

УДК 504.064.36:574+574.587(28)

## АВС-МЕТОД И СПЕЦИФИКА ДОМИНИРОВАНИЯ ВИДОВ В ДОННЫХ РЕЧНЫХ СООБЩЕСТВАХ

**В. К. Шитиков, Л. В. Головатюк**

*Институт экологии Волжского бассейна РАН*

*Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10*

*E-mail: stok1946@gmail.com*

Поступила в редакцию 28.12.11 г.

**АВС-метод и специфика доминирования видов в донных речных сообществах.** – Шитиков В. К., Головатюк Л. В. – Представлены результаты использования метода сравнения кумулятивных кривых «численность/биомасса» (Abundance/Biomass Comparisons или АВС) для тестирования экологического состояния донных сообществ, вероятности стрессового воздействия и количественной оценки соотношения видов с противоположными жизненными стратегиями. Показано, что для сообществ на относительно чистых участках рек кумуляты численности и биомассы близки друг к другу, а *W*-статистика достоверно не отличается от нуля. Признаком структурно-функциональных изменений в сообществах бентоса загрязненных водоёмов является доминирование видов с высокой индивидуальной массой, в частности, двусторчатых моллюсков, что принципиально противоречит теоретическим основам АВС-метода. Анализируются причины ошибочности оценки экологического состояния речных биоценозов по методу Уорвика, который не учитывает специфику механизмов доминирования в сообществах макрозообентоса лотических систем. Показаны примеры отклонения гипотезы о том, что в чистых экосистемах основной характер биоценологических процессов определяется *K*-стратегиями, тогда как в загрязненных экосистемах начинают превалировать виды с *r*-стратегией жизненных циклов.

*Ключевые слова:* речной зообентос, численность, биомасса, кривые доминирования, АВС-метод, структура сообществ.

**ABC method and the domination specificity of species in bottom river communities.** – Shitikov V. K. and Golovatyuk L. V. –The results of using cumulative curves of the Abundance/Biomass Comparison (ABC) method to test the ecological status of potamiums, to evaluate the probability of stressfull impacts, and to quantitative estimate the ratio of species with opposite vital strategies are given. The abundance and biomass curves are shown to be close to each other for the communities dwelling on rather clean river sites, and the *W*-statistics does not differ from zero reliably. The domination of species with a high individual weight, in particular, bivalved mollusks, is a sign of structurally functional changes in the benthos communities of polluted reservoirs, which essentially contradicts the theoretical bases of ABC. The causes of this incorrectness of our ecological status estimation of river biocenoses by Warwick's method are analyzed, this method not considering the specificity of domination mechanisms in the macrozoobenthos communities of river systems. Examples of rejecting the hypothesis of *k*-strategists determining the basic character of biocenotic processes in pure ecosystems are given, whereas in polluted ones the species with the *r*-strategy of their life cycles start to prevail.

*Key words:* river zoobenthos, abundance, biomass, dominance curves, ABC method, community structure.

## ВВЕДЕНИЕ

Кривые доминирования – разнообразия и модели распределения обилия видов являются важным компонентом анализа экологической структуры сообществ (Баканов, 2005). Кумулятивные кривые доминирования (или кумуляты) представляют

собой графики, где по оси абсцисс откладываются в логарифмическом масштабе порядковые номера видов, ранжированные по обилию, а по оси ординат – накопленные относительные значения обилия видов в процентах. Чем больше отклонение эмпирической кривой от главной диагонали, которая совпадает с линией равного распределения долей (или максимальной «эквитабельности»), тем в большей степени виды в сообществе представлены неравномерно. Интерпретация кумулят идентична кривым Лоренца или внутренним профилям стабильности-разнообразия (Rousseau et al., 1999).

