

УДК 597-19

В. Г. Терещенко

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, п. Борок

ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВ ГИДРОБИОНТОВ КАК ДИНАМИЧЕСКИЙ ПРОЦЕСС

Проаналізовано багаторічну динаміку різноманіття рибного населення поблизу 70 великих озер і водосховищ Росії та країн СНД. Показано, що відгук рибного населення на ріст навантаження має дві фази. За слабких навантажень амплітуда коливань індексу різноманіття росте. За великої зовнішньої дії йде зміна характеру відповіді: рибне населення переходить у стан з іншими структурними та функціональними характеристиками. Це викликає необхідність розгляду динаміки різноманіття як складного стохастичного процесу. Просте порівняння індексу різноманіття у різні періоди може призвести до неправильного висновку.

V. G. Tereshchenko

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences

CHANGES OF SPECIES DIVERSITY OF AQUATIC ASSEMBLAGES AS A DYNAMIC PROCESS

Analysis of long-term dynamics of the fish assemblage diversity of 70 large lakes and reservoirs of Russia and other countries of CIS shows, that the response of the community to the increase of load consists of two phases. Under the weak loads the population waves amplitude increases. With intensifying influence the structural and functional features of the fish community changes. It causes the consideration of the biodiversity dynamics as a complex stochastic process. Simple comparative analysis of the biodiversity indices in different spans can result in erroneous conclusions.

Введение

Проблема сохранения и мониторинга биологического разнообразия на уровне генов, видов и экосистем становится все более актуальной в связи с усилением антропогенного воздействия на биосферу [2; 14; 20]. Мониторинг предполагает выявление, анализ и прогнозирование возможных изменений в биоте на фоне естественных процессов и под влиянием антропогенных факторов.

Изучение изменений в разнообразии сообществ животных нередко проводят путем сравнения разнообразия через длительное время и пытаются найти факторы, которые привели к уменьшению (реже – к увеличению) разнообразия того или иного сообщества. При этом идет не изучение динамики разнообразия сообщества, а сравнение разнообразия в настоящее время с тем, которое было 10 или 20 лет назад, то есть не изучается его динамика, а решается вопрос “изменилось ли разнообразие сообщества?”.

Вместе с тем известно, что различные воздействия приводят к перестройкам в видовой структуре сообщества. Важно, что они проходят за определенное время путем последовательных преобразований. Следовательно, реакция сообщества на внешние воздействия в значительной мере обусловлена его инерционностью [18], то есть сообщество относится к сложным динамическим системам [4].

Цель работы – описание изменения видового разнообразия сообществ гидробионтов как динамического процесса.

Материал и методы исследований

При построении фазового портрета использовали литературные данные по видовому составу фауны, взятые с определенной дискретностью по времени [11; 16; 22]. Интервал дискретности взятия проб определяется динамическими свойствами системы и должен быть меньшим, чем время перестройки структуры сообщества в ответ на воздействие [27; 32]. По нашим данным, время перестройки сообщества зоопланктона составляет несколько недель, а сообщества рыб – несколько лет. При анализе зоопланктонного сообщества в экспериментальных микрокосмах оптимален интервал взятия проб в 2–3 суток, а при исследовании в водоеме – 7–10 суток. Для рыб оптимален годовой суммарный улов, имеющий меньшую погрешность в отражении разнообразия [21].

Количественное описание разнообразия сообществ. После подписания многими странами Конвенции по биоразнообразию [26] число публикаций по данной теме стало стремительно увеличиваться. При этом порой игнорируются достижения экологии в области изучения видового разнообразия [8]. Многие стали отождествлять разнообразие сообществ с числом или списком видов. Однако уже к 1960-м годам развитие концепции видового разнообразия привело к убеждению в том, что оно (*species diversity*) есть функция числа входящих в него видов (*species richness*) и выравненности (*evenness, equitability*), с которыми особи распределены по видам [33; 34; 36]. Разнообразие сообщества тем выше, чем больше видов включает это сообщество, и чем больше выровнены виды по обилию. При этом соотношение видов по массе лучше, чем соотношение по численности, отражает их роль в трансформации вещества и энергии в экосистеме.

