АРИДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ, 2020, том 26, № 4 (85), с. 150-156

ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ АРИДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

УДК 574.58(282.247.431.2)

АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ МЕТА-СООБЩЕСТВА ПЛАНКТОННЫХ И ДОННЫХ ОРГАНИЗМОВ В РЕКАХ БАССЕЙНА ОЗ. ЭЛЬТОН

© 2020 г. Т.Д. Зинченко, В.К. Шитиков, Л.В. Головатюк, Э.В. Абросимова

Институт экологии Волжского бассейна РАН, филиал СамНЦ РАН,
филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН
Россия, 445003, Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10. E-mail: zinchenko.tdz@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.03.2020. После доработки 20.03.2020. Принята к публикации 01.06.2020

Выполнен статистический анализ гидрохимических и гидробиологических данных, полученных при отборе проб макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона в 2013, 2018 гг. на разных биотопах пяти высокоминерализованных реках бассейна гипергалинного озера Эльтон. Рассмотрены общие тенденции формирования видовой структуры метасообщества гидробионтов на основе концепций Лайболда-Миккельсона. С использованием рандомизированных нуль-моделей выполнена проверка гипотез о согласованной встречаемости видов (*coherence*), образовании компактных ассоциаций видов (*boundary clumping*) и закономерной смене видового состава вдоль экологических градиентов (*turnover*). Выявлен нестационарный и прерывистый характер изменения биотического разнообразия, а также высокая мозаичность таксономической структуры, что свойственно экосистемам стохастического типа. Установлена тесная корреляционная связь внутри отдельных смешанных ассоциаций бентосных и планктонных видов, которая обусловлена биотическими взаимодействиями и согласованной реакцией организмов на воздействие факторов окружающей среды. С использованием статистических моделей «случайного леса» и последующего многомерного анализа выделены группы видов по степени толерантности к внешним абиотическим воздействиям и установлены комплексы факторов, оказывающих значимое влияние.

Ключевые слова: соленые реки, зоопланктон, макрозообентос, мейобентос, структура мета-сообществ, индикаторные виды, частная корреляционная сеть, факторный анализ.
DOI: 10.24411/1993-3916-2020-10130

Приэльтонье является одним из наиболее уникальных природно-территориальных комплексов бассейна Нижней Волги. Входящие в его состав мезо-, поли- и гипергалинные речные системы функционируют в условиях стохастических, а часто и экстремальных природно-климатических возмущений, характерных для аридных зон, что вызывает резкие флуктуации численности отдельных популяций гидробионтов (Zinchenko at al., 2017). Все это определяет актуальность и неподдельный интерес к изучению взаимозависимостей биотических элементов в пределах планктонных и донных сообществ рек региона.

Статистический анализ таксономической структуры гидробионтов соленых рек бассейна оз. Эльтон, выполненный нами ранее с использованием различных многомерных методов, позволил выделить нестационарные ассоциации видов консорциативного типа, которые динамично формируются с учетом адаптационных возможностей отдельных таксонов (Zinchenko at al., 2018). Было показано, что для изучаемых экосистем четкое разделение жизненных форм планктонных и донных сообществ не очевидно, т.е. отмечен переход бентосных животных к планктонному образу жизни, что приводит к высокой доле взаимопроникающих экологических группировок. Для анализа выраженности таких ассоциативных внутрисистемных связей использовался метод оценки канонических корреляций, выявивший тесную статистическую связь между группами макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона (Зинченко и др., 2019а). Сравнение результатов многолетних гидробиологических наблюдений в соленых реках показало как наличие высокой структурной согласованности и устойчивых закономерностей пространственного распределения, так и регулярную смену ведущих видов сообществ (Зинченко и др., 2019б). Многомерный

ординационный анализ позволил установить характер взаимно согласованных реакций видов на изменение условий водной среды, а также выявить комплексы гидрохимических факторов, оказывающих наиболее значимое влияние.

