

6. Хачатрян М. Г., Акопян Л. А., Петросян А. Н., Каралова Е. М., Макарян С. Р., Мазакян Ю. А. Цитология, 21, 4, 382, 1979.
7. Хачатрян М. Г. Автореф. канд. дисс., Л., 1986.
8. Mahowald A. P., Cautlon J. H., Edwards M. K., Floyd A. D. Exp. Cell Res., 118, 2, 401, 1979.
9. Mulligan P. K., Rash E. M. Histochemistry, 82, 2, 223, 1985.
10. Spradling A. G. Cell, 27, 2, 193, 1981.
11. Telfer W. T. Adv. Insect Physiol., 11, 2, 223, 1975.
12. Spradling A. G., Mahowald A. P. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 77, 1986, 1980.

Поступило 18.X 1989 г.

Биолог. журн. Армении, № 5 (43), 1990

УДК 574+502.5

АНАЛИЗ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ КОЛОВРАТОК, ОБИТАЮЩИХ ВО МХУ, И ИХ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ К ИЗМЕНЕНИЮ КИСЛОТНОСТИ СРЕДЫ С ПОМОЩЬЮ СТАТИСТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ

А. Е. КУХТА, С. М. СЕМЕНОВ, Г. А. ТОНОЯН*

Лаборатория мониторинга природной среды и климата
АН СССР, Москва, *ЕГУ, каф. высшей математики

Установлено, что данная таксономическая группа может быть удобной моделью для экономического мониторинга.

It is established that this taxonomic group is suitable for ecological monitoring implementation.

It is established that this taxonomic group is suitable for ecological monitoring implementation.

Коловратки—экономический мониторинг.

Коловратки, обитающие во мху, являются для лесных экосистем перспективным объектом экологического мониторинга. По характеру своего местообитания—капельки влаги во мху—они становятся первыми мишенями выпадений загрязняющих веществ на подстилающую поверхность, в том числе, кислотных дождей. Проблема оценки влияния последних на биоту—одна из актуальных задач современной прикладной экологии. Изучение пространственно-временной изменчивости численности популяций коловраток, а также их чувствительности к антропогенным воздействиям требует применения достаточно надежных методов учета численности этих организмов. Малость выборок, обусловленная трудоемкостью процесса учета, и принципиальная дискретность результатов учета препятствует применению традиционных статистических подходов, связанных с нормальным распределением. В настоящей статье построены адекватные статистические модели для оценки численности коловраток, которые применены для исследования их сезонной динамики и чувствительности к закислению среды обитания.

При осуществлении мониторинга экологических последствий атмосферных выпадений для лесных экосистем в настоящее время используются, в частности, эпигейные мхи (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, *Hylacomium splendens* (Heaw) [4]) и обитающие в них организмы, в том числе коловратки (*Philodina cristata* Donner, *Adineta vaga* (Davis) и некоторые другие [2,3].

Материал и методика. Для изучения сезонной динамики численности популяций таких коловраток и их чувствительности к закислению среды обитания нами в течение полевого сезона с мая по сентябрь 1988 г. в подмосковном сосняке-ельнике-зеленомошнике с *Pl. schreberi* в моховом покрове был проведен отбор образцов мха в 15 различных сроках наблюдений. На трех постоянных пробных площадках в каждый из этих сроков отбирали по рандомизированной схеме 2 образца мха (5 см×5 см) в соответствии с принятой методикой [2]. Далее в лабораторных условиях проведен учет численности особей в водных экстрактах этих образцов.

Данный метод учета [3] предложен для целей мониторинга и развития существующих классических методов почвенной зоологии [1] в направлении увеличения оперативности оценки обилия особей.

