

УДК 57.087.1:574.587
doi: 10.17223/19988591/40/10

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

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти, Россия

Особенности пространственного распределения донных сообществ равнинной реки бассейна Средней Волги

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 17-44-630197 «Экосистемное разнообразие равнинных рек бассейна Средней Волги в современных условиях изменения климата и антропогенного воздействия»; № 15-04-03341 «Особенности гидролого-гидрохимических, гидробиологических характеристик и функционирования равнинных рек различных ландшафтных зон бассейна Средней и Нижней Волги и их изменения под влиянием процессов аридизации водосборов».

Рассмотрены закономерности структурной изменчивости донных сообществ на участках равнинной реки Уса бассейна Средней Волги. В результате статистической обработки проб макрозообентоса на 9 станциях выявлен характер пространственного распределения видов по продольному профилю реки. С использованием теста Дики–Фуллера для большинства рядов обобщенных гидробиологических показателей и численности основных таксономических групп подтверждена гипотеза о нестационарном характере их биотопического распределения и существовании закономерных трендов. Методом случайного зондирования Пилу показана статистическая значимость детерминированной тенденции в изменении структуры донного сообщества по продольному градиенту реки. Выполнен сравнительный анализ скоростей изменения видового богатства и оценок бета-разнообразия для сезонного, многолетнего и пространственного вариантов комбинирования наблюдений. С использованием многомерного неметрического шкалирования осуществлена ординация видов и выделены группы станций, соответствующие характерным зонам реки. Из сформированного набора абиотических факторов среды произведен отбор значимых параметров, определяющих комплексный продольный градиент (насыщение кислородом, скорость течения и содержание фосфора). Показано, что пространственное распределение видов макрозообентоса экосистемы р. Уса объясняется механизмами сложного объединения трех концепций: «нейтрального» водотока, речного континуума и «мозаики пятен».

Ключевые слова: сообщество макрозообентоса; видовое богатство; речной континуум; статистические гипотезы; многомерная ординация.

Введение

Анализ закономерностей пространственно-временного распределения сообществ гидробионтов относится к фундаментальным задачам экологии и

гидробиологии [1–2]. Для лотических систем ведущая роль отводится проблеме гетерогенности видовой структуры сообществ по продольному профилю реки [3–4], где сильное влияние оказывают гидрологические (в первую очередь ширина и скорость течения водотока) и ландшафтно-геоморфологические факторы. При этом обычно рассматривается одна из трех, часто взаимно исключающих, научных гипотез: 1) виды по течению распределены случайно; 2) видовой состав сообществ непрерывно и закономерно изменяется от истоков к устью; 3) в реке можно выделить обособленные, существенно различающиеся между собой «процессные зоны» [5] с характерным видовым комплексом. В работе понятие «гипотеза» рассматривается в статистическом контексте, т.е. подразумевается, что в любой реке в той или иной мере присутствуют и детерминированная, и стохастическая составляющие изменчивости сообществ [6].

Исследования комплекса факторов и условий, определяющих функционирование экосистемы, привели к обоснованию ряда научных концепций, основными из которых являются теории речного континуума [7], экологической ниши [8] и ландшафтных фильтров [9]. Согласно теории речного континуума водоток рассматривается как целостная экосистема, в которой видовая структура сообществ представляет собой непрерывную последовательность экоморф с закономерной сменой доминантных комплексов. При этом основной движущей силой процесса, регулирующего таксономическую организацию сообществ, является транспорт органических макрочастиц (сестона), концентрация которых определяет U -образную кривую изменения составляющих энергетического баланса первичной продукции [10]. Концепция экологической ниши декларирует, что видовую структуру сообщества на каждом участке континуума определяет конкретная совокупность экологических условий (в частности, факторов среды в сочетании с особенностями межвидовой конкуренции). На этой основе разрабатываются модели пригодности среды обитания (HSMs – *habitat suitability models*), оценивающие обеспеченность ресурсами, необходимыми для формирования и развития устойчивых ассоциаций гидробионтов в соответствии с функциями каждого из видов и его способности к адаптации [11].

На фоне общей континуальной закономерности в большинстве водотоков наблюдается локальная биотопическая изменчивость, определяемая в первую очередь особенностями геоморфологии ландшафта. Эти факторы могут иметь различные формы проявления, масштабы и шкалы: например, интенсивная эрозия берегов вызывает переформирование русел, появление отмелей и изменение гидродинамического режима; сброс техногенных сточных вод сопровождается аккумуляцией токсичных веществ и изменением характеристик грунтов; особенности рельефа могут менять условия освещенности, вызывать температурные перепады и т.д. Все это вызывает мозаичный характер размещения популяций гидробионтов. То есть при формировании специфического комплекса видов происходит извлечение из регионального пула (из всех воз-

можных видов [12]) наиболее приспособленных гидробионтов, которые проходят отбор через многоуровневую систему «ландшафтных фильтров» [9].

Среди немногих публикаций, посвященных проверке перечисленных предположений, в которых приводятся методики отбора и статистического анализа ключевых показателей, можно отметить работы по планктонным и донным сообществам рек Южной Африки и равнинной реки Арканзас в США [13, 14].

Целью настоящей статьи является анализ пространственной структурированности речных экосистем на примере сообществ донных организмов р. Уса – типичной равнинной реки лесостепной зоны Среднего Поволжья. Особое внимание уделяется использованию различных статистических методов, для чего вводится понятие «экологической последовательности», т.е. цепочки срезов состояния экосистемы по продольному профилю реки от верховий до эстуария (зона смешения вод р.Уса и Куйбышевского водохранилища).

Материалы и методики исследования

Река Уса берет начало на Волжско-Свияжском водоразделе недалеко от пос. Гремячий ($53^{\circ}26'32.2''$ с. ш., $48^{\circ}09'26.5''$ в. д.) и впадает в Усинский залив Куйбышевского водохранилища у северо-западной оконечности Жигулевских гор (рис. 1). Длина реки – 76 км, водосборная площадь – 2 240 км², максимальная глубина – 3 м, скорость течения – 0,7 м/с, прозрачность воды – от 40 до 60 см. Рельеф водосбора волнистый, местами пересечен крутыми и обрывистыми оврагами. Долина реки пойменная, шириной до 2,5–4 км. Склоны долины высотой 20–30 м пологие, супесчаные, открытые. Русло реки умеренно извилистое, слабо деформирующееся, зарастающее водной растительностью. Среднемесячная температура воды в реке в вегетационный период колеблется от 2,8°C в мае до 4,8°C в октябре, с максимальной температурой в июле 18,7°C.

