УДК 574.587(282.471.45)

ПОПУЛЯЦИИ ИСООБЩЕСТВА ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ (НА ПРИМЕРЕ МАКРОЗООБЕНТОСА СОЛЕНЫХ РЕК БАССЕЙНА ОЗ. ЭЛЬТОН): СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

© 2016

Головатюк Лариса Владимировна, кандидат биологический наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии малых рек
Зинченко Татьяна Дмитриевна, доктор биологических наук, профессор, зав. лабораторией экологии малых рек.
Шитиков Владимир Кириллович, доктор биологических наук.
Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти (Россия)

Аннотация. В работе приводятся отдельные примеры статистического анализа гидробиологических сообществ на примере исследованных высокоминерализованных рек бассейна оз. Эльтон (Юг России, Волгоградская область). Показано, что общая методика анализа планктонных и донных сообществ должна соответствовать степени сложности изучаемого объекта. Для реализации этого должен использоваться соответствующий развитый математический аппарат обработки многомерных наблюдений и планирования эксперимента, не ограничивающийся проверкой частных локальных гипотез о роли того или иного воздействия. Делается вывод о том, что получение достоверных выводов по результатам гидробиологического мониторинга не сводится лишь к формально-математической обработке данных, но предполагает также углубленный анализ наблюдаемых явлений, учет экологического смысла как статистического смещения каждого показателя, так и всего комплекса структурно-функциональных изменений. Многолетние исследования популяций разных видов в исследованных реках Волжского бассейна свидетельствуют о существенной специфичности реакции разных групп гидробионтов на пространственную неоднородность вообще и влияние конкретных внешних факторов, в частности, что делает необходимым использование дифференцированного подхода к оценке популяционной плотности с позиций экологической роли каждого ценоза в сообществе. Для статистической обработки использованы пробы макрозообентоса, взятые в августе 2006–2013 гг. (107 проб, 25 станций) с анализом массовых 43 видов и 16 измеренных факторов среды, включая: pH, придонную температуру воды, биогенные компоненты, ионы металлов, общую минерализацию и др.

Ключевые слова: гидроэкосистемы, бассейн оз. Эльтон, популяция, сообщество, статистический анализ.

POPULATIONS AND COMMUNITIES OF WATER ECOSYSTEMS (ON THE EXAMPLE OF MACROZOOBENTHOS IN SALINE RIVERS IN THE BASIN OF LAKE ELTON): STATISTICAL ANALYSIS

© 2016

Golovatyuk Larisa Vladimirovna, candidate of biological sciences, senior researcher of the laboratory of small rivers.
Zinchenko Taniana Dmitrievna, doctor of biological sciences, head of the laboratory of small rivers.
Shitikov Vladimir Kirillovich, doctor of biological sciences.
Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Science, Togliatti (Russia)

Abstract. The paper presents some examples of statistical analysis of hydrobiological communities studied by the example of highly mineralized rivers in the basin of Lake Elton (South Russia, Volgograd region). It is shown that the general method of analysis of plankton and benthic communities must comply with the degree of complexity of the studied object. To realize this one should use the appropriate mathematical apparatus developed by processing multi-dimensional observation and experiment design, not limited to a review of private local hypotheses about the role of this or that action. Drawing valid conclusions on the results of hydro-biological monitoring is not limited to formal mathematical data processing, but also includes in-depth analysis of the observed phenomena, taking into account the ecological meaning as statistical bias of each indicator, and the whole complex of structural and functional changes. Long-term studies of populations of different species in the researched rivers of the Volga basin show significant specificity of the reaction of different groups of aquatic organisms to the spatial heterogeneity in general as well as the impact of certain external factors. It brings us to the necessity to use a differentiated approach to the assessment of population density from the standpoint of the ecological role of each cenosis community. For statistical analysis we used macrozoobenthos samples taken in August 2006–2013 (107 samples, 25 stations) analyzing 43 mass species and 16 types of measured environmental factors, including pH, bottom water temperature, biogenic components, metal ions, total mineralization etc.

Key words: hydroecosystems, Lake Elton basin, population, communities, statistical analysis

Постановка проблемы в общем виде. Сообщества соленых рек аридной зоны Юга России остаются до сих пор наименее изученными экологическими комплексами. Вместе с тем район Приэльтонья – это специфическая область с крайне нестабильными гидрофизическими условиями и выраженным градиентом солености [1, 2].

