

УДК 591.5

ВСЕГДА ЛИ КРИВЫЕ ОБИЛИЯ ОТРАЖАЮТ РЕАЛЬНУЮ ВИДОВУЮ СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВ?

В. С. Арефин, С. К. Холин

Рассматривается влияние изоляции местообитаний и псевдооборота видов на видовую структуру сообщества насекомых монокультуры сои. Показано, что дискриминация видов насекомых, включенных в «псевдооборот», позволяет выявить близкую к реальной видовую структуру сообщества.

Построение кривых видовой обилия — один из популярных приемов в экологии, позволяющий (в самом общем виде) представить обобщенные характеристики сообществ. Эти кривые дают возможность сравнительного анализа выборок. В ряде случаев с их помощью предпринимались попытки продемонстрировать влияние загрязнения среды обитания на процессы, происходящие в экосистемах или, напротив, наглядно показать сукцессионные процессы. Наряду с этим изучение относительного обилия видов представляет собой часть поисков повторяющихся, распознаваемых и, в конечном итоге, объяснимых примеров поведения природных систем. По этой причине любая информация, касающаяся форм распределения видов по обилию, представляет ценность, несмотря на то, что она остается пока необъясненной (Pielou, 1975).

В настоящей работе рассматриваются вопросы, связанные с «оборотом» (turnover) и «псевдооборотом» (pseudoturnover) видов в сообществах. Представления об этих процессах известны из экспериментальных работ в области островной биогеографии (Strong, 1979), но они, как нам кажется, практически полностью игнорируются при изучении и описании видовой структуры сообществ. На примере анализа сообщества монокультуры сои мы попытаемся показать, насколько сильно «псевдооборот» видов искажает реальную видовую структуру сообществ.

Исходными данными для анализа видовой структуры сообщества насекомых монокультуры сои послужили результаты количественных учетов фауны (1982—1984 гг.) на полях сои в совхозе «Дмитриевский» Приморского края. Ежегодно учеты проводили на 2—3 полях сои, включенных в севооборот и различных по площади и характеру окружающей растительности. На каждом поле отмечали пять стационарных точек учета с равными интервалами от края до центра поля; расстояние между точками учета варьировало от 30 до 150 м в зависимости от площади поля. Каждый последующий учет проводили, смещаясь на два ряда растений в сторону. Одна проба представляла выборку насекомых на 50 взмахов сачка диаметром 36 см при кошении двух смежных рядов растений (Mayse et al., 1978). Учеты выполняли два раза в неделю с момента появления на сое 2—3 сложных листьев. После начала массового пожелтения листьев интервалы между учетами составляли одну неделю. Для снижения вариабельности данных, получаемых с помощью кошения, учеты выполняли в определенный промежуток времени (между 17 и 19 ч). Общее число проб, взятых кошением, составило в 1982 г. — 270, 1983 г. — 324 и 1984 г. — 342.

При анализе видовой структуры были использованы логарифмическая (Preston, 1948) и гиперболическая (Левич, 1980) модели распределения видов по обилию. Оценки параметров логарифмической модели получены с помощью методов, описанных Р. Патрик с соавт. (Patrick et al., 1954) и Дж. Баллок (Bullock, 1971), а гиперболической модели — с помощью регрессионного анализа методом наименьших квадратов.

Чтобы перейти к анализу видовой структуры, необходимо кратко рассмотреть, что же представляет собой сообщество сои. Монокультуры в каком-либо крупном регионе можно рассматривать как множество островных местообитаний в мозаике участков с разнообразной культурной и естественной растительностью. Равновесная модель (MacArthur, Wilson, 1967) предполагает наличие неких точечных источников колонизации островов. Однако поля монокультур непосредственно примыка-

ют к различным биотопам, представляющим собой множественные источники колонизации.

Площади «островов» монокультур подвержены сильным флуктуациям в течение коротких отрезков времени. В частности, площади занятые посевами сои в Приморье, в начале века составляли всего около 3,2 тыс. га (Новак, 1960), в 1965 г. они достигли максимальной величины — 203 тыс. га (Кузин, 1976), а в последние годы стабилизировались на уровне около 100 тыс. га.

Последовательное расширение площадей, занятых какой-либо монокультурой, вовлекает в потенциальные процессы иммиграции и адаптации все возрастающее число видов насекомых региональной фауны. С этой точки зрения монокультуру сои в Приморье можно охарактеризовать как местообитание, открытое для притока большого числа видов нативной фауны, потенциально способных колонизировать его и адаптироваться к его условиям.

