

УДК 574.587(282.247.417/.418)

ОЦЕНКА ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ РАВНИННЫХ РЕК БАССЕЙНА СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ

Л. В. Головатюк, В. К. Шитиков, Т. Д. Зинченко

*Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: zinchenko.tdz@yandex.ru*

Поступила в редакцию 13.06.17 г.

Оценка зонального распределения видов донных сообществ равнинных рек бассейна Средней и Нижней Волги. – Головатюк Л. В., Шитиков В. К., Зинченко Т. Д. – Выполнен сравнительный анализ изменчивости видовой структуры сообществ макрозообентоса в малых и средних реках бассейна Средней и Нижней Волги. Показано статистически значимое влияние природно-климатической зоны, где расположен водоток, и проявление широтного градиента изменения биоразнообразия. Для каждой выделенной географической зоны сформирован список видов-индикаторов с использованием различных критериев биотопической приуроченности. На основе проведенного анализа наиболее адекватным признан индекс индикаторной значимости *IndVal*, учитывающий распределение по зонам как частот встречаемости вида, так и соотношения его численностей. С использованием алгоритма «Априори» были сформированы ассоциативные правила, содержащие комбинации видов, наиболее часто совместно встречаемые в гидробиологических пробах.

Ключевые слова: малые реки, макрозообентос, структура донных сообществ, широтный градиент, индикаторная значимость видов, ассоциативные правила.

Estimation of the zonal distribution of species of the bottom communities in rivers of the Middle and Lower Volga basins. – Golovatyuk L. V., Shitikov V. K., and Zinchenko T. D. – A comparative analysis of the variability of the specific structure of macrozoobenthos communities in small and medium rivers of the Middle and Lower Volga basin was made. A statistically significant influence of the natural-climatic zone where the waterway is located and a manifestation of the latitudinal gradient of biodiversity were shown. The list of indicator species with the use of various criteria of biotopic correspondence was composed for each identified geographical zone. The Indicator Value (*IndVal*) index was recognized as the most adequate one on the basis of our analysis, considering the zonal distribution of both the occurrence frequencies of a species and its abundance ratios. With the help of the APRIORI algorithm, associative rules containing combinations of species most often met together in hydrobiological tests have been formulated.

Key words: small rivers, macrozoobenthos, bottom community structure, latitudinal gradient, indicator significance of species, associative rules.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-4-335-345

ВВЕДЕНИЕ

Анализ закономерностей пространственно-временного распределения гидробионтов относится к фундаментальным задачам экологии и гидробиологии. Для обоснования трансформации видового состава сообществ вдоль широтного градиента, обусловленного сменой природно-климатических зон, предложены разнооб-

разные гипотезы (Community Ecology, 1986), которые отдают приоритет факторам эволюционной истории или биотическим процессам, связанным с иммиграцией, колонизацией, конкуренцией, хищничеством, объемом продукции и др.

Для донных сообществ равнинных рек характерно, в первую очередь, изменение видового состава вдоль продольного градиента от истоков к устью, представленное непрерывной последовательностью локальных ценотипов с закономерной сменой доминантных комплексов (Шитиков, Зинченко, 2014). В то же время значимую долю составляет обмен видами между соседними водотоками посредством вылета имаго двукрылых, что позволяет выделить относительно стабильные подмножества центральных видов, характерные для достаточно обширных регионов. Разумеется, в обоих случаях гетерогенность условий окружающей среды и особенности природного ландшафта приводят к появлению обособленных ниш и барьеров; геометрия ареалов приобретает сложный мозаичный рисунок пространственного распределения отдельных таксонов.

