

- Титлянова А. А., Френч Н. Р., Злотин Р. И. и др. Антропогенная трансформация травяных экосистем умеренной зоны. — Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 1983, № 10, вып. 2, с. 9—22.
- Зверева Г. А. Анализ структуры солеустойчивых сообществ Барабинской лесостепи. — Экология, 1990, № 6, с. 8—16.
- Шалыт М. С. Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М.; Л., 1960, с. 369—447.
- Куркин К. А. Факторы замкнутости луговых биогеоценозов. — В кн.: Естественные кормовые угодья СССР. М., 1966, т. 27, с. 98—116.
- Базилевич Н. И. Типы засоления природных вод и почв Барабинской низменности. — Труды Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева, М., 1953, с. 36, с. 172—435.

УДК 574.4

## ДИНАМИКА ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА НАСЕКОМЫХ МОНОКУЛЬТУРЫ СОИ

В. С. Арефин, С. К. Холин

Рассматриваются особенности трофической структуры сообщества насекомых, возникающей в процессе колонизации посевов монокультуры сои. Показано, что трофическая структура сообщества сохраняет свою стабильность (несмотря на постоянный оборот видов) в течение большей части вегетационного периода. Трофическая структура сообщества неизменна и в разные годы, вопреки резким колебаниям в абсолютном числе и составе видов.

Впервые стабильность трофической структуры сообществ членистоногих, возникающей на основе межвидовых взаимодействий, была продемонстрирована, вероятно, Х. Хитволом и Р. Левинсом (Heatwole, Lewins, 1972; см. также Glasser, 1982). Изучение гильдий насекомых на «островах» ряда древесных пород в Англии и Южной Африке (Morgan, Southwood, 1982) позволило обнаружить удивительно стабильное соотношение числа видов, относящихся к гильдиям фитофагов (около 23%) и хищников (около 20%), несмотря на то, что абсолютное число видов фитофагов на разных породах деревьев колебалось от 26 до 105, а хищников — от 20 до 97. Эта закономерность подтверждена и для выборки насекомых из сообществ тропических деревьев (Stork, 1987). Наконец, анализ трофических сетей из 62 сообществ животных открыл замечательную регулярность в их структуре: «...в биологических сообществах пропорции... числа видов (относящихся к разным трофическим уровням) обычно независимы от общего числа видов. Отсюда следует прямая зависимость между числом типов жертв и хищников» (Briand, Cohen, 1984, p. 264).

Эти примеры стабильности трофической структуры сообществ выведены на основе изучения сообществ, имеющих длительную историю. Например, продолжительность жизни всего одного поколения «островов» деревьев разных пород (Southwood, Kennedy, 1983) намного больше, чем вся история существования «островов» многих видов культурных растений, в том числе и сои в Приморье. Даже в работе Х. Хитвола и Р. Левинса (Heatwole, Lewins, 1972) речь идет лишь о реколонизации мангровых островов видами, которые в большинстве уже были адаптированы к подобным условиям. Наряду с этим «острова» монокультур, очевидно, одни из наиболее непостоянных среди прочих местообитаний. Ряд факторов, в том числе резкие колебания площади (см., например, Арефин и др., 1987), пестициды и удобрения, ротация культур и т. д., препятствуют последовательной адаптации видов к кормовым растениям и местообитаниям. В этом смысле попытка ответить на вопрос: «Насколько стабильна трофическая структура сообществ насекомых монокультуры?» представляет определенный интерес. Кроме это-

го, как отмечали В. Моран и Т. Саутвуд (Moran, Southwood, 1982), неизвестно, каким образом меняется трофическая структура во времени.

Цель данного сообщения — рассмотреть динамику трофической структуры сообщества насекомых монокультуры сои во времени: как в течение сезона вегетации, так и в течение ряда лет.

