

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



13
—
1983

ЭКОСИСТЕМЫ ПЕЛАГИАЛИ

УДК 581.526.324(261.62)

З. П. БУРЛАКОВА, В. И. ХОЛОДОВ,
Л. В. КУЗЬМЕНКО

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА ФИТОПЛАНКТОНА В РАЙОНЕ ВИХРЕВОГО ОБРАЗОВАНИЯ В САРГАССОВОМ МОРЕ

Комплексные исследования, проводимые в экспедиционных условиях представителями различных океанологических специальностей, предполагают измерение и анализ многих свойств морской среды и живущих в ней организмов. Полученные данные позволяют выполнить исследование структуры полигона и (что особенно важно) посредством изучения связи между признаками уточнить их природу, а также выявить наиболее общие закономерности их поведения в море.

Важную задачу представляет и изучение устойчивости фитопланкtonных сообществ, так как именно устойчивость экосистем характеризует их способность выживать в изменяющейся среде. Интересно при этом исследовать устойчивость параметров самой экосистемы, а не ее математической модели, что обычно выполняется. Действительно, математические модели, как известно, являются упрощенным отображением действительности, причем остается неизвестным, насколько допустимыми могут быть сделанные упрощения.

В работе описаны качественный и количественный составы фитопланкtonа отдельного вихревого образования на микрополигоне, выполненном в 34-м рейсе НИС «Михаил Ломоносов» в мае 1978 г. в Саргассовом море. Предпринята попытка исследования методом главных компонент структуры сообщества фитопланкtonа и оценки устойчивости его характеристик (численности, биомассы), а также расчета степени гомеостаза сообщества. Анализируются различные методы оценивания устойчивости параметров экосистем.

Материал и методы. Микрополигон представляет собой «крест» со стороной 80 миль, координатами $27^{\circ} 54'$ с. ш. и $69^{\circ} 45'$ з. д. По гидрологическим данным этот район характеризуется как периферия уходящего на запад теплового вихревого образования (рис. 1). Исследования проводили на четырех станциях меридионального и шести станциях широтного направлений, на которых измеряли 20 гидрологических, гидрохимических и гидробиологических признаков:

H — глубина взятия пробы, м;

$N_{\text{пер}}$ — численность перидиниевых, млн. кл./ м^3 ;

t — температура морской воды, $^{\circ}\text{C}$;

$B_{\text{пер}}$ — биомасса перидиниевых, $\text{мгC}/\text{м}^3$;

S — соленость, ‰ ;

$N_{\text{диат}}$ — численность диатомовых, млн. кл./ м^3 ;

T — величина показателя ослабления излучения, m^{-1} ;

$B_{\text{диат}}$ — биомасса диатомовых, $\text{мгC}/\text{м}^3$;

N — концентрация нитратов, $\text{мкг-ат}/\text{л}$;

$N_{\text{кокк}}$ — численность кокколитофорид, млн. кл./ м^3 ;

P — концентрация фосфатов, $\text{мкг-ат}/\text{л}$;

$B_{\text{кокк}}$ — биомасса кокколитофорид, $\text{мгC}/\text{м}^3$;

Si — концентрация силикатов, $\text{мкг-ат}/\text{л}$;

$N_{\text{жгут}}$ — численность мелких жгутиковых, кл./ м^3 ;

Cl — содержание хлорофилла «*a*», $\text{мг}/\text{м}^3$;

$B_{\text{жгут}}$ — биомасса мелких жгутиковых, $\text{мгC}/\text{м}^3$;

Pr — первичная продукция, $\text{мгC}/\text{м}^3 \cdot \text{день}$;

$N_{\text{общ}}$ — общая численность клеток фитопланкtonа;

$C_{\text{орг}}$ — содержание взвешенного органического углерода, $\text{мг}/\text{м}^3$;

$B_{\text{общ}}$ — общая биомасса фитопланкtonа.

Институт биологии

южных морей РН УССР

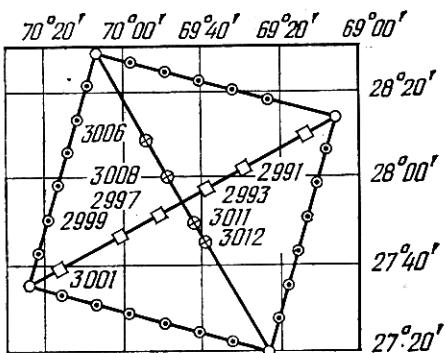


Рис. 1. Схема полигона в Саргассовом море.

ми Морского гидрофизического института АН УССР, которые участвовали в экспедиции 34-го рейса НИС «Михаил Ломоносов» [5].

