

**ПЛАНКТОННЫЕ И ДОННЫЕ СООБЩЕСТВА СОЛЕННЫХ РЕК
БАСЕЙНА ГИПЕРГАЛИННОГО ОЗ. ЭЛЬТОН (РОССИЯ):
МНОГОМЕРНЫЙ АНАЛИЗ СОПРЯЖЕННОСТИ СТРУКТУР
И СТАТИСТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ**

Т.Д. Зинченко, В.К. Шитиков, Э.В. Абросимова

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

Представлены результаты анализа комплексных исследований соленых рек аридного региона Приэльтона (район Прикаспийской низменности, бассейн гипергалинного озера Эльтон) на базе изучения планктонных и донных сообществ в августе 2013 и 2018 гг. Для многомерного статистического анализа использовались результаты гидробиологических проб, взятых на 15 станциях пяти соленых рек. С использованием статистических моделей размещения видов установлено, что неоднородность разнообразия планктонных и донных сообществ обусловлена биотопическими отличиями и уровнем минерализации водной среды. Показано, что для высокоминерализованных систем аридных регионов четкое разделение жизненных форм планктонных и донных сообществ не очевидно.

**PLANKTON AND BENTHIC COMMUNITIES OF SALINE RIVERS
IN THE BASIN OF THE HYPERGALEEN ELTON LAKE (RUSSIA):
MULTIVARIATE ANALYSIS OF COUPLED STRUCTURES AND
STATISTICAL RELATIONSHIPS**

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

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Science –
Branch of the Federal State Budgetary Institution of Science Samara Research Scientific Center of Russian Academy of
Science, 10 Komzina st., Togliatti, 445003, Russia, E-mail: zinchenko.tdz@yandex.ru*

We present the results of the analysis of complex studies of saline rivers in the arid Prielton region (the Caspian lowland area, the basin of the hyperhaline Lake Elton) based on the study of plankton and benthic communities in August 2013 and 2018. The results of hydrobiological samples taken at 15 stations of five saline rivers were used for multivariate statistical analysis.

Using statistical models of species distribution, it has been established that heterogeneity of planktonic and bottom communities diversity is caused by biotopic differences and salinity level of water environment. It is shown that for highly saline systems of arid regions a clear separation of life forms of planktonic and bottom communities are not obvious.

Приэльтонье является одним из наиболее уникальных природно-территориальных комплексов Прикаспийской низменности (Волгоградская область, 49°07'30" с.ш., 46°30'40" в.д.). Входящие в его состав мезо- и гипергалинные речные

системы функционируют в условиях стохастических, а часто и экстремальных природно-климатических возмущений, характерных для аридных зон, при одновременном воздействии совокупности факторов антропогенного характера (Zinchenko et al., 2017). Это вызывает как резкие флуктуации численности отдельных популяций, так и регулярную смену комплекса доминирующих видов в сообществах гидробионтов соленых рек, притоков гипергалинного оз. Эльтон. В то же время, характерной особенностью лотических систем аридных регионов является их нестационарность, обусловленная глобальными и региональными климатическими колебаниями (Zinchenko et al., 2017; Зинченко и др., 2018). На разных участках водотоков при низкой скорости течения, малой глубине и высоком трофическом статусе вод создаются специфические условия для жизни различных консорциумов гидробионтов. Один из главных факторов – уровень минерализации, во многом обуславливающий таксономический состав и характер трофических отношений.

Обращая особое внимание на исследование планктонных и донных сообществ соленых рек, отметим, что основными задачами экологии водных сообществ являются оценка значимости межвидовых связей внутри ассоциаций взаимодействующих организмов и выявление механизмов воздействия совокупности условий среды на структурно-функциональные особенности изучаемых биоценозов (Алимов и др., 2013). При этом экосистема рассматривается с учетом анализа всего множества разнообразных факторов (популяционных, фенотипических, генетических, гидрохимических, ландшафтно-географических), которые характеризуются значительной временной и пространственной изменчивостью, вызываемой сезонными, климатическими, антропогенными или иными причинами. Конечной целью такого исследования является прогноз динамики развития экосистем с точки зрения повышения продуктивности и биоразнообразия при различных сценариях природоохранной деятельности (Розенберг, 2013). Выполненный нами ранее статистический анализ таксономической структуры планктонных и донных сообществ соленых рек бассейна оз. Эльтон с использованием различных многомерных методов позволил выделить специфичные ассоциации консорциативного типа, которые динамично формируются с учетом адаптационных возможностей отдельных видов (Зинченко и др., 2018).

Вместе с тем, современные методы анализа закономерностей пространственно-временной динамики сообществ гидробионтов основываются на двух различных концептуальных подходах. Первая группа методов ориентирована на детальное изучение основных экологических процессов в экосистемах, включая интенсивность размножения, смертности или расселения отдельных видов в каждый момент времени и с учетом реальной демографической стохастичности (Розенберг и др., 2020). Формируемые имитационные или ранговые модели динамики популяций (Zurell et al., 2016) должны включать в явной форме надежные оценки коэффициентов и параметров, описывающих механизмы этих процессов, что в отсутствие обоснованных теоретических предположений и/или необходимого объема эмпирических данных делает их построение пока еще трудно реализуемым.

Другой подход можно назвать «коррелятивным», в том смысле, что он основан на нахождении статистических зависимостей между факторами окружающей среды и данными о встречаемости видов. Описаны десятки методов такого анализа (Norberg et al., 2019; Шитиков, Зинченко, 2019), основанных на построении моделей множественной регрессии, выделении кластеров или корреляционных плеяд, использовании различных алгоритмов многомерной ординации и т.д. В наиболее адекватной мере анализ связей в экосистеме реализуется в моделях совместного

пространственно-временного распределения видов JSDM (*Joint Species Distribution Models* = Ovaskainen, Abrego, 2020; Шитиков и др., 2021), которые позволяют оценить отдельно эффекты межвидовых взаимодействий от синхронной вариации отклика видов на изменения абиотических факторов.