Выделение для каждого типа биотопов подмножества диагностических видов и их последующая экологическая интерпретация является важным этапом при классификации сообществ или сред обитания. Это обычно осуществляется на основе индексов, количественно оценивающих превышение встречаемости каждого вида из анализируемой группы биотопов по сравнению с остальными группами или типами сообществ. Один из таких индексов, названный «*биотопическая приуроченность*», был предложен Ю. А. Песенко (1982). Развитие фитоценологической группой из Университета в Брно концепции «верности» (fidelity) видов привело к обоснованию различных «*мер ассоциативности*» (Chytrý et al., 2002). П. Лежандр с соавторами подробно рассмотрели статистические закономерности пространственного распределения видов (He, Legendre, 2002), на основе чего предложили индексы «*индикаторной ценности*» (Dufrêne, Legendre, 1997) и другие показатели, оценивающие степень «тяготения» вида к определённому типу местообитаний (De Caceres, Legendre, 2009).

В настоящей статье на основе обобщения многолетних данных гидробиологических исследований на водотоках бассейна Средней и Нижней Волги, проводится сравнительный анализ пространственной изменчивости видового состава донных сообществ малых и средних рек пяти природно-климатических зон. Проведена апробация использования трех перечисленных выше методик оценки региональной приуроченности видов и выделены группы статистически значимых диагностических таксонов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Гидробиологическую съемку донных организмов проводили на равнинных малых и средних реках (91 река), притоках Куйбышевского, Саратовского, Волгоградского водохранилищ и, в том числе, на 6 реках аридного региона бассейна оз. Эльтон. Исследования выполняли в рамках гидробиологического мониторинга в разные месяцы вегетационного периода 1990 – 2015 гг. Образцы макрозообентоса собирали в рипали и медиали рек дночерпателем Экмана-Берджи или гидробиологическим скребком с дальнейшим пересчетом особей на 1 м² (Zinchenko et al.,

2014). Фиксацию организмов и последующую камеральную обработку собранного материала проводили согласно общепринятым методикам. Всего было выделено $S = 709$ видов и таксонов бентоса рангом выше вида.

Выделение границ ландшафтных зон осуществлялось в три этапа.

На *первом этапе* анализа с использованием непараметрического дисперсионного анализа прMANOVA (Anderson, 2001) оценивали степень изменчивости видового состава донных сообществ и статистическую значимость факторов, обуславливающих эту вариацию. Вся совокупность из $T = 1158$ проб, взятых для анализа, была отнесена к 5 географическим регионам, объединенным общностью природно-климатических условий на основе классификации (Сафронова, Юрковская, 2015):

- 1) Куйбышевское водохранилище, лесостепная зона (Куйб) – 131 проба, 270 видов;
- 2) Саратовское водохранилище, лесостепная зона (Сар/лс) – 261 проба, 493 вида;
- 3) Саратовское водохранилище, степная зона (Сар/ст) – 474 пробы, 389 видов;
- 4) Волгоградское водохранилище, опустыненная степь (Волг) – 60 проб, 179 видов;
- 5) оз. Эльтон, опустыненная степь (Эльт) – 232 пробы, 79 видов.

Дополнительно из базы данных извлекали географические и гидрологические характеристики (дата, тип реки, координаты станции, скорость течения, биотоп и др.).

На *втором этапе* для оценки индексов зональной приуроченности с использованием общей таблицы численностей видов по пробам размерностью 1158×709 рассчитывали следующие частные показатели обилия организмов:

t_{ik} и n_{ik} – частота встречаемости и суммарная численность i -го вида в пробах, относящихся к k -й группе (в рассматриваемом случае – географическому региону), $i = 1, 2, \dots, S$; $k = 1, 2, \dots, 5$;

T_i, N_i – частота встречаемости и суммарная численность i -го вида во всех пробах;

T_k – число проб из общего количества T , попавших в k -ю группу;

N_k и N – суммарная численность всех видов в пробах, попавших в k -ю группу, и общая численность экземпляров во всех T пробах.

С использованием приведенных обозначений для каждого региона рассчитывали следующие показатели индикаторной значимости видов.

Степень биотопической приуроченности (Песенко, 1982):

$$F_{ik} = \frac{n_{ik}N - N_iN_k}{n_{ik}N + N_iN_k - 2n_{ik}N_k}, \quad (1)$$

изменяющаяся от -1 (вид отсутствует в k -й группе проб) до +1 (вид встречается только в k -й группе).

