

Сезонная динамика интегральных показателей видовой структуры в конкурентном таксоценозе *Ephemeroptera*

В.В. Суханов^{1,*)}, Т.С. Вшивкова^{2,3)}

¹⁾ *Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041*

²⁾ *Федеральный научный центр биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток, 690022*

³⁾ *Владивостокский государственный университет, Владивосток*

^{*)} *email: vsukhan@mail.ru*

Описана изменчивость основных интегральных параметров в таксоценозе личинок подёнок малой лесной реки: общая биомасса, видовое разнообразие и коэффициент невыравненности в ранговой последовательности видовых обилий, описываемой геометрическим рядом. Эти изменения варьируют по сезонам, также они неодинаковы для разных участков реки. Обнаружено высокое соответствие между средним эмпирическим значением коэффициента невыравненности (0.879 ± 0.075) и теоретическим значением, равным единице. Статистически достоверные различия между ними отсутствуют.

Одной из весьма интересных проблем считается изучение изменений в пространстве и во времени, происходящих в биологических сообществах. При этом состояние сообществ можно описывать с различных позиций. Один из популярных подходов описывает биоценоз при помощи интегральных количественных показателей, характеризующих не каждый из видов, входящих в ценоз, а сразу всё сообщество в целом. Настоящая работа априорно опирается именно на такие методические установки. Объектом исследования выбран таксоцен подёнок (*Ephemeroptera*), обитающих в небольшой таёжной реке Комаровка, протекающей по заповеднику Кедровая падь (Приморский край, Россия).

Материал и методика

Река Комаровка относится к категории малых или бродных водотоков (weadable stream), то есть таких, которые можно перейти в меженный период в броднях, высоких сапогах, так как максимальная глубина в районах перекатов не превышает 50-60 см; более глубокие реки относятся к категории небродных водотоков. Деление водотоков на эти два типа обусловлено различными методами отбора бентосных проб: в первом случае отбор количественных проб осуществляется рамочными пробоотборниками типа бентометра Леванидова или Сарбера на стрежне водотока или, при работе на глубоководных реках, используя специальные плавсредства, применяют дночерпатели, аналогичные морским. Иногда применяется и способ отбора количественных проб на небродных реках с использованием бентометра Леванидова, но тогда сбор проб осуществляется в прибрежной зоне на глубине не выше 40–50 см.

В нашем случае, при работе на малой реке, мы использовали два типа пробоотборников – в верховьях реки использовали малый бентометр, ниже по течению – в зоне мета- и гипоритрали – бентометр Леванидова. Применение малого бентометра в верхней части водотока объясняется небольшими размерами ручья, поэтому использовать большеразмерный пробоотборник было неудобно.

Материал был собран на 11 станциях, установленных по продольному профилю водотока от истока до среднего течения реки (Sukhanov, Vshivkova, 2016). Этот участок входит в верхнюю часть бассейна реки, расположенного в пределах Уссурийского заповедника, и полностью находится в пределах охранной зоны, не испытывающей антропогенного воздействия. В настоящей статье обсуждаются данные только количественных проб. В качестве характеристик видовой структуры таксоцена были выбраны следующие показатели: общая сырая биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), невыравненность в ранговой структуре сообщества и её видовое разнообразие. Видовое разнообразие

сообщества вычислялось по формуле Симпсона в трактовке Гибсона (Песенко, 1982): $D = 1/\sum_{i=1}^S p_i^2$, где p_i – доля i -го вида в общей биомассе пробы, S – число видов в пробе.

Ранговая видовая структура таксоцена аппроксимировалась моделью Мотомуры (Motomura, 1947), то есть, геометрическим рядом $p_i = p_1 \exp(-a(i-1))$, $i = 1, 2, \dots, S$, где p_1 и a – параметры модели, S – как и выше, число видов в пробе, p_i – доля i -го вида в общей биомассе пробы. При этом все эти доли общей биомассы в данном ранговом ряде $i = 1, 2, \dots, S$ упорядочены по убыванию от p_1 (вид-доминант) до самого малообильного вида p_S . Именно параметр a характеризует степень невыравненности видовой структуры. Чем больше этот параметр, тем быстрее убывает геометрическая прогрессия с ростом ранга i , тем не равномернее распределена биомасса сообщества по отдельным видам, тем сильнее она аккумулярована в доминирующем виде.