Исследователи высокоминерализованных водоемов отмечают, что в мелко-водных соленых реках и озерах обычно нет четкого разграничения планктонных и донных сообществ: их массовые виды встречаются как на дне, так и в толще воды (Балушкина и др., 2009; Шадрин, Ануфриева, 2018). В частности, отмечен переход бентосных животных к планктонному образу жизни и наоборот, что приводит к высокой доле смешанных экологических группировок. В этой связи изучение совместного пространственного распределения этих сообществ на сходных биотопах в условиях меняющихся абиотических факторов представляет несомненный интерес для анализа структурной организации водных экосистем.

Планктонные и донные сообщества высокоминерализованных рек рассматриваются нами как единая неравновесная экосистема, включающая динамически изменяющиеся консорциумы различных групп видов. Для статистического анализа ассоциативных связей между комплексами видов макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона использованы специальные алгоритмы канонической корреляции, кластеризации, многомерной ординации и обобщенного прокрустова анализа. Вся совокупность изученных гипергалинных водных объектов рассмотрена как мета-сообщество (Leibold, Mikkelson, 2002), выполнена проверка статистических гипотез о существовании основных механизмов формирования таксономической структуры и определены ведущие экологические градиенты, определяющие кластеризацию видов.

Материалы и методы

Для проведения многомерного статистического анализа использовали результаты параллельной гидробиологической съемки в августе 2013 и 2018 гг. на 15 станциях пяти соленых рек бассейна гипергалинного озера Эльтон, имеющих значительный градиент минерализации (от 6 до 41,1 г/л и выше). Была сформирована матрица численностей T (экз./м²) 142 отдельных таксономических единиц, в том числе, 52 вида и рода зоопланктона, 38 – макрозообентоса и 42 – мейобентоса. Для корректной совместной обработки данных значения матриц трансформировали в единую шкалу баллов от 0 до 6 с применением алгоритма нахождения оптимальных границ (Зинченко и др., 2018). На тех же станциях параллельно проводили гидрохимический мониторинг, на основе которого выполнена группировка станций по уровню минерализации воды: 1 – > 25 г/л, 2 – 10–25 г/л и 3 – < 10 г/л.

Подробное описание и схема района исследований, методы отбора проб гидробионтов и камеральной обработки собранного материала представлены ранее в публикациях (Зинченко, Головатюк, 2010; Гусаков, Гагарин, 2012; Лазарева и др., 2013; Zinchenko et al., 2014; Лазарева, 2017; Zinchenko et al., 2017; Зинченко и др., 2018). Некоторые методы многомерного статистического анализа, использованные нами, изложены ниже.

Анализ особенностей таксономической структуры мета-сообщества гидробионтов

Современный подход к изучению экосистем основан на многомерном статистическом анализе десятков и сотен разнообразных переменных (популяционных,

фенотипических, генетических, экологических, химических, ландшафтно-географических), которые характеризуются значительной временной и пространственной изменчивостью. Основная задача такого анализа – выявление значимости и механизмов воздействия всей совокупности факторов на структурно-функциональные особенности изучаемых сообществ, а также последующий прогноз характера их развития при различных сценариях природоохранной деятельности.

К началу XXI века важное место в экологии заняли методы многомерной ординации, которые осуществляют синтез оптимальной информационной структуры сообществ, состоящей из осей новых латентных переменных, наилучшим образом «объясняющих» совокупную вариацию наблюдаемых данных.

На первом этапе рассматривалась альтернатива: существуют ли вообще какие-нибудь характерные закономерности видовой структуры H_i или изучаемое мета-сообщество сформировано стохастически H_0 (Зинченко и др., 2020). Эмпирические матрицы встречаемости видов сравнивались по Z -критерию со случайно перемешанными нуль-матрицами и принималась альтернативные гипотезы о согласованной встречаемости видов (*coherence* $p \approx 0$ и образовании компактных ассоциаций видов (*boundary clumping* $p = 0,000001$). В то же время не подтвердилась гипотеза о закономерной смене видов вдоль экологических градиентов (*turnover* $p = 0,37$), что характерно, когда так называемый видооборот, происходит под влиянием нескольких, в некотором смысле разнонаправленных внешних факторов.

Природу ведущего экологического градиента оценивали с использованием теста на выраженность ассоциаций видов (Hennig, Hausdorf, 2004; Зинченко и др., 2020). Было построено четыре модели распределения таксонов по участкам рек. Простейшая неограниченная модель предполагала, что пространственной автокорреляции нет, а все биотопы одинаково пригодны для всех видов ($p = 0,143$). В моделях с ограничениями дополнительно задавалась определенная корреляционная структура в форме матрицы расстояний между отдельными участками по шкале анализируемого градиента. Так не подтвердилась гипотеза, что кластеризация видов основана на близости географических координат точек взятия проб ($p = 0,286$). С другой стороны, более вероятным оказалось образование повторяющихся ассоциаций видов в пределах одной реки ($p = 0,0495$) или на участках, принадлежащих к одной и той же градации солености ($p = 0,0594$).

Выполненные статистические тесты свидетельствуют о тесной связи между группами гидробионтов, обусловленной как биотическими взаимодействиями, так и взаимно согласованной реакцией на изменение факторов водной среды. Пространственная структура сообществ зоопланктона, макро- и мейобентоса хорошо иллюстрируется «тепловой картой» (heatmap) или картой кластерных отношений (рис. 1). Она представлена матрицей, строки и столбцы которой упорядочены в соответствии с одновременной иерархической классификацией станций наблюдения и сопряженной с ними видовой структурой.

Дендрограммы, добавленные слева и сверху, иллюстрируют состав сформированных кластеров, а интенсивность цвета элементов тела карты соответствует баллам обилия вида.