Для анализа структуры экосистемы фитопланктона применяли один из методов многомерной статистики — метод главных компонент. При этом исходили из предположения, что изучаемая структура экосистемы в основном подвержена воздействию сравнительно небольшого числа основных факторов (главных компонент), которые непосредственно не наблюдаются, но вызывают коррелированное изменение измеряемых признаков [1]. По исходным данным рассчитана корреляционная матрица, элементами которой являются парные коэффициенты корреляции. На основе корреляционной матрицы рассчитаны главные компоненты, интерпретация которых приводится ниже. Для классификации исходных признаков и уточнения представлений относительно их природы эти признаки размещены в пространстве двух первых главных компонент.

В данной работе изучается устойчивость характеристик не во времени, а в пространстве. Предполагается, что на разных горизонтах исследуемого района изменения факторов среды действуют на численность и биомассу организмов фитопланктона. В качестве биотических факторов приняты численность и биомассы перидиниевых, диатомовых, кокколитофорид и мелких жгутиковых, в качестве абиотических — содержание нитратов, фосфатов и кремния. Показателем стабильности отдельных признаков на разных горизонтах служит вариабельность или отношение стандартных отклонений признаков к их средним арифметическим: $v = \frac{s}{x}$, где v — вариабельность, s — стандартное отклонение, x — среднее арифметическое.

Степень гомеостаза сообщества или устойчивость его характеристик при изменениях абиотических факторов среды рассчитывали как отношение средней вариабельности абиотических факторов к вариабельности того или иного биотического фактора. Например, степень гомеостаза численности перидиниевых рассчитывали по формуле: $G = \frac{v_{cp}}{v_{N_{per}}}$, где v_{cp} — средняя вариабельность абиотических факторов (N, P, Si); $v_{N_{per}}$ — вариабельность численности перидиниевых. В качестве обобщенного показателя изменчивости сообщества на разных горизонтах приняты суммы всех элементов и суммы элементов главных диагоналей ковариационных матриц, рассчитанных по логарифмам численностей четырех групп фитопланктона на разных горизонтах [3]. Устойчивость сообщества рассчитывали как суммы всех элементов и суммы элементов главных диагоналей ковариационных матриц биомасс фитопланктонных организмов. Поскольку рассчитанные показатели стабильности и изменчивости отражают разные характеристики устойчивости экосистем, представляется целесообразным совместный анализ полученных показателей.

Результаты и их обсуждение. Вертикальная структура системы сообщества фитопланктона. Средняя численность перидиниевых и диатомовых уменьшается, а кокколитофорид и жгутиковых возрастает (рис. 2, а) с уве-

Из слоя 0—180 м пробы фитопланктона отбирали батометрами. Горизонты выбирали в соответствии с данными о прозрачности вод. Пробы фитопланктона объемом 3—8 л сгущали методом мягкой фильтрации на фильтрах Сынпор № 5 и обрабатывали методом прямого счета клеток фитопланктона. Содержание углерода в сырой массе растительного планктона рассчитано по формулам М. М. Муллина и Р. Р. Стретмана [7, 8].

Гидрохимические и гидрологические признаки измерены сотрудниками

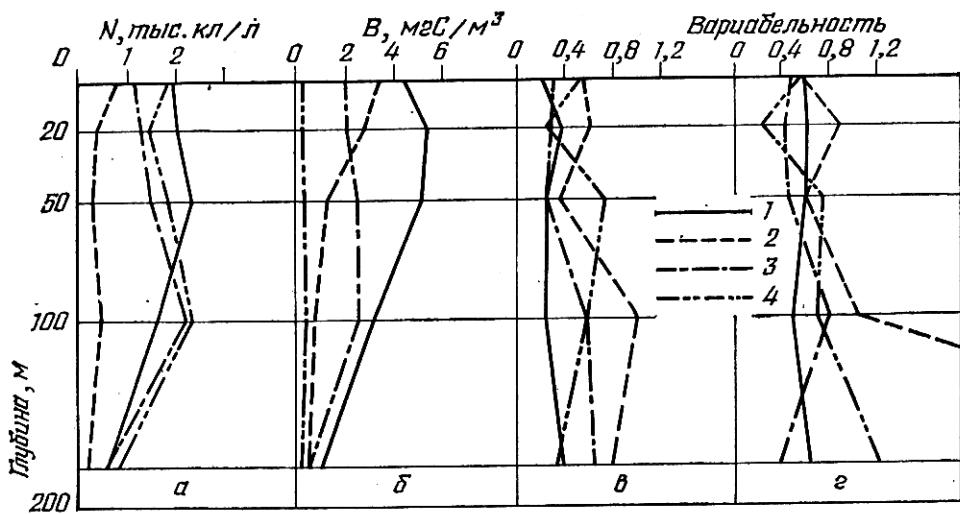


Рис. 2. Распределение по глубине численности (а), биомассы (б) и отношения стандартного отклонения к среднему арифметическому значению численности (в) и биомассы (г):
1 — перидиниевые; 2 — диатомовые; 3 — кокколитофориды; 4 — жгутиковые.

