

ООО «Эко-Экспресс-Сервис»



Эко-Экспресс-Сервис

Министерство образования и науки Российской Федерации
Северо-Западный государственный заочный
технический университет

В. А. Жигульский, В. Ф. Шуйский, А. И. Потапов
Н. А. Соловей, Н. С. Царькова, Т. С. Былина

ОСНОВЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

Учебное пособие

ООО «Эко-Экспресс-Сервис»



Эко-Экспресс-Сервис

Министерство образования и науки Российской Федерации
Северо-Западный государственный заочный
технический университет

**В. А. Жигульский, В. Ф. Шуйский, А. И. Потапов
Н. А. Соловей, Н. С. Царькова, Т. С. Былина**

ОСНОВЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

Учебное пособие



Нестор-История
Санкт-Петербург
2012

УДК 504.064.2
ББК 20.01
О-75

Научный редактор:
проф. *В. Ф. Шуйский*

Рецензенты:
канд. биол. наук *Ю. А. Щацев*
(ООО «Эко-Экспресс-Сервис», Санкт-Петербург);
канд. биол. наук *Т. В. Максимова*
(ООО «Эко-Плюс», Санкт-Петербург)

О-75 **Основы биологического мониторинга** : учебное пособие /
В. А. Жигульский, В. Ф. Шуйский, А. И. Потапов, Н. А. Соловей,
Н. С. Царькова, Т. С. Былина. — СПб. : Нестор-История,
2012. — 70 с.

ISBN 978-5-90598-605-5

В учебном пособии рассматриваются биологические системы как объект биомониторинга; анализируются механизмы действия экологических факторов на биосистемы; дается представление об основных особенностях и методах биологического мониторинга, биоиндикации и биотестирования; приводятся биоиндикаторные характеристики биосистем различного ранга; излагаются специфические методы биомониторинга некоторых экосистем и сообществ.

Учебное пособие «Основы биологического мониторинга» составлено для подготовки бакалавров и магистров по направлению 280200 (553500) «Защита окружающей среды», инженеров-экологов по специальности 280202 (330200) «Инженерная защита окружающей среды».

УДК 504.064.2
ББК 20.01

ISBN 978-5-90598-605-5



9 785905 986055

© ООО «Эко-Экспресс-Сервис», 2012
© Северо-Западный заочный государственный
технический университет, 2012

Введение

Интенсивное антропогенное изменение окружающей среды достигло к нашему времени катастрофического уровня. Оно реально угрожает уже не только благополучию, но и самому существованию многих биологических видов, включая человека. Поэтому проблемы охраны, восстановления окружающей среды и рационального природопользования стали сейчас первоочередными, жизненно важными. Однако любые действия и меры по решению этих проблем должны базироваться, прежде всего, на надежных сведениях о состоянии окружающей среды и ее изменениях. Именно для обеспечения такой информационной основы природоохранной деятельности и предназначен экологический мониторинг.

Термин «мониторинг» появился перед проведением Стокгольмской конференции ООН по окружающей среде (Стокгольм, 5–16 июня 1972 г.). Первые предложения по поводу такой системы были разработаны экспертами специальной комиссии СКОПЕ (Научный комитет по проблемам окружающей среды) в 1971 г. Данный термин появился в противовес и в дополнение к термину «контроль», под которым понимались не только наблюдение и получение информации, но и элементы активных действий, элементы управления. *Мониторингом антропогенных изменений окружающей природной среды следует считать систему наблюдений, позволяющую выделить изменения состояния биосферы под влиянием человеческой деятельности.*

По объектам наблюдения различают геофизический и биологический экологический мониторинг.

Геофизический мониторинг включает в себя элементы наблюдения, контроля, оценки, прогноза состояния и изменений геофизической среды, изменений абиотической составляющей биосферы.

Основными задачами *биологического мониторинга* (биомониторинга) являются определение состояния биотической составляющей биосферы, ее отклика, реакции на антропогенное воздействие, определение функции состояния и отклонения этой функции от естественного состояния на различных уровнях организации биосистем.

В настоящем учебном пособии рассматриваются биологические системы как объект биомониторинга; анализируются механизмы

действия экологических факторов на биосистемы; дается представление об основных особенностях и методах биологического мониторинга, биоиндикации и биотестирования; приводятся биоиндикаторные характеристики биосистем различного ранга; излагаются специфические методы биомониторинга некоторых экосистем и сообществ.

Учебное пособие «Основы биологического мониторинга» составлено для подготовки бакалавров и магистров по направлению 280200 (553500) «Защита окружающей среды», инженеров-экологов по специальности 280202 (330200) «Инженерная защита окружающей среды».

1. Биологические системы (биосистемы) как объект мониторинга

Для квалифицированной, экологически безопасной и эффективной инженерной защиты окружающей среды от антропогенных воздействий необходимо, прежде всего, иметь достаточно полное представление о биологических системах. Следует знать об их формах и рангах, уникальных свойствах, структурных особенностях, особых законах их функционирования. Ведь именно биосистемы различных иерархических уровней и являются важнейшими, исключительно сложными объектами как самого воздействия, так и инженерной защиты. Причем, поскольку инженерная защита, в свою очередь, также является существенным вмешательством в среду, ее ошибочность обуславливает не только низкую результативность защитных мер, но и их экологическую опасность. Профессиональная деятельность инженера-эколога в отношении биосистем аналогична врачебной: она включает профилактику заболеваний (оценка воздействий на окружающую среду, экологическая экспертиза), диагностику (экологический мониторинг), терапию (меры инженерной защиты) и реабилитацию (рекультивационные мероприятия). Соответственно, инженер-эколог, плохо представляющий себе свойства защищаемых им биосистем, подобен хирургу, поверхностно знакомому с анатомией и физиологией человека, и не менее опасен.

Таким образом, знание биологических систем составляет совершенно необходимую основу мониторинга и эффективной охраны окружающей среды инженерными методами и средствами, а также рационального и безопасного природопользования.

1.1. Уровни (ранги) организации биосистем

Одним из основных свойств всего живого является иерархичность, системность организации. Термин **«система»** (от гр. «συστήμα» — целое, составленное из частей) означает совокупность взаимосвязанных элементов, образующих определенную целостность, единство. Система характеризуется не только наличием связей и отношений между ее элементами, но и непрерывным единством с окружающей средой, во взаимодействии с которой проявляет свою целостность. Представление о системе, основы которого

заложены еще Евклидом, Платоном и Аристотелем, постоянно развивается. С середины XX века это понятие стало одним из ключевых при обсуждении философско-методологических и специально-научных вопросов. Основоположителем современной *общей теории систем* считается Людвиг фон Бергаланфи (1969).

Согласно теории систем, следует различать различать **совокупные (аддитивные)** и **эмерджентные** свойства объекта, состоящего из компонентов. Совокупные, или аддитивные (от лат. «addo» — добавлять) свойства представляют собой сумму свойств компонентов. Эмерджентные (от англ. «emergot» — неожиданно появляться) — качественно новые свойства объекта, которые нельзя составить из свойств компонентов или предсказать по ним. Система по определению имеет эмерджентные свойства, появляющиеся благодаря специфическому для нее способу взаимосвязи, интеграции элементов.

В биологии принято выделять следующие основные **уровни организации биологических объектов (биосистем)**:

1. *Молекулы и молекулярные комплексы* (например, молекулы белка, нуклеиновых кислот; молекулярные комплексы — гены, вирусы и т. п.).

2. *Органоиды, или органеллы* клеток (например, митохондрии, рибосомы, хлоропласты и т. п.).

3. *Клетки*.

4. *Ткани* (например, ксилема, кровь, разные формы эпителия и т. п.).

5. *Органы* (например, сердце, печень, гепатопанкреас — у беспозвоночных животных и т. п.).

6. *Системы органов* (например, сердечно-сосудистая, пищеварительная, дыхательная и т. п.).

7. *Организмы* (например, одноклеточный организм — амеба или многоклеточный организм — человек).

8. *Популяции и субпопуляционные* (внутрипопуляционные) *структуры*. **Популяция** (от лат. «populus» — народ, население) может быть определена как любая способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей особей того же вида (Гиляров, 1990). К **субпопуляционным структурам** относятся различные внутрипопуляционные группировки особей.

9. *Ценозы (сообщества живых организмов)* различного ранга, включая *биоценозы*.

Сообщество, или **ценоз** (от греч. «χοῖνος» — совместно, сообщца), — совокупность живых организмов определенной категории, одновременно населяющих определенную область пространства.

В целом категории учитываемых организмов и размер изучаемой области пространства могут выбираться экологом произвольно, в удобном соответствии с целью проводимого им исследования. Однако наиболее целесообразно изучать сообщества в пределах **биотопа**. **Биотоп** (от греч. «τοπος» — место; дословно — «место жизни»; синоним — **экотоп**) — относительно однородный участок естественного (природного) пространства, качественно отличающийся от соседних участков и имеющий с ними более или менее четкие границы. Обычно структура сообществ в основном определяется свойствами биотопа. Поэтому в разных биотопах сообщества существенно различаются, а в пределах биотопа — сравнительно однородны.

Наиболее полным и системно организованным сообществом является **биоценоз** (Möbius, 1877) — совокупность особей *всех* видов, одновременно населяющих биотоп и взаимосвязанных между собой и с биотопом потоками вещества, энергии и информации. Эта взаимосвязь может проявляться постоянно или периодически.

В экологии используется также термин «**биота**» (от греч. «βίωτη» — жизнь) — совокупность особей *всех* видов, населяющих определенный участок пространства (Раковицэ, 1907). Термины «биоценоз» и «биота» не являются синонимами. В отличие от биоценоза, понятие биоты может применяться к сообществу *всех* биологических видов на любой, произвольно выбираемой исследователем части территории или акватории, не обязательно соответствующей определению биотопа. Кроме того, биота часто рассматривается не как биосистема, а как простая совокупность организмов *всех* видов, без учета их взаимоотношений.

10. **Экологические системы (экосистемы)** различного ранга, включая **биогеоценозы**.

Экосистема (Tansley, 1935) — совокупность обитающих вместе и взаимодействующих организмов *всех* видов, а также физических и химических компонентов среды, необходимых для их существования или являющихся продуктом их жизнедеятельности.

Частным случаем экосистемы является **биогеоценоз** — совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, почвы и гидрологических условий, растительности, животного мира и мира микроорганизмов), имеющая свою специфику взаимодействия этих

компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией между собой и другими явлениями природы (Сукачев, 1940, 1942). Иными словами, биогеоценоз представляет собой биосистему, интегрирующую биотоп и его биоценоз.

В отличие от биогеоценоза, экосистема может иметь и искусственное происхождение, искусственно установленные границы, а также значительную внутреннюю неоднородность (например, экосистема капли воды, Мирового океана, аквариума, космического корабля). Таким образом, к биогеоценозам относятся лишь экосистемы биотопов.

Экосфера Земли (Kohl, 1958) — глобальная экосистема, объединяющая все современные экосистемы Земли.

Биосфера Земли (Züss, 1873, Вернадский, 1919, 1926) — область земной поверхности, населенная жизнью или сформированная при участии живых организмов. Биосфера — общепланетарная оболочка, охватывающая толщу тропосферы, гидросферы, осадочных, части гранитных и даже базальтовых пород литосферы, созданная в ходе всей геологической истории Земли.

1.2. Методология оценки свойств биосистем: холизм и редукционизм

Давно известно и вполне очевидно, что организмы и биологические объекты суборганизменных уровней (1–6) организованы системно и обладают эмерджентными свойствами. Труднее оценить степень системной организованности и эмерджентности свойств биологических объектов надорганизменных уровней (7–11). В этом вопросе у экологов до сих пор имеются серьезные разногласия. При изучении биосистем надорганизменных уровней сложились два принципиально разных методологических подхода — т. наз. *холизм* и *редукционизм*.

Холизм (от греч. «*holos*» — весь, целый) — системный подход к изучению биологических объектов надорганизменных уровней.

Редукционизм (от лат. «*reducere*» — возвращать) — подход к изучению сложного объекта путем его анализа, разложения до простых составляющих, без учета эмерджентности свойств объекта.

В крайнем своем проявлении холизм может переходить в **организмизм** — чрезмерное уподобление биосистем надорганизменных уровней организму. При этом им заранее приписываются такие свойства организма как целостность, цельность, дискретность, целесообразность и т. п. Редукционистский подход, наоборот, принципиально игнорирует системные свойства биологических объектов надорганизменных уровней.

Каждый из этих подходов в отдельности часто искажает представление о свойствах биосистем. Биологические объекты надорганизменных уровней (7–11) действительно имеют все основные свойства систем (определенную целостность, наличие прямых и обратных связей между элементами, некоторую способность к саморегуляции, единство во взаимодействии со средой), что и позволяет применять к ним термин «биосистемы». Однако по сравнению с организмами они гораздо менее целостны и иерархичны, имеют не столь четкие границы, лишены специально оформленных механизмов саморегуляции и адаптации, менее упорядоченно изменяются во времени и т. д. Таким образом, степень системной организованности биосистем надорганизменного уровня с позиций холистского подхода обычно завышается, а с позиций редукционистского подхода — недооценивается.

Кроме того, степень системной организованности различных биологических объектов может быть очень разной даже в пределах одного уровня организации. Например, популяции и субпопуляционные группировки у животных с социальным поведением (многие виды пчел, крыс, обезьян и др.) строго иерархичны и имеют гораздо больше эмерджентных свойств, чем у остальных животных. Уровень системной организованности сложного биоценоза кораллового рифа намного выше, чем у более простого биоценоза пруда и т. д.

Изучая конкретную биосистему, следует всегда стремиться к реальной оценке ее системной организованности. Это позволит вести экологическое исследование без методологической предубежденности, при оптимальном сочетании методов холизма и редукционизма.

1.3. Биосистемы различного ранга как предмет изучения: смена парадигм

В развитии экологии могут быть выделены три основные периоды, в каждом из которых преобладала определенная *парадигма* — господствующий способ мышления (Гиляров, 1981, 1987). Это обусловлено постепенным накоплением знаний о биосистемах надорганизменных уровней, в ходе которого выявлялось не больше присущих им эмерджентных свойств. Соответственно, и основным объектом экологических исследований становились биосистемы все более высокого уровня. При этом изменялась не только методология экологических исследований, но и сама суть экологии (таблица 1).

1. Человечество приобретало важные экологические познания в течение всего своего существования. Появление экологии как самостоятельной науки принято датировать 1866 г., когда термин «экология» был впервые использован немецким физиологом Э. Геккелем в труде «Всеобщая морфология организмов». Парадигму первого этапа развития экологии (до 50-х–60-х годов XX в.) принято называть **аутэкологическим** (от греч. «αυτος» — сам, один) **редукционизмом** — т. е. «упрощением до уровня организма». В это время эмерджентные свойства признавались только за организмами и биосистемами нижележащих уровней. Соответственно, экология рассматривалась как *наука о взаимоотношении организмов с абиотическими условиями окружающей среды и с другими организмами*. Предполагалось, что свойства биологических объектов вышележащих уровней аддитивны и, следовательно, могут быть поняты и предсказаны по совокупности сведений о взаимоотношениях различных организмов со средой и друг с другом.

2. Однако развитие популяционных исследований позволило установить, что и популяции также обладают эмерджентными свойствами — и, значит, тоже являются биосистемами, а не простыми совокупностями особей. Поэтому с середины XX в. до 70-х годов парадигма сменилась на **синэкологический** (от греч. «συν» — вместе) **редукционизм** — т. е. «упрощение до уровня взаимодействия различных организмов». Основным объектом экологических исследований стали популяции, взаимоотношения составляющих их особей и взаимодействие популяций разных видов. В этот период экологию определяли как *биологию популяций и межпопуляционных взаимодействий*, а свойства биологических объектов вышележащих уровней по-прежнему считались аддитивными.

3. Изучение сообществ, экосистем и биосферы в целом выявило значительную эмерджентность свойств и этих биосистем. С 70-х годов и до наших дней утверждается третья парадигма экологии — **системный подход**. Этому значительно способствуют развитие концепции экологических систем, методологии и методов системного анализа, а также появление ЭВМ, позволяющих эффективно осуществлять математическое моделирование экосистем. Основными объектами экологических исследований становятся экосистемы, экосфера и биосфера, и экологию определяют как *биологию экосистем*.

