

УДК 574. 583:587

ПЛАНКТОННЫЕ И ДОННЫЕ СООБЩЕСТВА ВЫСОКОМИНЕРАЛИЗОВАННЫХ РЕК БАСЕЙНА ОЗ. ЭЛЬТОН: СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЗАВИСИМОСТЕЙ

© 2016 г. **Т. Д. Зинченко**, д-р биол. наук, зав. лаб., **Л. В. Головатюк**, канд. биол. наук, с. н. с.,
В. К. Шитиков, д-р биол. наук, с. н. с., **Э. В. Абросимова**, м. н. с.

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия,

e-mail: gollarisa@mail.ru

Поступила в редакцию 23.09.2016 г. Принята к публикации 27.09.2016 г.

На примере экосистемы высокоминерализованных рек бассейна гипергалинного оз. Эльтон проанализированы изменения таксономической структуры донных и планктонных сообществ в условиях экстремальных факторов среды. Показано, что под воздействием резких природно-климатических колебаний идёт постоянная перестройка таксономической структуры составляющих гидроэкосистему сообществ. Для многомерного статистического анализа использованы многолетние данные гидробиологической съёмки макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона на 15 станциях 5 солёных рек разного уровня минерализации и соответствующий блок из 19 абиотических показателей. Проверены гипотезы о причинах и закономерностях изменения видовой структуры гидросообществ в условиях воздействия экстремальных факторов (уровень минерализации, температура, эвтрофирование). Установлено, что структуры планктонных и донных сообществ достаточно хорошо коррелируют между собой, следовательно, тесно связаны. Эта связь обуславливается взаимно согласованной реакцией на изменение факторов водной среды и биотическими взаимодействиями, что объясняет снижение коэффициентов матричной корреляции Мантеля между ценозами гидробионтов и гидрохимическими показателями. Для выявления планктонных и донных сообществ, развивающихся в сходных биотопах в условиях перекрывающихся экологических ниш, использованы методы кластерного анализа. Осуществлено целенаправленное графическое проецирование таксонов изучаемых гидросообществ и биотопов в пространстве факторов среды. Определена роль абиотических показателей для оценки особенностей развития популяций макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона. Выполнен сравнительный анализ изменения видового разнообразия сообществ с использованием обобщённых энтропий Реньи. При взаимодействии планктонных и донных сообществ солёных рек выявлена высокая доля по генезису композиционно «взаимопроникающих» экологических групп.

Ключевые слова: солёные реки бассейна оз. Эльтон, планктонные и донные сообщества, статистические связи

Исследование взаимосвязи между планктонными и донными сообществами, обусловленной факторами среды обитания, является важной проблемой гидробиологии. Особенно сложными выглядят реальные отношения в естественных экосистемах, где природные условия (уровень минерализации воды и пр.) носят экстремальный характер. Отмечено, что в водоёмах с нестабильными абиотическими условиями решающее значение для популяций приобретают высокая плодовитость организмов, их способность к расселению, неспециализированные трофические связи, высокая подвижность личинок и короткий жизненный цикл, увеличивающие шансы конкурирующих видов на выживание [2].

Взаимосвязи в сообществах рассмотрены нами на примере макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона в 5 солёных реках бассейна гипергалинного озера Эльтон (Волгоградская область). Характерной особенностью аридных речных экосистем является их нестационар-

ность, обусловленная глобальными и региональными климатическими колебаниями, включая антропогенное воздействие. Климатические факторы достигают большого размаха и часто выходят за пределы адаптационных возможностей некоторых видов фауны, что влечёт за собой постоянные изменения в таксономической структуре отдельных сообществ и в экосистеме в целом.

Изученные реки Б. Саморода, Ланцуг и Хара относятся к мезогалинному типу с солёностью до 23 г·л⁻¹, а рр. Чернавка и Солянка — к полигалинному (до 32 г·л⁻¹). Реки мелководны: наибольшая глубина на русле 1.5 м, а в прибрежье — 5–20 см. Участки рек зарастают макрофитами (в среднем течении до — 90 % площади, в нижнем — до 70–80). Устья рек являются местами откорма пролётных и перелётных птиц.

В планктонно-донных сообществах эупланктонные формы составили 20 % форм и представлены копеподами и коловратками; бентопланктон представлен 45 % так-

сонов, где эвритопные формы и меропланктон заняли по 15 % фауны. Отметим, что во всех реках в сборах мейобентоса преобладали Harpacticoida и Ostracoda, характеризуя их как эумейобентос или бентопланктон.

Воздействие экстремальных факторов (высокой минерализации и температуры) вызывает, по-видимому, наибольшие адаптивные реакции водных организмов и феноменологически сходные акклимации [3]. Однако формирование пространственной структуры планктонных и донных сообществ в существенной мере происходит под влиянием ряда других гидрологических и гидрохимических факторов (глубины, скорости течения, ионного и катионного состава воды, O_2 , pH). Важное значение имеет также изменение уровня биогенных веществ и первичной продукции, вызываемое, как правило, разложением макрофитов, наличием цианобактериальных матов и др. Поэтому основная задача исследования состояла в выявлении ключевых факторов и определение роли каждого из них для характеристики особенностей развития популяций.

