

СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ И ПРОВЕРКА ГИПОТЕЗЫ РЕЧНОГО КОНТИНУУМА¹

© 2014 г. В. К. Шитиков, Т. Д. Зинченко

Институт экологии Волжского бассейна РАН

455003 Тольятти, ул. Комзина, 10

E-mail: stok1946@gmail.com

Поступила в редакцию 23.01.2011 г.

Рассмотрены статистические методы оценки пространственного распределения донных сообществ на разных участках водотоков на примере равнинных рек Нижнего Поволжья. Показаны области применимости различных моделей отклика, градиентного анализа и метода случайного зондирования, используемых для анализа распределения гидробитонтов в донных осадках. Проанализированы критерии стационарности и автокорреляции для описания обобщенных показателей сообществ макрозообентоса. Обсуждены проблемы выделения статистически значимых изолированных зон, на границе которых происходит сукцессионная смена видового состава гидробионтов. Приведены результаты непараметрического дисперсионного анализа матриц видового сходства, формирования дендритов и нахождения барьеров между отдельными участками (на основе триангуляции Делоне и алгоритма максимума различий Монмольера).

Ключевые слова: речной континуум, динамика пятен, сообщества макрозообентоса, пространственное распределение, выделение характерных зон, статистические модели.

DOI: 10.7868/S0321059614050137

Оценка закономерностей распределения сообществ гидробионтов по продольному профилю водотоков относится к фундаментальным задачам экологии и гидробиологии. Основную роль в этих процессах играет закономерное изменение по руслу рек основных гидрологических и ландшафтно-топографических факторов (в первую очередь – скорости течения), которые определяют интенсивность и масштабы эрозии и абразии берегов, переформирование русел и отмелей, аккумуляцию размытого материала и многие другие физико-химические характеристики. Водоток можно рассматривать как целостную экосистему на основе концепции речного континуума [27], согласно которой видовая структура сообществ представляет собой непрерывную последовательность экоморф, где происходит закономерная смена комплексов доминантов. Конкретная совокупность факторов среды в сочетании с осо-

бенностями межвидовой конкуренции определяют на каждом участке континуума совокупность экологических условий для формирования и развития устойчивых ассоциаций гидробионтов в соответствии с функциями, обеспеченностью необходимыми ресурсами и способностью к адаптации каждого из видов.

В то же время на фоне общей континуальной закономерности в водотоке наблюдается локальная биотопическая изменчивость (гидродинамических режимов, условий освещенности, характеристик грунтов, температурных перепадов и др.), вызывающая мозаичность размещения популяций гидробионтов. Концепция динамики пятен [25, 28] подчеркивает динамический характер таких микровозмущений и сосредотачивается на значимости стохастических экологических флуктуаций, под действием которых видовой состав речных сообществ формируется в значительной мере случайно. Концепция функциональных зон [24] основана на тривиальном предположении, что в речной экосистеме по совокупности гидрологических, ландшафтных, гидрохимических и иных факторов могут быть выделены достаточно

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 07-04-96610) и в рамках программы Президиума РАН “Биологическое разнообразие” раздела “Динамика биоразнообразия и механизмы обеспечения устойчивости биосистем”.

изолированные гидрогеоморфологические области, которые определяют видовой и функциональный состав сообществ гидробионтов.

Поскольку “в любых реках условия существования в верхнем, среднем и нижнем течении совершенно различны...” [1], при изучении конкретных водотоков обычно принимается одна из трех взаимно исключающих научных гипотез: 1) видовая структура сообществ непрерывно и закономерно изменяется от истоков к устью; 2) виды по течению распределены случайно; 3) в реке можно выделить обособленные, существенно различающиеся между собой “процессные зоны” [18] с внутренне однородным видовым составом каждая. Здесь понятие “гипотеза” рассматривается в статистическом контексте, т.е. подразумевается, что в любой реке в той или иной мере присутствуют и детерминированная, и стохастическая составляющие изменчивости сообществ [2]. Однако важно установить, отличаются ли (в целом и статистически значимо) найденные специфические закономерности от случайного процесса формирования сообществ [10]. Другая проверяемая гипотеза, связанная с оценкой пространственной гетерогенности сообщества, выделяет барьеры (или границы) между участками водотока, на которых видовой состав гидробионтов претерпевает резкие характерные изменения.

Проверка перечисленных предположений состоит в обобщении репрезентативных массивов эмпирических данных, анализе комплекса факторов и условий, определяющих таксономическую организацию сообществ. К сожалению, в перечисленных публикациях нет внятной методики отбора и обработки ключевых показателей, а одна из немногих попыток статистической оценки зависимости видового разнообразия сообществ макрозообентоса от интенсивности и частоты возмущений [26] не убедительна.

В данной работе выполнен детальный обзор разнообразных статистических методов анализа пространственной структурированности водных экосистем, применимость и обоснованность которых иллюстрируется на примере сообщества донных организмов типичной средней равнинной реки лесостепной зоны Нижнего Поволжья. Введено понятие “экологическая последовательность”, под которой следует понимать “цепочку срезов” состояния экосистемы по продольному профилю течения реки от верховий до эстуария. Для гидрографической речной сети эти последовательности могут иметь сложную иерархическую структуру (в отличие от традиционных линейных ценотопоклинов, используемых в градиентном

анализе). От пространственных биогеографических моделей предложенный анализ последовательностей для водотоков отличается направленным характером выделяемых “срезов” при движении от истоков к устью.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пространственная и гидрологическая неоднородность водных экосистем часто обуславливается факторами геометрии сети водотоков. Согласно гипотезе динамики сети [8], изучение малых и средних рек следует проводить в контексте общей совокупности отдельных потоков, взаимодействующих в местах их слияния, где возможны резкие перепады уровня воды, наносные явления и другие возмущения. Чтобы оценить влияние этого фактора, в качестве моделируемой речной системы для исследования была выбрана р. Сок и ее приток р. Байтуган.