Коэффициент ассоциативности (Chytrý et al., 2002):

$$\Phi_{ik} = \frac{t_{ik}T - T_iT_k}{\sqrt{T_iT_k(T - T_k)(T - T_i)}}, \quad (2)$$

который соответствует коэффициенту корреляции Пирсона между двумя бинарными векторами и также изменяется от -1 до +1.

Индекс индикаторной значимости (Dufrière, Legendre, 1997):

$$B_{ik} = \frac{t_{ik}}{T_k}; \quad A_{ik} = \frac{n_{ik}/T_k}{\sum_k n_{ik}/T_k}; \quad IndVal_{ik} = B_{ik} \times A_{ik}, \quad (3)$$

где B_{ik} – доля числа проб из k -й группы, которая включает i -й вид; A_{ik} – отношение средней численности i -го вида в группе k к сумме его средних численностей во всех группах. Значение $IndVal_{ik}$ также равно 1 в том случае, если экземпляры вида i встречаются во всех пробах только одной группы.

При расчете по формулам (2) – (3) учитывали коррекцию на неравный объем групп (Tichý, Chytrý, 2006). Каждый вид считали индикатором той группы, для которой используемый критерий индикаторной ценности принимал свое максимальное значение.

Статистическую значимость индикаторных индексов оценивали с использованием процедуры рандомизации (Шитиков, Розенберг, 2014), для чего выполняли многократное (1000 раз) хаотичное перемешивание проб относительно выделенных групп. В процессе ресэмплинга формировали распределение индекса I^* при справедливости нулевой гипотезы о случайном характере связи видов с группами местообитаний. Достигнутую статистическую значимость p вычисляли как долю значений I^* , превышающих значение индекса, полученного на реальных данных. Если величина p оказывалось более 0.05, то данный вид считали фоновым.

На *третьем этапе* для выделения наиболее часто встречающихся парных, тройных и высших комбинаций таксонов макрозообентоса использовали алгоритм «Априори» (Hahsler et al., 2005) формирования наборов ассоциативных правил типа «если $\langle \mathcal{A} \rangle$ то $\langle \mathcal{C} \rangle$ »,

где \mathcal{A} – комбинация совместно встречающихся видов, характерная для сообществ конкретного региона \mathcal{C} . Информативность и полезность каждого j -го формируемого правила оценивали с использованием таких частотных критериев встречаемости, как *поддержка* и *достоверность*. Правило $\mathcal{A} \rightarrow \mathcal{C}$ имеет поддержку Sup (support), если оно справедливо для T_{jk} проб из их общего количества T : $Sup_j = T_{jk} / T$. Достоверность правила $Conf$ (confidence) показывает вероятность, с какой из условной части правила следует заключительная его часть: $Conf_j = T_{jk} / T_j$.

Статистические расчеты проводили с использованием пакетов *vegan*, *indicspecies* и *arules* среды программирования R 3.3.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительный статистический анализ показал, что значения численности отдельных видов в пробах имели большой диапазон вариации, причем их распределение представляло собой ярко выраженную гиперболу Ципфа. Начиная с максимального значения 412800 экз./м², связанного с локальной вспышкой обилия олигохет *Potamothrix caspicus*, кривая рангового распределения характеризовалась длинным правосторонним «хвостом», в котором более 50% видов имели численность менее 80 экз./м². В этих условиях аномально высокие значения обилия отдельных видов могут исказить как результаты дисперсионного анализа, так и оценки

ОЦЕНКА ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ

индикаторной значимости (1) и (3). Для компенсации этого исходную таблицу данных предварительно преобразовывали с использованием χ^2 -трансформации (Legendre, Gallagher, 2001), которая обеспечивает наиболее разумный баланс численностей в таксоценозах, учитывающий как удельное влияние таксонов с высокой популяционной плотностью, так и повышенное внимание к комплексу редких видов.