Исходными данными для анализа послужили результаты учетов фауны насекомых (1982—1984 гг.), обитающих в пологе листьев на полях сои (Черниговский район 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

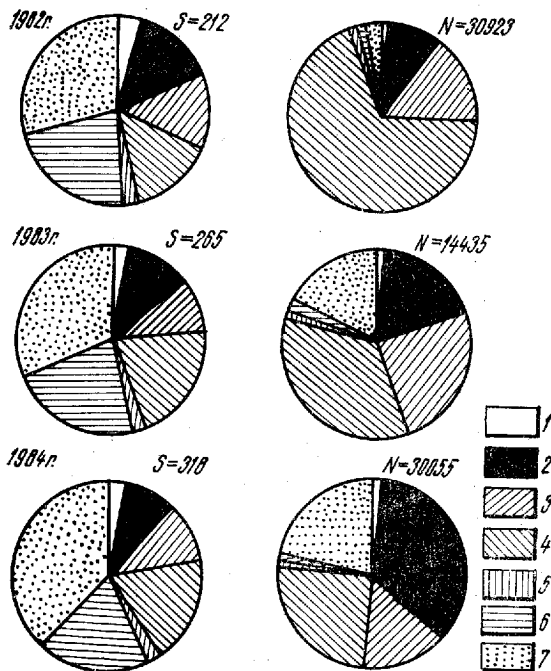


Рис. 1. Соотношение между таксонами (отрядами) по числу видов ( $S$ ) и числу особей ( $N$ ) в выборках из сообщества насекомых монокультуры сои за 1982—1984 гг.:

1 — Orthoptera, 2 — Homoptera, 3 — Hemiptera, 4 — Coleoptera, 5 — Neuroptera, 6 — Hymenoptera, 7 — Diptera.

в зависимости от площади поля. Одна проба представляла собой выборку насекомых на 50 взмахов сачка диаметром 36 см при кошени двух смежных рядов растений. Учеты выполняли два раза в неделю с момента появления на сое 2—3 сложных листьев.

Для анализа динамики видового состава сообщества использован метод полярной ординации. В качестве меры расстояния между выборками в полярной ординации был использован коэффициент Соренсена, приведенный к виду, выражающему фаунистическую дистанцию. Построение осей ординации выполнено на основе регрессионно-дисперсионного анализа матрицы расстояний между выборками (Beals, 1984). Относительная скорость оборота видов в сообществе в течение вегетационного периода рассчитана по формуле, предложенной Дж. Даймондом (Diamond, 1969). Среднее таксономическое сходство выражено мерой процентного сходства Соренсена (Moran, Southwood, 1982).

**Таксономический состав.** Видовой состав сообщества подробно рассмотрен в предыдущей работе (Арефин и др., 1987). Здесь приводится только общая таксономическая характеристика. Коллекция насекомых, собранных за весь период, включает свыше 70 000 экз., относящихся к 458 видам из семи отрядов. Представители отрядов Dermaptera и Mantoptera (по одному виду) были обнаружены лишь однажды. Наиболь-

шим видовым богатством отличаются отряды Coleoptera, Hymenoptera и Diptera (суммарно за три года 93, 97 и 167 видов соответственно). Наименьшую долю в сообществе составляют отряды Orthoptera и Neuroptera (13 и 7 видов соответственно).

Соотношение между таксонами по числу видов и обилию показано на рис. 1. Сравнение таксономической структуры сообщества по годам свидетельствует о значимой неоднородности относительного числа видов как в некоторых таксонах, так и по всем таксонам в целом (табл. 1). Аналогично значительные изменения в видовом составе от года к году наблюдаются в пределах таксонов (за исключением отрядов Homoptera и Neuroptera) и всего сообщества, о чем свидетельствуют низкие значения коэффициентов таксономического сходства (см. табл. 1) и высокая скорость оборота видов (Арефин, Холин, 1988).

