

Экологические инварианты, их статистическая оценка и использование Environmental invariants, their statistical evaluation and use

Сёмкин Б. И., Варченко Л. И.

Semkin B. I., Varchenko L. I.

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, г. Владивосток, Россия. E-mail: semkin@tigdvo.ru

Pacific Institute of Geography FEB RAS, Vladivostok, Russia

Реферат. Рассматриваются экологические инварианты сообществ и влияние на них естественных и антропогенных факторов среды.

Ключевые слова. Меры сходства описаний, средние значения отношений, статистические оценки инвариантов, таксономические инварианты, экологические инварианты

Summary. The ecological invariants of communities and the influence of natural and anthropogenic environmental factors on them are considered.

Key words. Measures of similarity of descriptions, mean values of relations, statistical estimates of invariants, taxonomic invariants, environmental invariants.

Введение

Понятие инварианта широко используется в математике, физике, биофизике, кибернетике и тесно связано с изучением различных типов симметрии (Петухов, 1981). В указанных науках разработаны методы изучения различных инвариантов. Однако в таких науках, как экология, геоботаника, флористика, систематика растений и животных и других в изучении инвариантов отмечаются только первые шаги. В нашем сообщении разрабатываются эмпирические (статистические) методы анализа экологических инвариантов на примере растительных сообществ.

Различные индексы и коэффициенты, характеризующие отношения абсолютных значений признаков, широко используются в экологии и систематике (Красавина, 1971; Титлянов и др., 1974; Васильев, Ростова, 1977; Басаргин и др., 1978; Баранов, Басаргин, 1979; Коли, 1979; Ростова, 2000; Верховат, Орехова, 2001; Сёмкин и др., 2012).

Наиболее часто используются отношения: линейных размеров (например, отношение длины и ширины органа), веса органа к площади и др. Оказывается, что некоторые из отношений значительно устойчивы и могут быть различными биологическими или экологическими инвариантами.

В экологии первые попытки ввести инварианты экосистем были предприняты экологом Фёдоровым (1974). Однако статистические методы оценки инвариантов экосистем не приводились.

В дальнейшем такие понятия как инвариант геосистемы и инварианты растительного покрова были предложены В. Б. Сочавой (1978; 1980). Но эти понятия рассматривались только в теоретических изысканиях, а статистические оценки также не были разработаны.

Следует особо отметить подход к изучению изменчивости морфологических признаков цветковых растений в работах Н. С. Ростовской (2000), которая предложила группировать признаки одновременно по их изменчивости (коэффициент вариации) и детерминации (квадрат коэффициента корреляции, усреднённый по всей матрице корреляции или по отдельным признакам). В этом случае для группировки признаков используется одновременно как их изменчивость, так и линейная взаимная зависимость. При этом автор, ординируя морфологические признаки растений в осях коэффициента вариации и коэффициента детерминации, выделяет 4 группы признаков: эколого-биологические системные ин-

дикаторы (i) – признаки, отражающие согласованную изменчивость в неоднородной среде; биологические индикаторы (ii) – «ключевые» показатели, изменения которых определяет общее состояние; генотипические (таксономические) (iii); экологические индикаторы, изменения которых слабо согласованы с общей системой организма (iv). Как отмечает Н. С. Ростова, в экологических исследованиях при поиске самых чувствительных к изменениям среды показателей наиболее полезны признаки iv-й группы, если же в задачу входит выявление системных адаптивных реакций, то выбираются признаки i- и ii-й групп. Для таксономических исследований, соответственно, подходят признаки индивидуальной изменчивости, относящиеся к iii-й группе.

Классификация признаков по изменчивости их «взаимной скоррелированности» используется на уровне организменной и популяционной организации биологических объектов. Причём основными математическими методами для этих целей служат классические статистические методы (корреляционный анализ, компонентный анализ и т. п.), для которых приходится пользоваться линейными связями и нормировкой данных, измеренных в разных типах шкал.

Существенным недостатком данного направления является то, что используются только линейные связи и изучается «постоянство вариаций», т. е. не сами закономерности связей признаков, а «шумы», искажающие структуру связей (Сёмкин и др., 2012).

Впервые термин «экологический инвариант» был введён Б. И. Сёмкиным (Сёмкин и др., 2012).