Динамику функционирования экосистем часто связывают с метафорой «экологического баланса» (Cuddington, 2001), предполагающей самоорганизацию природных компонентов в стремлении скомпенсировать влияние различных внешних возмущений. Сообщества постепенно достигают состояния устойчивого равновесия, для которого у отдельных популяций и всей экосистемы в целом характерна адаптация к условиям внешней среды, а в видовой структуре образуются

«временные ассоциации» с консорциативными связями. Это обстоятельство является доминирующим фактором формирования таксономического состава сообществ высокоминерализованных рек. На диаграмме (рис. 1) можно визуально выделить 9 характерных областей со специфическим видовым составом гидробионтов, непосредственно зависящим от уровня минерализации. В то же время пространственная структура сообществ имеет высокую мозаичность: области в пределах одного биотопа заняты «взаимопроникающими» таксоценозами разных экологических групп, а границы таких областей перекрываются и находятся в состоянии флуктуирующего равновесия.

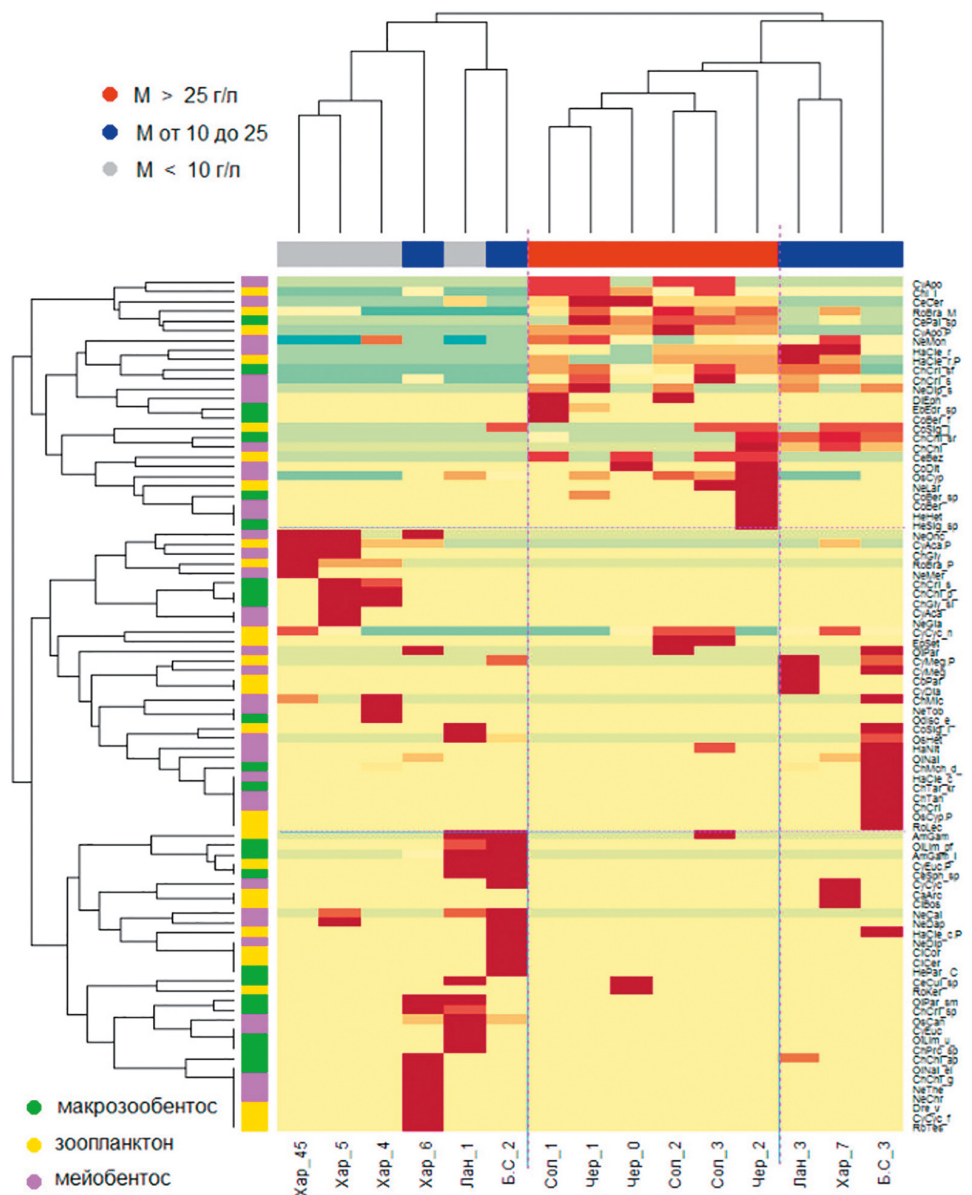


Рис. 1. «Тепловая» карта кластерных отношений между участками рек с различной минерализацией M (в столбцах) и таксономической структурой макрозообентоса, зоопланктона и мейобентоса (в строках).

Примечание: интенсивность окраски элементов матрицы соответствует относительной численности соответствующего вида по данным 2013 г. (Зинченко и др., 2019а)

Представляется важным рассмотреть, является ли стационарной установленная выше синхронность изменения видового состава, т.е. насколько меняются выделенные ассоциации групп видов в многолетнем аспекте. Для сравнения комплексов данных, полученных по результатам параллельных гидробиологических съемок в 2013 и 2018 гг., использовали симметричный анализ совместной инерции СИА (*Co-Inertia Analysis*), позволяющий выполнить «суперналажение» двух параллельно построенных ординационных диаграмм (Зинченко и др., 2019б). Конфигурация пар точек, соответствующих станциям отбора проб за два сопоставляемых периода, представлена на рис. 2 в латентных осях O_1 - O_2 , ориентированных в направлении максимальной инерции и объясняющих 59,6% совместной многомерной статистической вариации.