Соя как кормовое растение объединяет весь спектр насекомых фитофагов с различными наборами кормовых растений — от стенофагов до широких полифагов (Арефин и др., 1987). Общее число видов, зарегистрированных на полях сои в Приморье, включает свыше 550 видов (или групп видов, поскольку отдельные группы недостаточно точно идентифицированы). Из них около 40% растительноядные, 19,5% — хищные, 24% — паразитические виды. Остальные относятся к потребителям остатков растительного и животного происхождения.

Сезонные аспекты колонизации островов монокультур. Очевидно, что растения сои предполагают наличие множества функционально различающихся трофических ниш и что число их в процессе вегетации вначале возрастает, а затем сокращается (прорастающие семена, ростки, корни, стебли, листья, боковые побеги, цветы, завязи бобов, незрелые семена и т. д.). Рост числа видов фитофагов, колонизирующих посеы сои, происходит синхронно с увеличением структурной сложности растений (т. е. с появлением новых трофических ниш) и усложнением микроклимата (Арефин и др., 1987). Число видов хищных и паразитических насекомых последовательно увеличивается вслед за ростом числа видов хозяев и жертв. В процессе вегетации одни виды насекомых последовательно замещаются другими, в результате чего общее видовое разнообразие значительно выше, чем в любой отдельный отрезок времени. Пятнистость в пространственном распределении видов определяется характером растительности, окружающей поля сои, их площадью и различиями в микроклиматических условиях.

«Оборот» и «псевдооборот» видов. Процессы колонизации и вымирания видов получили в островной биогеографии название «оборота» видов. Это понятие охватывает только те виды, которые достаточно высоко адаптированы к определенным местообитаниям и образуют устойчивые популяции, способные выживать длительное время (т. е. «обосновавшиеся» виды) (Strong, 1979). Большинство видов насекомых, обитающих на сое, используют более чем один ресурс (разные виды растений) и более чем одно местообитание, объединяя сообщества в более крупные системы. Исходя из этого, к числу явно «обосновавшихся» видов в сообществе сои могут быть отнесены те, для которых соя если не главная, то существенная часть общих пищевых ресурсов, за счет которой из года в год поддерживается существование определенной части особей популяций.

Однако часть видов в «островных» местообитаниях не является «обосновавшейся» или способной к размножению, но в большей степени «путешественниками» или «бродягами» без репродуктивного потенциала (Simberloff, 1976; Strong, 1979). Например, в выборках могут обнаруживаться виды, попавшие в несвойственные для них место-

обитания с воздушными потоками. Кроме этого, многие насекомые развиваются на сорных растениях, видовой состав и обилие которых колеблются от года к году. Наконец, плохо адаптированные к сое фитофаги могут в разные годы и в разных местах образовывать неустойчивые субпопуляции. Их участие в динамике видов в «островных» местообитаниях — результат «псевдооборота».

При анализе списков видов за отдельные вегетационные периоды к числу реально «обосновавшихся» нами были отнесены лишь виды,

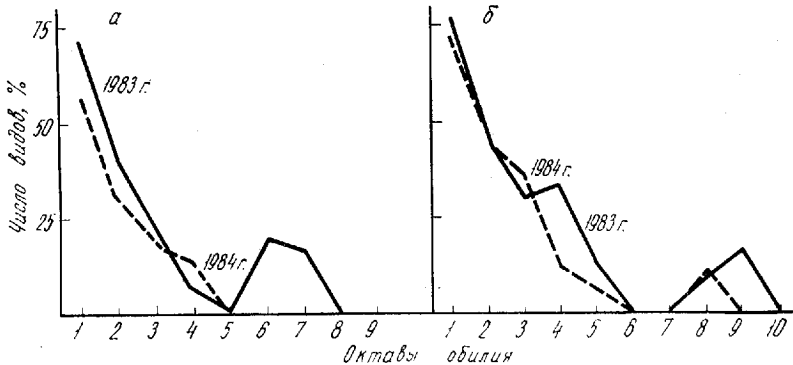


Рис. 1. Связь между числом видов, включенных в «псевдооборот», и обилием видов:

Виды: а — «исчезнувшие», б — «появившиеся». Октавы обилия — число особей, взятых с интервалами, образующими геометрическую прогрессию (1—2, 2—4, 4—8, 8—16 и т. д.) (Preston, 1948).

ежегодно регистрируемые на сое. Относительное (в %) число «исчезнувших» и «появившихся» в отдельные вегетационные периоды видов насекомых (в сравнении с предшествующими годами) представлено на рис. 1. Распределение их по октавам обилия неоднозначно: наиболее высокий процент в «псевдообороте» приходится на виды с единичным обилием.