Сок (длина 375 км) – типичная незарегулированная равнинная река (с водой классов качества II–IV), впадает в Саратовское водохранилище выше г. Самары. Байтуган (22 км) – река предгорного типа, берет начало в отрогах Бугульминско-Белебеевской возвышенности, впадает в р. Сок (на ее верхнем участке), имеет родниковое питание, по качеству вод относится к эталонным водотокам. Исследуемая речная система включает в себя достаточно большое разнообразие биотопических и ландшафтных элементов.

Объекты исследований – сообщества макрозообентоса, отдельные таксоны которых обладают признанными биоиндикационными свойствами и являются наиболее стабильными и разнообразными компонентами лотических экосистем [4]. Исходный материал – образцы бентоса, взятые на 22 постоянных станциях наблюдений в летние периоды 1990–2007 гг. По результатам обработки 147 гидробиологических проб для последующего статистического анализа выбраны 375 видов и таксономических групп донных организмов [5].

При анализе данных гидробиологической съемки исследуемая речная система была разделена на 13 экологически однородных участков (4 участка – в пределах р. Байтуган) с количеством проб 10–14. Таксономический состав макрозообентоса на участках оценивался по трем показателям: видовое разнообразие, частота встречаемости в пробах и средняя прологарифмированная численность особей каждого вида. Для оценки влияния факторов среды использовались средне-медианные значения гидрологических и гидрохимических показателей для каждого участка, а также их биотопические характеристики (табл. 1).

Таблица 1. Результаты анализа главных компонент факторов среды (жирный шрифт – факторы, имеющие статистически значимую корреляцию с главными компонентами)

| Наименования исходных показателей | Относительные нагрузки исходных переменных, вносимые в главные компоненты | |
|---|---|---------------|
| | компонента 1 | компонента 2 |
| Доля каменистых субстратов | 0.154 | 0.027 |
| Высота над уровнем моря | 0.149 | 0.116 |
| Глубина в месте отбора проб | -0.148 | 0.038 |
| Доля заиленных субстратов | -0.149 | -0.034 |
| Азот нитритный | -0.132 | 0.046 |
| Температура воды | -0.157 | 0.041 |
| pH воды в придонном слое | -0.112 | -0.018 |
| Минеральный фосфор | -0.123 | -0.226 |
| Скорость течения | 0.078 | -0.312 |
| Площадь водосбора | 0.014 | -0.332 |
| Бихроматная окисляемость | -0.016 | -0.291 |
| Содержание кислорода | -0.050 | 0.276 |
| Доля объяснения общей изменчивости признаков, % | 49.4 | 18.9 |

ГРАДИЕНТНЫЙ АНАЛИЗ И МЕТОД “СЛУЧАЙНОГО ЗОНДА”

Прямой градиентный анализ основан на статистических методах поиска неизвестной функции f зависимости обилия вида Y от величины воздействующих факторов X_i :

$$Y = f(X_i) + \varepsilon,$$

где ε – влияние случайных возмущений. Традиционная модель отклика Y предполагает симметричную форму колоколообразной гауссианы (GAUS), что позволяет определить экологический оптимум μ и диапазон толерантности $\pm 2\sigma$ (или объем ниши) для каждого вида, а также оценить стратегию его адаптации к внешним условиям.

Современными исследованиями [13, 19] расширены представления о характере этой зависимости и разработаны процедуры, позволяющие гибко осуществлять подбор наилучших моделей кривых отклика. К ним относятся обобщенные линейные (GLM – Generalized Linear Model) и аддитивные (GAM – Generalized Additive Model) регрессионные модели, для которых гауссова модель – частный случай. Особый интерес представляет модель Хаусмана–Олфа–Фреско (HOF) [14] – пример иерархического объединения пяти моделей с увеличивающейся сложностью: I – “плато” (или отсутствие отклика); II – монотонный рост; III – монотонный рост с “плато”; IV – отклик (в форме гауссианы); V – асимметричный унимодальный отклик.

Однофакторный градиентный анализ на основе только одного параметра среды в настоящее время является анахронизмом. Значения комплексного пространственного градиента X , обобщающего все множество параметров изменения условий среды в медиали и ритрали водотоков, могут быть получены с использованием метода главных компонент [5, 6, 9], формирующего набор небольшого количества оптимальных ортогональных осей, ориентированных в направлении максимальной статистической изменчивости исходных переменных. Новые латентные факторы могут обладать некоторым внутренним единством, что позволяет наполнить их содержание определенным биологическим смыслом.

Методом главных компонент были обобщены 12 различных гидрологических, геоморфологических и гидрохимических показателей экосистемы Байтуган–Сок и показано, что при переходе к двум факторным осям теряется не более 32% исходной информации, представляющей, в основном, “стохастический шум”. Первый фактор (табл. 1) с большой очевидностью связан с пространственной изменчивостью условий и объединяет высоту над уровнем моря, глубину и температуру воды в месте отбора проб, изменчивость грунтов и т.д. Схема географического расположения станций наблюдений практически без изменений накладывается на шкалу фактора 1 (рис. 1а), что предопределяет выбор этой оси в качестве комплексного продольного градиента X . Второй фактор после “снятия” пространственной изменчивости определяет ло-

кальные флуктуации органического загрязнения и насыщенности воды кислородом. Большую роль здесь играет и площадь водосбора как источник органического вещества.

С использованием различных моделей отклика (GAUS, HOF, GLM, GAM) для каждого вида макрозообентоса оценивался характер изменения численности особей на шкале комплексного пространственного градиента X . Одновременно проверялась статистическая значимость этой корреляционной связи на основе процедуры Монте-Карло, восстанавливающей распределение всех возможных значений коэффициента ранговой корреляции τ Кендалла между экологическими показателями донных сообществ и фактором 1. Показано, что только 43 вида макрозообентоса из 375 (или 16.8%) имеют статистически значимую корреляционную связь с продольным градиентом водотока. Для значительного числа редко встречающихся видов говорить о распределении по градиенту было бы вообще некорректно, так как их встречаемость носит локальный или эпизодический характер.