Более резкие изменения отмечены в относительном обилии видов в таксонах (см. рис. 1, а). Как правило, они вызваны колебаниями в обилии доминирующих видов, доля которых в общей численности таксонов и выборках в целом составляет более 50%. При этом наблюдается смена доминантов от года к году. Если в 1982 г. наиболее высоким было обилие листоедов *Monolepta quadriguttata* Motsch., *Phyllotreta vittula* Redt., и *Paraluperodes suturalis* Motsch., то в последующие годы возросло обилие цикадки *Cicadella viridis* (L.). В 1984 г. увеличение доли двукрылых произошло за счет *Rivellia* sp. и группы видов семейства Anthomyiidae.

**Общие тенденции развития сообщества в течение вегетационного периода.** Динамика числа видов в течение трех вегетационных периодов представлена на рис. 2. Начало учетов фауны не всегда было поддержано одной датой, что зависело от срока посева и скорости развития растений. Однако очевидно, что наиболее активная колонизация происходит в период между первой и третьей стадиями вегетации сои. В этот период наблюдаются резкие изменения в составе фауны как за счет увеличения числа видов, колонизирующих посевы, так и из-за локального оборота видов, возникающего вследствие неудачных попыток вселения. Установлено, что увеличение числа видов фитофагов с момента появления всходов сои происходит последовательно с увеличением структурной сложности растений и усложнением микроклимата (Арефин и др., 1987; Арефин, Холин, 1988). Практически синхронно с фитофагами поля сои колонизируются хищными и паразитическими насекомыми, что подтверждается высокой положительной корреляцией между числом видов фитофагов и их естественных врагов (рис. 3). Вслед за активной колонизацией наступает период относительного равновесия, когда число вновь «прибывающих» видов уравнивается числом «убывающих», а относительная скорость оборота видов сравнительно невелика (см. рис. 2). С началом пожелтения листьев наступает период распада сообщества, когда происходит резкое снижение общего числа видов, а скорость оборота видов вновь возрастает.

Таблица 1  
Среднее таксономическое сходство (S)  
и проверка на неоднородность долей таксонов  
по числу видов ( $\chi^2$ ) между выборками  
1982—1984 гг. из сообщества насекомых  
на монокультуре сои

Отряд	S	$\chi^2$
Orthoptera	0,596±0,067	0,702
Homoptera	0,682±0,041	4,271
Hemiptera	0,781±0,030	7,432*
Coleoptera	0,429±0,036	7,667*
Neuroptera	0,888±0,048	3,384
Hymenoptera	0,612±0,012	2,124
Diptera	0,515±0,048	9,340**
В целом	0,422±0,024	34,914**

Примечание: В табл. 1—3 звездочками отмечены случаи значимой неоднородности; одна —  $P < 0,05$ , две —  $P < 0,01$ . В остальных случаях гипотеза неоднородности отвергается.

Определенные различия в динамике и общем богатстве видов связаны прежде всего с погодными условиями отдельных сезонов. Так, в 1982 г. была сильно растянута фаза цветения растений, к концу которой общее число видов снизилось (после пика колонизации в начале фазы). Это объясняется длительным засушливым периодом, в частности за третью декаду июля — первую декаду августа выпало не более

5 мм осадков. В холодное и засушливое лето 1983 г. развитие растений шло достаточно равномерно, динамика фауны в этих условиях была более выровненной (после быстрого периода колонизации наступил наиболее длительный «равновесный» период). В теплом и дождливом 1984 г. быстрое развитие растений сопровождалось и скачкообразными изменениями в числе видов насекомых.

Несмотря на погодные особенности сезонов, общие тенденции в динамике видового состава прослеживаются достаточно отчетливо. Последнее подтверждается анализом динамики сообщества с помощью метода полярной ординации. Метод позволяет получить двумерную проекцию выборок за отдельные даты учетов из многомерного пространства фаунистических дистанций между всеми попарными сравнениями выборок. Таким образом учитываются качественные различия между выборками. Размещение точек (выборок) более или менее соответствует хронологической последовательности и имеет V-образный характер (рис. 4). Сравнение с динамикой видов в сообществе (см. рис. 2) показывает, что оси ординации можно легко интерпретировать: ось ординат характеризует процесс колонизации (нарастание числа видов к началу координат), а ось абсцисс — процесс распада сообщества (уменьшение числа видов по направлению

