

И. М. Примаков

**ОПИСАНИЕ СТРУКТУРЫ ПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА
С ПОМОЩЬЮ МНОГОМЕРНЫХ МЕТОДОВ АНАЛИЗА
НА ОСНОВЕ МАТЕРИАЛА, СОБРАННОГО
В УСТЬЕВОЙ ЧАСТИ ГУБЫ ЧУПА В 1999 г.**

В настоящее время все большее распространение в биологии получают методы многомерного статистического анализа данных. В экологии — системной науке исследователям очень часто приходится работать с большим количеством эмпирически оцененных параметров, взаимосвязи между которыми могут быть чрезвычайно сложными. При этом обычно бывает необходимо выделить небольшое число скрытых факторов, влияющих на измеряемые параметры. Такие факторы нельзя измерить непосредственно, однако существуют статистические методы их выделения, в частности факторный анализ.

Цель настоящего исследования состояла в изучении влияния комплекса абиотических и биотических факторов на функционирование планктонного сообщества. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи: 1) изучение сезонной динамики гидрологических (температура, соленость) и гидрохимических (содержание кислорода, концентрация биогенных элементов) параметров; 2) оценка структурно-функциональных характеристик основных элементов планктонного сообщества (бактерио-, фито- и зоопланктона); 3) применение методов многомерного статистического анализа для выявления зависимостей между изучаемыми переменными и выделения скрытых факторов, способных описать изменчивость сообщества планктона в целом.

Материалы и методы. Работа была выполнена на Беломорской Биологической станции Зоологического института РАН (мыс Картеш). Материал собирался в 1999 г. на станции Д-1 в устьевой части губы Чупа. В летний и осенний периоды пробы собирались еженедельно с борта НИС. Зимой сбор проб проводился один раз в месяц со льда. Зоопланктон собирался замыкающей сетью Джеди с газом № 63 и диаметром входного отверстия 36 см с горизонтов 0-10, 10-25 и 25-65 м. Пробы фиксировались сразу после взятия нейтральным 40%-ным формалином до конечной концентрации 4%. Количественная обработка проб осуществлялась по стандартным методикам [6].

Одновременно с отбором зоопланктонных проб проводились гидрологические работы. Температура воды определялась с помощью батитермографа либо по показаниям глубоководных термометров, укрепленных в гильзах рамы морского опрокидывающегося батометра БМ-48, которым осуществлялся отбор воды с горизонтов 0, 10, 15, 25, 50 и 65 м.

Соленость воды измерялась на электросолемере. По стандартным методикам [3] определялось содержание в воде растворенного кислорода, аммонийного азота и таких биогенных элементов, как кремний и фосфор. Оценка биомассы фитопланктона выполнялась на основании концентрации растительных пигментов. Для определения хлорофилла *a* пробы воды (1-1,5 л) фильтровались вакуумным насосом через капровые микропористые мембраны с размером пор 0,2 мкм. Измерения проводились по методике Стрикленда и Парсонса [7]. Во всех пробах воды, взятых на гидрохимию, из-

мерялась экстрацеллюлярная гидролитическая активность бактериальных ферментов (ЕЕА: Extracellular Enzyme Activity) по методике, описанной в руководстве [11]. Всего за истекший период было обработано 130 проб на соленость, 80 на кислород, проведены анализы 67 гидрохимических проб. В 50 пробах была измерена экстрацеллюлярная энзиматическая активность, в 6 концентрация хлорофилла *a*. Количество зоопланктонных проб составило 69.

Результаты. Режим температуры и солености воды в устьевой части губы Чуна. В многочисленном комплексе факторов, обуславливающих существование организмов в море, значение температуры и солености исключительно велико. Как правило, именно этими характеристиками определяются гидрологический режим, а вместе с ним и биология моря в целом и отдельных его частей. Наиболее полно цикл сезонных изменений температуры и солености воды равно как и особенности динамики этих параметров в отдельные годы, отражены на графиках изоплет, построенных на основании ежелеканных наблюдений (рис. 1).