Результаты и обсуждение

На рис.1 показано распределение всех трёх интегральных показателей ценоза в пространстве двух факторов среды, а именно, времени сезона и расстояния вдоль реки от её истока. Обнаружены следующие закономерности.

Суммарная биомасса всех видов в пробе минимальна в истоке реки и постепенно возрастает к её устью (рис. 1-А). Скорее всего, данный факт объясняется тем, что по мере удаления от истока количество смываемой с берегов аллохтонной органики не полностью перерабатывается консументами и постепенно накапливается в протекающей воде. Кроме того возможно, что и сама скорость поступления в воду этой органики увеличивается по мере удаления от верховьев реки: медленно разлагающийся смолистый опад хвойных пород деревьев сменяется легко утилизируемым листовным опадом. Из-за этого количество доступной пищи для подёнок возрастает в нижних участках реки, а значит, возрастает и их общая биомасса.

Суммарное обилие таксоцена демонстрирует сезонную динамику. Биомасса велика весной, проходит через минимум в конце августа и вновь возрастает к осени. Данный факт может объясняться сезонными изменениями в количестве осадков. В Приморье август и сентябрь – это сезон циклонов и тайфунов, когда с дождями выпадает в среднем три четверти годовой нормы осадков (Федоровский и др., 2019). Летнее увеличение поступления воды в реку приводит к подъёму скорости водотока и поэтому к увеличению темпов смывания органики вниз по течению реки. Это ухудшает кормовые условия для подёнок в августе-сентябре и, как следствие, приводит к локальному снижению биомассы.

Невыравненность видовой структуры (рис. 1-В) ведёт себя противоположным образом по сравнению с суммарной биомассой. Она невелика у истока реки, проходит через максимум примерно в середине пути и затем постепенно снижается к её устью. Наибольшие значения этого индекса наблюдаются во второй половине августа. Это означает, что для этого времени характерны монодоминантные, а для весны и осени – полидоминантные сообщества.

Видовое разнообразие сообществ также показывает вариации в пространстве и во времени (рис. 1-С). Наибольшие значения этого показателя приходятся на весну и на осень – разумеется, в пределах заданного временного интервала отбора проб. При этом весенний максимум смещён к устью реки, а осенний – к её истоку.

Минимальное значение видового разнообразия наблюдается во второй половине августа. Оно распространяется вдоль всей реки, но абсолютный минимум регистрируется на расстоянии около 10 км от истока.

Средние по всему материалу значения вышеописанных интегральных показателей составляют следующий список: общая биомасса $B = 4.42 \pm 0.54$ г/м², видовое разнообразие по Симпсону $D = 2.78 \pm 0.14$, видовое богатство в

пробе $S = 10.78 \pm 0.64$ вида и, наконец, невыравненность видовой структуры $a = 0.879 \pm 0.075$. Показатель невыравненности можно вычислить теоретически.

Модель Уиттекера-Мотомуры. Уиттекер (Whittaker, 1972) предложил экологический механизм, порождающий модель геометрического ряда. Согласно его «гипотезе преимущественного захвата» (preemption hypothesis), виды, входящие в таксоцен, конкурируют за некий ограниченный ресурс. Эти виды можно ранжировать по их конкурентоспособности. Самый сильный вид захватывает некую долю U от этого общего ресурса, и никто не может ему помешать. Следующий по конкурентоспособности вид захватывает такую же долю U общего ресурса, но не от всего, а только от того, что осталось не захваченным после первого вида и так далее. Если предположить, что количество ресурса, захваченного неким видом, пропорционально обилию (у нас – пропорционально биомассе) этого вида, то нетрудно прийти к выводу, что все виды данного таксоцена должны подчиняться убывающей геометрической прогрессии.

Не так давно теорию Уиттекера удалось продвинуть несколько дальше при помощи т.н. «гипотезы стохастического остатка» (Суханов, 2002). Эта гипотеза основывается на том предположении, что внутри вида особи делят ресурс случайным образом по закону Пуассона. При этом особи «стремятся» с одной стороны максимально полно использовать данный ресурс, а с другой стороны, минимизировать внутривидовую конкуренцию. В итоге коэффициент геометрической прогрессии должен быть равным $a = 1$.

Отличие теоретической константы $a = 1$ от её эмпирического значения $a = 0.879 \pm 0.075$ составляет всего лишь 12%. По критерию Стьюдента это отличие статистически незначимо: вероятность нуль-гипотезы составляет 0.108. Таким образом, для нашего материала по подёнкам р. Комаровка гипотеза стохастического остатка не опровергается.

