

Структура и динамика сообщества

*Вадим Михайлович Хайтов
к.б.н.
кафедра Зоологии
беспозвоночных
polydora@rambler.ru*

Рабочее определение

Сообщество - совокупность популяционных группировок разных видов, сосуществующих в одном местообитании.

Синтаксономия

- В разных участках можно наблюдать одни и те же сочетания видов.
- Эти сочетания воспроизводятся во временных рядах.
- На разных материках сообщества в чем-то сходны.
- Многообразие закономерно.
- Возможен синтаксономический анализ.

Синтаксономическая система

Ранги систематики фитоценозов

Ассоциация – основная единица классификации растительности
- объединяет фитоценозы, сходные между собой по физиономичности,
ярусности, видовому составу, по количественному соотношению видов и
по сходным условиям местообитания.

Ельник брусничный -- *Piceetum vacciniosum*

Picea abies - *Vaccinium vitis-idaea* - *Pleurozium schreberi*

Две части: «родовая» — от названия доминанта верхнего яруса с приставкой
«-etum»

«видовая», от названия доминанта нижнего яруса с приставкой «-osum» или
«-etosum».

Кодекс эколого-флористической номенклатуры

Опубликован в 1976 г.

Основные ранги синтаксономической классификации:

класс (-etea)

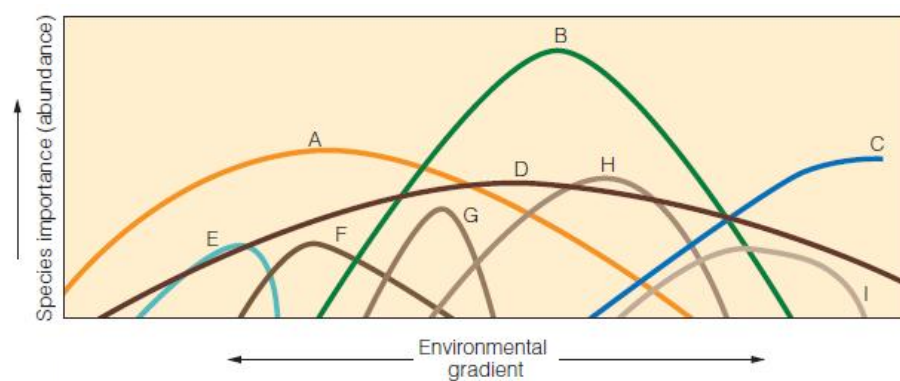
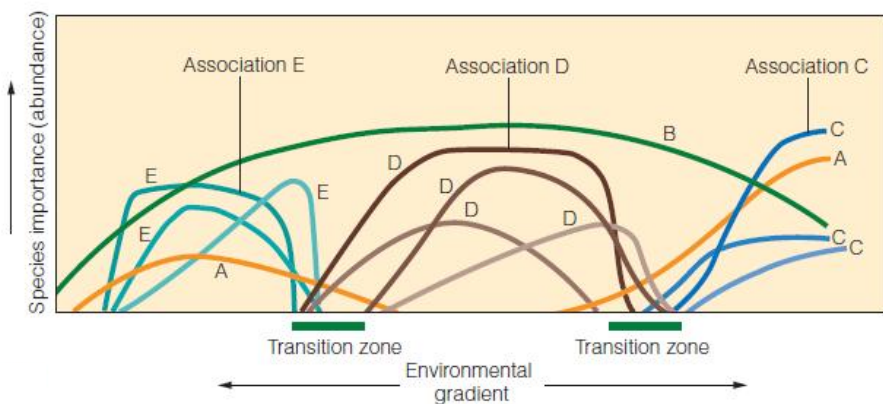
порядок (-etalia)

союз (-ion),

ассоциация (-etum)

При выделении синтаксона указывают фамилию его автора и год утверждения.

«Организмизм» VS «Континуализм»



Сообщество - система взаимосвязанных организмов, прошедших длительную коэволюцию. «Суперорганизм». Сообщества - реальные единицы существования жизни. Взаимоотношения между организмами первичны.

Существуют реальные синтаксономические единицы - «ассоциации».

Сообщество - совокупность популяций отдельных видов, которые относительно независимо распределены вдоль градиентов факторов. Сообщества формальные группировки. Взаимоотношения вторичны.

Синтаксономия условна.

Пространственная выраженность сообществ

- «Организмизм» - относительно дискретные границы между сообществами
- «Континуализм» - непрерывный биоценотический покров, границы размыты

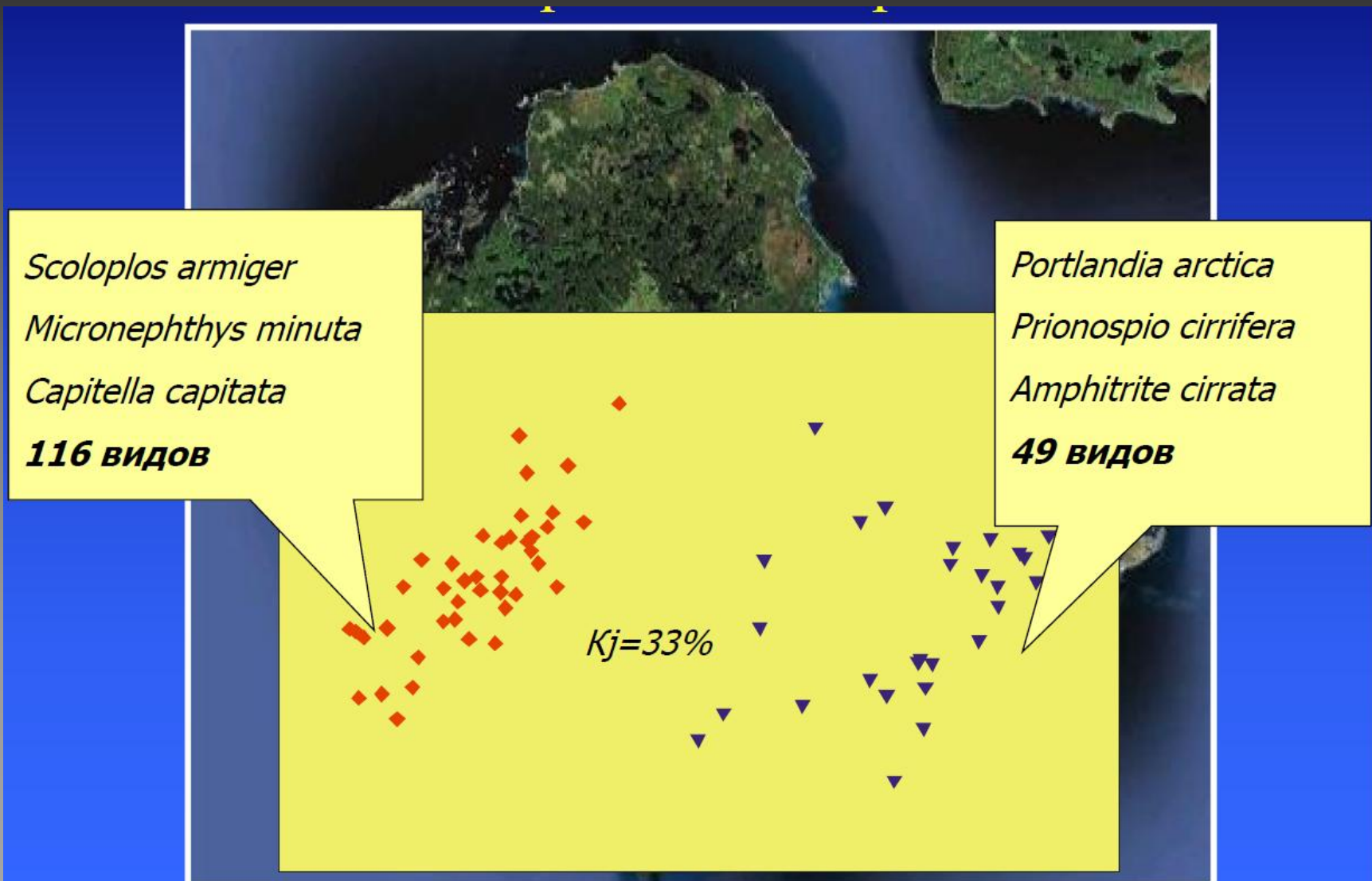
Взгляд практика...

- Популяция - обычно рассматривается, как «одномерный» объект, характеризующийся обилием популяционной группировки.
- Проблем с идентификацией объекта исследования в демэкологии нет.
- Все понимают, что такое популяционные группировки (пусть даже и разных разновидностей).
- Можно анализировать структуру и динамику популяционных группировок, их связь с параметрами среды.
- Можно строить модели, описывающие поведение популяций.

Взгляд практика...

- Сообщество - это n -мерный объект, представленный в гиперпространстве обилий видов.
- Этот объект можно визуализировать средствами многомерной статистики.
- Можно изучать поведение и организацию этого объекта, используя математический аппарат.
- Можно анализировать взаимосвязи видов, входящих в состав этого сообщества, на основе наблюдений и экспериментов.
- Можно анализировать связь свойств этого объекта с параметрами среды.
- Можно анализировать роль тех или иных связей в изменении свойств n -мерного объекта.

Пример визуализации сообществ в осях многомерного шкалирования



Структура сообщества

Что нас интересует, когда мы изучаем структуру сообщества?

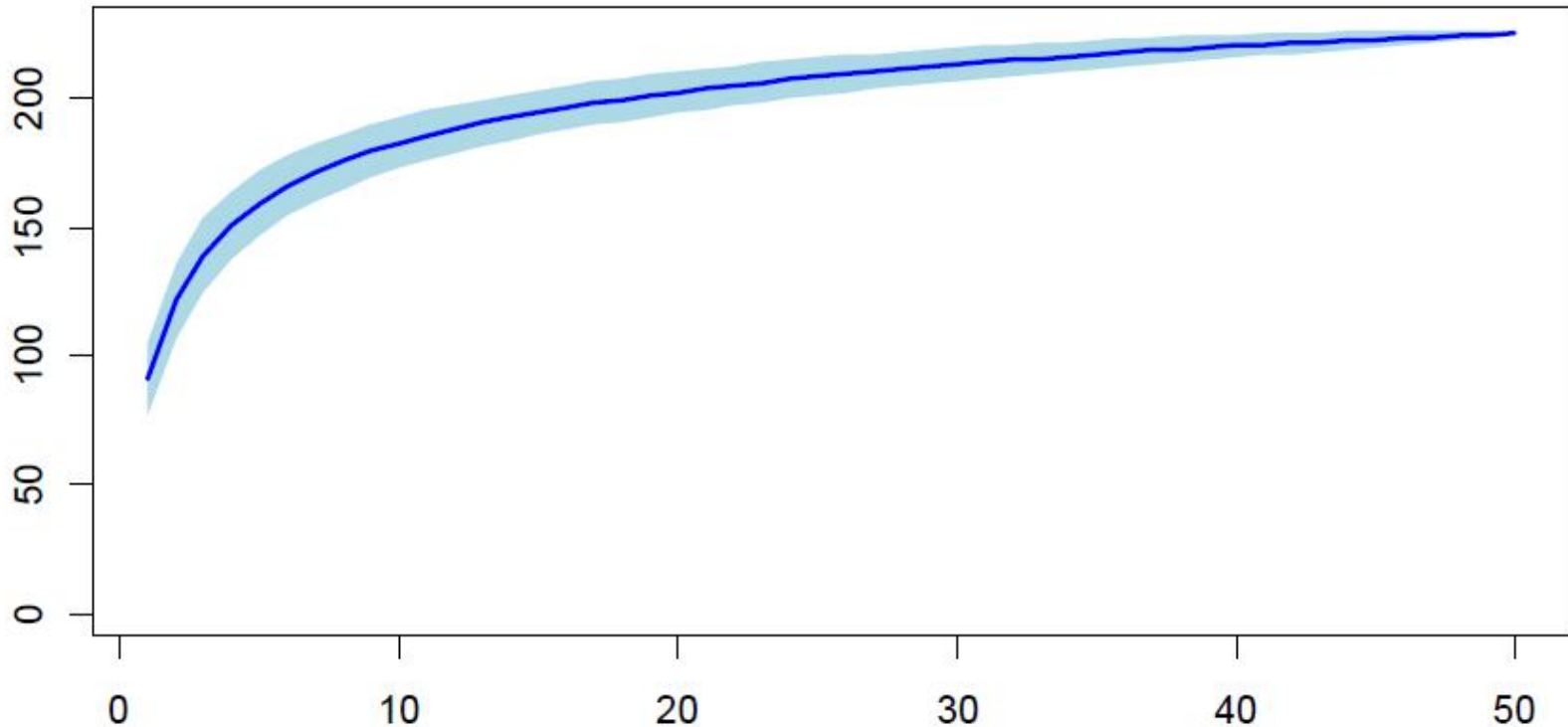
- Сколько видов входит в состав сообщества?
- В каком соотношении находятся показатели обилия видов в сообществе?
- Каковы, наиболее важные взаимоотношения между элементами сообщества, как они определяют облик сообщества?
- Какова пространственная структура сообщества?

Видовое богатство

Сколько видов представлено в данном сообществе.