Отметим также, что для донных сообществ в той же мере характерна значительная гетерогенность встречаемости T_i отдельных видов, ранговое распределение которой также носит гиперболический характер. При этом самый массовый вид *Polypedilum nubeculosum* обнаружен в 374 пробах (32% от их числа), тогда как 312 видов (44%) были найдены только в 1 – 2 пробах.

Матрицу таксономических дистанций D размерностью 1158×1158 между каждой парой проб рассчитывали по формуле приведенной суммы минимумов Брея – Кёртиса с учетом трансформированной численности особей каждого вида. С использованием непараметрического дисперсионного анализа npMANOVA (Anderson, 2001) осуществили разложение многомерной дисперсии, заключенной в матрице расстояний D , в соответствии с уровнями влияния воздействующих факторов. Статистическую значимость p доли дисперсии F , объясняемой этими факторами или их взаимодействиями, оценивали с использованием алгоритмов рандомизации.

Предполагалось, что различия в видовом составе проб могут быть обусловлены тремя факторами: выделенными географическими зонами, типом реки «малая/средняя» и периодом наблюдения «весна/лето/осень». Результаты дисперсионного анализа, представленные в табл. 1, показывают высокую значимость всех этих факторов, причем наибольшая доля объясненной дисперсии соответствует группировке по географическим зонам. Оценка влияния многолетней динамики нами не выполнялась, поскольку повторность взятия проб в разные периоды, как правило, не превышала 4 – 5.

Таблица 1

Непараметрический дисперсионный анализ изменчивости матрицы расстояний между пробами макрозообентоса под влиянием трех факторов: географическая зона (*Region*), тип реки «малая/средняя» (*TypRiver*) и период наблюдения «весна/лето/осень» (*Period*)

Факторы и их взаимодействия	Степени свободы	Сумма квадратов	Средние квадраты	<i>F</i> -критерий	Оценка <i>p</i> -значения
<i>Region</i>	4	32.02	8.00	18.2	0.002
<i>TypRiver</i>	1	3.78	3.78	8.6	0.002
<i>Period</i>	2	1.54	0.769	1.75	0.002
<i>Region : TypRiver</i>	4	7.44	1.86	4.23	0.002
Остатки	1146	504.2	0.44		
Всего	1157	548.9			

Матрица дистанций D использовалась для оптимального проецирования выполненных наблюдений, представленных в многомерном пространстве видов, на ординационную плоскость с 2 осями главных координат $PCO_1 - PCO_2$ (Шитиков и

др., 2012; Legendre P., Legendre L., 2012). Расстояния на диаграмме (рис. 1) между точками центроидов каждой географической зоны позволяют оценить средний уровень видового сходства между группами, а размеры доверительных эллипсов,

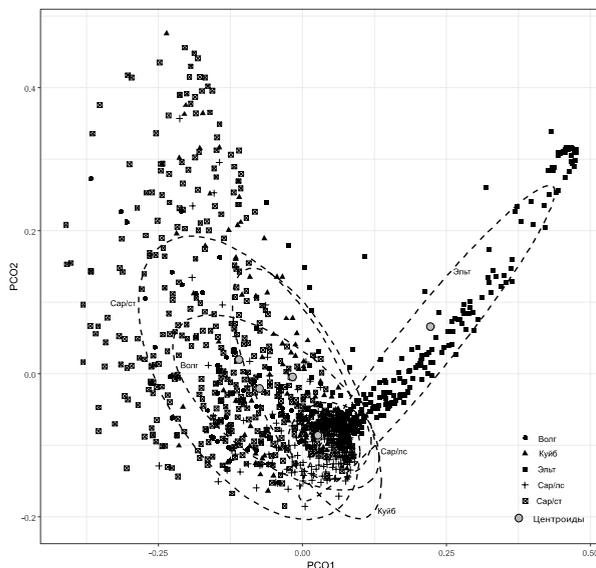


Рис. 1. Ординация проб макрозообентоса с использованием метода главных координат; серыми кружками обозначены координаты центроидов для отдельных географических зон, штриховыми линиями – 80%-ные доверительные эллипсы на основе многомерного t -распределения

были выделены списки диагностических видов. Наиболее значимые из них представлены в табл. 2, где приведен также такой важный индикаторный показатель, как доля частоты каждого i -го вида встречаемости в пробах k -й группы n_{ik} / T_i .