личением глубины от 0 до сезонного скачка плотности (~ 100 м). С дальнейшим увеличением глубины численность клеток фитопланктона быстро снижается, однако биомасса перидиниевых и диатомовых убывает быстрее, чем их численность (рис. 2, б), что свидетельствует об измельчении этих групп водорослей. Несколько уменьшается количество кокколитофорид, а жгутиковых — остается без изменения. В поверхностном слое (0—50 м) по численности и биомассе доминируют перидиниевые; глубже — максимальная численность наблюдается у жгутиковых и кокколитофорид, однако по биомассе продолжают доминировать перидиниевые. В целом в нижних слоях фотической зоны преобладают мелкие формы либо мелкие представители более крупных форм фитопланктона.

Численность и биомасса перидиниевых варьируют сравнительно мало (рис. 2, в и г). Иными словами, на каждом горизонте биомасса и особенно численность перидиниевых относительно постоянны, что характеризует перидиниевые как обязательный компонент структуры сообщества фитопланктона в исследованном районе. Вариабельность численности и биомассы диатомовых максимальна, поэтому можно предположить, что диатомовые являются в некоторой степени случайным и меньше всего регулируемым компонентом сообщества.

Связи между исследуемыми 20 признаками отражены в матрице парных коэффициентов корреляции (табл. 1). Абсолютные значения коэффициентов корреляции, как правило, низки, что, по-видимому, является следствием слабого взаимодействия признаков, а также наличием многих причин, которые влияют на состояние экосистемы. С глубиной горизонта заметно связаны (отрицательно) абиотические факторы: температура воды и ее соленость. С общей численностью клеток в воде наиболее тесно связаны численности кокколитофорид, мелких жгутиковых и перидиниевых, а с общей биомассой фитопланктона — биомасса перидиниевых. Таким образом, если биомасса фитопланктона формируется прежде всего за счет перидиниевых, то в образовании численности фитопланктона ведущая роль принадлежит кокколитофоридам и мелким жгутиковым.

Интересно отметить связь быстроопределяемого фактора — показателя ослабления излучения — с численностью и биомассой кокколитофорид, а также отсутствие связей между показателем ослабления излучения и численностью, биомассой перидиниевых и диатомовых. Полученные нами данные (рис. 2 и табл. 1) позволяют предположить, что в слое минимальной прозрачности концентрируются только мелкие формы фитопланктона.

Таблица 1. Парные коэффициенты корреляции между гидробиологическими,

	Глу- бина <i>H</i>	Перидиниевые		Диатомовые		Кокко- литофори- ды, числен- ность	$C_{\text{орг}}^*$ C мг/м ³	Кокко- литофори- ды, биомас- са по <i>C</i>	Мелкие жгутиковые	
		Чис- лен- ность	Био- масса по <i>C</i>	Чис- лен- ность	Био- масса по <i>C</i>				Чис- лен- ность	Ени- масса по <i>C</i>
Глубина <i>H</i>	1	-0,48	-0,47	-0,25	-0,53	0,05	0,19	-0,19	0,03	0,23
Перидиниевые, чис- ленность		1	0,55	0,29	0,12	0,55	-0,14	0,53	0,42	0,24
Перидиниевые, био- масса по <i>C</i>			1	0,38	0,41	0,38	-0,08	0,36	0,24	0,13
Диатомовые, чис- ленность				1	0,38	0,48	0,23	0,65	0,26	0,09
Диатомовые, био- масса по <i>C</i>					1	-0,09	-0,15	0,10	0,06	-0,05
Кокколитофориды, численность						1	0,18	0,78	0,46	0,37
$C_{\text{орг}}$							1	0,23	0,07	0,32
Кокколитофориды, биомасса по <i>C</i>								1	0,34	0,24
Мелкие жгутико- вые, численность									1	0,69
Мелкие жгутико- вые, биомасса по <i>C</i>										1
Всего численность										
Всего биомасса по <i>C</i>										
Температура										
Соленость										
Продукция										
Нитраты										
Фосфаты										
Хлорофилл «а»										
Силикаты										
Ослабление света										

Поскольку приведенные в табл. 1 коэффициенты корреляции отражают среднюю или результирующую связь, возникает необходимость поиска частных связей между признаками, проявляющихся в некоторых случаях и нивелирующихся при расчете средней связи. Действительно, каждый из рассматриваемых признаков, взаимодействуя с другими признаками, может образовывать с ними тесно связанные группы. При этом в зависимости от того, попадут в том или ином случае рассматриваемые признаки в одну или разные группы, изменяются знак и величина коэффициента корреляции между этими признаками. Выделение таких групп, или главных компонент, является своего рода задачей разложения коэффициентов корреляции на составляющие.

Главные компоненты, рассчитанные по корреляционной матрице, вносят разный вклад в объяснение всей изменчивости исследуемой системы (рис. 3): первая извлекает 28,6% суммарной дисперсии; вторая — 22,1%. Вклады каждой из последующих компонент малы и различаются незначительно. Следовательно, в системе достаточно четко проявляются две тенденции, которые и подлежат тщательному анализу. Кроме этих наиболее важных тенденций действуют многие другие, имеющие более частное значение, что и обуславливает низкие абсолютные величины большинства коэффициентов корреляций. Отметим, что интерпретация главных компонент, извлекающих малую часть общей дисперсии, весьма затруднительна.