Результаты и обсуждение. Результаты учета численности в каждый срок наблюдений i в 6 образцах мха $x_1^i, x_2^i, \dots, x_6^i$ — на первой пробной площадке; x_1^i, x_2^i — на второй, x_3^i, x_4^i — на третьей) приведены в табл. 1. Там же приведены средние и среднеквадратичные отклонения:

$$\bar{x}^i = (x_1^i + \dots + x_6^i) / 6; s^i = \{((x_1^i - \bar{x}^i)^2 + \dots + (x_6^i - \bar{x}^i)^2) / 5\}^{1/2}.$$

Поскольку полученные оценки имеют естественную иерархическую организацию «срок наблюдений—площадка—образец», то был проведен дисперсионный анализ массива

$$y_{t,j,z} = x_z^t - \bar{x}^t,$$

где $t=1, \dots, 15$ —номер срока наблюдений; $i=1, 2, 3$ —номер площадки; $j=1, 2$ —номер образца мха. Результаты анализа показали, что существенно большая часть варьирования результатов учета связана изменчивостью полученных оценок от образца к образцу мха; при дальнейшем рассмотрении мы в первом приближении $x_1^i, \dots, x_6^i$ будем в каждый срок наблюдений считать независимыми случайными отклонениями от математического ожидания.

Для описания результатов наблюдений мы будем использовать следующую статистическую модель: в фиксированный срок наблюдений результаты учета численности особей в каждом образце мха подчинены распределению Пуассона $p_n = e^{-a} a^n / n!$, причем от образца к образцу параметр случайно и независимо флуктуирует по логнормальному закону. Полная вероятность обнаружить при анализе образца ровно n особей задается формулой

$$L(n, D, a) = \int_0^\infty \frac{1}{\sqrt{2\pi D}} \cdot e^{-\frac{(\ln a - \mu)^2}{2D}} \cdot \frac{a^n - 1}{n!} \cdot e^{-a} da,$$

Таблица 1. Результаты учета численности коловраток в образцах мха, экз.
(в числителе — *Adineta* sp. в знаменателе — *Philodina* sp.)

№ срока на- блюдений, 1	Месяц	Чис. до	Количество особей, обнаруженных при анализе образцов мха						Среднее, $\bar{x}$	Среднеквад- ратичное откло- нение, S^2
			x_1^1	x_2^1	x_3^1	x_4^1	x_5^1	x_6^1		
1*	5	19	1 61	1 39	1 39	1 39	0 18	1 39	0.83 39.17	0.41 13.60
2	6	2	20 45	0 1	17 49	4 12	17 31	1 6	9.83 24.50	9.11 20.79
3	6	11	7 17	0 1	1 2	4 26	1 2	3 10	2.67 9.67	2.58 10.13
4	6	16	0 —	0 0	2 8	0 1	0 0	0 0	0.33 1.67	0.82 3.14
5	7	1	19 35	0 0	2 2	29 29	35 35	11 11	6.33 21.83	6.86 13.68
6	7	7	1 0	0 5	2 11	0 7	22 24	2 1	5.00 7.83	8.51 8.45
7	7	14	1 15	5 13	1 23	4 12	0 19	2 7	2.17 15.33	1.94 6.53
8	7	21	4 13	1 6	0 3	1 12	0 2	1 0	1.67 6.00	1.86 5.40
9	7	27	0 8	0 103	2 72	0 55	1 31	2 4	0.83 33.50	0.88 38.57
10	8	2	0 3	0 5	0 17	1 88	1 3	0 32	0.53 24.67	0.2 31.01
11	8	13	1 10	0 27	0 12	0 10	3 39	4 43	1.31 23.50	1.75 15.03
12	8	19	0 2	0 11	0 7	1 11	0 18	0 1	0.17 8.83	0.41 5.78
13	8	26	2 34	0 12	0 2	4 48	0 21	0 4	1.00 20.17	1.67 18.03
14	9	1	2 5	0 6	5 15	0 13	2 9	0 15	1.50 36.00	1.97 16.15
15	9	6	0 5	0 13	2 57	3 73	7 25	6 17	0.00 8.33	1.97 24.45

* В этот срок на каждой площадке был взят лишь 1 образец, x_1^1 , x_4^1 и x_6^1 — среднее из оценок для образцов 1, 3 и 5.