Широко используемый при изучении морского бентоса АВС-метод основан на сравнении кумулятивных кривых численности и биомассы (Abundance/Biomass Comparisons) и предназначен для количественной оценки соотношения видов с противоположными жизненными стратегиями. Р. Уорвик (Warwick, 1986) исходил из эмпирически установленного явления, что в нормальных условиях обитания кумулята биомассы располагается выше аналогичной кривой по численности, тогда как при наличии стресса в экосистеме доминирование по численности проявляется резче. Подтверждая этот вывод, В. Г. Аверинцев и Е. И. Жуков (1992) все многообразие функциональных состояний донных биоценозов сводят к трем этапам. На ранних стадиях сукцессии (стрессовое состояние сообществ или пограничные системы) кумулятивная кривая численности располагается выше кумуляты биомасс: сообщество более олигодоминантно по численности, нежели по биомассе. В состоянии неустойчивого равновесия кумулятивные кривые сближаются и пересекаются. На поздних стадиях сукцессии, когда достигается устойчивое состояние сообщества, кумулята биомасс превышает таковую для численности: сообщество более олигодоминантно по биомассе входящих в него видов.

В дальнейшем анализ был распространен на донные сообщества пресноводных экосистем: озёр (Кравцова и др., 2003; Лабай и др., 2004) и малых рек (Денисенко и др., 2013). Имеются публикации, когда АВС-метод успешно использовался для оценки стресса рыбных сообществ (Yemane et al., 2005), болотных птиц (Venassi et al., 2009) и т.д.

Феномену Р. Уорвика дается весьма простое и повсеместно распространенное обоснование: в сообществах, подверженных стрессу, преобладают мелкие многочисленные организмы с большой плодовитостью и малой продолжительностью жизни (*r*-стратегии), а в относительно благополучных сообществах – крупные немногочисленные организмы с малой плодовитостью и большой продолжительностью жизни (*K*-стратегии). Однако мы не встретили работ, где предпринят серьезный статистический анализ вклада в разность кумулят конкретных видов с разными жизненными стратегиями.

Для количественной оценки величины и знака АВС-эффекта обычно подсчитывают площадь между двумя кривыми, приводя ее к тому или иному знаменателю (Лабай и др., 2004; Meire, Dereu, 1990). Наиболее широко употребляется *W*-статистика (Clarke, 1990; Warwick, Clarke, 1994):

$$W = \sum_{i=1}^S (Bc_i - Nc_i) / 50(S - 1),$$

где  $Bc_i$  и  $Nc_i$  – накопленные значения биомассы и численности для  $i$ -го по рангу вида, %;  $S$  – число видов. Если  $W > 0$ , то это признак устойчиво развивающегося сообщества, тогда как отрицательное значение может привести к предположению о наличии стрессового воздействия.

Другой количественный подход основан на сравнении индексов видовой выравненности Пиелу ( $J = H / \log_2 S$ , где  $H$  – энтропия Шеннона), рассчитанных по численности  $J_a$  и биомассе  $J_b$ :

– индекса пропорциональности выравненностей  $SED = J_b / J_a = H_b / H_a$  (Shannon Evenness Proportion – McManus, Pauly, 1990);

– индекса разности выравненностей  $D_e = J_b - J_a = (H_b - H_a) / \log_2 S$  (Денисенко и др., 2013).

Цель настоящей статьи – оценить достоверность связи между взаимным положением АВС-кривых, явлением доминирования видов и экологическим состоянием донных сообществ на примере малых и средних рек Нижнего Поволжья, а также выделить группы видов по их жизненной стратегии, в наибольшей мере определяющие эффект Уорвика.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для анализа явились результаты гидробиологической съемки макрозообентоса на реках бассейна Саратовского водохранилища: Сок (длина 375 км), Чапаевка (290 км), Байтуган (22 км), Камышла (20 км) и Сосновка (16 км), хорошо изученных в результате комплексных исследований (Биоиндикация..., 2007; Особенности пресноводных..., 2011). Дополнительно использованы данные обследования донных сообществ р. Колокша (146 км) – притока р. Клязьма.

Сообщества макрозообентоса верхнего участка р. Сок (Сок-1) и р. Байтуган являются типичными для ритрали чистых водотоков, где на щебенисто-гравийных грунтах преобладают литореофильные виды. В среднем участке р. Сок (Сок-2) на песчаных и заиленных грунтах потамали в условиях умеренной техногенной и сельскохозяйственной нагрузки доминируют псаммофильные и пелофильные виды макрозообентоса. Структура донных сообществ нижнего течения р. Сок (Сок-3) имеет специфические отличия, обусловленные влиянием подпорных вод Саратовского водохранилища и характеризуется преобладанием пелофильных видов. По содержанию фосфатов в воде р. Сок в среднем и нижнем течении относится к водотокам эвтрофного типа.