Предложено более 20 индексов, которые отвечают двум основным свойствам функции разнообразия [15]: разнообразие сообщества тем выше, чем больше в нем количество видов; разнообразие тем выше, чем более выровнены по обилию составляющие его виды. Критический анализ, проведенный разными авторами [9; 15; 35], позволил ограничить список индексов, но не решил в корне проблему. У исследователя все же остается выбор между показателями: Симпсона, индексом межвидовых встреч, Шеннона, Шелдона и показателем Животовского.

Одним из фундаментальных свойств сообщества можно считать иерархичность его видовой структуры как в систематическом, так и в экологическом плане. И в общем разнообразии сообщества эти иерархические уровни должны быть представлены. Если потребовать выполнения условия аддитивности информации о разнообразии сообщества при более грубом разбиении по группам и разнообразии структуры каждой группы, то оптимальным индексом разнообразия будет индекс Шеннона [11].

Следует отметить, что нарушающие воздействия на водоем могут вызвать изменения в видовом богатстве, составе доминирующего комплекса, соотношении видов различных экологических групп и т. д., что отражается на интегральных индексах структуры сообществ. Сосредоточив основное внимание на анализе разнообразия сообществ, мы идеализируем свойства изучаемой системы. Однако для решения ряда задач (выявление нормы, оценка величины структурных изменений и скорости реагирования надорганизменной системы) такая идеализация, на наш взгляд, не только допустима, но и необходима. Получаемая же при этом информация о равновесной структуре сообщества, величине и скорости изменений при воздействии различных факторов позволит подойти к изучению общих принципов устройства и функционирования сообществ, а также к определению типов их структур и основных управляющих ими закономерностей.

Метод описания динамики разнообразия сообществ. Рациональный метод исследования динамической системы состоит в получении ее «динамического фазового портрета» [7]. Он дает возможность выявить устойчивые стационарные состояния системы и характер ее динамики при отклонении от них. Под стационарным состоянием понимается состояние с нулевой скоростью изменения параметра. Использование этого метода для анализа структурных изменений в сообществах гидробионтов показало возможность его применения для анализа состояния пресноводных экосистем [22].

Метод фазовых портретов применяется в технике для анализа и предсказания поведения физических систем различной сложности [4] и в математической экологии для анализа динамики численности популяций [7; 19].

Существует два отличия использования нами метода фазовых портретов от того, что было ранее. Он не использовался при анализе динамики структуры сообществ. Есть только указание на принципиальную возможность его использования [1]. И ранее динамические фазовые портреты строились на основании уравнений, описывающих эти системы, то есть на основании моделей. Мы же строили фазовые портреты структуры реальных сообществ на основании исходных данных динамики их разнообразия.

В экологии нередко анализируется поведение системы в фазовом пространстве [13]. Фазовое пространство может быть любым. Его координатами могут быть численность отдельных видов или продукция и биомасса [29–31]. Однако данный анализ можно назвать методом параметрического фазового портрета, и он в корне отличается от динамического фазового портрета системы.

Суть метода динамического фазового портрета состоит в исследовании динамических характеристик системы по одному из ее параметров. Для этого рассматривается его траектория в координатах X и dX/dt , где X – исследуемый параметр, dX/dt – скорость изменения параметра. При построении динамики системы в таких координатах появляется возможность выявить устойчивые и неустойчивые стационарные состояния системы по ее структурным показателям. А поскольку структура любого сообщества тесно связана с ее функционированием [3], мы можем говорить об устойчивом состоянии сообщества.

Под равновесным состоянием сообщества гидробионтов понимается состояние, при котором уровень воспроизводства основных популяций, обитающих в данном водоеме, находится в относительном динамическом равновесии с величиной смертности, уменьшается вариабельность урожайности поколений большинства видов рыб, стабилизируются структурные показатели (разнообразие, доминирование и относительное обилие видов, относящихся к разным экологическим группам).

В математической экологии при анализе популяций в качестве параметра X выступает численность популяции [20]. Для описания процессов перестройки структуры сообщества использовали разнообразие, найденное по формуле Шеннона [24]:

$$H = - \sum_{i=1}^k \left(\frac{n_i}{N} \right) \times \log_2 \left(\frac{n_i}{N} \right),$$

где H – разнообразие структуры сообщества (бит), n_i – численность или биомасса i -го вида, N – численность или биомасса всех видов.