Анализ моделей продольного распределения гидробионтов в водотоке выявил их принципиальное отличие от основных концепций градиентного анализа, традиционно ориентированного на геоботанические представления. Классическая унимодальная форма кривой отклика с максимумом в середине шкалы продольного градиента X оказалась характерной для немногочисленного и мало интересного с точки зрения биоиндикации подмножества видов с широким диапазоном толерантности к абиотическим факторам. Гауссова модель с различной степенью асимметричности была принята только в отношении семи видов макрозообентоса (*Polypedilum nubeculosum*, *Paratendipes albimanus*, *Cricotopus gr. sylvestris*, и др.). В некоторых случаях различные модели отклика давали принципиально разную диагностику (*Paraccladius conversus*) или полученное распределение имело неопределенную многовершинную форму (*Baetis rhodani* – рис. 16).

Значительно более важными в биоиндикационном отношении оказались виды бентофауны с максимумом встречаемости на обоих концах шкалы градиента X , модели отклика которых носили специфический сигмоидальный характер. Сигмоиды с максимумом в правой части шкалы X объединили структурообразующие таксоны (*Prodiamesa olivacea*, *Eukiefferiella gr. gracei*, *Parametriocnemus lundbecki*, *Eukiefferiella claripennis*, *Odontomesa fulva*, *Parametriocnemus sp.*), характерные для реофильного комплекса донных сообществ р. Бай-

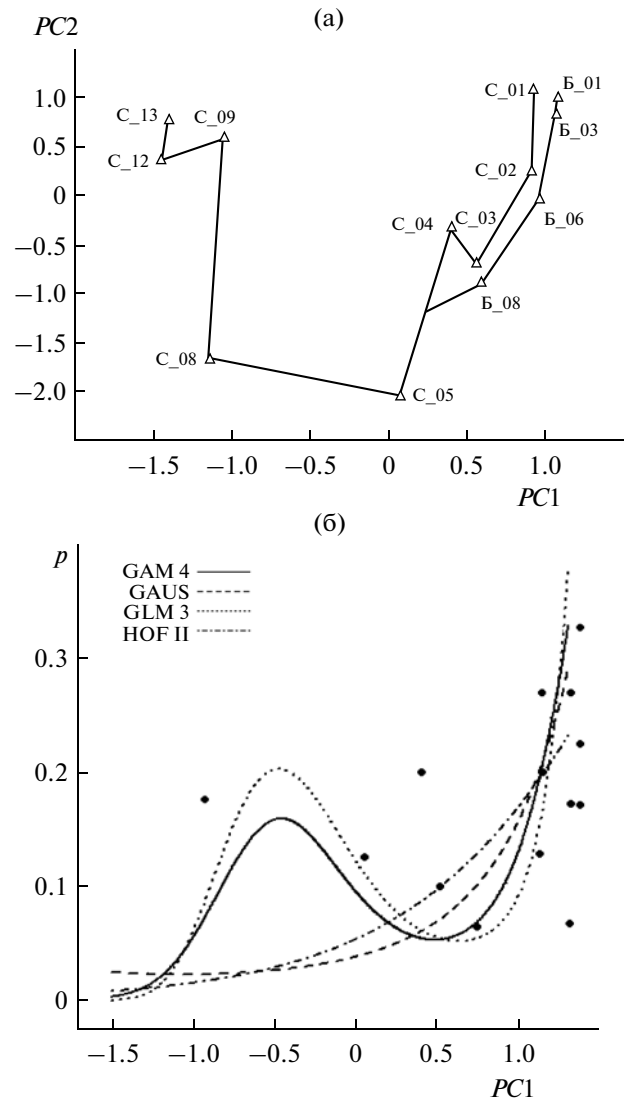


Рис. 1. Диаграмма расположения участков рек Сок и Байтуган в пространстве двух главных компонент $PC1$ и $PC2$ (а) и модели распределения вероятности встречаемости p хирономид *Baetis rhodani* по шкале комплексного пространственного градиента $PC1$ (б); метки участков р. Сок – с префиксом “С”, р. Байтуган – с префиксом “Б”.

туган и верховьев р. Сок. С другой стороны, S-образная кривая с максимумом в левой части шкалы X была характерна для пелофильных и лимнофильных видов (*Chironomus obtusidens*, *Pisidium amnicum*, *Microchironomus tener*, *Ablabesmyia monilis*, *Dicrotendipes nervosus*, *Euglesa henslowana*, *Dikerogammarus haemobaphes*), что связывается с воздействием факторов снижения течения и заиленности р. Сок в ее нижнем течении.

Метод случайного зондирования (random skewers) Пиелу [20, 21] позволяет объективно судить, насколько статистически значима детерминиро-

ванная тенденция в изменении структуры всего сообщества в целом вдоль изучаемого пространственного градиента. Результаты мониторинга представляются таблицей, строки которой – s обнаруженных видов, столбцы – m выделенных участков водотока, а в ячейки заносится среднее обилие каждого вида. Каждому столбцу присваивается порядковый номер, или ранг, r_i ($i = 1, 2, \dots, m$), определяющий положение участка на градиенте от истоков к устью в соответствии с рис. 1а. Данные таблицы интерпретируются как “облако” m точек в s -мерном пространстве видов.

“Зонд”, пронизывающий эту $s \times m$ -мерную структуру, представляет собой произвольно ориентированный вектор со случайными координатами. Из каждой i -й эмпирической точки проводится линия, перпендикулярная к оси этого случайного вектора, определяются координаты их пересечения и устанавливается порядок следования найденных проекций p_i ($i = 1, 2, \dots, m$) всех m точек на зонд. Вычисляется коэффициент ранговой корреляции τ Кендалла между наборами чисел r_i и p_i : если его значение близко к 1 (или -1), то делается вывод, что некоторый многомерный “профиль” донного сообщества, определяемый направлением зонда, закономерно упорядочен по продольному градиенту водотока.

