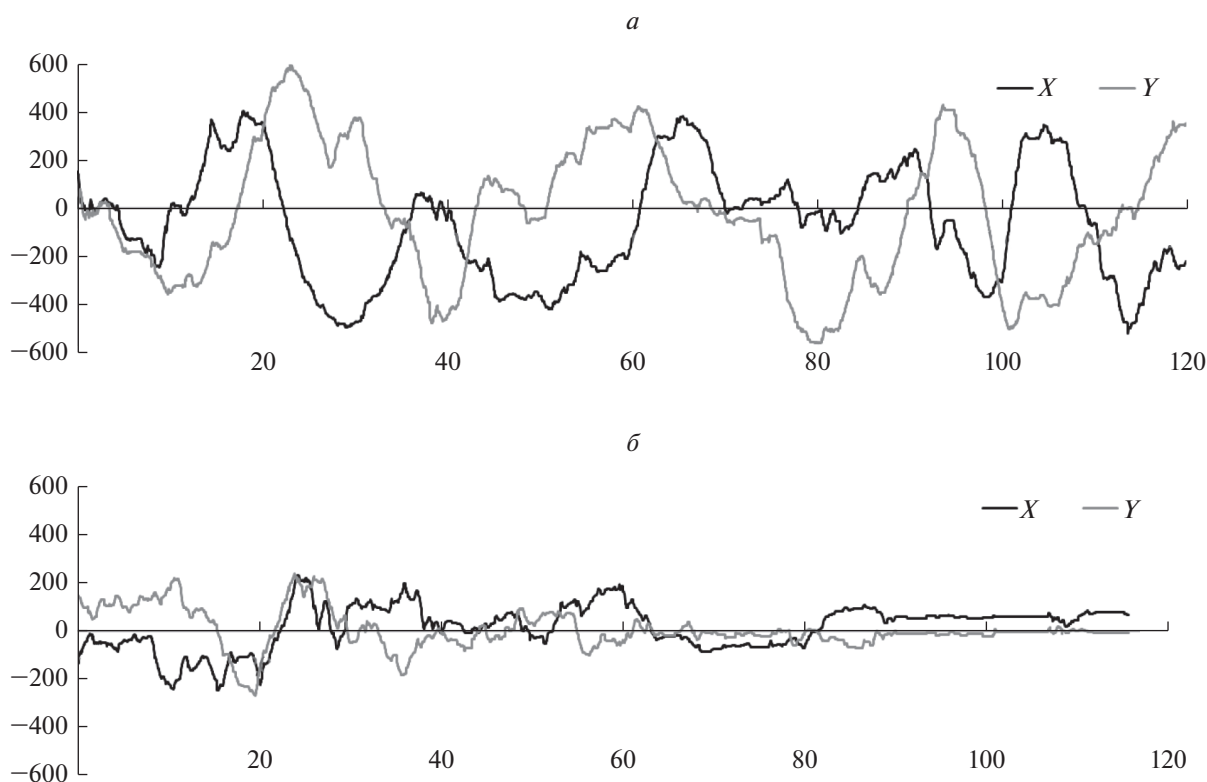


Рис. 5. Изменение координат  $X$  и  $Y$  во время эксперимента: *a* – контрольная группа, *б* – опытная группа.

является показатель Херста, для опытной группы его значение составило 0.494, для контрольной 0.662. Это указывает на то, что в отсутствии действующего фактора внешней среды траектория

животных имеет устойчивую тенденцию. Применительно к эксперименту это означает, что крысы контрольной группы с высокой долей вероятности перемещаются вдоль стенок arenas, перио-

Таблица 1. Характеристики временных рядов по результатам  $R/S$ -анализа

Характеристика	Группа животных	
	контрольная	опытная
Изменение скорости		
$H$	0.758 ( $F = 1.1012; p = 0.4592$ )	0.773
$D$	1.242* ( $F = 16.2174; p = 0.0041$ )	1.226
$V$ (min–max), мм/с	0–4.22	0–2.97
Изменение пространственного положения (общая траектория)		
$H$	0.662* ( $F = 5.8425; p = 0.0076$ )	0.494
$D$	1.338* ( $F = 12.9834; p = 0.0137$ )	1.506
Изменение пространственного положения относительно оси $X$		
$H$	0.895* ( $F = 28.0320; p = 0.0012$ )	0.920
$D$	1.105 ( $F = 1.7406; p = 0.0099$ )	1.080
Изменение пространственного положения относительно оси $Y$		
$H$	0.947* ( $F = 21.6436; p = 0.0042$ )	0.934
$D$	1.053 ( $F = 4.5805; p = 0.0203$ )	1.066