Под *экологическим инвариантом организма, популяции или экологическим инвариантом сообщества* (лат. *invarians* – неизменяющийся) будем понимать *соотношение экологических признаков, остающихся неизменными при изменяющихся условиях среды.*

Материалы и методы

Необходимые данные для расчёта экологических инвариантов сообщества и таксономических инвариантов растений взяты из работ (Сёмкин и др., 1973; Макаревич, 1971; Басаргин и др., 1978). Статистические методы для оценки экологических инвариантов разработаны Б. И. Сёмкиным и приводятся в следующих работах (Сёмкин и др., 2008, 2009; 2012; Semkin et al., 2008, 2009; Semkin, Gorshkov, 2013, 2014).

Результаты и обсуждение

Рассмотрим примеры по расчёту экологических и таксономических инвариантов.

Пример 1. Исследования проводились в течение трёх лет на стационаре, расположенном в Камчатской области на территории с/х опытной станции в Елезовском районе. Объектом исследования было высокотравье из лабазника (шеломайника) *Filipendula kamtschatica* (Pall.) Maxim., крестовника коноплеволистного *Senecio cannabifolius* Less., борщевика сладкого *Heracleum duclae* Fisch., купыря похожего *Anthriscus aemula* (Woronow) Schischk. Одноярусный травостой обычно образован одним видом растений с незначительной примесью других. Доминирующим видом является *Filipendula kamtschatica*.

Интенсивный рост основных компонентов высокотравья происходит во второй декаде июня, а прекращается рост в первой декаде августа.

Определим индекс доминирования (он же является экологическим инвариантом) как отношение фитомассы доминанта к фитомассе всего сообщества (табл. 1). Из таблицы следует, что в течение трёх лет (1966–1968 гг.) в один и тот же срок фаз развития экологические инварианты постоянны. Например, 16 июня они равны: 0,80; 0,80; 0,80; 6 июля – 0,56; 0,57; 0,57 и 19 июня – 0,57; 0,55; 0,55.

Экологические индикаторы (сырой вес доминанта и сырой вес всего ценоза) подвержены резкому изменению как по срокам развития, так и по годам. Следует обратить внимание, что сравнение необходимо проводить не по календарным срокам, а по срокам фаз развития. Однако в условиях Камчатки, когда очень короткий период вегетации, расхождение незначительное.

Пример 2. Рассмотрим сообщества суходольного полидоминантного злаково-разнотравного луга на стационаре Ботанического института АН СССР в с. Отрадном (Макаревич, 1971). Для иссле-

Таблица 1

Экологические инварианты для фаз развития высокотравного сообщества при естественном его развитии (по: Сёмкин, Щербова, Степанова, 1973)

Сроки фаз развития	Сырой вес (ц/га)		
	А	В	J = A/B
1966 г. 16 VI	75,7	94,1	0,80
6 VII	143,6	258,1	0,56
19 VII	156,2	274,5	0,57
1967 г. 16 VI	91,4	113,8	0,80
6 VII	178,4	313,2	0,57
19 VII	190,1	343,9	0,55
1968 г. 16 VI	85,2	106,2	0,80
6 VII	167,3	292,1	0,57
19 VII	178,2	326,5	0,55

Примечание: А – сырой вес доминанта-лабазника камчатского (шеломайника) *Filipendula kamtschatica* (Pall.) Maxim.; В – сырой вес всех видов высокотравного сообщества; J – экологический инвариант.

дования были взяты два луговых участка, приуроченные к двум разностям дерново-подзолистых почв: тяжелосуглинистой и супесчаной. На тяжелосуглинистых почвах находится мелкозлаково-разнотравное сообщество с преобладанием лугового разнотравья и низовых злаков; на супесчаных почвах – разнотравно-мелкозлаковое сообщество, где доминирующими видами являются те же злаки. При таком выборе участков предполагалось, что различия в тепловых и водно-воздушных условиях почв, а также в их физико-химических свойствах обуславливают различия в составе, строении и продуктивности растительного покрова, в скорости разложения мёртвых растительных остатков, темпах минерализации гумуса и во многом другом.