Тест случайного зондирования Пиелу выполнялся с использованием данных о встречаемости 129 видов макрозообентоса, обнаруженных на трех или более участках (рис. 2а), и отдельно для 66 таксонов, относящихся к семейству хирономид (рис. 2б). Процедура пронизывания точек зондом проводилась 300 раз, и формировалось частотное распределение всех зарегистрированных значений коэффициента ранговой корреляции τ . Проверялась нулевая гипотеза о том, что полученное унимодальное распределение имеет математическое ожидание $\tau \approx 0$ (что означает, что в облаке точек нет достаточного количества направлений, относительно которых эмпирические данные упорядочены вдоль изучаемого градиента). Рассчитанные доверительные интервалы для центров распределений τ не включали значение 0 (рис. 2), что позволяет отклонить нулевую гипотезу для обоих изучаемых сообществ.

АНАЛИЗ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ

Экологическую последовательность можно интерпретировать как направленный ряд независимых величин $Y(r)$, принимающих случайные значения в дискретных точках пространства r . Важные параметры последовательности, как и

любого случайного процесса, – математическое ожидание $m_Y(r)$, дисперсия $D_Y(r)$ и автоковариация. Основным предметом анализа последовательностей – проверка гипотезы о стационарности изучаемого процесса, когда перечисленные вероятностные характеристики остаются неизменными на всей траектории точек, а вариация данных в ряду определяется случайной компонентой ε_r типа “белого шума”.

Нестационарность экологических данных обычно имеет характер случайного блуждания $y_r = \rho y_{r-1} + \varepsilon_r$, случайного блуждания с дрейфом $y_r = \alpha + \rho y_{r-1} + \varepsilon_r$ или комбинации случайного блуждания с линейным трендом $y_r = \alpha + \rho y_{r-1} + \mu r + \varepsilon_r$. Нулевая гипотеза при использовании теста Дики–Фуллера [11] состоит в том, что ряд нестационарен и имеет один единичный корень $H_0: \rho = 1, \mu = 0$. Для ее проверки рассчитывается критерий $t = (\rho - 1)/s_\rho$, который сравнивается с табличными критическими значениями $t_{\text{крит}}$, полученными методом Монте-Карло: если t -статистика незначима и соответствующее ей p -значение > 0.05 , то принимается нулевая гипотеза, а ряд считается нестационарным.

Для выявления автокорреляции экологических последовательностей использовалась Q -статистика Льюнга–Бокса [15]: если ее выборочное значение было больше 95%-ного квантиля $\chi^2(m)$ распределения, то признается наличие автокорреляции (до m -го порядка) в последовательности $Y(r)$. Параллельно долю пространственной ковариации в эмпирических данных оценивали по индексу I Морана (Moran), распространенному в биогеографии [23] и, подобно коэффициентам корреляции, изменяющемуся от -1 до $+1$. Чем больше значение I , тем более сходны между собой экологические объекты, находящиеся в относительной пространственной близости, причем при увеличении расстояния между ними уровень сходства уменьшается.

Для иллюстрации теорий речного континуума и динамики пятен их авторами обычно использовались обобщенные индексы, связанные со структурно-функциональными параметрами сообществ: видовое разнообразие, коэффициент P/B , соотношение отдельных таксономических или трофических групп и др. При анализе последовательности участков рек Байтуган и Сок оценивалась динамика изменения шести основных общепринятых показателей состояния донных сообществ (табл. 2).

В рамках традиционного корреляционного анализа рассчитывались коэффициенты линей-