На рис. 4 в виде диаграмм представлена структура пяти главных компонент. Высота прямоугольников в диаграммах соответствует весовым коэффициентам признаков в данной главной компоненте. Первая главная компонента отражает основную закономерность распределения признаков в си-

гидрохимическими и гидрологическими признаками, измеренными на полигоне Полимоде

Всего		Темпера- тура	Соленость	Продук- ция	Нит- раты	Фос- фаты	Хлоро- филл «а»	Сили- каты	Ослаб- ление света
Числен- ность	Биомасса по С								
-0,16	-0,50	-0,88	-0,65	-0,31	0,44	-0,2	0,63	0,27	0,33
0,76	0,62	0,34	0,25	0,10	0,18	0,02	-0,20	-0,15	0,27
0,48	0,93	0,35	0,26	-0,03	-0,28	-0,10	-0,26	-0,19	0,07
0,55	0,57	0,11	0,20	0,14	-0,17	0,01	-0,16	-0,03	0,26
0,09	0,49	0,49	0,35	0,09	-0,28	0,01	-0,34	-0,09	-0,15
0,84	0,54	-0,23	0,03	-0,06	-0,11	-0,04	0,10	0,09	0,74
0,10	0,01	-0,28	-0,24	-0,20	0,33	0,13	0,07	0,12	0,29
0,72	0,63	0,06	0,23	-0,02	-0,03	-0,11	-0,01	-0,09	0,55
0,79	0,32	-0,11	-0,11	-0,03	-0,02	0,19	0,10	0,44	0,41
0,53 1	0,19 0,63	-0,36 -0,01	-0,13 0,17	-0,15 0,01	0,17 -0,14	0,05 0,07	0,27 -0,01	0,23 0,18	0,34 0,59
	1	0,36	0,33	0,01	-0,27	-0,06	-0,25	-0,18	0,21
	1	0,67	0,21	-0,16	-0,05	-0,49	-0,21	-0,46	
	1		0,20	-0,21	0,18	-0,42	-0,05	-0,10	
	1			-0,32	0,35	-0,15	-0,13	-0,09	
	1				-0,06	0,60	0,02	0,03	
	1				1	-0,10	0,07	0,08	
	1					1	-0,03	0,36	
	1						1	0,18	1

стеме: с увеличением глубины несколько возрастает содержание нитратов и значительно снижаются биомасса и численность фитопланктона, главным образом за счет снижения численности и биомассы перидиниевых и кокколитофорид. При этом содержание органического углерода, а также кремния и фосфора не связано ни с глубиной, ни с распределением фитопланктона. Показатель ослабления света в целом уменьшается с увеличением глубины. Структура первой главной компоненты позволяет классифицировать ее как характеристику распределения признаков экосистемы в направлении глубины фотического слоя, или как состояние экосистемы этого слоя.

Во второй главной компоненте противопоставляются признаки, связанные с глубиной, признакам, коррелирующим с температурой воды. Очевидно, что эта компонента количественно характеризует распределение признаков в пробах, взятых с больших глубин с высоким содержанием мелких жгутиковых и кокколитофорид и низким — диатомовых. Температура и соленость этих вод имеют пониженные значения. Эта компонента отражает структуру слоя минимальной прозрачности. Таким образом, 22% наблюдаемой изменчивости признаков обусловлено наличием слоя сезонного скачка плотности. Следует отметить, что в этом слое кроме мелких жгутиковых и кокколитофорид обнаружено повышенное содержание углерода взвешенного органического вещества, нитратов и кремния. Перидиниевые и диатомовые существенно не влияют на показатели оптической плотности на данном участке экосистемы.

На исследованном полигоне содержание фосфатов, как правило, было очень низким. Однако в некоторых пробах отмечены высокие концентрации фосфатов. Содержание нитратов в них было пониженным. Из фитопланктона

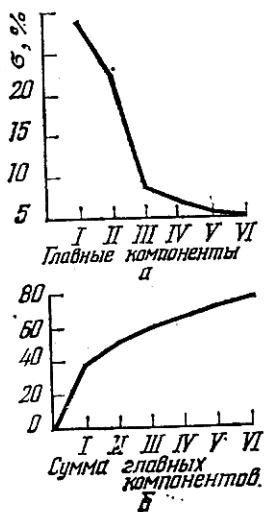


Рис. 3. Вклад каждой из первых шести главных компонент в объяснение всей дисперсии (а) и коммулятивная кривая дисперсии, извлекаемой этими компонентами (б).

Из фитопланктона с типом вод наиболее тесно связаны мелкие жгутиковые, а меньше всего — перидиниевые, содержание которых в пробе зависит главным образом от глубины отбора пробы. Содержание взвешенного органического вещества связано со слоем сезонного скачка плотности и не зависит от общей тенденции распределения признаков по глубине, а также от типа вод.