В реках Камышла и Сосновка антропогенное воздействие обусловлено поступлением биогенных веществ с сельскохозяйственными стоками.

Негативные последствия хозяйственного и рекреационного использования отмечаются на примере равнинной р. Колокша, что выразилось в эвтрофировании водотока, ухудшении качества вод и трансформации донных биоценозов.

В качестве объекта, испытывающего мощный техногенный пресс, был принят участок р. Чапаевка, расположенный в районе сброса сточных вод химических и нефтехимических предприятий городов Чапаевска и Новокуйбышевска. В воде и донных отложениях регистрируется повышенное содержание кадмия, фенолов, нефтепродуктов, хлорорганических соединений в количествах, значительно пре-

## АВС-МЕТОД И СПЕЦИФИКА ДОМИНИРОВАНИЯ ВИДОВ

вышающих нормативные показатели, а в донных сообществах отмечены единичные особи крупных хирономид (р. *Chironomus*), олигохеты и моллюски.

Сбор и последующая обработка проб зообентоса проводились по стандартным методикам, после чего для каждого участка подсчитывались суммарные значения численности и биомассы обнаруженных там видов (табл. 1). Качество воды на участках оценивалось по системе индексов, отражающих различные стороны функционирования сообществ: доминирование и видовое богатство (индекс Шеннона); представленность различных групп организмов (индекс Вудивисса) и характерные отклонения обилия индикаторных таксонов (индексы Пареле и Балушкиной). Обобщенная оценка экологического состояния водотоков по гидробиологическим показателям выполнялась с использованием интегрального индекса ИИЭС (Зинченко и др., 2000).

**Таблица 1**

Оценка качества вод и экологического состояния сравниваемых участков рек  
по показателям макрозообентоса

| Участки рек | Число проб | $S$ | $J_b / J_a$ | $W$         | $TBI$ | ИИЭС    | Класс качества вод |
|-------------|------------|-----|-------------|-------------|-------|---------|--------------------|
| Байтуган    | 55         | 182 | 0.570/0.616 | 0.03±0.014  | 7–9   | 3.2–3.5 | II                 |
| Сок-1       | 50         | 173 | 0.636/0.638 | -0.002±0.01 | 6–9   | 3.2–3.5 | II–III             |
| Сок-2       | 21         | 97  | 0.259/0.773 | 0.24±0.038  | 4–5   | 2.1–2.3 | III–IV             |
| Сок-3       | 25         | 108 | 0.230/0.657 | 0.13±0.027  | 5–6   | 3.1–3.2 | III                |
| Камышла     | 4          | 35  | 0.385/0.396 | 0.011±0.02  | 5–6   | 3.0–3.2 | III                |
| Сосновка    | 4          | 35  | 0.523/0.651 | 0.07±0.039  | 5–6   | 3.0–3.1 | III                |
| Колокша     | 12         | 94  | 0.548/0.754 | 0.12±0.029  | 4–5   | 2.4–2.6 | III–IV             |
| Чапаевка    | 81         | 67  | 0.212/0.622 | 0.126±0.04  | 1–3   | 1.0–1.5 | V–VI               |

*Примечание.*  $S$  – число зарегистрированных видов;  $J_b$  и  $J_a$  – индексы выравненности Пилелу, рассчитанные по биомассе и численности соответственно;  $W$  – статистика Уорвика – Кларка;  $TBI$  – биотический индекс р. Трент; ИИЭС – интегральный индекс экологического состояния экосистемы.

Сравнение кумулятивных кривых численности и биомассы осуществлялось с использованием  $W$ -статистики, а также индексов пропорциональности  $SED$  и разности выравненностей  $D_e$ . Оценка стандартных ошибок и 95% доверительных интервалов проводилась bootstrap-методом. Для этого многократно (не менее 500 раз) случайным образом с возвращением формировались псевдовыборки из  $S$  видов, т.е. на каждой итерации некоторые виды могли отсутствовать, а другие – повторяться два или более раз. Для каждой случайной комбинации видов рассчитывалось значение тестируемого показателя и восстанавливалось неизвестное статистическое распределение значений  $H_b$ ,  $H_a$  и  $W$  для каждого анализируемого участка водотоков.