\* Достоверные отличия групповых значений ( $F_{\text{крит}} = 5.0503$ )

дически пытаясь выбраться через бортик. В опытной группе показатель Херста указывает на то, что траектория животных не имеет четкой ориентации. Их перемещения скорее случайные, а величина фрактальной размерности указывает на нестабильность системы и высокую вероятность ее перехода в новое состояние, тогда как в контрольной группе фрактальная размерность указывает на стабильное состояние системы. В совокупности установленные характеристики указывают на то, что характер траектории животных в опытной и контрольной группах отличается прежде всего качественно и соответствует разным типам активности.

Для временных рядов, характеризующих положение животного в пространстве по отдельным координатам относительно осей абсцисс и ординат, показатели Херста достоверно отличаются между собой для опытной и контрольной групп по обеим координатам ( $X: F = 28.0320 > F_{\text{крит}} = 5.0503, p = 0.0012$ ;  $Y: F = 21.6436 > F_{\text{крит}} = 5.0503, p = 0.0042$ ), а показатели фрактальной размерности не имеют достоверных отличий ( $X: F = 1.7406 > F_{\text{крит}} = 5.0503, p = 0.0099$ ;  $Y: F = 4.5805 > F_{\text{крит}} = 5.0503, p = 0.0203$ ). Величина показателя Херста контрольной и опытной групп по обеим координатам указывает на устойчивые тенденции в выборе положения в пространстве. Однако сами тенденции отличаются; так, для опытной группы координата  $X$  возрастает, а  $Y$  убывает, а для контрольной группы имеется общая тенденция для координат  $X$  и  $Y$ , их величины убывают. С учетом того, что по установленным траекториям известно, что в опытной группе радиус перемещения относительно центра арены как правило ниже, наиболее вероятные зоны дислокации животного в лабиринте будут различны: животные из контрольной группы предпочитают нижний правый сектор арены, а из опытной – средний левый сектор (рис. 6).

Мультифрактальный спектр определяли для кривых, характеризующих общую траекторию перемещения животных, поскольку для них обнаружены достоверные различия как для показателей Херста, так и для фрактальной размерности, результаты представлены на рис. 7.

Функции флуктуации для опытной и контрольной групп (рис. 7а) в логарифмическом масштабе указывают на наличие масштабируемости данных для любых значений  $q$  в обеих группах. Изменяющееся значение показателя Херста для обеих групп (рис. 7б) указывает на мультифрактальность данных.

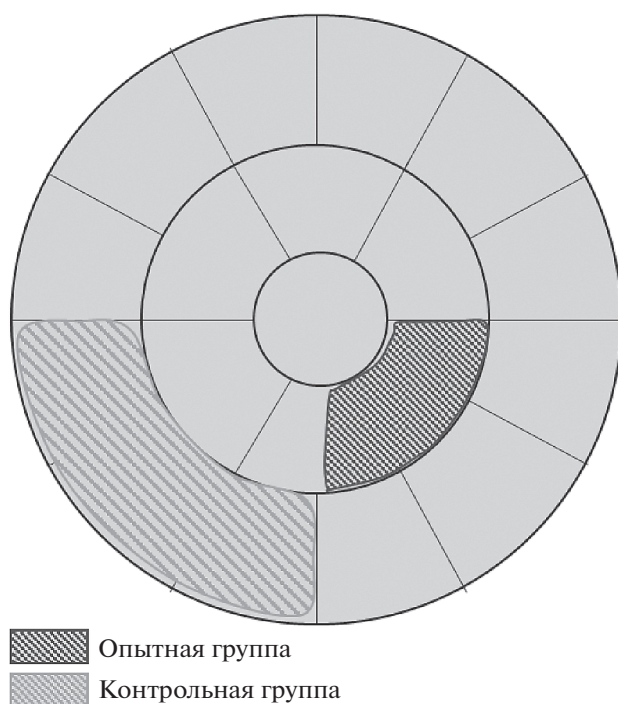


Рис. 6. Зоны дислокации животных на арене “открытое поле” согласно установленным тенденциям.

