

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 2010

ПРИ. 1221

ПРОВ 98

БИОЛОГИЯ МОРЕЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 48

ДОННЫЕ СООБЩЕСТВА
И МОРСКИЕ ОБРАСТАНИЯ

Институт Биологии
Южных морей ДНУ УССР
БИБЛИОТЕКА
Лб. *Зек*

КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1979

ACORN BARNACLES EATING AWAY BY
STYLOCHUS PILIDIUM

Summary

Observations and experiments under natural and laboratory conditions established that stylochus pilidium can almost completely eat away the populations of acorn barnacles during winter in the Sevastopol bay.

Young Stylochus which settled in the population of young small acorn barnacles starts eating them away and finds shelter in the house of the next sacrifice.

As Stylochus grows it attacks acorn barnacles of ever bigger size. Stylochus lays its eggs in the acorn barnacle house as well. Stylochus displays the parental care.

УДК 577.472:519.2.(26)

Ю. А. Горбенко, Ю. В. Подвинцев

**АНАЛИЗ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ЭЛЕМЕНТОВ В СИСТЕМЕ:
МИКРО- И МАКРООРГАНИЗМЫ ОБРАСТАНИЙ — БИО-
И АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ
(математический эксперимент)**

В современный период развития гидробиологической науки весьма актуальна проблема глубокого системного исследования различных процессов в морской среде, которые проходят с участием морских организмов. Результаты указанных исследований используются при изучении биопродуктивности водоемов, при определении реакции среды в ответ на антропогенные воздействия. Они могут применяться также при изучении биологии обрастаний и борьбы с ними, а также в других целях.

Морская среда представляет собой сложную систему взаимосвязанных живых и неживых компонентов. При этом естественно возникает вопрос, как изменяется, например, биомасса каких-нибудь организмов в среде или величина какой-то характеристики при изменении воздействия определенных элементов системы; в каком направлении будут развиваться процессы в биосистеме при отлове отдельных групп гидробионтов и т. п.

Методика

Для решения задач такого рода при анализе Рыбинского водохранилища В. В. Меншуткиным и Ю. И. Сорокиным [1] был предложен метод математического эксперимента по системе балансовых и энергетических уравнений, составленных при учете отношений «хищник — жертва» и естественной смертности живых организмов. Суть этого эксперимента состояла в следующем: искусственно уменьшали или увеличивали биомассу одного параметра (или элемента) системы и наблюдали, к каким изменениям биомассы других элементов в системе приводит подобное внешнее воздействие. Такой эксперимент со множеством параметров невозможно провести в природе или в лабораторных условиях, но его можно поставить с помощью математического моделирования на ЭВМ.

Результаты эксперимента [1] были представлены в виде матрицы коэффициентов связи

$$K_{ij} = \frac{\frac{\Delta B_i}{B_i}}{\frac{\Delta B_j}{B_j}}, \quad (1)$$

где $\Delta B_i/B_i$ — относительное приращение i -го параметра экосистемы. Если увеличение значения j -го параметра влечет за собой приращение i -го параметра, то $k_{ij} > 0$ (при уменьшении i -го параметра $k_{ij} < 0$).

В отличие от [1], в данной работе впервые предлагается метод вычисления относительных приращений параметров на основе статистического многомерного анализа экспериментальных данных о биопроцессах в море.

Вычисление матрицы относительных приращений параметров и ее анализ.

Пусть имеется матрица $X = \|x_{ij}\|$ ($i = \overline{1, N}$; $j = \overline{1, n}$) из N наблюдений за параметрами $x_1, x_2, \dots, x_n$. Необходимо вычислить матрицу относительных приращений B

$$B = \|b_{ij}\| \quad (i, j = \overline{1, n}), \quad (2)$$

$$b_{ij} = \frac{\partial x_i}{\partial x_j} \quad (b_{ii} = 1). \quad (3)$$

Установим общность между коэффициентами связей k_{ij} , предложенными в [1], и b_{ij} из (3) в данном исследовании. Если рассматривать малые приращения ΔB_j (1—5% от B_j), то

$$K_{ij} \cong \frac{\partial B_i}{\partial B_j}. \quad (4)$$

Согласно (1) k_{ij} и в (4) будет представлять собой отношение относительных приращений параметров. Следовательно, если в матрице наблюдений X все элементы x_{ij} привести к безразмерному виду, то будет наблюдаться полное совпадение формул (1) и (3). Тогда для вычисления элементов можно использовать матрицу корреляции R , вычисляемую по матрице X и представляющую собой исходную для анализа меру взаимной информации о множестве безразмерных случайных величин. Корреляционная матрица R может быть представлена, согласно [2], в фундаментальной форме

$$R = T \Lambda T^T. \quad (5)$$

T — матрица нормированных собственных векторов, а Λ — диагональная матрица собственных чисел матрицы R , t — знак операции транспонирования матриц. Согласно [2], можно построить систему из n ортогональных линейных множественных регрессий

$$T^T \vec{x} = A \vec{x} = 0. \quad (6)$$

Здесь A — квадратная матрица размера n ; $\vec{x}$ — n -мерный вектор случайных нормированных величин x_i ($i = \overline{1, n}$) $\vec{x}^T = (x_1, x_2, \dots, x_n)$. Так как все переменные x_i ($i = \overline{1, n}$) считаются зависимыми между собой, то выражение (6) продифференцируем по переменной x_k и, учитывая $\frac{\partial x_k}{\partial x_k} = 1$, получим

$$A_k \frac{\partial \vec{x}}{\partial x_k} = \alpha_k \quad (k = \overline{1, n}). \quad (7)$$

В (7) A_k — матрица размера $n - 1$ представляет собой матрицу A без k -й строки и k -го столбца.

$$\frac{\partial \vec{x}}{\partial x_k} = \left(\frac{\partial x_1}{\partial x_k}, \frac{\partial x_2}{\partial x_k}, \dots, \frac{\partial x_{k-1}}{\partial x_k}, \frac{\partial x_{k+1}}{\partial x_k}, \dots, \frac{\partial x_{n-1}}{\partial x_k}, \frac{\partial x_n}{\partial x_k} \right), \quad (8)$$

α_k — k -й вектор-столбец матрицы A без элемента a_{kk} .