Таким образом, динамическим фазовым портретом структуры сообщества будет кривая, отражающая его поведение в координатах H и dH/dt . Анализ основан на поиске стационарных точек, то есть точек с нулевой скоростью изменения энтропии. Для исключения влияния случайных изменений при построении фазового портрета реальной системы, то есть для выявления динамической характеристики, присущей самому сообществу, проводили сглаживание динамики биологического разнообразия. Для этого

использовали метод аппроксимации с интерполяцией. Весь интервал времени наблюдения разбивался на 500 отрезков и параболическим окном проводили аппроксимацию и интерполяцию по исходным данным. Скорость изменения разнообразия определяли как разность энтропии в соседних точках к интервалу дискретности аппроксимации.

Результаты и их обсуждение

Одним из продуктивных и перспективных подходов для вскрытия механизмов функционирования сообществ является анализ динамики их реакции на нарушения. Эта информация позволит при мониторинге состояния сообществ прогнозировать возможные изменения. Нарушения можно отнести к важнейшему элементу экологической действительности. Именно при нарушениях наиболее ярко проявляются межвидовые связи в сообществе. «Точно так же, как судить о том, что удерживает маятник в покое, удастся, только раскачав его, формально проверять экологические гипотезы позволяет лишь экспериментальное нарушение равновесия реальных экосистем» [6].

В качестве примеров динамики структуры сообществ гидробионтов при нарушающих воздействиях рассмотрим процесс формирования зоопланктона не зарыбленного пруда и рыбного населения озер при усилении воздействия на водоем – эвтрофирования и загрязнения воды солями тяжелых металлов.

Динамика разнообразия формирующихся сообществ. В качестве примера динамики системы, не подверженной значительным антропогенным воздействиям, рассмотрена сезонная сукцессия зоопланктона не зарыбленного пруда [21].

Видно, что в мае (сразу после заполнения пруда водой) процесс формирования зоопланктонного сообщества сопровождался большим ростом его разнообразия (рис. 1а). В это время шло массовое развитие занесенных с водой литоральных видов, особенно коловраток. Они составляли более 90 % от общей численности организмов зоопланктона [22]. К началу июня завершился процесс формирования прудового сообщества. Индекс разнообразия к этому времени вырос до максимального уровня 3,1 бит. Далее весь сезон до замерзания водоема он колебался в диапазоне от 2,0 до 3,0 бит.

При этом в сообществе шла типичная для прудовых экосистем сезонная сукцессия. Она выражалась в изменении численности видов, смене доминантов и субдоминантов, выпадении одних видов и появлении других. Это нашло отражение в отмеченных выше колебаниях показателя разнообразия [21].

На фазовом портрете (рис. 1б) хорошо видны описанные выше структурные перестройки и выход сообщества в устойчивое состояние. При этом в период весеннего формирования сообщества фазовый портрет имеет классический куполообразный характер. Когда зоопланктонное сообщество функционирует в устойчивом состоянии, траектория системы на динамическом фазовом портрете – циклическая вокруг нулевого значения скорости. При этом, чем меньше амплитуда колебаний, то есть чем более сжатый вид имеет траектория, тем устойчивее система. Устойчивому состоянию сообщества соответствует особая точка, называемая устойчивый фокус.

Динамика разнообразия рыбного населения при эвтрофировании водоема. Сязозеро может быть рассмотрено в качестве примера эвтрофируемого озера. Эвтрофирование водоемов приводит к закономерным изменениям во всех звеньях их экосистемы в результате обогащения воды биогенными элементами [13]. Среди рыб происходит смена лососевых видов на сиговые и далее на корюшковые, окуневые и карповые [10; 28]. В период с 1945 по 1960 год, несмотря на некоторые изменения в режиме промысла, колебания индекса разнообразия уловов рыб невелики (рис. 2а). Динамика системы на фазовом портрете (рис. 2б) в эти годы описывается циклической траекто-

рией. Значит, рыбное население находилось в равновесном состоянии, соответствующем индексу разнообразия уловов рыб 2,4 бит [11; 16].