тальный характер траектории. Зависимость показателя Реньи (рис. 7е) для обеих групп имеет экспоненциальную форму, что также указывает на мультифрактальность. На рис. 7г показаны мультифрактальные спектры кривых, характеризующих траектории перемещения в опытной и контрольной группах. Оба спектра имеют аномалии, характеристики которых представлены в табл. 2. В контрольной группе правая ветвь спектра шире, что указывает на то, что основным поведенческим актом является прямолинейное перемещение, в опытной группе ширина левой ветви возрастает, что указывает на увеличение доли коротких перемещений, остановок и других действий, не связанных с прямолинейным движением.

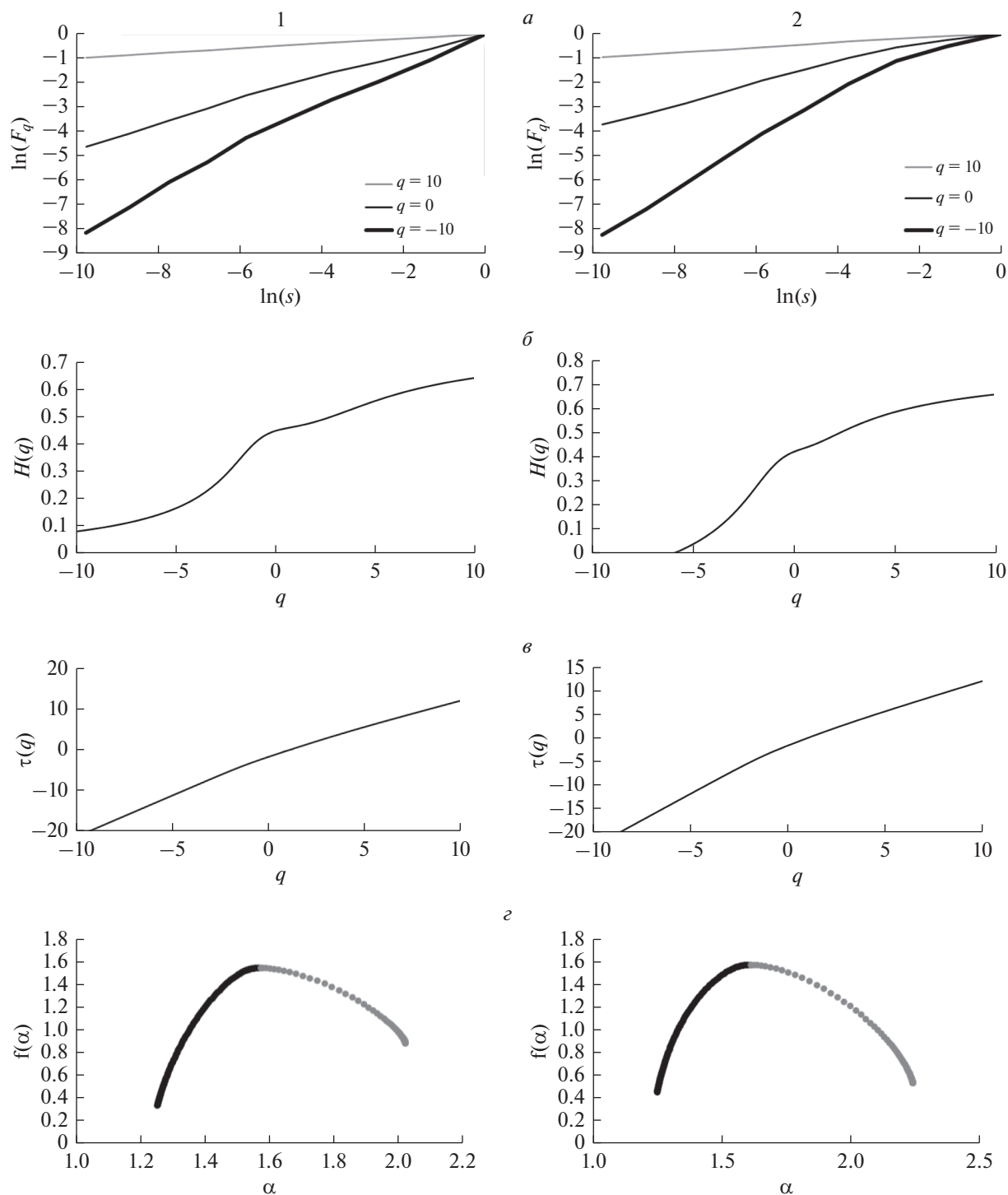
Спектр опытной группы в 1.3 раза шире, чем спектр контрольной группы, это означает, что перемещения в опытной группе имеют меньшую равномерность распределения поведенческих актов. В опытной группе правая ветвь шире левой в 1.7 раза, это указывает на то, что преобладают остановки и действия, не связанные с прямолинейным движением (груминг, исследование отверстий и т.д.). Ширина ветвей спектра контрольной группы отличается между собой в 1.4 раза также в пользу правой ветви. Общая высота спектров указывает на одинаковый набор поведенческих актов в каждой из групп. Преобладание поведенческих актов, не связанных с движением, в опытной группе подтверждается тем, что высота правой ветви больше, чем в контрольной группе в 1.4 раза. В контрольной группе высота правой ветви в 1.8 раза больше, чем левой, а в опытной эти высоты ветвей спектра в меньшей степени отличаются между собой, что в совокупности указывает на пониженную активность животных в опытной группе.