Мелководные соленые реки могут рассматриваться как динамические системы взаимодействующих между собой планктонных и донных сообществ. Пространственное распределение сообществ разных жизненных форм демонстрирует большое разнообразие структурных вариантов одного сообщества, что дает богатый материал для его анализа: появляется исключительная возможность сравнивать локальные варианты сообществ под влиянием разных комбинаций факторов, солевого градиента и значительной вариабельности среды обитания в целом.

Одной из задач гидроэкологии является исследование структуры взаимодействующих популяций, совместно распределенных в пространстве и времени и находящихся под воздействием изменяющихся факторов окружающей среды. Традиционно биотическая составляющая гидроэкосистем изучается на уровне таксоценозов - совокупностей организмов, составляющих сообщество и объединяемых по принадлежности к некоторому таксономическому рангу (тип, класс семейство, род, вид). В соответствии с экосистемной концепцией многолетние исследования обычно подчиняются главной цели – оценке состояния экосистемы и условий гомеостаза ее основных биотических компонентов (популяций и биоценозов), а также определению роли отдельных видов с учетом всего комплекса трофических, конкурентных и других взаимоотношений на всех структурно-функциональных уровнях [3].

Популяцию можно охарактеризовать как группу организмов одного вида, которая представляет собой устойчивую целостность и входит в состав экосистемы как один из ее структурных элементов. Тогда сообщество определяется как комплекс большого числа взаимосвязанных популяций разных видов, которые обладают способностью к саморегуляции и самовоспроизведе-

нию и локализуются на участке с более или менее однородными параметрами абиотической среды. В табл.1 приводится таксономический состав макрозообентоса в пяти соленых реках, впадающих в оз.Эльтон, где очевидна приуроченность видов к определенной солености.

Уровень минерализации, который обеспечивает видам устойчивое обитание в соленых реках находится в диапазоне от 4.0 до 41.4 г/л. Однако отдельные виды (*Artemia salina*, *C. salinophilus*, *Ephydra* sp.) встречаются и при минерализации более 100 г/л. Достоверное линейное снижение числа видов бентоса регистрируется при солености выше 14 г/л. Целостность популяции проявляется в ёе внешних отношениях к ресурсам или другим видам сообщества.

Для статистического анализа важно помнить, что целостность популяции определяется протяженностью в пространстве, длительностью существования во времени, генетической общностью и функциональным единством. «Популяция иначе может быть определена как группа особей, вероятность скрещивания которых друг с другом велика...» [4].

Таблица 1 - Таксономический состав, частота встречаемости (для каждой реки в %) и экологические группы макрозообентоса (ER – эвригалинные, GF – галофильные, GB – галобионты, GL – галоксены, EF – эфемерные) в соленых реках Приэльтонья (n=238)