Роль отдельных видов в выраженности АВС-эффекта оценивалась в режиме полной кросс-проверки («скользящего контроля»). Для этого из списка  $S$  видов поочередно удалялась одна строчка и по оставшимся ( $S - 1$ ) видам оценивалось

значение  $W_{-1}$ . Разность  $\Delta = (W - W_{-1})$  с учетом знака показывала, в какой мере исключенный вид уменьшает или увеличивает «экологическое благополучие сообщества» по Уорвику.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты расчетов показывают (рисунок, см. табл. 1) статистически значимую взаимосвязь между экологическим состоянием водотока и разбросом кумулянт «численность – биомасса»: коэффициент ранговой корреляции Кендалла  $W$ -статистики с индексом Вудивисса  $\tau = -0.57$ , со значениями ИИЭС  $\tau = -0.55$  ( $p \cong 0.05$ ). Однако эта связь, если сравнить её с предположениями Р. Уорвика, имеет диаметрально противоположный характер.

Для сбалансированных донных речных сообществ в чистых водоемах выраженных видов-доминантов нет, кривые численности и биомассы близки друг к другу (см. рисунок, р. Байтуган и Сок-1), а  $W$ -статистика достоверно не отличается от нуля. При этом какая из этих кривых чуть выше или ниже другой – не имеет принципиального значения.

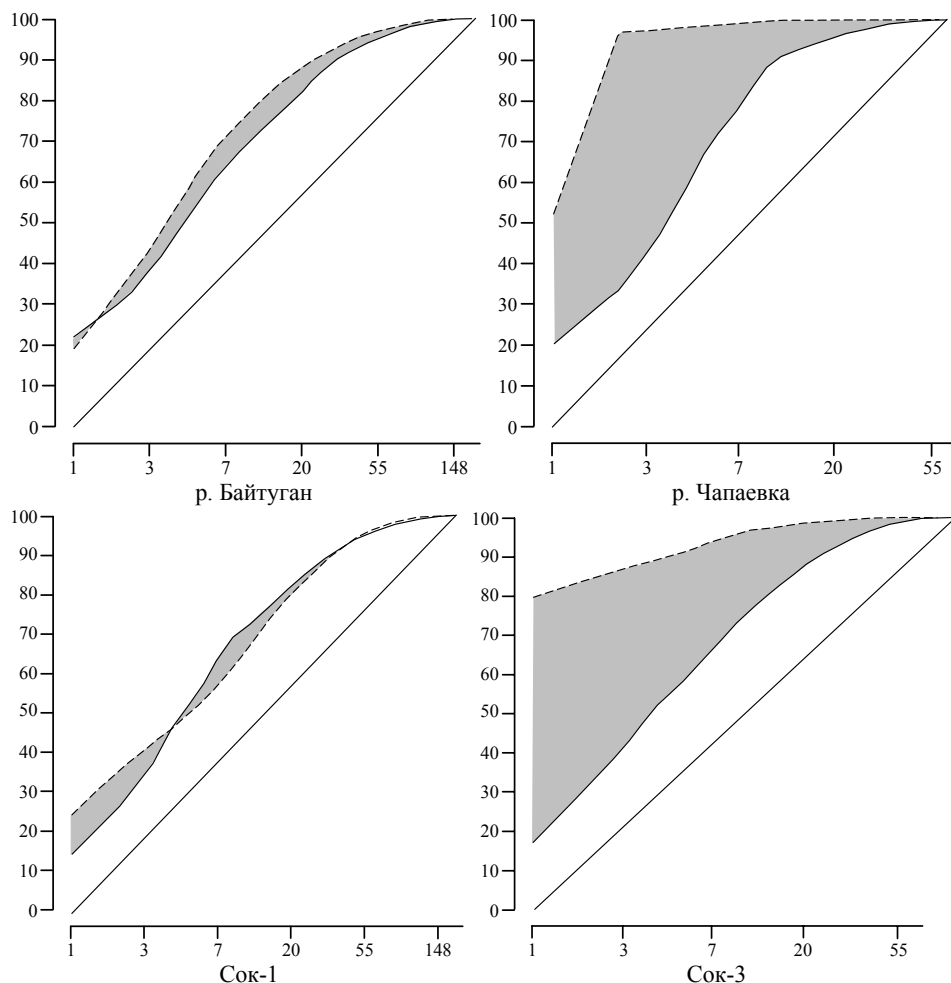
В результате эвтрофирования и токсификации водотоков в видовой структуре донных сообществ наблюдается концентрация доминирования, причем этот сдвиг прежде всего и в наибольшей мере затрагивает энергетическо-функциональную составляющую биотического баланса. Поэтому вероятность появления отчетливых доминантов характерна в первую очередь для биомассы и левый край соответствующей кривой начинает резко подниматься вверх (см. рисунок, р. Чапаевка и Сок-3), хотя это согласно представлениям Р. Уорвика является признаком экологического благополучия.