Количество отмеченных видов

График накопленного числа видов



Количество описанных участков в сообществе

Разные аспекты разнообразия

- Разнообразие внутри местообитания (*alpha-diversity*)
- Разнообразие сообществ (*beta-diversity*)

➤ Alpha Diversity

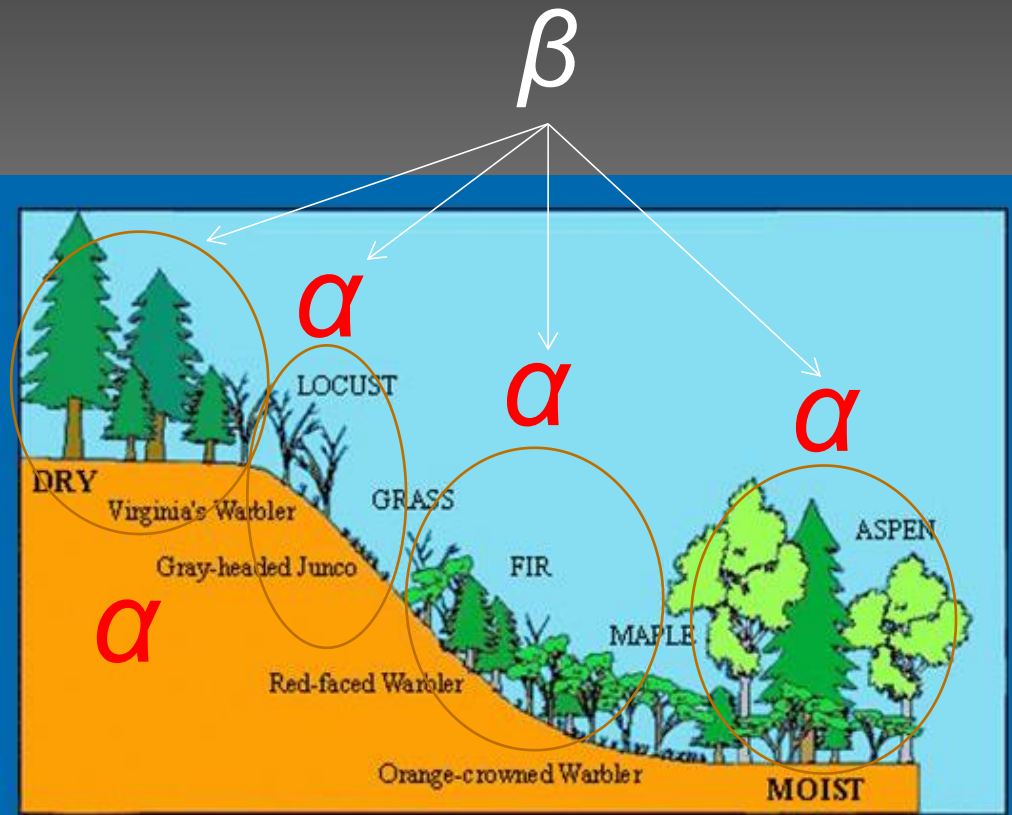
- w/in habitat

➤ Beta Diversity

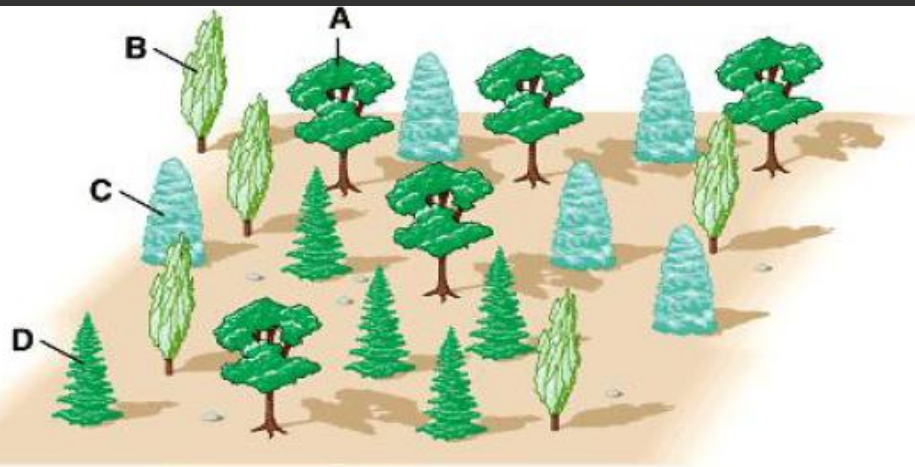
- b/w habitat

➤ Gamma Diversity

- Total diversity



Видовое разнообразие сообщества (alpha-diversity)



Community 1

A: 25% B: 25% C: 25% D: 25%

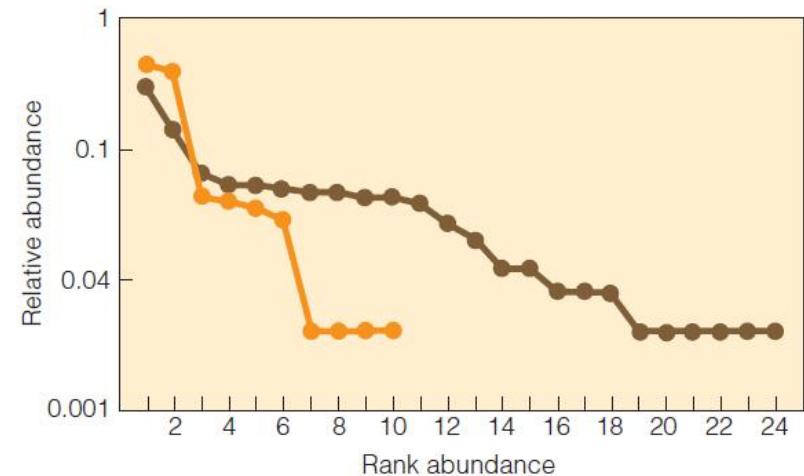


Community 2

A: 80% B: 5% C: 5% D: 10%

Какое из сообществ более разнообразно?

Кривые относительных обилий:
1. Оцениваем относительное обилие видов
2. Ранжируем виды в порядке убывания обилия.



Индекс разнообразия Симпсона

$$D = \left(\frac{N_i}{N_{total}} \right)^2$$

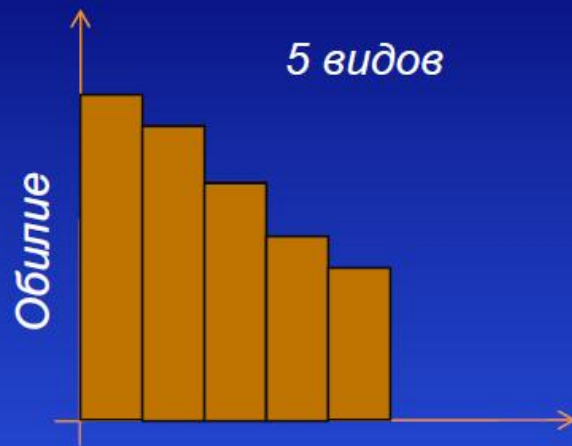
Суть: Какова вероятность того, что два случайно выбранных организма относятся к одному виду.

Индекс Шеннона

$$H = - \sum \frac{N_i}{N_{total}} \cdot \log_2 \left(\frac{N_i}{N_{total}} \right)$$

- *Изначально введен Клодом Шенноном в теории информации, как мера энтропии сообщения*
- *Размерность - «биты»*

Что показывают индексы разнообразия?