Считается, что если степень биотопической приуроченности Песенко F_{ik} превышает +0.7, то i -й вид отдает явное предпочтение k -му биотопу. Однако, поскольку частоты встречаемости в формуле (1) не используются, автоматически максимальный балл верности $F_{ik} = +1$ получили все 184 вида, встретившиеся в пробах всей базы данных только один раз. Также максимальный балл получило большинство видов, встретившихся только в 2-3-х пробах. Столь преувеличенное внимание к редким и случайным видам привело к выводу, что в наших условиях непосредственно использовать показатель биотопической приуроченности F_{ik} для отбора диагностических видов некорректно, и он в табл. 2 приводится лишь в сравнении с другими индексами.

С использованием индексов индикаторной значимости $IndVal_{ik}$, которым соответствовали p -значения менее 0.05, было выделено 240 видов, каждый из кото-

включающих 80% проб каждой группы, – их сравнительное β -разнообразие. На рис. 1 видна ярко выраженная специфичность видового состава совокупности проб из малых рек бассейна оз. Эльтон, тогда как между остальными зонами эти различия проявляются не столь отчетливо. Можно отметить также существенное превышение β -разнообразия проб, сделанных в степной части Саратовского и Волгоградского водохранилищ по сравнению с лесостепной зоной, что можно объяснить как проявление феномена широтного градиента

Для каждой из 5 географических зон из всего множества таксонов с использованием различных индексов «верности» (1 – 3)

ОЦЕНКА ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ

рых связывался с одной из географических зон (см. табл. 2). Количество статистически значимых видов-индикаторов для каждой зоны варьировало от 16 (Сар/ст) до 87 (Волг). Для оценки специфичности видового состава анализируемых сообществ вычислялся показатель охвата C (De Saceres et al., 2012), который равен доле проб каждой зоны, где обнаружен хотя бы один вид-индикатор. С его использованием установлено, что таксоценозы оз. Эльтон и Волгоградского вдхр. имеют более локализованный характер ($C = 1$), чем степной зоны Саратовского вдхр. ($C = 0.845$).

Таблица 2

Число статистически значимых индикаторов и их показатель охвата в зонах обитания

Притоки, географическая зона	Число индикаторов	Охват группы
Куйбышевское водохранилище, лесостепная зона	42	0.916
Саратовское водохранилище, лесостепная зона	71	0.957
Саратовское водохранилище, степная зона	16	0.845
Волгоградское водохранилище, опустыненная степь	87	1.0
Оз. Эльтон, опустыненная степь	24	1.0

Коэффициенты ассоциативности Φ_{ik} , рассчитанные для тех же видов и основанные только на частотах встречаемости, в большинстве своем показали сходные результаты: коэффициент корреляции Пирсона между $IndVal$ и Φ составил $R = 0.927$. Однако некоторые различия в выводах имелись (около 10%), и коэффициенты ассоциативности либо оказывались статистически незначимыми ($p > 0.05$), либо указывали на иную географическую приуроченность. В статье (De Saceres et al., 2012) разбираются причины таких расхождений и даются рекомендации, в каких условиях целесообразно использовать тот или иной критерий верности.

Для того чтобы отделить «верные» диагностические виды одной зоны от видов, приуроченных к нескольким зонам одновременно, был реализован переборный алгоритм их объединения по две, три или четыре, и для каждого варианта разбиения проб пересчитывались индексы индикаторной значимости $IndVal$. С использованием такой схемы расчетов выяснилось, что 86 видов следует рассматривать как характерные для различных комбинаций зон. Например, *Procladius choreus* является значимым индикатором объединения двух зон Сар/лс+Сар/ст ($p = 0.003$), хотя для каждой из них он статистически незначим ($p > 0.053$).