Решая систему уравнений (7), получим

$$\frac{\partial \vec{x}_k}{\partial x_k} = A_k^{-1} \alpha_k \quad (k = \overline{1, n}). \quad (9)$$

Используя n вычисленных в (9) векторов, находим матрицу B . Это является решением поставленной задачи.

Указанным выше методом с помощью ЭВМ ЕС-1020 была вычислена матрица относительно приращений параметров изучаемой системы в бухте у Севастополя.

В качестве исходных данных использовали числовую матрицу из 55 наблюдений за 40 параметрами в море. Наблюдения проводили в Севастопольской бухте регулярно, каждые 5—10 суток в течение 1971 г. Особенность их заключалась в том, что продолжались они в основном 30 суток, с начала и до конца каждого месяца, т. е. осуществлялись на ранних стадиях развития биотической сукцессии в сообществе обрастаний.

Из 40 исходных параметров для исследования были взяты 25. Параметры матрицы были объединены в 7 факторов:

1. Фактор макроорганизмов — 5 параметров (балаюсы, мидии, мшанки, ботриллюсы, гидроида).

2. Фактор бактерий — 3 параметра (гетеротрофные бактерии планктона, перифитона и взвеси).

3. Фактор живых диатомовых — 3 параметра (диатомовые планктона, перифитона, взвеси).

4. Фактор мертвых диатомовых — 3 параметра (диатомовые планктона, перифитона, взвеси).

5. Фактор гидрохимический — 6 параметров (РОВ, кислород, щелочность, рН, фосфор минеральный, нитриты — азот).

6. Фактор загрязнения — 2 параметра (нефть, фенол).

7. Фактор карбонатного равновесия — 3 параметра (углекислота, ионы гидрокарбоната и карбоната).

Предварительная математическая обработка по методу [3] показала, что выделенные 7 факторов имеют между собой **глубокую** статистическую связь с вероятностью $P > 0,99$. Это значит, что все 25 параметров описывают в целом биосистему, которую мы назвали «биосистемой обрастания». А по матрице X можно вычислить матрицу B и результаты вычислений представить в виде таблицы.

Объединим 7 исходных факторов в 2: 1) биотический, включающий в себя 14 параметров (или элементов системы), 2) абиотический фактор, состоящий из 11 параметров. К биофактору отнесем: биомассу (в миллиграммах) — балаюсов, мидий, мшанок и ботриллюсов, а также гетеротрофных бактерий, живых и мертвых диатомовых водорослей планктона, морской взвеси и перифитона (обрастаний), оседающих на пластины обрастания в море. Определяли и количество гидроедов (в процентах по отношению к занимаемой ими площади на пластинах). К абиофактору отнесем: рН, концентрацию растворенного органического вещества (РОВ) (по экстинкции E на волне 260 нм (E_{260})), нефть и фенол (в миллиграммах на литр), щелочность (в миллиграмм-эквивалентах на литр), кислород и углекислоту (в миллилитрах на литр), фосфор минеральный и нитриты — азот (в микрограммах на литр), гидрокарбонат- (HCO_3^-) и карбонат-ионы (CO_3^{2-}) (в миллиграмм-эквивалентах на литр). Изменение биомассы изучаемых организмов за год показано в табл. 1.

После проведения соответствующих расчетов была составлена таблица 25×25 параметров (табл. 2). По диагонали в ней размещены обозначения параметров, которые в данной вертикальной строке являются параметрами-возбудителями; по горизонтали — градиенты, которые по-

казывают, как изменяется данный параметр и с каким знаком при увеличении (или уменьшении) на 1% соответствующего параметра-возбудителя. При значениях градиента до 0,3 ответная реакция данного параметра на действие параметра-возбудителя считается слабой, от 0,3 до 0,89 — средней, от 0,9 до 1,9 — сильной, а от 2,0 и более — очень сильной.

Результаты

В ответ на внешнее воздействие одного из параметров-возбудителей величиной в 1% на остальные параметры они либо изменялись по-разному (до 5,4%), либо изменений не обнаружилось (табл. 2). При этом биотические и биокосные (мертвые диатомовые водоросли) параметры от внешнего воздействия в целом изменялись мало. Вместе с тем влияние некоторых из них в качестве параметров-возбудителей на абиотические параметры было сильным, в ряде случаев превышая 1%.

Особенно сильными параметрами-возбудителями в изучаемой системе оказались гетеротрофные бактерии планктона, мшанки, гетеротрофные бактерии взвеси, нитриты — азот и гидрокарбонат-ионы, а самыми слабыми — щелочность, содержание нефти, мертвые диатомовые водоросли планктона, взвеси и гидроиды (табл. 3). Наиболее сильно возбуждаемыми параметрами, с другой стороны, были углекислота, а также гидрокарбонат-ионы, рН, азот — нитриты, гетеротрофные бактерии взвеси и карбонат-ионы, т. е. в основном абиотические параметры (табл. 4). Вместе с тем гидрокарбонат-ионы, нитриты — азот и гетеротрофные бактерии взвеси одновременно являются также сильными параметрами-возбудителями.

Почти не подвергалась возбуждению биомасса мшанок, слабо возбуждались гетеротрофные бактерии планктона, а также щелочность воды, мидии, ботриллы, гидроиды, живые диатомовые взвеси и содержание нефти в воде. Из этих параметров сильными параметрами-возбудителями были мшанки и гетеротрофные бактерии планктона. Таким образом, параметры-возбудители могут быть сами слабо и сильно возбудимыми.

Обнаружено, что при воздействии параметров-возбудителей реакция возбуждаемых параметров может быть положительной и отрицательной. Эти зависимости несомненно отражают прямые положительные или отрицательные связи в изучаемой биосистеме об-растаний.