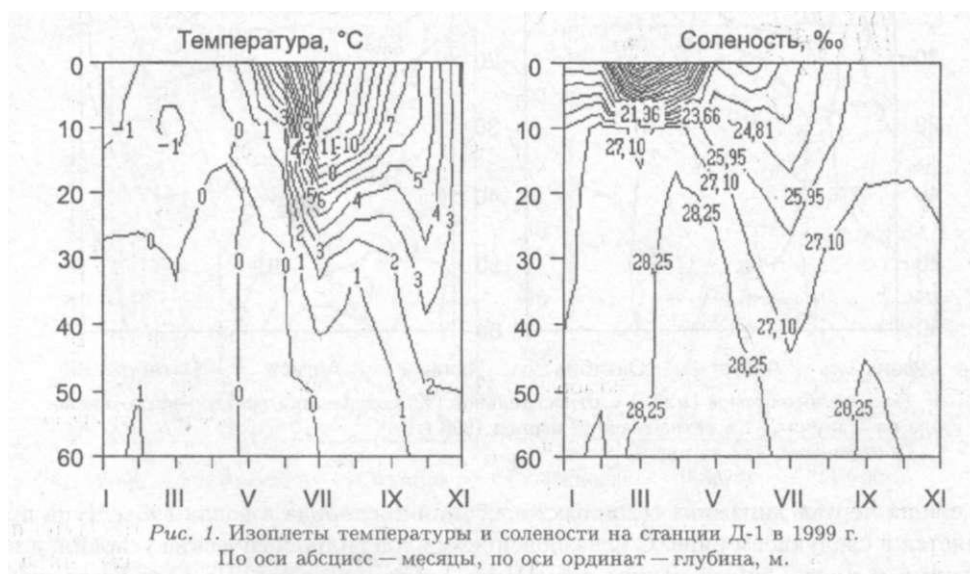


Рис. 1. Изоплеты температуры и солености на станции Д-1 в 1999 г. По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — глубина, м.

На них хорошо видны «волны» тепла, охватывающие верхние слои еще подо льдом (конец апреля — май) и их последующее распространение на глубину. Начиная с августа прослеживается обратный процесс: с поверхности водные массы медленно охлаждаются, что приводит сначала к выравниванию температуры по глубине, а затем и к обратной температурной стратификации. К наступлению ледостава температура воды в поверхностных слоях становится ниже нуля, после чего снова начинается процесс ее выравнивания по глубине. К середине зимы вертикальное распределение температуры гомотермично.

Годовой ход изоплет солености, в общем, аналогичен ходу температуры. В конце апреля — начале мая начинается ледотаяние, с одной стороны, и береговой сток — с другой. В результате значения солености в поверхностном слое, как правило, значительно падают. С исчезновением льдов (обычно в мае) распреснение постепенно проникает на все большие глубины вследствие турбулентного перемешивания. Начиная с сентября обычно, наблюдается обратный процесс: воды губы постепенно осолоняются, к концу зимы значения солености достигают наибольших величин.

Режим кислорода. Содержание растворенного в воде кислорода является хорошим показателем динамики и происхождения водных масс, что широко применяется в океанографической практике. Потребление кислорода на окислительные процессы и дыхание организмов непрерывно идет во всей толще моря, тогда как поступление кислорода за счет газообмена с атмосферой и благодаря фотосинтезу происходит только в верхних слоях. При соответствующих изменениях температуры и солёности, а также в результате фотосинтетической деятельности организмов может наблюдаться пересыщение воды кислородом, сопровождающееся отдачей его в атмосферу. Для устьевоего участка губы характерно высокое содержание кислорода, убывающее с глубиной в соответствии с градиентом температуры и солёности (рис. 2).