Сформированные на основе индекса $IndVal$ списки диагностических видов и их пространственное распределение в малых и средних реках бассейна Средней и Нижней Волги в значительной мере соответствует их экологической характеристике, подробно представленной ранее (Зинченко, 2011).

При реализации алгоритма «Априори» задавались пороговые значения $Sup_0 = 0.01$ и $Conf_0 = 0.6$, т.е. каждая выделяемая комбинация видов должна встречаться не менее, чем в 12 пробах, взятых в соответствующей зоне, причем это число должно составлять не менее 60% случаев от общей встречаемости левой части ассоциативного правила во всем массиве наблюдений. Всего этому условию удовлетворяло 8703 ассоциативных правила, некоторая часть которых представлена в

табл. 3. Например, парная комбинация видов «*Monodiamesa bathyphila*, *Prodiamesa olivacea*» встретилась в $0.031 \cdot 1158 = 36$ пробах из рек лесостепной зоны Саратовского водохранилища, что составило 92.1% от общей встречаемости этой комбинации. Полезным показателем ценности правила является представленный в табл. 3 «лифт» (lift), который показывает, во сколько раз чаще комбинация видов появляется в пробах, ассоциированных с группой \mathcal{C} , чем во всех остальных: $Lift_j = Conf_j / T_k$.

Таблица 3

Наиболее часто встречающиеся комбинации видов донных сообществ, ассоциированные с географическими регионами Среднего и Нижнего Поволжья

Наименование видов	Sup	Conf	Lift
Куйбышевское водохранилище			
<i>Procladius</i> sp., <i>Limnodrilus</i> sp.	0.014	0.941	8.32
<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i> , <i>Procladius</i> sp.	0.010	0.846	7.48
<i>Isochaetides michaelsoni</i> , <i>Limnodrilus</i> sp.	0.010	0.733	6.48
<i>C.</i> gr. <i>defectus</i> , <i>Procladius</i> sp., <i>Limnodrilus</i> sp.	0.010	1.0	8.84
Саратовское водохранилище / лесостепная зона			
<i>Tanytarsus</i> sp., <i>Dicranota bimaculata</i>	0.035	0.847	3.66
<i>Paracladius conversus</i> , <i>Tanytarsus</i> sp.	0.035	0.709	3.06
<i>Prodiamesa olivacea</i> , <i>Tanytarsus</i> sp.	0.035	0.780	3.36
<i>Monodiamesa bathyphila</i> , <i>P. olivacea</i>	0.031	0.921	3.97
<i>M. bathyphila</i> , <i>Tanytarsus</i> sp.	0.028	0.968	4.18
<i>Cricotopus bicinctus</i> , <i>Dicranota bimaculata</i>	0.027	0.833	3.59
<i>Odontomesa fulva</i> , <i>P. olivacea</i>	0.023	0.838	3.62
<i>C. bicinctus</i> , <i>Procladius ferrugineus</i> , <i>Tanytarsus</i> sp.,	0.022	0.735	3.17
Саратовское водохранилище / степная зона			
<i>Chironomus plumosus</i> , <i>P. ferrugineus</i>	0.111	0.767	1.90
<i>P. ferrugineus</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	0.086	0.730	1.8
<i>Ch. plumosus</i> , <i>Polypedilum bicrenatum</i> , <i>P. ferrugineus</i>	0.080	0.778	1.92
<i>Polypedilum bicrenatum</i> , <i>Tubifex tubifex</i>	0.063	0.760	1.88
<i>Ch. plumosus</i> , <i>P. bicrenatum</i> , <i>T. tubifex</i>	0.063	0.752	1.86
<i>P. ferrugineus</i> , <i>Tubifex tubifex</i>	0.061	0.761	1.88
<i>P. bicrenatum</i> , <i>L. udekemianus</i>	0.059	0.792	1.96
<i>Ch. plumosus</i> , <i>L. hoffmeisteri</i> , <i>Limnodrilus</i> sp.	0.059	0.833	2.06
<i>Ch. plumosus</i> , <i>P. bicrenatum</i> , <i>P. ferrugineus</i> , <i>L. hoffmeisteri</i>	0.042	0.779	1.93
Волгоградское водохранилище			
<i>Cricotopus</i> gr. <i>sylvestris</i> , <i>Paratanytarsus</i> sp.	0.019	0.617	11.3
<i>P. nubeculosum</i> , <i>Caenis robusta</i>	0.018	0.91	16.62
<i>C.</i> gr. <i>sylvestris</i> , <i>P. nubeculosum</i> , <i>Paratanytarsus</i> sp.	0.016	0.72	13.1
<i>C.</i> gr. <i>sylvestris</i> , <i>P. nubeculosum</i> , <i>C. robusta</i>	0.015	1.0	18.2
Оз. Эльтон			
<i>Palpomyia schmidtii</i> , <i>Cricotopus salinophilus</i>	0.059	1.0	5.07
<i>C. salinophilus</i> , <i>Ephydra</i> sp.	0.039	1.0	5.07
<i>Microchironomus deribae</i> , <i>Tanytarsus kharaensis</i>	0.032	1.0	5.07
<i>Culicoides</i> sp., <i>C. salinophilus</i>	0.032	1.0	5.07
<i>Chironomus salinarius</i> , <i>Ephydra</i> sp.	0.025	1.0	5.07
<i>P. schmidtii</i> , <i>Ch. salinarius</i> , <i>C. salinophilus</i>	0.025	1.0	5.07
<i>Ch. salinarius</i> , <i>C. salinophilus</i> , <i>M. deribae</i> , <i>T. kharaensis</i>	0.014	1.0	5.07