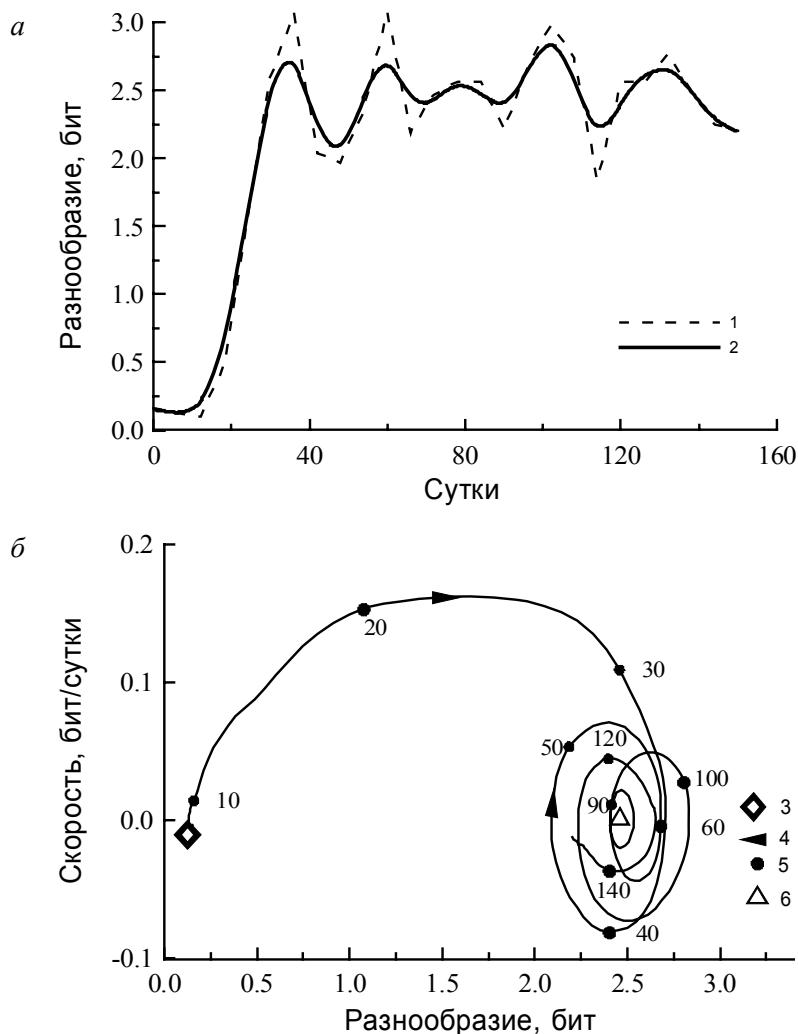


Рис. 1. Динамика разнообразия (а) и динамический фазовый портрет структуры зоопланктона (б) не зарыбленного пруда по [21]: 1 – исходные данные, 2 – сглаженные данные, 3 – начальное состояние, 4 – направление перемещения; 5 – состояние системы в год, обозначенный цифрой у кривой; 6 – устойчивое состояние

С начала 1960-х годов амплитуда колебаний разнообразия увеличилась, а траектория системы на фазовом портрете стала раскручивающейся спиралью, что свидетельствует о дестабилизации рыбного населения. Это связано с резким ускорением эвтрофирования озера с 1950-х годов [25]. Численность корюшки, окуневых и карповых возросла. Существенно изменилась и система пищевых отношений рыб. Если ранее было два примерно равных потока энергии (“зоопланктон – ряпушка – хищники” и “бентос – рыбы-бентофаги – хищные рыбы”), то с усилением эвтрофирования планктонный путь стал преобладать над вторым [10]. Изменения произошли и среди рыб доминирующего комплекса. В 1950-е годы доминировали ряпушка и судак, а окунь, ерш и лещ были субдоминантами. В процессе эвтрофирования в 1970–1980-е годы корюшка и окунь сменили ряпушку и судака, а судак стал субдоминантом [25].