Анализ закономерностей видовой структуры сообществ и выявление механизмов, порождающих ее характерные паттерны (*pattern* – шаблон), являются классическими задачами экологии. Современные концепции изучения экосистем основаны на понятии *мета-сообщества* (Leibold, Mikkelson, 2002), под которым понимается совокупность экологических сообществ на различных участках, объединенных определенными закономерностями распределения видового состава. В основе этих закономерностей лежат градиенты факторов окружающей среды, различные механизмы взаимно согласованного сосуществования организмов и способность различных видов к расселению. Результатом этого являются такие паттерны, как образование многовидовых кластеров вдоль экологических градиентов, положительная или отрицательная совместная встречаемость видов и вложенность таксономической структуры (*nestedness*; Шитиков, Зинченко, 2011).

Первым этапом изучения потенциальных механизмов формирования мета-сообщества является проверка статистической гипотезы о соответствии модели, основанной на наблюдениях и стандартных паттернов, типичных при определенных условиях (Connor, Simberloff, 1979). В качестве модели-эталона обычно выбирается та или иная нулевая модель, т.е. распределение видов по участкам случайно и хаотично, кластеры не образуются, влияние экологических градиентов отсутствует и каких-либо согласованных связей между видами не обнаруживается (Sanderson, 2004; Hausdorf, Hennig, 2007).

В настоящей статье нами представлен дополнительный анализ структуры сообществ макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона на различных участках пяти соленых рек бассейна оз. Эльтон и предложены подходы к решению следующих актуальных проблем теоретического и практического характера:

1. Анализ общих тенденций формирования видовой структуры изучаемого метасообщества, в том числе, проверка гипотез о согласованной встречаемости видов (*coherence*), образовании компактных ассоциаций видов (*boundary clumping*) и закономерной смене видового состава вдоль экологических градиентов (*turnover*).
2. Селекция набора индикаторных видов, обилие которых статистически значимо связано с экологическим градиентом.
3. Построение корреляционной сети, определяющей приоритетные внутрисистемные связи.

Материалы и методы

Исходный материал получен по результатам гидробиологических съемок макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона на 13 различных участках пяти соленых рек бассейна оз. Эльтон (49° 07' 30" с.ш., 46° 30' 40" в.д.), имеющих значительный градиент минерализации (от 6 до 50.1 г/л). Подробное описание и схема района исследований, методы отбора проб гидробионтов и камеральной обработки собранного материала представлены ранее в работах (Zinchenko et al., 2017, 2018; Зинченко и др., 2019а, 2019б). На тех же станциях параллельно проводили мониторинг факторов среды, включающий измерения гидрологических параметров водотоков (глубина, скорость течения и др.), показателей качества воды и содержания основных химических компонент. По совокупности последних каждая станция наблюдений была отнесена к одной из трех градаций минерализации.

Для проведения статистического анализа использовали результаты гидробиологических съемок в августе 2013 и 2018 гг. на одних и тех же фиксированных створах. Была сформирована таблица численностей 136 таксонов, в том числе: 36 видов и родов макрозообентоса, 50 видов мейобентоса (экз./м^2) и 50 видов зоопланктона (экз./м^3). Для корректной совместной обработки данных значения численностей трансформировали в единую шкалу баллов от 0 до 6 и сформировали обобщенную матрицу таксономического обилия размерностью 26x136.

Анализ трех основных элементов структуры мета-сообщества (согласованности, оборота и сгущений видов; Leibold, Mikkelson, 2002) проводили с целью установить, какой тип паттерна наилучшим образом отражает распределение видов вдоль главной оси вариации факторов среды. На основе эмпирических данных строили упорядоченную матрицу инцидентности, которую с использованием предложенных статистических критериев (Presley et al., 2010) сравнивали с рандомизированными нуль-матрицами, сформированными по методу *r*1, то есть, видовое богатство

участков считалось неизменным, а вероятности обнаружения видов были пропорциональны их общим частотам. Оценку значимости элементов структуры осуществляли в результате многократного повторения имитационного процесса Монте-Карло.

Тест на кластеризацию, проверяющий гипотезу о существовании положительных ассоциаций видов, проводили на основе параметрического бутстрепа матрицы дистанций между участками с использованием количественной меры Кульчицкого. Применяли статистический критерий (Hennig, Hausdorf, 2004), учитывающий соотношение суммарных расстояний внутри и между кластерами. Простейшая неограниченная (*unconstrained*) нулевая модель предполагала, что все биотопы одинаково пригодны или доступны для всех видов независимо от того, в каких местообитаниях они были обнаружены. В моделях с ограничениями дополнительно задавалась определенная корреляционная структура в виде матрицы расстояний между отдельными участками по шкале анализируемого градиента (экологического, пространственного или временного).