Для оценки структуры доминирующих комплексов рассмотрим подробно видовой состав, предполагаемую жизненную стратегию и вклад  $\Delta$  каждого вида в величину  $W$ -статистики для каждого типа сообществ (табл. 2). Для условно-чистых ритральных сообществ выравненность высока как по численности, так и по биомассе, уровень доминирования не превышает 25% и важнейшую роль в развитии биоценотических процессов играют не менее 15 – 20 видов. Для потамали рек и загрязненных участков выравненность численности также достаточно высока, однако характерно появление нескольких видов с аномально высокой биомассой. Например, на участке Сок-3 80% всей биомассы составляют крупные моллюски перловицы *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758), характерные для зоны смешения речных вод и Саратовского водохранилища.

Можно согласиться с Р. Уорвиком, что в целом наиболее обильными видами по численности являются  $r$ -стратеги, а по биомассе –  $K$ -стратеги. Правда это не всегда так, и имеются случаи, когда максимальную суммарную биомассу образуют небольшие многочисленные особи: например, на участке Сок-1 доминирующие по численности *Tanytarsus* sp. и *Paracladius conversus* (Walker, 1856) относятся к 3 – 4-му рангу и по биомассе. Однако контрпродуктивность АВС-метода применительно к речным сообществам заключается не только в ошибочном тестировании стрессовых ситуаций, но и прямолинейном детерминизме учёта роли жизненных

## АВС-МЕТОД И СПЕЦИФИКА ДОМИНИРОВАНИЯ ВИДОВ

стратегий, не всегда учитывающем реальные условия обитания видов в типологически различных лотических системах.



Кумулятивные кривые численности (сплошная линия) и биомассы (пунктир) (по оси абсцисс – ранги видов в логарифмической шкале, по оси ординат – накопленные относительные значения обилия, %)

На различных участках рек высокий ранг доминирования могут иметь разные группы видов в соответствии со стратегией, являющейся оптимальной в конкретных биотических и абиотических условиях. В молодых или чистых речных биотопах (вопреки гипотезе Уорвика) преобладают виды-специалисты (стенобионты) с *r*-стратегией репродукции и высокой способностью к размножению и расселению.

При этом они образуют гармоничный и сбалансированный ценоз с включением немногочисленных *K*-стратегов, адаптировавшихся к иным размерностям многомерной экологической ниши.

Таблица 2

Доминирующие по численности и биомассе виды макрозообентоса  
на участках с различным качеством вод