где μ зависит от срока наблюдений. D — константа, характеризующая группу изучаемых организмов. Для математического ожидания μ и стандартного отклонения σ этого распределения справедливы следующие соотношения:

$$\mu = \mu \exp(D/2); \sigma^2 = \mu^2 \exp(2D) - \mu \exp(D/2) - \mu^2 \exp(-D/2);$$

$$\sigma = (\mu^2 + \mu^2 (\exp(D) - 1))^{1/2}.$$

Последнее соотношение мы использовали для оценки значения параметра D , а также для проверки адекватности предложенной модели.

На рис. 1 воспроизведена последняя теоретическая зависимость (σ от x) и нанесены экспериментально полученные точки (x^i, σ^i), $i=1, \dots, 15$, приведенные в табл. 1, причем параметр D определялся методом наименьших квадратов. Для *Adineta* sp. получилось $D=0,71$; для *Philodina* sp. $D=0,44$. Как видно на рис. 1, имеется удовлетворительное соответствие теоретических представлений с фактическими данными.

Исходя из полученных оценок параметра D и средних x^i из 6 измерений с помощью специальной программы, реализованной на компьютере РС-АТ на языке ФОРТРАН, мы получили нижнюю и верхнюю дове-

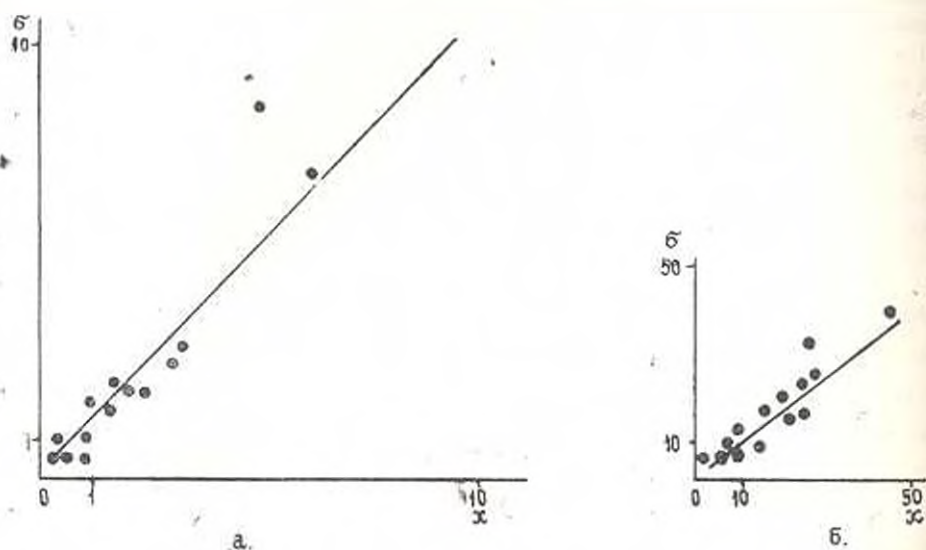


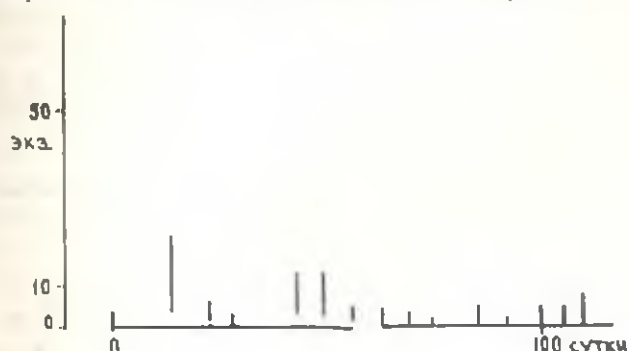
Рис. 1 Экспериментальные данные (●) и теоретическая зависимость (—) стандартного отклонения σ от среднего x по результатам учета для а) *Adineta* sp., б) *Philodina* sp.

рительные границы ($P=0,95$) для истинных значений обилия особей и соответствующие доверительные интервалы ($P=0,9$) для каждого из пятнадцати сроков наблюдений. На рис. 2 приведены эти доверительные интервалы в виде вертикальных отрезков, причем упомянутым нижней и верхней доверительным границам отвечают нижний и верхний концы отрезков соответственно.