в таких пробах обнаруживаются в основном только мелкие жгутиковые. По-видимому, в третьей главной компоненте отражена структура вод, которых в исследованном районе относительно небольшое количество.

Анализ структуры главных компонент выявил следующие основные причины неравномерного распределения признаков в пространстве полигона: связь с глубиной (влияние глубины), что проявляется в первую очередь в снижении значений биотических факторов с увеличением глубины; наличие слоя сезонного скачка, или термоклина, под фотической зоной. Кроме этих двух основных причин существует ряд незначительных, связанных с присутствием в зоне вихря, различных типов вод с собственными характеристиками. В результате действия нескольких тенденций, каждая из которых вносит относительно небольшой вклад в распределение признаков, связь между признаками отличается низкими коэффициентами корреляции.

Связи между признаками и первыми четырьмя главными компонентами отражены в табл. 2, в которой связь характеризуется абсолютным значением факторных нагрузок. Так, численность и биомасса фитопланктона в пробе определяются в первую очередь неравномерностью его распределения по глубине, а на содержание биогенных элементов в воде в наибольшей степени влияет тип вод, из которых взята пробы.

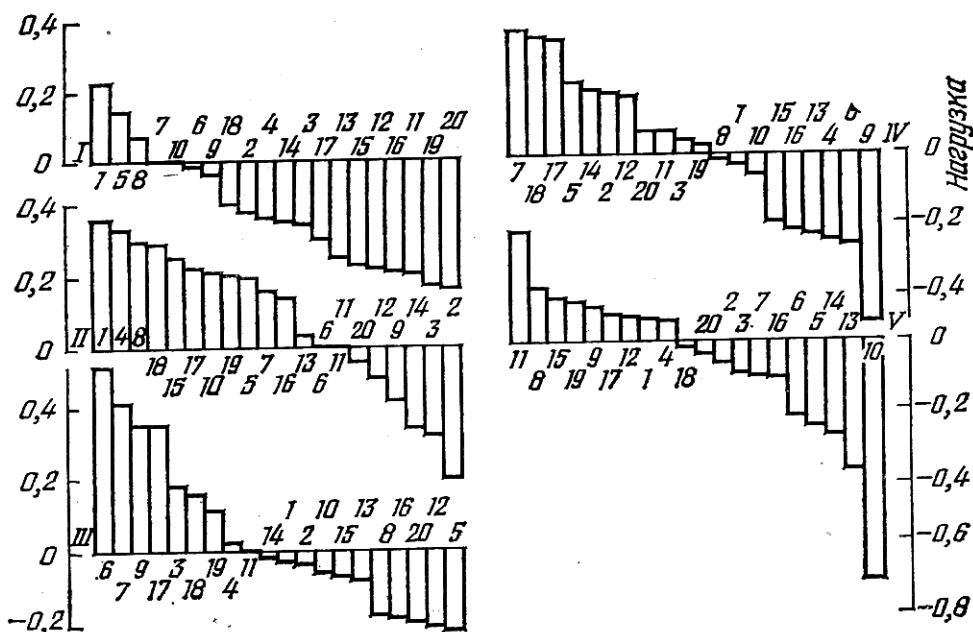


Рис. 4. Структура первых пяти главных компонент:

1 — глубина; 2 — температура; 3 — соленость; 4 — ослабление излучения; 5 — нитраты; 6 — фосфаты; 7 — кремний; 8 — хлорофилл «а»; 9 — первичная продукция; 10 — органический углерод: численность; 11 — перидиниевых; 13 — диатомовых; 15 — кокколитофорид; 17 — жгутиковых, род: численность; 12 — перидиниевых; 14 — диатомовых; 16 — кокколитофорид; 18 — жгутиковых; биомасса; 20 — всех видов.

Таблица 2. Факторная матрица

Признак	Главные компоненты			
	Первая	Вторая	Третья	Четвертая
<i>H</i>	0,537	0,759	-0,035	-0,042
<i>N_{пер}</i>	-0,780	-0,006	-0,011	0,022
<i>B_{пер}</i>	-0,738	-0,201	-0,279	0,191
<i>N_{диат}</i>	-0,664	0,064	-0,104	-0,261
<i>B_{диат}</i>	-0,412	-0,484	-0,031	0,215
<i>N_{кокк}</i>	-0,709	0,540	-0,092	-0,235
<i>C_{орг}</i>	-0,023	0,451	-0,078	-0,080
<i>B_{кокк}</i>	-0,763	0,298	-0,247	-0,255
<i>N_{жгут}</i>	-0,546	0,472	0,459	0,382
<i>B_{жгут}</i>	-0,305	0,609	0,205	0,389
<i>N_{общ}</i>	-0,873	0,420	0,147	0,048
<i>B_{общ}</i>	-0,885	-0,118	-0,261	0,079
<i>t</i>	-0,347	-0,796	-0,043	0,198
<i>S</i>	-0,441	-0,519	0,234	0,072
<i>P_r</i>	-0,113	-0,327	0,461	-0,557
<i>N</i>	0,333	0,414	-0,299	0,232
<i>P</i>	-0,036	-0,001	0,680	-0,301
<i>Cl</i>	0,295	0,632	-0,240	-0,028
	0,038	0,340	0,537	0,415
	-0,389	0,704	0,027	-0,292

Расположение признаков в пространстве первых двух главных компонент позволяет разбить 20 исходных признаков на пять классов, объединяющих признаки по тесноте связей между ними (рис. 5).