Нами рассмотрены три возможные гипотезы, определяющие механизмы совместного существования трёх изученных сообществ гидробионтов (макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона): а) факториальная взаимообусловленность, т. е. виды между собой не взаимодействуют, но состав конкретного сообщества в каждом биотопе формируется с учётом экологических условий и факторов среды; б) межвидовые взаимодействия, такие как симбиоз, паразитизм, хищничество, прямая и ресурсная конкуренция, обычно существующие между популяциями разных сообществ; в) нейтраллизм, который утверждает, что комбинации совместно встречающихся групп составляют случайные и вероятность появления каждого вида определяется только плотностью распределения относительно обилия особей для каждого сообщества.

Ставилась задача оценить степень корреляции количественного распределения гидробионтов разных групп в пространстве или времени и выявить возможную зависимость от факторов окружающей среды. На основе подготовленной базы данных сформированы исходные матрицы показателей, позволившие выполнить проверку сформулированных гипотез и выявить значимые закономерности методами статистического анализа и многомерной ordination. Таксономический состав сообществ на 15 станциях многолетних наблюдений представлен 24 видами организмов макрозообентоса, 36 — мейобентоса и 28 — зоопланктона. Блок абиотических факторов включал 19 синхронно измеренных показателей ($t^{\circ}C$ воды, минерализацию, O_2 , содержание взвешенных веществ, концентрацию катионов, анионов и биогенных элементов).

С использованием матричного корреляционного анализа Мантеля подтверждена гипотеза о существовании прямых или косвенных связей между тремя сообществами гидробионтов (макрозообентосом, мейобентосом и зоопланктоном), обусловленная как их взаимно согласованной реакцией на изменение абиотических факторов, так

и перекрёстными межвидовыми взаимодействиями: $R_m = 0.56 \div 0.68$, $p < 0.05$. Степень взаимосвязи между видовой структурой сообществ и комплексом гидрохимических показателей оказалась несколько ниже: $R_m = 0.39 \div 0.44$, $p < 0.05$. Разность между коэффициентами матричной корреляции R_m можно отнести за счёт различных биотических отношений между сообществами, и в первую очередь взаимной трофической согласованности видов.

Поскольку между сообществами выявлена статистически значимая синхронность изменения видового состава, была поставлена задача выделить устойчивые таксономические ассоциации планктонных и донных сообществ, характерные для отдельных биотопов с внутренне однородными условиями среды. Использовались кластерные методы (TWINSPAN, иерархическая классификация), осуществлявшие разбиение исходной матрицы на блоки «группа станций — группа видов». Анализ ауто- и синэкологических характеристик отдельных видов в ассоциациях позволил судить о причинах и механизмах их объединения в совместно сосуществующие группы.

Для оценки характера взаимосвязи сообществ с абиотическими показателями выполнена многомерная ordination объектов каноническими методами, позволяющая целенаправленно графически упорядочить таксоны и участки отбора проб в пространстве факторов среды. Гидрохимические факторы в целом высоко коррелированы между собой, имеют почти одинаковую направленность и степень влияния. Важными для осмысления статистических связей являются оси тех гидрохимических показателей, которые расположены ортогонально основному мультиколлениарному комплексу компонентов: *содержание кислорода для мейобентоса, ионов марганца для зоопланктона и взвешенных веществ для макрозообентоса*.

Сходные результаты получены с использованием алгоритма построения иерархических деревьев классификации с многомерным откликом. В итоге выявлены оптимальные граничные значения факторов, в наибольшей мере влияющие на состав и структуру сообществ гидробионтов, к которым были отнесены насыщение кислородом, уровень минерализации и содержание марганца.

Списки видов-индикаторов, которые указывают на то, может ли конкретный вид считаться значимым экологическим маркером различных типов сообществ или условий среды, были сформированы по результатам группировки на основе построения иерархических деревьев и статистического анализа индексов *IndVal*.

При сравнительном анализе видового разнообразия сообществ использовали обобщенную энтропию Шеннона—Ренни, учитывающую возможную нелинейность логарифмических функций для отдельных элементарных компонент. Рассмотрены кривые зависимости 3 компонентов разнообразия α , γ и β от порядка чисел Хилла q для 3 сообществ. В ряду макрозообентос — зоопланктон — мейобентос общая изменчивость видовой структуры сообществ между биотопами, оцениваемая по бета-

разнообразию, уменьшается на всех уровнях q , например, ${}^1D_\beta$ равно 5.69, 4.99 и 4.16 соответственно (видовой состав макрозообентоса чувствительнее по отношению к биотопическим условиям, чем другие сообщества). В целом набор доминирующих видов макрозообентоса более разнообразен: значения ${}^2D_\gamma$ равны 12.37, 4.4 и 5.0.