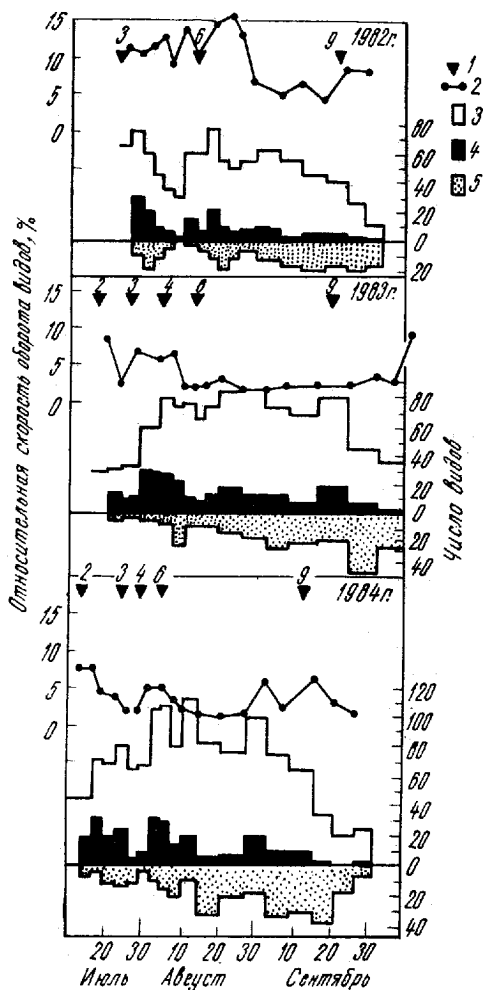


Рис. 2. Сезонная динамика видов в сообществе насекомых монокультуры сои:

1 — фазы вегетации сои (2 — образование 4-сложных листьев, 3 — начало цветения, 4 — начало массового цветения, 6 — начало бобообразования, 9 — начало пожелтения листьев); 2 — относительная скорость оборота видов; 3 — общее число видов; 4 — число вновь появившихся видов; 5 — число «исчезнувших» видов.

от начала координат). В соответствии с этим (а не на основе простого объединения ближайших точек) выделяются группы точек, соответствующие периодам колонизации (точки 1—6 в 1982 г., 1—3 в 1983 г. и 1—7 в 1984 г.), «равновесного» периода (7—14 в 1982 г., 4—14 в 1983 г. и 8—16 в 1984 г.) и распада сообщества (15—18 в 1982 г., 15—17 в 1983 г. и 17—19 в 1984 г.). «Равновесный» период характеризуется во всех случаях компактным расположением точек, что свидетельствует о высоком сходстве выборок по видовому составу в этот отрезок времени.

**Динамика трофической структуры сообщества.** Виды насекомых, зарегистрированные при учетах, были разбиты на широкие трофические группы: фитофаги, хищники, паразиты и сапрофаги. Эти группы близки к понятию гильдий, использованных при анализе трофической структуры сообществ на деревьях (Morgan, Southwood, 1982; Stork, 1987) и отражают в большей степени пищевую «специальность» видов в сообществе, чем интенсивность межвидовых отношений (по определению гильдии — Pianka, 1981). Так, в группу фитофагов включены все виды, использующие для питания различные части растения, в группу паразитов — все виды паразитоидов, включая сверхпаразитов. В список для анализа были включены лишь виды, зарегистрированные на стадии имаго. Гусеницы чешуекрылых, например, не включены в