Таблица 1

Биосистемы разного ранга и смена парадигм экологии

Парадигма	Основной объект изучения	Биосистемы, свойства которых признаются эмерджентными	Наука, возникшая на основе парадигмы	Основная методология	Выдающиеся ученые — носители парадигмы	Основные результаты
I. Аутэкологический редуционизм	Организм	Организм и биосистемы нижележащих уровней	Аутэкология	Эколого-физиологический анализ	Ernst Haeckel, J. Liebig, A. Mitscherlich, B. Baule, V. Shelford, И.А. Полетаев и мн. др.	Законы факториальной экологии и экологической физиологии
II. Синэкологический редуционизм	Популяция	Популяция и биосистемы нижележащих уровней	Демэкология	Популяционный анализ	Л.Г. Раменский, G. Gleason, T. Fenchel, H. Andrewartha, A. Lotka, V. Volterra, Т.А. Работнов, E. Pianka и мн. др.	Законы популяционной структуры и динамики, теории жизненных стратегий, законы межвидовых взаимодействий
III. Системный подход	Много-видовые биосистемы	Биосистемы всех уровней	Синэкология	Системный анализ	K. Möbius, В.И. Вернадский, F. Clements, A. Tansley, A. Thienemann, В.Н. Сукачев, E. Odum, R. MacArthur, R. Margalef, Г.Г. Винберг, А. Ф. Алимов и мн. др.	Закономерности структуры, функционирования и динамики экосистем, теоретические основы контроля состояния окружающей среды

В последние десятилетия в связи со значительным, угрожающим антропогенным изменением окружающей среды активно развиваются многие прикладные экологические направления (экология человека, экология «инженерная», «промышленная», «сельскохозяйственная», «химическая», «военная» и мн. др.). Появляются и такие удивительные «термины», как «экология культуры», «экология музыки», «экология политики» и т. п., совершенно не соответствующие сути экологии и вообще лишенные научного содержания. Учитывая важнейшую роль современной экологии в создании необходимой теоретической основы для эффективной охраны окружающей среды и рационального природопользования, примем несколько измененное определение А. Ф. Алимова (1989):

Экология — биологическая наука, изучающая структуру и функционирование биосистем надорганизменного уровня (в естественных и измененных условиях) с целью обоснования их рационального использования человеком.

При развитии экологии новые парадигмы не отвергали предыдущих, а использовали их достижения, дополняя их на более высоком уровне знаний. В пределах каждой из трех указанных парадигм возникло соответствующее направление экологии:

1. **аутэкология** — наука о взаимоотношениях организма с окружающей средой;

2. **демэкология** (от греч. «δῆμος» — народ) — наука о популяциях и межпопуляционных взаимоотношениях;

3. **синэкология** — экология сообществ и экосистем.

В современной экологии все эти три направления сосуществуют и успешно взаимодействуют. Это позволяет изучать биосистемы различных уровней в естественных и измененных условиях, оптимально сочетая холистские и редукционистские методы исследований.

2. Действие экологических факторов на биосистемы

2.1. Экологические факторы

Любой организм живет в окружении внешней среды, постоянно обмениваясь с ней веществами, энергией и информацией. **Окружающая (внешняя) среда** определяется как совокупность всех материальных тел, сил, явлений природы (естественных и вызванных деятельностью человека), находящихся в непосредственном контакте с организмом. Внутренняя среда любого организма существенно отличается от внешней. Для сохранения жизни организм вынужден постоянно поддерживать специфическое состояние своей внутренней среды, затрачивая на это не менее 1/3 (а часто — и значительно большую долю) энергии, получаемой из окружающей среды.

Окружающая среда создается совокупностью различных *экологических факторов*.

Экологический фактор (от лат. «factor» — делающий, производящий) — агент, явление или любой природный компонент физико-механического, химического или биологического происхождения, влияющий на биосистему — прямо или косвенно, положительно или отрицательно.

Количественная характеристика экологического фактора, адекватная его природе, называется значением фактора (например, значения температуры могут выражаться в градусах Цельсия, Кельвина и др., значения концентрации растворенного в воде кислорода — в $\text{мг} \times \text{л}^{-1} \times \text{сут}^{-1}$ и т. д.).

Существует множество классификаций экологических факторов по различным признакам, например:

1. Факторы **витальные** (влияющие непосредственно на состояние биосистемы) и **сигнальные** (таковы фотопериод, феромоны и т. п.). Однако некоторые факторы сочетают оба типа действия (например, солнечный свет), поэтому правильнее говорить о «витальном или (и) сигнальном действии фактора».

2. По А. С. Мончадскому, факторы делятся на:

- первичные периодические (из-за движения Земли, Луны);
- вторичные периодические (действующие из-за первичных, но через цепочку следствий (например: температура → влажность → периодические ливни в тропиках — сезон дождей); при этом чем короче

связь с первичными факторами и цепочка следствий — тем сильнее периодичность и меньше стохастический компонент;

- неперiodические.

3. Экологические факторы часто подразделяют на три группы: 1. **абиотические** (т. е. факторы неживой природы); 2. **биотические** (факторы, обусловленные жизнедеятельностью других организмов); 3. **антропогенные**, или **антропические** (т. е. обусловленные деятельностью человека).

Однако эта классификация противоречива, т. к. антропогенные факторы тоже являются абиотическими или биотическими.

Целесообразнее подразделять факторы по их природе — на **абиотические** и **биотические**, а по их происхождению — на *естественные*, *естественно-антропогенные* и *искусственные*.

1. **Естественными** являются факторы, действующие в естественных условиях и не подвергающиеся антропогенным количественным изменениям.

2. **Естественно-антропогенные** факторы — это антропогенные количественные изменения естественных факторов, выход их значений за границы естественных диапазонов (в инженерной экологии принято называть естественно-антропогенные факторы «**нарушениями**» окружающей природной среды).

3. **Искусственными** являются факторы, исходно отсутствующие в естественных условиях и привнесенные в них человеком (в инженерной экологии принято называть искусственные факторы «**загрязнениями**» окружающей природной среды).

Естественно-антропогенные и искусственные факторы, обусловленные индустриальной деятельностью человека, определяются как **техногенные** факторы.

Примеры абиотических и биотических естественных, естественно-антропогенных и искусственных факторов приведены в таблице 2.

К настоящему времени установлено, что биологические объекты надорганизменных уровней тоже являются сравнительно цельными системами Их внешняя и внутренняя среда также имеют существенные различия. Соответственно, для биосистем надорганизменных уровней различают факторы **внутренние** (действующие внутри самой биосистемы и входящие в ее состав) и **внешние** (оказывающие на биосистему воздействие снаружи). Так, химические, физические и биологические показатели экосистемы (содержащиеся в ней вещества, характеристики грунта, численность популяций и т. п.) являются ее внутренними факторами.

Воздействия извне (солнечная радиация, атмосферное давление, атмосферные осадки, антропогенные воздействия и т. п.) являются внешними факторами. Совокупность всех внешних факторов, действующих на любую биосистему, составляет **окружающую ее среду**. При этом совокупность всех внешних абиотических факторов составляет **абиотическую окружающую среду**, совокупность внешних биотических факторов — **биотическую окружающую среду**.

Теоретически количество всевозможных экологических факторов, в той или иной степени действующих на любую биосистему, неограниченно велико. Однако практически большинство из них или вообще не способны оказывать сколько-нибудь заметного воздействия на изучаемую биосистему, или всегда находится в оптимальном для нее количестве (как, например, кислород, необходимый для жизни, но всегда имеющийся в нужном количестве в наземных экосистемах). Обычно количество факторов, реально влияющих на биосистему и определяющих ее состояние, сравнительно невелико (что и позволяет экологам количественно изучать их воздействие). Такие факторы называются **императивными** (от лат. «imperito» — господствовать) — т. е. главными, определяющими, или **лимитирующими** — т. е. ограничивающими, сдерживающими. Остальные факторы, не оказывающие достоверного влияния на биосистему, в экологических исследованиях обычно не учитываются.

Таблица 2

Примеры различных экологических факторов

Факторы:	Абиотические	Биотические
Естественные	Содержание соединений фосфора в почве	Производство органического вещества продуцентами
	Течение воды в реке	Потребление нехищных животных хищниками
Естественно-антропогенные	Антропогенное увеличение содержания соединений фосфора в почве (вследствие удобрения)	Антропогенное увеличение производства органического вещества продуцентами (вследствие удобрения)
	Антропогенное уменьшение скорости течения воды в реке (вследствие гидростроительства)	Антропогенное изменение потребления нехищных животных хищниками (вследствие избирательного промысла)

Факторы:	Абиотические	Биотические
Искусственные	Содержание в почве пестицидов (в естественных условиях отсутствуют)	Исчезновение из экосистемы одного или нескольких видов вследствие антропогенного воздействия
	Содержание в речной воде цианидов (в естественных условиях отсутствуют)	Введение человеком в экосистему одного или нескольких новых видов (интродукция)

Термин «лимитирующий фактор» предложен Ю. Либихом (Liebig, 1840), заметившим, что состояние биосистемы в основном определяется тем внешним экологическим фактором, который находится в наибольшем недостатке (т. наз. «закон минимума Либиха»).

Позднее А. Митчерлих (Mitscherlich, 1909) указал, что для биосистем лимитирующими обычно являются сразу несколько факторов, причем общий эффект во многом определяется степенью их взаимодействия.

В. Шелфорд (Shelford, 1913, 1929) уточнил, что лимитировать биосистему могут не только недостаточные, но и избыточные значения внешних факторов (т. наз. «закон толерантности Шелфорда»).

2.2. Влияние лимитирующих факторов на биосистемы

При изучении влияния экологических факторов на биосистемы используются следующие понятия:

1. **Пространство императивных экологических факторов** — евклидово пространство, координаты которого сопоставлены императивным экологическим факторам, общее количество которых равно n :

$$\varepsilon_n = \{(X_1, X_2, \dots, X_n, \dots)\}$$

2. **Функция отклика биосистемы на экологические факторы**. Реакция биосистемы на экологические факторы оценивается по соответствующим изменениям ее различных характеристик. Зависимость значений характеристики биосистемы от значений n экологических факторов выражается соответствующей **функцией отклика** этой характеристики на данные факторы: $f(X_1, X_2, \dots, X_n)$. При этом функция отклика характеристики биосистемы на один из n императивных экологических факторов (X) (при некоторых фиксированных значениях остальных факторов) называется ее **частной функцией отклика** на данный фактор (при данном сочетании остальных факторов) — $f(X)$.

3. Функция благополучия биосистемы от экологических факторов. Очевидно, что далеко не любая характеристика биосистемы отражает ее общее состояние, степень благополучности. Значит, не все функции отклика могут быть содержательно использованы для оценки реакции биосистемы на экологические факторы. Функция отклика биосистемы на экологические факторы, которая достаточно обобщенно и полно характеризует степень ее благополучности при различных сочетаниях значений n императивных факторов, называется **функцией благополучия** изучаемой биосистемы от этих факторов: $f_6(X_1, X_2, \dots, X_n)$. Примеры функций благополучия биосистем различных уровней от экологических факторов будут рассмотрены далее. Функция благополучия биосистемы от одного из n императивных экологических факторов (X) называется ее **частной функцией благополучия** от данного фактора $f_1(X)$.

Значения различных функций благополучия принято нормировать так, чтобы они выражались единообразно, от 0 до 1 (при $f_1(X)=1$ биосистема находится в состоянии максимального благополучия; при $f_1(X)=0$ биосистема перестает существовать). Это облегчает оценку и сравнение значений разных функций благополучия биосистемы.

4. Анализ частной функции благополучия от экологического фактора $f_1(X)$ позволяет выделить следующие основные диапазоны его значений. *Диапазоны значений естественного или естественно-антропогенного фактора* (рис. 2):

1. **Диапазон оптимальных значений фактора** (ΔX_{opt}) — диапазон его значений, при которых $f_1(X)=1$.

2. **Диапазоны субоптимальных значений фактора** (ΔX_{sopt}) — диапазоны его недостаточных или избыточных (для естественного фактора; для искусственного — только избыточных) значений, при которых значения функции благополучия уменьшаются незначительно и обратимо (способны вернуться к исходному уровню $f_1(X)=1$ при возвращении значений фактора в оптимальный диапазон).

3. **Диапазоны пессимальных значений фактора** (ΔX_{pes}) — диапазоны его недостаточных и избыточных значений, при которых значения функции благополучия уменьшаются существенно, но обратимо (способны вернуться к исходному уровню $f_1(X)=1$ при возвращении значений фактора в оптимальный диапазон), и биосистема при этом все же сохраняет свое существование.

4. **Диапазон толерантных значений фактора** (ΔX_{tol}) — весь диапазон значений фактора, при которых биосистема не испытывает

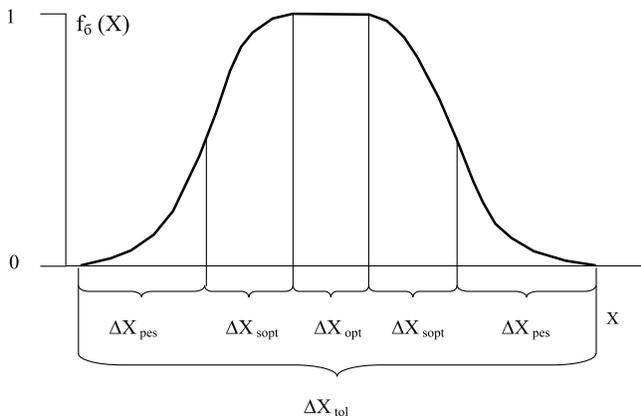


Рис. 2. График функции благополучия биосистемы от естественного экологического фактора X

необратимых изменений и может существовать неограниченно долго (включает диапазоны оптимальных, субоптимальных и песимальных значений).

Диапазоны значений искусственного фактора (рис. 3). Оптимальным для биосистемы является отсутствие искусственного фактора или его наличие в малых, не влияющих значениях. Значения функций благополучия биосистем уменьшаются только при избыточных значениях искусственных факторов. Поэтому для искусственных факторов диапазон толерантных значений включает только по одному диапазону оптимальных, субоптимальных и толерантных значений.

Сравнительный анализ функции благополучия различных биосистем от одного и того же внешнего фактора (или от одной и той же группы факторов) позволяет количественно сопоставлять их требовательность к условиям окружающей среды. Чем уже диапазоны оптимальных и толерантных значений учитываемых факторов, тем более требовательной к условиям среды (или **стенобионтной** — от греч. «στενος» — узкий) является данная биосистема. Биосистемы, характеризующиеся сравнительно широкими диапазонами толерантных и оптимальных значений факторов, называются **эврибионтными** (от греч. «ευρι» — широко).

Степень воздействия нескольких внешних лимитирующих факторов на биосистему определяется не только значениями факторов,

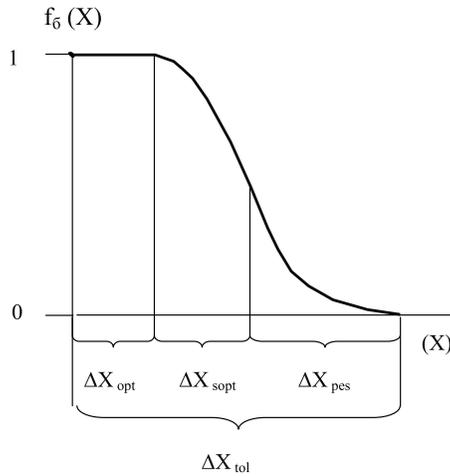


Рис. 3. График функции благополучия биосистемы от искусственного экологического фактора X

но и особенностями их взаимодействия. Совокупность всех сочетаний значений лимитирующих факторов, оказывающих на биосистему одинаковое воздействие (т. е. обуславливающих некоторое постоянное значение функции благополучия), образует **изоболу** (от греч. «ισος» — равное и «βολος» — изменение; Власов, 1994), соответствующую данному значению функции благополучия. Формы изобол определяются особенностями взаимодействия факторов.