Ранее (Зинченко и др., 2018, 2019а, б) для ранжирования видов по степени их индикаторной валентности по отношению к градиенту солености использовался индекс *IndVal* Дюфрена-Лежандра. В настоящей работе применяли алгоритм «Борута» (*Boruta*; Kursa, Rudnicki, 2010), который оценивает меру информативности каждого вида в виде частной ошибки прогноза, вызванной исключением этого вида из модели. Метод выполняет проверку H_0 методом рандомизации с использованием высокоэффективного ансамбля моделей случайного леса (*random forest*).

Тесноту статистической связи между отобранными видами оценивали методом «графического лассо» (*graphical lasso*; Friedman et al, 2007), с помощью которого находили оценку максимального правдоподобия матрицы коэффициентов частной корреляции Σ на основе алгоритма регуляризации (т.е. с учетом штрафа за сумму абсолютных значений Σ^{-1}). Полученный граф матрицы отображали в формате оптимизированной корреляционной сети.

Статистический анализ выполняли с использованием среды программирования R версии 3.06 и ее дополнительных пакетов metacom, prabclus, Boruta, huge и qgraph.

Результаты и обсуждение

Результаты проверки статистических гипотез относительно закономерностей таксономической структуры метасообщества представлены в таблице 1. Отрицательное значение Z-критерия и значимость статистики для теста на согласованность видов свидетельствует о преобладании паттерна типа «шахматная доска»: композиции видов имеют больше пропусков непрерывности (*embedded absences*), чем это имеет место для случайной структуры. Незначимость видооборота (*turnover*) по Z-критерию подтверждает, что многочисленные непредсказуемые появления/исключения видов имеют стохастический характер. Тест χ^2 на наличие сгущений отклоняет нулевую гипотезу об отсутствии кластеризации. Все эти особенности имеют место в случае, когда доминирующий градиент среды отсутствует, а распределение видов формируется под влиянием нескольких, в некотором смысле разнонаправленных внешних факторов.

Таблица 1. Статистическая значимость различных гипотез относительно таксономической структуры метасообщества гидробионтов в реках бассейна оз. Эльтон.

Проверяемые гипотезы	Статистика	*p*-значение
1. Элементы метаструктуры (Leibold, Mikkelson, 2002):		
- согласованность видов (*coherence*)	-9.89	≈0
- оборот видов (*turnover*)	0.88	0.37
- наличие сгущений (*boundary clumping*)	1.71	0.000001
2. Выраженность ассоциаций видов при различных ограничениях (Hennig, Hausdorf, 2004):		
- неограниченная модель,		0.143
- модель, учитывающая связь с географическим расположением,		0.286
- модель, предполагающая локализацию по рекам,		0.0495
- модель, учитывающая связь с градиентом солености.		0.0594

Для проверки предположения о пространственной автокоррелированности видового состава было построено четыре модели распределения таксонов по участкам рек (табл. 1). Две модели основаны на гипотезе, что вероятность образования повторяющихся ассоциаций видов больше на близких между собой участках (в пределах одной реки или принадлежащих к одной и той же градации солености). Для них выявлен статистически значимый уровень кластеризации таксонов (p=0.05÷0.06). Для моделей, считающих, что пространственной автокорреляции нет или она основана лишь на близости географических координат точек, гипотеза о случайном характере выявляемых кластеров не отклоняется.

Для уточнения, какие именно виды образуют взаимосвязанные ассоциации, строили граф сети, представленный на рисунке (а). Полученные корреляционные плеяды сформировались из комбинаций видов, частая совместная встречаемость которых обусловлена как биотическими взаимодействиями, так и взаимно согласованной реакцией на изменение факторов водной среды. Использование коэффициентов частной корреляции, которые обычно в 3-4 раза по абсолютной величине меньше, чем традиционные коэффициенты Пирсона, позволило оценить «чистые» эффекты парного взаимодействия между двумя конкретными узлами сети после исключения совокупного влияния всех остальных узлов и, тем самым, резко снизить эффект «ложной» или наведенной корреляции.