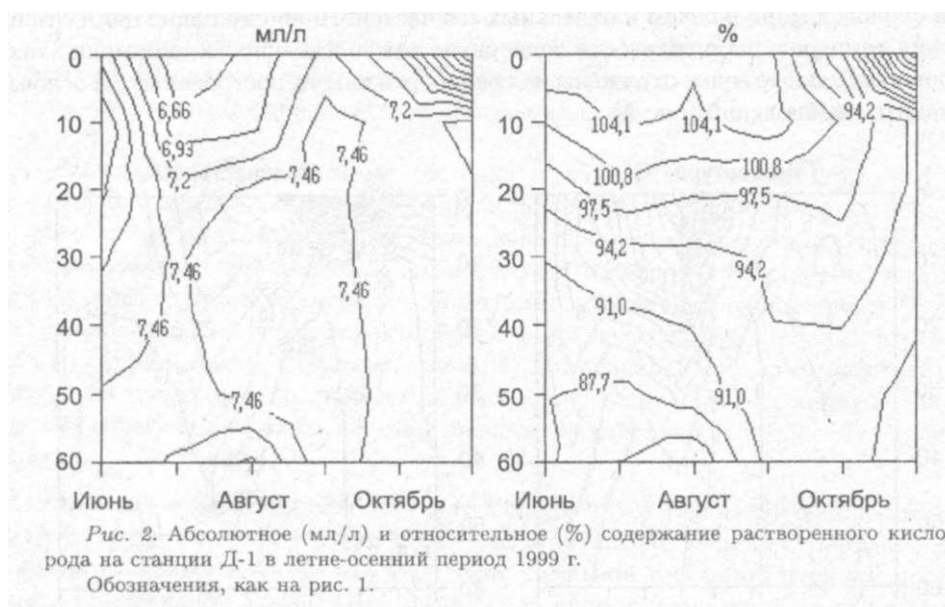


Рис. 2. Абсолютное (мл/л) и относительное (%) содержание растворенного кислорода на станции Д-1 в летне-осенний период 1999 г. Обозначения, как на рис. 1.

В общих чертах динамика сезонных колебаний кислорода в водах губы Чупа представляется в следующем виде. С исчезновением льдов гидрологические условия, а вместе с ними и кислородный режим губы Чупа резко меняются. Прежде всего начало гидрологической весны характеризуется интенсивным прогревом верхних слоев в губе, благодаря чему увеличивается парциальное давление растворенных в них газов и соответственно уменьшается обмен кислородом между атмосферой и поверхностью воды. С момента достижения стопроцентной насыщенности кислородом дальнейший прогрев воды сопровождается уменьшением абсолютного содержания кислорода вследствие отдачи его в атмосферу. При этом насыщенность воды этим газом становится близкой к 100% или, в силу отставания процессов эвасии от увеличения температуры воды, несколько выше. Исключение составляет лишь начало лета, когда в поверхностных слоях на глубинах до 15-25 м наблюдается совместное повышение температуры и абсолютного содержания кислорода за счет интенсификации фотосинтетической деятельности фитопланктона. В остальное время биологическое продуцирование кислорода, видимо, невелико и на фоне физических процессов не прослеживается. Летом минимальное количество растворенного в верхних слоях воды кислорода отмечается во время наибольшего их прогрева. В начале осени (сентябрь, октябрь) в связи с охлаждением вод и их конвективным перемешиванием абсолютное и относительное содержание кислоро-

да выравнивается по глубине. Таким образом, для осени в целом кислородный режим характеризуется стремлением к гомооксигении. Однако полного выравнивания содержания кислорода по глубине обычно не наблюдается, что обусловлено ограниченной в устьевой части губы глубиной конвекции.

Биогенные элементы. Значение растворенных в морской воде неорганических соединений азота, фосфора и кремния для растительных организмов общеизвестно. Известно также, что растворенные в морских водах соединения азота и фосфора могут ограничивать развитие водорослей. Концентрации растворенных солей кремния, необходимого прежде всего для построения скелета диатомовых водорослей, обычно велики и, как правило, не лимитируют развитие фитопланктона.

Характерный для беломорских вод режим биогенных элементов в общих чертах сохраняется и в губе Чупа, что прежде всего обусловлено интенсивным обменом ее вод с водами прилегающей части Кандалакшского залива.