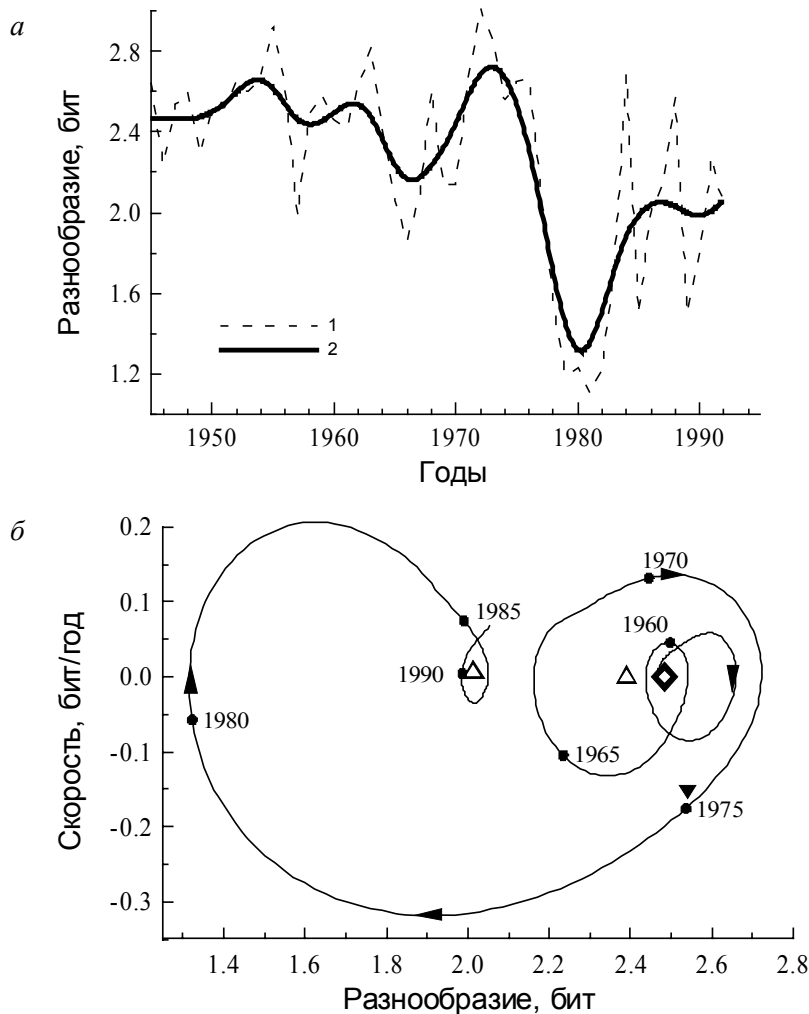


Рис. 2. Динамика разнообразия (а) и динамический фазовый портрет структуры уловов рыб (б) оз. Сямозеро по [21]: 1 – исходные данные, 2 – сглаженные данные, 3 – начальное состояние, 4 – направление перемещения, 5 – состояние системы в год, обозначенный цифрой у кривой, 6 – устойчивое состояние, 7 – критическая точка

Дальнейшая разбалансировка рыбного населения увеличилась вследствие вспышки численности вселенца корюшки, которая вытеснила ряпушку, доминировавшую в уловах в 1950–1960-х годах. К концу 1970-х уловы корюшки уже достигли, а порой и превышали общий вылов всех других рыб водоема до вселения корюшки.

Известно, что наличие отрицательных обратных связей приводит к стабилизации системы, если значимые воздействия на нее отсутствуют [13; 24]. При усилении воздействия существует нагрузка, при которой система уже не может противостоять воздействию, и она переходит в состояние с иными значениями структурных и функциональных характеристик [3]. Точку начала перехода системы из одного устойчивого состояния в другое можно назвать критической. Используемый метод фазового портрета позволяет определить критическую точку в функционировании рыбного населения. С 1975 г. раскручивающаяся спираль переходит в дугу. Это означает, что до 1975 г. хотя воздействие на водоем и усиливалось, но рыбное население оставалось в

равновесном состоянии, соответствующем разнообразию уловов 2,4 бит. Движение системы от состояния, соответствующего большему разнообразию, к состоянию с меньшим разнообразием началось после 1975 г. Следовательно, точка начала перехода рыбного населения из одного устойчивого состояния в другое была в 1975 г. [11; 16]. Новое равновесное состояние после перерегулирования установилось к концу 1980-х годов и соответствовало разнообразию уловов 2,0 бит (см. рис. 1б).

