

В. Д. ФЕДОРОВ

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ КАК ФУНКЦИЯ СТРУКТУРЫ ФИТОПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА

(Представлено академиком А. Н. Белоозерским 20 X 1969)

Ранее нами (1) была предложена функция I для характеристики физиологической активности экосистем:

$$I = - \sum_1^w \frac{n_i}{n_{mi}} \lg \frac{n_i}{n_{mi}}, \quad (1)$$

где n_i — численность i -го вида в сообществе, n_{mi} — рассчитанная предельная численность i -го вида в данном биотопе (2), w — общее число видов в сообществе.

Несмотря на то что при расчете I используется один из показателей структуры сообщества (n_i), сама функция I не должна рассматриваться в качестве структурной характеристики системы, поскольку уже отношение n_i/n_{mi} отражает состояние i -й популяции (ее функциональную гетерогенность) в одноинном сообществе. При этом постулируется, что изменение активности любой популяции, развивающейся по логистической кривой, совпадает с изменением числа клеток, отродившихся в единицу времени. Тогда выражение $-\frac{n_i}{n_{mi}} \lg \frac{n_i}{n_{mi}}$ отражает физиологическую активность каждой (i -й) популяции на определенном участке кривой роста, где n_i/n_{mi} — вероятность нахождения физиологически разноценных индивидуумов в каждый момент времени.

Наличие достоверных корреляций между продукционными характеристиками сообщества (валовой продуктивностью и удельной по биомассе продуктивностью) и функцией I (1) показало пригодность предложенной функции для описания его функционального состояния. Найденные уравнения регрессии, связывающие эти показатели, сделали возможным расчет первичной продукции исключительно по данным обработки фитопланктонных проб. Однако, несмотря на то что погрешность при расчете продукционных характеристик была статистически вполне удовлетворительной (коэффициент вариации 20—25%), казалось заманчивым «улучшить» уравнение, связывающее I с продукционными характеристиками, введением каких-нибудь новых членов. Особенно перспективным представлялось введение дополнительных показателей, характеризующих структуру сообщества.

Рамон Маргалеф в 1965 г. отмечал, что в биологическом смысле продукция есть подлинная функция структуры сообщества; при сохранении последней его функция (в частности, продукция на единицу биомассы) тоже остается постоянной. Любое изменение структуры сообщества в пространстве или во времени приводит к изменению в темпе продукции (4).

Мысль о тесной неразрывной связи структуры и функции фитопланктонного сообщества безусловно верна и даже полезна, в особенности для исследователей, полагающих, что эта связь начинает проявляться где-то на уровне осетровых рыб и других более высокоорганизованных гидробионтов. Однако сам характер проявления этой связи, по-видимому, может быть более сложным, прежде всего для экосистем, находящихся в около-

равновесном состоянии. В частном случае для фитопланктона Белого моря было найдено, что в период биологического лета структурные изменения сообщества были направлены на поддержание его физиологической стабильности (5).

Тем не менее, отыскание дополнительных связей между продукционными характеристиками и показателями структурного разнообразия может послужить основанием для включения некоторых из них в уравнение множественной регрессии. При этом мы вправе рассчитывать, что получаемые по такому уравнению величины \hat{P} будут ближе к значениям P , найденным экспериментально.

Таблица 1

Показатели корреляции между продукционными и структурными характеристиками фитопланктонного сообщества

$\eta \backslash r$	P_g	P_v	$\lg P_v$	I	α	D	D/D_{\max}
P_g		-0,155	-0,243	0,547	0,109	-0,321	-0,287
P_v	0,574			-0,708	-0,707	0,351	0,724
$\lg P_v$	0,435			-0,884	-0,360	0,459	0,717
I	0,616	0,807	0,902		0,478	0,268	-0,653
α	0,404	0,742	0,732	0,621		-0,402	-0,755
D	0,418	0,551	0,644	0,741	0,632		0,832
D/D_{\max}	0,462	0,825	0,804	0,735	0,753	0,846	

Примечание. Клетки оставлены пустыми там, где отыскание корреляции лишено смысла.