Состояние экосистемы реки определяется особенностями водосборной площади, масштабом хозяйственного, бытового и сельскохозяйственного использования. Качество воды в реке оценивается как «загрязненная»: гидрохимический индекс загрязнения воды составляет 3,2; определяющий компонент загрязнения – железо [15].

Объект исследований – сообщества макрозообентоса, отдельные таксоны которых обладают признанными биоиндикационными свойствами и являются наиболее стабильными и разнообразными компонентами лотических экосистем [16]. Исходный материал получен по результатам обработки 85 гидробиологических проб, взятых в разные месяцы вегетационного периода 1989 г. и рекогносцировочных исследований в 2009, 2010, 2012, 2015 гг. на 9 станциях р. Уса с учетом участков, расположенных ниже и выше притоков Камышинская, Тереньгулька (см. рис. 1). Образцы макрозообентоса

собирали в рипали и медиали рек дночерпателем Экмана–Берджи по два подъема на станции или гидробиологическим скребком (длина ножа – 20 см, протягивание скребка – 0,5 м) с усреднением численности и биомассы. Грунт промывали через капроновое сито с размером ячеек 300–333 мкм. Фиксацию организмов и последующую камеральную обработку собранного материала проводили согласно общепринятым гидробиологическим методикам [17].

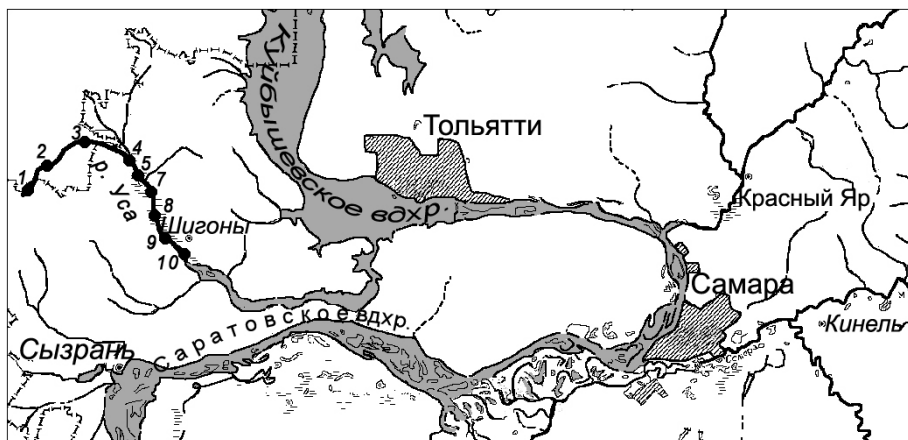


Рис 1. Расположение станций наблюдений на р. Уса
[Fig. 1. Location of observation sites along the Usa River]

При выполнении статистического анализа необходимо было выявить выраженность изменений гидробиологических показателей по продольному градиенту реки и дать оценку статистической значимости гипотезы о случайном характере пространственного распределения видов, а также определить характерные таксономические группы, определяющие продольную изменчивость бентосных сообществ. Кроме того, из числа наблюдаемых гидрологических, гидрохимических и геоморфологических факторов осуществлялся отбор наиболее существенных параметров среды, определяющих комплексный градиент.

Для проведения расчетов на основании выполненных проб отобрали 9 последовательных композиций сообществ, включающих 89 видов и таксонов донных организмов.

Экологическую последовательность интерпретировали как направленный ряд независимых величин $Y(r)$, принимающих случайные значения в дискретных срезах r продольного профиля реки. Для оценки статистической значимости распределения по градиенту проверялась гипотеза о стационарности анализируемой последовательности, в условиях которой математическое ожидание $m_Y(r)$, дисперсия $D_Y(r)$ и автоковариация остаются неизменными на всей траектории точек, а вариация экологических данных в ряду определяется случайной компонентой ϵ_r типа «белого шума». Проверка предположения о

нестационарности ряда, вызванного комбинацией случайного блуждания с закономерным линейным трендом $y_r = \alpha + \rho y_{r-1} + \mu r + \varepsilon_r$, осуществлялась с использованием теста Дики–Фуллера [18]. Для оценки нулевой гипотезы H_0 : $\rho = 1$, $\mu = 0$, состоящей в том, что ряд нестационарен, рассчитывали критерий $t = (\rho - 1)/s_y$, который сравнивали с табличными критическими значениями $t_{\text{крит}}$, полученными методом Монте-Карло. Если t -статистика незначима и соответствующее ей p -значение $> 0,05$, то принимали нулевую гипотезу, а ряд считали нестационарным. Таким способом проверяли наличие закономерностей изменения по течению реки в рядах показателей видового разнообразия и обилия отдельных таксономических групп макрозообентоса.

Для оценки скорости изменения видового богатства S_r в каждой точке пространства использовали среднее значение $\Delta S_r / \Delta x$, где Δx – величина шага наблюдений в единицах длины, времени или иных факторов среды [19]. Выполняли $(n - 1)$ шагов, продвигаясь от первого узла экологической последовательности к последнему, и рассчитывали число видов, появляющихся S_{+i} и исчезающих S_{-i} на каждом i -м шаге, а также интенсивность оборота видов $I_{si} = (S_{+i} + S_{-i})/2$. Среднее значение I_s в точности совпадает с формулой индекса видового β -разнообразия Уиттекера **вдоль анализируемого экологического градиента** [20].

Чтобы объективно судить, насколько статистически значима детерминированная тенденция в изменении структуры всего сообщества в целом вдоль продольного профиля реки, использовали метод случайного зондирования Пиелу [2, 21]. Результаты мониторинга представляли таблицей, в строках которой расположены $S = 87$ обнаруженных видов, в столбцах – $n = 9$ выделенных участков водотока, а в ячейки заносилась численность каждого вида. «Случайный зонд» (random skewer), проходящий сквозь эту $S \times n$ -мерную структуру, представлял собой произвольно ориентированный вектор со случайными координатами, на который проецируются экспериментальные точки. Процедуру «пронизывания данных зондом» проводили многократно (в частности, 500 раз), и каждый раз рассчитывали коэффициент ранговой корреляции τ Кендалла: если его значение близко к 1 (или -1), то некоторый многомерный «профиль» донного сообщества, определяемый направлением зонда, закономерно упорядочен по продольному градиенту водотока. Формировали частотное распределение значений τ , и если рассчитанный доверительный интервал не включал значение 0, то нулевая гипотеза о случайном распределении видов отклонялась.