Динамика разнообразия рыбного населения при токсическом загрязнении водоема. Озеро Имандра – крупный заполярный водоем, подверженный загрязнению тяжелыми металлами (*Ni, Cu, Pb, Hg, Mo*). Обычно при токсическом загрязнении формируются обедненные сообщества из эврибионтных видов [5; 12]. До 1965 г. отмечалось увеличение амплитуды колебаний разнообразия уловов рыб (рис. 3а), а траектория системы на фазовом портрете была раскручивающейся спиралью (рис. 3б).

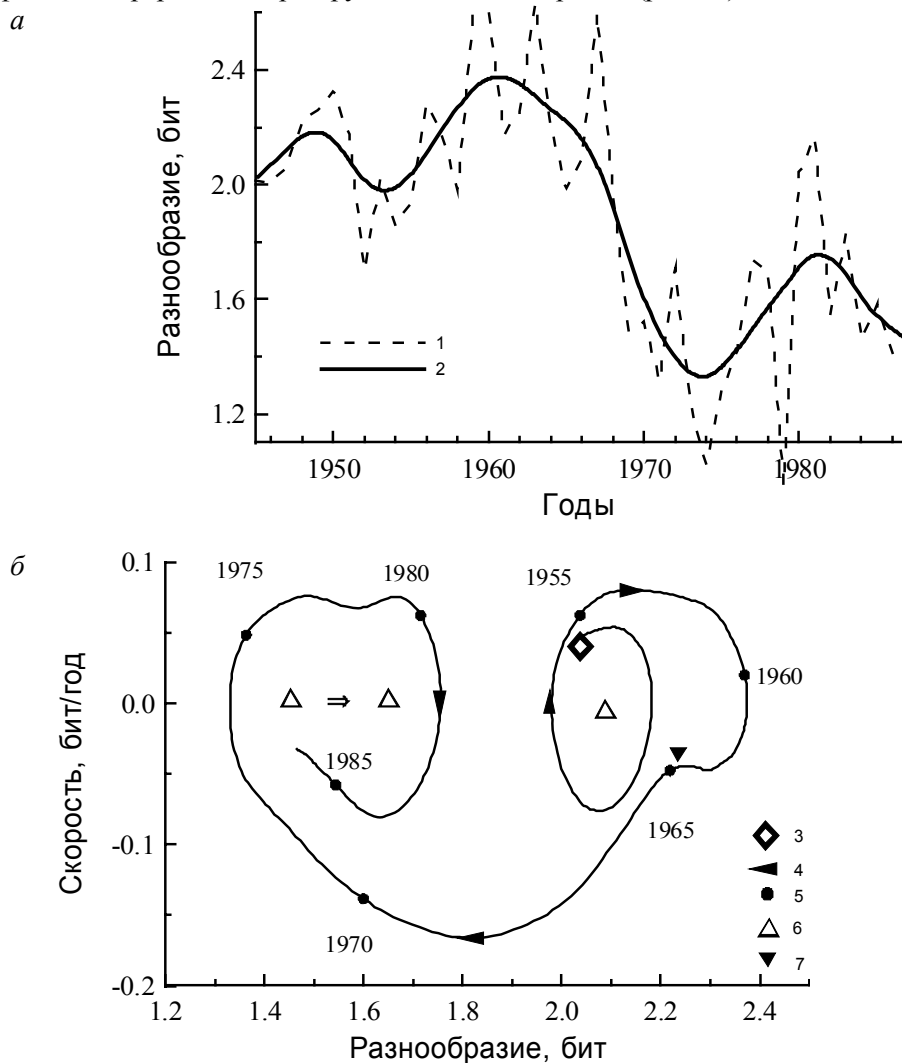


Рис. 3. Динамика разнообразия (а) и динамический фазовый портрет структуры уловов рыб (б) озера Имандра по [14]: 1 – исходные данные, 2 – сглаженные данные, 3 – начальное состояние, 4 – направление перемещения, 5 – состояние системы в год, обозначенный цифрой у кривой, 6 – устойчивое состояние; 7 – критическая точка