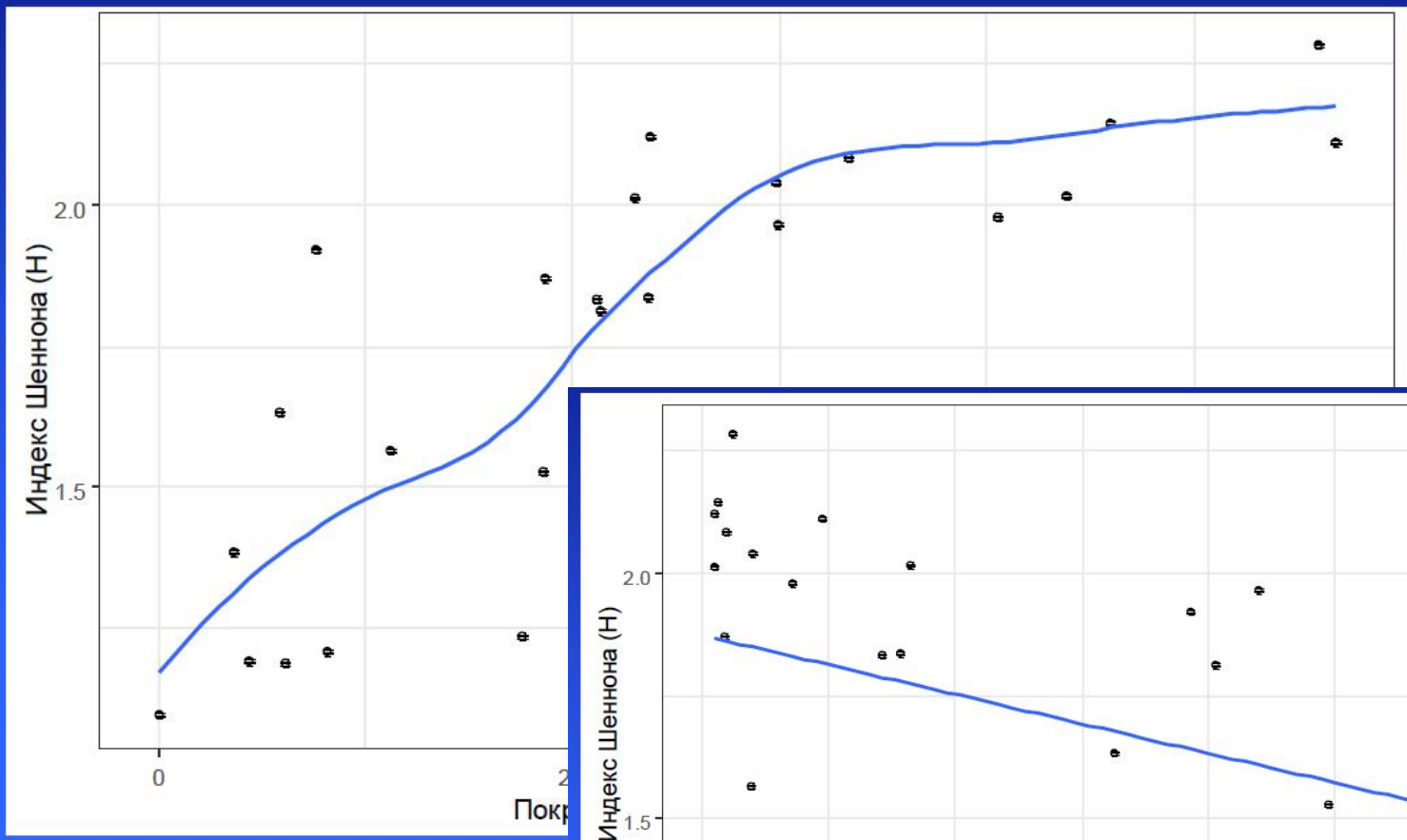
Более разнообразное сообщество

H уменьшается



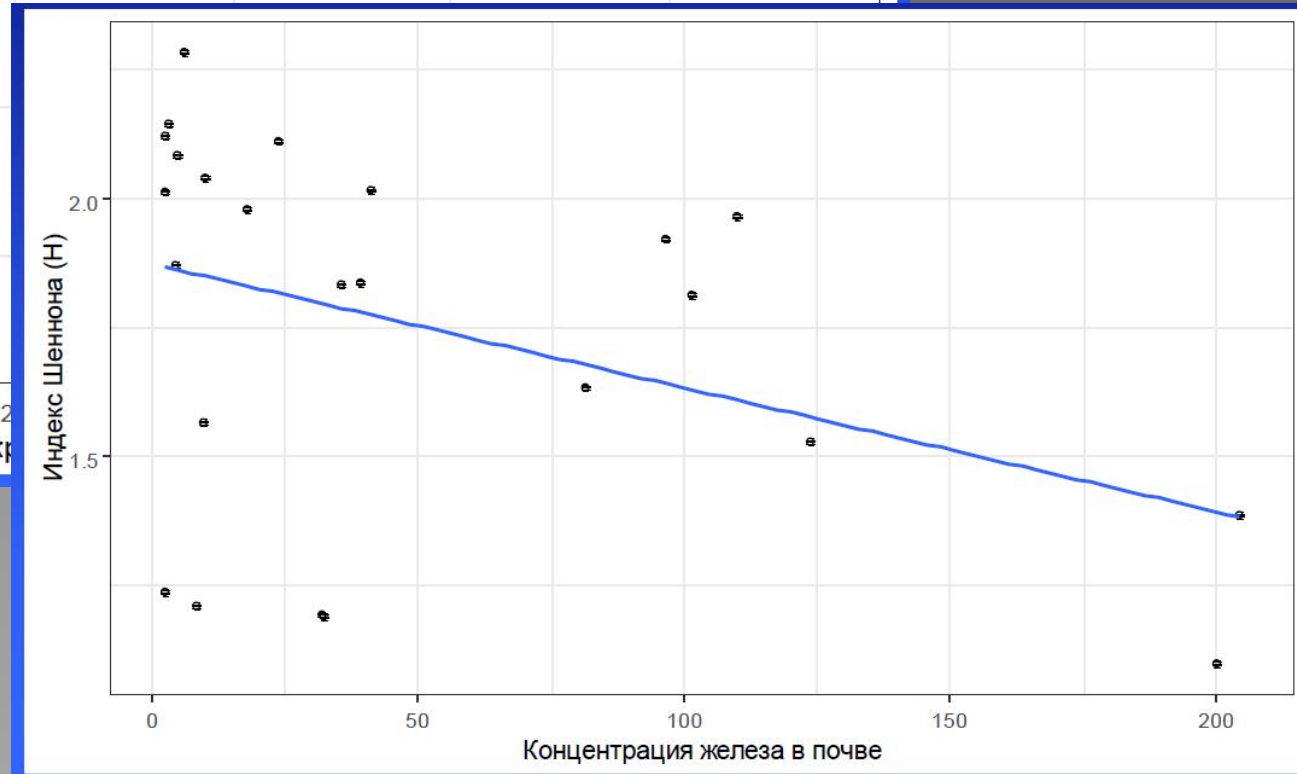
Менее разнообразное сообщество

Видовое разнообразие очень чувткий показатель



*Сосновые
леса
Фенноскандии*

*Изменение значений
важных факторов
приводит к изменениям
в разнообразии*



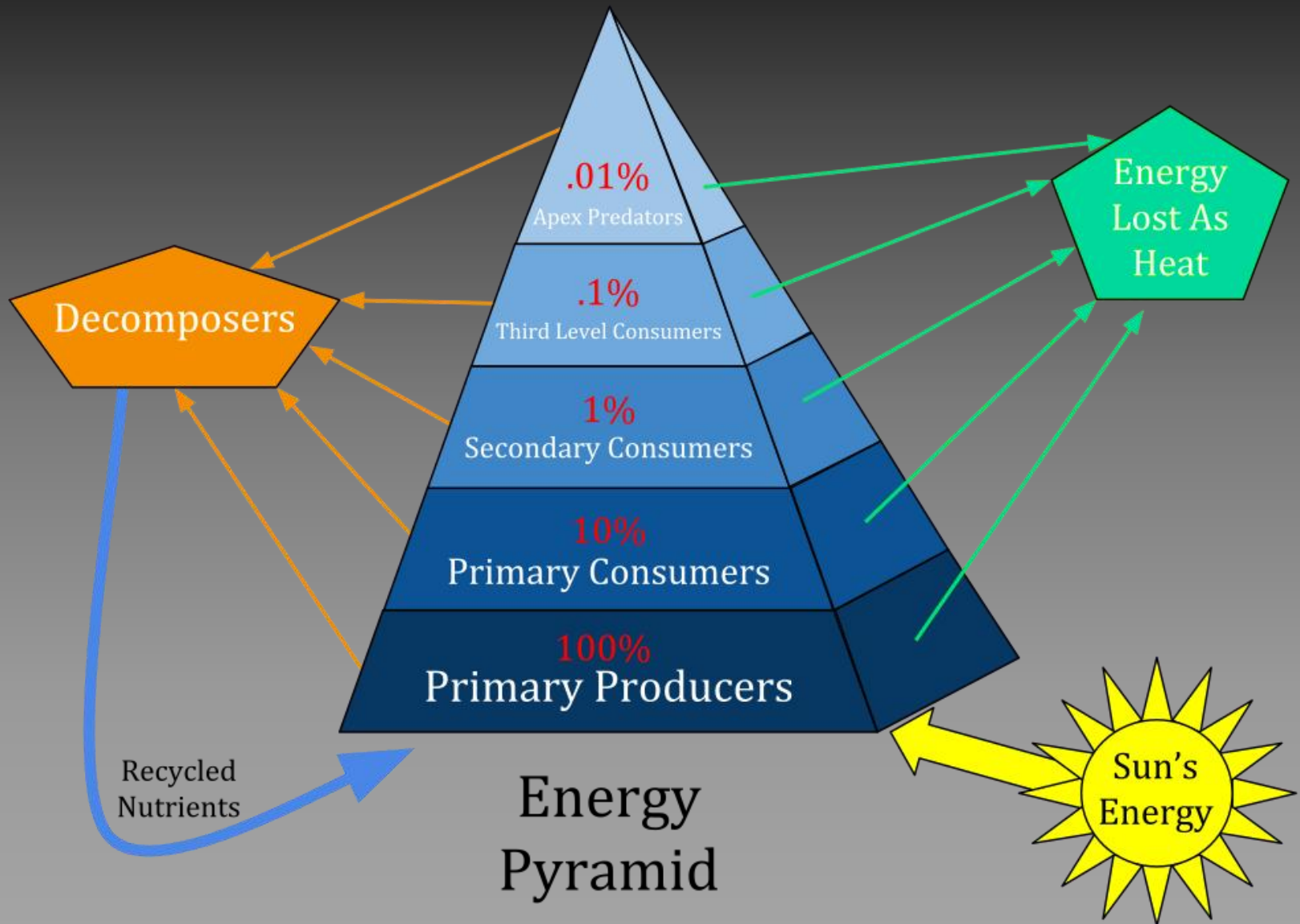
Что определяет структуру
сообщества?

Факторы, регулирующие структуру сообщества

- Параметры биотопа (система абиотически факторов)
- Трофические связи между видами сообщества
- Создание биогенной среды
- Конкурентные отношения между видами
- Прочие отношения

Роль трофических связей в структурировании сообществ

Экологические пирамиды



Правило десяти процентов

THE TROPHIC-DYNAMIC ASPECT OF ECOLOGY

RAYMOND L. LINDEMAN

Osborn Zoological Laboratory, Yale University

Recent progress in the study of aquatic food-cycle relationships invites a re-appraisal of certain ecological tenets. Quantitative productivity data provide a basis for enunciating certain trophic principles, which, when applied to a series of successional stages, shed new light on the dynamics of ecological succession.

"COMMUNITY" CONCEPTS

A chronological review of the major viewpoints guiding synecological thought indicates the following stages: (1) the static species-distributional viewpoint; (2) the dynamic species-distributional viewpoint, with emphasis on successional phenomena; and (3) the trophic-dynamic viewpoint. From either species-distributional viewpoint, a lake, for example, might be considered by a botanist as containing several distinct plant aggre-

community. A more "bio-ecological" species-distributional approach would recognize both the plants and animals as co-constituents of restricted "biotic" communities, such as "plankton communities," "benthic communities," etc., in which members of the living community "co-act" with each other and "react" with the non-living environment (Clements and Shelford, '39; Carpenter, '39, '40; T. Park, '41). Coactions and reactions are considered by bio-ecologists to be the dynamic effectors of succession.

The trophic-dynamic viewpoint, as adopted in this paper, emphasizes the relationship of trophic or "energy-availing" relationships within the community-unit to the process of succession. From this viewpoint, which is closely allied to Vernadsky's "biogeochemical" approach (cf. Hutchinson and Wollack, '40) and to the "oekologische Sicht" of Friederichs ('30) a lake is considered as a primary

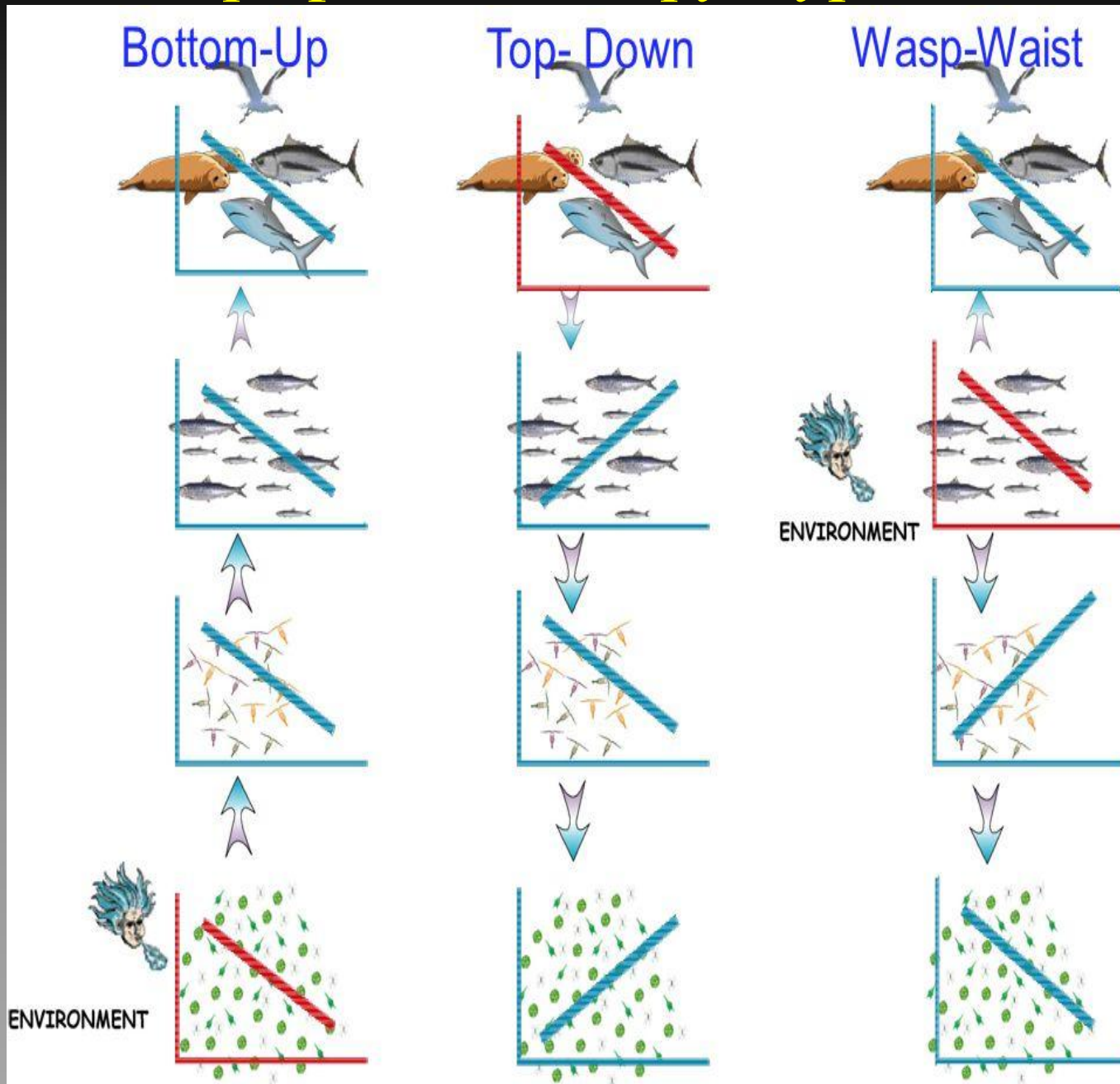


Раймонд Линдеман
(1915-1942)

При переходе с одного трофического уровня экологической пирамиды на другой в среднем сохраняется около 10 % энергии, поступающей на предыдущий уровень.

Остальная энергия (около 90%) расходуется на процессы жизнедеятельности и переходит в тепловую энергию, которая рассеивается в окружающее пространство.

Регуляция трофической структуры сообщества



*All animals are equal, but
some animals are more
equal than others.*

George Orwell

Особенные виды сообщества

Термины, используемые для обозначения «особенных» видов в сообществах

- Доминанты
- Эдификаторы
- Foundation species
- Ecosystem engineers
- Keystone species

Очень тонкие отличия

- *Доминанты* - организмы имеющие самые высокие показатели обилия в сообществе.
- *Эдификаторы* - организмы, которые создают внутриценоотическую среду, параметры которой отличается от параметров среды вне сообщества.
- *Foundation species* - влиятельные организмы, которые оказывают положительное влияние на виды, сосуществующие с ними.
- *Ecosystem engineers* - организмы, которые изменяют поддерживают и/или создают среду обитания (главным образом, за счет создания живых или неживых структур).
- *Keystone species* - виды, которые оказывают влияние на окружающую среду непропорционально своему обилию.

Визуализация изменений сообществ под влиянием эдификатора

Присутствие мощного эдификатора (мидий) существенно изменяет структуру сообщества илисто-песчаного пляжа.

Сер. 3 2007 Вып. 4

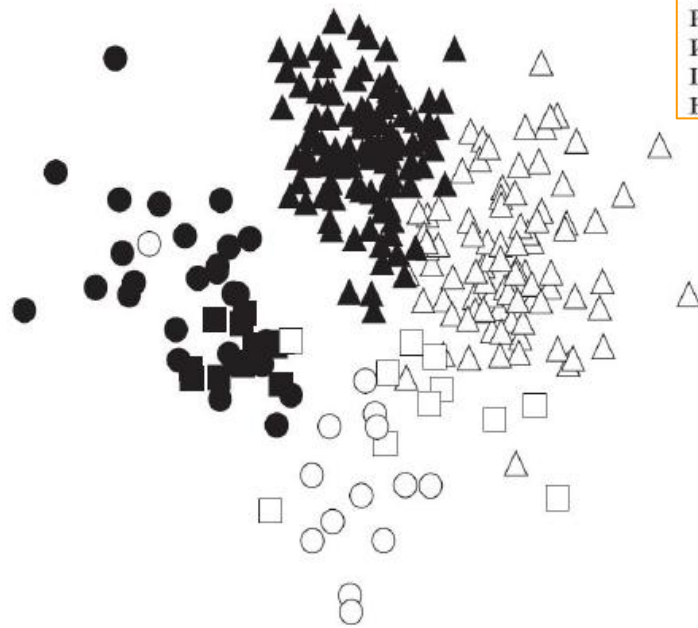
ВЕСТНИК САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

ЗООЛОГИЯ

УДК: 574.587:591.524(26)

В. М. Хайтов, А. В. Артемьева, А. Е. Горных, О. Г. Жижина, Е. Л. Яковис

**РОЛЬ МИДИЕВЫХ ДРУЗ В СТРУКТУРИРОВАНИИ СООБЩЕСТВ
ИЛИСТО-ПЕСЧАНЫХ ПЛЯЖЕЙ.
I. СОСТАВ СООБЩЕСТВА, СВЯЗАННОГО С ДРУЗАМИ,
НА БЕЛОМОРСКОЙ ЛИТОРАЛИ**



△ грунт (Долгая губа)	□ грунт (Круглая губа)	○ грунт (Фукусовая губа)
▲ друзы (Долгая губа)	■ друзы (Круглая губа)	● друзы (Фукусовая губа)