В целом мультифрактальный анализ указывает на то, что перемещение животных, подвергнутых многократной экспозиции наноразмерным оксидом кальция, качественно отличается от контрольных показателей. В опытной группе зафиксирован другой тип активности, ему соответствует сбивчивая траектория (большая изломанность кривой) и преобладание остановок над движением. При этом набор поведенческих актов остается одинаковым.

В ранее упомянутых работах, посвященных мультифрактальному анализу флуктуации движений биологических объектов, было показано, что активное перемещение, например, обусловленное таксисом (Ikeda et al., 2020) характеризуется параметрами спектра, отличающимися от аналогичных показателей для статического положения объекта. Наши исследования подтвердили, что различные типы активности действительно имеют различные параметры мультифрактального спектра, но при этом благодаря использованию

Таблица 2. Характеристики мультифрактальных спектров

Характеристика	Группа животных	
	контрольная	опытная
Ширины спектра ( $\alpha_{\max} - \alpha_{\min}$ )	0.768	0.994
Высота спектра ( $f(\alpha_0)$ )	1.552	1.579
Ширина правой ветви ( $\alpha_{\max} - \alpha_0$ )	0.448	0.630
Высота правой ветви ( $f(\alpha_0) - f(\alpha_{\max})$ )	0.664	1.044
Ширина левой ветви ( $\alpha_0 - \alpha_{\min}$ )	0.319	0.363
Высота левой ветви ( $f(\alpha_0) - f(\alpha_{\min})$ )	1.211	1.122



**Рис. 7.** Результаты мультифрактального анализа временных рядов, характеризующих траекторию перемещения животных в арене “открытое поле”: *а* – функции флуктуации, *б* – зависимости показателя Херста, *в* – зависимости показателя Реньи, *г* – мультифрактальные спектры. 1 – контрольная группа, 2 – опытная группа.

алгоритма  $R/S$  и анализу аномалий спектров, который предшественники не проводили, для разных типов активности определен ряд количественных характеристик. Так, в опытной группе по данным о показателях Херста траектория

сбивчивее, чем в контрольной группе в 1.3 раза, по данным анализа аномалий мультифрактальных спектров активность снижена в 1.8 раза, а количество остановок выше, чем действий, связанных с движением, в 1.7 раза.