Это говорит о том, что воздействие на рыбное население озера в данный период усиливалось, но оно оставалось в равновесном состоянии, соответствующем разнообразию уловов 2,1 бит. Критическая точка на фазовом портрете структуры уловов рыб (переход раскручивающейся спирали в вогнутую дугу) отмечена в 1965 г. (рис. 3б). После этого к концу 1960-х годов были увеличение скорости изменений разнообразия (по модулю) и переход к середине 1970-х годов рыбного населения на новый уровень функционирования, соответствующий разнообразию уловов 1,6 бит.

Составлявшие до 1960-х годов основу улова крупные кумжа и сиги практически исчезли из промысла в 1970-е годы [17]. В дальнейшем к 1990-м годам отмечалось упрощение структуры рыбного населения, доминирование сиговых, окуневых и карповых видов, преобладание *r*-стратегов [5; 12].

Выводы

Ответ рыбного населения на возрастание нарушающего воздействия состоит из двух фаз. При слабых нагрузках происходит увеличение амплитуды колебаний индекса разнообразия. При усилении воздействия выше некоторого предела рыбное население переходит в состояние с иными структурными и функциональными характеристиками. Это вызывает необходимость рассмотрения динамики его разнообразия как сложного стохастического процесса. Простое сравнение его величины в различные периоды времени может привести к ошибочным результатам. Если сравнивать видовую структуру рыбного населения Сямозера в начале 1950-х и в середине 1970-х годов, то можно прийти к выводу об увеличении разнообразия рыбного населения в связи с эвтрофированием водоема, хотя в действительности произошло уменьшение.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России».

Библиографические ссылки

1. **Айламазян А. К.** Информатика и теория развития / А. К. Айламазян, Е. В. Стась. – М. : Наука, 1989. – 174 с.
2. **Алимов А. Ф.** Биоразнообразие, его охрана и мониторинг / А. Ф. Алимов, В. Ф. Левченко, Я. И. Старобогатов // Мониторинг биоразнообразия. – М. : ИПЭЭ РАН, 1997. – С. 16–25.
3. **Алимов А. Ф.** Элементы теории функционирования водных экосистем. – СПб. : Наука, 2001. – 147 с.
4. **Антомонов Ю. Г.** Моделирование биологических систем. – К. : Наукова думка, 1977. – 248 с.
5. **Антропогенные** модификации экосистемы озера Имандра / Т. И. Моисеенко, В. А. Даувальтер, А. А. Лукин и др. – М. : Наука, 2002. – 403 с.
6. **Бигон М.** Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Д. Харпер, К. Таунсенд. – М. : Мир, 1989. – Т. 2. – 477 с.
7. **Волькенштейн М. В.** Общая биофизика. – М. : Наука, 1978. – 592 с.
8. **Гиляров А. М.** Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Усп. совр. биол. – 1996. – Т. 116, вып. 4. – С. 493–506.
9. **Животовский Л. А.** Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биол. – 1980. – Т. 41, № 6. – С. 828–836.
10. **Изменение** рыбного населения эвтрофируемого водоема / Ю. С. Решетников, О. А. Попова, О. П. Стерлигова и др. – М. : Наука, 1982. – 248 с.
11. **Многолетняя** динамика структурных и системных характеристик рыбного населения эвтрофируемого Сямозера / В. Г. Терещенко, О. П. Стерлигова, В. Т. Павлов, Н. В. Ильмаст // Биология внутренних вод. – 2004. – № 3. – С. 93–102.