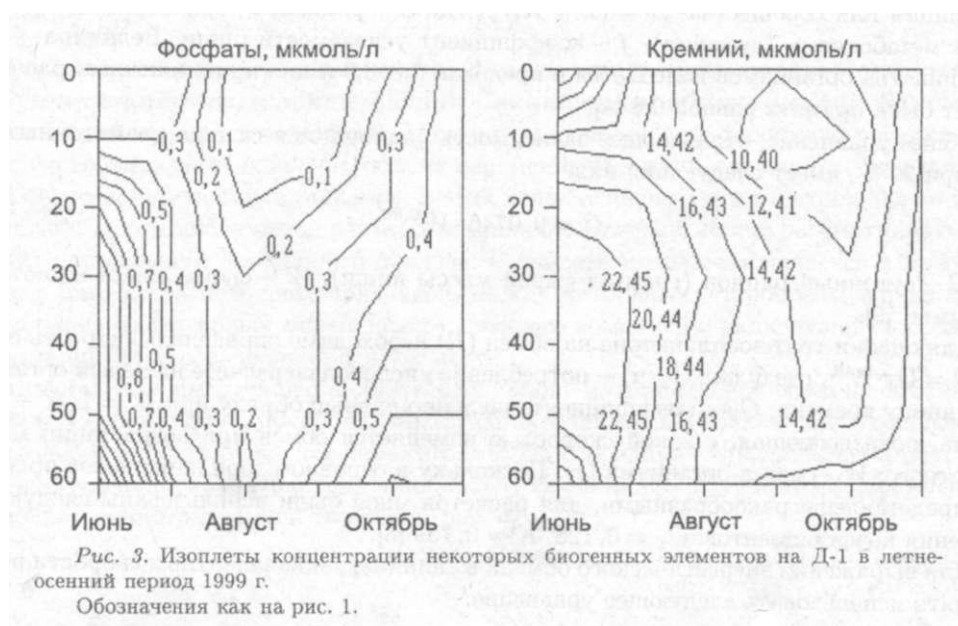


Рис. 3. Изоплеты концентрации некоторых биогенных элементов на Д-1 в летне-осенний период 1999 г. Обозначения как на рис. 1.

Как видно из рисунка, концентрация растворенных фосфатов на протяжении лета быстро уменьшается. Это свидетельствует об интенсивном протекании процесса фотосинтеза, охватывающего всю водную толщу. В конце августа — начале сентября начинается восстановление содержания фосфора в связи с уменьшением фотосинтетической активности водорослей. Аналогичным образом изменяется содержание кремния. Однако распределение кремния по глубине значительно отличается от распределения такового у фосфатов. Если концентрация растворенных фосфатов увеличивается с глубиной, то концентрация кремния максимальна как в придонном, так и в поверхностном слое, что свидетельствует о значительном поступлении кремния с материковым стоком. Это подтверждают и исследования водообмена губы Чупа с Кандалакшским заливом, одной из главнейших черт которого является положительный пресный баланс.

Оценка структурно-функциональных характеристик основных компонентов планктонного сообщества. Любое планктонное сообщество можно разделить на бактерио-, фито- и зоопланктон. Поскольку методы определения численно-

сти и биомассы бактерий достаточно трудоемки, для ориентировочной оценки функционирования бактериопланктона был выбран такой показатель, как экстрацеллюлярная энзиматическая активность бактерий (ЕЕА). Значения этого показателя можно определить по скорости ферментативного расщепления субстрата с флуоресцентной меткой.

Биомасса фитопланктона (B_{ph}) рассчитывалась через концентрацию хлорофилла a при учете того, что хлорофилл a в среднем составляет 0,25% от сырой биомассы водорослей [6].

Биомасса зоопланктонных организмов (B_z) была рассчитана по значениям средней массы, определенным В. Г. Богоровым [1] и Н. М. Перцовой [5] для отдельных видов зоопланктона Белого и Баренцева морей. Кроме того, была предпринята попытка оценить суммарную продукцию зоопланктона.