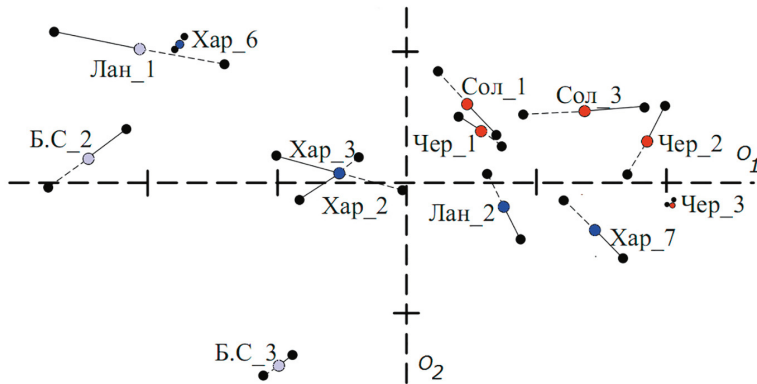


Рис. 2. Ординационная диаграмма прокрустового анализа для оценки многолетнего дрейфа координат участков рек

Примечание: на концах каждого отрезка показаны положения биотопов по наблюдениям 2013 г. и 2018 г. (связаны штриховой линией); в середине точка показывает усредненное (конценсусное) состояние видовой структуры (Зинченко и др., 2019б)

Прокрустов анализ, выполняемый на основе СИА, выявил высокую структурную согласованность двух сравниваемых периодов: коэффициент прокрустовой корреляции сопряженных таблиц $R_p = 0,94$, а нулевая гипотеза о случайном характере их сходства отклонилась на уровне значимости $p = 0,00026$. Заметим при этом, что при сохранении основных устойчивых закономерностей пространственного распределения видов, таксономический состав на отдельных станциях в той или иной степени менялся с течением времени – просто одну и ту же экологическую функцию начинают исполнять другие виды.

Анализ связей между гидробионтами планктонных и донных сообществ

Выше отмечалось, что планктонные и донные сообщества в соленых водах хорошо коррелируют между собой, что свидетельствует о тесной связи между ними, обусловленной как характером питания и межвидовыми биотическими взаимодействиями, так и согласованной реакцией на изменение факторов водной среды. Для обоснования этого тезиса ставилась задача вычленить долю вариации сопряженных таксономических структур, обусловленную главным фактором (в частности, минерализацией воды), и оценить независимо внутренние корреляционные связи внутри и между отдельными блоками сообществ (Зинченко и др., 2019а).

Совместный статистический анализ табличных данных (табл. 1) трех гидробиологических съемок, описывающих пробы зоопланктона, макрозообентоса

и мейобентоса, проводили с помощью обобщенного прокрустового анализа и канонической блочной ординации с регуляризацией, выполняющей проецирование данных в пространство оптимальных латентных переменных (Gower, 1975, Tenenhaus A., Tenenhaus M., 2011). На рис. 3 представлена обобщенная ординация всего анализируемого сообщества гидробионтов, а также прокрустовы расстояния от центроидов «консенсусной» конфигурации до отдельных блоков, соответствующих каждому из трех перечисленных сообществ.

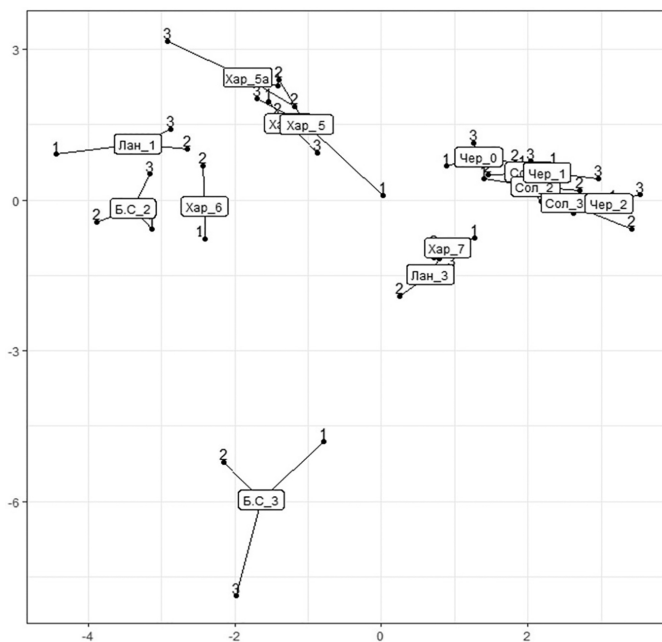


Рис. 3. Ординация участков рек на основе обобщения трех блоков данных гидробиологической съемки

Примечание: 1 – макрозообентос, 2 – зоопланктон, 3 – мейобентос; прямоугольниками отмечены координаты консенсусной конфигурации (Зинченко и др., 2019а)

В результате разложения общей дисперсии на внутри- и межблочную составляющие установлено, что объединенная (консенсусная) конфигурация, построенная в осях двух главных компонент, объясняет 53,7 % совокупной вариации всех трех таблиц. Высокая статистическая значимость ($p < 0,001$) доли объясненной межблочной дисперсии подтверждена с использованием рандомизационного теста. В то же время, каждая из частных ординаций объясняет только ~33 % внутриблочной дисперсии, полученной за вычетом общей межблочной вариации, что связано с высокой специфичностью каждого вида и отсутствием сильных корреляций между ними.

Это свидетельствует о том, что общие закономерности формирования таксономической структуры в рамках всего мета-сообщества обладают существенно большей объясняющей силой, чем выводы, полученные только по отдельным группам гидробионтов. Относительно равномерное распределение остаточной дисперсии по группам показывает, что выполненное обобщение достаточно обосновано для всех частных ординаций. Найдена высокая корреляция (от 0,89 до 0,94) между главными компонентами каждого комплекса видов, т.е. оси максимальной вариации частных ординаций имеют приблизительно одинаковое направление в общем многомерном пространстве.

Другим эффективным методом анализа и визуализации корреляционных структур, характерных для экологических систем, является использование сетевых моделей. Устойчивые ассоциации таксонов планктонных и донных сообществ выделяли методом «графического лассо» (*graphical lasso* – Friedman et al, 2007), и полученный граф оптимизированной корреляционной сети представлен на рис. 4. Нетрудно заметить, что большинство выделенных статистически значимых корреляционных плеяд составляют виды, принадлежащие к разным группам гидробионтов.