После вычисления сумм всех градиентов по горизонтальным и вертикальным строкам табл. 2 было найдено общее влияние отдельных элементов на изучаемую систему.

Таблица 1

Изменение биомассы морских организмов на поверхности погруженных в море предметов (перифитон) и в воде (планктон и взвесь) в Севастопольской бухте в 1971 г.

Организмы	Пределы колебаний*
Баянусы	0—567,69
Мидии	0—13,489
Мшанки	0—0,36
Ботриллы	0—3,2
Гидроиды	0—9,6
<i>Диатомовые водоросли живые</i>	
Планктон	$16,8 \cdot 10^{-6}$ — $6,802 \cdot 10^{-3}$
Перифитон	$0,157 \cdot 10^{-2}$ —3,78
Взвесь	$0,126 \cdot 10^{-2}$ —8,06
<i>Гетеротрофные бактерии</i>	
Планктон	$0,892 \cdot 10^{-6}$ — $0,185 \cdot 10^{-4}$
Перифитон	$0,556 \cdot 10^{-5}$ — $0,525 \cdot 10^{-4}$
Взвесь	$0,282 \cdot 10^{-4}$ — $0,899 \cdot 10^{-3}$

* Биомасса баянусов, мидий, мшанок, ботриллов измерялась в мг/100 см² пластины; гидроидов—в %/100 см²; диатомовых водорослей и гетеротрофных бактерий планктона и взвеси—в мг/мл; диатомовых и гетеротрофов перифитона—в мг/см².

Взаимодействие био- и абиотических

Бал- нуса 0,77	0,8	0,5	-0,02	-0,07	-0,42	0,16	-0,1	-0,25	-0,2	-0,18	-0,17
Мидии	0,11	0,15	0,03	0,19	0,18	-0,09	-0,22	0,05	-0,11	-0,16	
0,26	0,22	Мшанки	0,21	-0,14	0,14	0,22	0,23	-0,18	-0,03	-0,17	-0,11
0,07	0,1	0,25	Ботрил- люсы	0,04	0,05	-0,17	-0,24	0,07	0,01	-0,05	0,26
-0,12	0,05	-0,2	0,06	Гидроиды	0,16	0,12	-0,08	-0,08	-0,00	0,02	-0,09
-0,06	0,01	0,12	0,12	0,04	Гетер. планкт.	0,08	-0,03	0,23	-0,13	0,01	0,03
0,25	0,14	0,25	-0,18	0,1	0,01	Гетер. перифит.	0,42	0,1	0,02	0,5	0,08
-0,17	-0,07	0,18	-0,23	-0,07	0,07	0,43	М. диат. планкт.	0,22	0,4	0,24	0,13
-0,25	-0,26	-0,41	0,17	-0,14	0,63	0,21	0,14	Гетер. взвеси	0,36	0,24	0,34
-0,2	0,09	0,21	-0,1	0,00	-0,56	-0,09	0,48	0,36	Ж. диат. планкт.	0,08	0,22
-0,17	-0,1	-0,001	-0,13	0,06	-0,28	0,42	0,29	0,23	0,1	Ж. диат. взвеси	0,62
-0,17	-0,19	-0,32	0,35	-0,09	0,4	0,17	0,06	0,34	0,22	0,62	М. диат. взвеси
-0,12	0,09	0,13	-0,17	0,61	-0,45	-0,05	0,27	0,23	0,4	-0,09	0,09
-0,06	0,16	-0,22	0,25	0,29	0,4	0,02	-0,06	-0,02	0,06	-0,03	-0,06
0,02	0,1	-0,12	-0,05	0,05	-0,06	-0,00	-0,25	-0,33	0,06	-0,14	0,18
-0,31	0,11	1,25	-0,36	0,5	-2,1	-0,73	0,28	0,52	0,00	-0,1	0,23
-0,05	-0,05	0,14	-0,08	0,04	-0,1	-0,15	0,1	0,07	0,03	-0,04	0,08
-0,1	-0,07	-0,02	-0,07	0,12	0,1	0,28	0,08	0,16	-0,03	-0,00	0,03
-0,18	-0,2	-0,57	0,27	0,12	0,78	0,16	-0,18	0,39	0,33	0,25	0,16
-0,32	-0,39	-0,37	-0,03	-0,2	1,02	0,54	0,22	0,31	-0,00	0,3	0,15
-0,13	-0,15	-0,3	0,14	0,00	0,34	-0,04	0,09	0,13	-0,04	-0,00	-0,07
-0,12	0,1	0,04	0,3	-0,09	-0,21	-0,11	-0,2	0,05	0,23	-0,08	0,08
-0,49	0,49	3,15	-1,75	0,98	-5,4	-1,27	1,45	0,72	-0,24	-0,21	0,42
-0,14	-0,39	-1,19	0,17	-0,27	2,08	0,75	-0,05	0,4	0,21	0,39	0,05
-0,04	0,28	1,13	-0,24	0,23	-2,00	-0,76	0,08	-0,32	-0,16	-0,34	-0,00

Примечание. Гетер. планкт. — гетеротрофные бактерии планктона; гетер. перифит. — гетеротрофные планктона; м. диат. взвеси, ж. диат. взвеси — мертвые и живые диатомовые водоросли взвеси; гетер.

В целом влияние каждого параметра на систему было следующим:

Параметр	Градиент*	Параметр	Градиент*
Балланусы	-5,1	Мертвые диатомовые водо- росли и взвеси	2,49
Мидии	0,87	Живые диатомовые водо- росли перифитона	1,49
Мшанки	3,74	Мертвые диатомовые водо- росли перифитона	2,63
Ботриллюсы	-1,22	РОВ	-0,31
Гидроиды	2,14	pH	-1,07
Гетеротрофные бактерии планктона	-5,21	Щелочность	-0,78
Гетеротрофные бактерии перифитона	0,37	Фосфор минеральный	-0,06
Мертвые диатомовые водо- росли планктона	2,91	O ₂	1,54
Гетеротрофные бактерии взвеси	3,13	Нитриты—азот	1,28
Живые диатомовые водо- росли планктона	1,65	Нефть	0,94
Живые диатомовые водо- росли взвеси	1,11	Фенол	-0,02
		CO ₂	0,96
		HCO ₃ ⁻	2,38
		CO ₃ ²⁻	-1,79

* Сумма градиентов по вертикальным графам табл. 2.