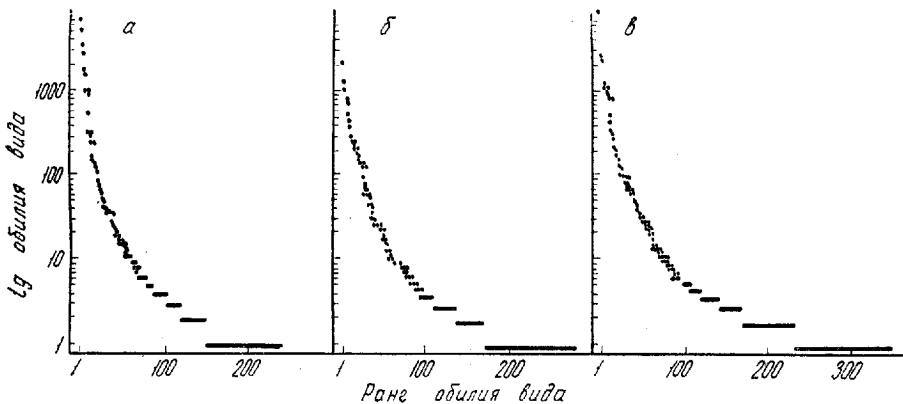


Рис. 2. Ранговое распределение по обилию видов насекомых монокультуры сои (β — параметр гиперболической модели, R^2 — доля объяснимой регрессии): а — 1982 г.: $\beta=1,990$, $R^2=98,37$; б — 1983 г.: $\beta=1,844$, $R^2=97,03$; в — 1984 г.: $\beta=1,861$, $R^2=89,41$.

Ранговое распределение видов по обилию в полных выборках представляет собой глубоко вогнутую кривую с большим числом редких видов (рис. 2) и адекватно описывается гиперболической моделью распределения (Левич, 1980). Несмотря на то, что в течение периода исследований видовой состав насекомых существенно изменялся (Арефин и др., 1987), распределение видов по обилию оставалось стабильным.

Характер распределения видов по обилию и, соответственно, видовая структура сообщества резко изменяются, если рассматривать только «обосновавшиеся» виды, выделенные с помощью описанной выше процедуры. В этом случае распределение видов по обилию приобретает вид (рис. 3) типичного логнормального распределения (Preston, 1948).

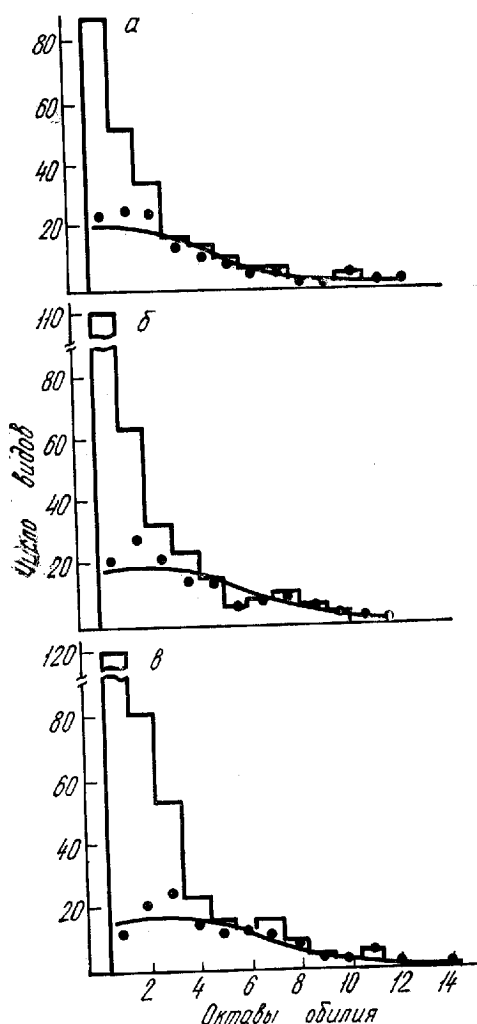


Рис. 3. Частотное распределение видов насекомых монокультуры сои по октавам обилия: гистограмма — все виды; точки — «обосновавшиеся» виды; μ , δ^2 (параметры логнормальной модели) — сплошная линия. Октавы обилия те же, что на рис. 1.

а — 1982 г.: $\mu=1.3$, $\sigma^2=20.0$, $\chi^2=15.9$, $P=0.05$;
 б — 1983 г.: $\mu=2.2$, $\sigma^2=15.5$, $\chi^2=9.8$, $P=0.30$;
 в — 1984 г.: $\mu=2.0$, $\sigma^2=22.0$, $\chi^2=8.4$, $P=0.40$.