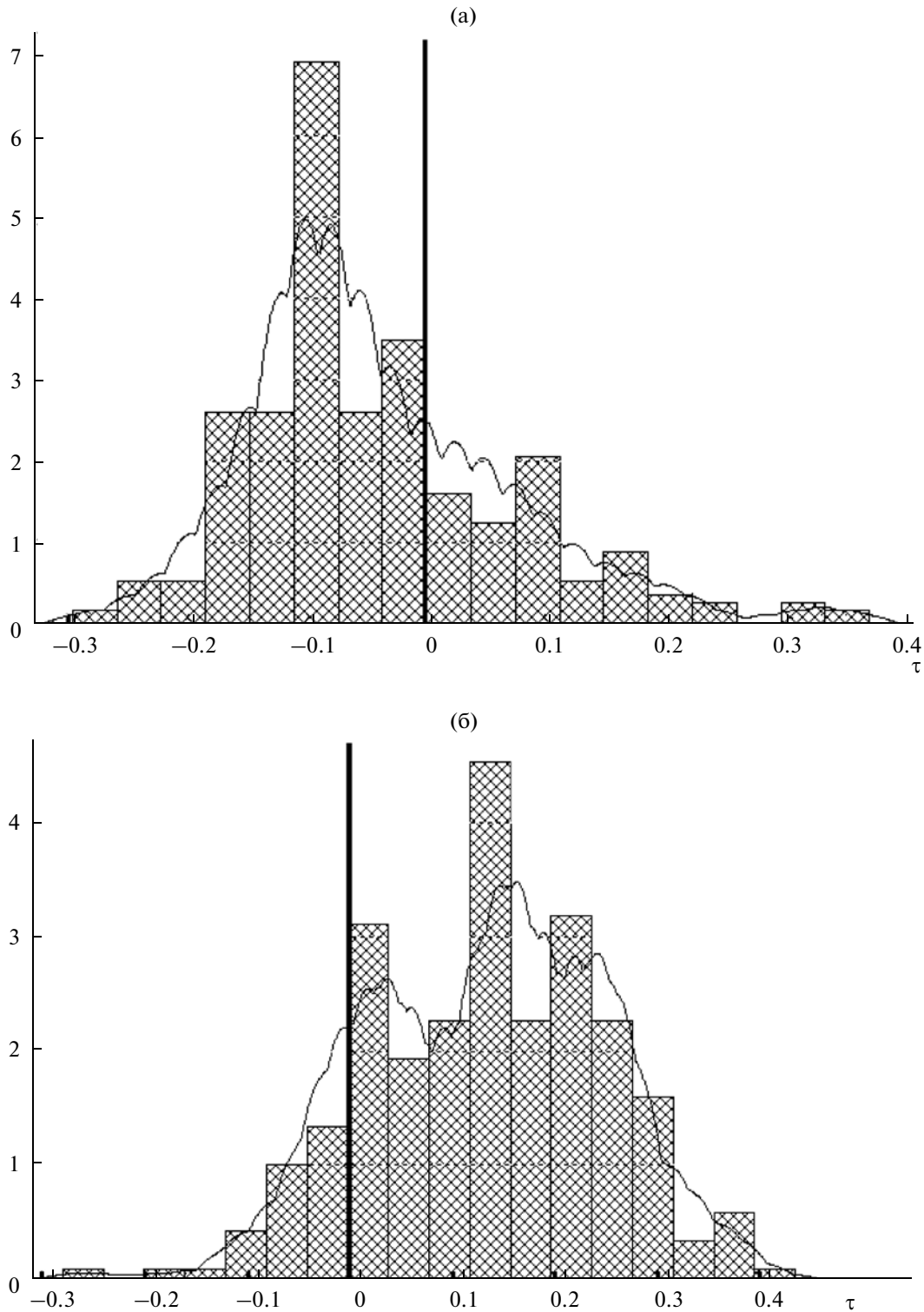


Рис. 2. Гистограмма распределения коэффициента ранговой корреляции Кендалла τ , полученная в ходе 300 итераций по методу случайного зондирования, в том числе: а – для 129 видов макрозообентоса (правая доверительная граница среднего $m + ts_m = -0.04 + 1.96 \times 0.0065 = -0.027$, m – среднее, s_m – ошибка среднего, t – критерий Стьюдента при 5% уровне значимости), б – для 66 таксонов Chironomidae (левая доверительная граница среднего $m + ts_m = 0.13 - 1.96 \times 0.0067 = 0.119$).

Таблица 2. Оценка корреляции и стационарности рядов показателей донных сообществ по участкам речной экосистемы Сок–Байтуган (в знаменателе в квадратных скобках – значения p -вероятности, соответствующие тестируемой статистике; жирный шрифт – случаи отклонения нулевой гипотезы)

| Экологические и статистические показатели | Всего видов | Среднее число видов в пробе | Индекс разнообразия Шеннона | Численность особей всех видов (ln) | Доля хищников-хватателей, % | Доля Diamesinae + Orthocladinae (d_D), % |
|---|-------------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------------------------------|-----------------------------|--|
| Минимальное значение участка | 49 (C_01) | 4.23 (B_08) | 3.07 (B_08) | 127 (C_01) | 7.2 (B_03) | 4.0 (C_12) |
| Максимальное значение участка | 102 (B_03) | 8.91 (C_04) | 4.80 (B_03) | 343 (B_06) | 28.8 (C_05) | 35.7 (C_02) |
| Коэффициент корреляции Пирсона | 0.13 [0.66] | 0.144 [0.63] | -0.075 [0.8] | 0.164 [0.59] | -0.333 [0.26] | 0.915 [≅ 0] |
| Коэффициент ранговой корреляции Кендалла | 0.156 [0.46] | 0.09 [0.66] | 0.077 [0.71] | 0.18 [0.39] | -0.384 [0.07] | 0.59 [<0.01] |
| Тест Дики–Фуллера (модель с дрейфом) | -2.33 [0.178] | -2.67 [0.108] | -3.51 [0.028] | -2.57 [0.124] | -0.703 [0.809] | -3.36 [0.035] |
| Тест Дики–Фуллера (линейный тренд) | -2.08 [0.498] | -2.52 [0.314] | -3.29 [0.119] | -2.32 [0.393] | -1.87 [0.602] | -4.25 [0.032] |
| Тест Дики–Фуллера (первые разности) | -3.26 [0.044] | -4.39 [0.008] | -4.55 [0.006] | -3.47 [0.031] | -6.34 [0.0005] | -4.26 [0.009] |
| Q -статистика Льюнга–Бокса | 1.55 [0.21] | 0.467 [0.494] | 0.090 [0.764] | 0.713 [0.398] | 0.043 [0.835] | 7.30 [0.007] |

ной корреляции Пирсона и ранговой корреляции τ Кендалла этих обобщенных показателей со шкалой продольного градиента $PC1$ (рис. 1а) и оценивались p -значения, отражающие значимость отличий этих коэффициентов от значений, смоделированных бутстреп-методом при случайном характере распределения данных наблюдений по водотоку. Установлено, что говорить о наличии статистически достоверной детерминированной связи с продольным градиентом можно только в отношении доли d_D хирономид групп Diamesinae + Orthocladinae в общей численности бентосных организмов, которая последовательно уменьшается от истоков к устью. Для других показателей принимается нулевая гипотеза об отсутствии зависимости всего сообщества в целом от пространственного фактора.

Анализ стационарности относительно постоянного дрейфа с использованием теста Дики–Фуллера показал (табл. 2), что четыре ряда представленных показателей из шести соответствуют модели “случайного блуждания”, свидетельствующей об отсутствии тех или иных пространственных экосистемных закономерностей. Однако динамика двух рядов (индекса разнообразия Шеннона и доли d_D хирономид Diamesinae + Orthocladinae) оказалась стационарной, а статистически значимая величина t -критерия относительно функции линейного тренда для d_D говорит о том, что эта зависимость имеет относительно гладкую монотон-

ную форму. Та же зависимость для индекса Шеннона носит квазипериодический характер, что подтверждается нестационарностью этого ряда относительно линейного тренда. Тест Дики–Фуллера для рядов, состоящих из первых разностей, свидетельствует об их отчетливой стационарности, что отвергает гипотезу о существовании на водотоке резких перепадов и “динамики пятен” в отношении показателей сообществ макрозообентоса.

Анализ статистики Льюнга–Бокса и автокорреллограмм индекса Морана выявил отсутствие автокорреляции для пяти рядов обобщенных экологических показателей. И только автокорреляционный спектр доли таксонов хирономид d_D имеет высокую статистическую достоверность и умеренную кривизну, характерную для монотонных зависимостей.