В основу расчета было положено балансовое равенство обменных процессов особи, популяции или сообщества: $C = (P + R)/f$, где C — рацион, P — продукция, R — скорость метаболизма (дыхания), f — коэффициент усвояемости пищи. Величина f для большинства организмов колеблется в пределах 0,6-0,9 и для приближенных расчетов может быть принята равной 0,8 [4].

Общее уравнение, отражающее зависимость рациона от веса тела планктонных раков при 20°C, имеет следующий вид:

$$C = 0,0746 \cdot W^{0,80},$$

где C — суточный рацион (граммы сырой массы пищи), W — сырая масса животного (граммы) [9].

Для оценки трат зоопланктона на обмен (R) необходимо определить скорость обмена: $Q = Q^I \cdot W^K$, где Q (мл O_2 /ч) — потребление кислорода в расчете на целый организм за единицу времени; Q^I — коэффициент, численно равный обмену при $W = 1$; K — константа, показывающая, с какой скоростью изменяется обмен при возрастании массы животного; W — масса организма (г). Поскольку в основном зоопланктонные организмы представлены ракообразными, для расчетов мной были использованы следующие значения коэффициентов: $Q^I = 0,125$, $K = 0,759$ [8].

Для выражения энергетического обмена в единицах, эквивалентных скорости роста, принято использовать следующее уравнение:

$$R = \frac{24 \cdot Q^I \cdot W^K \cdot 4,86}{c},$$

где $24 \cdot Q^I \cdot W^K$ — скорость потребления кислорода (мл O_2 /сутки), 4,86 — оксикалорийный коэффициент (кал/мл O_2), c — калорийность тела животных, (кал/г сырой массы). Калорийность сырого вещества зоопланктонных организмов принималась равной 500 кал/г [4].

Если температура воды отличается от 20°C, в результаты расчета трат на обмен следует вносить температурную поправку, вводя множитель $q = 2,25^{0,1 \cdot (t-20)}$ [2].

Таким образом, для расчета продукции зоопланктона нами была использована следующая формула:

$$P_z = (C \cdot f - R) \cdot N_z \cdot q = \left(0,0746 \cdot W^{0,8} \cdot 0,8 - \frac{0,125 \cdot W^{0,759} \cdot 4,86 \cdot 24}{500} \right) \cdot N_z \cdot 2,25^{0,1 \cdot (t-20)} \cdot 1000,$$

где P_z — продукция (мг/м^3 в сутки), W — масса (г), N_z — численность зоопланктонных организмов (экз/м^3).

Пределы варьирования и средние значения оцениваемых биологических параметров приведены в табл; 1.

Таблица 1. Размах колебаний в структурно-функциональных характеристиках элементов планктонного сообщества на станции Д-1 в 1999 г.

Характеристики	Диапазон	Среднее
EEA , нмоль/мл в час	0,00–1,01	$0,09 \pm 0,02$
B_{ph} , мг/м^3	0–481	192 ± 76
N_z , экз/м^3	1811–43204	13686 ± 2073
B_z , мг/м^3	43–471	193 ± 26
P_z , мг/м^3 в сутки	0,8–16,4	$5,9 \pm 1,0$

Примечание: EEA — экстрацеллюлярная энзиматическая активность бактерий; B_{ph} — биомасса фитопланктона; N_z — численность зоопланктона; B_z — биомасса зоопланктона; P_z — продукция зоопланктона.

Применение факторного анализа для изучения взаимосвязей структурно-функциональных характеристик планктона и абиотических факторов среды. Изучение морских природных экосистем в процессе их функционирования связано с систематизацией большого объема переменных — характеристик среды и показателей функционирования организмов. В этих целях используются многомерные методы статистики, в том числе метод главных компонент, который можно рассматривать как одно из направлений факторного анализа. Сущность метода заключается в преобразовании множества исходных признаков, между которыми установлены корреляции, в небольшое число новых переменных — главных компонент, включающих основную информацию об исследованной совокупности.