Для оценки тесноты связи видов гидробионтов с экологическим градиентом выполнили 99 итераций построения моделей «случайного леса», состоящих из 500 иерархических деревьев. С помощью алгоритма «Борута» вычисляли важность (*importance*) каждого вида по Z-критерию, оценивающего снижение ошибки прогнозирования отклика при замене эмпирического вектора обилия на случайный вектор. Было установлено (табл. 2), что из 136 исходных видов только 16 таксонов имеют статистически значимую связь с фактором минерализации воды, тогда нахождение прочих видов в любой точке изучаемой гидросистемы является случайным и равновероятным.

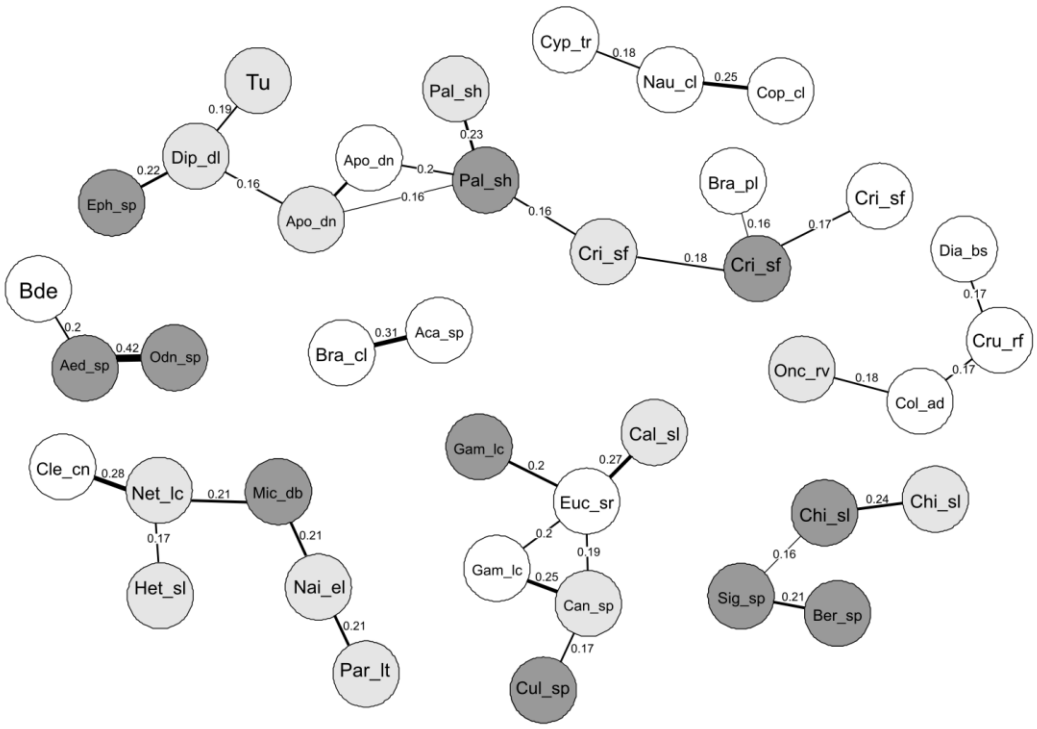
Заметим, что некоторые виды, такие как *Cricotopus salinophilus* (Zinchenko, et al., 2009), *Microchironomus deribae* (Freeman, 1957), *Apocyclops* dengizicus (Lepeshkin, 1900), часто обнаруживаются одновременно в планктонных и бентосных пробах. Эти фито- и бактериофаги играют важную экологическую роль в обеих средах, что определяется спецификой распределения пищевых ресурсов в гиперэвтрофных участках рек, в том числе и в цианобактериальных матах.