АНАЛИЗ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТРИК СХОДСТВА

Континуальность пространственной структуры сообществ по течению водотока соответствует нулевой гипотезе, утверждающей, что изучаемое сообщество однородно и не имеет статистически значимых барьеров (границ), разделяющих зоны изоляции. Или более точно – значения частот встречаемости комплекса видов в смежных участках реки в совокупности не имеют статистически значимых отличий. Альтернативная гипотеза, на-

против, будет утверждать, что на границах участков возможны резкие смены видового состава.

Для реализации последующих статистических процедур использовалась метрика Брея–Кёртиса, оценивающая расстояние в s -мерном пространстве между двумя композициями видов i и j :

$$d_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^s |a_{ik} - a_{jk}|}{\sum_{k=1}^s a_{ik} + \sum_{k=1}^s a_{jk}},$$

где s – общее число видов, a_{ik} и a_{jk} – прологарифмированные численности k -го вида, $k = 1, 2, \dots, s$. Сформированы две матрицы дистанций: D_p размером 147×147 для каждой пары гидробиологических проб и D_r размером 13×13 для сравнения между собой участков водотока.

Непараметрический многомерный дисперсионный анализ (npMANOVA) [7] осуществляет статистическую оценку влияния пространственного фактора группировки местообитаний по участкам с использованием матрицы видового сходства D_p . При этом центры распределения значений d_c в пределах каждой группы и их межгрупповые контрасты находятся с использованием методов Монте-Карло. Проверка нулевой гипотезы об отсутствии влияния группирующего фактора также осуществляется в процессе рандомизации матрицы D , элементы которой многократно случайным образом перемешивались относительно выделенных групп.

Процедура npMANOVA применялась для проверки значимости фактора пространственной группировки в трех вариантах: а) весь водоток делился на 13 участков; б) участки объединялись в три крупных фрагмента экосистемы (две части р. Сок в ее верхнем и нижнем течении и отдельно р. Байтуган); в) использовалась схема иерархического двухфакторного анализа, включающего в себя оба перечисленных выше уровня группировки. При этом была найдена статистически значимая изменчивость видового состава как между повторностями на обоих уровнях, так и между участками внутри отдельных крупных зон. Однако использование метода множественных сравнений (межгрупповых контрастов) показало, что вариация видовой структуры определяется в основном изменчивостью донных сообществ для пар участков, наиболее удаленных друг от друга в пределах каждой зоны водотока.

Графоаналитический метод [5] использует представление матрицы D в форме дендрита (графа смежности с максимальными весами), вершины которого соответствуют участкам водотока, а ребра – значениям метрики d_{ij} Брея–Кёртиса для

каждой пары i и j смежных вершин графа. Если при переходе от одной точки экологической последовательности к другой значительное число видов оказалось заменено другими таксонами и расстояние d_{ij} велико, то справедливо полагать наличие в сообществе структурных изменений сукцессионного характера [12]. Возможные “разрывы” в континуальности находили с использованием рандомизационной процедуры [5], оценивающей для каждого ребра графа статистическую значимость (p_{ij}) превышения величины d_{ij} над аналогичным значением при случайном размещении видов по участкам.

Анализ компонент дендрита для моделируемого водотока показал, что видовой состав смежных участков в основном не имел значимых различий, но было отмечено три характерных разрыва: в месте впадения р. Байтуган, а также у станций в верхнем {С_01 – С_03} и нижнем {С_09 – С_12} течении р. Сок.

Алгоритм выделения барьеров [16] тоже относится к классу задач “изоляции по наибольшему расстоянию” (isolation by distance), но использует геометрические подходы, применяемые в биогеографии и оценивающие изменения видовой структуры сообществ в реальных географических координатах. Для этого пространственная конфигурация участков аппроксимировалась сетью треугольников с использованием триангуляции Делоне, и каждое звено сети связывалось со значениями матрицы видовых дистанций D , рассчитанной по данным гидробиологической съемки. Для нахождения границ областей, вдоль которых расстояния между смежными парами экологических объектов являются наибольшими, использовался переборный алгоритм максимума различий Монмольера [16], оценивающий статистическую значимость вычисленных барьеров на основе рандомизационного теста.

Границы характерных зон системы водотоков, найденные с использованием алгоритма Монмольера, не противоречат результатам, полученным графоаналитическим методом. Первая главная граница (рис. 3) отделяет часть водотока выше станции С_5 от участков, расположенные ниже по течению р. Сок (среднее пограничное расстояние $d = 0.674$). Вторая по значимости граница выделяет в качестве характерной зоны всю область р. Байтуган ($d = 0.635$). Расположение третьей границы подчеркивает специфические биотопические условия мелководий на участке С_1 р. Сок.