12. **Моисеенко Т. И.** Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики. – Апатиты : КНЦ РАН, 1997. – 261 с.
13. **Одум Ю.** Основы экологии. – М. : Мир, 1975. – 650 с.
14. **Павлов Д. С.** Международная программа «Диверситас» и участие России в ее осуществлении / Д. С. Павлов, А. А. Лушечкина // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. – М. : ИПЭЭ РАН, 2000. – С. 232–237.
15. **Песенко Ю. А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М. : Наука, 1982. – 288 с.
16. **Попова О. А.** Новые подходы к мониторингу биоразнообразия водных экосистем / О. А. Попова, Ю. С. Решетников, В. Г. Терещенко // Мониторинг биоразнообразия. – М. : ИПЭЭ РАН, 1997. – С. 269–277.
17. **Решетников Ю. С.** Экология и систематика сиговых рыб. – М. : Наука, 1980. – 301 с.
18. **Романовский Ю. М.** Математическое моделирование в биофизике / Ю. М. Романовский, Н. В. Степанова, Д. С. Чернавский. – М. : Наука, 1975. – 344 с.
19. **Свирижев Ю. М.** Устойчивость биологических сообществ / Ю. М. Свирижев, Д. О. Логофет. – М. : Наука, 1978. – 352 с.
20. **Соколов В. Е.** Мониторинг биоразнообразия в России / В. Е. Соколов, Ю. С. Решетников // Мониторинг биоразнообразия. – М. : ИПЭЭ РАН, 1997. – С. 8–15.
21. **Терещенко В. Г.** Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества / В. Г. Терещенко, Л. И. Терещенко, М. М. Сметанин // Биоразнообразие: степень таксономической изученности. – М. : ИПЭЭ РАН, 1994. – С. 86–98.
22. **Терещенко В. Г.** Метод фазовых портретов для анализа динамики структуры сообществ гидробионтов / В. Г. Терещенко, В. Б. Вербицкий // Биология внутр. вод. – 1997. – № 1. – С. 23–31.
23. **Шеннон К.** Работы по теории информации и кибернетике. – М. : Иностран. лит-ра, 1963. – 830 с.
24. **Шмальгаузен И. И.** Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Кибернетические вопросы биологии. – Новосибирск, 1968. – С. 157–183.
25. **Экосистема** Сямозера (биологический режим, использование) / О. П. Стерлигова, В. Н. Павлов, Н. В. Ильмаст и др. – Петрозаводск : КНЦ РАН, 2002. – 119 с.
26. **Convention on Biological Diversity** // Biology International. – 1992. – Vol. 25. – P. 22–39.
27. **Ecological time versus standard clock time: the asymmetry of phenologies and the life history strategies of some soil arthropods from Mediterranean ecosystems** / G. P. Stamou, M. D. Asikidis, M. D. Argyropoulou, S. P. Sgardelis // Oikos. – 1993. – Vol. 66, N 1. – P. 27–35.
28. **Effect of eutrophication on salmonid communities in oligotrophic lakes** / P. J. Colby, G. S. Spangler, D. A. Harley et al. // J. Fish. Res. Board Canada. – 1972. – Vol. 29, N 6. – P. 975–983.
29. **Gilpin M.** Counterintuitive oscillations in systems of competition and mutualism / M. Gilpin, T. Case, E. A. Bender // Am. Nat. – 1982. – Vol. 119. – P. 584–588.
30. **Inhibition of pathogenic *Salmonella enteritidis* growth mediated by *Escherichia coli* microcin J25 producing strains** PDF / V. Portrait, S. Gendron-Gaillard, G. Cottenneau, A. M. Pons // Can. J. Microbiol. – 1999. – Vol. 45. – P. 988–994.
31. **Knut L.** Defining and measuring species interactions in aquatic ecosystems // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1997. – Vol. 54. – P. 1513–1519.
32. **Levin S. A.** The problem of pattern and scale in ecology. The Robert MacArthur award lecture // Ecology. – 1992. – Vol. 73, N 6. – P. 1943–1967.
33. **MacArthur R. H.** On the relative abundance of species // Amer. Nat. – 1960. – Vol. 94. – P. 25–36.
34. **Margalef D. R.** Information theory in ecology // General Systems. – 1958. – N 3. – P. 36–71.
35. **Routledge R. D.** Diversity indices: Which ones are admissible? // J. Theor. Biol. – 1979. – Vol. 76, N 4. – P. 503–515.
36. **Whittaker R. H.** Dominance and diversity in land plant communities // Science. – 1965. – Vol. 147. – P. 250–260.

Надійшла до редколегії 20.10.2008