Выделение характерных зон водотока и сопряженных с ними таксономических комплексов макрозообентоса проводилось с использованием многомерной ординации сообществ, которая заключается в оптимальном проецировании результатов гидробиологической съемки на плоскость с латентными осями S_1 и S_2 [22]. Исходную таблицу численностей таксонов предварительно преобразовывали с использованием χ^2 -трансформации [23], которая позволяет наиболее разумным образом учесть как удельное

влияние таксонов-доминантов с высокой популяционной плотностью, так и несомненную роль в сообществе комплекса редких видов. По формуле Брея–Кёртиса рассчитывалась матрица **D** расстояний между каждой парой станций реки в многомерном пространстве разнообразия таксонов бентоса.

Ординация сообществ осуществлялась с использованием алгоритма неметрического многомерного шкалирования (NMDS – nonmetric multidimensional scaling [24]). При этом находился минимум «стресса» Δ , который отражает степень искажения взаимных расстояний между станциями при сокращении исходного многомерного пространства до двумерной плоскости. Далее оценивались средневзвешенные координаты s_1 и s_2 отдельных таксонов макрозообентоса на NMDS-проекции, определяющие их положение по естественным градиентам, и строилась ординационная диаграмма.

В качестве факторов среды, объясняющих продольный экологический градиент, рассматривался комплекс показателей, описывающих гидрологию реки (ширина, скорость течения и т.д.), морфологию прилегающего рельефа и гидрохимический состав воды. Базовые геоморфологические величины (высота, площадь сбора, крутизна и освещенность склонов) рассчитывались по данным SRTM разрешения 90 м в точках, соответствующих станциям наблюдений [25].

Факторы среды использовались для интерпретации распределения композиций видов вдоль построенных дополнительных осей, которые добавлены к осям непрямой ординации. Расположение этих векторов на ординационной диаграмме определялось моделью множественной регрессии, в которой каждый фактор среды использовался как зависимая переменная, а координаты станций s_1 и s_2 – как независимые. Значимость предикторов модели проверялась пермутационной процедурой.

Все вычисления выполнялись с использованием статистической среды R v. 3.02 и пакета *vegan* [26].

Результаты исследования и обсуждение

Статистический анализ последовательностей гидробиологических показателей по продольному градиенту р. Уса с использованием теста Дики–Фуллера, представленный в табл. 1, показал, что наличие линейного тренда в сочетании со случайным распределением характерно для рядов общей биомассы макрозообентоса, индекса разнообразия Шеннона и численностей организмов таких таксонов, как поденки (семейство Baetidae), малощетинковые черви (семейство Tubificidae), личинки жуков (семейство Elmidae), личинки двукрылых семейств Limoniidae и Chironomidae (подсемейства Prodiamesinae и трибы Tanytarsini). Пространственное распределение остальных гидробиологических показателей трактуется как однородное (стационарное).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Результаты проверки гипотезы о нестационарности рядов гидробиологических показателей и численности отдельных таксонов макрозообентоса по продольному градиенту р. Уса с использованием теста Дики–Фуллера
[Results of testing the hypothesis of non-stationary nature of some hydrobiological parameters and the abundance of some macrozoobenthos taxa along the longitudinal gradient of the Usa River using the Dickey-Fuller test]

Наименование показателей [Parameters]	Среднее значение [Mean values]	t-критерий [t-test]	p-значение [p-values]
Общая численность макрозообентоса, экз./м ² [Total abundance of macrozoobenthos, ind/m ²]	2 088 ± 501	–6,04	< 0,01
Общая биомасса, г/м ² [Total biomass, g/m ²]	3,77 ± 0,878	–2,94	0,212
Индекс видового разнообразия Шеннона, биты/экз. [Shannon diversity index, bits/ind.]	2,06 ± 0,108	–0,861	0,941
Baetidae, экз./м ² [ind/m ²]	53,3 ± 32,6	–3,48	0,067
Elmidae, экз./м ² [ind/m ²]	45,5 ± 29,6	–2,96	0,209
Hydropsychidae, экз./м ² [ind/m ²]	24,4 ± 16,9	–38,3	0,01
Limoniidae, экз./м ² [ind/m ²]	107 ± ,54	–0,776	0,952
Tubificidae, экз./м ² [ind/m ²]	1 076 ± ,522	–1,79	0,652
Orthoclaadiinae, экз./м ² [ind/m ²]	153 ± ,60	–4,38	0,01
Prodiamesinae, экз./м ² [ind/m ²]	40 ± 22	–0,457	0,977
Tanypodinae, экз./м ² [ind/m ²]	142 ± ,66	–6,54	0,01
Chironomini, экз./м ² [ind/m ²]	143 ± ,50	–7,59	0,01
Tanytarsini, экз./м ² [ind/m ²]	186 ± ,108	–2,36	0,433

Нестационарность продольного распределения экологических последовательностей проявлялась по-разному. Характер изменения индекса разнообразия Шеннона и обилия некоторых основных таксономических групп по участкам реки представлен на рис. 2. Для удобства интерпретации графиков значения численностей групп были преобразованы путем приведения к χ^2 -дистанции [23] и построены сглаживающие аддитивные модели GAM [27]. Очевидно, что высокая численность Limoniidae наблюдается в верховьях реки, тогда как присутствие лимнофильных таксонов Tanypodinae и Tubificidae характерно для заиленных участков в среднем течении (ст. 5–8), а стационарность плотности реофильных представителей Orthoclaadiinae выражена ее периодическим трендом. Интересно, что к сходным результатам приходят авторы исследования, посвященного распределению органического вещества и бактериопланктона на разных биотопах в р. Енисей [28], что свидетельствует о возможной общей тенденции пространственного распределения биоты для большинства равнинных водотоков.

Особый интерес представляет анализ «скоростей» изменения таксономического состава, в ходе которого вычисляется количество таксонов, появляющихся и исчезающих по сравнению с предыдущим наблюдением. Например, на графике рис. 3, А в пробе бентоса после впадения притока в июне зарегистрировано 5 таксонов, ранее не отмеченных, и не выявлено 8 видов, характерных для майских проб, т.е. интенсивность «видооборота» I_s составляет 6,5. Среднее значение этого показателя для наблюдений по продоль-

ному профилю ($I_s = 10,3$, рис. 3, С) значительно превышает интенсивность сезонных изменений ($I_s = 5,3$, рис. 3, А), но уступает динамичности видового состава в процессе многолетней динамики на ст. 10 ($I_s = 12,4$, рис. 3, В). Однако нетрудно установить, что водоток в продольном направлении можно разделить на две зоны: верхнее течение (ст. 01–04) с высокой вариабельностью («турбулентностью») видовой структуры ($I_s = 14,6$) и нижнее течение (ст. 06–10), где таксономический состав макрозообентоса весьма стабилен ($I_s = 5,9$).