Исходной для факторного анализа послужила матрица корреляционных отношений между структурно-функциональными характеристиками планктонного сообщества и гидролого-гидрохимическими параметрами. На основании корреляционной матрицы была построена плеяда, характеризующая силу связи между изучаемыми параметрами с помощью линий различной толщины (рис. 4).

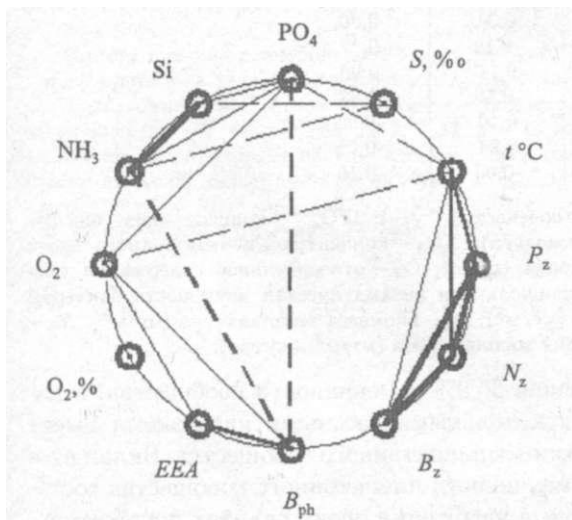


Рис. 4- Корреляционная плеяда взаимосвязей планктона с факторами среды.

Толщина линии — сила связи, сплошные линии — прямая, а пунктирные — обратная зависимость; коэффициент корреляции по модулю превышает 0,5.

Как видно из рисунка, биомасса фитопланктона (B_{ph}) имеет положительную корреляцию с экстрацеллюлярной активностью бактерий (EEA) и отрицательную с содержанием аммиака и фосфатов. Можно предположить, что азот и фосфор, в отличие от кремния, являются лимитирующими факторами для развития водорослей. Тесная связь между структурой и функциональными характеристиками фито- и бактериопланктона объясняется тем, что примерно половину фиксируемого в ходе фотосинтеза углерода планктонные водоросли выделяют прижизненно в виде метаболитов. Это оказывается достаточным субстратом для развития бактерий [10].

Температура воды имеет отрицательную связь с растворимостью кислорода и оказывает положительное влияние на развитие зоопланктона. Также легко может быть объяснена отрицательная корреляция величин солености и концентрации кремния, значительное количество которого служит надежным показателем речного стока.

Однако, как показывает практика, коэффициенты корреляции указывают лишь на стохастическую связь между каждой парой признаков, но не раскрывают причинно-следственной зависимости между ними. Эту зависимость помогает раскрыть метод главных компонент, совмещающий принципы корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализов. Сущность метода главных компонент заключается в линейном преобразовании корреляционной матрицы, вычисленной на основе исходных данных, в новую матрицу, обладающую рядом свойств, среди которых представляет интерес нескоррелированность между собой новых переменных и сохранение величины дисперсии при повороте координатных осей. В результате компонентного анализа было выделено три фактора, суммарный вклад которых в изменчивость планктонного сообщества составляет 83,3% (табл. 2). Другие факторы не рассматривались, поскольку их доля в общей дисперсии незначительна.

Таблица 2. Компонентный анализ планктонного сообщества

Параметр	Факторы		
	I (36,0%)	II (29,7%)	III (17,6%)
t	0,79	-0,35	-0,45
S	-0,29	-0,62	0,04
PO_4^{3-}	-0,21	0,93	0,12
Si	0,21	0,83	0,35
NH_3	0,01	0,96	-0,19
O_2^*	-0,15	0,34	0,80
O_2	0,62	-0,10	0,17
EEA	-0,10	0,11	0,90
B_{ph}	-0,22	-0,59	0,83
B_z	0,94	0,10	-0,03
N_z	0,91	0,24	-0,09
P_z	0,96	-0,03	-0,16

Примечание: t — температура ($^{\circ}C$); S — соленость ($^{\circ}/_{\infty}$); PO_4^{3-} — концентрация фосфатов (мкмоль/л); Si — концентрация кремния (мкмоль/л); NH_3 — концентрация аммонийного азота (мкмоль/л); O_2^* — абсолютное содержание кислорода (мл/л); O_2 — относительное содержание кислорода, проценты от насыщения; EEA — экстрацеллюлярная энзиматическая активность бактерий (нмоль/мл в час); B_{ph} — биомасса фитопланктона ($мг/м^3$); B_z — биомасса зоопланктона ($мг/м^3$); N_z — численность зоопланктона ($экз/м^3$); P_z — продукция зоопланктона ($мг/м^3$ в сутки).