Таблица 2

Экологические инварианты для фаз развития суходольного полидоминантного злаково-разнотравного луга при естественном его развитии (по данным: Макаревич, 1971)

Сроки фаз развития	Сырой вес (г/м ²)					
	на супесчаных почвах			на тяжело-суглинистых почвах		
	А	В	J = A/B	А	В	J = A/B
1968 г. 16 IV	5,6	354	0,016	9,4	544	0,017
22 V	102	842	0,121	94,8	795	0,119
13 VI	372	1400	0,266	265,2	920	0,288
8 VII	409,2	1100	0,372	325,2	1300	0,250
7 VIII	268,8	1050	0,256	318	1150	0,276
2 IX	260,4	1400	0,186	224,2	850	0,264
16 X	60,8	1986,7	0,030	20,8	970	0,021
1969 г. 25 IV	7,3	460	0,016	5,6	326	0,017
29 V	89	733	0,121	59,7	500	0,119
19 VI	189,4	713	0,266	152,8	533	0,287
7 VII	292,8	793	0,369	146	587	0,249
6 VIII	213,2	793	0,269	194,1	707	0,275
9 IX	109,7	613	0,179	126,8	480	0,264
20 X	17,3	833	0,021	11,4	546	0,021

Примечание: А – наземная живая фитомасса; В – подземная живая фитомасса; J – экологический инвариант. Сроки 7 фаз развития по порядку: 1) сразу после таяния снега; 2) в начале весеннего отрастания трав и во время их кущения; 3) в период цветения ранцветущих видов; 4) в разгар фенологического лета; 5) во время цветения поздцветущих видов; 6) после обсеменения большинства видов и в начале их массового отмирания; 7) перед появлением устойчивого снежного покрова.

В табл. 2 приводятся экологические инварианты для фаз развития суходольного полидоминантного злаково-разнотравного луга. Из табл. 2 следует, что экологические инварианты в одни и те же сроки фаз развития (13 и 19 июня) для влажного (1968) и засушливого (1969) гг. как на супесчаных почвах, так и на тяжелосуглинистых очень близки. Например, 16 апреля 1968 г. и 25 апреля 1969 г. экологические инварианты на супесчаных почвах соответственно равны 0,016 и 0,017, а на тяжелосуглинистых соответственно 0,017 и 0,017. Аналогичная закономерность наблюдается и по другим срокам развития.

Пример 3. Рассмотрим представители секции рода *Heracleum* L. (секция *Heracleum*) Дальнего Востока и Северной Америки: *H. dissectum* Ledeb., *H. duclé* Fisch., *H. moellendorffii* Hance,

H. voroschilovii Gorovoi, *H. lanatum* Michx. Для каждого вида взята выборка по 1000 мерикарпиев. В совокупности для 5 видов было отобрано 5000 мерикарпиев. По этим выборкам для каждого вида были построены таблицы сопряжённости, которые в последующем использовались для расчёта таксономических инвариантов (табл. 3). Из таблицы следует, что 5 видов борщевиков по таксономическим инвариантам разбиваются на две группы: североамериканский вид (0,99) и азиатские (0,72; 0,69; 0,71; 0,78).

Таблица 3

Таксономические инварианты для видов рода *Heracleum* L. (секция *Heracleum*)
(по данным: Басаргин, Горовой, Сёмкин, 1978)

Виды	\bar{H}	\bar{L}	$J = \bar{H} / \bar{L}$
<i>H. dissectum</i> Ledeb.	6,660	9,399	0,71
<i>H. duclé</i> Fisch.	7,473	10,837	0,69
<i>H. moellendorffii</i> Hance	7,315	10,322	0,71
<i>H. voroschilovii</i> Gorovoi	7,885	10,058	0,78
<i>H. lanatum</i> Michx	8,032	8,127	0,99

Примечание: H – средняя ширина мерикарпиев; L – средняя длина мерикарпиев; $J = H / L$ – таксономический инвариант.

Пример 4. Рассмотрим DS-спектры Авачинской губы (Камчатская область) (табл. 4). Из таблицы следует, что средние значения мер сходства Сёренсена DS-спектров (A, B, C, D) равно 0,988, что показывает их инвариантность. В то же время среднее сходство меры Сёренсена DS-спектра E с DS-спектрами A, B, C, D равно 0,726. Следовательно, DS – спектр E определяет переменное состояние.