Чтобы оценить, какие конкретно абиотические характеристики биотопов оказывают влияние на существование отдельных видов, выполнен анализ главных компонент исходных матриц. На рисунке (б) представлен двудольный корреляционный граф, показывающий связи между 25 первыми таксонами из таблицы 2 и тремя латентными факторами, определяющими главные оси многомерной вариации данных. Фактор 1 включает комплекс показателей, определяющих соленость воды: содержание хлорид-иона, кальция и всех трех форм азота (положительная корреляция +), а также сульфат-иона и глубину водотока (отрицательная корреляция -), фактор 2 тесно связан с содержанием кислорода и pH (+), концентрацией марганца и железа (-), а фактор 3 связан с содержанием хлорофилла А, магния и температурой воды (+), а также фосфатами и бикарбонатами (-).

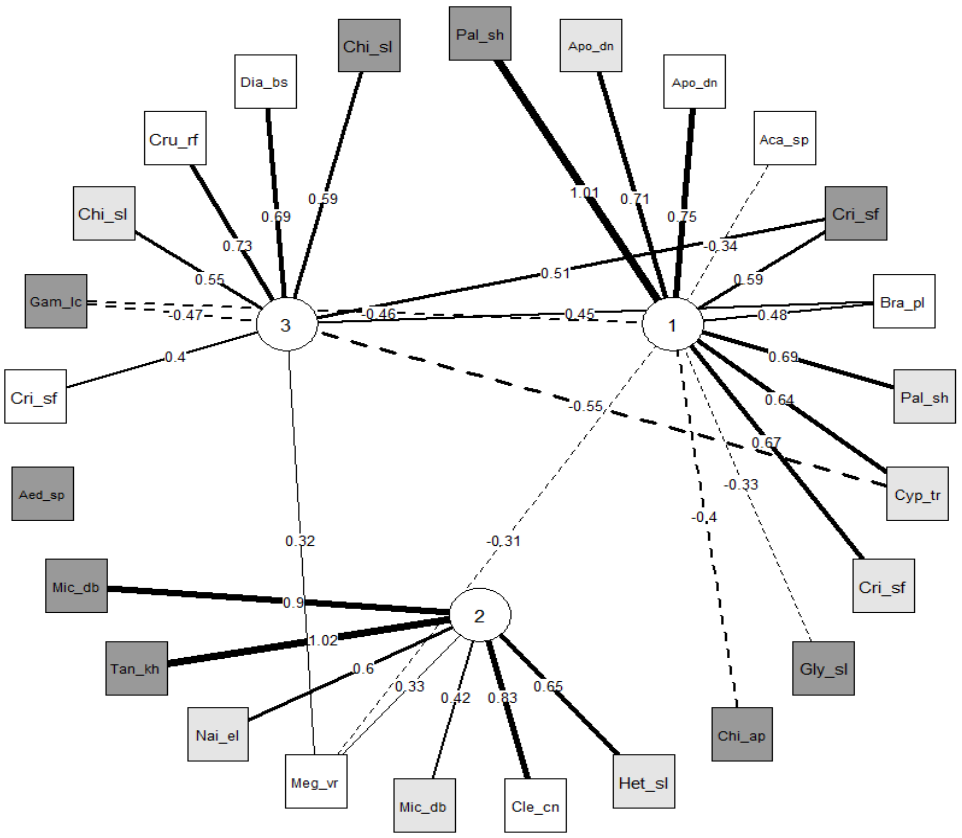
Выводы

1. Для изученной речной экосистемы характерна большая степень стохастичности природных и климатических изменений, таких как сгонно-нагонные явления воды в системе «река-гипергалинное озеро», пересыхание и зарегулирование русла рек, высокий градиент минерализации, зарастаемость биотопов макрофитами и др. Это обусловило общий нестационарный характер мета-сообщества гидробионтов, выразившийся в прерывистом градиенте биотического разнообразия, высокой мозаичности таксономической структуры, отсутствии вложенности и других континуальных закономерностей оборота видов (табл. 1).

2. Динамика параметров внешней среды делает невозможным стабильное состояние экосистемы: существует некоторое множество относительно устойчивых равновесий, обусловленных приоритетными факторами, действующими в каждой точке и в каждый момент времени. Однако тесная взаимосвязь изученных планктонных и донных видов мета-сообщества постоянно поддерживается за счет биотических взаимодействий популяций фито- и бактериофагов. Наблюдается формирование смешанных консорциумов видов из разных групп организмов, что было показано методами корреляционного анализа (рис. а).