Эдификаторы и ассектаторы



Среду, создаваемую эдификаторами, заселяют виды-ассектаторы

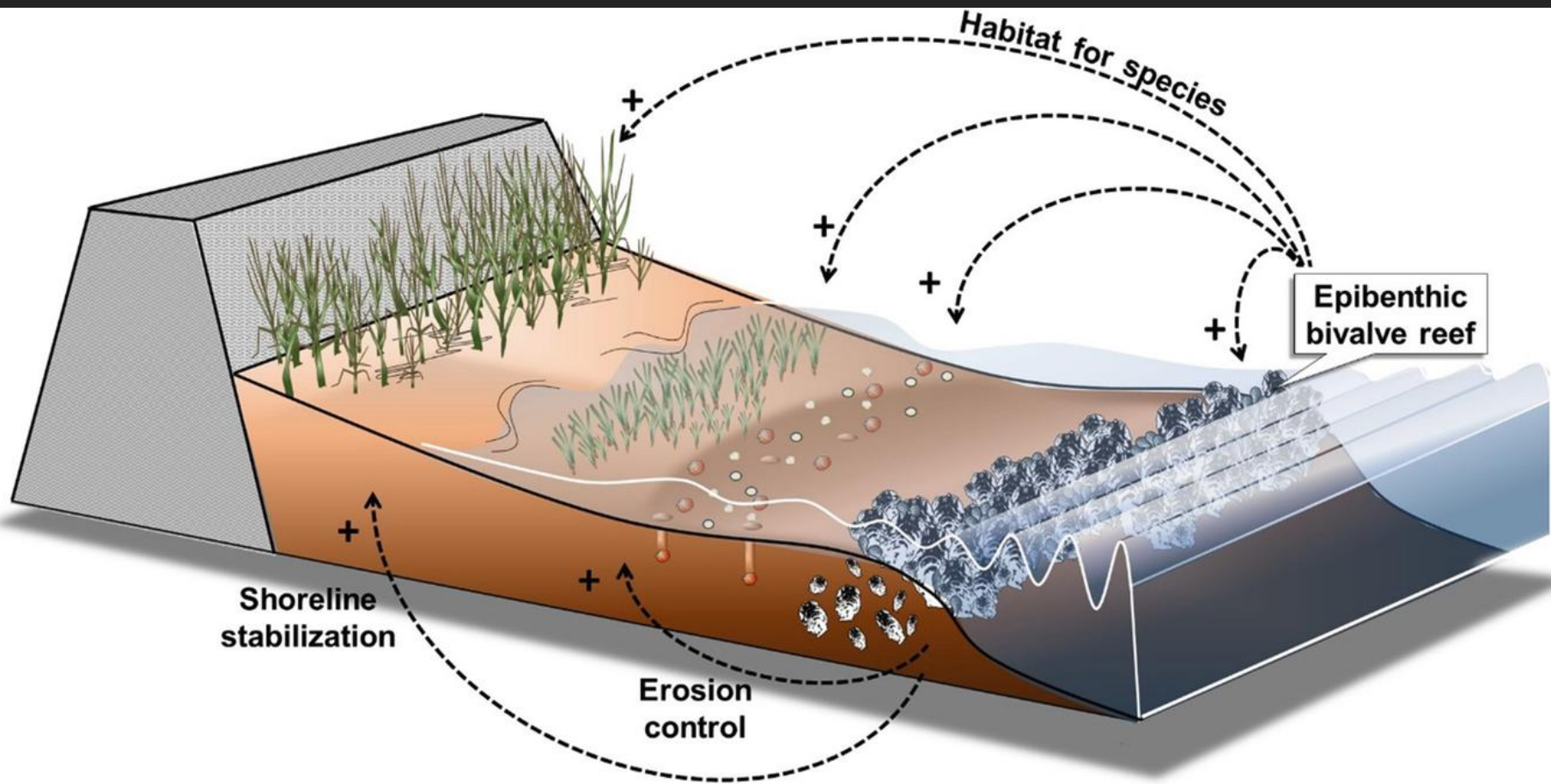
Ecosystem engineers



Виды-экосистемные инженеры создают конструкции, которые изменяют характер биотопа, увеличивая в нем структурную сложность (structure complexity). В более сложной среде складывается более разнообразное сообщество.

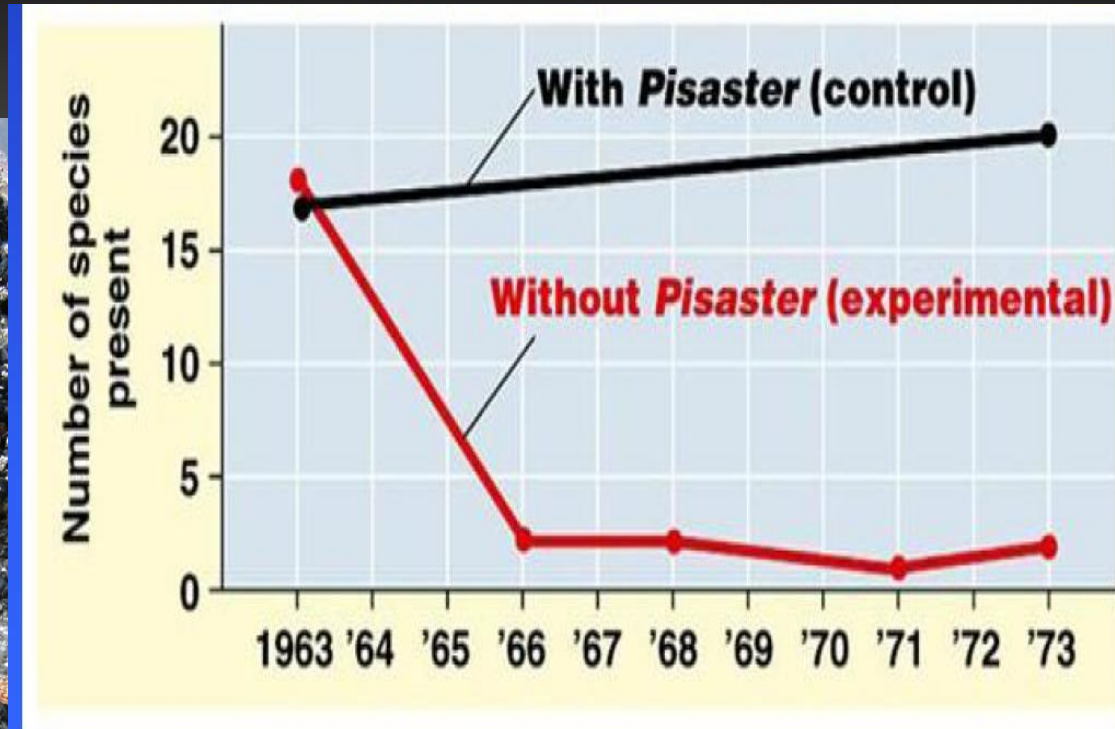


Facilitation: синойкия в среде экосистемных инженеров



Присутствие видов-экосистемных инженеров приводит к каскаду эффектов: моллюски создают барьер на пути волн -> это способствует стабилизации осадка -> растения, поселяющиеся в стабильном грунте, стабилизируют береговую линию. Каждый из видов-инженеров создает среду благоприятную для многих других видов.

Ключевые виды (Keystone species)



Морские звезды, выедая мидий, освобождают участки скал для поселения большего количества видов, использующих твердый субстрат и конкурирующих с мидиями. Хищник снижает пресс конкурентных отношений, что приводит к росту разнообразия.

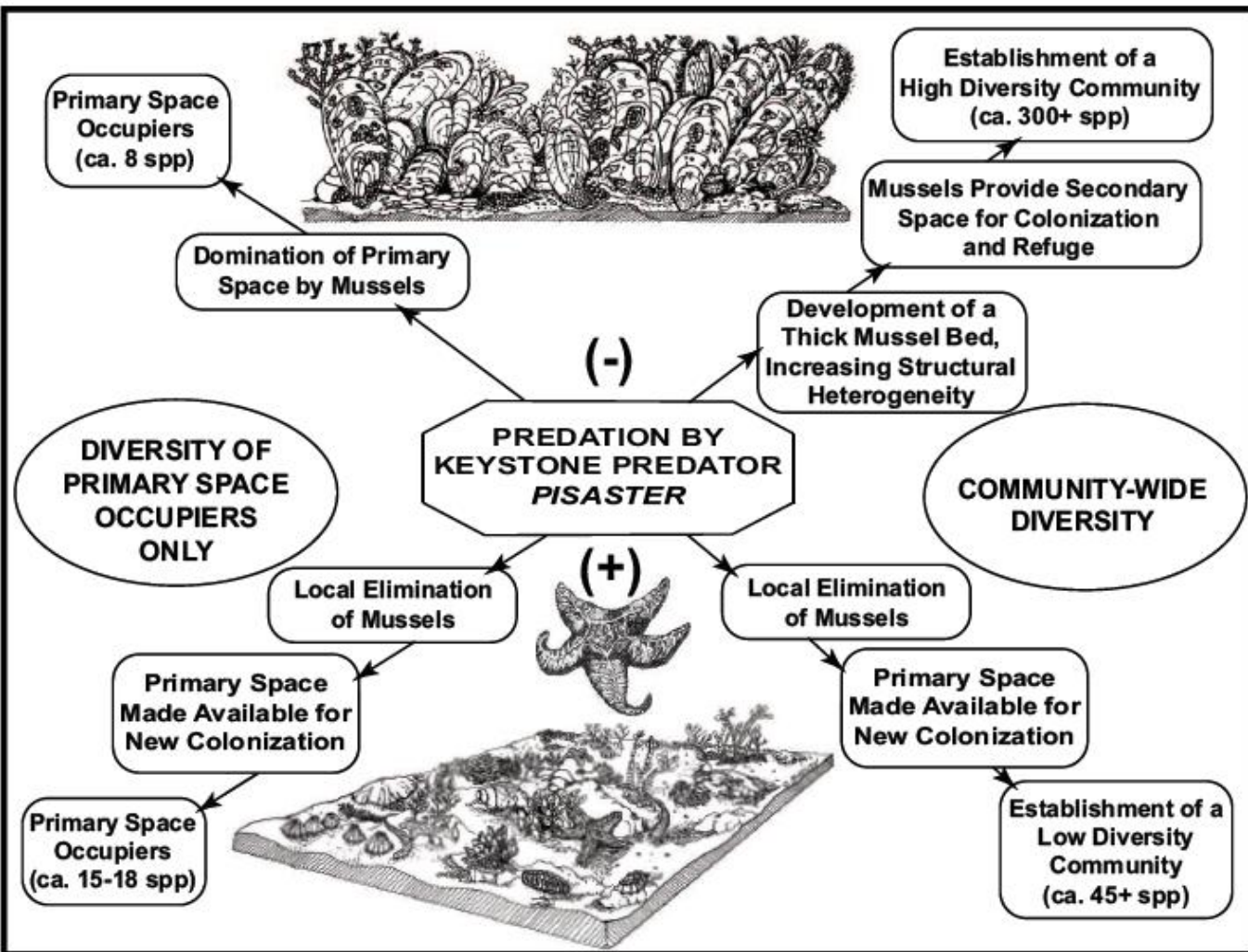
Все несколько сложнее

VOL. 188, NO. 4 THE AMERICAN NATURALIST OCTOBER 2016

HISTORICAL COMMENT

Revisiting Paine's 1966 Sea Star Removal Experiment, the Most-Cited Empirical Article in the *American Naturalist*

Kevin D. Lafferty^{1,2,*} and Thomas H. Suchanek^{1,3}



Хищник, выедая вид-эдификатор приводит к снижению разнообразия сообщества в целом, так как эдификатор создает среду для сосуществующих видов.

Пасущиеся копытные не дают сформироваться более разнообразным и сложным сообществам

Саванна в ноябре



Саванна в марте

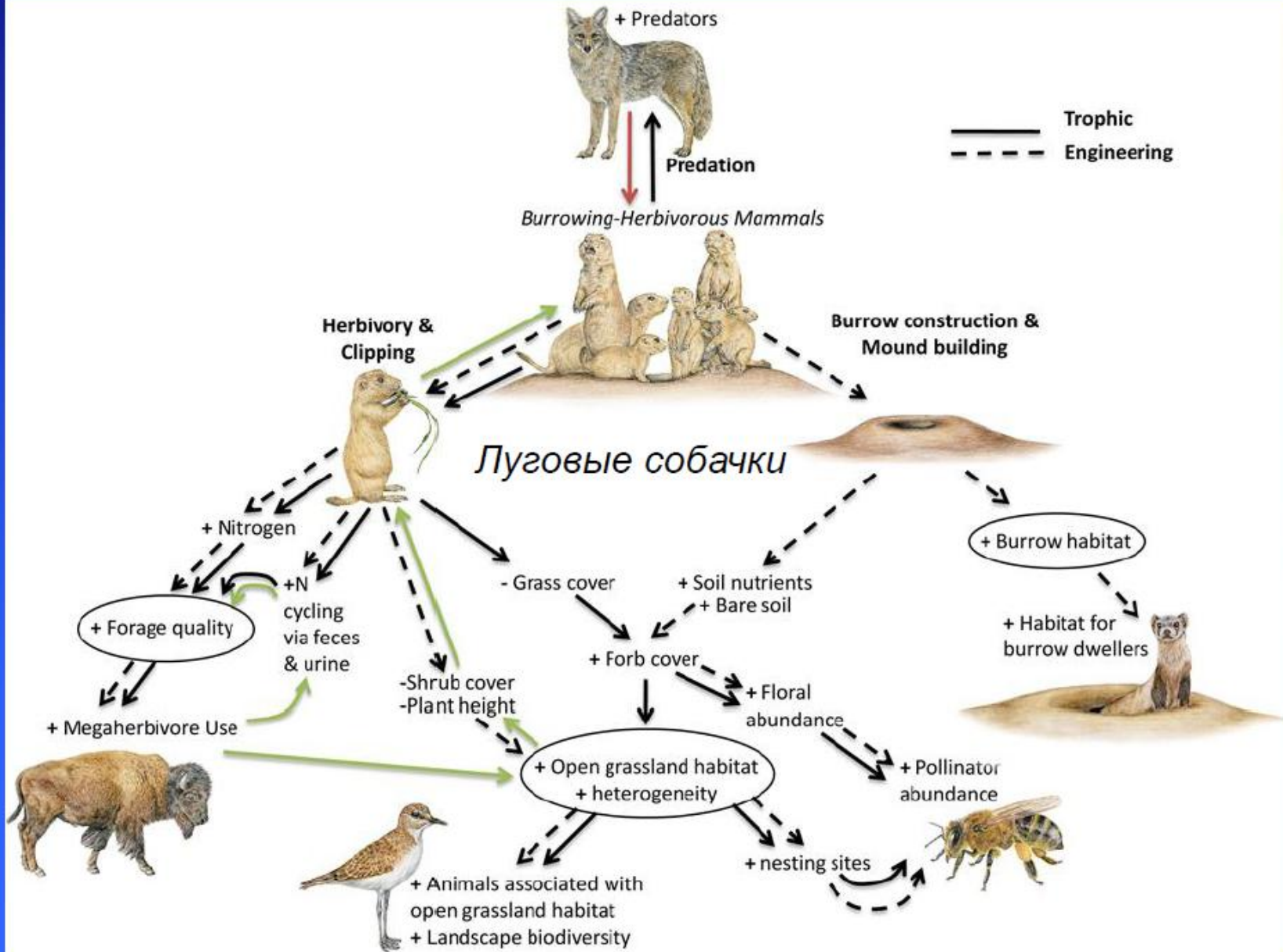


Ключевые виды (Keystone species)

Хищник (калан) сдерживает рост численности другого потребителя (морские ежи), что приводит к росту разнообразия сообщества.