В качестве показателей, количественно отражающих структуру сообщества, были выбраны: индекс разнообразия Фишера α (3), а также показатели биотического разнообразия D (4) и D/D_{\max} (5). В качестве продукционных характеристик фитопланктонного сообщества рассматривались продуктивности валовая (P_g) и удельная по биомассе (P_v). Исходными данными для расчетов послужили материалы, собранные экспедицией Московского университета у Карельского побережья Белого моря в течение вегетационного сезона 1968 г. Всего за сезон было отобрано 52 пробы, взятых в поверхностном слое (0,5 м) на декадной станции «Картеш» АН СССР. Продукцию отобранных проб определяли радиоуглеродным методом.

В табл. 1 представлены значения коэффициентов парной корреляции для выбранных показателей структурного разнообразия сообщества и его продукционных характеристик. Величины коэффициентов линейной корреляции (r) приведены выше диагонали, образованной значениями $r = 1$ (заштрихованные клетки), тогда как ниже этой диагонали приведены корреляционные отношения (η). Жирным шрифтом выделены все r , значимые при 5% уровне, и все η , которые при 5% уровне значимости отличаются от соответствующих им коэффициентов линейной корреляции.

Используя приведенные в табл. 1 коэффициенты линейной корреляции, отыскивали уравнения регрессии, связывающие продукционные характеристики с функцией I и каким-нибудь одним из показателей разнообразия. При этом нам не удалось существенно улучшить связь между P_g и I введением какого-нибудь из выбранных показателей разнообразия. По-видимому, это объясняется сравнительно малой величиной корреляции между P_g и показателями разнообразия, которые к тому же не превышают

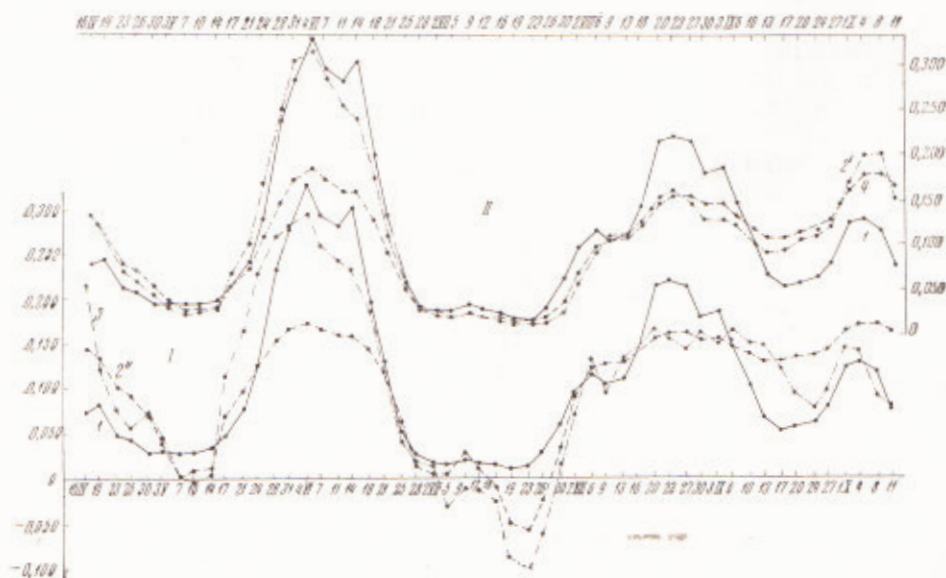


Рис. 1. Сравнение природной сезонной кривой удельной продуктивности с кривыми, рассчитанными в I по уравнениям (3) и (4), а в II — по уравнениям (5) и (6). P_v — в микрограммах C на 1 мг сырого веса в час. $1 - P_v$, $2' - P_v(I)$, $2'' - P_v(I)$, $3 - P_v(I, \alpha)$, $4 - P_v(I/D_{max})$

коэффициентов корреляции между этими показателями и функцией I (см. табл. 1). В данном случае косвенное определение продукции на основе известных свойств экосистем может производиться без учета дополнительной поправки на особенности структуры сообщества по уравнению

$$\hat{P}_g = 3,08 + 2,54 I. \quad (2)$$

При этом оказывается, по-видимому, достаточной та информация о структуре сообщества, которая уже заключена в функции I .