Оказалось, что элементы изучаемой системы оказывали на нее чаще положительное влияние (16 случаев), чем отрицательное (9 случаев),

-0,13	-0,06	0,23	-0,18	-0,1	-0,26	-0,21	-0,34	-0,06	0,09	-0,17	-0,24	0,13
0,06	0,19	0,1	-0,13	-0,03	0,01	-0,13	-0,33	-0,18	0,09	-0,12	-0,19	0,1
-0,06	-0,02	-0,03	0,01	0,06	-0,03	-0,17	-0,03	-0,25	-0,06	-0,12	-0,12	0,12
-0,09	0,17	-0,09	0,2	-0,05	-0,09	0,09	-0,19	0,01	0,33	-0,25	-0,31	0,22
0,56	0,34	0,06	0,14	0,03	0,17	0,23	-0,1	-0,01	-0,1	0,02	0,05	-0,01
-0,12	0,04	-0,23	-0,01	0,03	0,14	0,1	0,44	0,24	-0,04	0,24	0,23	-0,24
0,03	-0,07	-0,04	-0,16	-0,13	0,26	-0,02	0,19	-0,05	-0,07	0,22	0,27	-0,3
0,21	0,01	-0,23	-0,17	0,1	0,12	0,04	0,34	0,09	-0,23	0,29	0,33	0,28
0,23	-0,02	-0,38	-0,05	0,12	0,34	0,41	0,32	0,06	0,08	0,43	0,47	-0,4
0,39	0,64	0,1	0,11	-0,03	-0,22	0,31	-0,02	0,04	0,19	0,03	0,12	-0,08
-0,09	-0,04	-0,11	0,04	-0,08	-0,13	0,21	0,29	0,05	-0,1	0,18	0,26	-0,23
0,1	-0,06	-0,21	0,1	0,13	0,2	0,19	0,17	-0,14	0,11	0,11	0,13	-0,1
Ж. диат. периф. 0,51	0,5	0,16	0,23	-0,05	-0,14	0,26	-0,08	0,06	-0,13	-0,07	0,00	0,00
0,13	М. диат. периф. 0,22	0,18	0,13	0,04	0,17	0,27	-0,25	-0,01	0,33	-0,06	-0,07	0,03
0,1	РОВ	-0,13	0,09	0,2	-0,4	-0,18	-0,06	0,35	-0,18	-0,27	0,21	
-0,00	0,25	-0,05	pH	0,00	-0,26	0,42	-0,26	0,0	-0,28	-0,681	0,65	0,66
0,00	-0,00	0,08	0,01	Щелочность -0,27	-0,32	-0,1	0,1	-0,01	-0,02	-0,04	0,02	0,09
0,29	0,00	0,12	-0,26	Фосфор минер. 0,24	-0,08	0,47	0,02	0,05	0,36	0,31	-0,34	
-0,05	0,24	-0,48	0,41	0,00	0,74	-0,1	N-NO ₂	0,07	-0,04	0,54	0,52	-0,47
-0,00	-0,27	-0,25	-0,26	0,19	0,05	0,04	0,18	Нефть	-0,06	0,14	0,05	-0,19
-0,11	0,05	-0,05	0,07	-0,02	-0,02	-0,06	-0,11	Фенол	0,07	-0,02		-0,05
-0,42	0,3	0,36	-0,29	-0,03	-0,02	0,19	0,74	1,28	CO ₂	1	-1	
0,11	0,26	0,53	-0,82	-0,9	-2,28	0,05	0,46	-0,32	0,19	0,94	HCO ₃ ⁻	-0,09
-0,11	-0,17	-0,51	-0,59	0,3	1,17	-0,00	-0,42	0,25	-0,24	-0,95	CO ₃ ²⁻	
	0,13	0,43	0,67	-0,18	-0,12							

бактерии перифитона; м. диат. планкт., ж. диат. планкт. — мертвые и живые диатомовые водоросли взвеси — гетеротрофные бактерии взвеси; ж. диат. периф. и м. диат. периф. — живые и мертвые диатомовые перифитона; фосфор минер. — фосфор минеральный.

т. е. в системе действуют преимущественно прямые положительные связи.

При воздействии возбуждения величиной в 1% влияние на параметры системы чаще было положительным (в 18 случаях) и реже отрицательным (в 7 случаях):

Параметр	Градиент*	Параметр	Градиент*
Баланысы	-1,25	Мертвые диатомовые водоросли взвеси	2,12
Мидии	0,34	Живые диатомовые водоросли перифитона	1,68
Мшанки	-0,05	Мертвые диатомовые водоросли перифитона	2,00
Ботриллысы	0,34	РОВ	-0,65
Гидроиды	1,22	pH	-0,16
Гетеротрофные бактерии планктона	1,24	Щелочность	-0,10
Гетеротрофные бактерии перифитона	1,82	Фосфор минеральный	0,86
Мертвые диатомовые водоросли планктона	2,31	O ₂	2,01
Гетеротрофные бактерии взвеси	2,64	Нитриты—азот	1,85
Живые диатомовые водоросли планктона	2,07	Нефть	0,36
Живые диатомовые водоросли взвеси	1,29	Фенол	0,23
		CO ₂	-4,14
		HCO ₃ ⁻	3,55
		CO ₃ ²⁻	-3,5

* Сумма градиентов по горизонтальным графам табл. 2.

При детальном просмотре вертикальных строк табл. 2 можно видеть, как изменяются параметры системы при воздействии параметров-возбудителей. В большинстве случаев параметры-возбудители оказывают и положительное, и отрицательное влияние на возбуждаемые параметры. Лишь масса мертвых диатомовых планктона, перифитона и взвеси оказывает только положительное влияние на систему. Также положительным влиянием на другие параметры характеризуется и биомасса гидроидов.