Who is who?



Экологические ниши и структура сообщества

Роль конкуренции в формировании структуры сообщества

Бывают богатые и бедные сообщества



Десятки видов



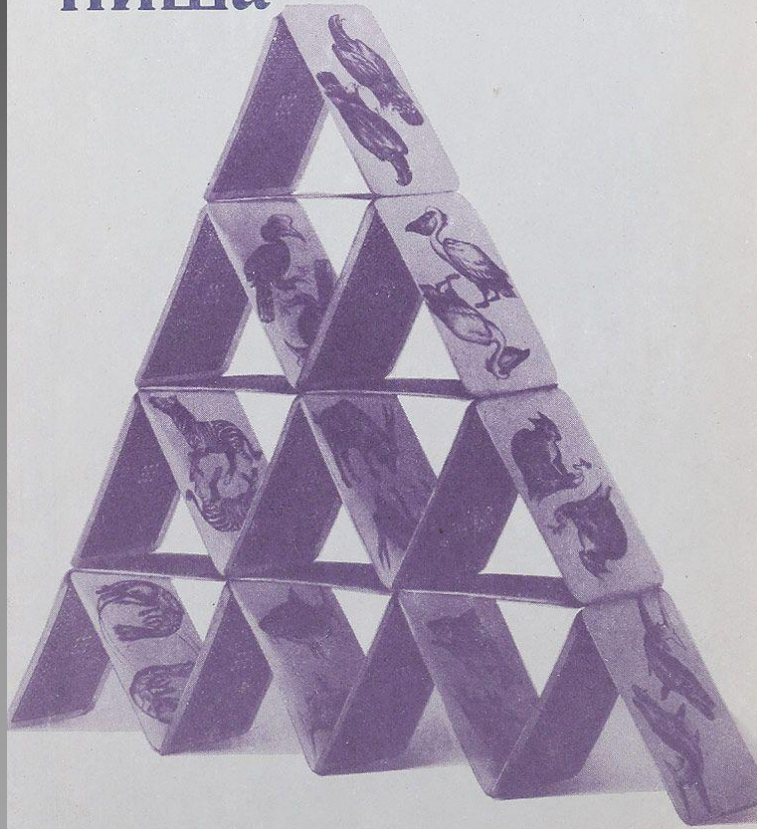
Сотни видов

Почему?

Хорошая книга

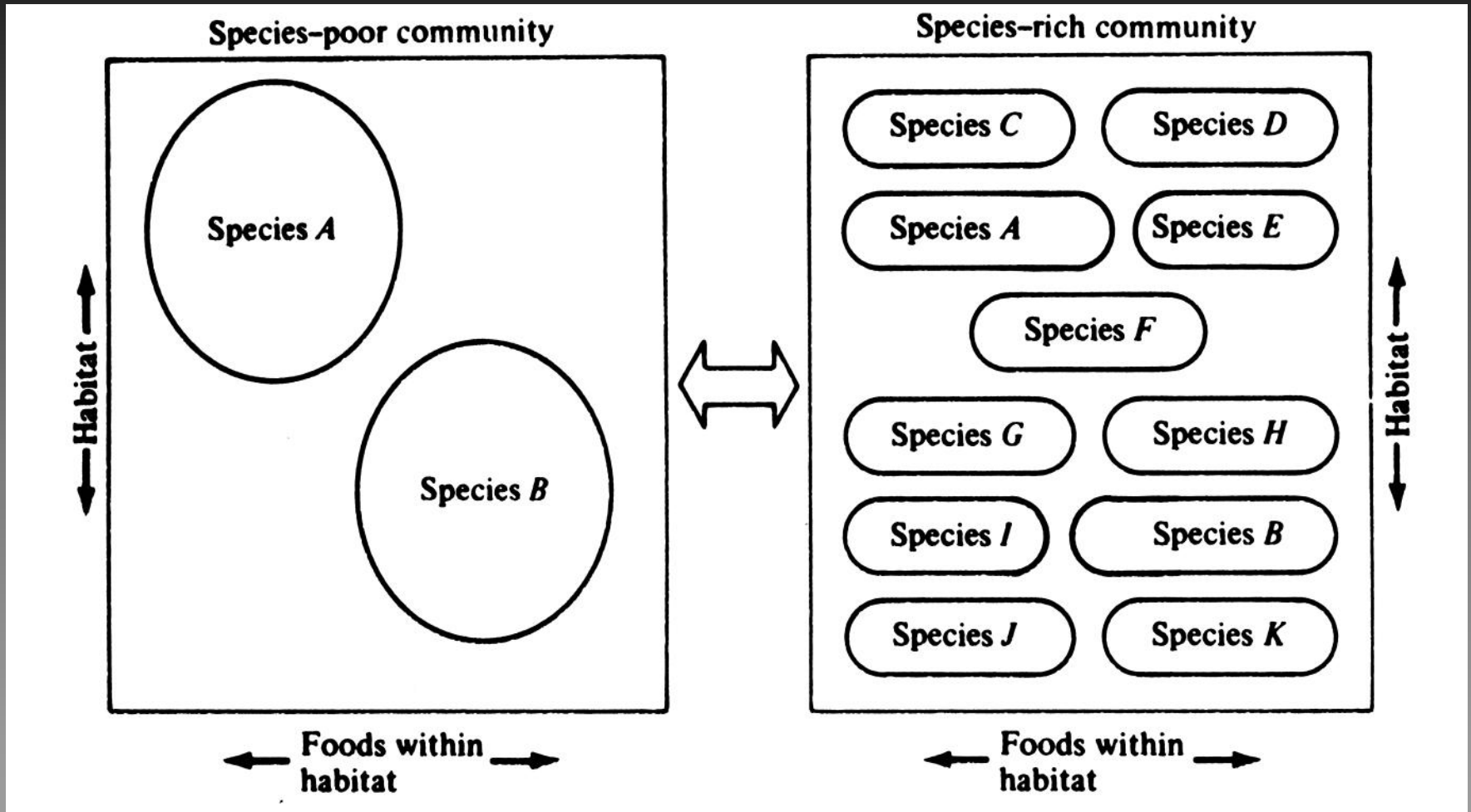
П. Джиллер

Структура сообществ и экологическая ниша



Есть в сети...

Гипотеза упаковки ниш

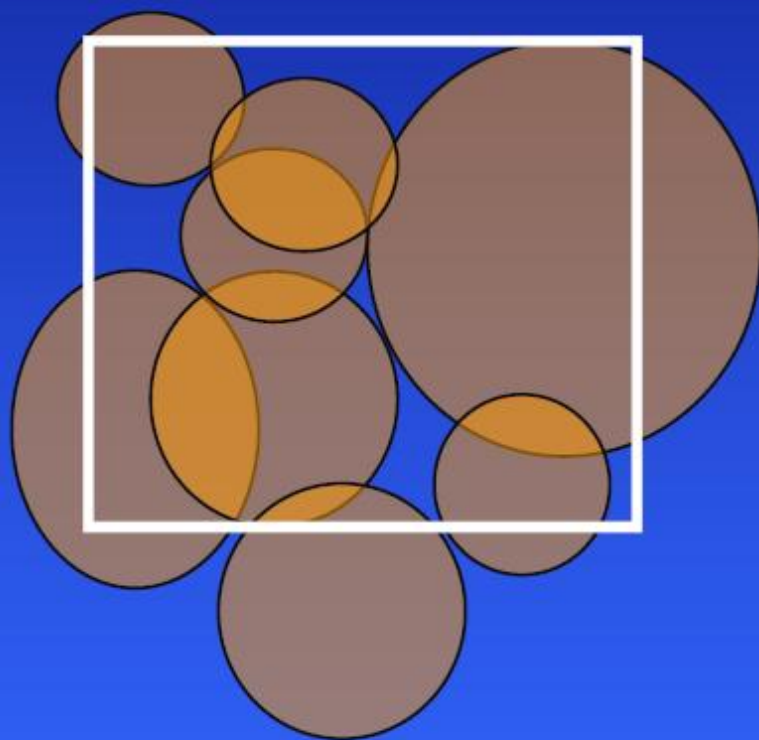


*Экологические ниши «упакованы» в пространство лицензии.
Чем шире экологические ниши, тем меньше видов можно «упаковать» в рамках лицензии.*

Почему разнообразие изменяется при нарушениях?

Ненарушенное сообщество

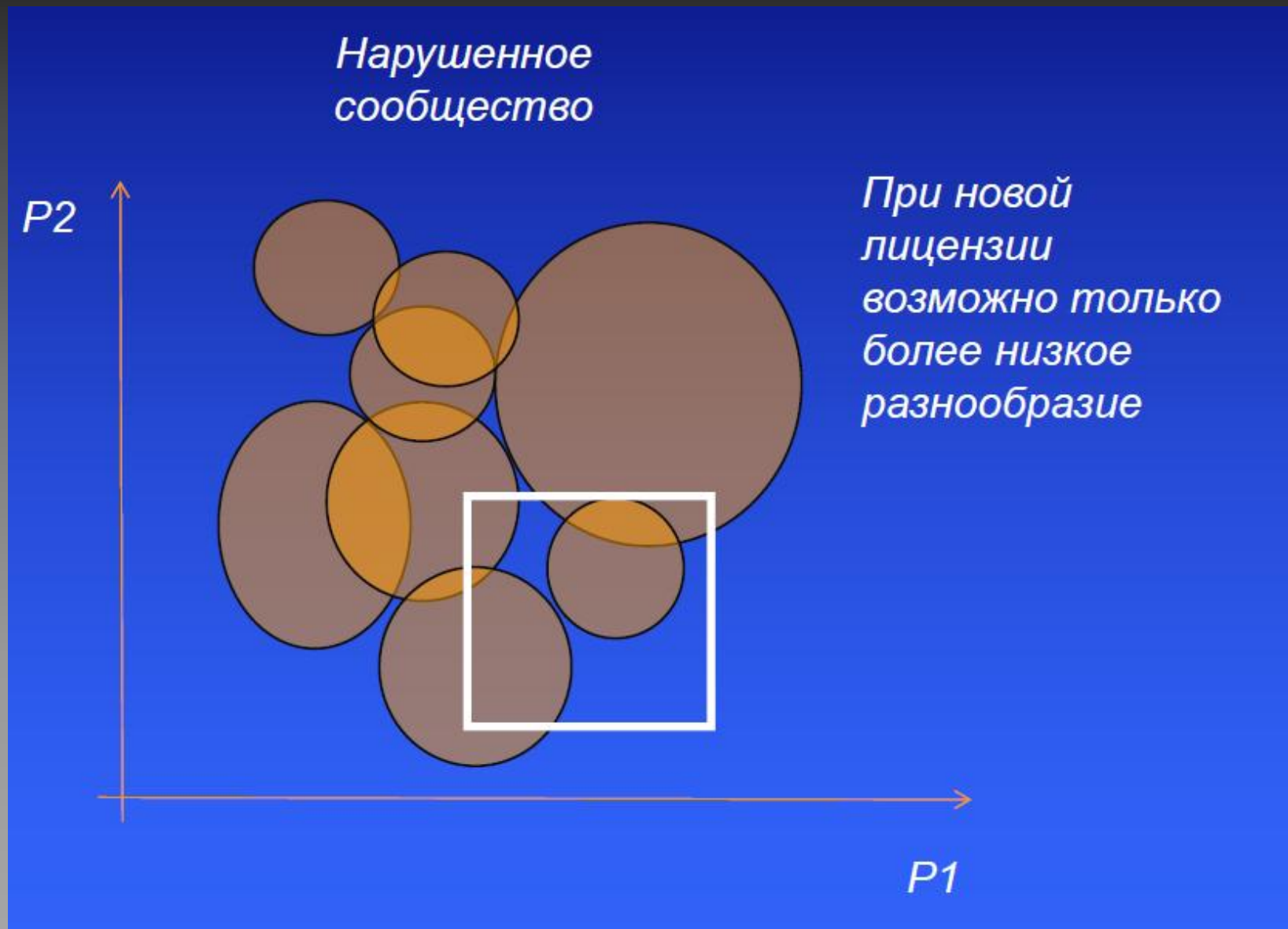
$P2$



Высокое разнообразие в рамках лицензии

$P1$

Почему разнообразие изменяется при нарушениях?