Следует подчеркнуть, что в данном случае степень сходства между признаками означает сходство их поведения (распределение) в отношении действия двух первых главных компонент, или влияний глубины и термоклина. Так, в один класс вошли численность перидиниевых и диатомовых, общая биомасса и биомасса перидиниевых (рис. 5). Это обстоятельство еще раз подтверждает вывод о том, что биомасса фитопланктона формируется главным образом за счет перидиниевых и, в несколько меньшей мере, диатомовых. Но общая численность клеток тесно связана с численностями кокколитофорид и мелких жгутиковых (рис. 5). Иными словами, численность клеток сообщества фитопланктона обусловлена преимущественно численностью самых мелких клеток. В этот же класс входит и величина ослабления излучения, что указывает на связь, существующую между содержанием мелких клеток и оптическими свойствами воды.

В отдельный класс выделяются органический углерод общей взвеси и кремний, что подтверждает результаты исследований, выполненных в Саргассовом море раньше [6, 9]. Согласно этим исследованиям в Саргассовом море органическая взвесь представлена в основном мертвым веществом с большим содержанием силикатов.

Аналогично можно проанализировать структуру и остальных классов признаков. Отметим только, что содержащиеся в морской воде фосфаты образуют самостоятельный класс и не связаны с обеими компонентами. По-видимому, фосфаты могут служить надежным индикатором наличия определенного типа вод.

Классификация исходных признаков позволяет сократить их число для описания состояния системы: достаточно взять по одному признаку из каждого класса.

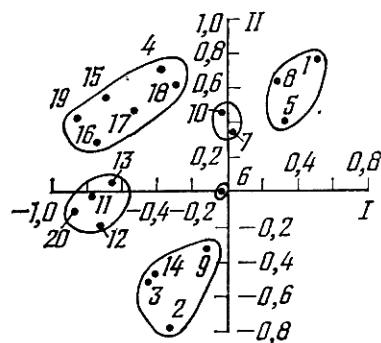


Рис. 5. Расположение биотических и абиотических признаков в пространстве двух главных компонент. Обозначения те же, что и на рис. 4.

Таблица 3. Показатели устойчивости и вариабельности структуры фитопланктона сообщества

Горизонт, м	Вариабельность			Степень гомеостаза		Вариабельность численностей		Устойчивость биомасс	
	абиотических факторов (средняя)	общей численности	общей биомассы	по численности	по биомассе	по элементам ковариационной матрицы	по элементам главной диагонали	по элементам ковариационной матрицы	по элементам главной диагонали
0	1,060	0,402	0,553	3,085	1,928	0,193	0,125	16,557	11,652
20	1,308	0,388	0,552	3,681	2,908	0,287	0,140	25,517	17,623
40—60	1,185	0,414	0,597	3,409	2,046	0,268	0,136	16,546	11,720
90—110	1,395	0,624	1,110	1,612	1,178	0,489	0,228	13,417	6,646
150—170	1,403	0,308	1,090	3,257	1,534	0,504	0,282	14,012	11,432

Таблица 4. Коэффициенты корреляции между различными

Параметр	v_{cp}	H	$G_{cp,6}$	$G_{cp,b}$
Вариабельность среды, v_{cp}	1	0,797 1	-0,349 -0,317	-0,311 -0,651
Глубина, H				
Степень гомеостаза численности *, $G_{cp,4} = \frac{\sum_{i=1}^m G_{N_i}}{m}$			1	0,784
Степень гомеостаза биомассы **, $G_{cp,6} = \frac{\sum_{i=1}^m G_{B_i}}{m}$			1	1
Вариабельность численности, $v_{cp,4} = \frac{\sum_{i=1}^m v_{N_i}}{m}$				
Вариабельность биомассы, $v_{cp,b} = \frac{\sum_{i=1}^m v_{B_i}}{m}$				
Стабильность численности, $S_N = \sum_{i,j=1}^m \{\text{cov } \lg N_{ij}\}$				
Устойчивость численности, $U_N = \sum_{i=1}^m \{\text{cov } \lg N_{ij}\}$				
Стабильность биомассы, $S_B = \sum_{i,j=1}^m \{\text{cov } \lg B_{ij}\}$				
Устойчивость биомассы, $U_B = \sum_{i=1}^m \{\text{cov } \lg B_{ij}\}$				

* m — число групп фитопланктона; N — численность i -й группы.