Таблица 3

**Влияние параметров-возбудителей на возбуждаемые параметры
(по вертикальным строкам табл. 2)**

Параметр	Количество возбуждаемых параметров	Степень возбуждения
Баянусы	5	Средняя
Мидии	4	»
Мшанки	10	Средняя, сильная и очень сильная
Ботриллюсы	4	Средняя и сильная
Гидроиды	3	»
Гетеротрофные бактерии планктона	13	Средняя, сильная и самая сильная
Гетеротрофные бактерии перифитона	7	Средняя и сильная
Гетеротрофные бактерии взвеси	9	Средняя
Живые диатомовые водоросли планктона	4	»
Живые диатомовые водоросли взвеси	5	»
Живые диатомовые водоросли перифитона	4	»
Мертвые диатомовые водоросли планктона	3	Средняя и сильная
Мертвые диатомовые водоросли взвеси	3	Средняя
Мертвые диатомовые водоросли перифитона	4	»
РОВ	6	Средняя
pH воды	4	»
Щелочность воды	2	Средняя и сильная
Фосфор минеральный в воде	5	Средняя, сильная и очень сильная
Кислород воды	4	Средняя
Нитриты—азот воды	9	»
Содержание нефти в воде	2	Средняя и сильная
Содержание фенола в воде	4	Средняя
Углекислота воды	6	Средняя и сильная
Гидрокарбонат-ионы в воде	8	»
Карбонат-ионы в воде	6	»

По горизонтальным строкам табл. 2 можно подробно проследить, как реагирует каждый элемент системы на внешнее воздействие. Чаще всего изучаемые элементы системы испытывают на себе положительное и отрицательное влияние параметров-возбудителей. Биомасса мшанок не подвержена влиянию остальных параметров-возбудителей, если градиент превышает или равен 0,3, в то время как сама она является сильным параметром-возбудителем (табл. 3). Только положительное влияние при внешнем воздействии испытывает биомасса гидроидов, гетеротрофных бактерий планктона, мертвых диатомовых планктона, перифитона, а также содержание фенола. Лишь отрицательное влияние претерпевает щелочность. Таким образом, элементы биосистемы обрастаний при внешнем воздействии могут испытывать положительное и отрицательное влияние, только положительное или только отрицательное, либо совсем не реагировать на него (табл. 4).

О влиянии макроорганизмов обрастаний, бактерий, диатомовых, гидрохимических показателей и карбонатного равновесия на элементы изучаемой биосистемы в каждом отдельном случае можно судить по табл. 3—8.

На содержание углекислоты в системе влияют все макроорганизмы. Большая часть макроорганизмов действует также на рН и нитриты — азот. Оказывают они влияние также на гидрокарбонат-ионы, мертвые диатомовые взвеси и другие элементы (табл. 5).

Таблица 4

Ответная реакция возбуждаемых параметров на действие параметров-возбудителей (по горизонтальным строкам табл. 2)

Параметр	Количество возбуждений	Степень возбуждения
Баянусы	4	Средняя
Мидии	2	»
Мшанки	0	»
Богрилюсы	2	»
Гидроиды	2	»
Гетеротрофные бактерии планктона	1	»
Гетеротрофные бактерии перифитона	3	»
Гетеротрофные бактерии взвеси	11	»
Живые диатомовые водоросли планктона	6	»
Живые диатомовые водоросли взвеси	2	»
Живые диатомовые водоросли перифитона	4	»
Мертвые диатомовые водоросли планктона	4	»
Мертвые диатомовые водоросли взвеси	5	»
Мертвые диатомовые водоросли перифитона	3	»
РОВ	3	Средняя
рН воды	11	Средняя, сильная и очень сильная
Щелочность воды	1	Средняя
Фосфор минеральный в воде	4	»
Кислород воды	6	»
Нитриты—азот воды	11	Средняя, сильная
Содержание нефти в воде	2	Средняя
Содержание фенола в воде	3	»
Углекислота воды	20	Средняя, сильная, очень сильная и самая сильная
Гидрокарбонат-ионы в воде	13	Средняя, сильная и очень сильная
Карбонат-ионы в воде	10	То же

Диатомеи влияют на гидрохимические характеристики морской воды (в том числе на кислород и углекислоту). От них зависит масса мертвых клеток, соответствующих по биотипу диатомовых, они влияют на бактерии, друг на друга и на некоторые макроорганизмы (табл. 6). Гетеротрофные бактерии играют весьма важную роль в изучаемой системе. Все они действуют в основном на гидрохимические характеристики и компоненты карбонатного равновесия, а также на мертвых и живых диатомей, параметры загрязнения и макроорганизмы (табл. 7).

Очень большое значение в системе также имеют гидрохимические характеристики с параметрами карбонатного равновесия (табл. 8). Они влияют одна на другую, на гетеротрофные бактерии, особенно на бактерии взвеси, на диатомовые водоросли и на макроорганизмы.

Математическим экспериментом выявлено взаимовлияние ряда параметров друг на друга, когда поочередно один из них выступает в качестве параметра-возбудителя, а другой — возбуждаемым параметром.

Таблица 5

Влияние макроорганизмов обрастания на другие параметры*

Параметр	Балыанусы	Мидии	Мшанки	Ботриллюсы	Гидроиды
CO ₂	+	+	+	+	+
pH	+		+	+	+
N—NO ₂ [—]	+	+	+		
O ₂			+		
HCO ₃ [—]		+	+		
CO ₃ ^{2—}			+		
Мертвые диатомовые водоросли взвеси			+	+	
Живые диатомовые водоросли перифитона					+
Гетеротрофные бактерии взвеси			+		
Мидии	+				
Балыанусы		+			
Нефть			+		
Фенол				+	

* Знак + в этой таблице и в табл. 6—8 показывает, на какие возбуждаемые параметры влияют параметры-возбудители.