3. Общие представления о биологическом мониторинге

3.1. Оценка состояния окружающей среды по абиотическим и биотическим показателям

Оценка качества среды и антропогенных изменений экосистем может производиться по их абиотическим и биотическим (на основе определения, анализа и интерпретации различных характеристик биоты) параметрам. Оба подхода имеют свои преимущества и недостатки (таблица 3).

Абиотические параметры удобнее тем, что непосредственно характеризуют состав среды, ее конкретные негативные изменения, причем имеют строгое количественное выражение. Однако получить по ним полную характеристику среды невозможно. Это определяется рядом обстоятельств:

- остается неясным главное: насколько абиотические условия в целом соответствуют потребностям биоты;
- современные антропогенные воздействия на экосистемы, как правило, весьма сложны, и как бы велико ни было количество установленных абиотических параметров, нет гарантии, что удалось полностью учесть все существенные факторы;
- реакция экосистем существенно зависит не только от состава влияющих факторов, но и от сложного эффекта от их взаимодействия.

Наиболее эффективным оказывается сочетание обоих подходов. Этот прием все шире входит в практику оценки качества окружающей среды и ее антропогенных изменений. Определение ряда биотических показателей, наряду с традиционными абиотическими, уже предусмотрено некоторыми нормативными документами (например, ГОСТ 17.1.3.07–82 «Охрана природы. Гидросфера. Правила контроля качества воды водоемов и водотоков»; ГОСТ 17.1.2.04–77. «Охрана природы. Гидросфера. Показатели состояния и правила таксации рыбохозяйственных объектов» и др.). Однако обычно при этом абиотические и биотические параметры рассматриваются по отдельности, без учета их взаимосвязи. Конечно, в какой-то мере это повышает надежность оценки качества среды.

Таблица 3

Преимущества и недостатки подходов к оценке воздействия на окружающую среду по абиотическим и биотическим показателям

№	Подход	Преимущества	Недостатки	Примеры
1	Оценка по абиотическим показателям	Известны значения ряда конкретных факторов	Оценка неточна из-за: 1. общих недостатков системы ПДК; 2. малой доли учтенных факторов; 3. недоучета эффекта взаимодействия факторов; 4. недоучета фоновых особенностей среды	Перечни ПДК и ОБУВ, ИСО 10304-1:1992, 10703:1997, 11732:1997 и др.
2	Оценка по биотическим показателям	Многие методы гарантируют весьма надежную оценку	Лимитирующие факторы и их значения неизвестны	ИСО 9998:1991, 10707:1994, 11733:1995, 10705:1995, метод Вудвисса, шкалы сапробности и др.
3	Оценка по абиотическим и биотическим показателям отдельно, сравнение результатов	Надежность оценки выше, чем при 1, 2, за счет сравнения абиотических и биотических показателей. Известны значения ряда факторов	Вероятность недоучета части лимитирующих факторов остается значительной. Закономерности детерминации состояния среды и др.) СНИП 2.1.4.559.-96, лимитирующими факторами остаются неизвестными	ГОСТы «Охрана природы» (17.1.3.07-82 17.1.3.08-82 и др.), СНИП 2.1.4.559.-96, «Бельгийский» метод и др.
4	Оценка на основе связи биотических и абиотических показателей	Устанавливаются и лимитирующие факторы, и закономерность их действия. Надежность ОВОС максимальна. Лучшая основа для экологического нормирования и регуляции среды	Наибольшая трудоемкость, наиболее высокие требования к квалификации экологов	Некоторые экологические нормативы пресноводных и лесных экосистем

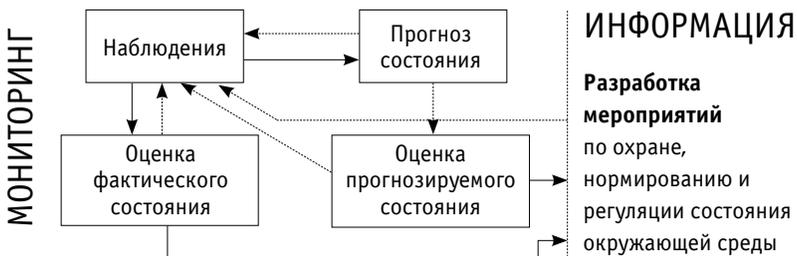
Но для адекватного экологического нормирования необходимо не только выбирать наиболее показательные абиотические и биотические характеристики экосистемы, но и обязательно учитывать сами *закономерности реакции биоты на изменения среды*. Только так можно выяснить, какие из абиотических факторов лимитируют биоту и в какой степени и как именно следует изменить их значения, чтобы понизить общий уровень воздействия до приемлемого уровня.

При этом состояние всей среды в целом достаточно надежно оценивается по результатам учета и анализа биотических показателей, а прямая оценка физико-химических характеристик помогает разобраться, какие из антропогенных факторов наиболее сильно ухудшают среду и как именно это происходит.

3.2. Биологический мониторинг как составляющая экологического мониторинга

Систему повторных (регулярных) наблюдений одного и более элементов окружающей природной среды в пространстве и во времени с определенными целями, в соответствии с заранее подготовленной программой, было предложено называть *мониторингом*. Термин «мониторинг» появился перед проведением Стокгольмской конференции ООН по окружающей среде (Стокгольм, 5–16 июня 1972 г.). Первые предложения по поводу такой системы были разработаны экспертами специальной комиссии СКОПЕ (Научный комитет по проблемам окружающей среды) в 1971 г. Данный термин появился в противовес и в дополнение к термину «контроль», под которым понималось не только наблюдение и получение информации, но и элементы активных действий, элементы управления. *Мониторингом антропогенных изменений окружающей природной среды следует считать систему наблюдений, позволяющую выделить изменения состояния биосферы под влиянием, человеческой деятельности*.

Мониторинг включает следующие основные направления деятельности:



Блоки «Наблюдения» и «Прогноз состояния» тесно связаны между собой, так как прогноз состояния окружающей среды возможен лишь при наличии достаточно репрезентативной информации о фактическом состоянии (прямая связь). Построение прогноза, с одной стороны, подразумевает знание закономерностей изменений состояния природной среды, наличие схемы и возможностей численного расчета, с другой — направленность прогноза в значительной степени должна определять структуру и состав наблюдательной сети (обратная связь).

Таким образом, мониторинг — это система *наблюдений, оценки и прогноза* состояния природной среды, **не включающая** управление качеством окружающей среды (только дающая для этого информационное обеспечение). Контроль активный сводится только к коррекции системы самого мониторинга для повышения его эффективности (*обратные связи, обозначенные на схеме пунктирными стрелками*).

В России система мониторинга реализуется на трех уровнях:

- **импактном** (изучение сильных воздействий в локальном масштабе);

- **региональном** (проявление проблем миграции и трансформации загрязняющих веществ, совместного воздействия различных факторов, характерных для экономики региона);

- **глобальном**, или **фоновом** — уже как *международное* сотрудничество. На базе биосферных заповедников, где исключена всякая хозяйственная деятельность и можно отследить (и ретроспективно оценить) фоновый уровень антропогенного воздействия (и его динамику). «Глобальным» фоновый мониторинг называется потому, что, в отличие от импактного и регионального, является задачей всего мирового сообщества, отвечает интересам человечества. Цели глобального мониторинга определяются международными организациями (соглашения (конвенции), декларации).

На территории бывшего СССР функционировала Общегосударственная служба наблюдений и контроля состояния окружающей среды (**ОГСНК**). В 1993 г. было принято решение о создании Единой государственной системы экологического мониторинга (**ЕГСЭМ**) — принципиально новой межведомственной информационно-измерительной системы, формируемой с опорой на территориальные звенья в субъектах Российской Федерации и ориентированной на комплексную оценку и прогноз состояния окружающей природной среды в РФ с целью информационной поддержки принятия управленческих решений.

В соответствии с нормативными правовыми документами общее руководство созданием и функционированием ЕГСЭМ и координация деятельности государственных органов исполнительной власти в области мониторинга окружающей природной среды были возложены на Государственный комитет по охране окружающей среды России (Госкомэкологии). После упразднения Госкомэкологии в 2000 г. функции координации ЕГСЭМ перешли к Министерству охраны окружающей среды и природных ресурсов РФ (сейчас — Министерство природных ресурсов и экологии РФ).

Идея создания *Глобальной системы мониторинга окружающей среды (ГСМОС)* была высказана на Стокгольмской конференции ООН по окружающей среде в 1972 г. Реальные основы ГСМОС были заложены на специальной встрече в Найроби (Кения) в 1974 г., где была уточнена роль агентов и государств — членов ООН.

Примером удачной реализации ГСМОС может служить Международная геосферно-биосферная программа (МГБП) — один из наиболее масштабных современных проектов. МГБП осуществляется Международным советом по науке под эгидой ЮНЕП — межправительственной программы Организации Объединенных Наций по окружающей среде, начатой в 1973 г. по инициативе Стокгольмской конференции ООН по окружающей среде и решению Генеральной Ассамблеи ООН. Задача МГБП — изучение Земли как целостной природной системы. Планируется создать 30–40 станций наземных и 10 океанических, для очень подробных многоплановых исследований и всестороннего мониторинга.

Осуществление МГБП началось с 1990 г. К настоящему времени создана обширная мировая сеть станций фонового мониторинга параметров окружающей природной среды, которой охвачены 77 стран мира, сотни заповедников, в частности, в России — все биосферные заповедники. Наблюдения проводятся в экосистемах всех типов, как водных (морские и пресноводные), так и наземных (лесные, степные, пустынные, высокогорные). Широко применяются космические средства наблюдения. Ключевыми направлениями исследований МГБП являются:

- закономерности химических процессов в глобальной атмосфере и роль биологических процессов в круговоротах малых газовых компонентов;
- влияние биогеохимических процессов в океане на климат и обратные влияния;
- изучение прибрежных экосистем и влияния изменений землепользования;

- взаимодействие растительного покрова с физическими процессами, ответственными за формирование глобального круговорота воды;
- влияние глобальных изменений на континентальные экосистемы;
- палеоэкология и палеоэкологические изменения и их последствия;
- моделирование земной системы с целью прогноза ее эволюции.

По объектам наблюдения различают геофизический и биологический экологический мониторинг.

Геофизический мониторинг включает в себя элементы наблюдения, контроля, оценки, прогноза состояния и изменений геофизической среды (как совокупности физических процессов и свойств определенного участка земли), то есть изменений абиотической составляющей биосферы как в микро-, так и в макромасштабе, а также реакции крупных систем — погоды и климата.

Биологический мониторинг (сокращенно — *биомониторинг*) предназначен для решения трех основных задач.

1. *Информационное обеспечение деятельности по сохранению биоты*: определение состояния биотической составляющей биосферы (на различных уровнях организации биосистем) и ее реакции на антропогенное воздействие. Учитывая важнейшую роль живых организмов в образовании и регулировании всей окружающей среды, ясно, что задача сохранения биоты имеет для человечества первоочередное практическое значение. Очевидны также этический и эстетический аспекты данной проблемы.

2. *Оценка состояния окружающей среды по биотическим параметрам*. Особую роль играет выявление начальных стадий неблагоприятных изменений среды, к которым многие компоненты биоты намного чувствительнее, чем человек.

3. *Исследование содержания различных ингредиентов в биоте* относится к биологическому мониторингу довольно условно; скорее, это одна из составляющих общей задачи определения содержания поллютантов в различных средах.

Кроме того, существуют многие частные формы биологического мониторинга для информационного обеспечения конкретных направлений деятельности по охране окружающей среды.

Особой подсистемой биомониторинга может считаться **мониторинг популяций** конкретных биологических видов. Наблюдения ведутся:

- за средообразующими популяциями, очевидно необходимыми для существования всей экосистемы (например, популяции доминирующих видов деревьев в лесных экосистемах);

- за популяциями-индикаторами, хорошо характеризующими своим состоянием степень благополучия той или иной экосистемы и наиболее чувствительными к антропогенному воздействию (например, планктонные рачки *Epishura baikalensis* в озере Байкал в зоне воздействия ЦБК);

- за популяциями, имеющими большую хозяйственную ценность (например, ценных видов рыб).

В последнее время увеличивается роль **генетического мониторинга**. Представляющего собой наблюдение возможных изменений в генофонде различных популяций.

Мониторинг популяции человека (как компонента биосферы) тоже может, в известной степени, считаться одной из форм популяционного биомониторинга. Постановлением Правительства РФ № 426 от 01.06.2000 г. от 1 июня 2000 г. утверждено положение о **социально-гигиеническом мониторинге** — государственной системе наблюдения, анализа, оценки и прогноза состояния здоровья населения и среды обитания человека (на уровнях: федеральном, субъектов федерации, муниципальных образований). Заявленные цели социально-гигиенического мониторинга — формирование федерального информационного фонда, изучение причинно-следственных связей между состоянием здоровья населения и условиями среды, а также обеспечение межведомственной координации деятельности по контролю санитарно-эпидемиологической обстановки.

В настоящее время наиболее развита система биологического мониторинга поверхностных вод (**гидробиологический мониторинг**) и лесов. Однако даже в этих областях биомониторинг существенно отстает от мониторинга абиотических характеристик среды — как по методологическому, методическому и нормативному обеспечению, так и по количеству наблюдений. Например, наблюдениями за загрязнением поверхностных вод суши по гидрохимическим показателям охвачены 1166 водных объектов. Отбор проб ведется на 1699 пунктах (2342 створа) по физическим и химическим показателям с одновременным определением гидрологических показателей. В то же время, наблюдения за загрязнением поверхностных вод суши по гидробиологическим показателям производятся лишь в пяти гидрографических районах, на 81 водном объекте (по 170 створам), причем программа наблюдений вклю-

чает от 2 до 6 показателей. **Сеть комплексного мониторинга загрязнения природной среды и состояния растительности (СМЗР)** насчитывает всего 30 постов, которые располагаются на территории 11 УГМС.

В работах по созданию Единой государственной системы экологического мониторинга (ЕГСЭМ) принимает участие Госкомрыболовство России (создание Единой государственной системы мониторинга водных биоресурсов, наблюдений и контроля за деятельностью российских и иностранных рыболовных судов с использованием космических средств связи и специализированных информационных технологий). Мониторинг водных биоресурсов включает:

- мониторинг объектов животного мира, принадлежащих к объектам рыболовства;
- ведение отраслевого кадастра промысловых рыб Российской Федерации;
- мониторинг состояния загрязнения биоресурсов рыбохозяйственных водоемов Российской Федерации и среды их обитания (с целью изучения океанологических основ биопродуктивности, прогноза добычи и охраны наиболее ценных гидробионтов);
- сбор данных для информационного бюллетеня «Радиационная обстановка в рыбопромысловых районах Мирового океана».

Сейчас работы в области биологического мониторинга (в том числе мониторинга экосистем и мониторинга редких и охраняемых видов растительного и животного мира) активно проводятся в ряде регионов. Например, в Тюменской области успешно реализован первый этап программы «Создание Единой территориальной системы экологического мониторинга Тюменской области». Разработаны методики ведения экологического мониторинга основных биогеоценозов, организована сеть постоянных, опытных площадей для его осуществления в южной зоне области. В Амурской области функционирует подсистема мониторинга растительного и животного мира в части редких и охраняемых видов (МРЖМ) в рамках АМУРСЭМ. Разработана, апробирована и утверждена долгосрочная программа по МРЖМ и др.

Развитие системы биомониторинга России относится к одной из наиболее актуальных природоохранных задач. Согласно принципу ориентации ЕГСЭМ на экосистемный подход, *экологический мониторинг* обобщает результаты и *биологического*, и *геофизического* мониторинга на уровне экологических систем.

3.3. Биоиндикация и биотестирование

Существуют два методологически различных пути оценки состояния среды по характеристикам биоты: биотестирование и биоиндикация.

Биотестирование — это оценка качества среды при активном вмешательстве в природные процессы путем постановки эксперимента в природных или лабораторных условиях.

Суть биотестирования сводится к определению последствий взаимодействия подопытных организмов («**тест-объектов**») с испытываемой средой. О степени вредного воздействия среды судят, сопоставляя изменения характеристик тест-объектов при различной продолжительности опыта в изучаемых средах.