а)



б)

Рис. Графы статистических зависимостей между компонентами мета-сообщества гидробионтов в реках бассейна оз. Эльтон: а) частная корреляционная сеть межвидовых отношений, б) связи обилия видов с тремя главными латентными переменными, обобщающими абиотические факторы. *Условные обозначения:* темно-серый − таксоны макрозообентоса, серый – мейобентоса, белый – зоопланктона. Коды видов приведены в таблице 2.

Таблица 2. Таксоны зоопланктона (ZP), мейобентоса (MB) и макрозообентоса (ZB), обладающие наибольшей значимостью при построении моделей зависимости видового состава от градиента минерализации в соленых реках.

Значимость	Группа	Код вида	Таксоны	Встречаемость	*Z*-критерий	*p*-значение
Высокая	ZB	Pal_sh	*Palpomyia schmidti*	11	10.75	1.00
	MB	Apo_dn	*Apocyclops dengizicus*	8	6.92	1.00
	ZP	Apo_dn	*Apocyclops dengizicus*	9	8.60	1.00
	ZP	Cri_sf	*Cricotopus salinophilus*	19	7.15	0.99
	ZP	Aca_sp	*Acanthocyclops americanus*	4	3.73	0.75
	ZB	Cri_sf	*Cricotopus salinophilus*	16	3.65	0.73
	ZP	Bra_pl	*Brachionus plicatilis*	22	3.53	0.71
	MB	Het_sl	*Heterocypris salina*	5	3.31	0.69
Средняя	ZP	Cle_cn	*Cletocamptus confluens*	4	3.29	0.63
	ZB	Gam_lc	*Gammarus lacustris*	6	3.11	0.60
	MB	Mic_db	*Microchironomus deribae*	3	3.06	0.57
	MB	Chi_sl	*Chironomus salinarius*	11	2.77	0.51
	MB	Pal_sh	*Palpomiya schmidti*	7	2.29	0.38
	ZP	Meg_vr	*Megacyclops viridis*	7	2.18	0.37
	MB	Cyp_tr	*Cyprideis torosa*	17	2.32	0.36
	MB	Cri_sf	*Cricotopus salinophilus*	15	2.07	0.12
Слабая	ZP	Cru_rf	*Cricotopus rufiventris*	3	1.43	0.05
	ZB	Gly_sl	*Glyptotendipes salinus*	4	1.56	0.03
	ZP	Dia_bs	*Diacyclops bisetosus*	3	1.09	0.03
	ZB	Chi_ap	*Chironomus aprilinus*	4	0.35	0.02
	MB	Nai_el	*Nais elinguis*	4	1.54	0.02
	ZB	Tan_kh	*Tanytarsus kharaensis*	2	1.32	0.01
	ZB	Mic_db	*Microchironomus deribae*	8	0.96	0.01
	MB	Onc_rv	*Oncholaimus rivalis*	4	0.70	0.01
	MB	Mo_pv	*Monhystrella parvella*	23	1.62	0.01
	ZB	Chi_sl	*Chironomus salinarius*	10	0.09	~0
	ZB	Aed_sp	*Aedes* sp.	3	0.25	~0
	MB	Net_lc	*Nitokra lacustris*	3	1.07	~0
	MB	Par_lt	*Paranais litoralis*	3	0.95	~0
	MB	Can_sp	*Candona* spp.	3	0.88	~0
	MB	Dip_dl	*Diplolaimelloides delyi*	5	0.72	~0
	ZB	Ber_sp	*Berosus* sp.	3	0.72	~0
	MB	Cal_sl	*Calodorylaimus salinus*	3	0.42	~0
	ZP	Euc_sr	*Eucyclops serrulatus*	3	0.02	~0
	MB	Tu	*Turbellaria* spp.	4	0.00	~0
	ZB	Cul_sp	*Culicoides* sp.	3	-0.08	~0
	ZP	Cyp_tr	*Cyprideis torosa*	6	-0.40	~0
	ZP	Gam_lc	*Gammarus lacustris*	3	-0.44	~0
	ZB	Odn_sp	*Odontomyia* sp.	3	-0.45	~0
	ZB	Sig_sp	*Sigara* sp.	4	-0.50	~0
	ZB	Eph_sp	*Ephydra* sp.	4	-0.56	~0
	ZP	Cyc_np	*Cyclopoida nauplii*	12	-0.63	~0
	ZP	Col_ad	*Colurella adriatica*	3	-0.72	~0
	ZP	Bde	*Bdelloidea* spp.	4	-0.80	~0
	ZP	Cyc_cp	*Cyclopoida copepodit*	8	-0.81	~0
	ZP	Bra_cl	*Brachionus calyciflorus*	3	-1.72	~0