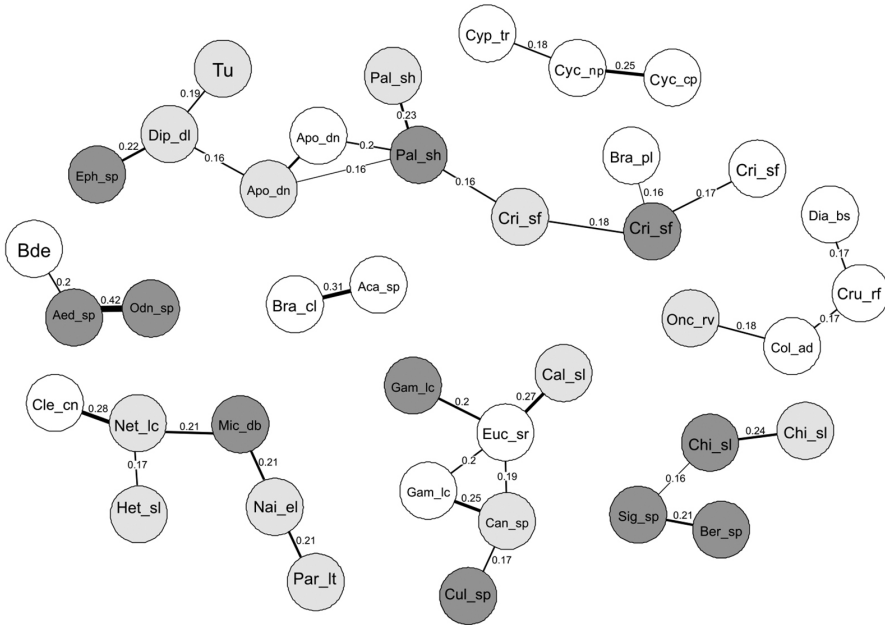


Рис. 4. Граф частной корреляционной сети межвидовых отношений между таксонами мета-сообществ гидробионтов в бассейне оз. Эльтон

Примечание: темно-серым цветом отмечены таксоны, выделенные в пробах макрозообентоса, серым – мейобентоса и белым – зоопланктона (Зинченко и др., 2020)

Оценка индикаторной значимости видов гидробионтов

Для оценки тесноты статистической связи гидробионтов с экологическими градиентами и выделения подмножества видов, которые являются статистически значимыми индикаторами, использовали три основных подхода:

1. **Оценка индексов индикаторной значимости** (Зинченко и др., 2019а). Метод требует предварительной группировки биотопов по ведущему абиотическому фактору или их комбинации. Индикаторный индекс d_{jk} для проб из k -й группы биотопов, вычисляли как произведение относительной частоты на относительную среднюю численность j -го вида. Вид считался индикатором той группы, для которой d_{jk} принял максимальное значение $IndVal_j = \max[d_{jk}]$; причем $IndVal_j = 1$, если экземпляры вида j встречаются во всех пробах только одной k -й группы. В табл. 1 представлены вычисленные значения индекса $IndVal$ и соответствующие ему оценки статистической значимости p при разбиении всего множество участков рек на три группы по уровню солености, $k = \{1, 2, 3\}$.

2. **Оценка важности вида при использовании его в качестве переменной регрессионной модели** (Зинченко и др., 2020). Как и в предыдущем случае, выделялся ведущий экологический фактор (например, градиция биотопов), после чего

Таблица 1

Состав видов и таксонов зоопланктона (ЗР), мейобентоса (МВ) и макрозообентоса (ЗВ), характерных для различных групп станций, выделенных по величине минерализации (в г/л)

Сообщества	Вид	Код вида	Встречаемость, %	<i>IndVal</i>	<i>p</i> -значение
Группа 1: минерализация > 25 г/л (обнаружено 33 вида)					
МВ	<i>Cricotopus salinophilus</i>	ChCri_sf	100	0,666	0,008
ЗР	<i>Brachionus plicatilis</i>	RoBra_M	100	0,663	0,003
ЗР	<i>Apocyclops dengizicus</i>	СyАро	100	1,0	0,001
ЗР, ЗВ	<i>Palpomyia</i> sp.	CePal_sp	83	0,794	0,007
ЗВ	<i>Chironomus salinarius</i>	ChChi	100	0,730	0,002
ЗВ	<i>Palpomyia schmidti</i>	CeCer	100	0,842	0,001
Группа 2: минерализация 10–25 г/л (обнаружено 59 видов)					
МВ	<i>Nais elinguis</i>	OINai	60	0,6	0,031
ЗР	<i>Megacyclops viridis</i> (juv.)	СyMeg	60	0,6	0,033
МВ, ЗВ	<i>Cletocamptus confluens?</i>	HaCle_c	40	0,4	0,167
МВ	<i>Megacyclops viridis</i>	СyMeg	40	0,4	0,145
ЗВ	<i>Microchironomus deribae</i>	ChMch_d	40	0,339	0,289
ЗР	<i>Cyprinotus salinus</i>	OsCyp	20	0,2	0,596
ЗР	<i>Lecane luna</i>	RoLec	20	0,2	0,633
МВ	<i>Chironomus aprilinus</i>	ChChi_g	20	0,2	0,603
Группа 3: минерализация < 10 г/л (обнаружено 35 видов)					
ЗР, МВ	<i>Brachionus calyciflorus</i>	RoBra_P	75	0,75	0,007
ЗВ	<i>Glyptotendipes salinus</i>	ChGly	50	0,5	0,049
ЗР	<i>Acanthocyclops americanus</i>	СyАса	75	0,568	0,027
ЗВ	<i>Cricotopus</i> gr. <i>sylvestris</i>	ChCri	50	0,5	0,052
МВ, ЗВ	<i>Glyptotendipes salinus</i>	ChGly_sl	50	0,05	0,056
ЗВ, МВ	<i>Chironomus plumosus</i>	ChChi_p	50	0,5	0,064
МВ	<i>Candona</i> spp.	OsCan	25	0,178	0,715
ЗВ	<i>Limnodrilus udekemianus</i>	OILim_u	25	0,253	0,251
МВ	<i>Chironomus salinarius</i>	ChChi	50	0,5	0,058
МВ	<i>Microchironomus deribae</i>	ChMic	50	0,326	0,277

Примечание. *IndVal* – индикаторный индекс Лежандра-Дюффрене; жирным шрифтом отмечены статистически значимые индикаторные виды при $\alpha = 0,05$.