Например, для водной среды в качестве стандартных тест-объектов принято использовать бактерий *Esherichia coli*, инфузорию родов *Paramecium* и *Tetrachimena*, веслоногих рачков *Daphnia magna*, икру и личинок лососевых рыб и др. Негативное влияние испытываемой среды оценивается по выживаемости, плодовитости, заболеваемости, скорости роста и индивидуального развития, особенностям поведения, морфологическим изменениям организмов — тест-объектов.

Биоиндикация — это оценка качества среды по состоянию тех или иных представителей ее населения — биоты, осуществляемая путем наблюдения за ними, без активного (экспериментального) вмешательства в природные процессы. Объектами таких наблюдений (**биоиндикаторами**) могут служить биосистемы любого уровня организации. Оценка качества среды производится по **биоиндикаторным признакам** — тем характеристикам наблюдаемых биосистем, которые наиболее полно и точно отражают степень их благополучности.

Поскольку основой мониторинговых исследований является наблюдение, а не эксперимент, основной методологией биологического мониторинга является биоиндикация. Однако некоторые методы биотестирования в полевых и лабораторных условиях также используются для оценки качества среды и выявления ее антропогенных изменений.

3.4. Биоиндикация по аккумуляции

Различают регистрирующие и накапливающие, или аккумулярующие биоиндикаторы.

Показатели **регистрирующей биоиндикации** позволяют судить об общем уровне воздействия факторов среды на биоту. Та-

кие показатели для биосистем различного ранга рассматриваются далее в разделе 4.

Биоиндикация по аккумуляции позволяет количественно оценивать сами *факторы* (химические), используя свойство организмов накапливать загрязняющие вещества в своих тканях, определенных органах и частях тела. Концентрация некоторых поллютантов, медленно выводимых из организма (например, металлов, некоторых хлорорганических соединений и др.), может превышать таковую в окружающей среде на несколько порядков.

Важно, что результаты биоиндикации по аккумуляции не зависят от конкретного времени пробоотбора и, соответственно, от случайных, краткосрочных вариаций содержания вредных веществ в окружающей среде. Кроме того, с помощью химического анализа иногда удается не только оценить современный уровень загрязненности окружающей среды, но и ретроспективно оценить предыдущую динамику концентрации различных поллютантов (путем сравнения их концентрации в организмах разного возраста).

Примером эффективных накапливающих биоиндикаторов могут служить хитиновые панцири водных ракообразных и личинок насекомых, моллюски и их раковины (последние долго сохраняются и могут использоваться для индикации даже после гибели моллюска), мхи, некоторые органы птиц и млекопитающих (мозг, почки, селезенка, печень и др.).

В трофических цепях интенсивность накопления организмами загрязняющих веществ (поллютантов) закономерно увеличивается. Особенно — если поллютанту свойственна **материальная кумуляция**, т. е. скорость его поступления в организм превышает скорость выделения.

Характерным примером является кумуляция *тяжелых металлов*. Так, содержание свинца в печени рыб, находящихся на конце пищевой цепочки, может достигать 100–300 ПДК. Из-за последствий аварии на Чернобыльской АЭС в раковинах днепровских моллюсков регистрировалось содержание стронция-90 в 5 тысяч раз больше, чем в воде. Значительной материальной кумуляцией характеризуются *органические ксенобиотики*, т. к. нет естественного механизма их удаления из организма (например, полихлорированные и полиароматические углеводороды).

Мерой материальной кумуляции является **коэффициент обогащения**, определяемый как соотношение концентраций вещества в организме и в окружающей среде (или в пище).

Применительно к **водным экосистемам** используются следующие понятия:

- **биоцентрирование (BCF)** — обогащение организма химическим соединением из окружающей среды прямо, без учета поступления с загрязненным питанием.

- **биоумножение (BMF)** — обогащение организма химическим соединением вследствие его поступления с питанием (происходит наряду с биоцентрированием).

- **биомагнификация (BMF)**, или «экологическое обогащение», — увеличение концентрации поллютанта в разных организмах в трофической цепи.

- **биоаккумуляция (BAF)** — все обогащение организма химическим соединением из окружающей среды: и прямо, и с загрязненным питанием.

Все эти показатели оцениваются соответствующими коэффициентами обогащения. В трофических цепях коэффициент обогащения — это соотношение концентраций в организме и пище (т. е. в организме низшего трофического уровня).

Для разных веществ и организмов коэффициенты обогащения различаются на несколько порядков величин, поскольку эффективность накопления поллютантов зависит и от организма (обилие в нем липидов, особенности обмена и др.), и от веществ (способность к кумуляции). Кинетика биоцентрирования в общем виде описывается уравнениями:

$$\frac{dC_A}{dt} = K_1 \times C_W - K_2 \times C_A;$$

$$C_{At} = \frac{K_1}{K_2} \times C_W \times (1 - e^{-K_2 t});$$

$$C_{As} = \frac{K_1}{K_2} \times C_W = BCF \times C_W$$

где:

C_A — концентрация вещества в организме (нг/г);

t — время (сут);

K_1 — константа скорости потребления (сут⁻¹);

K_2 — константа скорости выделения (сут⁻¹);

C_{As} — равновесная концентрация вещества в организме (нг/г).

Биоаккумуляция в наземных и водных экосистемах имеет существенные различия.

В водных экосистемах основную роль играет *биоконцентрирование*, *биоумножение* — меньшую. Наиболее активное накопление поллютантов, потребленных с пищей, свойственно гидробионтам-фильтраторам, например, двустворчатым моллюскам.

В наземных экосистемах, наоборот, гораздо более важную роль играет *биоумножение* — биоаккумуляция за счет питания. Поэтому и *биомагнификация* в наземных экосистемах выражена сильнее, чем в водных.

Применительно к растениям используется **коэффициент биологического поглощения**: соотношение концентрации элемента в золе растений и в почве (или породе). Ясно, что по смыслу для нестораемых (минеральных) соединений этот показатель идентичен коэффициенту биоаккумуляции.

Примеры коэффициентов биологического поглощения (по Г. Т. Фрумину, 2000) приведены в таблице 4.

Таблица 4

Коэффициенты биологического поглощения (примеры):

Элемент	Коэффициент биологического поглощения	Ряды биологического поглощения:
P, S, Cl, I	$n \times 10$ — $n \times 100$	Энергично накапливаемые
K, Ca, Mg, Na, Zn, Ag	$n \times 1$ — $n \times 10$	Сильно накапливаемые
Mn, Ba, Cu, Ni, Co, Mo, As, Cd, Be, Hg, Se	$n \times 10^{-1}$ — $n \times 1$	Группы слабого накопления и среднего захвата
Fe, Si, F, V	$n \times 10^{-1}$	Слабого захвата
Ti, Cr, Pb, Al	$n \times 10^{-2}$ — $n \times 10^{-1}$	Слабого и очень слабого захвата

Заметно, что коэффициенты биологического поглощения у растений существенно варьируют — как минимум, на 5 порядков величин.

4. Биоиндикаторные характеристики биосистем различного ранга

Для биоиндикации могут использоваться показатели биосистем всех рангов (см. 1). Обычно, чем ниже ранг биосистемы, используемой в качестве биоиндикатора, тем более частными могут быть выводы о воздействиях факторов среды, и наоборот.

4.1. Биоиндикаторные характеристики организмов и суборганизменных структур

К биосистемам суборганизменных рангов (то есть уровней организации ниже, чем у организма) относятся молекулы и молекулярные комплексы (белки, нуклеиновые кислоты и др.), клеточные органоиды, клетки, ткани, органы и системы органов.

Для биоиндикации наиболее показательны следующие характеристики:

- химический состав клеток;
- состав, структура и степень функциональной активности ферментов;
- структурно-функциональные характеристики клеточных органоидов;
- размеры клеток, их морфологические характеристики, уровень активности;
- гистологические показатели;
- концентрации поллютантов в тканях и органах;
- частота и характер мутаций, канцерогенеза, уродств.

Тератогенный эффект факторов среды — способность вызывать у тест-организмов различные уродства, пороки развития. Последствия тератогенных воздействий различны: в одних случаях тератогенез может проявляться только на уровне клеточных органоидов, отдельных клеток; в других затрагивает ткани, органы и весь организм.

Большое значение для биоиндикации состояния окружающей среды и ее антропогенных изменений имеют характеристики организма:

- *структурные* (анатомические);
- и *функциональные* (эколого-физиологические).

Эколого-физиологические характеристики, используемые в биоиндикации

Экологическая физиология изучает закономерности функционирования биосистем (преимущественно — организмов) в окружающей среде.

Соотношение прихода и расхода веществ и энергии при взаимодействии организма с окружающей средой за определенный период времени количественно выражается т. наз. **балансовым равенством**:

$$C = P + R + F = A + F,$$

где C — количество потребленной пищи, P — продукция организма (количество произведенного им вещества или заключенной в нем энергии), R — траты организма на свое жизнеобеспечение (метаболизм), F — не усвоенная часть потребленной пищи, A — усвоенная (ассимилированная) часть потребленной пищи ($A = P + R$). Компоненты балансового равенства могут выражаться как в единицах массы вещества, так и в единицах заключенной в нем энергии. Энергоемкость органического вещества характеризуется его калорийностью — количеством энергии, заключенным в единице массы (кДж/г).

Продукция организма частично остается в организме (*рост*), частично переходит в окружающую среду (*производство потомства и прочие формы отчуждения образованного организмом вещества*). Для большинства биологических видов, включая человека, главным компонентом продукции организма является рост. Размеры организма и скорость его роста в онтогенезе во многом определяют не только его физиологические особенности, но и характер взаимоотношений с окружающей средой.

Рост организма в онтогенезе может происходить с сохранением геометрического подобия (**изометрический** рост — от греч. «ἴσος» — равный) или с его закономерным изменением (**аллометрический** рост — от греч. «ἄλλος» — иной). Изменение соотношения различных параметров организма в онтогенезе передается аллометрическими уравнениями степенной функции, из которых основным является уравнение зависимости массы тела (W) от его длины (L): $W = \alpha L^\beta$. При изометрическом росте $\beta = 3$, при аллометрическом — $\beta > 3$ (**положительно-аллометрический** рост) или $\beta < 3$ (**отрицательно-аллометрический** рост).

Известны три основных типа роста организмов (рис. 4):

1. **экспоненциальный** (в эмбриогенезе);
2. **параболический** (в постэмбриональном развитии с метаморфозом — например, рост личинок насекомых);
3. **S-образный** (в постэмбриональном развитии без метаморфоза — например, рост млекопитающих).

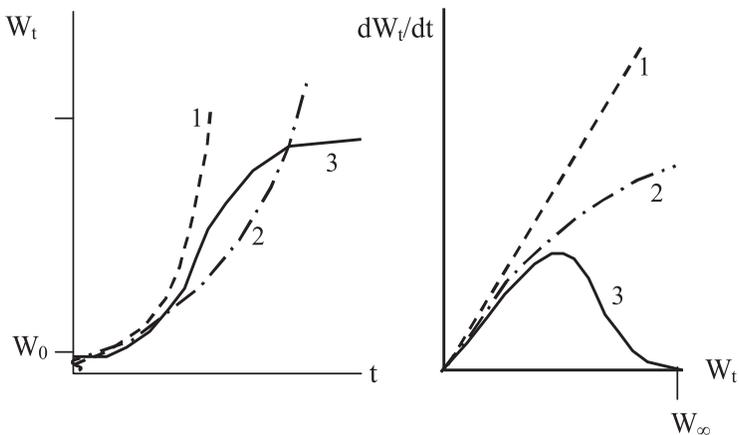


Рис. 4. Основные типы роста организмов: зависимость массы тела W_t от продолжительности жизни t и скорости роста dW_t/dt от массы тела. W_0 и W_∞ — исходное и конечное значения массы тела, соответственно

Траты на жизнеобеспечение (обмен веществ). Необходимая организму энергия, заключенная в усвоенной пище, выделяется при окислении потребленных органических веществ. Большинство биологических видов, включая человека, являются **аэробами** (от греч. «αερος» — воздух), т. е. используют в качестве окислителя кислород, получаемый при дыхании. Количество энергии, выделяющейся из окисляемых органических веществ при затрате одного грамма кислорода, называется оксикалорийным коэффициентом (K , [ккал/ гO_2] или [кДж/ гO_2]). На полное окисление (до H_2 , CO_2 и N_2) 1 г белка тратится 1,748 г O_2 . Энергия, освобождающаяся из 1 г. белка при его окислении, составляет, в среднем, 5,65 ккал. Поэтому для белков K составляет $5,65/1,748 = 3,23$ ккал/ гO_2 . Для углеводов и жиров K равен, соответственно, 3,54 и 3,28 ккал/ гO_2 . Поскольку органические вещества в телах различных организмов содержат, в среднем, около 80 % белков, 10 % жиров и 10 % углеводов, оксикалорийный коэффициент K обычно принимается равным 3,27 ккал/ гO_2 , или 13,68 кДж/ гO_2 . Использование K позволяет определять интенсивность трат организма-аэроба на обмен по скорости потребления им кислорода при дыхании.

Интенсивность обмена организмов в основном определяется его размерами и массой. Траты организма на обмен пропорциональны площади поверхности его дыхательной системы (через которую поступает кислород), а масса организма пропорциональна его

объему. Соответственно, теоретически траты организма на обмен (R) должны соотноситься с его массой W как $R \sim W^{2/3}$, а удельные траты на обмен (R/W) — как $R/W \sim W^{-1/3}$. В целом, это подтверждается практически — как в онтогенезе организмов одного вида, так и при сравнении различных видов с самой разной массой тела массы (от бактерий до китов). У многих видов, благодаря специальным адаптациям, соотношение этих показателей оказывается несколько более выгодным (от $R \sim W^{0.7}$ до $R \sim W^{0.9}$), но никогда не достигает пропорциональности. Таким образом, чем крупнее организм, тем меньше интенсивность его обмена, тем он менее активен, тем экономнее строится все его взаимодействие с окружающей средой.

В качестве *функций благополучия* от лимитирующих факторов экологам широко используются **все составляющие балансо-равенства**, а также различные **их соотношения**.

Известно, что в неблагоприятной окружающей среды организм обычно ограничивает потребление пищи, обеспечивая необходимые траты на обмен за счет экономии на росте. Поэтому наиболее чувствительными функциями благополучия часто оказываются *скорость роста* и *коэффициенты эффективности использования* на рост пищи — *потребленной* ($K_1=P/C$) или *усвоенной* ($K_2=P/A$).

4.2. Биоиндикаторные характеристики популяций, субпопуляционных структур надорганизменных рангов

Популяции большинства видов внутренне не вполне однородны. Особи образуют следующие субпопуляционные группировки:

1. **Семья** — устойчивая группа особей, состоящая из родителей и их потомков.

2. **Микропопуляция** — часть популяции, особи которой имеют существенные общие особенности (функциональные и, часто, морфологические), не способная к длительному самовоспроизведению, зависящая от остальной части популяции.

3. **Дем**, или **парцелла**, — часть популяции, особи которой имеют существенные общие особенности (в том числе генетические), живут сравнительно изолированно от остальных особей, скрещиваются между собой, способная к самовоспроизведению в течение жизни нескольких поколений.

В популяциях некоторых видов особи разного возраста живут раздельно, в разных биотопах (характерно для многих насекомых), образуя в них **псевдопопуляции** (неспособные к самовоспроизведению).

Пространственная изолированность различных популяций в свою очередь, обуславливает неоднородность распределения

особей одного вида в пределах его **ареала** (от лат. «area» — площадь, про странство) — всей области пространства, занимаемой видом.

Степень внутренней неоднородность популяции проявляется в характере распределения особей в пространстве. Типовыми являются три типа распределения: **равномерное, случайное** (бес-порядочное) и **агрегированное**, или пятнистое — при котором особи образуют отдельные группы. Реальное распределение особей часто имеет более сложный характер и сочетает свойства двух или всех трех типов.

Основные **статические** и **динамические** характеристики популяций, используемые в качестве **функций** их **благополучия** от лимитирующих факторов, приведены в таблице 5.