Положительно влияют друг на друга: 1) балыанусы и мидии, 2) гидроиды и живые диатомовые перифитона, 3) живые диатомовые планктона и гетеротрофные бактерии взвеси, 4) живые диатомовые водоросли планктона и перифитона, 5) живые диатомовые взвеси и гетеротрофы перифитона, 6) живые диатомовые перифитона и гидроиды, 7) гетеротрофные бактерии планктона и нитриты — азот, 8) гетеротрофные бактерии взвеси и нитриты — азот, 9) гетеротрофные бактерии взвеси и гидрокарбонат-ионы, 10) гетеротрофные бактерии взвеси и углекислота, 11) гетеротрофные бактерии взвеси и кислород, 12) гетеротрофные бактерии перифитона и живые диатомовые взвеси, 13) углекислота и фосфор минеральный, 14) углекислота и гидрокарбонат-ионы, 15) углекислота и нитриты — азот, 16) гидрокарбонат-ионы и фосфор минеральный, 17) гидрокарбонат-ионы и нитриты — азот, 18) карбонат-ионы и pH, 19) кислород и pH, 20) кислород и живые диатомовые планктона, 21) нитриты — азот и фосфор минеральный.

В связи с этим мы имеем все основания считать, что 21 пара элементов системы (из 134 пар с градиентом более или равным 0,3, табл. 2) не только состоят друг с другом в прямой положительной связи, когда *A* влияет на *B* (или *B* действует на *A*) и усиливает его. Здесь может иметь место также и обратная положительная связь, когда элемент *A* действует на элемент *B*, усиливая его, а элемент *B* в ответ на это влияет на элемент *A*, в свою очередь вызывая его усиление.

Оказывают положительное и отрицательное влияние друг на друга: 22) pH и гидрокарбонат-ионы. Указанные элементы состоят друг с другом в прямой отрицательной и в прямой положительной связи, но вполне возможно, что здесь замаскирована и обратная положительно-отрицательная связь, когда элемент *A* влияет на элемент *B*, усиливая его, а элемент *B* в ответ на это действует на *A*, уменьшая его.

Отрицательно влияют друг на друга: 23) баянусы и нитриты — азот, 24) мидии и нитриты — азот, 25) углекислота и карбонат-ионы, 26) гетеротрофные бактерии взвеси и карбонат-ионы, 27) гетеротрофные бактерии перифитона и карбонат-ионы.

Таблица 6

Влияние живых диатомовых на другие параметры

Параметр	Живые диатомовые водоросли		
	планктона	взвеси	перифитона
Мертвые диатомовые водоросли планктона	+		
Гетеротрофные бактерии взвеси	+		
Живые диатомовые водоросли перифитона	+		
O ₂	+		
Гетеротрофные бактерии перифитона		+	
Мертвые диатомовые водоросли взвеси		+	
N—NO ₂ ⁻		+	
HCO ₃ ⁻		+	
CO ₃ ²⁻		+	
Гидроиды			+
Живые диатомовые водоросли планктона			+
Мертвые диатомовые водоросли планктона			+
CO ₂			+

Таблица 7

Влияние гетеротрофных бактерий на другие параметры

Параметр	Гетеротрофные бактерии		
	планктона	взвеси	перифитона
N—NO ₂ ⁻	+	+	+
HCO ₃ ⁻	+	+	+
pH	+	+	+
CO ₂	+	+	+
CO ₃ ²⁻	+	+	+
Мертвые диатомовые водоросли взвеси	+	+	
O ₂	+	+	
Живые диатомовые водоросли планктона	+	+	
Гетеротрофные бактерии взвеси	+		
Мертвые диатомовые водоросли планктона			+
Живые диатомовые водоросли взвеси			+
Живые диатомовые водоросли перифитона	+		
Баянусы	+		
Мертвые диатомовые водоросли перифитона	+		
Нефть	+		
РОВ		+	

В данном случае мы имеем дело с прямой отрицательной связью, когда элемент *A* действует на *B* (или *B*→*A*), ослабляя или уменьшая его. Вполне возможно также, что в данном случае имеет место и обратная отрицательная связь, когда *A* влияет на *B*, уменьшая его, а *B* в ответ на это действует на *A*, тоже заставляя его уменьшаться.

Обсуждение результатов

Взаимосвязь изучаемых элементов биосистемы обрастания, установленная в работе [3], подтвердилась и в математическом эксперименте. Это выражается в том, что в подавляющем большинстве случаев параметры системы отвечали на воздействие параметров-возбудителей, которым искусственно было дано приращение в 1%. Только в 21 случае из 600 градиенты оказались равными нулю, т. е. на воздействие не реагировали. Что касается остальных градиентов, то они отличались от нуля, чаще всего были слабыми (градиент меньше 0,3), но тем не менее взаимодействие элементов изучаемой системы удалось проследить достаточно отчетливо.

В системе выявлены основные параметры-возбудители, действующие на остальные элементы системы с положительным или отрицательным знаком. К ним в первую очередь относятся гетеротрофные бактерии планктона, влияющие на 13 параметров системы из 24, вызывая возбуждение

последних. Эти бактерии влияли на представителей всех 7 изучаемых био- и абиотических факторов системы (на гетеротрофные бактерии взвеси, живых диатомовых планктона и перифитона, баянусов и мертвых диатомовых взвеси и перифитона, а также на нитриты — азот, кислород, углекислоту, гидрокарбонат- и карбонат-ионы, нефть). При этом и влияние их на остальные элементы системы было наиболее сильным, в 5 случаях превышая 1% и достигая даже наибольшего значения градиента в табл. 2, равного 5,4%.