Динамика сообществ

Уровни динамики

Суточная циклическая динамика



Уровни динамики

Сезонная циклическая динамика



Уровни динамики

*Изменения в биоценозах в масштабах
эволюционного процесса*



Уровни динамики

*Долговременная направленная
динамика
(сукцессия)*

Сукцессия

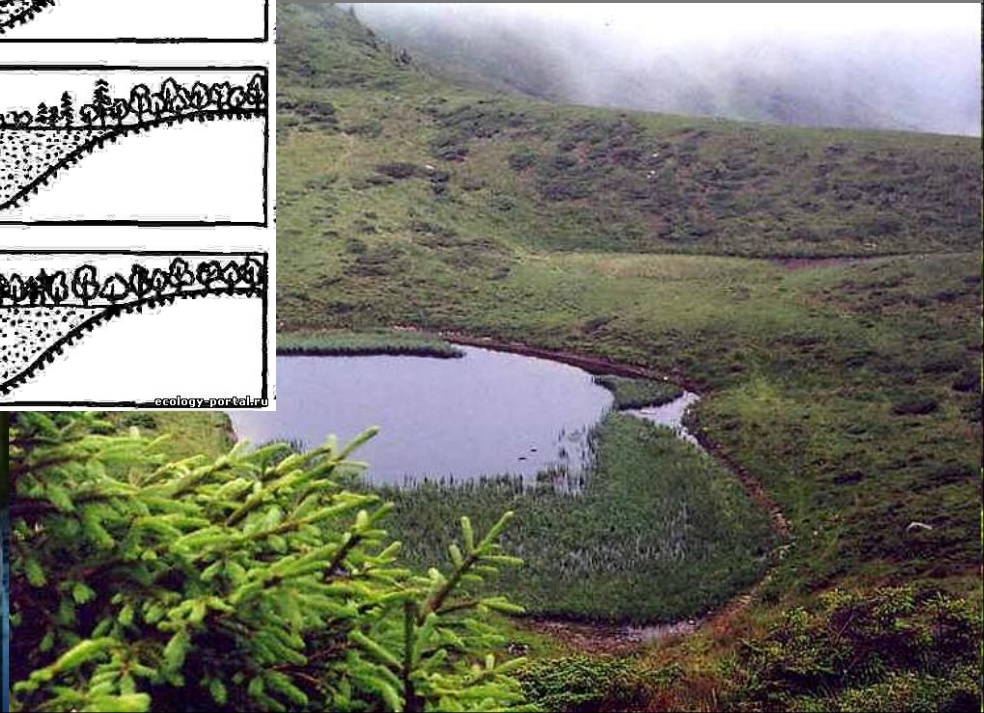
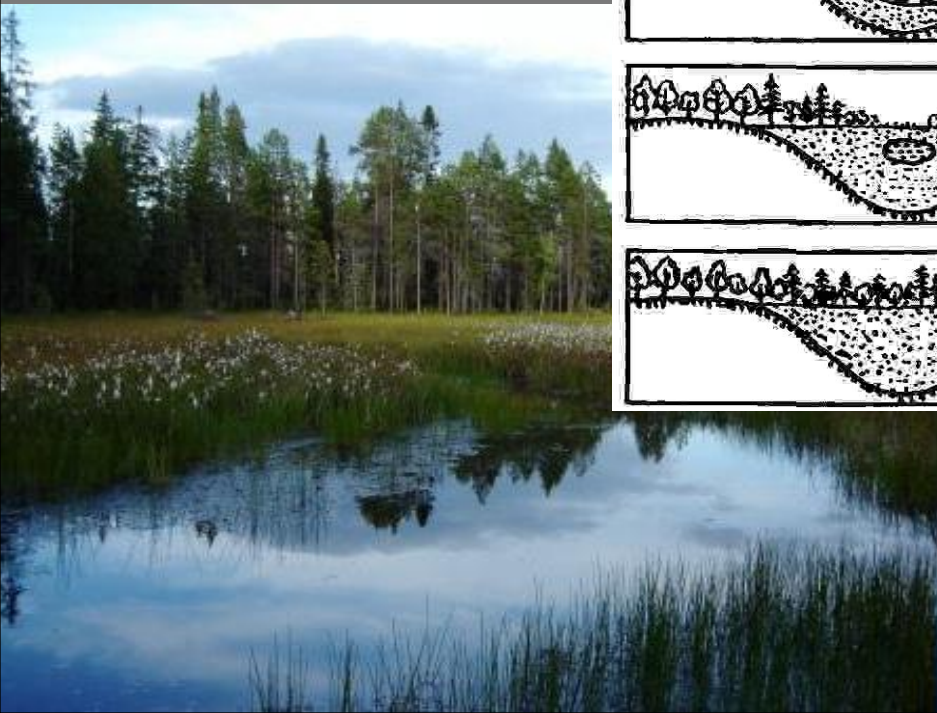
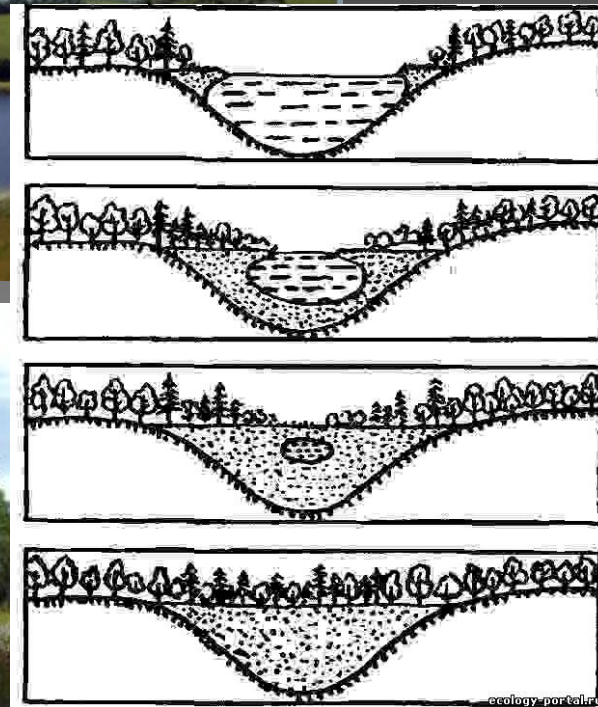
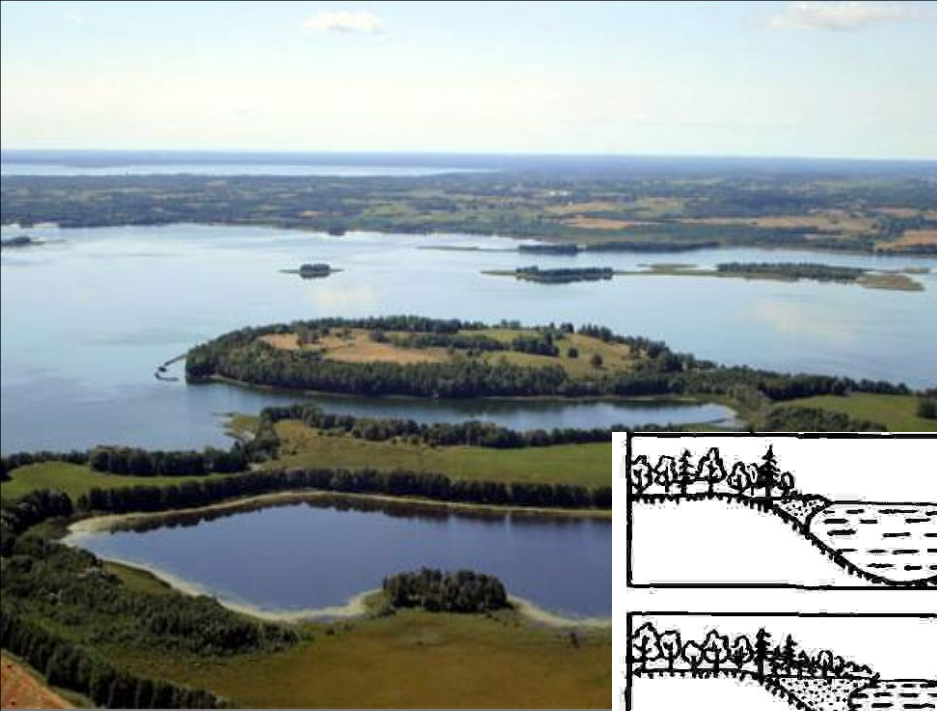
- Сукцессия — последовательная закономерная смена одного сообщества другим на некотором участке среды во времени.

Примеры сукцессионных изменений

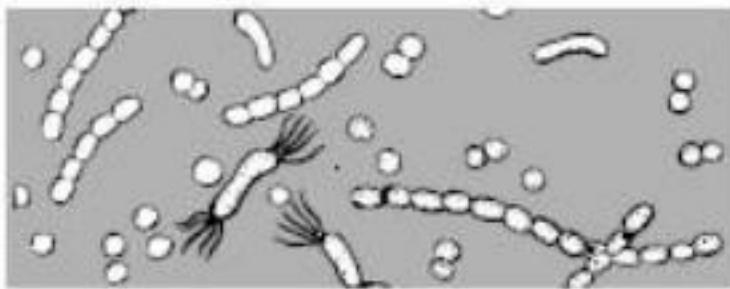
Растительность дюн



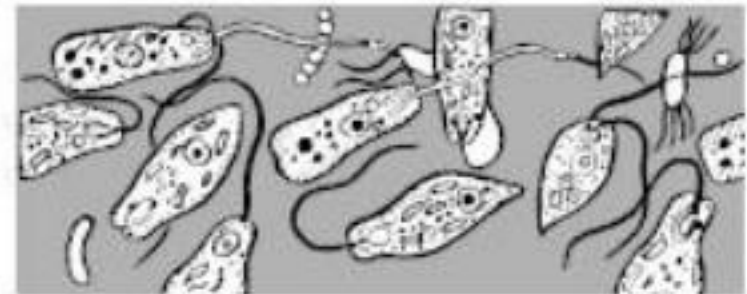
Озеро - болото - лес



Сукцессия в сенном настое



Начальная стадия



Стадия жгутиковых



Устойчивое сообщество



Стадия инфузорий

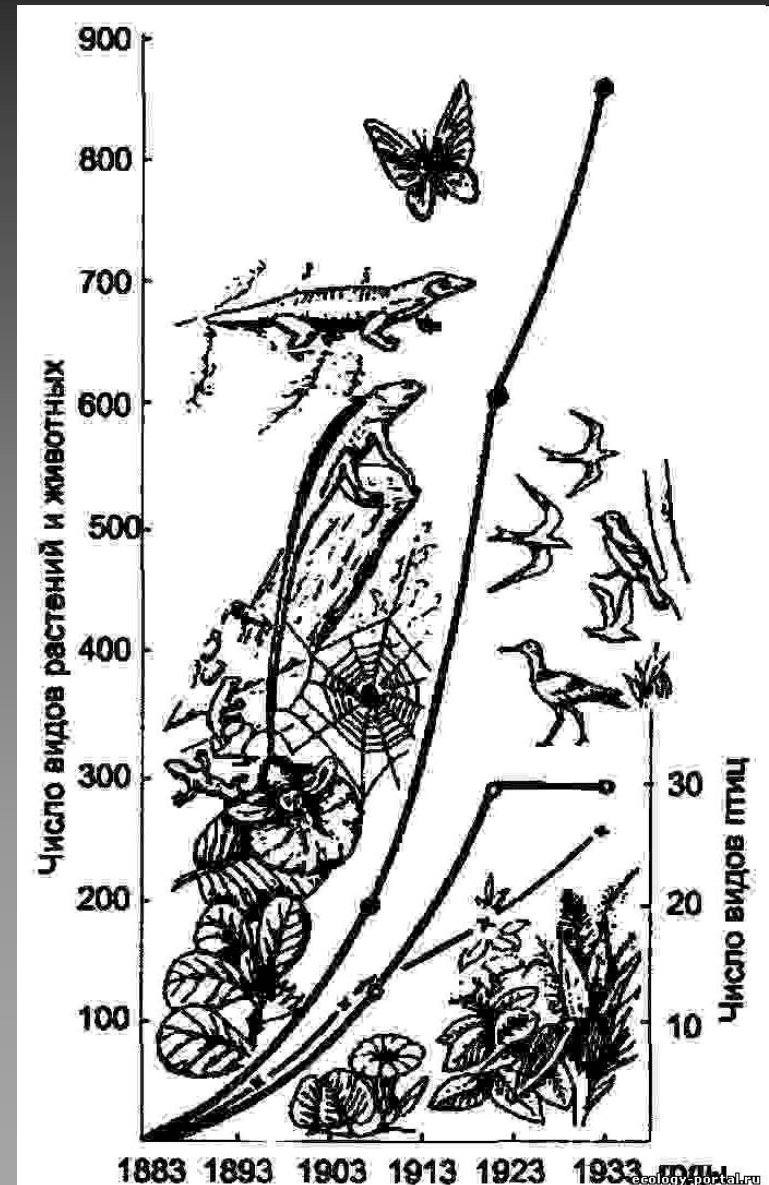
Деградационная сукцессия



Методы описания сукцессионных изменений

- Прямое наблюдение (мониторинг).

Динамика видового разнообразия на о. Кракатау после полного уничтожения флоры и фауны вулканическим взрывом в 1893 г.