Код	Таксон	Река					
		Х** n=68	Л n=44	БС n=59	Ч n=39	С n=28	Экологическая группа
	Oligochaeta	3	4	5	6	7	8
OlEnh.a	*Enchytraeus albidus* Henle, 1837*	1.5	–	–	–	–	ER, EF
OlEnh.i	*Enchytraeus issykkulensis* Hrabě, 1935*	3.0	–	–	7.5	–	GF, GL
OlHen.s	*Henlea stolli* Bretscher, 1900*	–	–	–	2.5	–	ER, EF
OlHom.n	*Homochaeta naidina* Bretscher, 1896*	–	4.7	–	–	–	ER, EF
OlLim.c	*Limnodrilus claparedeanus* Ratzel, 1868*	–	2.3	–	–	–	ER, EF
OlLim.g	*Limnodrilus grandisetosus* Nomura, 1932*	–	4.7	–	–	–	ER, EF
OlLim.h	*Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862*	9.1	4.7	7.7	–	–	ER, GL
OlLim.p	*Limnodrilus profundicola* (Verril, 1871)*	1.5	9.3	19.2	–	–	ER
OlLim.s	*Limnodrilus* sp.	1.5	9.3	–	–	–	ER
OlLim.u	*Limnodrilus udekemianus* Claparède, 1862	–	9.3	–	–	–	ER
OlLid.d	*Limnodriloides dnieprobugensis* Jaroschenko 1948*	–	–	3.8	–	–	ER, EF
OlLum.l	*Lumbriculus lineatus* (Müller, 1771)	–	–	1.9	–	–	ER, EF
OlNai.c	*Nais communis* Piguet, 1906*	9.1	7.0	1.9	–	–	ER
OlNai.e	*Nais elinguis* Müller, 1773*	10.6	2.3	17.3	–	–	ER
OlNai.p	*Nais pseudoobtusa* Piguet, 1906*	–	7.0	–	–	–	ER, EF
OlPar.s	*Paranais simplex* Hrabe, 1936*	12.1	21.0	32.7	7.5	7.7	GF, ER,
OlPot.b	*Potamothrix bedoti* (Piguet, 1913)*	1.5	–	–	–	–	ER, EF
OlUnc.u	*Uncinais uncinata* (Oersted, 1842)*	6.1	9.3	–	–	–	ER, GL
	Malacostraca						
AmGam.l	*Gammarus* (*R.*) *lacustris*Sars, 1863	9.1	20.9	44.2	–	–	ER
	Branchiopoda	–	–	–	–	–	
BrArt.s	*Artemia salina*(Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	1.5	GB
	Insecta	–	–	–	–	–	
	Odonata	–	–	–	–	–	
OdAes.s	*Aeschna* sp.	1.5	–	–	–	–	ER
OdIsc.e	*Ischnura elegans* (Vander Linden, 1820)*	6.1	2.3	3.8	–	–	ER
OdSym.p	*Sympetrum* sp.	–	2.3	1.9	–	–	ER
	Heteroptera	–	–	–	–	–	
HeCal.g	*Callicorixa gebleri* (Fieber, 1848)*	–	2.3	–	–	–	ER, EF
HePar.c	*Paracorixa concinna* (Fieber, 1848)*	–	–	17.3	–	–	ER
HeSig.n	*Sigara nigrolineata* (Fieber, 1848)*	–	–	–	5	–	GB, EF
HeSig.a	*Sigara assimilis* (Fieber, 1848)*	–	–	–	22.5	3.8	GF GB
HeSig.l	*Sigara lateralis* (Leach, 1817)*	–	7.0	17.3	–	3.8	ER,GF
HeSig.p	*Sigara* sp.	10.6	21.0	1.9	10	15.4	ER, GF
	Coleoptera	–	–	–	–	–	
CoAnc.p	*Anacaena* sp.	–	2.3	–	–	–	ER EF
CoBer.b	*Berosus bispina* Reiche, Saulcy, 1856*	–	2.3	–	20	3.8	ER GF
CoBer.f	*Berosus fulvus* Kuwert, 1888*	–	7.0	9.6	5	19.2	ER GF
CoBer.r	*Berosus* (*Enopluruz*) *frontifoveatus* Kuwert 1888*	–	–	–	5	–	GF EF
CoBer.p	*Berosus* sp.	13.6	4.7	7.7	7.5	–	ER GF
CoCym.m	*Cymbiodyta marginella* (Fabricius, 1792)*	–	–	1.9	–	–	ER EF
CoDon.p	*Donacia* sp.	1.5	–	–	–		ER EF
CoEnh.q	*Enochrus quadripunctatus* (Herbst, 1797)*	1.5	4.7	11.5	15	–	ER GF
CoEnh.f	*Enochrus* (*Lumetus*) *fuscipennis* (Thomson, 1884)*	–	–	1.9	–	–	ER EF
CoEnh.p	*Enochrus* sp.	–	4.7	11.5	2.5	19.2	ER GF
CoHel.o	*Helochares* (*Helochares*) *obscurus* (Müller, 1776)*	1.5	–	–	2.5	–	ER GL
CoHyr.f	*Hydrobius fuscipes* Leach, 1815*	–	–	3.8	–	–	ER EF
CoHyg.e	*Hygrotus enneagrammus* (Ahrens, 1833)*	1.5	9.3	26.9	10	11.5	ER GF
CoHyg.f	*Hygrotus* (*Coelambus*) *flaviventris* (Motschulsky 1860)*	–	–	1.9	–	–	ER EF