выполнялась подгонка статистической модели прогнозирования значений этого фактора в зависимости от видового состава, исходя из оптимизации максимального правдоподобия. Для этого использовали высокоэффективные ансамбли моделей «случайного леса» (Random Forrest), состоящие из большого числа иерархических деревьев. С помощью алгоритма «Борута» (*Boruta* – *Kursa, Rudnicki, 2010*) вычисляли важность (*importance*) каждого вида по *Z*-критерию, который оценивал изменение общей ошибки прогнозирования при исключении этого вида из модели. Недостатком метода является стремление модели к минимальной сложности: т.е. из нескольких видов, имеющих идентичный характер связи с откликом, выбирается только один.

Было установлено, что из всего множества 142 обнаруженных видов только 13 таксонов имеют статистически значимую связь с фактором минерализации воды, тогда как нахождение прочих видов в любой точке изучаемой гидросистемы

формально является случайным и равновероятным. Заметим, что некоторые виды, такие как *Cricotopus salinophilus*, *Microchironomus deribae*, *Apocyclops dengizicus*, 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 биотопах толщи воды и, например, в бактериальных матах и заилено-песчаных субстратах.

3. **Использование многомерного канонического анализа** (Зинченко и др., 2020). Прямая (*constrained*) ординация использовалась, чтобы оценить зависимость вариации видовой структуры сообщества, представленной матрицей **X**, от совокупности факторов внешних воздействий, определенной матрицей **Y**. Выполненный канонический анализ показал, что оптимальная ординационная модель основана на трех латентных компонентах, основанных на главных осях вариации данных и объясняющих 53,8 % многомерной дисперсии. Нагрузки на эти оси важнейших абиотических факторов приведены в табл. 2.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции абиотических факторов с осями главных компонент			
Наименование факторов	Ось 1 28,67 %	Ось 2 14,28 %	Ось 3 10,8 %
Глубина водотока	-0,17	0,02	-0,43
pH	-0,27	0,48	0,29
Насыщение кислородом	0,40	0,34	0,15
Хлориды	0,42	-0,10	0,20
Сульфаты	-0,68	-0,18	-0,08
Кальций	0,43	-0,07	0,33
Магний	0,10	-0,08	0,48
Гидрокарбонат-ион	0,05	0,14	-0,59
Азот аммонийный	0,54	-0,03	0,05
Азот нитритный	0,44	-0,16	-0,03
Азот нитратный	0,35	-0,08	0,02
Железо общее	-0,22	-0,33	-0,15
Марганец	-0,22	-0,43	0,21
Хлорофилл <i>a</i>	-0,39	-0,32	0,39
Фосфат-ион	-0,20	0,21	-0,40

Примечание: жирным цветом показаны статистически значимые связи, для осей приведены доли объясненной дисперсии.

Ось главной компоненты 1 включает комплекс показателей, определяющих соленость воды: содержание хлорид-иона, кальция и всех трех форм азота (положительная корреляция +), а также концентрацию сульфат-иона (отрицательная корреляция -); ось 2 тесно связана с содержанием кислорода и pH (+), концентрацией марганца и железа (-), а компонента 3 объединяет содержание хлорофилла *a* и магния (+), а также фосфаты, гидрокарбонаты и глубину водотока (-).

Чтобы оценить, какие комплексы абиотических характеристик биотопов оказывают наибольшее влияние на численность отдельных видов, выполняли анализ корреляционной сети и выделение статистически значимых связей таксономической структуры **X** с тремя главными компонентами исходной матрицы **Y**. Соответствующий двудольный корреляционный граф представлен на рис. 5.

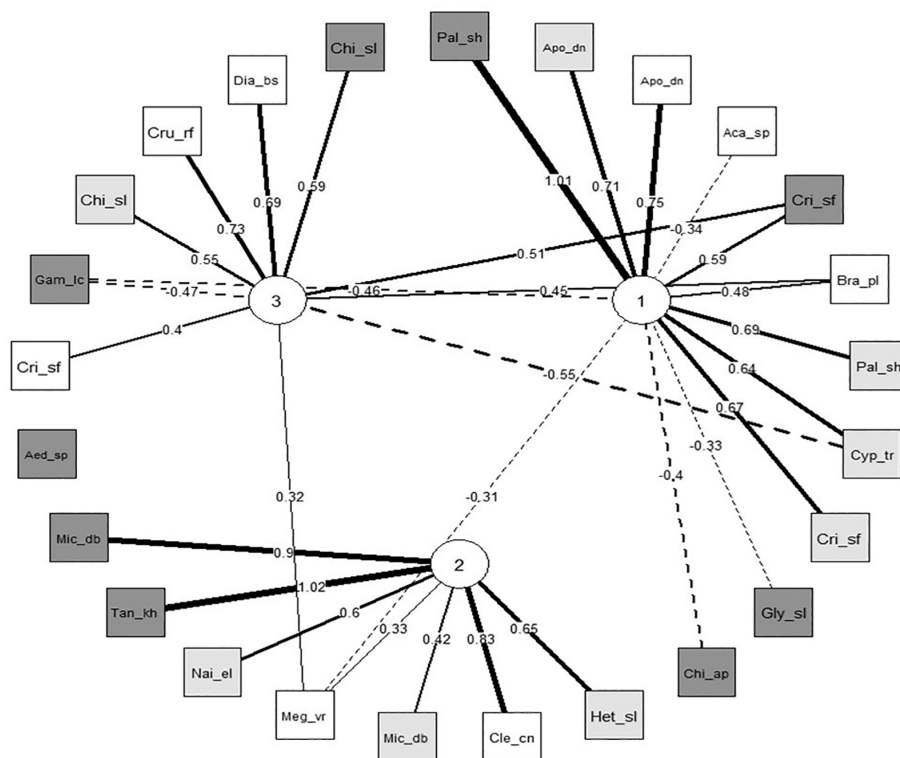


Рис. 5. Граф статистических связей обилия видов гидробионтов с тремя главными латентными переменными, обобщающими абиотические факторы.