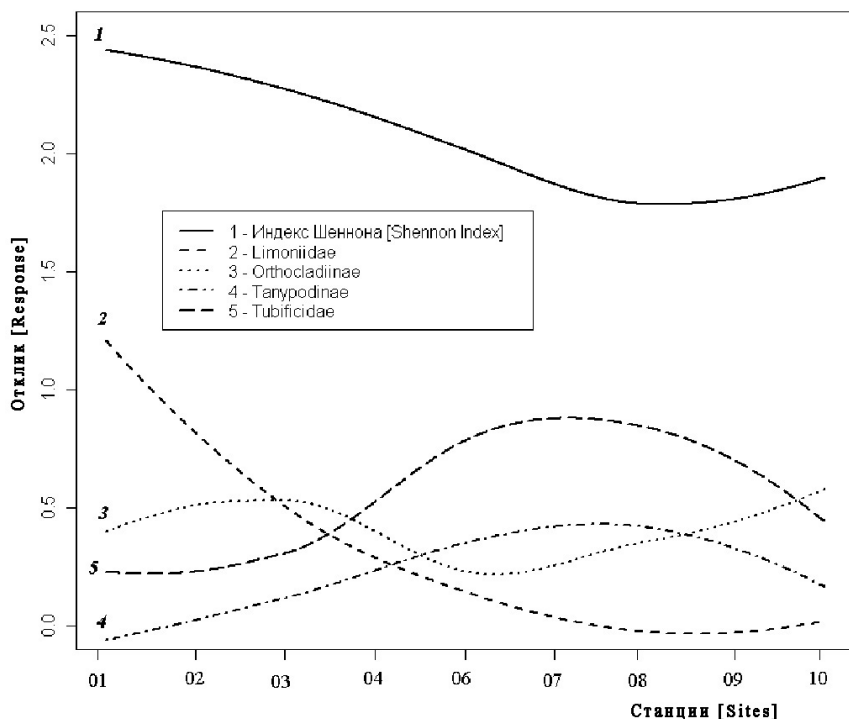


Рис. 2. Сглаженные модели распределения индекса разнообразия Шеннона и трансформированной численности отдельных основных

таксономических групп макрозообентоса по продольному градиенту р. Уса

[Fig. 2. The smoothed models of Shannon diversity index distribution and the transformed abundance of the major taxonomic groups of macrozoobenthos along the longitudinal gradient of the Usa river]

Представленные выше методы анализа использовались без проверки гипотезы об изменчивости донного сообщества. В дополнение с использованием теста случайного зондирования Пиелу вычислено среднее значение коэффициента ранговой корреляции $\tau = -0,051$ и оценены процентильным методом 95%-ные его доверительные интервалы от $-0,042$ до $-0,06$. Поскольку найденный доверительный интервал не включает значение 0, то делается вывод, что ориентация достаточно большого числа направлений случайного зонда совпадает с главными осями многомерного эллипсоида

«облака» точек всего массива эмпирических данных по численностям видов и таксонов. Тем самым можно отклонить гипотезу о случайном характере распределения видов по продольному профилю реки.

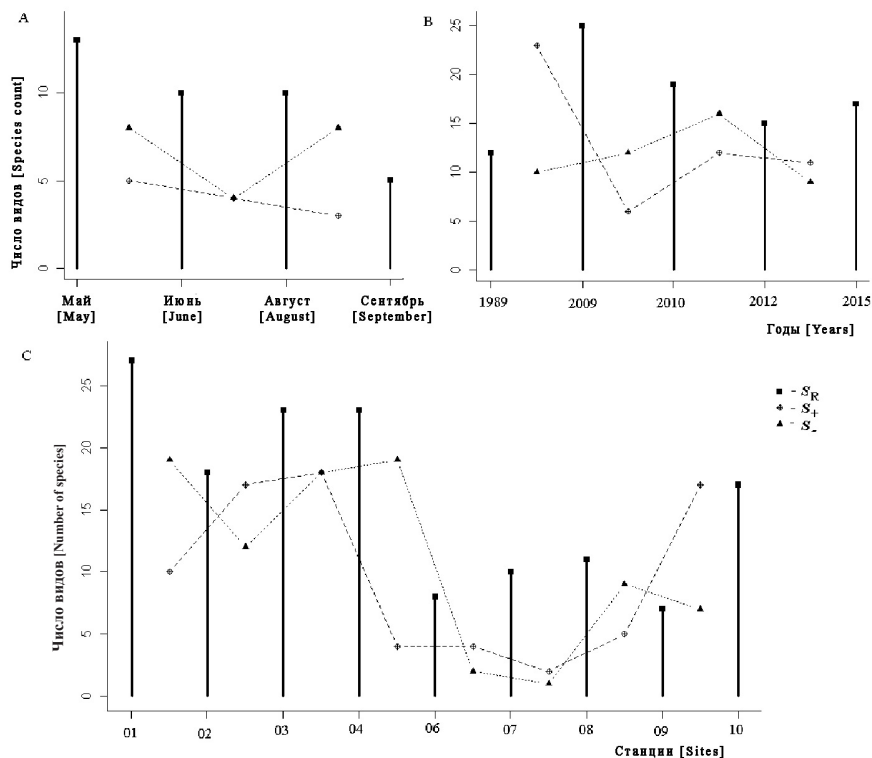


Рис. 3. Сезонная (A), многолетняя (B) и пространственная (C) изменчивость видового богатства сообществ макрозообентоса на р. Уса; S_R – наблюдаемое число видов, S_+ – появляется и S_- – исчезает видов при переходе к следующему наблюдению [Fig. 3. Seasonal (A), long-term (B) and spatial (C) variability of species richness of macrozoobenthos communities in the Usa River; S_R - Observable number of species, S_+ - Species which appear and S_- - Species which disappear during transition to the following observation]

Ординационная диаграмма в латентных осях S_1 – S_2 на рис. 4, A, выполненная методом многомерного неметрического шкалирования, позволяет выделить две характерные группы станций в верхнем (ст. 01–04) и среднем (ст. 06–08) течении реки. Например, в верхнем течении сообщество макрозообентоса формируется в значительной степени случайно, с преобладанием механизмов нейтральной теории, т.е. «организмы всех видов обладают экологической идентичностью и имеют равную вероятность выжить, размножиться и заселить новое местообитание» [29]. Вследствие этого таксономический состав на биотопически разнородных станциях верхнего течения существенно различается.