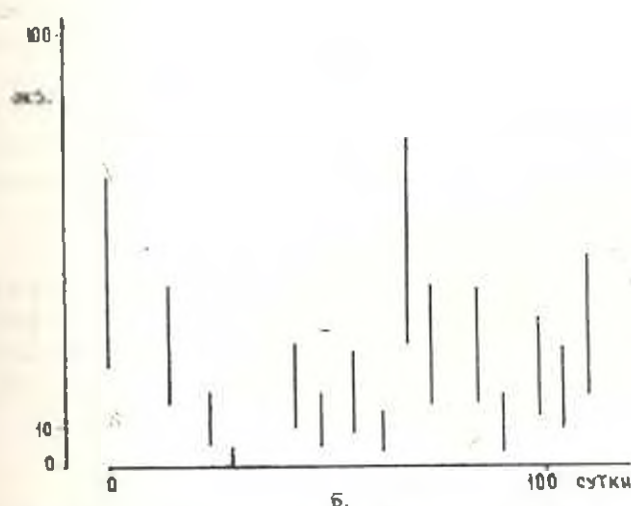
Как можно заметить на рис. 2, *Philodina* sp. всегда доминируют — практически во все сроки наблюдений численность особей этой группы достоверно больше, чем у *Adineta* sp. Движение численности носит колебательный характер. Однако вторая половина сезона — август, сентябрь — характеризуется гораздо большей стабильностью численности обеих групп.

Подход, основанный на статистическом моделировании, позволяет изучить также вопрос о чувствительности обитающих во мху коловерток к закислению среды обитания. Для этого нами был поставлен следующий лабораторный эксперимент. В описанном в начале статьи подмосковном лесу были отобраны по рандомизированной схеме одновременно 3 серии по 4 стандартных образца мха (сухая масса — 100 мг). В образ-

цах 1, 2 и 3 серий был произведен учет общей численности всех видов коловраток по принятой методике [3], причем для экстракции использовали воду (50 мл), подкисленную H_2SO_4 до pH 6,4 и 3 соответственно, что позволило в значительной мере подавить буферную способность мха на время опыта. Затем учтенные особи были возвращены в соответствующие образцы, а последние специальным образом экспонированы



а.



б.

Рис. 2. Сезонная динамика численности (экземпляров в экстракте) популяции коловраток; а) *Adineta* sp., б) *Philodina* sp.; нуль на абсциссе соответствует 19 мая 1988 г.

на 2 недели в условиях умеренного увлажнения упомянутыми растворами с pH 6,4 и 3 соответственно. В конце опыта был опять произведен учет численности особей в каждом из образцов по принятой методике. Результаты приведены в табл. 2.

При обработке данных мы здесь также применили распределение L (μ , D , n), причем оценка дисперсии с помощью описанной ранее процедуры оказалась $D=0,07$. Как видно из табл. 2, в начале опыта все три серии образцов достоверно не отличаются друг от друга, судя по оценкам истинного среднего. Однако в конце опыта вторая серия (pH 4) не отличалась от первой (pH 6), а третья (pH 3) отличалась с достоверностью $P=0,9$.

Таблица 2. Результаты учета численности коловраток в ходе эксперимента (в числителе—в начале опыта, в знаменателе—в конце), экз

№ серии образцов	рН раствора	Номер образца мл				Доверительный интервал (P = 0,9) для среднего	
		1	2	3	4		
1	6	8	5	10	2	4,50	10,50
		6	1	2	5	2,50	7,00
2	4	7	3	17	11	5,75	12,50
		2	2	3	6	1,75	5,75
3	3	14	12	6	14	8,00	16,50
		1	2	0	1	0,25	2,50

Таблица 3. Результаты пологого учета особей (суммарно по параллельным опытам)

Время ис- позиции	рН	Количество особей	
		исходные	активных в конце опыта
2	3	5	0
2	3	15	1
2	4	9	4
2	7	19	10
2	8	6	3
2	9	2	2
24	3	13	2
24	4	7	7
24	8	15	2
24	9	16	15

Если для выживаемости особей за 2 недели использовать несмещенную оценку $S = FIN / (IN - 1)$, где FIN и IN —результаты учета особей в конце и в начале опыта соответственно, то сравнение средних S по сериям по критерию Стьюдента также подтверждает последний вывод.