Примечание: темно-серым цветом отмечены таксоны, выделенные в пробах макрозообентоса, серым – мейобентоса и белым – зоопланктона (Зинченко и др., 2020)

Выполненные статистические оценки индикаторной значимости видов помогают сформулировать выводы о биотопической приуроченности гидробионтов и их связи с факторами среды. Подтверждается общая закономерность для всех рек – снижение видового разнообразия зоопланктона, мейобентоса и макрозообентоса в условиях гипергалинности и высокой продуктивности вод при сохранении высокой численности (Крылов, 2005, Гусаков, Гагарин, 2012; Зинченко и др., 2018). Выделены статистически значимые виды индикаторы гипергалинных условий (> 25 г/л), в число которых вошли цератопогониды *Palpomyia schmidti*, копеподы *Aposyclops dengizicus*, коловратки *Brachionus plicatilis* и др. Такие галофильные виды макрозообентоса, как личинки двукрылых *Cricotopus salinophilus*, *Chironomus aprilius*, *Ch. salinarius*, *Microchironomus deribae*, *Palpomyia schmidti* и др. характерны одновременно для сообществ зоопланктона и мейобентоса. При этом наибольшую устойчивость к критическим факторам среды в соленых реках проявляют цератопогониды и хирономиды.

Анализ планктонных сообществ показал, что большинство видов планктона фактически относятся к бентопланктону и связаны трофическими отношениями с субстратом. В исследованных реках эупланктонные виды составляли лишь 20 % фауны зоопланктона и были представлены копеподами и коловратками. Бентопланктон включал 45 % таксонов (в основном циклопоидные копеподы и гарпактициды), а на эвритопные формы (клатоцеры и коловратки *Brachionus plicatilis*) и меропланктон (личинки хирономид и клопы кориксиды) приходилось по 15 %. Отметим, что во всех реках таксоны Harpacticoida и Ostracoda преобладали в сборах

мейобентоса, что характеризует это сообщество как эумейобентос или бентопланктон. По обилию в зоопланктоне полигалинных рек доминировали эвритопные виды (> 50 % общей численности), тогда как в мезогалинных реках преобладали виды бентопланктона или эупланктона (Лазарева, 2017).

Заключение

Таким образом, можно констатировать, что изученная экосистема рек Приэльтонья характеризуется высокой степенью стохастичности природных и климатических изменений, обусловленной сгонно-нагонными явлениями соленой воды в системе «гипергалинное озеро–река», сезонными особенностями увлажнения и засоления акватории, нестабильностью состава подпитывающих грунтовых вод, зарастаемостью биотопов макрофитами и т.д. Анализ паттернов таксономической структуры мета-сообщества гидробионтов выявил в целом ее прерывистый и мозаичный характер (рис. 1), выразившийся в образовании статистически значимых кластеров взаимно согласованных видов, отсутствии континуальных закономерностей смены видов, эффекта иерархической вложенности и др.

С использованием статистических моделей размещения видов установлено, что неоднородность биотического разнообразия и формирование ассоциаций разнообразных по систематике таксонов обусловлены, в первую очередь, характеристиками биотопов и уровнем минерализации водной среды. Эти закономерности носят отчетливо стационарный характер: при сравнении двух матриц по результатам гидробиологической съемки в 2013 и 2018 гг. отмечается их высокая структурная согласованность, выраженная в тесной сопряженности латентных осей, построенных в направлении максимальной вариации данных и относительной близостью координат участков станций (рис. 2). В то же время, под воздействием флуктуаций параметров внешней среды в каждый момент времени достигается один из многих возможных вариантов устойчивых равновесий сообществ: таксономический состав изменяется, но сохраняются относительно устойчивые ассоциации с консорциативными связями, в которых одну и ту же экологическую функцию могут выполнять различные виды.

Показано, что для высокоминерализованных систем аридных регионов четкое разделение жизненных форм планктонных и донных сообществ не очевидно. В частности, отмечен переход бентосных животных к планктонному образу жизни и наоборот, что приводит к высокой доле смешанных экологических группировок. С использованием блочной ординации и прокрустова анализа установлено, что совокупная (консенсусная) многомерная структура, объединяющая все жизненные формы и отражающая общие закономерности функционирования экосистемы, в существенно большей мере объясняет вариацию эмпирических данных, чем частные ординации (рис. 3). Такая тесная взаимосвязь планктонных и донных видов и целостность их ассоциаций обусловлены согласованной реакцией на изменения факторов водной среды и поддерживается за счет биотических отношений популяций фито- и бактериофагов.

Основную часть таксономического богатства составляют эврибионтные виды, закономерно распределенные по экологическому градиенту и адаптированные к обитанию в минерализованных водах аридных территорий. С использованием различных статистических методов оценивались корреляционные связи отдельных видов сообществ соленых рек с условиями водной среды и рассчитывалась их индикаторная значимость по отношению к ведущим абиотическим факторам. Выделен

таксоценоз истинно галофильных видов, тесно коррелированных с уровнем минерализации воды (табл. 1). В то же время, с использованием многомерного анализа было показано (рис. 5), что важными экологическими факторами ресурсной обеспеченности высокоэвтрофной гидроэкосистемы являются ионный состав воды, содержание биогенных компонентов, растворенного кислорода, рН, хлорофилла *a*. Выделены группы видов, обладающих различным (повышенным или пониженным) уровнем толерантности к различным абиотическим воздействиям.