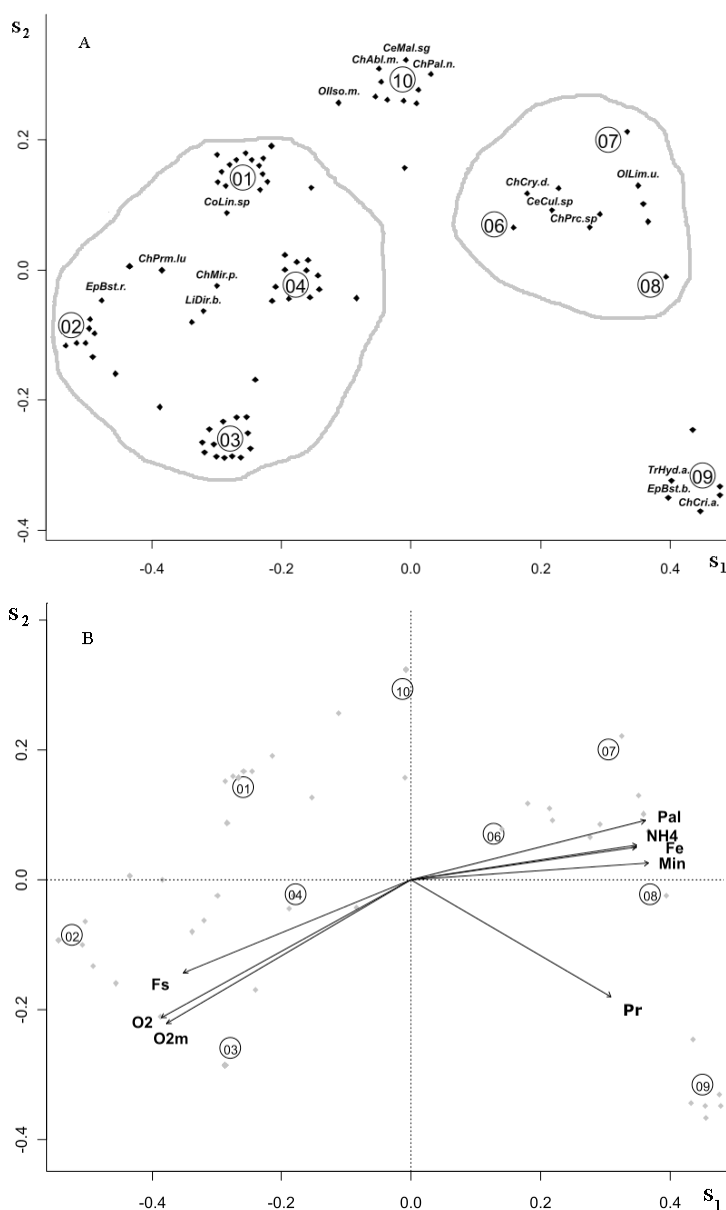


Рис. 4. Ординационные диаграммы в осях S_1 - S_2 многомерного неметрического шкалирования, отражающие группировку видов / станций (A) и направление градиентов физических факторов (B); расшифровка аббревиатур видов дана в тексте, показателей среды – в табл. 2

[Fig. 4. Ordination diagrams in axes S_1 - S_2 of nonmetric multidimensional scaling, defining grouping of species/sites (A) and the direction of gradients of physical factors (B); decoding of species abbreviation is given in the text, and that of environmental factors is in Table 2]

С группировкой станций тесно связано положение видов бентоса на диаграмме, которое определяется средневзвешенными координатами нескольких его возможных местообитаний. Выделены виды и таксоны, которые являются индикаторами участков: в верхнем течении – *Baetis rhodani* (EpBst.r.), *Dicranota bimaculata* (LiDir.b.), *Micropsectra* gr. *praecox* (ChMir.p.), *Parametriocnemus lundbecki* (ChPrm.lu), *Limnius* sp. (CoLin.sp), в среднем течении – *Culicoides* sp. (CeCul.sp), *Cryptochironomus* gr. *defectus* (ChCry.d.), *Procladius* sp. (ChPrc.sp), *Limnodrilus udekemianus* (OlLim.u.). Происходит активный обмен видами, возможно, вследствие прямого и обратного дрейфа, обусловленного впадением притока и заселением видами из рефугиумов. Таксономическая структура последовательности сообществ в своей периферической части перекрывается, и поэтому велика доля общих видов, что соответствует теории речного континуума.

Станция 09 в нижнем течении реки характеризуется низким видовым богатством бентоса с преобладанием личинок хирономид, поденок и ручейников: *Cricotopus* gr. *algarum* (ChCri.a.), *Baetis* gr. *fuscatus* (EpBst.b.), *Hydropsyche angustipennis* (TrHyd.a.). Особенность условий участка в зоне подпора водами Куйбышевского водохранилища (ст. 10) проявляется в доминировании как лимнофильных, так и реофильных видов: *Mallochohelea setigera* (CeMal.sg), *Ablabesmyia monilis* (ChAbl.m.), *Paralauterborniella nigrohalteralis* (ChPal.n.), *Isohaetides michaelsoni* (OlIso.m.). В устьевом участке (ст. 09, 10) при кумулятивном воздействии внешних факторов среды в составе донных сообществ характерными становятся виды и таксоны речных вод и Куйбышевского водохранилища. Континуальность сообщества нарушается, уступая место явлению «изолированной мозаичности» [30].

Для проведения на диаграмме дополнительных осей физических градиентов, отражающих характер и силу влияния каждого показателя, рассчитывались коэффициенты корреляции между изученными факторами среды и осями S_1 – S_2 видовой структуры (табл. 2). Установлена (на 5%-ном уровне значимости) изменчивость видового состава макрозообентоса, связанная со скоростью течения реки (**Fs**), насыщением кислородом (**O₂** и **O_{2m}**) и концентрацией фосфатов (**Pal**), а на 10%-ном уровне значимости – с прозрачностью (**Pr**), минерализацией воды (**Min**), содержанием железа (**Fe**) и аммонийного азота (**NH₄**).

Проведенные на рис. 4, В дополнительные оси абиотических факторов образуют с проекциями биотических объектов единый корреляционный комплекс: если провести вектор, например, из точки ст. 09 к началу координат, то косинус угла между ним и осью прозрачности (**Pr**) равен коэффициенту их корреляции и близок к 1. Это позволяет дать частное объяснение причин изменчивости видового состава на ст. 01 и 09 (для ст. 01 корреляция с прозрачностью воды также высока, но имеет обратный знак).