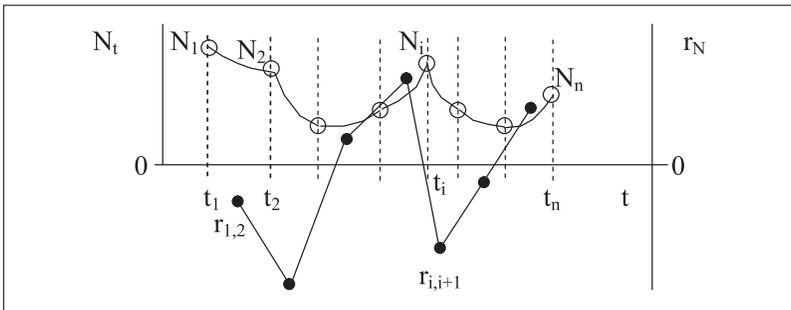
Таблица 5

Основные статические и динамические характеристики популяции

Характеристика	Единица
Статические характеристики (в момент времени t)	
Численность: n_t — общее количество особей в популяции	экз.
Плотность: N_t — количество особей в единице объема или на единице площади	экз. \times м ² , экз. \times м ⁻³
Биомасса: B_t — суммарная масса особей в единице объема или на единице площади	г \times м ² , г \times м ⁻³
Средняя масса особи: W_t — соотношение биомассы и плотности (простейшая характеристика размерно-весовой структуры; более точную оценку дает анализ ее гистограммы)	г
Соотношение плотности особей разного пола (простейшая характеристика половой структуры популяции)	—
Динамические характеристики (за период времени $\Delta t = t_2 - t_1$)	
Скорость абсолютного изменения популяционной плотности: $dN/dt = (N_2 - N_1) \times \Delta t^{-1}$; N_1 и N_2 — значения N_t в моменты t_2 и t_1	экз. \times м ² \times сут ⁻¹ , экз. \times м ⁻³ \times сут ⁻¹ ,
Скорость абсолютного изменения биомассы популяции: $dB/dt = (B_2 - B_1) \Delta t^{-1}$; B_2 и B_1 — значения B_t в моменты t_2 и t_1	г \times м ² \times сут ⁻¹ , г \times м ⁻³ \times сут ⁻¹ ,
Скорость относительного изменения популяционной плотности: $rN = dN/dt \times \bar{N}^{-1}$; \bar{N} — средняя плотность за период Δt	сут ⁻¹
Скорость относительного изменения популяционной биомассы: $r_B = dB/dt \times \bar{B}^{-1}$; \bar{B} — средняя пбиомасса за период Δt	сут ⁻¹

Характеристика	Единица
Динамические характеристики (за период времени $\Delta t = t_2 - t_1$)	
Удельная рождаемость: $b = N_b \times \bar{N}^{-1} \times \Delta t^{-1}$; N_b — приращение популяционной плотности за Δt из-за рождения новых особей	сут ⁻¹
Удельная смертность: $d = N_d \times \bar{N}^{-1} \times \Delta t^{-1}$; N_d — приращение популяционной плотности за Δt из-за рождения новых особей	сут ⁻¹
Продукция популяции: $P = B_1 - B_2 + B_{el}$; B_{el} — биомасса, элиминированная из популяции (т. е. удаленная вследствие гибели или эмиграции особей) за период Δt	$\Gamma \times \text{м}^{-2}$, $\Gamma \times \text{м}^{-3}$

На рис. 5 представлен пример динамики показателей популяционной плотности (N_t) и рассчитанных на ее основе значений скорости относительного изменения популяционной плотности (rN).



$$r_{i,i+1} = \frac{\ln N_{i+1} - \ln N_i}{t_{i+1} - t_i}$$

Рис. 5. Пример динамики показателей популяционной плотности (N_t) и скорости относительного изменения популяционной плотности (rN)

Важными характеристиками популяций также являются:

1. Максимальное значение r_N (скорости относительного изменения популяционной плотности), проявляющееся в отсутствии лимитирующих факторов — $r_{N_{max}}$ («биотический потенциал»). Биотический потенциал — свойство вида, а не конкретной его популяции. Он показывает способность вида быстро осваивать среду за счет активного размножения. В основном $r_{N_{max}}$ определяется размером особей вида, находясь в обратной от него зависимости (Fenchel, 1974):

$$r_{N^* \max} = 0,02291W^{-0,2738}$$

2. Соотношение максимального значения r_{N^*} , реализуемого изучаемой популяцией ($r_{N^* \max \text{ п.}}$), и биотического потенциала ее вида ($r_{N^* \max}$). Доля биотического потенциала, реализуемая в изучаемых условиях среды ($r_{N^* \max \text{ п.}} / r_{N^* \max}$), является функцией благополучия популяции. Для изучения псевдопопуляций данный показатель непригоден.

Широкое применение в демэкологии получило понятие «**экологическая ниша**» биологического вида. Этот термин имеет несколько разных значений, из которых общеприняты два.

1. *Экологическая ниша по Ч. Элтону* (Elton, 1927) определяется как функция вида в сообществе — например, способ питания. Разные виды с одинаковым способом питания занимают единую нишу Элтона. Например, в океане к нише *фильтраторов* относятся и мелкие планктонные рачки, и двустворчатые моллюски, и киты.

2. Более четким и практически полезным является понятие *экологической ниши по Дж. Гринеллу–Г. Хатчинсону* (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1958). В его основе лежит количественная оценка требований вида к экологическим факторам. При этом различают *фундаментальную и реализованную* экологические ниши.

Фундаментальной нишей вида в пространстве императивных факторов ε_n называется n -мерный параллелепипед:

$$\mathfrak{R}_f = \Delta X_{\text{tol } 1} \times \Delta X_{\text{tol } 2} \times \dots \times \Delta X_{\text{tol } n}$$

сторонами которого $\Delta X_{\text{tol } i}$ ($i=\{1, 2, \dots, n\}$) являются интервалы толерантности вида по соответствующим n экологическим факторам.

Реализованной нишей конкретной популяции данного вида в экологическом пространстве ε_n называется множество всех точек (X_1, \dots, X_n) , в которых возможно стабильное существование популяции (значения всех функций благополучия больше нуля):

$$\mathfrak{R}_r = \{(X_1, \dots, X_n) : f_b(X_1, X_2, \dots, X_n) > 0\}.$$

Соотношение $\mathfrak{R}_f/\mathfrak{R}_r$ используется как функция благополучия популяции: чем больше факторов лимитирует популяцию и чем сильнее их синергизм, тем меньшую долю фундаментальной ниши занимает реализованная ниша ($\mathfrak{R}_f/\mathfrak{R}_r$), и наоборот.

Продукция популяции за интервал времени $\Delta t = t_2 - t_1$ — это количество органического вещества, произведенного особями популяции за данный период (оставшегося в биотопе и элиминированного) [(ед. массы или энергии) \times (ед. площади или объема) $^{-1}$].

Элиминация — процесс изъятия особей (или биомассы) из популяции из-за хищничества, болезней, естественной смерти, иммиграции и др.

Продукция популяции за интервал времени $\Delta t = t_2 - t_1$:

$$P\Delta t = B_2 - B_1 + B_{el}$$

где B_1 и B_2 — биомасса популяции в начальный и конечный моменты времени, B_{el} — биомасса, элиминированная из популяции за период Δt . Эту формулу называют формулой Бойсен-Йнесена (им предложена не формула, а словесное описание этой ситуации).

В зависимости от соотношения интенсивности элиминации (определяющей компонент B_{el}) и размножения (определяющей приращение биомассы $B_2 - B_1$), продукция может быть преимущественно элиминирована (а) или преимущественно оставаться в популяции (б) (рис. 6.):

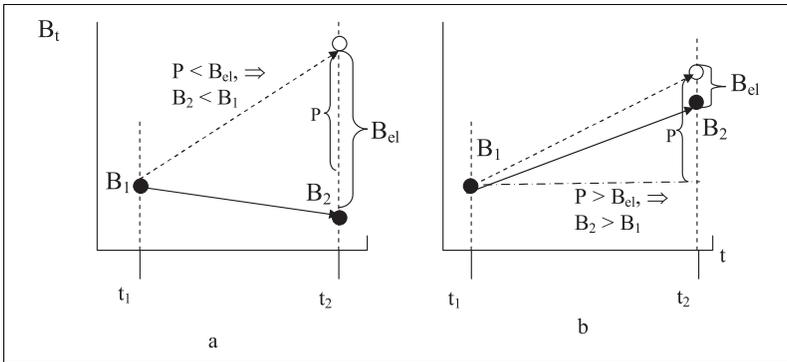


Рис. 6. Примеры соотношения величин продукции и элиминации

Так, например, в условиях интенсивного пресса хищников продукция популяции может преимущественно определяться элиминированной биомассой (а).

Биомасса элиминированных особей (как составляющая формулы расчета продукции по Бойсен-Йнесену) может быть примерно определена для популяции за период отсутствия размножения как:

$$B_{ei} = (N_1 - N_2) \times (B_2/N_2 + B_1/N_1)/2.$$

где N_1 и N_2 — популяционная плотность в моменты времени t_1 и t_2 , соответственно; $N_1 - N_2$ — убыль популяционной плотности вследствие элиминации, $(B_2/N_2 + B_1/N_1)/2$ — средняя масса элиминируемых особей в период Δt (предполагается, что средняя масса элиминируемых особей равна средней массе уцелевших особей — т. е. элиминация не характеризуется размерной избирательностью).

Скорость образования продукции (скорость продуцирования, p_t) — скорость производства популяцией органического вещества (оставшегося в биотопе и элиминированного) с размерностью [(ед. массы или энергии) \times (ед. площади или объема) $^{-1}$ \times (ед. времени) $^{-1}$] (рис. 7).

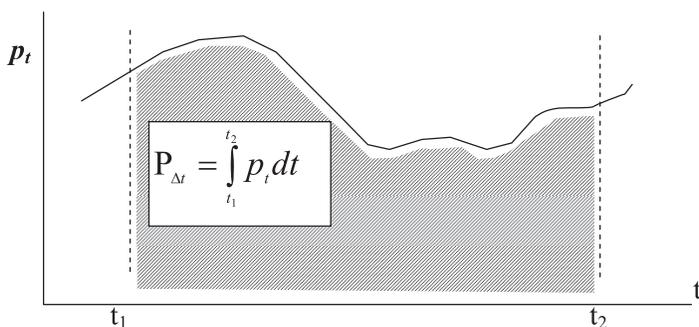


Рис. 7. Пример динамики скорости образования продукции p_t и продукция популяции за интервал времени $\Delta t = t_2 - t_1$

4.3. Биоиндикаторные признаки, основанные на учете взаимодействий между популяциями

Свойства сообществ и экосистем во многом определяются взаимоотношениями между популяциями различных видов (таблица 6). Внутри- и межпопуляционные контакты особей весьма разнообразны (взаимоотношения, связанные с питанием — трофические связи, химические воздействия, специфическое поведение и др.).

Таблица 6

Классификация отношений между популяциями разных видов

Действие первого вида на второй	Действие второго вида на первый	Тип отношений
0	0	Нейтрализм
–	0	Аменсализм
+	0	Комменсализм
–	–	Конкуренция
+	–	Жертва — эксплуататор (жертва–хищник, хозяин–паразит, продуцент–консумент)
+	+	Мутуализм

Обозначения: увеличение популяционной плотности одного вида увеличивает популяционную плотность другого вида — «+»; уменьшает «–»; не влияет — «0»

Роль популяции вида в сообществе и успех ее взаимоотношений с остальными популяциями зависит от соответствия условий окружающей среды **жизненной стратегии** данного вида — свойственного ему способа выживания и освоения среды, взаимодействия с популяциями других видов и с окружающей средой в целом.

Наиболее распространены следующие классификации **жизненных стратегий** (или **ценологических стратегий**, или **стратегий межпопуляционных взаимодействий**):

• **Виолентность, пациентность и эксплерентность**

Жизненная стратегия вида определяется соотношением его **эксплерентности** (от лат. «explere» — наполнять) — способности быстро осваивать среду, **виолентности** (от лат. «violentia» — свирепость) — способности подавлять конкурентов и **пациентности** (от лат. «patientia» — терпение) — способности экономно использовать среду. Состояние окружающей среды определяет преимущество той или иной стратегии и долю соответствующих видов в сообществах и экосистемах.

• **г- и К-стратегии** (от обозначения соответствующих параметров логистической кривой Ферхюльста-Перля)

К-стратегии обычно являются пациентами.

г- эксплеренты и виоленты.

У г-стратега, *сравнительно с К-стратегом*:

- более высокая смертность;
- более резкие колебания популяционной плотности;
- меньшая меж- и внутривидовая конкуренция;
- меньшая устойчивость к конкуренции;
- более быстрое развитие;
- большой биотический потенциал;
- более короткий онтогенез;
- меньший размер тела;
- большая плодовитость;
- меньшее «качество» потомства.

Некоторые биоиндикаторные характеристики построены на соотношении суммарных показателей обилия (плотности, биомассы) видов со сходными жизненными стратегиями.

Однако при использовании таких индексов следует помнить, что оценка жизненных стратегий может быть содержательна только в сравнительном аспекте. Так, например, окунь по сравнению с лососем — г-стратег, а по сравнению с дафнией — К-стратег.

Следует также учитывать, что постоянные межвидовые отношения влияют на эволюцию каждого из взаимодействующих видов. Их совместная эволюция (**коэволюция**, от лат. «со» — совместно) способствует максимальному взаимному приспособлению. До недавнего времени влияние конкуренции на исход межвидовых взаимодействий существенно переоценивалось. Считалось, что популяции разных видов со значительно перекрывающимися фундаментальными экологическими нишами не могут сосуществовать долго: наиболее приспособленный вид должен вытеснить остальные («**правило Гаузе**» (1935)). Это следовало из результатов лабораторных экспериментов. Однако известно, что в природе на самом деле полное конкурентное вытеснение одних видов другими происходит крайне редко (т. наз. «**планктонный парадокс**» — стабильное сосуществование популяций близкородственных и функционально сходных видов, вопреки правилу Гаузе).

Оказалось, что обычно конкурирующие виды со сходными требованиями к окружающей среде в ходе коэволюции приспосабливаются использовать ее совместно («**правило ден Бэра**» (den Böer, 1981)). Поэтому межвидовая конкуренция в природе обычно приводит к дифференциации (разделению) ниш и, благодаря этому, сравнительно стабильному сосуществованию конкурирующих видов. Более того, выяснилось, что взаимовыгодные межвидовые взаимоотношения (мутуализм) встречаются в сообществах гораздо чаще, чем конкуренция.

4.4. Биоиндикаторные характеристики многовидовых биосистем (сообществ, экосистем)

Изучение всей биоты природных экосистем обычно является непосильной задачей даже для большого коллектива биологов. Даже если биоразнообразие экосистемы сравнительно невелико, биоту все же составляют представители очень многих систематических групп. Для многих из них видовая диагностика требует исключительно высокой квалификации и часто доступна лишь немногим специалистам-систематикам. Поэтому уже установление полного видового состава биоты потребовало бы одновременного привлечения ведущих специалистов по всем систематическим группам. Более реалистичной задачей является изучение не всей биоты, а конкретных сообществ.

Сообщество, или ценоз (от греч. «χοῖνος» — совместно, сообщца) — совокупность живых организмов определенной категории, одновременно населяющих определенную область пространства.

Категории учитываемых организмов и размер изучаемой области пространства могут выбираться исследователем произвольно, в соответствии с целью проводимого им исследования. Если какое-либо сообщество достаточно чувствительно к изучаемому воздействию и позволяет судить о реакции на него всей биоты, оно может успешно использоваться в качестве биоиндикатора.

Экосистема создается единством ее абиотической (неживой) и биотической (живой) составляющих, находящихся в сложном взаимодействии (см. рис. 8).

Извне в экосистему поступают **аллохтонные** (инородные) минеральные и органические вещества и энергия (солнечной радиации, тепловая и др.). Минеральные и органические вещества, произведенные в самой экосистеме, называются **автохтонными**.