CoOch.m	*Ochthebius* (*Ochthebius*) *marinus* (Paykull, 1798)*	–	4.7	1.9	–	–	ER
CoOch.p	*Ochthebius* sp.	–	–	1.9	2.5	–	ER GF
CoPar.a	*Paracymus aeneus* (Germar, 1824)*	4.5	4.7	3.8	–	7.7	ER GF
CoPel.c	*Peltodytes caesus* (Duftschmid 1805)*	–	–	3.8	–	–	ER, EF
	Diptera						
	Psychodidae						
PsPsy.p	*Psychoda* sp.	1.5	7.0	9.6	–	3.8	ER GF
	Culicidae						
CuAed.p	*Aedes* sp.	–	–	1.9	2.5	3.8	ER GF
CuCux.p	*Culex* sp.	–	4.7	9.6	–	11.5	ER GF
	Ceratopogonidae						
CeCul.s	*Culicoides* (*Monoculicoides*) *riethi* Kieffer, 1914*	42.4	44.2	46.2	5	3.8	ER GF
CeDas.p	*Dasyhelea* sp.	–	4.7	5.8	–	–	ER
CeMal.p	*Mallochohelea* sp.	1.5	2.3	1.9	–	–	ER
CePal.p	*Palpomyia schmidti* Goetghebuer, 1934*	6.1	4.7	9.6	82.5	73.1	ER, GB
CeSph.p	*Sphaeromias miricornis* (Kieffer, 1919)*	–	7.0	21.2	–	–	ER
	Chironomidae	–	–	–	–	–	–
ChCor.p	*Corynoneura* sp.		4.7	–	–	–	ER
ChCri.c	*Cricotopus* (*C.*) *caducus* Hirvenoja, 1973*	3.0	–	–	–	–	ER EF
ChCri.o	*Cricotopus* (*C.*) *ornatus* (Meigen, 1818)*	–	–	51.9	–	–	GL ER
ChCri.f	*Cricotopus salinophilus* Zinchenko, Makarchenko et Makarchenko, 2009*	53.0	67.4	34.6	97.5	96.2	ER GF
ChCri.s	*Cricotopus gr. sylvestris*	31.8	32.6	23.1	–	–	ER
ChCri.p	*Cricotopus* sp.	15.2	14.0	7.7	–	–	ER
ChGly.g	*Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818)*	–	4.7	–	–	–	ER EF
ChGly.p	*Glyptotendipes paripes* (Edwards, 1929)*	3.0	7.0	1.9	–	–	ER
ChGly.s	*Glyptotendipes salinus* Michailova, 1987*	34.8	32.6	40.4	–	3.8	ER GF
ChChi.a	*Chironomus aprilinus* Meigen, 1838*	34.8	34.9	21.2	–	–	ER
ChChi.p	*Chironomus gr. plumosus*	12.1	16.3	7.7	–	–	ER
ChChi.s	*Chironomus salinarius* Kieffer 1915*	48.5	55.8	30.8	40	30.8	ER, GF
ChCld.l	*Cladopelma gr. lateralis*	4.5	4.7	–	–	–	ER
ChCld.m	*Cladotanytarsus gr. mancus*	4.5	–	1.9	–	–	ER
ChDic.n	*Dicrotendipes notatus* (Meigen, 1818)*	3.0	–	–	–	–	ER EF
ChMch.d	*Microchironomus deribae* (Freeman, 1957)*	25.8	27.9	40.4	–	–	ER
ChPtt.i	*Paratanytarsus inopertus* (Walker, 1856)*	3.0	4.7	–	–	–	ER
ChPtt.p	*Paratanytarsus* sp.	–	9.3	–	–	–	ER
ChPas.p	*Parasmittia* sp.	–	2.3	–	–	–	ER EF
ChPol.n	*Polypedilum* (*P*) *nubeculosum* (Meigen 1804	–	2.3	–	–	–	ER
ChPrc.p	*Procladius* sp.	–	4.7	–	–	–	ER
ChPse.p	*Psectrocladius* sp.	1.5	–	–	–	–	ER
ChTan.p	*Tanypus punctipennis* Meigen, 1818*	–	4.7	–	–	–	ER
ChTar.k	*Tanytarsus kharaensis* Zorina et Zinchenko, 2009*	33.3	7.0	46.2	–	–	ER, GL
ChTar.p	*Tanytarsus* sp.	1.5	4.7	–	–	–	ER
	Stratiomyidae						
StNem.p	*Nemotelus* sp.	3.0	7.0	1.9	7.5	–	ER GF
StOdn.s	*Odontomyia* sp.	1.5	11.6	1.9	12.5	15.4	ER GF
StStr.p	*Stratiomys* sp.	1.5	–	–	2.5	3.8	ER GF
	Tabanidae						
TaTab.p	*Tabanus* sp.	3.0	–	–		–	ER
	Dolichopodidae						
Dl	*Dolichopodidae* gen. sp.	3.0	–	5.8	–	–	ER
	Ephydridae						
EbEdr.p	*Ephydra* sp.	12.1	25.6	23.1	30	50	ER GF
EbPar.p	*Parydra* sp.	–	2.3	–	–	–	ER EF
	Muscidae						
MuLis.p	*Lispe* sp.	3.0	–	1.9	2.5	–	ER GF
	Arachnida						
Ar	*Aranei* gen. sp.	–	–	3.8	–	–	ER
HcHyp.f	*Hydryphantes* (P.) *flexuosus* Koenike, 1885	–	–	1.9	–	–	ER
HcHyp.o	*Hydryphantes octoporus* (P.) Koenike,1896	–	–	1.9	–	–	ER