| Участок  | Вид                              | Средний<br>вес, мг | Численность |         | Биомасса |         | Вклад в<br>АВС ( $\Delta 10^3$ ) |
|----------|----------------------------------|--------------------|-------------|---------|----------|---------|----------------------------------|
|          |                                  |                    | Ранг        | Доля, % | Ранг     | Доля, % |                                  |
| Байтуган | <i>Eukiefferiella gr.gracei</i>  | 0.075              | 1           | 22.9    | 15       | 1.0     | -27.3                            |
|          | <i>Baetis gr. rhodani</i>        | 0.82               | 2           | 10.0    | 6        | 4.7     | -5.5                             |
|          | <i>Limnodrilus profundicola</i>  | 3.74               | 3           | 9.1     | 1        | 19.6    | 8.8                              |
|          | <i>Halesus</i> sp.               | 122                | 39          | 0.23    | 2        | 16.5    | 5.9                              |
|          | <i>Euglesa casertana</i>         | 15.7               | 14          | 1.2     | 3        | 10.7    | 9.3                              |
| Сок-1    | <i>Tanytarsus</i> sp.            | 0.34               | 1           | 14.6    | 4        | 4.0     | -13.3                            |
|          | <i>Paracladius conversus</i>     | 0.56               | 2           | 13.3    | 3        | 6.1     | -8.8                             |
|          | <i>Cricotopus bicinctus</i>      | 0.30               | 3           | 9.7     | 11       | 2.2     | -7.1                             |
|          | <i>Procladius olivacea</i>       | 3.14               | 4           | 9.6     | 1        | 24.7    | 28.9                             |
|          | <i>Herpobdella octoculata</i>    | 9.72               | 11          | 1.5     | 2        | 11.9    | 11.2                             |
| Сок-3    | <i>Chironomus nudiventris</i>    | 6.19               | 1           | 17.0    | 3        | 2.8     | -17.6                            |
|          | <i>Lipiniella araenicola</i>     | 3.35               | 2           | 16.4    | 5        | 1.51    | -16.2                            |
|          | <i>Cladotanytarsus mancus</i>    | 0.21               | 3           | 10.3    | 33       | 0.06    | -3.7                             |
|          | <i>Unio pictorum</i>             | 18167              | 46          | 0.16    | 1        | 79.5    | 87.0                             |
|          | <i>Colletopterum piscinale</i>   | 5600               | 77          | 0.03    | 2        | 5.1     | -3.3                             |
| Чапаевка | <i>Limnodrilus</i> sp.           | 0.37               | 1           | 20.2    | 9        | 0.16    | -9.1                             |
|          | <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>  | 1.08               | 2           | 13.0    | 7        | 0.3     | 3.4                              |
|          | <i>Limnodrilus clapparedaeus</i> | 1.39               | 3           | 12.5    | 5        | 0.38    | 3.9                              |
|          | <i>Colletopterum piscinale</i>   | 42333              | 43          | 0.05    | 1        | 52.1    | -10.4                            |
|          | <i>Dreissena polymorpha</i>      | 481                | 9           | 4.2     | 2        | 44.6    | -3.8                             |

Однако, вопреки этому факту, присутствие в чистых экосистемах массовых видов с *r*-стратегией формально уменьшает выравненность численности, а следовательно, снижает значения *W*-статистики Кларка – Уорвика и оценку «экологического состояния» водотока АВС-методом. Если, например, мысленно удалить из сообщества р. Байтуган личинок двукрылых подсемейства Orthocladiinae *Eukiefferiella* gr. *gracei*, то величина *W* увеличится с 0.03 до 0.057 ( $W_1 = W - \Delta = 0.03 + 0.027$ ). Иными словами, мы должны будем предположить, что наличие в сообществе этого реофильного вида-индикатора является признаком экологического неблагополучия, что не соответствует объективной реальности.

При эвтрофировании или токсическом загрязнении водотока доминирование постепенно переходит к более конкурентоспособным и лучше адаптированным видам-генералистам (эврибионтам), в том числе моллюскам, олигохетам или пеллофильным хирономидам, которые являются типичными *K*-стратегами. И тут мы опять сталкиваемся с неприятным парадоксом АВС-метода: появление животных с относительно большим индивидуальным весом, резко нарушающих полидоминантность сообщества по биомассе, «работает» на увеличение *W*-статистики и снижает оценку вероятности стрессовой ситуации. Если, например, исключить упомянутый выше доминант *U. pictorum*, имеющий высокое положительное зна-

чение  $\Delta$ , то значение  $W$  уменьшится с 0.13 до 0.043, т.е. с точки зрения АВС-метода участок Сок-3 превращается из относительно «экологически благополучного биоценоза» в неустойчивое сообщество.