## ВЫВОДЫ

Проведен фрактальный анализ временных рядов, характеризующих перемещение биологических объектов в пространстве в рамках эксперимента на примере лабораторных животных. По результатам исследования выявлено, что их траектории перемещения имеют признаки масштабно-инвариантной структуры и могут быть исследованы методом мультифрактального анализа. Применение мультифрактального анализа позволило установить достоверную разницу между двумя типами активности лабораторных животных, которые были обусловлены внешним воздействием. Использование анализа аномалий мультифрактального спектра позволяет количественно охарактеризовать выявленные типы активности. Таким образом, выявлены новые дополнительные возможности мультифрактального анализа временных рядов, характеризующих перемещение биологических объектов в эксперименте, для количественной и качественной оценки состояний активности этих объектов.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Условия эксперимента соответствовали требованиям Европейской конвенции по защите позвоночных животных, используемых для экспериментальных или в иных научных целях (ETS № 123), и этического комитета ФБУН «ФНЦ медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бутаков В., Граковский А., 2005. Оценка уровня стохастичности временных рядов произвольного происхождения при помощи показателя Херста // Компьютерное моделирование и новые технологии. Т. 12. № 2. С. 27–32.
- Герасименко Н.Н., Апрель С.А., 2007. Фрактальные методы анализа степени упорядоченности наноструктур // Росс. нанотехнологии. Т. 2. № 1–2. С. 136–139.
- Калуш Ю.А., Логинов В.М., 2002. Показатель Херста и его скрытые свойства // Сиб. журн. индустриальной математики. Т. 5. № 4 (12). С. 29–37.
- Кузенков Н.П., Логинов В.М., 2014. Использование метода нормированного размаха при анализе речевых патологий неврологического генеза // Компьютерные исследования и моделирование. Т. 6. № 5. С. 775–791.
- Нотова С.В., Казакова Т.В., Маршинская О.В., 2018. Современные методы и оборудование для оценки поведения лабораторных животных (обзор) // Животноводство и кормопроизводство. Т. 101. № 1. С. 106–115.
- Федер Е., 1991. Фракталы. М.: Мир. 254 с.
- Attuel G., Gerasimova-Chechkina E., Argoul F., Yahia H., Arneodo A., 2018. Multifractal desynchronization of the cardiac excitable cell network during atrial fibrillation. I. Multifractal analysis of clinical data // Front. Physiol. V. 8. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00480>
- Benhamou S., 2004. How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path: Straightness, sinuosity, or fractal dimension? // J. Theor. Biol. V. 229. № 2. P. 209–220. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2004.03.016>
- Cavanaugh J.T., Kelty-Stephen D.G., Stergiou N., 2017. Multifractality, interactivity, and the adaptive capacity of the human movement system: A perspective for advancing the conceptual basis of neurologic physical therapy // J. Neurol. Phys. Ther. V. 41. № 4. P. 245–251. <https://doi.org/10.1097/NPT.0000000000000199>
- França L.G., Miranda J.G., Leite M., Sharma N.K., Walker M.C. et al., 2018. Fractal and multifractal properties of electrographic recordings of human brain activity: Toward its use as a signal feature for machine learning in clinical applications // Front. Physiol. V. 9. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.01767>
- Gadhoumi K., Do D., Badilini F., Pelter M.M., Hu X., 2018. Wavelet leader multifractal analysis of heart rate variability in atrial fibrillation // J. Electrocardiol. V. 51. № 6S. P. S83–S87. <https://doi.org/10.1016/j.jelectrocard.2018.08.030>
- Gerasimova E., Audit B., Roux S., Khalil A., Argoul F. et al., 2014. Multifractal analysis of dynamic infrared imaging of breast cancer // Europhys. Lett. V. 104. № 6. <https://doi.org/10.1209/0295-5075/104/68001>
- Gostyukhina A.A., Zamoshchina T.A., Svetlik M.V., Zhukova O.B., Zaitsev K.V., Abdulkina N.G., 2016. Behavioral activity of rats in the “open field” after the light and dark deprivation and physical exhaustion // Bull. Sib. Med. V. 15. № 3. P. 16–23. <https://doi.org/10.20538/1682-0363-2016-3-16-23>
- Hu C., Luo Y., Wang H., Kuang S., Liang G. et al., 2017. Re-evaluation of the interrelationships among the behavioral tests in rats exposed to chronic unpredictable mild stress // PLoS One. V. 12. № 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185129>
- Ihlen-Espen A.F., 2012. Introduction to multifractal detrended fluctuation analysis in matlab // Front. Physiol. V. 3. <https://doi.org/10.3389/fphys.2012.00141>
- Ikeda Y., Jurica P., Kimura H., Takagi H., Struzik Z.R. et al., 2020. *C. elegans* episodic swimming is driven by multifractal kinetics // Sci. Rep. V. 10. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-70319-0>
- Kearns W.D., Fozard J.L., Nams V.O., 2017. Movement path tortuosity in free ambulation: Relationships to age and brain disease // IEEE J. Biomed. Health Inform. V. 21. № 2. P. 539–548. <https://doi.org/10.1109/JBHI.2016.2517332>
- Kembro J.M., Guzman D.A., Perillo M.A., Marin R.H., 2012. Temporal pattern of locomotor activity recuperation after administration of propofol in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) // Res. Vet. Sci. V. 93. № 1.