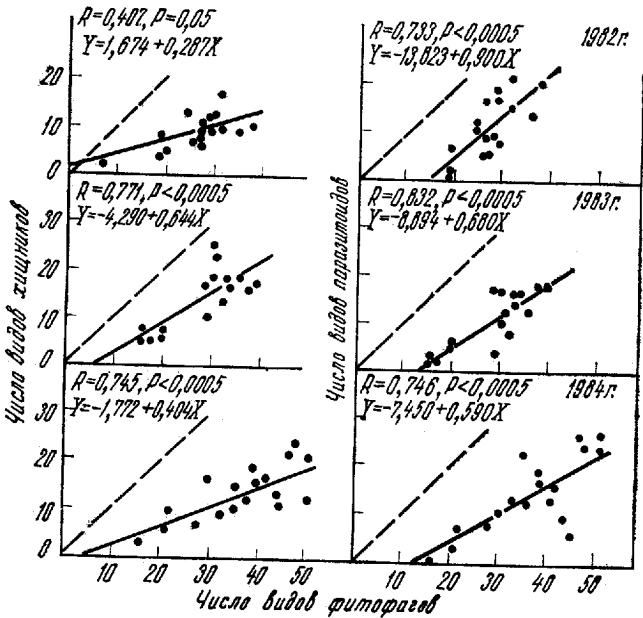


Рис. 3. Взаимосвязь между числом видов фитофагов и числом видов хищных и паразитических насекомых. Штриховая линия — линия регрессии при  $b = 1$ .

анализ, что связано со сложностью идентификации некоторых видов. Таким образом, анализ трофической структуры не лишен недостатков и ограничений.

Картина динамики трофической структуры сообщества и результаты статистических тестов (рис. 5 и табл. 2) не позволяют принять гипотезу о неоднородном соотношении между трофическими группами, несмотря на постоянный оборот видов. Исключение составляет группа паразитов, долевое участие которых было значимо неоднородным в 1982 и 1984 гг. Однако эта неоднородность имеет место лишь между периодами развития сообщества, тогда как в пределах периодов доля паразитов сохраняет относительную стабильность, за исключением одного случая (см. табл. 2).

Таким образом, несмотря на постоянный оборот видов на протяжении большей части периода вегетации сои и дискретный характер динамики сообщества насекомых на монокультуре сои, между отдельными трофическими группами сообщества сохраняется стабильное соотношение числа видов. Анализ трофических групп для совокупных выборок подтверждает предположение о том, что трофическая структура сообщества насекомых монокультуры сои достаточно устойчива

(табл. 3). Стабильность соотношения между трофическими группами сохраняется независимо от того, что от года к году существенно менялись абсолютное число видов (см. табл. 3) и таксономический состав сообщества (см. табл. 1).

Остаются неизвестными причины, по которым соотношение между трофическими группами принимает именно такие значения, а не другие. Достаточно ясно, что сообщества насекомых монокультур включи-

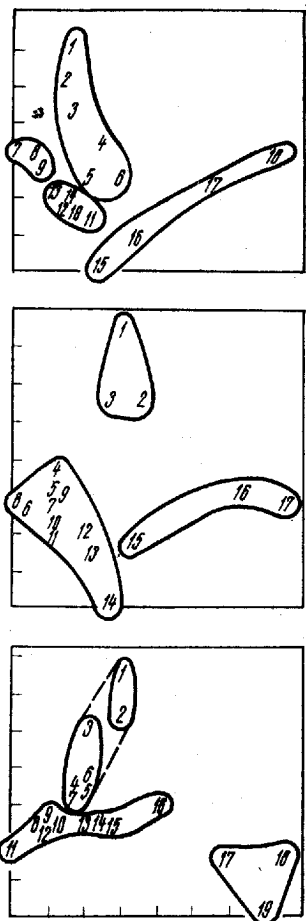


Рис. 4. Полярная ординация выборок насекомых, взятых в течение периода вегетации на монокультуре сои. Нумерация точек соответствует последовательности выборок во времени.