Из этого правила возможны исключения. Например, общее заключение, которое можно сделать по величине  $W$ -статистики для чрезвычайно загрязненного участка р. Чапаевка, говорит о низкой вероятности экологического стресса и очевидном благополучии донного сообщества. Здесь доминируют два вида моллюсков *Colletopterum piscinale* (Nilsson, 1822) и *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (более 96% суммарной биомассы), но, исключив любой из них, можно еще более увеличить  $W$ , поскольку выравнивание по биомассе уменьшится.

Объяснение описанной специфики доминирования видов бентоса в лотических системах мы видим в проявлении механизмов речного континуума (Vannote et al., 1980), согласно которым структура сообществ в каждой точке водотока закономерно подчиняется общей цели – достичь совокупного минимума диссипации энергии. Например, на участках ритрали, где дно реки представлено каменистыми грунтами с небольшим количеством детрита, в условиях обеспеченности пищей, включающей преимущественно водорослевые обрастания, животные получают расширенные возможности для размножения, характерные для  $r$ -стратегов. Напротив, в потамали развитие получают крупные беспозвоночные-фильтраторы, что обеспечивает им высокий КПД аккумуляции накопленной детритной энергии. Важная роль пелофильных моллюсков и хирономид состоит в активной утилизации органического вещества (ОВ), в значительной концентрации распределенного в придонном слое. Это подтверждается биоэнергетическими расчетами: так, интенсивность средней ассимиляции ОВ с 1 м<sup>2</sup> дна на участке Сок-3 в 13 раз выше, чем на участке Сок-1.

Следует отметить, что АВС-метод математически очень неустойчив и зависит как от качества проведения гидробиологической съемки, так и от детальности представления таксономического списка. При любой попытке объединить в группу несколько функционально близких видов изменяется характер доминирования и получаются мало предсказуемые результаты. Это свидетельствует о том, что оценка экологического благополучия лотических систем с использованием АВС-метода основана на формальных манипуляциях с кумулятивными кривыми без учета реальных механизмов формирования донных сообществ и роли таксонов-биоиндикаторов.

Наряду с  $W$ -статистикой оценка выраженности феномена Уорвика проводилась также с использованием индексов пропорциональности  $SED$  и разности выравнинностей  $D_e$ , которые дали идентичную упорядоченность анализируемых водотоков. Все три метрики являются взаимно эквивалентными: коэффициент корреляции между  $W$  и  $SED$  равен 0.9, а между  $W$  и  $D_e$  – 0.948 ( $p < 0.001$ ).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Массовое увлечение экологов изобретательством все новых и новых индексов, характерное для второй половины XX в., постепенно сменилось пониманием того, что всю сложность взаимосвязей между процессами внутри экосистемы

нельзя представить «одним числом». Число публикаций об «открытии» новых индексов к настоящему времени значительно уменьшилось, уступив место современным многомерным методам обработки данных. Тем не менее, исследования количественных соотношений и феноменов видовой структуры сообществ, особенно если они основаны на репрезентативных данных мониторинга и тщательной статистической проверке, продолжают оставаться весьма актуальными и вызывают постоянный интерес исследователей.

Полученные нами негативные результаты использования АВС-метода в некоторой мере проясняют ситуацию, определяемую специалистами следующим образом: «Небольшой и противоречивый опыт использования этого метода не позволяет пока однозначно решить вопрос об условиях его применимости к пресноводному зообентосу» (Баканов, 2000). Одновременно в статье приводятся данные о характере доминирования видов макрозообентоса в малых и средних реках Нижнего Поволжья с различным уровнем антропогенной нагрузки.

На основе методов ресэмплинга была разработана методология оценки статистической ошибки и доверительных интервалов индексов типа энтропии Шеннона, основанных на обилии видов. Приведена схема оценки вклада  $\Delta_i$  отдельных таксономических групп в общую величину этих индексов.