Таблица 8

Влияние гидрохимических характеристик на другие параметры

Параметр	CO ₂	HCO ₃ ⁻	CO ₃ ²⁻	O ₂	N-NO ₂ ⁻	pH	Фосфор минеральный
Гетеротрофные бактерии взвеси	+	+	+	+	+		+
CO ₂		+	+		+	+	+
pH	+	+	+	+			
Фосфор минеральный	+	+	+		+		
HCO ₃ ⁻	+				+	+	+
CO ₃ ²⁻	+	+			+	+	
N-NO ₂ ⁻	+	+	+				+
Мертвые диатомовые водоросли планктона		+			+		
O ₂						+	
Живые диатомовые водоросли планктона				+			
РОВ				+			
Гетеротрофные бактерии планктона					+		
Ботриллюсы		+					
Гетеротрофные бактерии перифитона			+				
Щелочность							+
Баянусы					+		
Мидии					+		

Следовательно, гетеротрофные бактерии планктона, биомасса которых в морской воде в 1971 г. колебалась от $0,892 \cdot 10^{-6}$ до $0,185 \cdot 10^{-4}$ мг/мл и была намного меньше биомассы диатомовых водорослей, обитающих там же (табл. 1), выступали в роли одних из главных регуляторов в изучаемой системе.

Их механизм действия на живые элементы системы осуществляется не только путем минерализации бактериями отмерших останков гидробионтов, но также, очевидно, и посредством большого количества органических и неорганических метаболитов. Среди них имеются витамины, а также, по-видимому, и сильно действующие в малых количествах эктокрины, на которые указывал С. Лукас [5]. Механизм влияния гетеротрофных бактерий планктона на параметры абиотического фактора в изучаемой системе может проходить через углекислоту, в больших количествах образуемую ими, и через изменение pH среды.

Следующим по силе параметром-возбудителем в системе оказались мшанки, биомасса которых тоже была относительно невелика (от 0 до 0,36 мг/100 см² (табл. 1)). Они действовали на 10 параметров из 24. При этом действие их на остальные параметры также было сильным и в 4 случаях превышало 1%, достигая 3,15% (табл. 2). Мшанки влияли на представителей 6 из 7 факторов системы, кроме фактора живых диатомовых, а именно — на баянусы, гетеротрофные бактерии и мертвых диатомовых взвеси, на pH, углекислоту, кислород, нитриты — азот, гидрокарбонат- и

карбонат-ионы и нефть. Их влияние на баянусов на ранних стадиях развития сукцессии отражает отдельные моменты биоценологических взаимодействий. Проявляются они прежде всего через трофическую связь. Известно, что увеличение биомассы мшанок на экспериментальных пластинках свидетельствует о массовом наличии их личинок в планктоне, которые на ползающе-плавающей стадии могут служить пищей баянусам. Это, очевидно, и обуславливает положительное влияние мшанок на поселение усонюгих раков.

Высокая плотность мшанок, наряду с чрезвычайно быстрым темпом роста, ведет к изменению экологического климата сообщества обрастаний, что в конечном счете влияет не только на биотические, но и на абиотические параметры среды, указанные выше.

Сильным параметром-возбудителем являются также гетеротрофные бактерии взвеси. Биомасса их за год колебалась от $0,282 \cdot 10^{-4}$ до $0,9 \cdot 10^{-3}$ мг/мл (табл. 1). Они влияли на 9 параметров из 24 или на 6 факторов из 7, кроме фактора макроорганизмов. Это мертвые диатомовые планктона, живые диатомовые взвеси, нитриты — азот, гидрокарбонат- и карбонат-ионы, рН, CO_2 , кислород и РОВ. Гетеротрофы взвеси развивались на поверхности ее в больших количествах и каким-то образом действовали на гидрохимические характеристики, биогены и компоненты карбонатного равновесия в море.

Сильным параметром-возбудителем можно считать также и нитриты — азот. Они влияли на 9 параметров из 24: на баянусов, мидий, гетеротрофные бактерии планктона и взвеси, а также на мертвых диатомовых планктона, фосфор минеральный, углекислоту, гидрокарбонат- и карбонат-ионы, т. е. на представителей 6 из 7 изучаемых факторов, кроме фактора загрязнения (фенол и нефть).

Влиянием на гидрохимические характеристики и компоненты карбонатного равновесия в качестве параметров-возбудителей обладают гетеротрофные бактерии планктона, взвеси и перифитона. Все они действуют на CO_2 , HCO_3^- , CO_3^{2-} , рН и нитриты — азот, по-видимому, в определенной мере регулируя их величину в системе.

Вместе с тем компоненты карбонатного равновесия, биогены и рН в изучаемой системе в качестве параметров-возбудителей влияют друг на друга, т. е. взаимодействуют между собой.

Все указанные выше элементы системы, выступающие в роли сильных параметров-возбудителей, очевидно, в основном являются регуляторами в изучаемой системе. На углекислоту, рН и на нитриты — азот оказывают влияние также баянусы, мидии, мшанки, ботриллюсы и гидроида.

Обнаружены и самые возбудимые параметры в системе. К ним в первую очередь относится углекислота, на которую влияет 20 параметров системы из 24. Данный параметр, очевидно, является производной от остальных элементов систем, которые при приращении в 1% наиболее сильно влияют на углекислоту, вызывая увеличение (или уменьшение) ее на 1—5%. На углекислоту влияют мшанки (градиент 3,15%), ботриллюсы (1,75%), гетеротрофные бактерии планктона (5,4%), гетеротрофные бактерии перифитона (1,27%), мертвые диатомовые планктона (1,45%), фосфор минеральный (2,28%), нефть (1,28%), гидрокарбонат-ионы (1%), карбонат-ионы (градиент 1%) и др. (табл. 2).

Затем следуют гидрокарбонат-ионы, на которые действуют 13 параметров из 24, в том числе мшанки (градиент 1,19%), гетеротрофные бактерии планктона (2,08%), фосфор минеральный (1,17%). Сильно возбуждаются и карбонат-ионы, на которые влияют 10 параметров из 24. Из них сильно действуют: мшанки (градиент 1,13%) и гетеротрофные бактерии планктона (2,00%).

Таким образом, компоненты карбонатного равновесия (CO_2 , HCO_3^- , CO_3^{2-}), от которых зависит равновесие солевого состава в море, выпа-

дение солей в осадок и растворение, с которыми связаны круговороты веществ в море, и ряд живых и неживых элементов изучаемой системы обрастания, как было показано выше, сами в большой мере являются производными других элементов системы.