При исследовании макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона в солёных реках аридного региона выявлена высокая доля смешанных, а по генезису — «взаимопроникающих» экологических группировок в видовой композиции сообществ.

При изучении жизненных стратегий видов и их общеэкологических характеристик необходимо учитывать, что в высокоминерализованных реках и солёных водоёмах нет чёткого разделения на планктон и бентос [1], [4]. Проведённые нами исследования подтверждают: организмы планктонных и донных сообществ при относительно небольших глубинах и высокой плотности воды *пространственно мало разделены*, переходя из одной жизненной формы в другую, «перемещаясь» от биотопа к биотопу со сходными условиями обитания.

Полагаем, что планктонные и донные сообщества солёных рек можно рассматривать как ассоциации (*консорциум как структурная единица гидроэкосистемы рек*) с учётом изучения всех биотических взаимоотношений гидробионтов.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 13-04-00740; 15-04-03341.

Материалы доложены на Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Морские биологические исследования: достижения и перспекти-

вы», приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сентября 2016 г.)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Ануфриева Е. В., Шадрин Н. В. Разнообразие ракообразных в гиперсолёном озере Херсонесское (Крым) // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 2012. Вып. 7. С. 55–61. [Anufrieva E. V., Shadrin N. V. Crustacean diversity in hypersaline Chersoness Lake (Crimea). *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana*, 2012, iss. 7, pp. 55–61. (in Russ.)].
2. Кривошеина М. Г. *Морфологические и экологические механизмы устойчивости гидробионтных личинок двукрылых (Insecta, Diptera) к экстремальным условиям* : дис. ... д-ра биол. наук. Москва, 2004. 314 л. [Krivosheina M. G. *Morfologicheskie i ekologicheskie mekhanizmy ustoichivosti gidrobiontnykh lichinok dvukrylykh (Insecta, Diptera) k ekstremal'nyim usloviyam*: diss. ... d-ra biol. nauk. Moscow, 2004, 314 p. (in Russ.)].
3. Хлебович В. В. *Акклимация животных организмов*. Ленинград : Наука, 1981. 135 с. [Khlebovich V. V. *Akklimatsiya zhivotnykh organizmov*. Leningrad: Nauka, 1981, 135 p.].
4. Ubertini M., Lefebvre S., Gangnery A., Grangere K., Le Gendre R., Orvain F. Spatial variability of benthic-pelagic coupling in an estuary ecosystem: consequences for microphytobenthos resuspension phenomenon. *PLoS ONE*, 2012, vol. 7, no. 8, e44155. doi:10.1371/journal.pone.004415

Plankton and benthic communities of highly mineralized rivers in the basin of Lake Elton: statistical analysis of correlations

T. D. Zinchenko, L. V. Golovatyuk, V. K. Shitikov, E. V. Abrosimova

Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Togliatti, Russian Federation, e-mail: gollarisa@mail.ru

A comparative analysis of changes in taxonomic structure of communities of benthic and plankton organisms formed under extreme environmental factors on the example of an ecosystem of highly mineralized rivers in the basin of hyper-saline Lake Elton, located 49°13' N 46°40' E was carried out. It is shown that under the influence of sudden climatic fluctuations a hydroecosystem is not functioning in the evolutionary stacked stationary mode, but there is a constant rearrangement of taxonomic structure of its constituent communities. For multivariate statistical analysis we have used long-term data of hydrobiological survey of macrozoobenthos, zooplankton and meiobenthos at 15 stations, 5 saline rivers of different levels of mineralization, as well as the corresponding block of 19 abiotic indicators. We have tested various hypotheses about the causes and patterns of change in the species structure of the studied communities in conditions of extreme factors (level of salinity, temperature, and eutrophication). It was found out that the structures of plankton and benthic communities are correlating reasonably well, indicating a close relationship between them. This relationship is determined by a mutually agreed reaction on the changes of the aquatic environment factors and biotic interactions, and it explains the decrease of the matrix correlation Mantel coefficients between aquatic complexes and hydro-chemical indicators. The usage of the methods of cluster analysis helped to carry out a taxonomic identification of the coenoses of plankton and benthic communities, that develop in similar habitats in terms of overlapping ecological niches. A targeted graphical projection of taxa of the studied communities and aquatic sampling sites in the space environment factors was carried out on the bases of the canonical multivariate ordination methods. We determined the role of each abiotic indicator to characterize the features of macrozoobenthos populations, meiobenthos, and zooplankton. A comparative analysis of changes in the species diversity of communities using the generalized Renyi entropy was carried out. The interaction of plankton and benthic communities in saline rivers revealed a high share of the genesis of composition "interpenetrating" environmental groups.

Keywords: saline rivers of hyper-saline Lake Elton, plankton and benthic communities, statistical relationships