Согласно модели, параметр a отражает жёсткость конкурентных отношений между видами в таксоцене. Чем больше a , тем быстрее общий ресурс «расхватывается» видами в процессе его последовательного раздела.

Модель геометрического ряда можно представить и в другой форме:

$$p_i = CU(1-U)^{(i-1)},$$

(1)

где p_i – биомасса i -го вида в ранжированном ряде, представленная в долях от суммарной биомассы сообщества. При этом параметр $U = 1-q$, как и прежде, есть доля захвата ресурса, $C = 1/[1-(1-U)^S]$ – поправка на число видов (S) в выборке, $i = 1, 2, \dots, S$. Это нормированная форма модели, такая, что $\sum_{i=1}^S p_i = 1$.

Видовое разнообразие и невыравненность. Сравнивая графики (1-А) и (1-В) легко увидеть, что они соотносятся друг с другом как позитив и негатив на фото: интегральные индексы a и D связаны отрицательной взаимосвязью. Эту связь можно обосновать. Простые расчёты приводят к следующему выводу. Для геометрической прогрессии (1), описывающей идеальное распределение видов по обилию в сообществе, такую связь можно представить соотношением $D = K \cdot (2 - U)/U$, где поправка на число S видов в пробе равна $K = [1 - (1 - U)^S]^2 / [1 - (1 - U)^{2S}]$. В нашем случае из-за достаточно больших значений U и S эта поправка фактически не отличается от единицы. Тогда эта взаимосвязь становится очень простой: $D = (2 - U)/U$ или $D = (1 + \exp(-a)) / (1 - \exp(-a))$. Это соотношение порождает падающую зависимость D от a : чем заметнее невыравненность видов по обилию, тем сильнее величина конкуренции между видами в таксоцене, тем заметнее выражен уровень монодоминантности сообщества и тем ниже величина его видового разнообразия.

На рис. 2 показана эта взаимосвязь. Несмотря на заметный разброс точек, модель приемлемо описывает обнаруженную тенденцию. Нужно

подчеркнуть, что модельная кривая совсем не содержит каких-либо подгоночных эмпирических коэффициентов. Это редко встречается в экологических работах.

Заключение

В работе описаны пространственно-сезонные вариации главных интегральных параметров в таксоцено личинок подёнок малой лесной реки. Это общая биомасса, видовое разнообразие и коэффициент невыравненности в ранговой последовательности видовых обилий, описываемой геометрическим рядом. Эти вариации зависят от сезонного времени, также они неодинаковы для разных участков реки. Обнаружено неплохое соответствие между средним эмпирическим значением коэффициента невыравненности (0.879 ± 0.075) и теоретическим значением, равным единице. Статистически достоверные различия между ними отсутствуют. Обнаружена отрицательная взаимосвязь между видовым разнообразием подёнок и коэффициентом невыравненности. Она подтверждается математической моделью.

Финансирование работы. Данная работа финансировалась за счёт средств бюджетов институтов. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Список литературы

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.

Суханов В.В., 2002. Тест на стандартность видовой структуры в таксоценозах морских организмов // Биология моря. Т. 28. № 4. С. 304 – 307.

Федоровский А.С. и др. Ливневые дожди как фактор наводнения в Приморском крае // Водное хозяйство России, 2019. № 4, С. 144-168.

Motomura I. Further notes on the law of geometrical progression of the population density in animal association // Seiri Seitai (Tokyo), 1947. Vol. 1, p. 55 – 60.

Sukhanov V.V., Vshivkova T.S. Seasonal dynamics of species structure in the mayfly taxocenosis (Insecta: Ephemeroptera) of the Komarovka river – a small forest stream of southwest slopes of the Sikhote-Alin ridge (South Primorye, Razdolnaya River Basin) // 3rd International Symposium of Benthological Society of Asia. Vladivostok: 2016. Russian Federation, August 24–27. P. 120.

Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // Taxon, 1972. Vol. 21, p. 213 - 251.