*Примечание. *новые для региона; «–» отсутствие таксонов; **Х – Хара, Л – Ланцуг, БС – Большая Саморода, С – Солянка, Ч – Чернавка (апрель-сентябрь 2006-2013 гг.).*

Популяциям, как совокупностям организмов, характерны такие статистические параметры, как мгновенная и динамическая численность, распределение в пространстве, рождаемость, смертность, половая, возрастная, хорологическая и другие структуры. В общем виде обилие популяции в некоторый момент времени (N_{i+1}) будет величиной производной от исходной численности (N_i), числа рожденных (R) и умерших (D) особей, а также числа особей иммигрантов (I) и эмигрантов (E): $N_{i+1} = N_i + R - D + I - E$. Наиболее универсальный и информативный показатель - плотность популяции, выраженная в биомассе или числе особей на единицу объема или площади (г/м^3, г/м^2, экз./м^3, экз./м^2 и т.п.).

Мгновенная и точечная оценка плотности может производиться методами подсчета на основе сравнительно небольших выборок образцов, взятых в установленных участках водоемов. Адекватная оценка стационарных и динамических параметров популяций зависят как от полноты охвата пространственно-временных условий функционирования сообществ, частоты отбора проб, так и от корректности последующей математической обработки. Все это является непростой задачей, т.к., например, в популяциях с синхронным развитием особей характер изменений численности и биомассы резко отличается во времени и пространстве; возможны «вспышки», т.е. массовое развитие одного вида, и другие малообъяснимые стохастические флуктуации, что характерно для соленых рек в условиях динамичности факторов воздействия и градиенте минерализации. Выявленный нами массовый вылет имаго нового для науки вида двукрылых из семейства Chironomidae *Tanytarsus kharaensis* в соленой реке Хара с единовременной численностью личинок в бентосе более 50 тыс. экз./м^2, может служить примером реактивации, объясняемой адаптационными популяционными особенностями вида в условиях динамичности внешних факторов воздействия на популяции и сообщества, обитающие в соленых реках аридного региона Приэльтонья.

Известно, что характерной особенностью организа-

ции сообществ является мозаичность, а чаще и «пятнистость» их распределения. Поэтому пространственное распределение является, вероятно, наименее определенной из количественных характеристик популяций гидробионтов.

Если допустить совмещение границ ареала с бассейном водотока, то в пределах этого пространства «степень благоприятности» условий для любой популяции окажется неоднозначной. В этой связи разработка математических моделей, описывающих пространственную и временную изменчивость популяционной плотности или оценивающих направления перераспределения и миграций гидробионтов, имеет не только теоретическое, но и практическое значение, обеспечивая, например, при анализе динамики чужеродных видов экономически эффективную их продуктивность, рациональное использование водных ресурсов.

Комбинации видов, совместно обитающих в одних биотопах, зачастую определяются не только очевидными трофодинамическими отношениями в сообществе. П. Джиллер [5, с. 29] отмечал «существование различных типов местообитаний, которые можно сгруппировать в биомы, подразумевает некую форму конвергенции сообществ». Отмечаемые ассоциации совместно обитающих видов зачастую относятся к разным жизненным формам (зоопланктон, мейобентос, макрозообентос, перифитон и др.) и определяются не только трофическими отношениями в сообществе, но адаптационным характером обитания в микробиотопах, основанных на мутуализме, комменсализме или иных формах протокооперации.