** B — биомасса i -й группы.

Устойчивость биотических признаков. Биотические признаки: численность определенных групп фитопланктона и их биомасса, будучи интегральными характеристиками экосистемы, иллюстрируют некоторый достигнутый уровень производства и деструкции фитопланктонных организмов. Интенсивность процессов синтеза и деструкции зависит от абиотических факторов, значение которых различно в разных точках пространства полигона. Сравнение вариабельности абиотических и биотических признаков может выявить наличие регуляторных механизмов в экосистеме, если они действительно существуют [2, 4]. В среднем вариабельность абиотических (табл. 3) и биотических (рис. 2, в и г) факторов возрастает в направлении от поверхности в глубину фотического слоя.

Поскольку в качестве показателя гомеостаза сообщества G мы приняли отношение средней вариабельности абиотических факторов (фосфатов, нитратов, силикатов) к вариабельности биотических, при $G > 1$ можно считать,

параметрами устойчивости сообщества фитопланктона

$v_{\text{ср.4}}$	$v_{\text{ср.6}}$	s_N	u_N	s_B	u_B
0,192 —0,032	0,799 0,909	0,918 0,982	0,820 0,969	—0,137 —0,603	—0,188 —0,464
—0,887	—0,662	—0,536	—0,401	0,620	0,867
—0,460	—0,808	—0,649	—0,665	0,963	0,959
1	0,325	0,246	0,021	—0,292	—0,650
	1	0,969	0,950	—0,980	—0,979
		1	0,957	—0,509	—0,508
			1	—0,573	—0,466
				1	0,916
					1

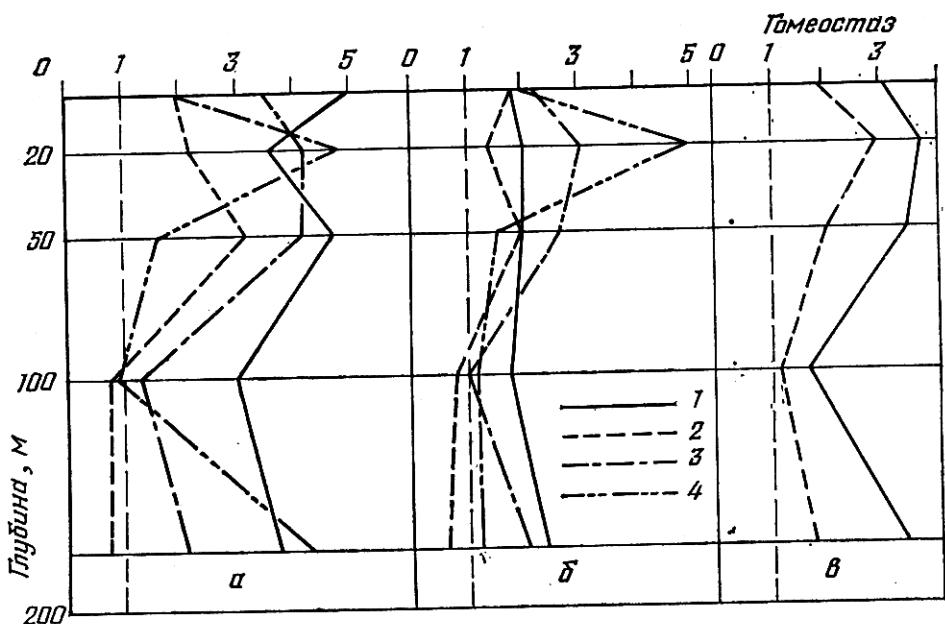


Рис. 6. Степень постоянства (гомеостаза) численности (а) и биомассы (б) фитопланктона.

Средние значения гомеостаза (в) численности (1) и биомассы (2).

Обозначения те же, что и на рис. 2. Вертикальные штриховые линии отмечают нижнюю границу существования гомеостаза.

что в системе действуют демпфирующие механизмы, ослабляющие колебания биотических компонент в ответ на изменения факторов среды. Максимальная степень гомеостаза численности наблюдается у перидиниевых водорослей (рис. 6, а), но по биомассе наибольший гомеостаз отмечен для мелких групп: кокколитофорид и жгутиковых (рис. 6, б). В целом же численность фитопланктона более стабильна, чем его биомасса (рис. 6, в). Регуляторные свойства системы в наибольшей степени выявляются в слое 10—50 м и снижаются с увеличением глубины до слоя скачка плотности, где регуляции обнаруживаются только у перидиниевых (рис. 6). Из полученных данных следует, что регулируемым параметром у мелких форм является биомасса, у крупных — численность. Мы рассчитали показатели устойчивости и вариабельности сообщества на разных горизонтах по методу Уильямсона с использованием логарифмов численности клеток фитопланктона и кроме этого их биомассы. Дополнительно определены средние вариабельности численности и биомассы на каждом горизонте. В результате получены восемь показателей устойчивости сообщества на пяти горизонтах (табл. 3). Очевидно, что каждый критерий характеризует в большей мере одну из сторон устойчивости сообщества. Связь рассчитанных показателей иллюстрируется коэффициентами парных корреляций между ними (табл. 4). Отметим очень тесную связь между показателями степени гомеостаза биомассы и показателем устойчивости биомассы сообщества, определенным с помощью ковариационных матриц, без учета вариабельности среды ($r = 0,96$). Последний показатель слабее связан с гомеостазом численности ($r = 0,62—0,87$).