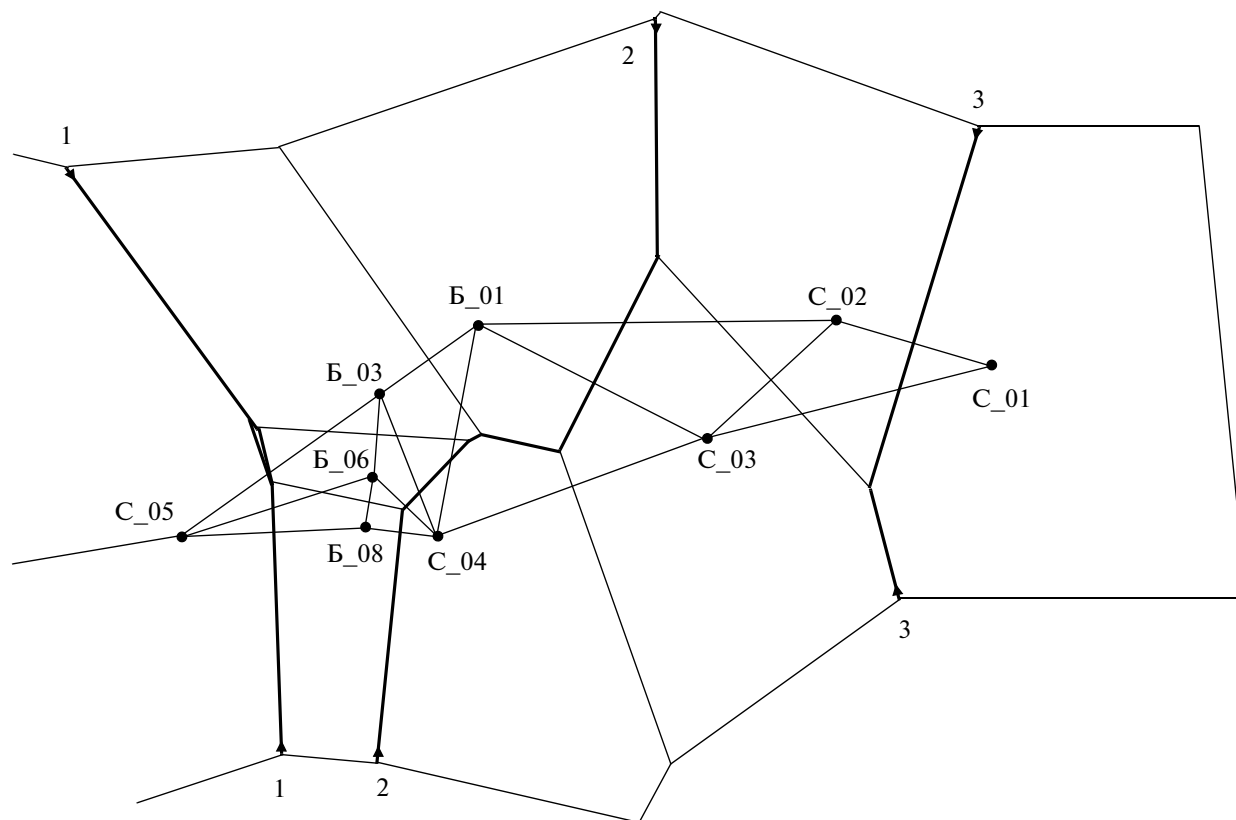


Рис. 3. Выделение барьеров (жирные линии с порядковыми цифровыми обозначениями) между отдельными изолированными частями донных сообществ экосистемы Байтуган–Сок с использованием триангуляции Делоне и алгоритма Монмюнье.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изложение концепций речного континуума или динамики пятен в публикациях последних 25 лет [2, 24–27] имеет, как правило, характер теоретических обоснований, не связанных с массовой обработкой эмпирических данных на основе строгих методик статистической проверки гипотез. Поскольку каждый вид гидробионтов обладает индивидуальной жизненной стратегией, экологическим оптимумом и диапазоном толерантности, следовательно – специфическим характером распределения по продольному профилю водотока, то остается не ясным, какие параметры сообществ следует использовать для оценки “континуальности”: динамику встречаемости отдельных, субъективно выбранных видов, обобщенные функциональные показатели, комплексные критерии обилия/разнообразия или нечто иное.

Однофакторный градиентный анализ достаточно информативен и отражает хорошо интерпретируемое пространственное распределение вероятности встречаемости отдельных видов по продольному профилю реки (рис. 1б). Некоторые методические сложности здесь связаны в основ-

ном с неопределенностью критериев выбора наиболее адекватной модели [17]. Однако, обсуждая общие закономерности речного континуума (или динамики пятен), следует рассматривать совокупную реакцию на изменение факторов среды всего сообщества гидробионтов лотической системы как единого целого, состоящего из сложного комплекса экологически взаимосвязанных компонент.

Возникает вопрос: какие обобщенные параметры экосистем следует при этом использовать? На примере донных сообществ показано, что применять традиционные показатели разнообразия ценозов (число видов, индекс Шеннона и др.) имеет смысл лишь для водотоков, которые характеризуются резкими перепадами условий среды (например, мощным локальным антропогенным воздействием). В тривиальном случае использование этих индексов, основанных на усреднении, недостаточно корректно: индекс видового разнообразия Шеннона на четырех основных фрагментах экосистемы (реки Байтуган и Сок в верхнем, среднем и нижнем течении) изменяется несущественно – от 4.26 до 4.8, но в каждом случае он ос-

новывается на принципиально различных видовых комплексах. Если ограничить такой анализ отдельными группами организмов с высокими биоиндикационными свойствами, например хириномидами *Diamesinae* + *Orthocladinae*, то это может кардинально изменить вывод о существовании неслучайных закономерностей пространственного распределения.

По этим же причинам использование метода случайного зондирования Пиелу на полном видовом пространстве приводит к достаточно неопределенным результатам по сравнению с анализом отдельных функциональных или таксономических групп [20]. Этот вывод можно сделать и на основе рис. 2, однако последовательное дробление сообщества на группы рано или поздно приведет на уровень вида, а тогда случайное зондирование превратится в ухудшенный вариант градиентного анализа.

Современная биогеография и теория анализа временных рядов имеют значительные достижения в моделировании одномерных последовательностей. Однако разработка практически эффективных алгоритмов структурного анализа, оценки причинно-следственной коинтеграции и целенаправленной селекции моделей динамики зашумленных рядов большой размерности (в настоящем случае — одновременно популяционной плотности 200–300 видов изучаемого сообщества) для этих областей науки — проблема неопределенного будущего. Это предопределяет необходимость разработки нетривиальных методик и алгоритмов оценки экологических последовательностей.

Анализ матриц видового сходства D в сочетании с современными непараметрическими методами проверки гипотез (npMANOVA, формирование дендритов, поиск “барьеров”) позволяют достаточно объективно обосновать сукцессионные смены композиций видов и выделить изолированные зоны экосистемы. Дальнейшее развитие этих идей [22] происходит в направлении их интеграции с методами ординации, которые включают различные процедуры целенаправленного проектирования многомерного исходного “облака” эмпирических данных в оптимальное пространство малой размерности [3, 5, 6].