3. Пространственное распределение видов формируется под влиянием нескольких, часто разнонаправленных внешних факторов, из которых приоритетными являются особенности локальных биотопов и ионный состав водной среды. Был выделен относительно немногочисленный таксоценоз истинно галофильных видов, тесно коррелированных с соленостью воды (табл. 2). Однако основную часть богатства видов составляют эврибионтные виды, равномерно распределенные по экологическому градиенту и адаптированные к обитанию в минерализованных водах аридных территорий (рис. 1 б). Важными экологическими факторами для их ресурсной обеспеченности являются содержание фосфатов, растворенного кислорода, хлорофилла «А», что характерно для эвтрофных водотоков (Zinchenko et al., 2014).

4. Разнообразие, адаптации и устойчивость популяций при ресурсной обеспеченности видов гидросистемы в условиях Эльтонского биосферного заповедника подразумевает сохранения природной динамики естественных местообитаний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., Головатюк Л.В., Гусаков В.А., Лазарева В.И. 2019а. Анализ связей между сообществами гидробионтов в соленых реках с использованием многомерной блочной ординации // Биология внутренних вод. № 4. Вып. 2. С. 82-89.

Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., Головатюк Л.В., Абросимова Э.В. 2019б. Многомерный статистический анализ структуры планктонных и донных сообществ минерализованных рек бассейна оз. Эльтон // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 407-418.

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

Leibold M.A., Mikkelson G.M. 2002. Coherence, Species Turnover, and Boundary Clumping: Elements of Meta-community Structure // Oikos. Vol. 97. P. 237-250.

Connor E.F., Simberloff D. 1979. The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? // Ecology. Vol. 60. P. 1132-1140.

Sanderson J.G. 2004. Null Model Analysis of Communities on Gradients // Journal of Biogeography. Vol. 31. P. 879-883.

Presley S.J., Higgins C.L., Willig M.R. 2010. A Comprehensive Framework for the Evaluation of Metacommunity Structure // Oikos. Vol. 119. P. 908-917.

Hausdorf B., Hennig C. 2007. Null model tests of clustering of species, negative co-occurrence patterns and nestedness in meta-communities // Oikos. Vol. 116. P. 818-28

Hennig C., Hausdorf B. 2004. Distance-based Parametric Bootstrap Tests for Clustering of Species Ranges // Computational Statistics and Data Analysis. No. 45. P. 875-895.

Kursa M., Rudnicki W. 2010. Feature Selection with the Boruta Package // Journal of Statistical Software. Vol. 36 (11). P. 2-12.

Friedman J., Hastie T., Tibshirani R. 2007. Sparse inverse covariance estimation with the graphical lasso // Biostatistics. Vol. 9. P. 432-441.

Zinchenko T.D., Gladyshev M.I., Makhutova O.N., Sushchik N.N., Galina S. Kalachova G.S., Golovatyuk L.V. 2014. Saline Rivers Provide Arid Landscapes with a Considerable Amount of Biochemically Valuable Production of Chironomid (Diptera) Larvae // Hydrobiologia. No. 722. P. 115-128.

Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V., Abrosimova E.V., Popchenko T.V. 2017. Macrozoobenthos in Saline Rivers in the Lake Elton Basin: Spatial and Temporal Dynamics // Inland Water Biology. Vol. 10. No. 4. P. 384-398.

Zinchenko T.D., Shitikov V K., Golovatyuk L.V., Gusakov V. A. Lazareva V.I. 2018. Plankton and Bottom Communities in the Saline Rivers of Lake Elton Basin: Statistical Analysis of Dependences // Arid Ecosystems. Vol. 8. No. 3. P. 225-230.