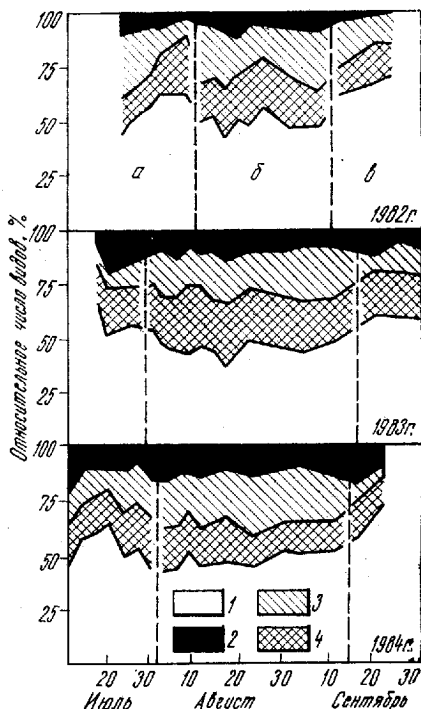


Рис. 5. Сезонная динамика трофической структуры сообщества насекомых монокультуры сои:

1 — фитофаги; 2 — сапрофаги; 3 — паразиты; 4 — хищники. Штриховой линией выделены периоды колонизации (а), «равновесного» состояния (б) и распада сообщества (в).

чают множество видов, в разной степени адаптированных к определенным видам растений и местообитаниям, и представляют собой, в некотором смысле, «элементарные единицы» более крупных видовых объединений. Сравнительные исследования на уровне таких элементарных единиц, однако, могут способствовать пониманию того, как формируется трофическая структура объединений видов более крупных масштабов. Независимо от причинности, очевидно, что феномен стабильности трофической структуры сообщества может найти применение в перспективе при индикации различных отклонений, вызываемых, например, длительным использованием пестицидов, а также при

Таблица 2

Проверка на неоднородность трофической структуры для всех дат учетов и в отдельные периоды развития сообщества насекомых в монокультуре сои (критерий неоднородности  $\chi^2$ )

Год	Трофические группы	Весь сезон	Период колонизации	«Равновесный» период	Период распада
1982	Фитофаги	21,128	6,771	3,488	0,642
	Хищники	8,664	2,802	3,705	0,498
	Паразиты	34,177**	10,651	6,558	8,771*
	Сапрофаги	8,738	2,199	2,874	3,527
Степени свободы		16	5	7	3
1983	Фитофаги	18,146	1,053	6,271	0,081
	Хищники	7,209	0,295	5,005	0,086
	Паразиты	20,008	0,446	5,338	1,573
	Сапрофаги	7,456	1,490	3,251	1,349
Степени свободы		16	2	10	2
1984	Фитофаги	24,831	8,968	4,833	1,157
	Хищники	8,318	2,182	5,584	0,064
	Паразиты	27,607*	4,954	4,592	0,193
	Сапрофаги	9,842	6,515	2,489	0,550
Степени свободы		17	6	8	1

Таблица 3

Проверка на неоднородность трофической структуры сообщества насекомых монокультуры сои (критерий неоднородности  $\chi^2$ )

Трофические группы	1982		1983		1984		$\chi^2$	Степени свободы
	S	%	S	%	S	%		
Фитофаги	87	41,04	110	41,50	122	38,36	0,696	2
Хищники	25	11,79	41	15,47	39	12,26	1,724	2
Паразиты	69	32,55	71	26,79	97	30,51	1,994	2
Сапрофаги	31	14,62	43	16,24	60	18,87	1,704	2
В целом	212	100	265	100	318	100	4,827	6

разработке методов управления агроэкосистемами, направленных на сохранение видового разнообразия и повышение эффективности полезной фауны.

Биолого-почвенный институт  
ДВО РАН

Поступила в редакцию  
3 июля 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. — Рукопись деп. в ВИНТИ 27.05.1987, № 3800—В87. — 70 с.
- Арефин В. С., Холин С. К. Видовая структура сообщества насекомых монокультуры сои с точки зрения теории островной биогеографии. — Рукопись деп. в ВИНТИ 13.04.1988, № 2840—В88. — 27 с.
- Beals E. W. Bray-Curtis ordination: An effective strategy for analysis of multivariate ecological data. — In: MacFadyen A., Ford E. D. (eds.). Advances in Ecological Research, 1984, 14, p. 1—55.