Таблица 4

Таксономические спектры (DS-спектры) макрофитобентос Авачинской губы и альгофлоры Камчатки
(по: Клочкова, Березовская, 2001; Сёмкин и др., 2010)

DS-спектры	Доли (p_1, p_2, p_3)	Таксономические инварианты и переменное состояние DS-спектров
A	(0,194; 0,285; 0,521)	Таксономический инвариант
B	(0,196; 0,285; 0,519)	Таксономический инвариант
C	(0,194; 0,267; 0,539)	Таксономический инвариант
D	(0,197; 0,268; 0,535)	Таксономический инвариант
E	(0,469; 0,234; 0,297)	Переменное состояние

Примечание: P_1 – доля зелёных водорослей; P_2 – доля красных водорослей; P_3 – доля бурых водорослей.

A – DS-спектр для Авачинской губы (вся губа) в 1970 г.

B – DS-спектр для Авачинской губы (вся губа) в 1991 г.

C – DS-спектр для Авачинского залива до мыса Безымянный на юге;

D – DS-спектр для о-ва Парамушир с прилегающими островами

E – DS-спектр для Авачинской губы (внутренняя часть) в 1999 г.

При естественном развитии сообществ и растений из приведённых примеров следует, что экологические инварианты постоянны для определённых фаз развития и при стрессовых ситуациях (скашивание травостоя, загрязнение среды и т.д.) могут резко изменяться (Сёмкин и др., 1975; Сёмкин и др., 2010; Клочкова, Березовская, 2001).

Следует отметить, что инварианты можно определять для отдельного органа, фазы развития организма, популяции организмов, сообщества и экосистемы. Например, инвариант для фаланг среднего пальца у человека (отношение трёх длин: основной, средней и концевой), т. е. вурф является постоянным в течение 21 года и равен 1,31 (Петухов, 1981). Такие инварианты определены и для других 4-х пальцев.

Таксономические инварианты были также установлены для головной части 10 семейств FS – спектров (F – familia (семейство), S – species (вид)) для трёх районов Сибири (Горноалтайский, Тувинский и Южнобурятский) (Мальшев и др., 1998; Сёмкин и др., 2013). Оказалось, что средние значения головной части спектра для суммы трёх семейств близки и равны 0,48, т. е. их можно принять за таксономический инвариант.

Экологические инварианты были установлены также при изучении изменений содержания воды в однолетних побегах древесных растений в умеренной климатической зоне в зимний период. Отношение количества воды к сырой массе побега является экологическим инвариантом и в течение нескольких лет в зимнее время сезона остаётся постоянным (Сёмкин и др., 2008; Semkin et al., 2008; Сёмкин и др., 2009; Semkin et al., 2009). Установлены экологические инварианты для слоевищ ламинарии японской из сублиторали Северного Приморья. Такой экологический инвариант как отношение веса пластины таломы к площади этой пластины является постоянным для растений ламинарии японской (северное побережье Приморья) (Сёмкин и др., 2012).

Заключение. Экологические и таксономические инварианты позволяют установить устойчивое состояние для отдельного органа, фазы развития организма, популяции организмов, сообщества и экосистемы при их естественном развитии и исследовать изменение при стрессовых ситуациях и переменных состояниях (скашивание травостоя, загрязнение окружающей среды и др.).

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов В. И., Басаргин Д. Д.** К систематике *Betula fructosa* Pall. (*Betulaceae*) // Бот. журн., 1979. – Т. 64, № 4. – С. 514–524.
- Басаргин Д. Д., Горовой П. Г., Сёмкин Б. И.** Таксономическая характеристика размеров мерикарпиев у борщевиков *Heracleum* L. Дальнего Востока и Северной Америки // Бот. журн., 1978. – Т. 63, № 12. – С. 1766–1744.
- Васильева Б. Р., Ростова Н. С.** О некоторых корреляциях признаков листа *Bryophyllum* (*Crassulaceae*). Опыт использования автоматических систем для измерения объектов и обработки данных при морфологических исследованиях // Бот. журн., 1977. – Т. 62, № 3. – С. 319–329.
- Верхолат В. П., Орехова Т. П.** Фенотипическая изменчивость желудей, плюсок и проростков дуба зубчатого (*Quercus dentata* Thunb.) // Биологические исследования на Горнотаёжной станции. – Владивосток: ДВО РАН, 2001. – Вып. 7 – С. 98–119.
- Клочкова Н. Г., Березовская В. А.** Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 208 с.
- Коли Г.** Анализ популяций позвоночных. – М.: Мир, 1979. – 362 с.
- Красавина Л. К.** Сравнительное изучение современных и ископаемых харофитов: плодоношение *Nitellopsis obtusa* // Бот. журн., 1971. – Т. 56, № 1. – С. 106–117.
- Макаревич В. Н.** Некоторые результаты круглогодичных исследований первичной биологической продуктивности луговых растительных сообществ // Бот. журн., 1971. – Т. 56, № 1. – С. 48–61.
- Мальшев Л. И., Байков К. С., Доронькин В. М.** Таксономические спектры флоры Сибири на уровне семейств // Бот. журн., 1998. – Т. 83, № 10. – С. 3–17.
- Петухов С. В.** Биомеханика, бионика и симметрия. – М.: Наука, 1981. – 240 с.
- Ростова Н. С.** Структура и изменчивость корреляций морфологических признаков цветковых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – СПб.: СПбГУ, 2000. – 40 с.