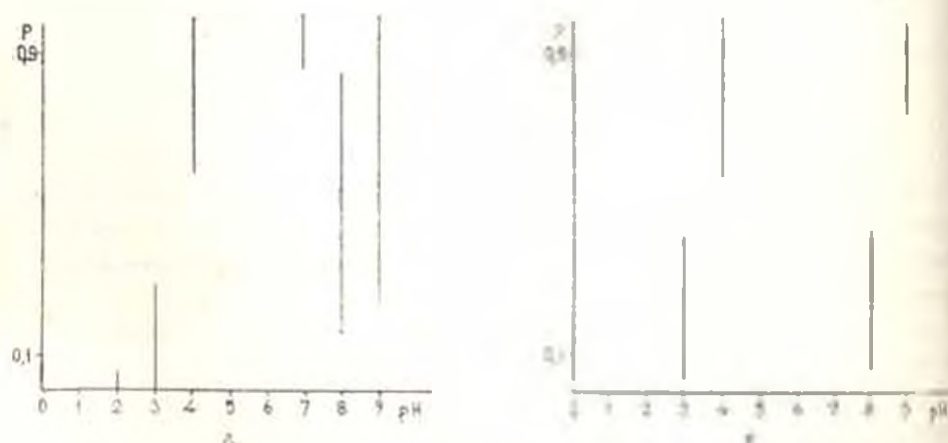


Рис. 3. Вероятность p сохранения особи *Ph. cristata* в исходном, активном состоянии: а) за 2 нед; б) за 24 нед соответственно при различном рН раствора.

Для уточнения полученного результата были проведены дополнительные лабораторные эксперименты с *Ph. cristata*, помещенные непосредственно в растворы с различной кислотностью на 2 и 24 часа. В емкости с раствором помещали известное количество особей, а в конце опыта фиксировали количество особей, находящихся в нормальном состоянии, и количество особей, находящихся в аномальном состоянии (погибшие или пассивные). Результаты опыта сведены в табл. 3.

На рис. 3 воспроизведены доверительные интервалы ($p=0,9$) для значения p —вероятности для особи остаться в активном состоянии за 2 (рис. 3а) и 24 (рис. 3б) часа соответственно, причем нижние и верхние концы вертикальных отрезков (доверительных интервалов) суть нижние и верхние доверительные ($p=0,95$) границы для p соответственно. Данные, представленные на рис. 3, указывают на наличие эффекта за 2 ч опыта при понижении pH от 4 до 3, а также при повышении ее от 7 до 8. При этом за время экзозиции 24 ч первый эффект сохраняется; дополнительно появляются достоверные различия при pH 8 и 9, при pH 8—резкий негативный эффект.

Таким образом, построенные статистические модели для численности особей коловраток позволили при малых выборках получить достаточно надежные оценки их истинного обилия.

Сезонные изменения численности популяций коловраток носят колебательный характер, при этом в августе—сентябре уровень численности наиболее стабилен, что позволяет рекомендовать проведение в этот период мониторинга.

Эксперименты с коловратками в образцах мха в лабораторных условиях в течение 14 дней показали наличие достоверного негативного эффекта при понижении pH от 4 до 3. Дополнительные эксперименты в растворах с *Ph. cristata* подтвердили этот вывод, а также обнаружили негативный эффект при увеличении pH от 7 до 8.

Таким образом, коловратки, обитающие во мху, могут быть перспективны для мониторинга экологических последствий кислотных выпадений и антропогенного загрязнения среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Качественные методы оценки экологии (ред. Гиларов М. С., Стриганов Б. Р.). М., 1987.
2. Кузьм. А. Е. В кн. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 10, Л., 1988.
3. Кузьм. А. Е. В кн. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 11, Л., 1989.
4. Survey of atmospheric heavy metal deposition. Report prepared for The Steering Body for Environmental Monitoring, The Nordic Council of Ministers, 44, 1985.

Поступило 28.IX 1989 г.