Методы описания сукцессионных изменений

▶ *Реконструкция сукцессии по пространственной структуре сообщества.*



Методы описания сукцессионных изменений



▶ *Реконструкция на основе следов и останков организмов.*

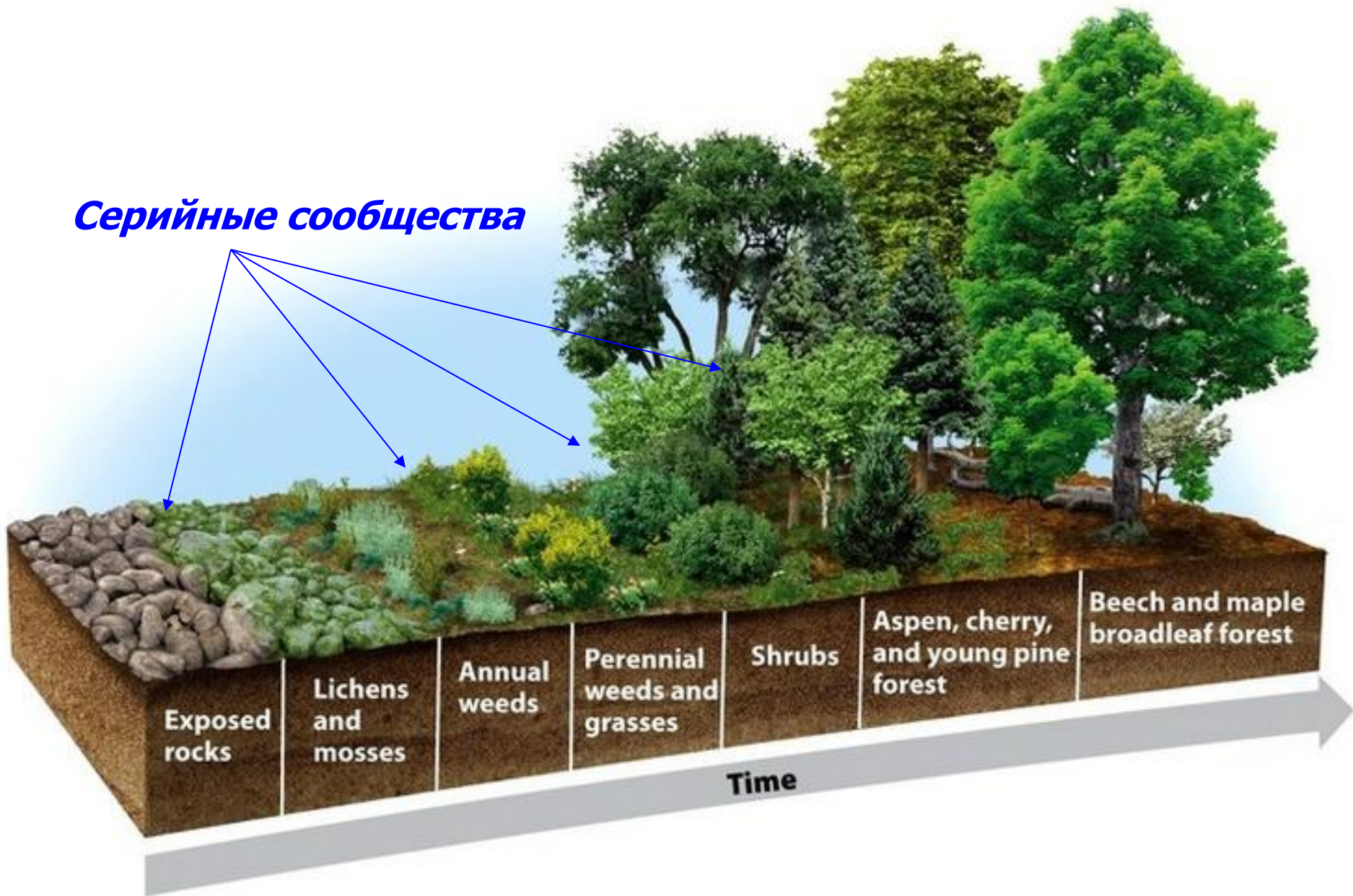


Классификации сукцессий

- Аллогенные (экзогенные) и эндогенные сукцессии
- Естественные и антропогенные сукцессии
- Первичные и вторичные сукцессии

Первичные сукцессии

Серийные сообщества



Вторичные сукцессии (демутационные серии)

Нарушения

Disturbance

Примеры нарушений



Сила воздействия

*Падение
астероидов*

Вулканы

Оледенения

Оползни

Ураганы

Деятельность животных

Пожары

Ветровалы

Частота

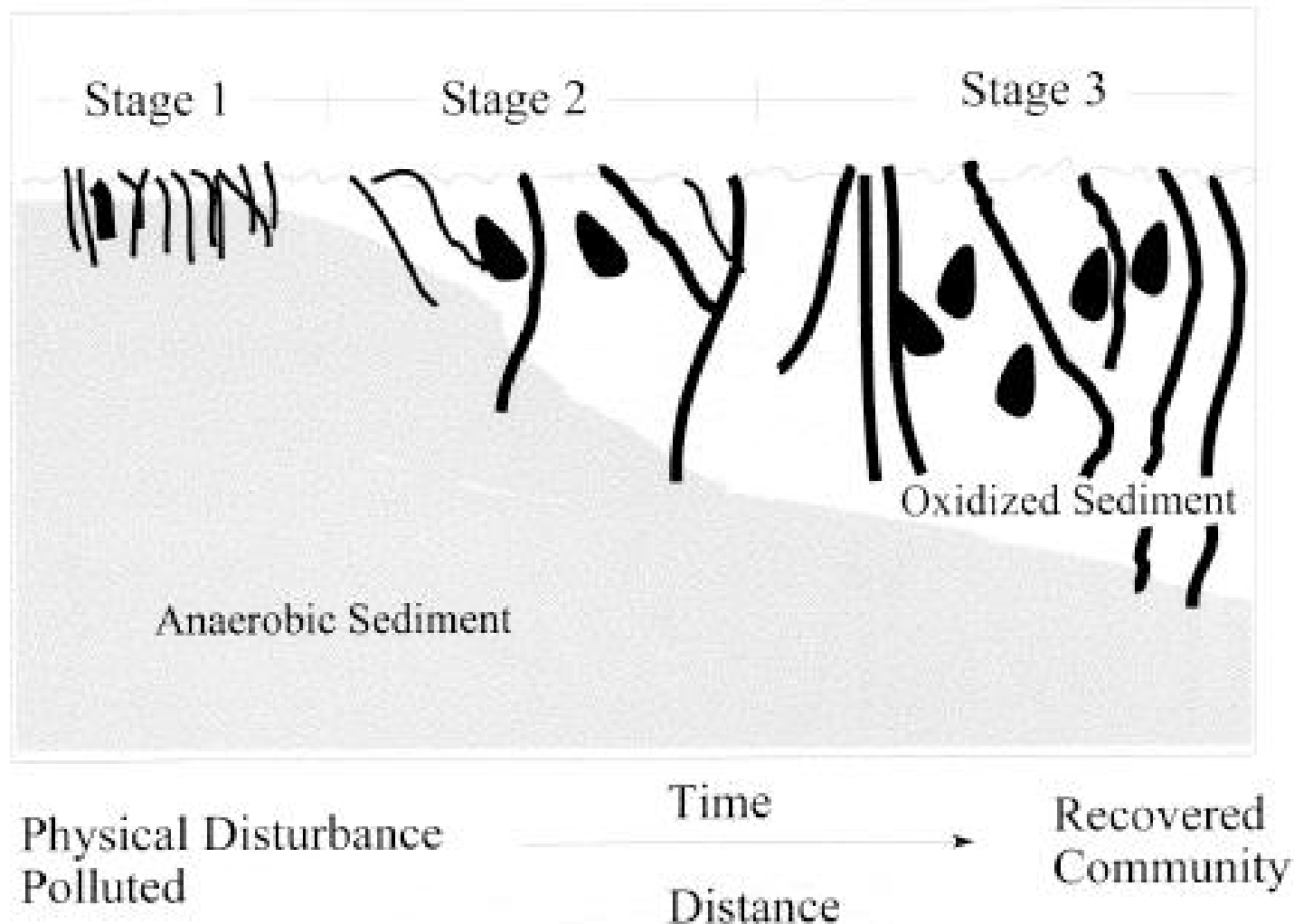
Пример начальных фаз демутационной серии



Механизмы сукцессии

- **Механизмы «облегчения».** Пионерные виды облегчают вселение позднесукцессионных организмов.
- **Механизмы «толерантности».** Все виды организмов способны заселять ту или иную территорию более или менее одновременно, но их «расцвет» происходит по мере изменения среды, в которой формируется сообщество и по мере изменения условий конкурентных взаимоотношений между членами сообщества.
- **Механизмы «ингибирования».** Организмы сообщества, сформировавшегося на той или иной стадии сукцессии, могут предотвращать формирование сообщества следующей стадии.

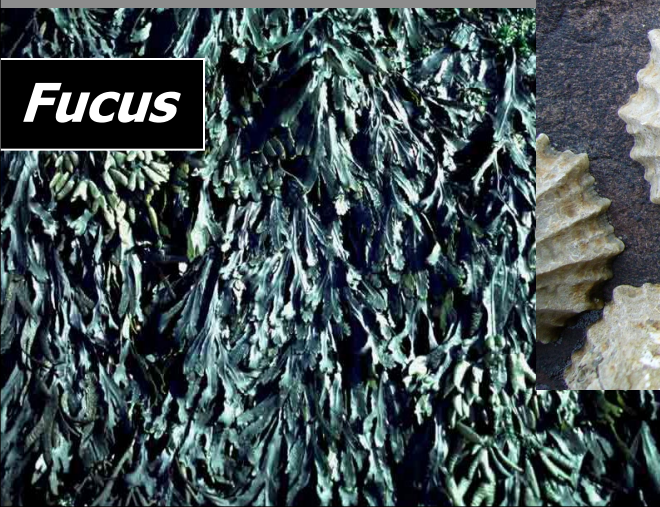
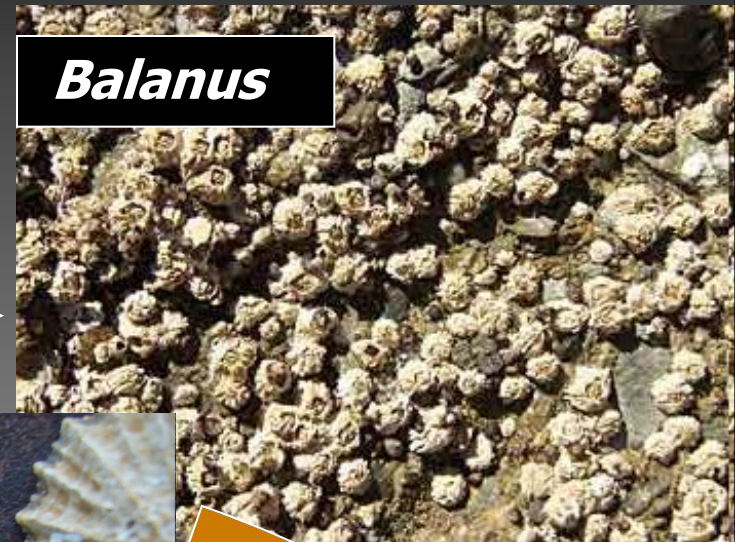
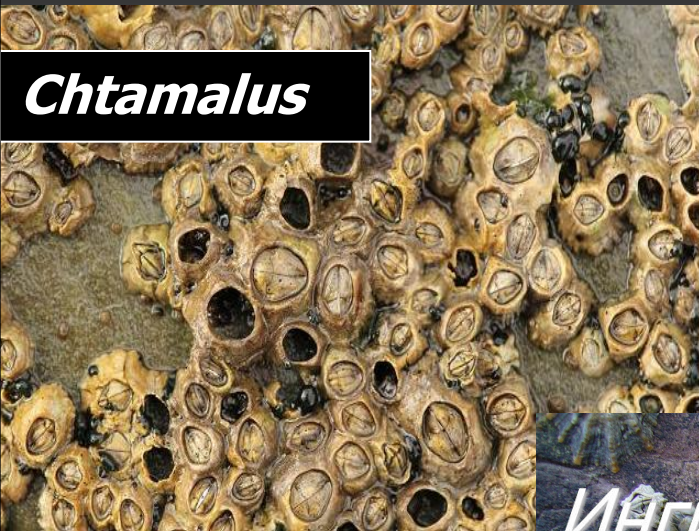
Пример действия модели облегчения



Пример действия механизма ингибирования



Пример действия модели толерантности



Облегчение



Климаксное сообщество

- Климакс - заключительное, относительно устойчивое состояние сменяющихся друг друга экосистем

Почему формируется
климаксное сообщество?

Где лучше организовывать сельское хозяйство?