Примечание. Sup – поддержка, Conf – достоверность, Lift – лифт.

Удобно представлять некоторую совокупность отобранных правил, объединяющих наиболее часто встречающиеся комбинации видов, в форме направленного графа. Пример такого графа для малых рек лесостепной зоны Саратовского водохранилища представлен на рис. 2. Размеры кружков каждого узла пропорциональны уровню поддержки Sup_j соответствующего правила, а глубина цвета – величине лифта $Lift_j$.

Необходимо отметить, что каждая из рассматриваемых зон, исключая оз. Эльтон, имеет широкий спектр локальных биотических условий, определяющих множество сред обитания различных таксонов гидробионтов. Такие гидролого-гидрохимические характеристики, как ширина реки, скорость течения, тип грунта, качество воды, минерализация варьируют для многих водотоков из различных географических регионов. Однако можно предположить, что рассчитанная диагностическая ценность большей части видов определяется в первую очередь широтным природно-климатическим градиентом. При этом нельзя не принимать во внимание, что локализация встречаемости некоторых таксонов может вызываться факторами эволюционной истории, ландшафтными особенностями, наличием барьеров для инвазий и проч.

Мы полагаем также, что выделенные комбинации наиболее часто совместно встречающихся видов имеют в значительной мере статистический смысл, а не являются результатом биотических отношений между ними.

В настоящей публикации мы остановились на расчете диагностических индексов, группируя пробы по зональному принципу. Методически эти расчеты идентичны и для более детальных градаций, выделяющих отдельные водотоки или их биотопы.

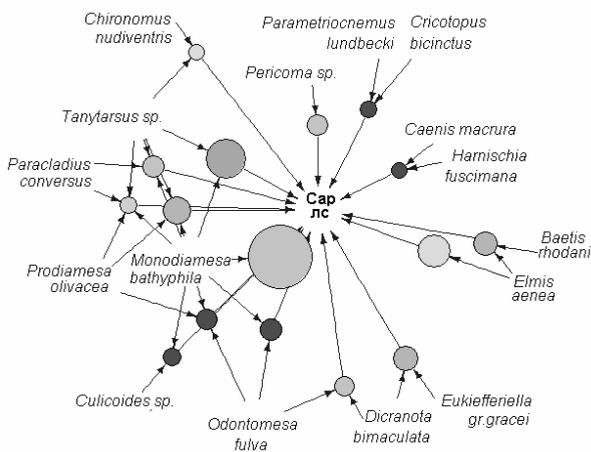


Рис. 2. Визуализация в форме графа 16 лучших правил, ассоциированных со средними и малыми реками лесостепной зоны Саратовского водохранилища