Организмы *продуцентов* способны производить органические соединения из неорганических. Растения и водоросли (автотрофы) производят их только из минеральных веществ (как аллохтонного, так и автохтонного происхождения). Сине-зеленые (цианеи) и некоторые бактерии, будучи также продуцентами, являются гетеротрофами и могут потреблять не только минеральные, но и органические вещества.

Большинство продуцентов (растения, водоросли, цианеи) используют для производства первичной продукции солнечную энергию, поэтому образование ими первичной продукции называется **фотосинтезом**. Лишь некоторые продуценты-бактерии производят первичную продукцию с использованием энергии,

высвобождающей при инициируемых ими окислительно-восстановительных реакциях («*хемосинтез*»). Как выяснилось, к хемосинтезу способны также некоторые цианеи, вообще резко отличающиеся от представителей других царств исключительным разнообразием трофических стратегий. Все же основная часть первичной продукции экосферы Земли создается путем фотосинтеза.

Суммарная продукция всех продуцентов экосистемы составляет ее первичную продукцию.

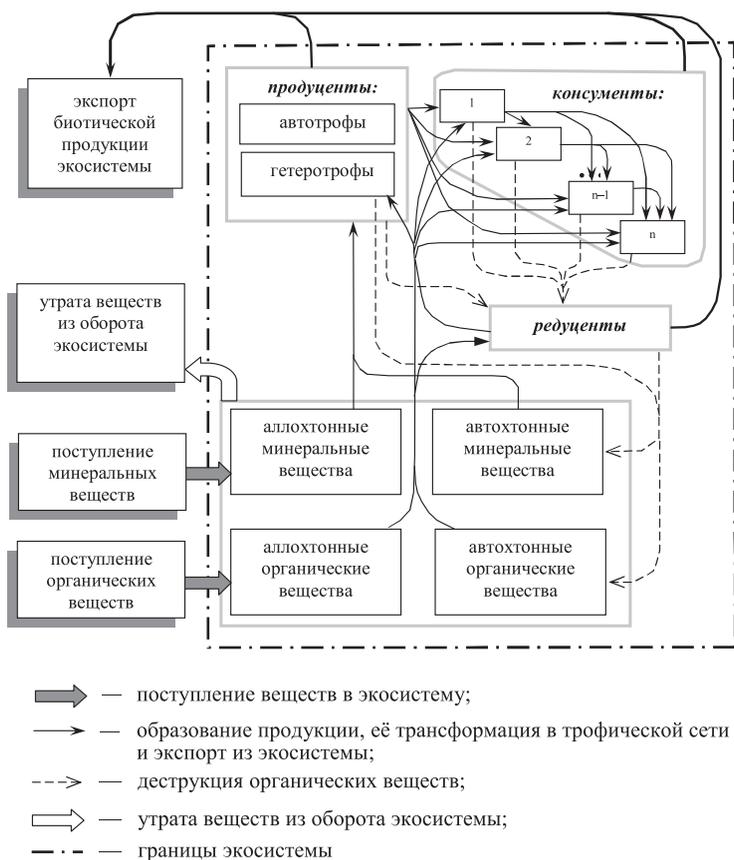


Рис. 8. Основные потоки вещества в экосистеме

Валовая первичная продукция — все органическое вещество, произведенное продуцентами (включая и ту часть, которую они сами расходуют на дыхание).

Чистая первичная продукция — органическое вещество, произведенное продуцентами, за вычетом их затрат на собственное жизнеобеспечение и дыхание (траты на обмен). Чистая первичная продукция тратится продуцентами на рост и выделение продуктов обмена в окружающую среду.

Таким образом, «чистой» называется та часть валовой первичной продукции, которую продуценты не тратят сами, а передают в экосистему.

Консументы первого порядка питаются продуцентами и также тратят получаемые при этом органические вещества на обмен и образование своей продукции. *Консументы второго порядка* (хищники), в свою очередь, потребляют консументов первого порядка, и т. д. Обычно в биоценозах имеются консументы сразу нескольких (n) порядков. Поскольку консументы образуют свою продукцию благодаря потреблению других организмов (консументов предыдущих порядков и продуцентов), она называется **вторичной продукцией**. Общая вторичная продукция всего биоценоза всегда оказывается меньше суммы величин продукции всех популяций консументов, поскольку часть ее потребляется консументами-хищниками в пределах самой экосистемы.

В простейшем случае (если в сообществе имеются консументы только первого и второго порядков, причем любая жертва доступна любому хищнику, и все хищники питаются только жертвами из своего сообщества) реальная продукция может быть рассчитана по уравнению:

$$P_6 = P_n - C_x + P_x,$$

где P_n и P_x — суммарные значения продукции всех нехищных организмов (жертв) и всех хищников в сообществе соответственно; C_x — суммарный рацион всех хищников.

Как правило, пищевые взаимоотношения в сообществах являются гораздо более сложными, и перечисленные условия не выполняются. Поэтому правильная оценка реальной продукции сообществ требует детального анализа трофических связей в сообществе (обычно с применением блок-схемы основных и второстепенных трофических связей или с учетом индексов трофической избирательности). При достаточно сложной трофической

структуре сообщества величина реальной продукции, рассчитанная по приведенному выше простому уравнению, может отличаться от подлинной величины на порядок и более.

Редуценты используют энергию органических веществ, содержащихся в телах отмерших продуцентов и консументов (а также в продуктах обмена, которые они выделяют в окружающую среду при жизни). Разложение редуцентами органических веществ до более простых соединений и, в итоге, до минеральных составляющих называется **деструкцией** органического вещества. Минеральные и органические вещества, возвращенные в абиотическую среду экосистемы вследствие отмирания организмов и деятельности редуцентов, называются **биогенными** (т. е. образовавшимися из живых организмов) и **автохтонными** (т. е. произведенными в самой экосистеме). Минеральные автохтонные вещества снова используются продуцентами для создания первичной продукции, т. е. снова вовлекаются во внутренний **круговорот веществ** экосистемы.

При биоиндикации используются *статические* и *динамические* характеристики сообществ и экосистем.

К **статическим характеристикам** сообществ относят:

1. **видовой состав**, т. е. перечень биологических видов сообщества, как основную, качественную характеристику;

2. **видовое богатство** (количество видов в сообществе);

3. **показатели обилия**: численность, плотность, биомасса сообщества (аналогично соответствующим популяционным параметрам);

4. **показатели структуры** сообщества, которые представляют собой соотношения суммарных показателей обилия разных его элементов:

- видов (видовое разнообразие) или более крупных таксонов;
- представителей разных стратегий питания (трофическая структура);
- особей с разными размерами, массой (размерно-весовая структура);
- видов с различными ценотическими стратегиями (например, r- и K-стратегов; виолентов, пациентов и эксплерентов);
- видов с разной чувствительностью к воздействиям (эври- и стенобионтов);
- видов с разным поведением.

Если группы выделяются по количественным грациям одного показателя (например, размер, масса), структура сообщества выражается гистограммой, например, размерной или весовой струк-

туры или средним значением данного показателя для сообщества в целом (например, средняя масса особи в сообществе как соотношение биомассы и плотности сообщества).

Если группы выделяются на основе качественных признаков (например, представители разных стратегий питания, разных видов или более крупных таксонов и т. д.), т. е. структуру сообщества отражают показателем разнообразия по данному признаку — характеристикой, определяемой общим количеством выделенных групп (n) и соотношением значений какого-либо показателя обилия представителей этих групп.

Индексы разнообразия Симпсона, Брюэлена, Маргалефа и Шеннона имеют вид, соответственно:

$$\lambda = \frac{\sum_{i=1}^n X_i (X_i - 1)}{X(X - 1)};$$

$$D = \frac{1}{X} \log_2 \left(\frac{X!}{\prod_{i=1}^n X_i!} \right);$$

$$E = 1,443 \ln \left(\frac{X!}{\prod_{i=1}^n X_i!} \right);$$

$$H = -\sum_{i=1}^n \left(\frac{X_i}{X} \log_2 \frac{X_i}{X} \right),$$

где X_i — показатель обилия i -й группы; X — суммарное значение того же показателя для всего сообщества в целом, $X = \sum_{i=1}^n X_i$.

Индексы Симпсона и Маргалефа — безразмерные величины, индексы Брюэлена и Шеннона имеют размерность бит, деленный на единицу показателя X .

Индекс разнообразия Шеннона наиболее логичен и широко применяется в экологии и других науках. Чаще всего он используется для оценки видового разнообразия сообщества по плотности H_N или, реже, по биомассе H_B . В этих модификациях он известен экологам как индекс Шеннона-Уивера:

$$H_N = -\sum_{i=1}^n \left(\frac{N_i}{N} \log_2 \frac{N_i}{N} \right); \quad H_B = -\sum_{i=1}^n \left(\frac{B_i}{B} \log_2 \frac{B_i}{B} \right).$$

Обычно негативное антропогенное воздействие приводит к уменьшению количества видов в сообществах (за счет исчезновения стенобионтов) и нарушает выравненность значений их популяционной плотности. Поэтому значения индекса Шеннона — Уивера и прочих индексов разнообразия сообществ макрозообентоса в условиях загрязнения, как правило, закономерно уменьшаются (рис. 9).

Структуру сообщества можно также описать соотношением суммарных показателей обилия представителей различных групп, выделенных по данному признаку (например, соотношением биомассы организмов с разными стратегиями питания $B_1; B_2; B_3; \dots; B_n$).

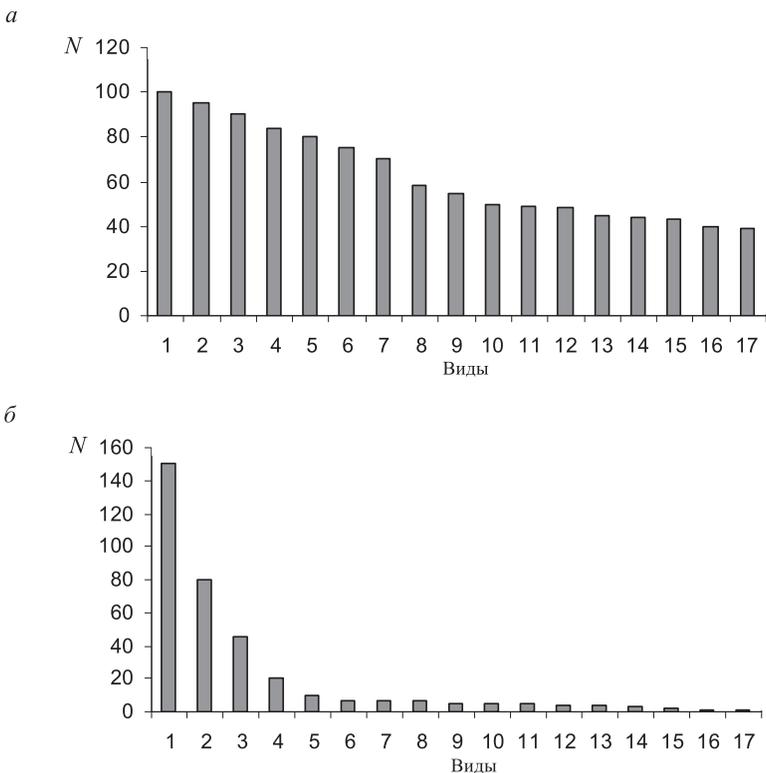


Рис. 9. Характерный пример структуры сообщества с одинаковым видовым богатством в фоновых условиях (а) и при антропогенном воздействии (б) при $H_N = 4,0$ бит/экз. и $H_N = 2,5$ бит/экз. соответственно

Возможно также выделение этологических группировок (видов со сходным поведением).

К **динамическим характеристикам** сообщества относят *показатели динамики его статических характеристик и функциональные характеристики*.

Показатели динамики статических характеристик сообществ аналогичны динамическим характеристикам популяций:

- изменение какой-либо статической характеристики X (плотности, биомассы сообщества, индексов разнообразия и др.) $\Delta X_{\Delta t} = X_2 - X_1$ за изучаемый период времени $\Delta t = t_2 - t_1$;
- скорость абсолютного изменения значений статической характеристики $dX/dt \approx (X_2 - X_1)\Delta t^{-1}$ в момент времени t ;
- скорость относительного изменения значений статической характеристики $r_x = (dX/dt)X^{-1}$ в момент времени t (здесь \bar{X} — средняя биомасса за период Δt).

К **функциональным характеристикам** сообществ относят эколого-физиологические показатели (например, составляющие физиологического «балансового равенства» организма (разд. 4.1)), рассчитанные для всего сообщества в целом (траты на обмен, первичная продукция, вторичная продукция), а также различные их соотношения.

Траты на обмен сообщества (или экосистемы) $R = \sum_{j=1}^n R_j$ определяются аддитивно, как сумма трат на обмен всех организмов данного сообщества. Траты на обмен определяются интенсивностью деструкции — разложения потребленных организмами органических веществ до более простых соединений и, частично, до минеральных веществ.

Из соотношений эколого-физиологических характеристик для сообществ и экосистем наиболее часто используют следующие:

- отношение реальной продукции сообщества к его суммарным тратам на обмен за какой-либо период времени (P/R -коэффициент);
- отношение реальной продукции сообщества за какой-либо период времени к среднему значению биомассы за этот период, т. е. удельная продуктивность сообщества (P/B -коэффициент).

В стабильной экосистеме процессы производства и потребления биологической продукции идут с постоянными скоростями и хорошо сбалансированы ($P \approx R$), поэтому воздействие биоценоза на свой биотоп сведено к минимуму. Автогенная сукцессия экосистем обычно характеризуется преобладанием процессов деструкции органического вещества над продукционными процессами ($P/R < 1$), увеличением замкнутости внутреннего круговорота веществ и энергии

и способности экосистемы к саморегуляции, самоочищению и сохранению высокого качества внутренней среды. Аллогенная сукцессия, как правило, сопровождается обратными процессами ($P/R > 1$): биотоп постепенно загрязняется накапливающимися, не минерализуемыми полностью органическими веществами; способность экосистемы к саморегуляции и качество ее внутренней среды постепенно снижаются.

Устойчивость экосистемы (сообщества) к воздействию. Биоиндикационная роль видового состава сообществ. Важнейшей характеристикой экосистемы или конкретного сообщества является устойчивость к воздействию: резистентная (способность объекта сохранять свое состояние неизменным, сопротивляясь воздействию) и упругая (способность возвращаться в исходное состояние после прекращения воздействия). Количественной мерой устойчивости является максимальный уровень воздействия, при котором она сохраняется. Следовательно, в гиперпространстве факторов, лимитирующих биоту экосистемы (или сообщество, используемое в качестве биоиндикатора), устойчивость описывается изоболоми:

- резистентная — изоболой, ограничивающей область всех тех сочетаний факторных значений, при которых значения характеристик биоты (сообщества) не отличаются от фоновых значений (наблюдаемых вне воздействия);
- упругая — изоболой, ограничивающей область всех тех сочетаний факторных значений, при которых вызываемые изменения значений всех функций благополучия обратимы (после снятия воздействия возвращаются к фоновым значениям).

Критерием сохранения резистентной устойчивости экосистемы к воздействию является сохранение исходных (фоновых) значений всех ее количественных биотических характеристик, как статических, так и динамических.

Критерием сохранения упругой устойчивости к воздействию сообщества (как и всей экосистемы) является сохранение исходного видового состава. Если видовой состав остался неизменным, значит, после прекращения воздействия постепенно восстановятся как исходные количественные показатели биоты, так и регулируемые ими параметры абиотической среды. Если видовой состав нарушен, то даже после прекращения воздействия весьма вероятны непредсказуемые (иногда катастрофические) изменения параметров биоты и абиотической среды. Таким образом, видовой состав является наиболее существенной характеристикой сообществ и экосистем.

Остальные, количественные характеристики сообществ также важны для биоиндикации, но по отношению к видовому составу они являются вторичными и имеют вспомогательное значение.

Кроме того, методы ценотической биоиндикации, основанные на учете видового состава сообществ, обладают и наибольшей разрешающей способностью. Это обусловлено тем, что требования организмов к параметрам окружающей среды весьма видоспецифичны и могут существенно варьировать даже в пределах одного рода, не говоря о более крупных таксонах. В то же время, видовая диагностика является весьма трудоемкой и часто требует от исследователя исключительно высокой квалификации. Поэтому выбор применяемых методов биоиндикации обычно определяется требованиями к точности оценки качества среды, а также реальными возможностями конкретного исследовательского коллектива.