- Briand F., Cohen J. Community food webs have scale invariant structure. — *Nature*, 1984, 307, N 5948, p. 264—267.
- Diamond J. M. Avifaunal equilibria and species turnover rates on the Channel Islands of California. — *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 1969, 64, p. 51—63.
- Glasser J. M. On the causes of temporal change in communities: modification of the biotic environment. — *Amer. Nat.*, 1982, 119, N 3, p. 375—390.
- Heatwole H., Levins R. Trophic structure, stability and faunal change during recolonization. — *Ecology*, 1972, 53, N 4, p. 531—534.
- Moran V. C., Southwood T. R. E. The guild composition of arthropod communities in trees. — *J. Anim. Ecol.*, 1982, 51, p. 299—306.
- Pianka E. R. Competition and niche theory. — In: R. M. May (ed.). *Theoretical Ecology. Principles and Applications*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, London, 1981, p. 167—196.
- Southwood T. R. E., Kennedy C. E. J. Trees as islands. — *Oikos*, 1983, 41, N 3, p. 359—371.
- Stork N. E. Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. — *Ecol. Entomol.*, 1987, 12, N 1, p. 69—80.

УДК 574.587 : 595.142.2(265.4)

## СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ТАКСОЦЕНАХ ПОЛИХЕТ СУБЛИТОРАЛИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО МОРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

А. В. Озолиньш

На двух станциях, расположенных в заливе Петра Великого Японского моря на песке на глубине 10 и 47 м, изучали сезонные изменения в таксоценах полихет. Наиболее существенные вариации в видовой структуре таксоценов отмечены на глубине 10 м. С помощью множественного дискриминантного анализа в пределах каждого таксоценов выделены два сезонных аспекта, причем летние изменения на глубине 10 м по времени опережают таковые на глубине 47 м. Обсуждается проблема соотношения временных флуктуаций с понятием сообщества как такового.

С 1980 г. в Дальневосточном государственном морском заповеднике, расположенном в заливе Петра Великого Японского моря, осуществляется программа ежегодного контроля за состоянием охраняемых экосистем. Объективная оценка долговременных изменений в структуре донного сообщества невозможна без анализа его сезонной динамики.

Первые данные по сезонным изменениям биоты дальневосточных морей приводит И. Г. Закс (1927). В южном Приморье подробно изучались только сообщества залива Посьета до глубины 20 м (Голиков, Скарлато, 1982; Golikov, Skarlato, 1973). Имеются данные по экологии размножения и сезонному распределению массовых видов полихет (Бужинская, 1973, 1982).

Настоящая работа посвящена изучению сезонных изменений в некоторых таксоценах полихет морского заповедника и носит предварительный характер. Основная цель — выявить структурные изменения в сообществах полихет на разных глубинах и оценить величину этих изменений.

Пробы брали в марте, мае (июне), августе и октябре 1984 г. на двух станциях восточного участка заповедника: в полузакрытой бухте на глубине 10 м на очень мелком промытом песке и в центре участка на глубине 47 м на мелком заиленном песке. Для уменьшения ошибки за счет неравномерности пространственного распределения организмов в каждый сезон на станции брали по 10 дочерпателей «Океан» с площадью захвата 0,25 м<sup>2</sup>. Пробы промывали через сито с размером ячеек 0,5 мм и фиксировали 5%-ным раствором формалина. Индекс видового разнообразия подсчитывали по формуле Шеннона (Shannon, 1948) отдельно для численности и биомассы видов. Сходство между сезонами определяли с помощью индекса сходства для количественных данных Чекановского (Czekanowski, 1909). Для оценки значимости сезонных вариаций применяли множественный дискриминантный анализ (Афифи, Эйзен, 1982); а для оценки агрегированности полихет использовали отношение выборочной дисперсии к средней численности видов в сезон на станции (Озолиньш, 1987).