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Видовой состав донных сообществ малых и средних рек имеет выраженную закономерность изменчивости в зависимости от широтного градиента природно-климатических условий. Однако ее общий непрерывный характер может резко нарушаться из-за гетерогенности условий окружающей среды и особенностей природного ландшафта. Например, изолированность и высокая минерализация рек

бассейна оз. Эльтон обусловили появление донных сообществ с уникальным таксоценозом. В целом наблюдаемая пространственная трансформация видового состава при смене природно-климатических зон может быть охарактеризована как «прерывистый (или акцентированный)» широтный градиент.

Использование индексов диагностической значимости, учитывающих различную встречаемость видов в разных биотопах, является эффективным методом оценки пространственной изменчивости таксономической структуры сообществ. Сформированные списки диагностических видов показывают закономерный переход ценоотической роли от одних ведущих таксонов к другим в последовательности водоотоклов бассейнов водохранилищ Волжского каскада.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 15-04-03341, 1717-04-00135).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зинченко Т. Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (Атлас). Тольятти : Кассандра, 2011. 258 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 287 с.

Сафронова И. Н., Юрковская Т. К. Зональные закономерности растительного покрова равнин Европейской России и их отображение на карте // Бот. журн. 2015. Т. 100, № 11. С. 1121 – 1144.

Шитиков В. К., Зинченко Т. Д. Статистический анализ структурной изменчивости донных сообществ и проверка гипотезы речного континуума // Водные ресурсы. 2014. Т. 41, № 5. С. 530 – 540.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп : статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти : Кассандра, 2014. 314 с.

Шитиков В. К., Зинченко Т. Д., Розенберг Г. С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти : Кассандра, 2012. 257 с.

Anderson M. J. A new Method for non-parametric Multivariate Analysis of Variance // Austral Ecology. 2001. Vol. 26, iss. 1. P. 32 – 46.

Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukat Z. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures // J. of Vegetation Science. 2002. Vol. 13, iss. 1. P. 79 – 90.

De Caceres M., Legendre P. Associations between species and groups of sites : indices and statistical inference // Ecology. 2009. Vol. 90, iss. 12. P. 3566 – 3574.

De Caceres M., Legendre P., Wiser S., Brotons L. Using species combinations in indicator value analyses // Methods in Ecology and Evolution. 2012. Vol. 3, iss. 6. P. 973 – 982.

Community Ecology / eds. *J. Diamond, T. J. Case.* New York : Harper and Row, 1986. 665 p.

Dufrêne M., Legendre P. Species assemblages and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach // Ecological Monographs. 1997. Vol. 67, iss. 3. P. 345 – 366.

Hahsler M., Grun B., Hornik K. «Arules» – A Computational Environment for Mining Association Rules and Frequent Item Sets // J. of Statistical Software. 2005. Vol. 14, iss. 15. P. 1 – 25.

He F., Legendre P. Species diversity patterns derived from species – area models // Ecology. 2002. Vol. 83, iss. 5. P. 1185 – 1198.

ОЦЕНКА ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ

Legendre P., Gallagher E. D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data // *Oecologia*. 2001. Vol. 129, iss. 2. P. 271 – 280.

Legendre P., Legendre L. Numerical Ecology. 3rd ed. Amsterdam : Elsevier Science BV, xvi + 990 p.

Tichý L., Chytrý M. Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size // *J. of Vegetation Science*. 2006. Vol. 17, iss. 6. P. 809 – 818.

Zinchenko T. D., Gladyshev M. I., Makhutova O. N., Sushchik N. N., Kalachova G. S., Golovatyuk L. V. Rivers provide arid landscapes with a considerable amount of biochemically valuable production of chironomid (Diptera) larvae // *Hydrobiologia*. 2014. Vol. 722. P. 115 – 128.