4.5. Классификационные и ординационные методы изучения сообществ и экосистем

При изучении экосистем или отдельных сообществ с целью биоиндикации решаются следующие задачи:

- определение пространственных границ экосистемы (или сообщества);
- выявление и описание зависимости ценотических характеристик, значимых для биоиндикации, от факторов среды, лимитирующих биоту или конкретное сообщество.

Первая задача решается методами классификации, вторая — методами ординации.

Классификационный подход предполагает, что изучаемые сообщества (экосистемы) имеют более или менее четкие пространственные границы, в пределах которых они однородны и достоверно отличны от соседних сообществ (экосистем). Классификационные методы математического анализа позволяют выделить относительно дискретные сообщества (экосистемы) и их пространственные границы. Ординационный подход (от лат. «ordino» — упорядочивать), наоборот, игнорирует границы сообществ (экосистем) или даже предполагает их отсутствие. Ординационные методы выявляют количественные закономерности изменений характеристик популяций и сообществ в градиентах среды.

На самом деле естественные границы различных природных экосистем могут быть выражены в разной степени: и очень контрастно, и довольно слабо, и практически отсутствовать (если наблюдается непрерывное пространственное изменение параметров сообщества).

Некоторые экосистемы и сообщества относительно дискретны. Это, в первую очередь, биогеоценозы — экосистемы, локализованные в биотопах (участках территории или акватории со специфическими условиями среды, относительно однородными внутри самого биотопа и значительно отличающимися от внешних условий). Многие консорции также имеют довольно четкие границы. Как правило, дискретные многовидовые биосистемы характеризуются сравнительно высокой целостностью, сложной сетью многообразных межвидовых связей и значительной эмерджентностью свойств, и поэтому должны изучаться с позиций холизма. Примерами таких биосистем могут служить малое непроточное озеро или лесная опушка (биогеоценозы), небольшой обособленный коралловый риф или друза двустворчатых моллюсков, формирующие своей жизнедеятельностью специфическую местную среду и, следовательно, особые сообщества — консорции. Подобные биосистемы хорошо поддаются классификации и плохо ординации, так как их внутренняя среда довольно однородна.

Если же биота (или конкретное сообщество) существует в пространственно неоднородных, разнообразных абиотических условиях (например, морская сублитораль, прерия и др.), то, как правило, связи между отдельными видами оказываются сравнительно слабыми. Эти формации складываются пассивно, вследствие простого наложения картин пространственного распределения популяций отдельных видов, образующих единый экологический континуум (состояние биоты, при котором виды распределяются независимо и непрерывно). Для изучения подобных биосистем более эффективны редуционистские методы. Ясно, что такие внутренне неоднородные экосистемы (или сообщества) без четких пространственных границ плохо поддаются классификации и хорошо ординации.

Большинство природных экосистем занимают промежуточное положение. В очень широких диапазонах изменяются степень выраженности их границ, внутренняя неоднородность, уровень межвидовых взаимодействий, эмерджентность свойств. Поэтому при биоиндикационных экологических исследованиях обычно наиболее плодотворным оказывается сочетание классификационного и ординационного подходов.

Классификационные методы. Прежде всего, они позволяют преодолеть субъективность выделения исследователем границ экосистем (сообществ), количественно оценить степень их выраженности благодаря математическому подходу. Наиболее объективную

классификацию могут дать методы кластерного анализа (от англ. «cluster» — группа, гроздь), группирующие объекты в классы (кластеры) таким образом, чтобы объекты, входящие в один класс, были более однородными, сходными по сравнению с объектами, входящими в другие классы. При этом сопоставляться может как видовой состав сообществ (нумерический кластерный анализ), так и их различные количественные характеристики. В последнее время многие экологи предпочитают использовать нумерический кластерный анализ. Во-первых, само присутствие или отсутствие того или иного вида очень информативно; во-вторых, обнаружить факт присутствия особой вида гораздо проще, чем правильно определить количественные характеристики популяции или сообщества (для чего требуются гораздо более трудоемкие методы пробоотбора). И наконец, результат классификационного анализа по количественным характеристикам во многом определяется тем, какие именно показатели исследователь считает важными и учитывает в расчетах, в то время как нумерическая классификация всегда использует один и тот же признак.

Нумерический кластерный анализ может осуществляться как для сравнения отдельных станций наблюдения (Q-анализ, оценивающий сходство видового состава сообществ на разных станциях), так и для отдельных видов (R-анализ, оценивающий сходство пространственного распределения различных видов). Из многих индексов, характеризующих степень сходства видового состава сообществ на разных станциях (или, наоборот, сходства пространственного распределения видов) наиболее прост и популярен коэффициент Сьеренсена:

$$K_s = 2c / (a + b),$$

где a и b — при Q-анализе количество видов в двух сравниваемых сообществах (или на двух сравниваемых станциях); c — количество видов, общих для обоих сообществ (обеих станций).

Для количественных данных (при R-анализе) аналогичный показатель носит название коэффициента Чекановского:

$$C_{CZ} = 2 \sum \min \frac{(x_{1i}, x_{2i})}{(\sum x_{1i} + \sum x_{2i})},$$

где x_{1i} и x_{2i} — значения показателя обилия (плотность или биомасса популяции) i -го вида в выборках 1 и 2; $\min(x_{1i}, x_{2i})$ — наименьшее из двух сравниваемых значений данного показателя обилия.

При кластерном анализе по количественным признакам степень сходства сообществ оценивается по «расстояниям» между ними в евклидовом пространстве учитываемых признаков (чаще всего евклидовым расстоянием). Такими признаками являются различные количественные характеристики сообществ, имеющие биоиндикаторное значение. Результаты анализа наглядно выражаются графически в виде гистограмм — схем, показывающих, на каких уровнях проявляется сходство между разными объектами.

Кластерный анализ очень широко используется в различных областях науки как средство типологического анализа. Однако результативность кластерного анализа по количественным характеристикам ограничивается более или менее субъективным выбором признаков (за исключением нумерического анализа), алгоритмов кластеризации и методов интерпретации результатов (в частности, исследователь сам решает, какой именно уровень сходства следует принять для выделения сообществ).

Для отнесения результатов одиночных измерений к одному из выделенных классов данных полезен также многомерный дискриминантный анализ (не являющийся строго классификационным методом). Он позволяет не только более обоснованно принимать решения по классификации, но и более объективно выбирать ее критерии. Применение дискриминантного анализа может быть весьма эффективным, но оно ограничено высокими требованиями к репрезентативности материала.

Ординационные методы. Они позволяют упорядочить объекты (например, станции наблюдения, характеризующие соответствующими значениями биоиндикаторных признаков сообществ) вдоль каких-либо осей (пространственных градиентов, факторов среды, оси времени и т. д.) и установить зависимость характеристик биоты от факторов среды.

Наиболее простым и высокоэффективным методом ординации является прямой градиентный анализ. Суть его сводится к выявлению изменения величин обилия видов по градиентам лимитирующих факторов среды. По факторам, обнаружившим достоверное воздействие на биоту, далее проводится регрессионный анализ. Приемы прямого градиентного анализа эффективны в ситуациях, когда лимитирующие факторы известны и сравнительно немногочисленны.

Экологами широко используются также методы непрямой ординации, в частности, двумерное шкалирование (метрическое и неметрическое) и многомерное шкалирование.

Методы метрического шкалирования включают анализ главных компонент (МГК); анализ главных координат (principal coordinates analysis), анализ соответствия (correspondence analysis; расстояние оценивается по критерию хи-квадрат); бестрендовый анализ соответствия (detrended correspondence analysis) и др.

В группу методов неметрического шкалирования входят собственно неметрическое шкалирование (численное значение переменной заменяется ее рангом); нелинейное, или немонотонное, шкалирование; ассиметричный матричный анализ (asymmetric matrix analysis); метод развертки (unfolding); анализ траекторий (path analysis), выявляющий причинные связи между переменными, и др.

Методы многомерного шкалирования также разнообразны: канонические корреляции (canonical correlations); Прокрустов анализ (Procrustes analysis); множественный анализ соответствия; шкалирование индивидуальных расстояний (individual distance scaling); шкалирование с граничными условиями (constrained scaling); трехмерная развертка (3-way unfolding); непараметрический тест (random skewer analysis) и др.

Применение методов непрямой ординации иногда оказывается очень эффективным, однако требует от эколога большого опыта и чувства меры. Абстрактное представление причинно-следственных связей (в отличие от прямой ординации) ограничивает четкость интерпретации результатов анализа, создает опасность их ошибочной трактовки.

5. Специфические методы биоиндикации наземных и водных экосистем

5.1. Биоиндикация наземных экосистем

Антропогенные изменения биоты наземных экосистем определяются не только прямым воздействием человека, но и, преимущественно антропогенным изменением параметров среды: атмосферного воздуха, почв, поверхностных и грунтовых вод. Для биоиндикации наземных экосистем наиболее часто используются показатели состояния высших растений, лишайников, мхов, почвенных водорослей, бактерий и др.

В целом, ПДК для высших растений оказываются существенно меньшими, чем для человека. Устойчивость различных растений к поллютантам атмосферного воздуха различна. По общепринятой классификации, из высших растений к категории очень чувствительных относятся хвойные (кедр, ель, сосна) и береза бородавчатая, к чувствительным — липа и малина. Средней чувствительностью обладают сирень и можжевельник, а очень устойчивыми являются бересклет, бирючина, клен ясенелистный, большинство крестоцветных, зонтичных, сложноцветных, вересковых растений.

Биоиндикационное значение имеют характеристики основных ярусов фитоценоза (I — древостой; II — кустарниковый ярус; III — травяно-кустарничковый ярус; IV — ярус мхов и напочвенных лишайников): видовой состав, число особей каждого вида, средние значения высоты и диаметра ствола деревьев, сомкнутость, обилие, проективное покрытие, жизненность, изменения тканей, характерные уродства.

В России наиболее чувствительны к загрязнению воздуха хвойные леса. Сосна обыкновенная считается важнейшим биоиндикатором антропогенного влияния. Наиболее информативны следующие показатели техногенного загрязнения:

- статические морфологические и анатомические показатели сосен;
- динамические показатели (величины годового прироста);
- характеристики хвои (продолжительность жизни, масса, характерные повреждения — пигментации, хлорозы, некрозы, усыхания);
- состояние генеративных органов — женских шишек (их размеры, количество, обилие семян);

- обилие и разнообразие фауны беспозвоночных — вредителей деревьев.

Лишайники являются очень надежными индикаторами загрязнения воздуха. Лихенофлора (от лат. «lichen» — лишайник) традиционно используется для биоиндикации (лихеноиндикация). Традиционно используемый термин «лихенофлора» не вполне верен, поскольку лишайники являются не растениями, а симбиозом гриба и водоросли и, вероятно, имеют полифилитическое происхождение. Особенно активно, гораздо более эффективно, чем сосудистые растения, лишайники накапливают металлы. Высокая чувствительность лишайников к атмосферному загрязнению обусловлена следующими факторами:

- активной кумуляцией поглощенных поллютантов (вследствие отсутствия защитных покровов и медленного вывода метаболитов);
- особой уязвимостью водорослевого компонента лишайников, пигменты которого под воздействием поллютантов быстро разрушаются.

Реакция лишайников на антропогенные воздействия видоспецифична, однако существуют и некоторые общие закономерности реакции различных крупных групп лишенофлоры на загрязнение воздуха. Так, наиболее чувствительны к внешним воздействиям эпифитные лишайники (растущие на стволах деревьев).

По-разному реагируют на загрязнение воздуха лишайники с различным строением вегетативного тела (слоевища, или таллома): накипные (или корковые), листоватые и кустистые. Слоевище накипного лишайника представляет собой корочку, прочно сросшуюся с субстратом — корой дерева, древесиной, поверхностью камней. Листоватые лишайники имеют вид чешуек или пластинок, прикрепленных к субстрату с помощью пучков грибных нитей (гиф), — ризин или отдельных тонких гиф — ризоидов. Лишь у немногих лишайников таллом срастается с субстратом только в одном месте с помощью мощного пучка грибных гиф — гомфа. У кустистых лишайников таллом состоит из ветвей или более толстых, чаще ветвящихся стволиков. Кустистый лишайник соединяется с субстратом гомфом и растет вертикально или свисает вниз. В целом кустистые лишайники наиболее чувствительны к воздействиям (первыми исчезают из лишенофлоры при загрязнении воздуха), листоватые обладают средней чувствительностью, а накипные наиболее устойчивы и при загрязнении исчезают последними.

Для биоиндикации используются следующие характеристики лишенофлоры:

- видовой состав;

- показатели видового богатства и разнообразия лишенофлоры;
- показатели обилия (биомасса, проективное покрытие) конкретных видов и лишенофлоры в целом;
- индексы соотношения показателей обилия кустистых, листоватых и накипных лишайников;
- доля эпифитных лишайников в общих показателях обилия лишенофлоры;
- морфологические и структурные показатели (толщина и плотность слоевища, степень покрытия слоевища соредиями, которая растет при интоксикациях, пигментация, общее изменение окраски, так как появление беловатого, коричневого или фиолетового оттенков свидетельствует о патологических изменениях).

Почвенная биота (беспозвоночные, водоросли, сине-зеленые, или цианеи, грибы, бактерии и др.) специфична для различных почвенных комплексов. Поэтому изменения биотических структурных и функциональных характеристик обуславливаются не только загрязнением, но структурными изменениями почв. Реакция почвенной биоты на воздействие в зависимости от его характера и интенсивности может существенно варьировать. Так, при загрязнении малотоксичными органическими веществами в почвах интенсивно развиваются и функционально активизируются микроорганизмы-редуценты. В почвах, загрязненных токсичными поллютантами (особенно металлами и хлорорганическими соединениями), биологическая активность редуцентов ингибируется.

5.2. Биоиндикация водных экосистем

В биоте водоемов и водотоков принято выделять следующие основные сообщества гидробионтов (водных организмов):

- нейстон — сообщество нейстали водоема, т. е. поверхностно-слоя воды, граничащего с атмосферой (от греч. «νην» — плавать);
- пелагос — сообщество пелагиали водоема, т. е. толщи воды (греч. «πελαγος» — море, пучина), которое делится на планктон (парящие — организмы, более или менее пассивно переносимые течением) и нектон (плавающие организмы);
- дрейф (от англ. «drift» — дрейф) — сообщество организмов, переносимых течением водотока;
- бентос — сообщество бентали, т. е. дна и придонного слоя воды (от греч. «βηθος» — глубина);
- перифитон — сообщество организмов, прикрепленных к поверхности различных предметов и других, более крупных организмов в толще воды (греч. «περι» — вокруг, «φίτυν» — растение).

Сообщество рыб, называемое ихтиоценозом (от греч. «ἰχθυός» — рыба), составляет основу нектона.

В планктоне и бентосе традиционно выделяются фито-, зоо- и бактериоценозы. Фитопланктон и фитобентос составляют водоросли и сине-зеленые. Кроме того, в фитобентос входят также макрофиты (крупные растения — водные высшие растения, мхи и крупные водоросли). Зоопланктон и зообентос представлены беспозвоночными животными.

Использование некоторых структурных и функциональных характеристик указанных сообществ (особенно фито-, зоо- и бактериопланктона и бентоса) для оценки качества водной среды (наряду с абиотическими показателями) является уже традиционным и даже обязательным (ГОСТ 17.1.3.07–82; ГОСТ 17.1.2.04–77; РД 52.24.565–96; РД 52.24.564–96; РД 52.24.420–95 и др.). Наиболее широко применяется оценка скорости аэробной деструкции органических веществ — биохимическое (или биологическое) потребление кислорода (БПК) планктоном. БПК легко определяется экспериментально, оно выражается обычно в миллиграммах кислорода, расходуемого при деструкции в единице объема воды в условиях изоляции от солнечного света за период экспозиции (обычно 5 суток). Соответствующая величина БПК обозначается БПК₅. БПК₅ является одним из шести обязательных показателей при расчете индекса загрязненности воды.