С увеличением глубины возрастают вариабельность среды ($r = 0,80$) и средняя вариабельность биомассы ($r = 0,91$). Однако степень гомеостаза биомассы убывает в направлении увеличения глубины несколько медленнее ($r = -0,65$), что может свидетельствовать об усилении роли регуляторных механизмов. Показатели вариабельности сообщества, рассчитанные с помощью ковариационных матриц логарифмов численностей, тесно связаны с вариабельностью биомассы ($r = 0,95—0,97$), среды ($r = 0,82—0,97$) и глубиной ($r = 0,93$). В слое 0—50 м этот показатель изменяется аналогично показателям устойчивости биомассы сообщества, а также степени гомеостаза численности и биомассы. Однако вариабельность показателей сообщества в отличие от показателей устойчивости резко возрастает в слое пикноклина

и продолжает оставаться высокой и под этим слоем. Из рис. 2, в и г следует, что эта тенденция отвечает изменению с глубиной вариабельности численности и, особенно, вариабельности биомассы.

Таким образом, вариации и дисперсии логарифмов численности характеризуют в некоторой мере вариабельность сообщества, или непостоянство его состава.

Выводы. 1. Исследованы качественный и количественный составы фитопланктона отдельного вихревого образования в Саргассовом море. В поверхностном слое (0—60 м) фотической зоны преобладают перидиниевые, достигая 2,4 млн. кл./м³ с биомассой 5,4 мг С/м³. С увеличением глубины преобладают мелкие формы: жгутиковые и кокколитофориды, численность и биомасса которых на глубине 100 м достигает 2,2 млн. кл./м³ и 3 мг С/м³.

2. Численность фитопланктона в исследованном районе образована в основном за счет мелких жгутиковых и кокколитофорид, а биомасса представлена биомассой перидиниевых и кокколитофорид.

3. На распределение биотических и абиотических факторов значительно влияют глубина, образование термоклина и, в меньшей мере — наличие разных типов вод.

4. Гомеостаз основных показателей структуры фитопланктонного сообщества — численностей и биомасс четырех групп микроводорослей — наиболее четко проявляется в слое 10—60 м, характеризуя его как оптимальный для протекания продукционных процессов.

1. Андрюкович П. Ф. Применение метода главных компонент в практических исследованиях.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1973.— 123 с.
2. Новосельцев В. Н. Теория управления и биосистемы: Анализ сохранительных свойств.— М.: Наука, 1978.— 319 с.
3. Уильямсон М. Анализ биологических популяций.— М.: Мир, 1975.— 268 с.
4. Федоров В. Д., Соколова С. А. Опыт оценки устойчивости водной экосистемы.— Гидробиол. журн., 1973, 9, № 2, с. 11—13.
5. Отчет о работах в 34-м рейсе НИС «Михаил Ломоносов».— Севастополь, 1978.— Рукопись хранится в фондах МГИ АН УССР.
6. Chave K., Suess E. Suspended materials in seawater.— Trans. N. Y. Acad. Sci. Ser. 2, 1967, 29, p. 991—1000.
7. Mullin M. M., Slonn P. R., Eppley R. W. Relationship between carbon content cell volume and area in phytoplankton.— Limnol. and Oceanogr., 1966, 11, N 2, p. 307—311.
8. Strathman R. R. Estimating of organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume.— Ibid., 1967, 12, N 3, p. 411—418.
9. Wangersky P. J., Godon D. S. Particulate carbonate organic carbon and Mn⁺⁺ in the open ocean.— Ibid., 1965, 10, N 4, p. 544—550.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Поступила в редакцию
19.10.81

Z. P. BURLAKOVA, V. I. KHOLODOV,
L. V. KUZMENKO

STRUCTURE OF THE PHYTOPLANKTON COMMUNITY IN THE FORMATION-OF VORTICITY REGION OF THE SARGASSIAN SEA

Summary

Qualitative and quantitative compositions of phytoplankton as well as its depth distribution are studied in the region formation of heat vorticity in the Sargassian Sea. The phytoplankton biomass is formed mainly due to Pyrrhophyta and its amount — due to Coccolithophoridae and Flagellata. Relations between 20 biotic and abiotic characters of the phytoplankton ecosystem are studied by methods of multivariate statistics. The main regularities in the distribution pattern in the testing ground are as follows: sharp vertical heterogeneity, effect of thermocline, presence of various types of waters with inherent physical and chemical characteristics in the vortex zone, etc. Weak relations between the characters studied are accounted for by many reasons effecting their distribution.