Сёмкин Б. И., Степанова К. Д., Щербова М. А. Влияние скашивания на видовую структуру крупнотравного сообщества на Камчатке // Бот. журн., 1973. – Т. 58, № 5. – С. 665–670.

Сёмкин Б. И., Степанова К. Д., Щербова М. А. Об устойчивости видового разнообразия некоторых растительных сообществ Камчатки // Бот. журн., 1975. – Т. 60, № 4. – С. 510–513.

Сёмкин Б. И., Горшков М. В., Варченко Л. И. Об изменениях содержания воды в однолетних побегах хвойных древесных растений в умеренной климатической зоне // Сиб. экол. журн., 2008. – Т. 15, № 4. – С. 537–544.

Сёмкин Б. И., Горшков М. В., Варченко Л. И. Разногодичные и сезонные изменения содержания воды в однолетних побегах древесных растений умеренной климатической зоны // Proceedings from International conf. (20–22 марта 2009 г., Kostelec nad Černými Lesy, Czech Republic), 2009. – С. 85–91.

Сёмкин Б. И., Ключкова Н. Г., Гусарова И. С., Горшков М. В. Дискретность и континуальность флор водорослей-макрофитов дальневосточных морей России. III. Таксономические спектры // Изв. ТИНРО, 2010. – Т. 163. – С. 217–227.

Сёмкин Б. И., Гусарова И. С., Горшков М. В. Об инвариантности средних отношений величин (на примере некоторых морфологических признаков слоевищ ламинарии японской (*Laminaria japonica* Agesch.) из сублиторали Северного Приморья) // Изв. ТИНРО, 2012. – Т. 171. – С. 313–320.

Сочава В. Б. Введение о геосистемах. – Новосибирск, 1978. – 320 с.

Сочава В. Б. Переменные состояния и инварианты растительного покрова // Современные проблемы биогеографии. – Ленинград: ЛГУ, 1980. – С. 10–13.

Титлянов Э. А., Машанский В. Ф., Глебова Н. Т. Анатомия талломов и ультраструктура хлоропластов *Ulva fenestrata* в различных условиях освещения // Бот. журн., 1974. – Т. 59, № 11. – С. 1553–1558.

Фёдоров В. Д. Устойчивость экологических систем и её измерение // Изв. АН СССР. Сер. биол., 1974. – № 3. – С. 402–415.

Semkin B. I., Gorshkov M. V., Varchenko L. I. Variations of water content in annual shoots of coniferous trees in temperate zone // Contemporary Problems of Ecology, 2008. – P. 414–419.

Semkin B. I., Gorshkov M. V., Varchenko L. I. Multiyears and seasonal changing of water containing in annual sprouts of wood plants in temperate climatic zone // Ecology and diversity of forest ecosystems in the Asiatic part of Russia 2009. Proceedings from International conf. (20–22 марта 2009 г., Kostelec nad Černými Lesy, Czech Republic), 2009. – P. 27.

Semkin B. I., Gorshkov M. V. Statistical estimators of multiple-site similarity measures // The 11th International conf. “Pattern Recognition and Image Analysis: New Information Technologies” (PRIA-11-2013), 2013. – V. 1. – P. 122–125.

Semkin B. I., Gorshkov M. V. Statistical Estimation of Multiple Measures of Similarity // Pattern Recognition and Image Analysis, 2014. – V. 24, № 2. – P. 372–376.