Отсюда следует, что гиперболическое распределение по обилию полных наборов видов монокультуры сои отражает слабую изоляцию местообитаний (полей сои) от множества случайных или плохо адаптированных мигрантов.

Чтобы ответить на вопрос о соотношении выявляемой видовой структуры сообщества насекомых монокультуры сои и его равновесностью, рассмотрим еще два аспекта колонизации насекомыми (помимо сезонного) «островов» растений, а именно колонизацию в экологическом и эволюционном масштабах времени (Janzen, 1968).

Широкое введение некоторых видов культурных растений в новые регионы сопровождалось и быстрым ростом числа видов фитофагов, адаптировавшихся к ним. При этом виды фитофагов, включившиеся в процессы иммиграции и адаптации, изначально обитали в данных регионах (Strong, 1974, 1979). Скорость колонизации снижается по мере «насыщения» видами, и в дальнейшем видовое разнообразие возрастает (с низкой скоростью) как функция ареала и времени (Southwood, Kennedy, 1983; Kennedy, Southwood, 1984). Время остается важной переменной и в развитии адаптаций насекомых к растению-хозяину и местообитанию (Goeden, 1976; Strong, 1979; Kogan, 1981; Jermy, 1984).

Учитывая, что множественность пищевых ресурсов и ареал, вероятно, наиболее важные факторы в определении верхнего предела в числе видов (Lawton, Schroeder, 1977; Strong, 1979; Strong, Levin, 1979; Claridge, Wilson, 1982; Capinera et al., 1984 и др.), можно считать,

что сообщества насекомых на растениях представляют собой системы со множеством промежуточных равновесных состояний.

И далее, что означает соответствие кривых обилия «обосновавшихся» видов (см. рис. 3) логнормальной модели? Во многих экспериментальных работах, в которых анализировалось влияние внешних воздействий на среду обитания и видовую структуру сообществ, соответствие оби-

лия видов логнормальному распределению рассматривалось как «норма» для сообществ в ненарушенных местообитаниях. Например, модель равновесного сообщества К. Угланда и Дж. Грэя (Ugland, Gray, 1982) допускает, что сообщества состоят из видов, в разной степени адаптированных к местообитаниям и различающихся по обилию. В равновесном состоянии распределение групп с разным обилием перекрывается, поэтому объединенные данные распределяются в соответствии с логнормальной кривой. Интенсивные разрушительные воздействия приводят к тому, что обилие многих видов меняется, и кривые обилия уже не сводятся к единому логнормальному распределению. Подобные примеры можно найти и в ряде других работ (Patrick et al., 1954; Nagasava, Nuorteva, 1974; Patrick, 1975; Preston, 1980; May, 1981). Несмотря на условность выделения групп видов с разной степенью адаптации к местообитанию, это объяснение представляется более реалистичным, чем гипотезы, основанные на распределении какого-либо лимитирующего ресурса (Pielou, 1975) или гиперобъема ресурсов (Sugihara, 1980) между видами. Действительно, можно признать, что виды, слагающие сообщества монокультур, и в частности сои, также по-разному адаптированы к кормовому растению. Например, в США, где соя возделывается относительно недавно, нет специализированных фитофагов. В большинстве случаев растения, предпочитаемые фитофагами для откладки яиц, — это другие бобовые или представители дикой флоры (Kogan, 1981).

Таким образом, полученные нами данные можно интерпретировать следующим образом. За несколько десятилетий с начала последовательного и значительного расширения посевов сои в Приморье был исчерпан пул наиболее пластичных видов, способных переключаться на новый ресурс. В результате сформировалось сообщество, достигшее некоторого квазиравновесного состояния, что находит отражение в видовой структуре «обосновавшейся» части сообщества насекомых монокультуры сои, описываемой логнормальной моделью.

Монокультуры имеют много общих черт с естественными островными местообитаниями, но в отличие от последних непосредственно примыкают к источникам колонизации и открыты для притока множества случайных мигрантов. Кроме того, виды, входящие в состав сообществ монокультур, используют более чем один ресурс, что в значительной степени усложняет выделение той части видов, которая непосредственно или опосредованно связана с данным типом местообитания, т. е. видов, реально входящих в состав сообщества. В этой ситуации возможен подход с использованием методов островной биогеографии: анализ фауны на отрезке времени и выделение «обосновавшихся» видов. Полученные данные позволяют говорить о том, что наблюдаемая при таком анализе видовая структура сообщества насекомых монокультуры сои резко отличается от выявляемой по исходным данным.