Благодарности

Авторы благодарят В.И. Лазареву, В.А. Гусакова (Институт биологии внутренних вод им И.Д. Папанина, ИБВВ РАН), Головатюк Л.В. (Самарский ФНЦ РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН) за участие в совместных исследованиях и таксономическую идентификацию гидробионтов. Работа выполнена по теме НИР «Оценка современного биоразнообразия и прогноз его изменения для экосистем Волжского бассейна в условиях их природной и антропогенной трансформации» и при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 17-04-00135.

Литература

- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. 2013. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука. 342 с.
- Балушкина Е.В., Голубков С.М., Голубков М.С., Литвинчук Л.Ф., Шадрин Н.В. 2009. Влияние абиотических и биотических факторов на структурно-функциональную организацию экосистем соленых озер Крыма // Журнал общей биологии. Т. 70. № 6. С. 504–514.
- Гусаков В.А., Гагарин В.Г. 2012. Состав и структура мейобентоса высокоминерализованных притоков озера Эльтон // Аридные экосистемы. Т. 18. № 4 (53). С. 45–54.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. 2010. Биоразнообразие и структура сообществ макрозообентоса соленых рек аридной зоны юга России (Приэльтонье) // Аридные экосистемы. Т. 16. № 3 (43). С. 25–33.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., Головатюк Л.В., Гусаков В.А., Лазарева В.И. 2018. Планктонные и донные сообщества в соленых реках бассейна оз. Эльтон: статистический анализ зависимостей // Аридные экосистемы. Т. 24. № 3 (76). С. 89–96.
- 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., Головатюк Л.В., Шитиков В.К., Абросимова Э.В. 2019б. Многомерный статистический анализ структуры планктонных и донных сообществ минерализованных рек бассейна оз. Эльтон // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 407–418.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., Головатюк Л.В., Абросимова Э.В. 2020. Анализ структуры мета-сообществ планктонных и донных организмов в реках бассейна оз. Эльтон // Аридные экосистемы. Т. 26. № 4 (85). Р. 149–155.
- Крылов А.В. 2005. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука. 263 с.
- Лазарева В.И. 2017. Трофическая и топическая структура летнего зоопланктона соленых рек бассейна оз. Эльтон // Аридные экосистемы. Т. 23. № 1 (70). С. 72–82.
- Лазарева В.И., Гусаков В.А., Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. 2013. Зоопланктон соленых рек аридной зоны юга России (бассейн оз. Эльтон) // Зоологический журнал. Т. 92. № 8. С. 882–892.
- Розенберг Г.С. 2013. Введение в теоретическую экологию (в 2-х т.). Тольятти: Кассандра. Т. 1. 556 с. Т. 2. 445 с.
- Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. 2020. Mark Vellend. The Theory of Ecological Communities. Princeton; Oxford: Princeton University Press. 2016. 229 p. – Велленд М. Теория экологических сообществ. Принстон; Оксфорд: Изд-во Принстонского Университета, 2016. 229 с. // Журнал общей биологии. Т. 81. № 5. С. 394–400.
- Шадрин Н.В., Ануфриева Е.В. 2018. Экосистемы гиперсоленых водоемов: структура и трофические связи // Журнал общей биологии. Т. 79. № 6. С. 418–428.

- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. 2019.** Многомерный статистический анализ экологических сообществ (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. № 1. С. 5–11.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. 2021.** Модели совместного распределения видов на примере донных сообществ малых рек Волжского бассейна // Журнал общей биологии. Т. 82. № 2. С. 143–154.
- Cuddington K. 2001.** The “balance of nature” metaphor and equilibrium in population ecology // *Biology and Philosophy*. V. 16 (4). P. 463–479.
- Friedman J., Hastie T., Tibshirani R. 2007.** Sparse inverse covariance estimation with the graphical lasso // *Biostatistics*. V. 9. P. 432–441.
- Gower J.C. 1975.** Generalized procrustes analysis // *Psychometrika*. V. 40. P. 33–51. Hennig C., Hausdorf B. 2004. Distance-based parametric bootstrap tests for clustering of species ranges. // *Computational Statistics & Data Analysis*. V. 45. P. 875–895.
- Kursa M., Rudnicki W. 2010.** Feature Selection with the Boruta Package // *Journal of Statistical Software*. V. 36 (11). P. 2–12.
- Leibold M.A., Mikkelsen G.M. 2002.** Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure // *Oikos*. V. 97. P. 237–250.
- Norberg A., Abrego N., Blanchet F.G., Adler F.R., Anderson B.J. et al. 2019.** A comprehensive evaluation of predictive performance of 33 species distribution models at species and community levels // *Ecological Monographs*. V. 89. № 3. P. e01370.
- Ovaskainen O., Abrego N. 2020.** *Species Distribution Modelling: With Applications in R*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 370 p.
- Tenenhaus A., Tenenhaus M. 2011.** Regularized generalized canonical correlation analysis // *Psychometrika*. V. 76. P. 257–284.
- Zinchenko T.D., Gladyshev M.I., Makhutova O.N., Sushchik N.N., Kalachova G.S., Golovyuk L.V. 2014.** Saline rivers provide arid landscapes with a considerable amount of biochemically valuable production of chironomid (Diptera) larvae // *Hydrobiologia*. V. 722. P. 115–128.
- Zinchenko T.D., Golovyuk 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*. V. 10, N 4. P. 384–398.
- Zurell D., Thuiller W., Pagel J., Cabral J.S., Münkemüller T. et al. 2016.** Benchmarking novel approaches for modelling species range dynamics // *Global Change Biology*. V. 22. N 8. P. 2651–2664.