Сильно возбудимый параметр — **гетеротрофные бактерии взеси** (на них действуют 11 параметров из 24), **нитриты — азот** (11 параметров из 24) и **pH воды** (11 параметров из 24) (табл. 4). Значит, один из самых важных параметров в море — pH — в определенной мере производная от других элементов системы и в основном от мшанок (градиент 1,25), гетеротрофных бактерий планктона (градиент 2,1), перифитона (градиент 0,73) и компонентов карбонатного равновесия (градиент 0,68—0,66). Что же касается **нитритов—азота** — важного биогенного элемента, то его величина тоже, оказывается, регулируется рядом параметров системы, из которых главный — гетеротрофные бактерии планктона (градиент 1,02), фосфор минеральный (градиент 0,74) и компоненты карбонатного равновесия (градиент 0,47—0,54).

В итоге обнаружены параметры морской системы, которые, играя важное значение в системе, сами в значительной степени являются производными других параметров.

Нам удалось обнаружить также относительно независимые параметры, которые почти не возбуждаются другими параметрами системы. К ним в первую очередь относятся мшанки. По принятому нами критерию оценки влияния (см. раздел «Методика») на них другие параметры не влияют. Также почти не возбудимы гетеротрофные бактерии планктона, на которые влияет всего 1 параметр из 24 (табл. 4). Вместе с тем оба указанных элемента системы являются самыми сильными параметрами-возбудителями, т. е., не испытывая на себе влияния, они действуют, и иногда сильно, на большинство параметров системы. Следовательно, биомасса гетеротрофных бактерий планктона и мшанок, очевидно, наиболее важные параметры в системе, от которых существенно зависят остальные элементы системы. Большую роль в системе играют также гетеротрофные бактерии перифитона и взеси, нитриты — азот и компоненты карбонатного равновесия. К слабо возбудимым параметрам относятся ботриллюсы, гидроиды, мидии, живые диатомовые взеси и содержание нефти в воде.

Одним из самых важных результатов математического эксперимента является возможность выявления прямых положительных и отрицательных связей в системе. А обнаружение взаимовлияния ряда элементов друг на друга дает нам основание предполагать, что в изучаемой системе действуют также обратные положительные и реже обратные отрицательные связи.

На основании данных, полученных в эксперименте, можно представить характер связей (или структуру) изучаемой системы, принимая во внимание градиент только $\geq 0,3$ (табл. 2). В. В. Меншуткин и Ю. И. Соколин [1] называли подобные градиенты коэффициентами связи. Поскольку каждый из них, информируя нас о взаимодействии двух элементов системы, одновременно отражает величину и знак соответствующих связей, то эти градиенты мы называем также и связями.

Из 134 возможных связей, указанных в табл. 2, 80 — прямые (42 положительных и 38 отрицательных), 27, по-видимому, — обратные (21 положительная и 6 отрицательных)¹.

В итоге мы считаем, что результаты математического эксперимента достоверно можно относить к природным условиям моря, т. е. при данных условиях — увеличении (или уменьшении) изучаемых парамет-

¹ Каждая обратная связь состоит из двух прямых связей — положительных или отрицательных.

ров примерно на 1% — эта система в общих чертах так же «работает» и в море. Основные данные эксперимента могут быть использованы при создании управляемых морских систем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Меншуткин В. В., Сорокин Ю. И. Модельное исследование экосистемы Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биология внутренних вод. Л., Наука, 1975, с. 63—66. (Информ. бюл. АН СССР, № 27).
2. Маленко Э. Статистические методы эконометрии. Вып. 1. М., Статистика, 1975. 422 с.
3. Подвинцев Ю. В., Новиков В. Э. Анализ взаимодействия связанных с обрастанием факторов. — Настоящий сборник, с. 46—47.
4. Горбенко Ю. А. Экология морских микроорганизмов перифитона. Киев, Наук. думка, 1977. 251 с.
5. Лукас С. Экологическое значение метаболитов, выделенных во внешнюю среду. — В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М., Мир, 1964. 51 с.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР
Севастопольский приборостроительный
институт МВССО УССР

Поступила в редколлегию
05.05.77

Ju. A. Gorbenko, Ju. V. Podvintsev

ANALYSIS OF ELEMENTS INTERACTION IN THE SYSTEM: MICRO- AND MACROORGANISMS OF OVERGROWTHS, BIO- AND ABIOTIC FACTORS OF THE MEDIUM (MATHEMATICAL EXPERIMENT)

Summary

Studies in the system of 14 biotic and 11 abiotic parameters of the marine medium made it possible to establish how the artificial increment of one of these parameters involves changes in the others. Strong exciting parameters are found in the system which are the main regulators. Most excitable and nonexcitable parameters are determined. The system is found to contain direct positive and negative relations and may be inverse positive and negative relations as well, but to a considerably less extent.

УДК 519.2+578.087.9

Ю. Н. Кошелев, П. И. Литвинов

ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ НЕКОТОРЫХ СТАТИСТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ ПРИ ИЗУЧЕНИИ МОРСКОГО ОБРАСТАНИЯ

Развитие ценоза морского обрастания зависит от ряда факторов, в том числе в значительной мере от параметров морской воды [4, 5, 9]. В естественных условиях, когда все параметры воды меняются одновременно и являются неуправляемыми факторами, разделение их по степени влияния может представить интерес при изучении различных аспектов обрастания.

Для решения этого вопроса, а также для получения расчетной формулы, связывающей величину обрастания с параметрами воды, и прогноза обрастания были применены три статистических метода, расчеты по которым производились на ЭВМ¹.

¹ Программы для расчетов разработаны кафедрами систем информации, высшей математики, математической физики и вычислительной математики Севастопольского приборостроительного института. В разработке программ, кроме автора статьи — П. И. Литвинова, принимали участие Ю. В. Подвинцев, А. В. Цуканов, В. Э. Новиков, Г. А. Артемов и др. сотрудники кафедр.