Именно прозрачностью и, отчасти, содержанием кислорода объясняется вариация точек относительно второй главной оси S_2 . Поскольку остальные

стрелки факторных нагрузок на рис. 4, *B* примерно близки по направлению и длине, то можно сделать вывод, что абиотические показатели, определяющие продольный градиент в реке, образуют взаимосвязанный мультиколлинеарный комплекс.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Оценка значимости связи отдельных факторов среды
с ординационной структурой видов макрозообентоса**
[Significance of ordination structure connection of individual environmental
factors with the ordination structure of macrozoobenthos species]

Наименование показателей [Parameters]	Среднее значение [Mean values]	Коэффициенты корреляции [Correlation coefficients]			<i>p</i> -значение [<i>p</i> -values]
		с осью [axis] S_1	с осью [axis] S_2	общий квадрат [total square] R^2	
Расстояние до устья, км [Distance to the mouth, km] (L)	39,17 ± 7,7	−0,926	−0,377	0,465	0,151
Течение, м/с [Flow, km/s] (Fs)	0,279 ± 0,079	−0,926	−0,376	0,679	0,03
Ширина, м [Width, m] (Bs)	12,89 ± 1,829	0,995	0,097	0,483	0,127
Прозрачность, см [Transparency, cm] (Pr)	43,89 ± 6,81	0,864	−0,503	0,598	0,064
Высота, м [Elevation, m] (Z)	78,82 ± 10,9	−0,989	0,150	0,428	0,183
Площадь водосбора (преобразована) [Watershed area, m ²] (MCA)	0,994 ± 0,005	1,000	−0,006	0,502	0,12
Освещенность склонов, % [Relative slope insolation, %] (Fsc)	57,4 ± 0,46	−0,986	0,168	0,114	0,733
Крутизна склонов, град. [Slope steepness, degrees] (GA)	0,829 ± 0,294	−0,547	0,837	0,438	0,168
pH дна [Bottom pH] (pH)	8,181 ± 0,038	0,317	−0,948	0,254	0,412
Кислород дна, % [Bottom oxygen] (O₂)	78,26 ± 5,68	−0,876	−0,482	0,909	0,003
Кислород дна, мг/л [Bottom oxygen, mg/l] (O₂m)	6,836 ± 0,573	−0,862	−0,507	0,900	0,002
Фосфор общий, мг/л [Total Phosphorus, mg/l] (Pal)	0,412 ± 0,118	0,969	0,245	0,652	0,045
Азот аммонийный, мг/л [Ammonium Nitrogen, mg/l] (NH₄)	0,176 ± 0,049	0,988	0,152	0,583	0,077
Азот нитратный, мг/л [Nitrat Nitrogen, mg/l] (NO₃)	0,268 ± 0,122	0,927	0,374	0,279	0,389
Азот нитритный, мг/л [Nitrat Nitrogen, mg/l] (NO₂)	0,023 ± 0,004	0,999	0,036	0,360	0,257
Железо, мг/л [Iron, mg/l] (Fe)	0,391 ± 0,081	0,990	0,142	0,577	0,076
Минерализация, мг/л [Mineralization, mg/l] (Min)	262 ± 33,5	0,998	0,070	0,633	0,06
Нефтепродукты, мг/л [Oil products, mg/l] (Oil)	0,041 ± 0,01	0,936	−0,353	0,287	0,38

Заключение

Пространственное распределение видов в сообществах макрозообентоса экосистемы р. Уса объясняется механизмами сложного объединения трех концепций: «нейтрального» водотока, речного континуума и «мозаики пятен». Видовой состав на каждом из участков реки специфичен и формируется в соответствии с совокупностью особенностей экологических условий, связанных с действующими природными и антропогенными факторами. С использованием многомерного неметрического шкалирования осуществлено построение ординационных диаграмм видов и выполнено выделение ценозов, соответствующих характерным зонам водотока в условиях гидролого-гидрохимических факторов, определяющих комплексный градиент среды.

Авторы благодарят с.н.с., д-ра биол. наук П.А. Шарого (лаборатория физико-химии почв Института физико-химических проблем почвоведения РАН, Пушкино, Россия) за помощь в расчете геоморфометрических величин.

Литература

1. Guisan A., Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models // Ecology Letters. 2005. Vol. 8. PP. 993–1009.
2. Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология. СПб. : Наука, 2013. 342 с.
3. Perry J.A., Schaeffer D.J. The longitudinal distributions of or riverine benthos: a river discontinuum? // Hydrobiologia. 1987. № 148. PP. 257–268.
4. 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.
5. Montgomery D.R. Process domains and the river continuum concept // J. American Water Resources Association. 1999. Vol. 35. PP. 397–410.
6. Богатов В.В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестник ДВО РАН. 1995. № 3. С. 51–61.
7. Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. The river continuum concept // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1980. Vol. 37. PP. 130–137.
8. Chase J.M., Leibold M.A. Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches. Chicago : The University of Chicago Press, 2003. 221 p.
9. Poff N.L. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology // J. North Am. Benthol. Soc. 1997. № 16. PP. 391–409.
10. Webster J.R. Spiraling down the river continuum: stream ecology and the U-shaped curve // J. North Am. Benthol. Soc. 2007. № 26. PP. 375–389.
11. Hirzel A.H., Le Lay G. Habitat suitability modelling and niche theory // J. Appl. Ecol. 2008. № 45. PP. 1372–1381.
12. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти : Кассандра, 2012. 257 с.
13. Dalu T., Froneman W., Richoux N. Phytoplankton community diversity along a river-estuary continuum // Transactions of the Royal Society of South Africa. 2014. № 6. PP. 1–10.