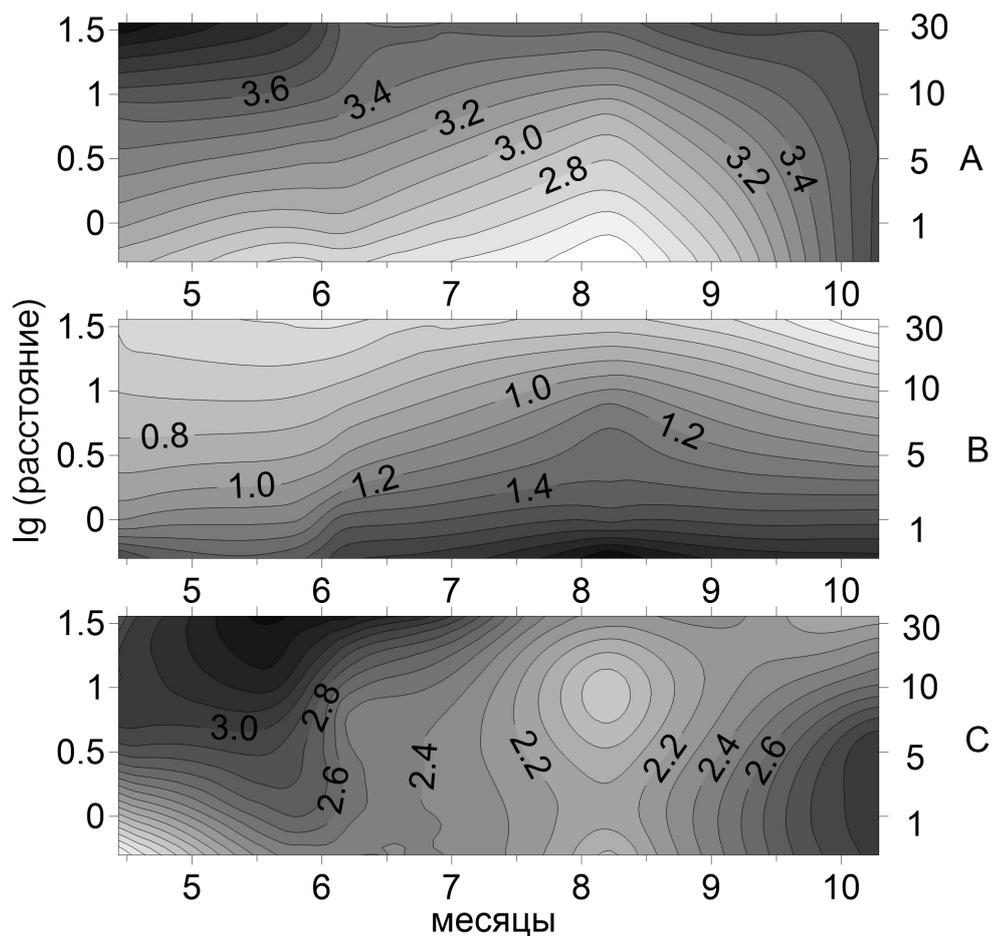


Рис. 1. Интегральные характеристики таксоценоза подёнок. Оси абсцисс – время сезона, оси ординат справа – расстояние от истока (км), оси ординат слева – то же в десятичных логарифмах. А – суммарная биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$), В – невыравненность видовой структуры, С – видовое разнообразие

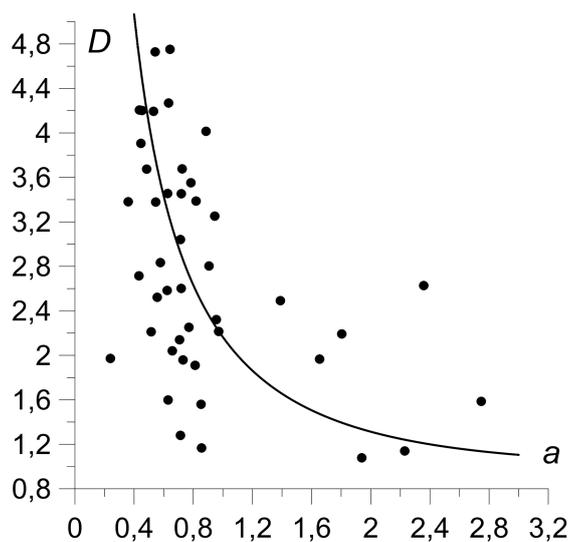


Рис. 2. Связь между невыравненностью видовой структуры (a) и видовым разнообразием (D). Кривая – модель $D = (1+\exp(-a))/(1-\exp(-a))$

Виталий Викторович Суханов, дбн, проф., внс. НИЦМБ ДВО РАН