Авторы благодарят Rodrigo Aluizio, ученого-гидробиолога Университета Параны в Куритибе, Бразилия, за ценные консультации и доработку модуля **forams** для статистической среды R, с помощью которого были выполнены расчеты.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-96610) и в рамках программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (раздел «Динамика биоразнообразия и механизмы обеспечения устойчивости биосистем»).*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверинцев В. Г., Жуков Е. И. АВС-метод оценки функционального состояния донных биоценозов // Теоретические подходы к изучению экосистем морей Арктики и Субарктики / КолНЦ АН СССР. Апатиты, 1992. С. 84 – 90.

Баканов А. И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов (обзор) // Биол. внутренних вод. 2000. № 1. С. 68 – 82.

Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии : сб. науч. тр., посвящ. памяти А. И. Баканова. Тольятти : Изд-во Самар. науч. центра РАН, 2005. С. 37 – 67.

Биоиндикация экологического состояния равнинных рек / отв. ред. О. В. Бухарин, Г. С. Розенберг. М. : Наука, 2007. 404 с.

Выхристюк Л. А., Зинченко Т. Д. Комплексная оценка экологического статуса р. Сок и ее притоков // Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна. Тольятти : Кассандра, 2011. С. 37 – 43.

Денисенко С. Г., Барбаишова М. А., Скворцов В. В., Беляков В. П., Курашов Е. А. Результаты оценки экологического благополучия сообществ зообентоса по индексу «разности выравненностей» ( $D_E$ ) // Биол. внутренних вод. 2013. № 1. С. 46 – 55.

Зинченко Т. Д., Выхристюк Л. А., Шитиков В. К. Методологический подход к оценке экологического состояния речных систем по гидрохимическим и гидробиологическим показателям // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2000. Т. 2, № 4. С. 233 – 243.

## АВС-МЕТОД И СПЕЦИФИКА ДОМИНИРОВАНИЯ ВИДОВ

*Кравцова Л. С., Карабанов Е. Б., Камалтынов Р. М., Механикова И. В., Ситникова Т. Я., Рожкова Н. А., Слугина З. В., Ижболдина Л. А., Вейнберг И. В., Акинишина Т. В., Кривоногов С. К., Щербаков Д. Ю.* Макрозообентос субаквальных ландшафтов мелководной зоны Южного Байкала. 2. Структура сообществ макробеспозвоночных животных // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 5. С. 547 – 557.

*Лабай В. С., Роготнев М. Г., Шнилько Т. С.* Вертикальное распределение и сезонная динамика макрозообентоса на полигоне озера Тунайча (Южный Сахалин) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. 2004. Вып. 7. С. 111 – 121.

Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна. Тольятти : Касандра, 2011. 322 с.

*Реймерс Н. Ф., Яблоков А. В.* Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. М. : Наука, 1982. 145 с.

*Benassi G., Battisti C., Luiselli L.* Applying Abundance/Biomass comparisons in breeding bird assemblages of a set of remnant wetlands in Central Italy // J. of Mediterranean Ecology. 2009. Vol. 10. P. 13 – 18.

*Clarke K. R.* Comparisons of dominance curves // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1990. Vol. 138. P. 143 – 157.

*McManus J. W., Pauly D.* Measuring ecological stress : variations on a theme by R. M. Warwick // Mar. Biol. 1990. Vol. 108, № 2. P. 305 – 308.

*Meire P. M., Dereu J.* Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities // J. Appl. Ecol. 1990. Vol. 27, № 1. P. 210 – 223.

*Rousseau R., van Hecke P., Nijssen D., Bogaert J.* The relationship between diversity profiles, evenness and species richness based on partial ordering // Environmental and Ecological Statistics. 1999. Vol. 6, № 2. P. 211 – 223.

*Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R., Cushing C. E.* The river continuum concept // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. 1980. Vol. 37. P. 130 – 137.

*Warwick R. M.* A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // Mar. Biol. 1986. Vol. 92, № 4. P. 557 – 562.

*Warwick R. M., Clarke K. R.* Relearning the ABC: taxonomic changes and abundance/biomass relationships in disturbed benthic communities // Mar. Biol. 1994. Vol. 118, № 4. P. 739 – 744.

*Yemane D., Field J., Leslie R.* Exploring the effects of fishing on fish assemblages using Abundance Biomass Comparison (ABC) curves // J. of Marine Science. 2005. Vol. 62. P. 374 – 379.