14. Ruse L.P., Herrmann S.J., Sublette J.E. Chironomidae (Diptera) species distribution related to environmental characteristics of the metal-polluted Arkansas River, Colorado // *Western North American Naturalist*. 2000. Vol. 60, № 1. PP. 34–56.
15. Голубая книга Самарской области: редкие и охраняемые гидробиоценозы / под ред. Г.С. Розенберга и С.В. Саксонова. Самара : Самарский научный центр РАН, 2007. 200 с.
16. Зинченко Т.Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги: (атлас). Тольятти : Кассандра, 2011. 258 с.
17. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция / под ред. Г.Г. Винберга и Г.М. Лаврентьевой. Л. : ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР, 1983. 51 с.
18. Dickey D.A., Fuller W.A. Distribution of the estimators for autoregressive time series with a unit root // *J. American Statistical Association*. 1979. Vol. 74. PP. 427–431.
19. Дыренков С.А., Акатов В.В. Экологическое пространство второго порядка: скорости изменений функций отклика на градиенте экологических факторов // *Экология*. 1990. Т. 21, № 3. С. 13–21.
20. Wilson M.V., Shmida A. Measuring beta diversity with presence-absence data // *J. Ecol.* 1984. Vol. 72. PP. 1055–1064.
21. Pielou E.C. Probing multivariate data with random skewers: a preliminary to direct gradient analysts // *Oikos*. 1984. Vol. 42. PP. 161–165.
22. Jongman R.H.G., ter Braak C.J.F., van Tongeren O.F.R. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Wageningen : Pudoc, 1987. 299 p. [Пер. с англ.: Джонгман Р.Г.Г., тер Браак С.Дж.Ф., ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М. : РАСХН, 1999. 306 с.].
23. Legendre P., Legendre L. *Numerical Ecology*. Amsterdam : Elsevier Sci. BV, 2012. 1006 p.
24. McCune B., Grace J.B., Urban D.L. *Analysis of Ecological Communities*. Gleneden Beach, OR : MjM Software, 2002. 285 p.
25. Шарый П.А., Пинский Д.Л. Статистическая оценка связи пространственной изменчивости содержания органического углерода в серой лесной почве с плотностью, концентрацией металлов и рельефом // *Почвоведение*. 2013. № 11. С. 1344–1356.
26. Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R. et al. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-2. 2011. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan> (accessed: 24.07.2017).
27. Wood S.N. *Generalized Additive Models: an Introduction with R*. Boca Raton, FL : Chapman & Hall/CRC, 2006. 410 p.
28. Gladyshev M.I., Kolmakova O.V., Tolomeev A.P., Anishchenko O.V., Makhutova O.N., Kolmakova A.A. Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? // *Limnol. Oceanogr.* 2015. Vol. 60. PP. 1314–1331.
29. Hubbell S.P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Univ. Press, 2001. 448 p.
30. Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // *J. North Amer. Benthological Soc.* 1989. Vol. 8. PP. 36–50.

*Поступила в редакцию 25.08.2017 г.;
принята 19.10.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.*

Авторский коллектив:

Зинченко Татьяна Дмитриевна – д-р биол. наук, профессор, заведующая лабораторией экологии малых рек Института экологии Волжского бассейна РАН (Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, 10).

E-mail: tdz@mail333.com

Головатюк Лариса Владимировна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории экологии малых рек Института экологии Волжского бассейна РАН (Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, 10).

E-mail: gollarisa@mail.ru

Шитиков Владимир Кириллович – д-р биол. наук, с.н.с. лаборатории экологии малых рек Института экологии Волжского бассейна РАН (Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, 10).

E-mail: stok1946@gmail.com

For citation: Zinchenko TD, Shitikov VK, Golovatyuk LV. Spatial distribution features of bottom communities of a plain river in the Middle Volga river basin. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:163-180. doi: 10.17223/19988591/40/10
In Russian, English Summary

Tatiana D. Zinchenko, Vladimir K. Shitikov, Larisa V. Golovatyuk

Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences, Russian Federation

Spatial distribution features of bottom communities of a plain river in the Middle Volga river basin

Spatial distribution of hydrobiont communities depends on heterogeneous environmental conditions and is accompanied by formation of their specific determined patterns. For lotic ecosystems, various theories are devoted to their generalization: river continuum, flow neutrality, patch dynamics, ecological niches, landscape filters, etc. The aim of this work was to consider structural variability patterns of bottom communities at different sites of the water flow using the example of the Usa river - a typical plain river in the Middle Volga river basin discharging into the Kuybyshev water reservoir at the northwest extremity of the Zhiguli mountains (See Fig. 1). We used statistical methods to assess whether the listed theoretical constructions are applicable to explain the variation of the observed data.

We carried out hydrobiological sampling during several years at 9 sites of the river, determined species composition, and estimated the number and biomass of 89 species (taxa) of macrozoobenthos. With the use of the Dickey-Fuller test, the hypothesis of the non-stationary character of the majority of population density series of the main taxonomic groups and generalized hydrobiological parameters and the existence of regular trends concerning the sequence of sites is confirmed (See Table 1). With the use of the Pielou's method of random skewers, statistical significance of the determined tendency in changing the structure of the entire community as a whole along the longitudinal gradient of the river is shown. We made a comparative analysis of rates of species richness change and estimated the beta-diversity for seasonal, long-term and spatial variants of combining observations (See Fig. 3). Using nonmetric multidimensional scaling, we constructed ordination diagrams of species and separated site groups corresponding to the characteristic zones of the watercourse (See Fig. 4). From the set of hydrological, hydrochemical and geomorphological environmental factors, we selected the most significant parameters defining the complex gradient of the river (oxygen saturation, flow velocity, and the phosphorus content (See Table 2).

We showed that macrozoobenthos spatial distribution in the Usa River ecosystem is explained by the mechanisms of complex combination of all three concepts: "neutral pipe", "river continuum" and "patch mosaic". In the upper course, there is a high turnover of species and a considerable difference in taxonomic structure of bottom communities among sites, which is characteristic of neutral pipe. In the middle reaches, the balance of primary production is stabilised and there is an active exchange of species owing to direct and reverse drift. The taxonomic structure of biocenoses sequence in

its peripheral part is strongly blocked and, consequently, a share of common species is great, which corresponds to the theory of the river continuum. In the lower reaches and estuary, the impact of external environmental factors becomes critical, and migration of species with waters from the Kuybyshev water reservoir is great, therefore a specific benthos structure is characteristic of “isolated zones”.

The article contains 4 Figures, 2 Tables and 30 References.

Key words: Macrozoobenthos communities; species richness; statistical hypotheses; multidimensional ordination.

Funding: The research was partially supported by the Russian Federal Property Fund Grants No 17-44-630197 “Ecosystem diversity of plain rivers of the Middle Volga river basin under current climate change and anthropogenic impact” and № 15-04-03341 “Features of hydrological, hydrochemical, hydrobiological characteristics and functioning of plain rivers of different landscape zones in the Middle and Lower Volga river basin and their changes under the influence of watershed aridization processes”.

Acknowledgment: We thank Petr A. Shary, Dr.Sci. (Biol.) (Laboratory of Physical Chemistry of Soils, Federal State Budgetary Institution of Science Institute of Physical and Chemical Problems of Soil Science, RAS, Pushchino, Russia) for assistance in calculating geomorphometric values.