Например, в гипергалинных реках выделяются консорции, т.е. эволюционно сложившиеся совокупности популяций, которые на некоторых фазах жизненного цикла, находятся в тесных контактных отношениях и взаимно зависят друг от друга через эндобионтную, эпибионтную и экзобионтную формы жизни [6]. Это позволяет сообществам гидробионтов совместно адаптироваться к специфическим экстремальным условиям обитания. Статистически это выражается в том, что экологические ниши групп видов, имеющих сходные диапазоны толерантности к внешним факторам, но принадлежащих к разным жизненным формам, в значительной степени перекрываются. Так при попарном сравнении матриц дистанций между изучаемыми биотопами, сформированных по видовому составу макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона, мы получили статистически значимые коэффициенты матричной корреляции Мантеля между этими жизненными формами $R^2 = 0.47$, 0.64 [7].

Формирование целей статьи. Несмотря на отдельные удачные попытки моделирования водных экосистем [8, 9], практическое решение задачи совместного учета воздействия факторов внешней среды и внутриценотических отношений, к сожалению, пока не находит своего воплощения. Принятие гипотезы простой аддитивности свойств природного сообщества и полное игнорирование эффектов межпопуляционных взаимодействий приводят к сомнительным суждениям относительно роли отдельных экологических факторов в функционировании таксоценозов и одночленным уравнениям, имеющим весьма ограниченную научную и практическую ценность [10]. С другой стороны, игнорирование параметров окружающей среды при моделировании внутренних закономерностей отношений между популяциями также не соответствуют объективным законам теоретической биологии и такие модели практически плохо обобщены (Lotka, 1925; Volterra, 1931; Gause, 1934 – цит. по [11]).

Было бы бессмысленным проводить статистический анализ влияния факторов на каждый вид, записывая тысячи уравнений такой связи. Матрицы только парного взаимодействия видов должны состоять из множества коэффициентов, которые нужно обосновать экспериментально или расчетным путем. Выходов из этого «проклятия размерности» немного: а) сосредоточиться на изучении доминирующих таксонов; б) провести скрининг информативных видов-индикаторов; в) создать систему анализа водных экосистем с использованием унифицированных методов. Однако ориентация только на учет крупных таксономических групп не дает понимания истинных процессов, происходящих в экосистеме [12, 13, 14, 15, 16].

Многолетние исследования сообществ разного типа убеждают нас в необходимости использовать дифференцированный подход к оценке популяционной плотности с позиций экологической роли каждого таксоценоза в сообществе. Здесь главенствует принцип «песочных часов», согласно которому в каждой экосистеме можно выделить «ключевой» (не обязательно доминирующий) компонент и взаимозаменяемые группы. Любое изменение численности ключевой группы приводит к резкому сдвигу метаболизма всей экосистемы. При этом широкая вариабельность плотности части взаимозаменяемых популяций может не оказывать существенного влияния на функционирование сообщества в целом.

Изложение основного материала исследования. Градиенты пространственно-временной изменчивости видовой структуры водных сообществ, как правило, выражаются через некоторую последовательность смены экоморф, каждая из которых представляет собой совокупность популяций определенных видов и их ценозов. В общем случае, когда требуется рассмотреть влияние многих факторов на изменение видового состава, причем некоторые из них могут быть зависимыми друг от друга, наиболее эффективно использование методов многомерной ординации [14]. Такие алгоритмы прямой ординации как канонический анализ соответствий (Canonical Correspondence Analysis, CCA) или неметрическое многомерное шкалирование (Nonmetric Multidimensional scaling, NMDS) позволяют оптимально проецировать на плоскость («триплот») одновременно векторы гидрохимических параметров и координаты точек, соответствующих станциям наблюдения и показателям обилия видов.

Ниже представлен пример ординационного анализа многолетних данных исследований (2006–2014 гг.) 7 соленых рек Приэльтонья [1]. Для статистической обработки использованы пробы макрозообентоса, взятые в августе (107 проб, 25 станций) с анализом 43 видов и 16 измеренных факторов среды, включая: pH, придонную температуру воды, биогенные компоненты, ионы металлов, общую минерализацию и др.

Многомерный ординационный анализ проводили методом неметрического шкалирования, выполняющего оптимальное проецирование матрицы гидробиологической съемки на плоскость с координатными осями $NMDS_1$–$NMDS_2$ – (рис. 1). Этот метод обеспечивает минимально возможные искажения взаимной упорядоченности видов, представленных матрицей расстояний **D** и не требует от исходных данных априорных предположений о характере статистического распределения.