По мнению авторов, такой подход целесообразен для сравнительного анализа видовой структуры сообществ организмов, занимающих специфические «островные» местообитания и включающих сотни видов, реальный анализ трофических связей которых представляет собой практически невыполнимую задачу.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР

Поступила в редакцию
23 апреля 1990 г.

ЛИТЕРАТУРА

Арефин В. С., Бахолдин А. Г., Немков П. Г., Холин С. К. Насекомые в сообществе сои: видовой состав, особенности колонизации посевов, динамика численности. — Деп. ВИНТИ, 27.05.1987, № 3800-B87. — 70 с.

- Кузин В. Ф. Возделывание сои на Дальнем Востоке. — Благовещенск, 1976. — 248 с.
- Левич А. П. Структура экологических сообществ. — М.: Изд-во МГУ, 1980. — 181 с.
- Новак А. Соя на Дальнем Востоке. — Владивосток, 1960. — 303 с.
- Bullock J. A. The investigation of samples containing many species. 1. Sample description. — Biol. J. Linnean Soc., 1971, 3, N 1, p. 1—21.
- Capinera J. L., Hollingsworth C. S., Thompson D. C., Blue S. L. Ecological correlates of pest species richness on crop plants. — Prot. Ecol., 1984, 6, p. 287—297.
- Claridge M. F., Wilson M. R. Insect herbivore guilds and species-area relationships: leafminers on British trees. — Ecol. Entomol., 1982, 7, N 1, p. 19—30.
- Goeden R. D. The palearctic insect fauna of milk thistle *Situbum marianum* as a source of biocontrol agents for California. — Environ. Entomol., 1976, 5, N 3, p. 345—353.
- Janzen D. H. Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. — Amer. Natur., 1968, 102, p. 592—595.
- Jermey T. Evolution of insect/host plant relationships. — Amer. Natur., 1984, 124, N 5, p. 609—630.
- Kennedy C. E. J., Southwood T. R. E. The number of species of insects associated with British trees: a reanalysis. — J. Anim. Ecol., 1984, 53, p. 455—478.
- Kogan M. Dynamics of insect adaptations to soybeans. — Environ. Entomol., 1981, 10, N 3, p. 363—371.
- Lawton J. H., Schroeder D. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. — Nature, 1977, 265, p. 137—140.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. The Theory of Island Biogeography. — Princeton Univ. Press., 1967. — 203 p.
- May R. M. Patterns in multi-species communities. — May R. M. (ed.). Theoretical Ecology. Principles and Applications. Blackwell Sci. Publ. Oxford. London, 1981, p. 197—227.
- Mayse M. A., Price P. W., Kogan M. Sampling methods for arthropod colonization studies in soybean. — Canad. Entomol., 1978, 110, N 3, p. 265—274.
- Nagasava S., Nuorteva P. Failure of survey data to conform to mathematical population models as an indicator of environmental disturbance. — Ann. Zool. Fenn., 1974, 11, N 4, p. 244—250.
- Patrick R. Stream communities. — In: Cody M. L., Diamond J. M. (eds). Ecology and Evolution of Communities. Belknap Press. Cambridge, 1975, p. 445—459.
- Patrick R., Hohn M. H., Wallace J. H. A new method for determining pattern of the diatom flora. — Notul. Natur., 1954, N 259, p. 1—12.
- Pielou E. C. Ecological diversity. — New York: Wiley-Interscience. 1975. — 165 p.
- Preston F. W. The commonness and rarity of species. — Ecology, 1948, 29, N 3, p. 254—283.
- Preston F. W. Noncanonical distributions of commonness and rarity. — Ecology, 1980, 61, N 1, p. 88—97.
- Simberloff D. S. Species turnover and equilibrium island biogeography. — Science, 1976, 194, N 4265, p. 572—578.
- Southwood T. R. E., Kennedy C. E. J. Trees as islands. — Oikos, 1983, 41, N 3, p. 359—371.
- Strong D. R. Rapid asymptotic species accumulation in phytophagous insect communities: pest of cacao. — Science, 1974, 185, N 4129, p. 1064—1066.
- Strong D. R. Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. — Ann. Rev. Entomol., 1979, 24, p. 89—119.
- Strong D. R., Levin D. A. Species richness of plant parasites and growth form of their hosts. — Amer. Natur., 1979, 114, N 1, p. 1—22.
- Sugihara G. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. — Amer. Natur., 1980, 116, N 6, p. 770—787.
- Ugland K. I., Gray J. S. Lognormal distributions and concept of community equilibrium. — Oikos, 1982, 39, N 2, p. 171—178.