Первая главная компонента, описывающая 36,0% изменчивости сообщества, в качестве параметров с максимальными положительными весовыми нагрузками имеет структурно-функциональные характеристики зоопланктонного сообщества. Вклад второго и третьего факторов в объяснение изменчивости планктонного сообщества составил 29,7% и 17,6% соответственно. Факторные нагрузки в обоих случаях положитель-

ны, однако в первом случае они определяются концентрацией биогенных элементов: а во втором — активностью бактерий и биомассой фитопланктона. Из абиотических факторов среды наибольшее влияние на функционирование планктона оказывают температура, концентрация биогенных элементов и абсолютное содержание растворенного кислорода. В целом после применения метода главных компонент установлено, что выделяемые факторы, имеющие наибольшее влияние на планктонное сообщество, соответствуют трофическим звеньям в пищевой цепи морского планктона.

Таким образом, наиболее важными абиотическими факторами, оказывающими влияние на планктонное сообщество, являются температура, концентрация биогенных элементов и абсолютное содержание растворенного кислорода.

Определяющим фактором для развития фитопланктона является концентрация биогенных элементов (особенно азота и фосфора). Структурно-функциональные характеристики зоопланктона прямо связаны с температурой воды, а отсутствие выраженной корреляции с биомассой фитопланктона свидетельствует о существенной роли детрита в питании зоопланктонных ракообразных.

Статья рекомендована проф. Л. С. Краюшкиной.

Summary

Primakov I. M. Description of structure of plankton community with the help of many-dimensional methods of the analysis on materials collected at mouth of a Chupa Bay in 1999.

The structural and productional characteristics of plankton communities are investigated in the work. The data were obtained in 1999 on a stationary point at mouth of a Chupa Bay. The influence on functioning of plankton community of hydrological and hydrochemical parameters was analysed. The hidden factors describing a variability of community in terms of a many-dimensional statistical analysis was chosen.

Литература

1. *Богоров В. Г.* Веса и экологические особенности макропланктеров Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 1939. Т. 4. С. 245-258.
2. *Винберг Г. Г.* Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биол. 19836. Т. 44, № 1. С. 3-42.
3. Методы гидрохимических исследований океана. М., 1978.
4. Методы определения продукции водных животных / Под ред. Г. Г. Винберга. Минск, 1968.
5. *Перцова Н. М.* Средние веса и размеры массовых видов зоопланктона Белого моря. Океанология. 1967. Т. 2. Вып. 2. С. 309-313.
6. Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений / Под ред. А. В. Цыбань. Л., 1980.
7. Руководство по методам химического анализа морских вод / Под ред. С. Г. Орадовского. Л., 1977.
8. *Суценья Л. М.* Количественные закономерности питания ракообразных. Минск, 1975.
9. *Суценья Л. М., Хмелева Н. Н.* Потребление пищи как функция веса тела у ракообразных // Докл. АН СССР. 1967. Т. 176, №6. С. 1428-1431.
10. *Федоров В. Д., Соколова С. А.* Об устойчивости планктонного сообщества к некоторым характеристикам внешней среды // Океанология. 1972. Т. 12, №6. С. 1057-1065.
11. *Hoppe H.-G.* Use of fluorogenic model substrates for extracellular enzyme activity (EEA) measurement of bacteria // Handbook of methods in aquatic microbial ecology. 1993. P. 423-431.

Статья поступила в редакцию 22 февраля 2001 г.