В составе ординационных процедур NMDS пакета vegan статистической среды R [17] предусматривается выполнение следующих действий:

оценивается наилучшая мера дистанции и рассчитываются расстояния d_{ij} (в нашем случае – по Брею-Кёртису) между каждой парой станций из 25 в пространстве 43-х видов;

формируется обобщенная диаграмма в пространстве двух шкал, на которую проецируются местообитания таким образом, чтобы расстояния между парами точек были бы тесно связаны с их экологическим подобием (на рис. 1 не показаны);

оцениваются координаты точек каждого вида, которые помещаются в центры тяжести распределения их популяционной плотности относительно местообитаний;

вычисляются корреляционные зависимости между осями ординации и каждым фактором окружающей среды; из центра координат стрелками проводятся допол-

нительные оси физических градиентов.

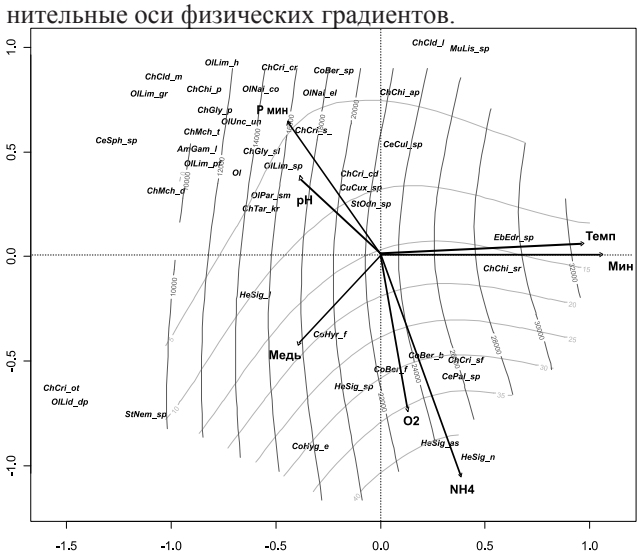

Рис. 1. Ординационная диаграмма NMDS видового состава макрозообентоса соленых рек на 25 станциях; стрелками и изономами показано влияние факторов среды: минерализация (Мин, изономы темно-серого цвета), содержание в воде аммонийного азота (NH4, изономы серого цвета), минерального фосфора (Р мин), меди и растворенного кислорода, температуры и pH в придонном слое.

Ориентация осей градиентов зависит от силы связи факторов среды с каждой из двух шкал, а длина – от величины квадрата коэффициента корреляции. На рис. 1 показаны только 7 параметров из 16, которые оказались статистически значимыми при $p < 0.05$.

Косинус угла между стрелкой, исходящей из начала координат к проекции вида, и стрелкой фактора среды равен коэффициенту корреляции между ними, который может принимать как положительное, так и отрицательное значение. Для более наглядной оценки положения экологического оптимума вида относительно анализируемого физического фактора может быть выполнено автоматическое кусочно-линейное сглаживание результатов моделирования и построение изоном поверхности распределения ведущих факторов в пространстве ординационных осей. На рис. 1 эта операция была выполнена для общей минерализации и содержания аммонийного азота.

Все множество видов, представленное на рис. 2, можно разделить на несколько групп. Так, в верхнем левом квадранте располагаются в основном эврибионтные виды хирономид *Chironomus plumosus* (ChChi.p), *Microchironomus deribae* (ChMch.d), *Tanytarsus kharaensis* ChTar.kr) и олигохет *Nais elinguis* (OlNai.el) и др., обитающие при относительно низкой минерализации в условиях дефицита кислорода, но с высокой концентрацией минерального фосфора. В правой верхней части диаграммы располагаются более толерантные к солености виды *Ephydra* sp. (EbEdr.sp), *Chironomus aprilinus* (ChChi.ap) и *Dasyhelea* sp. (CeDas.sp). В нижнем правом квадранте локализованы галофильные виды *Chironomus salinarius* (ChChi.sr) *Cricotopus salinophilus* (ChCri.sf), *Sigara assimilis* (HeSig_as), *Sigara nigrolineata* (HeSig_n), *Berosus bispina* (CoBer_b), *Palpomyia* sp. (CePal_sp), обитающие на биотопах с высоким содержанием растворенного кислорода и аммонийного азота.

Ординация дает общую картину дифференциации видов, но более информативной альтернативой точечным проекциям является построение кривых распределения частот встречаемости каждого *i*-го вида по шкале анализируемого фактора среды в ходе одномерного *прямого градиентного анализа.* Аппроксимация вероятности отклика с помощью обобщенных аддитивных моделей [2] позволяет уточнить положение экологического оптимума и оценить ширину толерантных интервалов. На рис. 2 показано, как, в зависимости от экологических особенностей видов, меняется характер распределения популяционной плотности по шкале минерализации. Эти функции могут принимать форму асимметричной гауссианы с различной шириной охвата, либо кривых с неопределенным экологическим оптимумом.