Отмеченные разрывы континуума и выделенные барьеры (рис. 3) имеют вполне объяснимый экологический смысл. Видовой состав макрозообентоса р. Сок на участках C_1 — C_4 и на всем течении р. Байтуган типичен для ритрала водотоков, где основную долю фаунистического разнообразия составляют относительно немногочисленные таксоны литореофильных личинок амфи-

биотических насекомых (Diptera, Ephemeroptera, Trichoptera). На участке C_5 происходит сукцессионная смена экоформ и видовая структура донного сообщества начинает постепенно изменяться за счет развития таксонов эврибионтного характера. Дополнительные структурные особенности макрозообентоса эстуария C_{12} , связанные с доминированием лимнофильных бентонтов, во многом связаны с трансформацией р. Сок водами Саратовского водохранилища.

Подобный феномен был охарактеризован как “акцентированный градиент” [20], когда постепенное изменение видовой структуры от истока к устью сопровождается локальными сменами типов сообществ, обусловленными флуктуациями гидрологических и гидрохимических параметров. Можно предположить, что эта модель изменчивости гидробиоценозов характерна для большинства типичных незарегулированных равнинных рек с естественным гидрологическим режимом.

ВЫВОДЫ

При изучении структурных и функциональных закономерностей формирования сообществ гидробионтов лотических экосистем важен комплексный анализ данных мониторинга с использованием процедур проверки статистических гипотез. Использование критериев стационарности и автокорреляции пространственных рядов обобщенных показателей биоразнообразия позволяет обоснованно выявить детерминированную составляющую ценотической изменчивости в массивах эмпирических данных.

Однофакторный градиентный анализ в сочетании с многомерными процедурами (метод главных компонент, непараметрический дисперсионный анализ, случайное зондирование и т.д.) дают возможность проверить гипотезу о случайном характере распределения видового состава сообществ по продольному профилю водотока.

Для объективной оценки пространственной гетерогенности сообществ и выделения изолированных зон, на границах которых экосистема претерпевает сукцессионные изменения, предлагается использовать графоаналитический метод и алгоритм поиска барьеров Монмоньера.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2001. 147 с.
2. Богатов В.В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестн. ДВО РАН. 1995. № 3. С. 51–61.

3. *Джонгман Р.Г.Г., тер Браак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р.* Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: РАСХН, 1999. 306 с.
4. *Зинченко Т.Д.* Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (атлас). Тольятти: Кассандра, 2011. 258 с.
5. *Шутиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С.* Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2012. 257 с.
6. *Шутиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. М.: Наука, 2005. Кн. 1. 281 с.; Кн. 2. 337 с.
7. *Anderson M. J.* A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // *Austral Ecology*. 2001. V. 26. P. 32–46.
8. *Benda L., Poff L.R., Miller D. et al.* Network dynamics hypothesis: spatial and temporal organization of physical heterogeneity in rivers // *BioSci*. 2004. V. 54. P. 413–427.
9. *Borcard D., Legendre P., Avois-Jacquet C. et al.* Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales // *Ecology*. 2004. V. 85. P. 1826–1832.
10. *Connor E.F., Simberloff D.* The assembly of species communities: chance or competition? // *Ecology*. 1979. V. 60. P. 1132–1140.
11. *Dickey D.A., Fuller W.A.* Distribution of the estimators for autoregressive time series with a unit root // *J. American Statistical Association*. 1979. V. 74. P. 427–431.
12. *Fisher S.G., Barnes J.R., Minshall G.W.* Succession in streams // *Stream ecology: application and testing of general ecological theory*. N.Y.: Plenum Press, 1983. P. 7–27.
13. *Guisan A., Thuillier W.* Predicting species distribution: offering more than simple habitats models // *Ecology letters*. 2005. V. 8. P. 993–1009.
14. *Huisman J., Olff H., Fresco L.F.* A hierarchical set of models for species response analysis // *J. Vegetation Sci*. 1993. V. 4. P. 37–46.
15. *Ljung G.M., Box G.E.P.* On a measure of lack of fit in time series models // *Biometrika*. 1978. V. 65. № 2. P. 297–303.
16. *Manni F., Guérard E., Heyer E.* Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by “Monmonier’s algorithm” // *Human Biol*. 2004. V. 76. № 2. P. 173–190.
17. *McGill B. J.* Strong and weak tests of macro-ecological theory // *Oikos*. 2003. V. 102. P. 679–685.
18. *Montgomery D.R.* Process domains and the river continuum concept // *J. American Water Resour. Association*. 1999. V. 35. P. 397–410.
19. *Oksanen J., Minchin P.R.* Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? // *Ecol. Model*. 2002. V. 157. P. 119–129.
20. *Perry J.A., Schaeffer D.J.* The longitudinal distributions of or riverine benthos: a river discontinuum? // *Hydrobiologia*. 1987. V. 148. P. 257–268.
21. *Pielou E.C.* Probing multivariate data with random skewers: a preliminary to direct gradient analysts // *Oikos*. 1984. V. 42. P. 161–165.
22. *Pillar V.D.* How sharp are classifications? // *Ecol*. 1999. V. 80. № 8. P. 2508–2516.
23. *Sokal R.R., Oden N.L.* Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology // *Biological J. Linnean Society*. 1978. V. 10. P. 199–228.
24. *Thorp J.H., Thoms M.C., DeLong M.D.* The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time // *River Research & Applications*. 2006. V. 22. P. 123–147.
25. *Townsend C.R.* The patch dynamics concept of stream community ecology // *J. North American Benthol. Society*. 1989. V. 8. P. 36–50.
26. *Townsend C.R., Scarsbrook M.R., Dolédec S.* Quantifying disturbance in streams: alternative measures of disturbance in relation to macroinvertebrate species traits and species richness // *J. North American Benthol. Society*. 1997. V. 16. P. 531–544.
27. *Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al.* The river continuum concept // *Canadian J. Fisheries and Aquatic Sci*. 1980. V. 37. P. 130–137.
28. *Yodzis P.* Competition, mortality, and community structure // *Community ecology / Eds. Diamond J., Case T.* N.Y.: Harper and Row, 1986. P. 480–491.