Первичная продуктивность водных экосистем и их способность к самоочищению обычно оцениваются по величине первичной продукции планктона и по соотношению скоростей образования валовой первичной продукции и деструкции (P/R).

Принятая классификация качества воды водоемов и водотоков по биотическим показателям (ГОСТ 17.1.3.07–82) учитывает следующие характеристики:

- отношение общей плотности олигохет к общей плотности сообщества зообентоса (класс Oligochaeta — малощетинковые черви; многие их виды характеризуются повышенной устойчивостью к загрязнению и гипоксии, что определяет высокое абсолютное и относительное обилие олигохет в бентосе загрязненных водоемов);

- концентрацию в воде всех бактерий и отдельно сапрофитных, т. е. активно разлагающих органические вещества;

- индекс сапробности (в модификации Сладечека) по фитопланктону, зоопланктону, перифитону;

- биотический индекс Вудивисса.

Шкала и индексы сапробности. Сапробностью называется степень загрязненности водоема органическими веществами, доступными редуцентам. Еще в начале XX в. была предложена первая шкала оценки степени загрязненности водоемов, основанная на учете присутствия в сообществах гидробионтов индикаторных видов, чьи требования к качеству среды более или менее известны. В основу шкалы сапробности положен принцип, отражающий степень оксифильности гидробионтов-индикаторов. Водоемы и отдельные участки их акватории классифицируются по степени загрязненности органическими веществами следующим образом (ГОСТ 17.1.3.07–82):

- ксеносапробная зона (I класс чистоты) — вода «очень чистая»;
- олигосапробная зона (II класс чистоты) — вода «чистая»;
- бета-мезосапробная зона (III класс чистоты) — вода «слабо (умеренно) загрязненная»;
- альфа-мезосапробная зона (IV класс чистоты) — вода «загрязненная»;
- полисапробная зона (V класс чистоты) — вода «грязная»;
- гиперсапробная зона (VI класс чистоты) — вода «очень грязная».

Система оценки сапробности постоянно модифицируется. Постоянно пополняется и уточняется перечень индикаторных видов. Введен учет обилия особей индикаторного вида, их различную индикаторную значимость. Это позволило перейти от балльной оценки сапробности к количественной, по индексу \bar{S} : гиперсапробная зона — $\bar{S} > 4$, полисапробная — $\bar{S} = 3,51 \div 4,00$, α -мезосапробная — $\bar{S} = 2,51 \div 3,50$, β -мезосапробная — $\bar{S} = 1,51 \div 2,50$, олигосапробная — $\bar{S} = 1,00 \div 1,50$, ксеносапробная — $\bar{S} < 1$.

Индекс сапробности по Пантле–Буку (1955)

$$\bar{S}_{PB} = \frac{0 \cdot N_k + 1 \cdot N_o + 2 \cdot N_\beta + 3 \cdot N_\alpha + 4 \cdot N_{II}}{N_k + N_o + N_\beta + N_\alpha + N_{II}}$$

где 0, 1, 2, 3 и 4 — значения индекса сапробности, соответствующие условиям ксено-, олиго-, β -мезо-, α -мезо- и полисапробности соответственно; N_k , N_o , N_β , N_α и N_{II} — суммы популяционных плотностей всех видов-индикаторов ксено-, олиго-, β -мезо-, α -мезо- и полисапробности соответственно.

Индекс сапробности по Сладечку (1955)

$$\bar{S}_s = \frac{\sum_{i=1}^m (\bar{S}_i N_i)}{\sum_{i=1}^m N_i}$$

где \bar{S}_i — фактическая величина индекса сапробности i -го индикаторного вида; N_i — его популяционная плотность, абсолютная или относительная (доля от общей плотности всех m индикаторных видов в сообществе).

Значение \bar{S}_i рассчитывается с учетом так называемых сапробных валентностей данного индикаторного вида χ -показателей распределения его встречаемости в пяти зонах различной сапробности. В зависимости от частоты встречаемости особей данного вида в данной зоне сапробности, значения сапробной валентности могут варьировать от 0 до 10. Таким образом,

$$\bar{S}_i = 0,1(0 \cdot \chi_{\kappa} + 1 \cdot \chi_{\alpha} + 2 \cdot \chi_{\beta} + 3 \cdot \chi_{\alpha} + 4 \cdot \chi_{\eta}),$$

где 0, 1, 2, 3 и 4 — значения индекса сапробности, соответствующие условиям ксено-, олиго-, β -мезо-, α -мезо- и полисапробности соответственно; χ_{κ} , χ_{α} , χ_{β} , χ_{α} и χ_{η} — сапробные валентности данного индикаторного вида для условий ксено-, олиго-, β -мезо-, α -мезо- и полисапробности соответственно.

Индекс Сладечека, в отличие от индекса Паттле–Бука, дает более точную оценку, так как в расчетах учитывается фактическая величина индекса сапробности каждого из индикаторных видов \bar{S}_i .

Индекс сапробности по Ротшайну в модификации И. К. Тодераша (1984)

$$\bar{S}_R = \frac{\sum_{i=1}^m (\bar{S}_i N_i G_i)}{\sum_{i=1}^m (N_i G_i)},$$

где G_i — так называемый индикаторный вес соответствующего индикаторного вида, отражающий его характерность, приверженность именно к определенным условиям сапробности.

Чем надежнее свидетельствует присутствие данного вида об определенных условиях сапробности, тем выше индикаторный вес данного вида, оцениваемый по 10-балльной системе. Благодаря этому, модифицированный индекс Ротшайна дает еще более надежную количественную оценку сапробности, чем индекс Сладечека и, тем более, чем индекс Паттле–Бука.

Простой пример расчета индексов сапробности для ситуации, когда в зообентосе встречено пять индикаторных видов, приведен в таблице 7. На основе расчета вычислены значения трех альтернативных индексов сапробности (в скобках указаны результаты их интерпретации): $\bar{S}_{PB} = 1,61$ (ближе к β -мезосапробности), $\bar{S}_S = 1,53$ (ближе к β -мезосапробности), $\bar{S}_R = 1,40$ (ближе к олигосапробности).

Результаты расчета показывают, что использование модифицированного индекса Ротшайна позволяет заметно уточнить диагностику степени сапробности и является предпочтительным.

Таблица 7

Пример расчета индексов сапробности

№	Вид	Плотность популяции N, экз/м ²	χ_{κ}	χ_{\circ}	χ_{β}	χ_{α}	χ_{π}	G _i	\check{S}_i
1	<i>Agrion vigor</i>	50	–	9	1	–	–	5	1,1
2	<i>Tanytarsus gregarius</i>	30	2	8	–	–	–	4	0,8
3	<i>Tanytarsus gregarius</i>	90	–	2	6	2	–	3	2,0
4	<i>Hydropsycha sp.</i>	160	1	2	4	3	–	1	1,9
5	<i>Caenis macrura</i>	80	4	4	2	–	–	2	0,8

Биотический индекс Вудивисса введен автором в краткой и в расширенной модификациях (1964, 1977, 1981). Он был разработан для конкретного водотока (краткая модификация известна в литературе также как индекс реки Трент), но широко применяется для оценки качества вод любых малых рек. Основное достоинство индекса Вудивисса заключается в широкой доступности и простоте определения, так как он основан на учете любых представителей крупных, общеизвестных таксономических групп зообентоса (таблица 8):

Таблица 8

Определение биотического индекса Вудивисса

Индикаторная группа	Количество видов	Общее количество присутствующих групп организмов бентоса										
		0-1	2-5	6-10	11-15	16-20	21-25	26-30	31-35	36-40	41-45	
Присутствуют нимфы <i>Plesocoptera</i> (веснянки)	Более 1 вида	-	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
	Только 1 вид	-	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
Присутствуют нимфы <i>Ephemeroptera</i> (поленки)	Более 1 вида	-	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
	Только 1 вид	-	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Присутствуют личинки <i>Trichoptera</i> (ручейники)	Более 1 вида	-	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
	Только 1 вид	4	4	5	6	7	9	9	10	11	12	
Присутствует <i>Gammarus</i> (бокоплав)	Любое	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
	Любое	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Присутствует <i>Asellus</i> («водяной ослик») Присутствуют <i>Oligochaeta</i> , <i>Chironomus</i> (малощетинковые черви, «мотыль»)	Любое	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
	Отсутствуют все перечисленные группы. Могут быть организмы, не требующие растворенного кислорода	0	1	2	-	-	-	-	-	-	-	

Качество воды в водоемах оценивается следующим образом:

Оценка воды	Балл
«Грязная»	<
«Загрязненная»	3–5
«Слабо загрязненная»	6–7
«Чистая»	8–10
«Очень чистая»	>

Основные недостатки индекса следующие:

1. балльная оценка качества воды;
2. искусственность выделенных градаций;
3. территориальная ограниченность применения (в конкретных водотоках структуру индекса приходится корректировать соответственно составу местного бентоса по усмотрению исследователя);
4. учет, в основном, только органического загрязнения.

Последний недостаток характерен для всей действующей нормативно-методической базы биологического мониторинга пресноводных экосистем. Практически все используемые показатели точнее всего отражают степень загрязненности водных объектов органическими веществами, что позволяет судить о развитии процесса эвтрофирования водоемов и водотоков. В первой половине XX в., когда основная антропогенная нагрузка на водные объекты создавалась поступлением органических поллютантов и минеральных солей фосфора и азота, такая система биоиндикации была вполне адекватной. Однако в настоящее время многие водоемы испытывают преимущественно техногенное воздействие, искажающее привычный сценарий эвтрофирования или вызывающее вообще принципиально иную сукцессию гидроекосистем.

Так, при интенсивных техногенных воздействиях эвтрофирование водоемов обычно сочетается с их acidификацией и многокомпонентной токсификацией. Аэробные процессы биологической деструкции органических веществ часто ингибируются вследствие acidоза и интоксикации гидробионтов (особенно при хронических отравлениях металлами и другими техногенными поллютантами метаболического действия). Следовательно, привычные симптомы антропогенной сукцессии (например, развитие гипоксии) подавляются, а могут и вообще не проявляться. Ясно, что в таких условиях

обычные биоиндикационные показатели (БПК, индексы сапробности и Вудивисса и т. д.) становятся непригодными. Это требует разработки и применения новых методов биоиндикации: количественных, высокой достоверности, универсальных, гибко учитывающих специфику современных многофакторных антропогенных воздействий на гидроэкосистемы.

Важную роль играет правильный выбор биоиндикаторов. Большинство гидроэкологов обоснованно считает наиболее перспективным биоиндикатором зообентос. Поскольку седименты накапливаются в бентали, именно там наиболее резко проявляются антропогенные изменения абиотических условий водоема. Кроме того, по сравнению с другими сообществами гидробионтов, зообентос наиболее стабилен в пространстве и времени, поэтому особенно четко отражает и долго хранит следы антропогенных воздействий на конкретные биотопы и водную экосистему в целом. Характеристики планктона эффективны только для оценки краткосрочных изменений условий среды.

Рекомендательный библиографический список

1. *Акимова Т.А.* Экология — Природа — Человек — Техника: Учебник для вузов / Т. А. Акимова, А. П. Кузьмич, В. В. Хаскин. М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2001.

2. *Беккер А.А.* Охрана и контроль загрязнения природной среды / А. А. Беккер, Т. Б. Агаев. Л.: Гидрометеиздат, 1989.

3. *Бринчук М.М.* Экологическое право: Учебник для вузов. М.: Юристъ, 1998.

4. Влияние металлургических производств на лесные экосистемы Кольского полуострова / *Т. В. Черненкова, О. В. Бутусов, В. М. Сычев и др.* СПб: ЦЕПЛ, 1995.

5. *Дикарев В.И.* Методы и средства экологического контроля / В. И. Дикарев, В. А. Рогалев, Г. А. Денисов, Б. В. Койнаш, Е. С. Сенкоков. СПб: Крисмас+, 1999.

6. *Кимстач В.А.* Классификация качества поверхностных вод в странах Европейского экономического сообщества. СПб.: Гидрометеиздат, 1993.

7. *Константинов А.С.* Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1999.

8. Контроль химических и биологических параметров окружающей среды / Под ред. Л. К. Исаева. СПб.: Крисмас+, 1998.

9. *Мазур И.И.* Курс инженерной экологии: Учебник для вузов / И. И. Мазур, О. И. Молдаванов. М.: Высшая школа, 1999.

10. *Муравьев А.Г.* Оценка экологического состояния природно-антропогенного комплекса: Учебно-методическое пособие. СПб.: Крисмас+, 1997.

11. *Степановских А.С.* Охрана окружающей среды: Учебник для вузов. М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2000.

12. Природопользование: Учеб. пособие / Ю. В. Шувалов, А. Л. Губенко, Е. И. Домпальм, А. Н. Маковский, М. А. Пашкевич, Ю. П. Сорокин, В. Ф. Шуйский; Санкт-Петербургский горный ин-т. СПб., 2000.

13. *Татарина Л.Ф.* Экологический практикум для студентов и школьников (биоиндикация загрязненной среды). М.: Аргус, 1997.

14. *Шуйский В.Ф., Максимова Т.В.* и др. Изоболический метод оценки и нормирования многофакторных антропогенных воздей-

ствий на пресноводные экосистемы по состоянию макрозообентоса. СПб., Изд-во МАНЭБ: 2004. 304 с.

15. Жигульский В. А., Шуйский В. Ф., Соловей Н. А., Заблоцкая О. А. Условия экологической безопасности портостроения в Финском заливе. I. Оценка и нормирование воздействия на экосистему // Гидротехника — 2010. — № 3 (20)/2010. — С. 77–80.

Содержание

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1. БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ (БИОСИСТЕМЫ) КАК ОБЪЕКТ МОНИТОРИНГА.....	5
1.1. Уровни (ранги) организации биосистем.....	5
1.2. Методология оценки свойств биосистем: холизм и редукционизм.....	8
1.3. Биосистемы различного ранга как предмет изучения: смена парадигм.....	9
2. ДЕЙСТВИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА БИОСИСТЕМЫ.....	13
2.1. Экологические факторы.....	13
2.2. Влияние лимитирующих факторов на биосистемы.....	16
3. ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О БИОЛОГИЧЕСКОМ МОНИТОРИНГЕ.....	20
3.1. Оценка состояния окружающей среды по абиотическим и биотическим показателям.....	20
3.2. Биологический мониторинг как составляющая экологического мониторинга.....	22
3.3. Биоиндикация и биотестирование.....	28
3.4. Биоиндикация по аккумуляции.....	28
4. БИОИНДИКАТОРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ БИОСИСТЕМ РАЗЛИЧНОГО РАНГА.....	32
4.1. Биоиндикаторные характеристики организмов и суборганизменных структур.....	32
4.2. Биоиндикаторные характеристики популяций, субпопуляционных структур надорганизменных рангов.....	35
4.3. Биоиндикаторные признаки, основанные на учете взаимодействий между популяциями.....	40
4.4. Биоиндикаторные характеристики многовидовых биосистем (сообществ, экосистем).....	43
4.5. Классификационные и ординационные методы изучения сообществ и экосистем.....	51

5. СПЕЦИФИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ БИОИНДИКАЦИИ НАЗЕМНЫХ И ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ.....	56
5.1. Биоиндикация наземных экосистем.....	56
5.2. Биоиндикация водных экосистем.....	58
РЕКОМЕНДАТЕЛЬНЫЙ БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	66

Учебное пособие

ОСНОВЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

Корректор *Д.Л. Вишняцкая*
Оригинал-макет *М.Н. Николаева*
Дизайн обложки *М.Н. Николаева*

Подписано в печать 29.05.2012. Формат 60х90^{1/16}
Бумага офсетная. Печать офсетная
Усл.-печ. л. 4,375. Заказ № 2475
Тираж 300 экз.

Издательство «Нестор-История»
197110 СПб., Петрозаводская ул., д. 7
Тел. (812)235-15-86
e-mail: nestor_historia@list.ru; www.nestorbook.ru

Отпечатано в типографии «Нестор-История»
198095 СПб., ул. Розенштейна, д. 21
Тел. (812)622-01-23