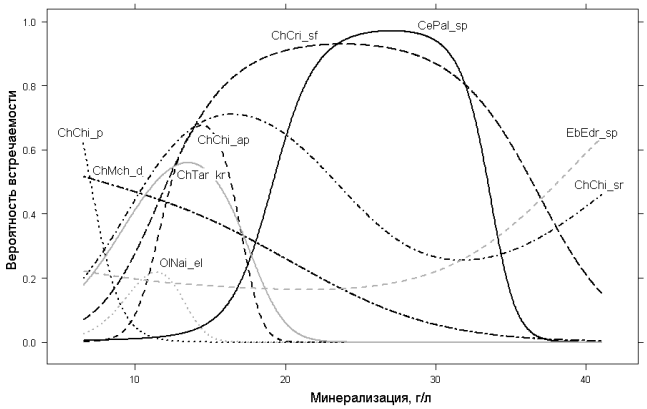

Рис. 2. Кривые распределения частот встречаемости 9 видов макрозообентоса в зависимости от минерализации (г/л), полученные по данным 107 проб из соленых рек с использованием аддитивных моделей логит-регрессии

Заключение. Общая методика анализа биотических сообществ должна соответствовать степени сложности изучаемого объекта. Для реализации этого должен использоваться соответствующий математический аппарат обработки многомерных данных и планирования эксперимента, не ограничивающийся проверкой локальных гипотез. Несомненно, что получение достоверных выводов по результатам исследований не сводится лишь к формально-математической обработке данных, но предполагает углубленный анализ воздействия факторов с учетом экологических характеристик в плане статистической оценки «дрейфа» каждого показателя и комплекса структурно-функциональных изменений.

Многолетние исследования популяций разных видов в донных и планктонных сообществах в водоемах Волжского бассейна свидетельствуют о существенной специфичности реакции разных групп гидробионтов на влияние конкретных внешних факторов, что делает необходимым использование дифференцированного подхода к оценке популяционной плотности с позиций экологической роли каждого вида в сообществе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Выхристюк Л.А, Шитиков В.К. Разнообразие и структура сообществ макрозообентоса высокоминерализованной реки Хара (Приэльтонье) // Поволжский экологический журнал. 2010. № 1. С. 14-30.

2. Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., Головатюк Л.В. Модели распределения популяционной плотности видов макрозообентоса по градиенту минерализации на примере малых рек Приэльтонья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып.6. Владивосток: Дальнаука, 2014. С. 257-273.

3. Кожова О.М., Павлов Б.К. Экологическое прогнозирование и состояние планктона Байкала // Изменчивость природных явлений во времени. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1982. С. 141-152.

4. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

5. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.

6. Раменский Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот. журн.

1952. Т. 37, № 2. С. 181.

7. Меншуткин В.В. Имитационное моделирование водных экологических систем. СПб.: Наука, 1993. 160 с.

8. Астраханцев Г.П., Меншуткин В.В., Петрова Н.А., Руховец Л.А. Моделирование экосистем больших стратифицированных озер. СПб.: Наука, 2003. 363 с.

9. Федоров В.Д. Изменения в природных биологических системах / Под ред. В.Н. Максимова. М.: Спорт и культура, 2004. 368 с.

10. Розенберг Г.С. Введение в теоретическую экологию. Тольятти: Кассандра, 2013. Т. 1. 565 с.; Т. 2. 445 с.

11. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. Анализ статистических закономерностей организации видовой структуры донных речных сообществ // Журнал общей биологии, 2011. Т. 72, № 5. С. 355–368.

12. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: в 2-х кн. М.: Наука, 2005. Кн. 1. 281 с.; Кн. 2. 337 с.

13. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2012. 257 с.

14. Зинченко Т.Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (атлас). Тольятти: Кассандра, 2011. 258 с.

15. Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна / Под ред. Розенберга Г.С., Зинченко Т.Д. Тольятти: Кассандра, 2011. 322 с.

16. Oksanen J., Blanchet G., Kindt R. et al. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-2. 2011. http://CRAN.R-project.org/package=vegan.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ 13-04-10119, 13-04-00740 и 15-04-03341.