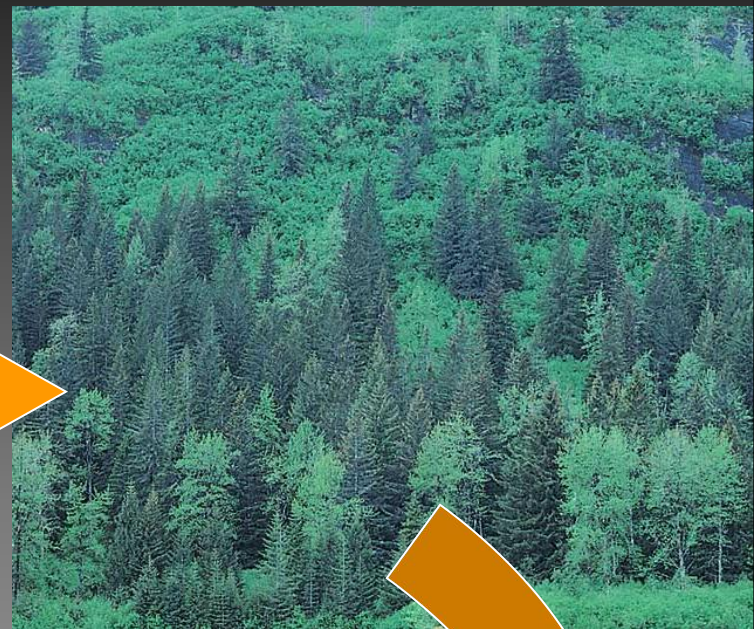
Тропический лес



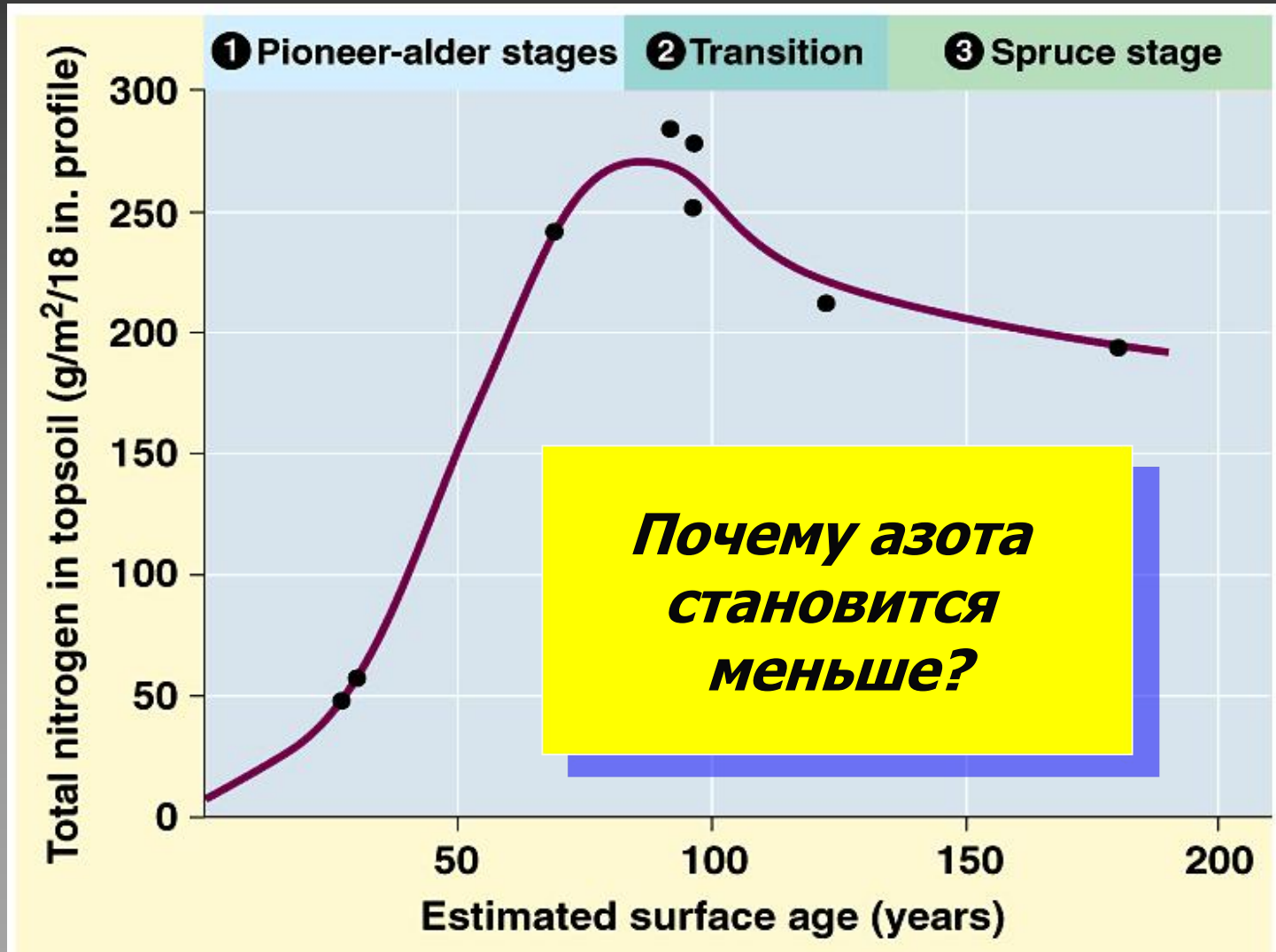
Степь



Постгляциальная сукцессия на Аляске



Изменение концентрации азота в почве



Энергетический баланс

- E – Поступающая в биоценоз энергия
- P – Производимое в биоценозе органическое вещество
- R – Затраты на дыхание
- D – Рассеянная энергия

$$E = R + P + D$$

Пусть $E' = E - D$, тогда

$$E' = R + P$$

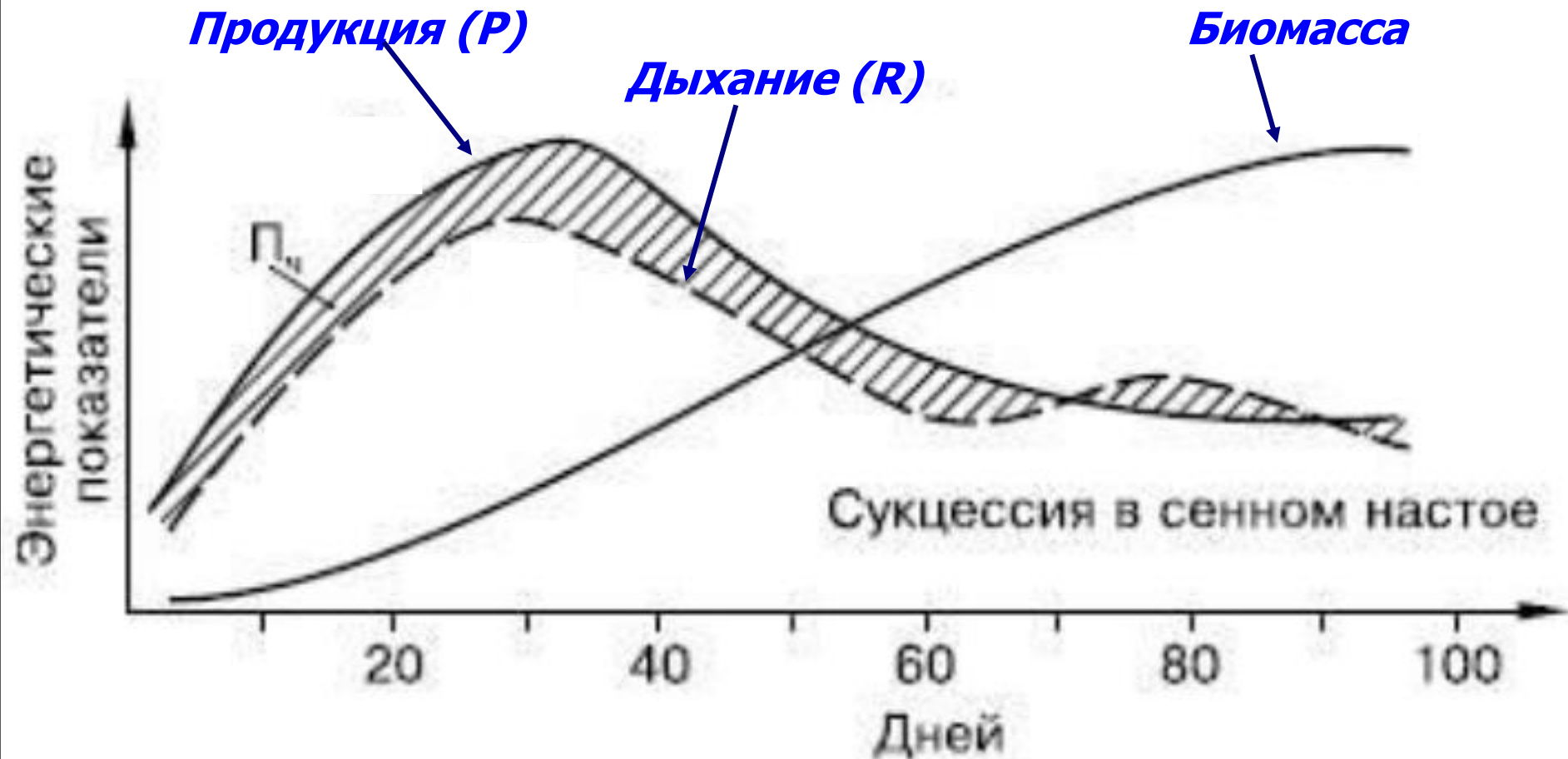
Как зависит R и P от длины трофических цепей?

- С удлинением цепей питания увеличивается эффективность использования поступающей энергии (растет КПД всей системы). Одна и та же порция энергии идет на поддержание большого количества биомассы.

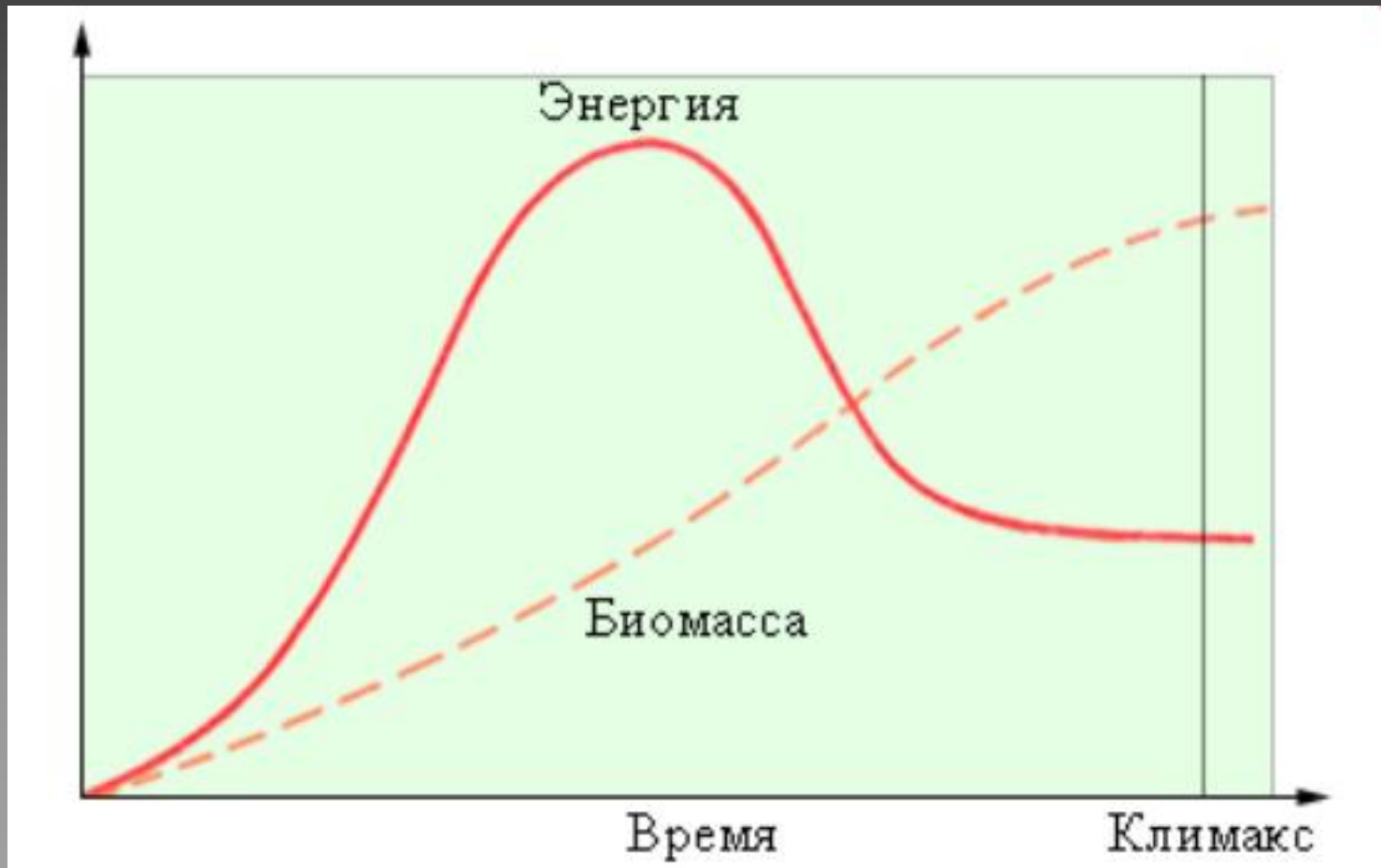
Как изменяется соотношение R и P в ходе сукцессии?

- Сукцессия характеризуется неравенством двух показателей: общей продуктивности (P) и энергетических трат всей системы на поддержание обмена веществ, дыхание (R).
- При климаксе $R=P$
- По мере смен серийных сообществ $R \rightarrow P$

Пример сукцессионного ряда и изменения энергетических характеристик системы



Биомасса, продукция и сукцессия



Take home message

- Сообщества суть многомерные объекты, отражающие соотношение обилий сосуществующих видов.
- Сообщества столь же реальны/абстрактны, как и популяционные группировки.
- Сообщества характеризуются рядом интегральных показателей (видовое богатство, видовое разнообразие)
- В сообществах могут быть представлены особенные виды, создающие внутриценотическую среду.
- В сообществе могут быть ключевые виды, имеющие небольшое обилие, но оказывающие большое влияние на структуру сообщества.
- Структура сообщества определяется экологической лицензией биотопа, в котором сообщество представлено и характеристиками экологических ниш видов, входящих в состав сообщества.

Опорный глоссарий

- Сообщество
- Концепция континуума
- Концепция «сверхорганизма»
- Видовое богатство
- Видовое разнообразие
- Доминант сообщества
- Эдификатор
- Ключевой вид
- Экосистемный инженер
- Индекс Шеннона
- Индекс Симпсона
- Синтаксономия
- Ассоциация

Опорный глоссарий

- Сукцессия
- Демутация
- Климаксная стадия
- Первичная сукцессия
- Вторичная сукцессия
- Механизмы облегчения
- Механизмы толерантности
- Механизмы ингибирования

Литература

- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. - 184 с.
- Smith, R. L., Smith, T. M. Elements of ecology. - 2012. Chapter 17 Community Structure