Сильная линейная корреляция между P_v и α ($-0,707$) при существенно меньшей корреляции между α и I ($+0,478$) послужила основанием для отыскания линейного уравнения регрессии для $P_v = f(I, \alpha)$. Найденное уравнение

$$\hat{P}_v = 0,482 - 0,216I - 0,144\alpha \quad (3)$$

дает рассчитанные величины \hat{P}_v , более близкие к экспериментальным, чем уравнение

$$\hat{P}_v = 0,201 - 0,263 I, \quad (4)$$

рассчитанное без учета индекса разнообразия Фишера.

Это хорошо видно из рис. 1, I , на котором приведена кривая изменения по сезону, полученная экспериментально, в сопоставлении с кривыми, рассчитанными по уравнениям (3) и (4).

Действительно, кривая $P_v = f(I, a)$ более близко подходит к природной кривой в положениях ее максимумов, отклоняясь в «худшую» (по сравнению с $\hat{P}_v = f(I)$) сторону лишь в области минимальных значений P_v . Отношение дисперсий неадекватности для уравнений (3) и (4)

$$F = S^2(\text{уравн. (4)}) / (S^2(\text{уравн. (3)}) = 0,177/0,124 = 1,43$$

оказалось значимым при 10% уровне.

Наличие отчетливой криволинейной корреляции между P_v и I (0,807), а также между P_v и D/D_{\max} (0,825) указывало на необходимость преобразования переменных для получения линейной связи. Логарифмическое преобразование P_v оказалось достаточным, поскольку линейные коэффициенты корреляции между $\lg P_v$ и I (-0,884) и между $\lg P_v$ и D/D_{\max} (0,717) оказались большими по абсолютным значениям, чем с непреобразованными величинами P_v (см. табл. 1).

Полученное уравнение регрессии

$$\lg \hat{P}_v = 0,8 D/D_{\max} - 1,5 I - 1,0 \quad (5)$$

позволяет рассчитывать значения \hat{P}_v с большей степенью приближения к соответствующим величинам, найденным экспериментально (рис. 1, II).

Величины \hat{P}_v , рассчитанные по уравнению

$$\lg \hat{P}_v = -0,58 - 1,44 I \quad (6)$$

гораздо сильнее отклоняются от природной кривой (в особенности в области максимальных значений P_v), что находит свое отражение в значительном возрастании дисперсии неадекватности при переходе от уравнения (5) к уравнению (6)

$$F = S^2(\text{уравн. (6)}) / S^2(\text{уравн. (5)}) = 1,146/0,065 = 2,25,$$

тогда как $F_{0,59(52,52)} = 1,9$. Это указывает на существенность поправки, введенной при помощи показателя D/D_{\max} в уравнение связи между продукционной характеристикой (P_v) и ее обобщенным функциональным выражением (I).

Таким образом, мы можем рассчитать величину удельной продуктивности в достаточно широкой области ее изменений, используя данные непосредственной обработки фитопланктонных проб. Оба аргумента в уравнении (5), в сущности, являются оценками организованности системы, один из которых (D/D_{\max}) выражает особенность ее структуры в данный момент времени (включая в себя выражение n_i/N), в то время как второй (I) оценивает физиологические возможности системы, соотнося наблюдаемые величины (n_i) с некоторыми предельными значениями n_{mi} , при достижении которых активность каждой популяции падает до нуля (1).

Автору особенно нравится применение обобщенных показателей структуры и функции, поскольку они отражают результат воздействия на сообщество всей совокупности факторов окружающей среды (обеспеченности питанием, пространством, светом и т. п.) Именно поэтому применение подобных показателей оказывается более успешным, чем отыскание частных связей в виде уравнений регрессии между отдельными факторами внешней среды и функциональными показателями системы.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
15 X 1969

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. Д. Федоров, Вестн. Московск. унив., сер. биол., № 6 (1969). ² В. Д. Федоров, ДАН, 188, № 3 (1969). ³ R. A. Fisher, A. S. Corbet, C. B. Williams, J. Animal Ecol., 12 (1943). ⁴ R. Margalef, Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 18 Suppl., 355 (1965). ⁵ В. Д. Федоров, Научн. докл. высш. школы, сер. биол. наук, № 2 (1970).