References

1. Guisan A, Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*. 2005;8:993-1009. doi: [10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x)
2. Alimov AF, Bogatov VV, Golubkov SM. Produktionnaya gidrobiologiya [Production hydrobiology]. Saint Petersburg: Nauka Publ.; 2013. 343 p. In Russian
3. Perry JA, Schaeffer DJ. The longitudinal distributions of or riverine benthos: a river discontinuum? *Hydrobiologia*. 1987;148:257-268. doi: [10.1007/BF00017528](https://doi.org/10.1007/BF00017528)
4. Shitikov VK, Zinchenko TD. Statistical analysis of structural variations of benthic communities and testing the hypothesis of river continuum. *Water Resources*. 2014;41(5):543-552. doi: [10.1134/S0097807814050121](https://doi.org/10.1134/S0097807814050121)
5. Montgomery DR. Process domains and the river continuum. *J. American Water Resources Association*. 1999;35:397-410. doi: [10.1111/j.1752-1688.1999.tb03598.x](https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.1999.tb03598.x)
6. Bogatov VV. Kombinirovannaya kontseptsiya funktsionirovaniya rechnykh ekosistem [The combined concept of river ecosystem functioning]. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiyskoy akademii nauk*. 1995;3:51-61. In Russian
7. Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1980;37:130-137. doi: [10.1139/f80-017](https://doi.org/10.1139/f80-017)
8. Chase JM, Leibold MA. Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches. Chicago, USA: The University of Chicago Press; 2003. 221 p.
9. Poff NL. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *J North Am Benthol Soc*. 1997;16:391-409.
10. Webster JR. Spiraling down the river continuum: stream ecology and the U-shaped curve. *J North Am Benthol Soc*. 2007;26:375-389. doi: [10.1899/06-095.1](https://doi.org/10.1899/06-095.1)
11. Hirzel AH, Le Lay G. Habitat suitability modelling and niche theory. *J Appl Ecol*. 2008;45:1372-1381. doi: [10.1111/j.1365-2664.2008.01524.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01524.x)
12. Shitikov VK, Zinchenko TD, Rozenberg GS. Makroekologiya rechnykh soobshchestv: kontseptsii, metody, modeli. [Macroecology of river communities: concepts, methods, and models]. Togliatti: Kassandra Publ.; 2012. 257 p. In Russian

13. Dalu T, Froneman W, Richoux N. Phytoplankton community diversity along a river-estuary continuum. *Transactions of the Royal Society of South Africa*. 2014;69:107-116. doi: [10.1080/0035919X.2014.930074](https://doi.org/10.1080/0035919X.2014.930074)
14. Ruse LP, Herrmann SJ, Sublette JE. Chironomidae (Diptera) species distribution related to environmental characteristics of the metal-polluted Arkansas River, Colorado. *Western North American Naturalist*. 2000;60(1):34-56. Available at: <https://scholarsarchive.byu.edu/wnan/vol60/iss1/4> (accessed 15.08.2017)
15. Golubaya kniga Samarskoy oblasti: Redkiye i okhranyayemyye gidrobiotsenozy [The Blue Book of Samara oblast: Rare and protected hydrobiocenoses]. Rozenberg GS and Saksonov SV, editors. Samara: Samarskiy nauchnyy tsentr RAN; 2007. 200 p. In Russian
16. Zinchenko TD. Ekologo-faunisticheskaya kharakteristika khironomid (Diptera, Chironomidae) malykh rek basseyna Sredney i Nizhney Volgi (Atlas) [Ecological and faunal review of chironomids (Diptera, Chironomidae) of small rivers in the Middle and Low Volga basin (Atlas)]. Togliatti: Kassandra Publ.; 2011. 258 p. In Russian
17. Metodicheskiye rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoyemakh. Zoobentos i ego produktiya [Methodical recommendations on collecting and processing materials in hydrobiological studies in fresh water bodies. Zoobenthos and its production]. Vinberg GG and Labrentyeva GM, editors. Leningrad: GosNIORH. ZIN AN SSSR; 1983. 51 p. In Russian
18. Dickey DA, Fuller WA. Distribution of the estimators for autoregressive time series with a unit root. *J American Statistical Association*. 1979;74:427-431. doi: [10.2307/2286348](https://doi.org/10.2307/2286348)
19. Direnkov SA, Akatov VV. Ekologicheskoye prostranstvo vtorogo poriyadka: skorosti izmeneniy funktsiy otklika na gradiyente ekologicheskikh faktorov [Ecological space of the second order: the change rate of the response function along the gradient of environmental factors]. *Ekologia*. 1990;21(3):13-21. In Russian
20. Wilson MV, Shmida A. Measuring beta diversity with presence-absence data. *J Ecol*. 1984;72:1055-1064. Available at: <http://www.bio.huji.ac.il/upload/E036-C%20%20Measuring%20beta%20diversity.pdf> (accessed 15.08.2017)
21. Pielou EC. Probing multivariate data with random skewers: a preliminary to direct gradient analysts. *Oikos*. 1984;42:161-165. doi: [10.2307/3544788](https://doi.org/10.2307/3544788)
22. Jongman RHG, ter Braak CJF, van Tongeren OFR. Data analysis in community and landscape ecology. Wageningen (The Netherlands): Pudoc Publ.; 1987. 299 p. Available at: <http://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/fulltext/248017> (accessed 15.08.2017)
23. Legendre P, Legendre L. Numerical Ecology. Vol. 24. 3rd ed. (Developments in Environmental Modelling). Amsterdam: Elsevier Sci. BV; 2012. 1006 p.
24. McCune B, Grace JB., Urban DL. Analysis of Ecological Communities. Gleneden Beach (Oregon): MjM Software; 2002. 285 p.
25. Shary PA, Pinskiy DL. Statistical evaluation of the relationships between spatial variability in the organic carbon content in gray forest soils, soil density, concentrations of heavy metals, and topography. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(11):1076-1087. doi: [10.1134/S1064229313090044](https://doi.org/10.1134/S1064229313090044)
26. Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R. et al. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-2. 2011. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan> (accessed 24.07.2017)
27. Wood SN. Generalized Additive Models: An introduction with R. Boca Raton, Florida: Chapman & Hall/CRC; 2006. 410 p.
28. Gladyshev MI, Kolmakova OV, Tolomeev AP, Anishchenko OV, Makhutova ON, Kolmakova AA. Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? *Limnol. Oceanogr*. 2015;60:1314-1331. doi: [10.1002/lno.10097](https://doi.org/10.1002/lno.10097)
29. Hubbell SP. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Univ. Press; 2001. 448 p.

30. Townsend CR. The patch dynamics concept of stream community ecology. *J North Amer Benthol Soc.* 1989;8:36-50.

Received 25 August 2017;

Accepted 19 October 2017; Published 26 December 2017

Author info:

Zinchenko Tatiana D, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of the Laboratory of Ecology of Small Rivers, Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences, 10 Komzina Str., Togliatti 445003, Russian Federation.

E-mail: tdz@mail333.com

Golovatyuk Larisa V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Laboratory of Ecology of Small Rivers, 10 Komzina Str., Togliatti 445003, Russian Federation.

E-mail: gollarisa@mail.ru

Shitikov Vladimir K, Dr.Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Laboratory of Ecology of Small Rivers, 10 Komzina Str., Togliatti 445003, Russian Federation.

E-mail: stok1946@gmail.com