- P. 156–162.  
<https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2011.06.011>
- Lino-de-Oliveira C., De Lima T.C., Pádua Carobrez A., de*, 2005. Structure of the rat behaviour in the forced swimming test // *Behav. Brain Res.* V. 158. № 2. P. 243–250.  
<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2004.09.004>
- Netser S., Meyer A., Magalnik H., Zylbertal A., Zerda S.H., de la, et al.*, 2020. Distinct dynamics of social motivation drive differential social behavior in laboratory rat and mouse strains // *Nat. Commun.* V. 11.  
<https://doi.org/10.1038/s41467-020-19569-0>
- Singh S., Kaur H., Sandhir R.*, 2016. Fractal dimensions: A new paradigm to assess spatial memory and learning using Morris water maze // *Behav. Brain Res.* V. 299. P. 141–146.  
<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2015.11.023>
- Stosic T., Stosic B.D.*, 2006. Multifractal analysis of human retinal vessels // *IEEE Trans. Med. Imaging.* V. 25. № 8. P. 1101–1107.  
<https://doi.org/10.1109/TMI.2006.879316>
- Vanderschuren L.J., Achterberg E.J., Trezza V.*, 2016. The neurobiology of social play and its rewarding value in rats // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 70. P. 86–105.  
<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.07.025>
- Zaitseva N.V., Zemlyanova M.A., Ignatova A.M., Stepankov M.S.*, 2018. Morphological changes in lung tissues of mice caused by exposure to nano-sized particles of nickel oxide // *Nanotechnol. Russ.* V. 13. № 7–8. P. 393–399.
- Zemlyanova M.A., Zaitseva N.V., Ignatova A.M., Stepankov M.S., Toropov L.I., Kol'dibekova Y.V.*, 2021. Study of hematological parameters and morphometric indices of erythrocytes in rats exposed to calcium oxide nanoparticles // *Bull. Exp. Biol. Med.* V. 170. № 5. P. 665–668.  
<https://doi.org/10.1007/s10517-021-05128-0>

## Potential of multifractal analysis for characterizing movements of biological objects

N. V. Zaitseva<sup>a</sup>, M. A. Zemlyanova<sup>a, b</sup>, A. M. Ignatova<sup>a, c, \*</sup>, O. B. Naimark<sup>c</sup>, and M. S. Stepankov<sup>a</sup>

<sup>a</sup>*Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies  
 Monastyrskaya, 82, Perm, 6014045 Russia*

<sup>b</sup>*Perm National Research Polytechnic University  
 Komsomolsky Pr., 29, Perm, 614990 Russia*

<sup>c</sup>*Institute of Continuous Media Mechanics, UB RAS  
 Academician Korolev, 1, Perm, 614013 Russia*

\**e-mail: iampstu@gmail.com*

The study object is data (time series) on laboratory animals movements (rats in the “open field” maze), which reflect the dynamics of changes in speed and position of objects in space (coordinates) at a certain point in time. To interpret the time series, the methods of fractal analysis and the determination of the multifractal spectrum were used. The experiment setting up was intended to compare the locomotion activity of rats in the presence of an external factor with a proven effect on behavior, and, accordingly, in the absence of this factor. As an external impact factor, inhalation exposure to nanodispersed calcium oxide has been chosen. It was found out that the behavior of animals subjected to repeated exposure to nanosized calcium oxide differs from control indicators, having more confused trajectory, less activity, and a predominance of stops over movement. In the experimental group, according to the Hurst community indicators, the trajectory is 1.3 times more confused than in the control group, according to the analysis of the anomalies of multifractal spectra, the activity is reduced by 1.8 times, and the number of stops is higher than the actions associated with movement by 1.7 times. The results of the study suggest that the method of multifractal analysis allows obtaining the behavioral profile of a biological object based on the observations of its movement in space over a certain period of time.