

УДК 582.261.1–116

В.А. Паренский, Е.В. Левченко*Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ННЦМБ ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17**ИССЛЕДОВАНИЕ СВОЙСТВ РЕКУРРЕНТНЫХ
МНОГОШАГОВЫХ МОДЕЛЕЙ МЕЖГОДОВОЙ ДИНАМИКИ
СООБЩЕСТВ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ЭПИФИТОНА**

Сообщества диатомовых водорослей эпифитона размножаются сезонно. Максимальные плотности поселения на макроводорослях наблюдаются в середине летнего периода, а минимальные — в зимний период. Такая дискретность позволила использовать аппарат разностных (рекуррентных) уравнений для проверки концепции плотностной регуляции в межгодовой динамике численности диатомовых водорослей эпифитона. Рассмотрены свойства полученных рекуррентных многошаговых моделей межгодовой динамики относительной численности диатомовых водорослей в эпифитоне макрофита-базифита *Ulva lactuca* Linnaeus из трех различных прибрежных акваторий зал. Петра Великого Японского моря (Амурский и Уссурийский заливы и прол. Старка). Предлагаемые многошаговые рекуррентные модели не противоречат первичным данным. Каждое из полученных описаний для разных акваторий имеет свой характер динамики. Воспроизводительная способность сообщества диатомовых водорослей эпифитона в прол. Старка наименьшая. Наивысший уровень воспроизводительной способности наблюдается в Амурском заливе. Согласно моделям в разных частях зал. Петра Великого сообщества эпифитных диатомовых в целом демонстрируют сложную — псевдохаотическую — динамику относительной численности.

Ключевые слова: эпифитные диатомовые, межгодовая динамика, многошаговая рекуррентная модель, псевдохаотический характер динамики.

DOI: 10.26428/1606-9919-2018-193-99-111.

Parensky V.A., Levchenko E.V. A study of properties of the recurrent multi-step models for interannual dynamics of diatom algae communities in epiphyton // *Izv. TINRO.* — 2018. — Vol. 193. — P. 99–111.

Epiphytic diatoms develop seasonally. On macrophytes they reach the highest density in the middle of summer and have the minimum density in winter. This pattern gives an opportunity to apply a tool of difference (recurrent) equations for testing the concept of density regulation in interannual dynamics of their number. Detailed scheme of the model is developed; the model is applied for the diatoms dynamics in macroalgae epiphyton of *Ulva lactuca* Linnaeus in three areas of Peter the Great Bay, Japan Sea (Amur Bay, Ussuri Bay, and Stark Strait). The model parameters are evaluated by means of SYSTAT 5 and STATISTICA 8 software. The model results do not contradict the data of observations. Its determination (R^2) exceeds 0.62 in all cases. Selected coefficients of the model have rather small relative errors (< 11 %) which never change the sign of the coefficients. Generally, the modelled dynamics of relative number

* Паренский Валерий Александрович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: vaparensky@inbox.ru; Левченко Елена Владимировна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: leovit@mail.ru.

Parensky Valery A., Ph.D., senior researcher, e-mail: vaparensky@inbox.ru; Levchenko Elena V., Ph.D., researcher, e-mail: leovit@mail.ru.

of epiphytic diatom communities is complicated, pseudochaotic. It differs between the areas. Reproductive capacity of the epiphytic diatom community is the lowest in the Stark Strait and the highest in the Amur Bay. In both these areas, alternation patterns are modelled as periods of chaotic dynamics and the periods with a limit cyclicity. Resistance of the epiphytic diatom communities to variations of the main limiting factors of the environments decreases in the order: Amur Bay — Stark Strait — Ussuri Bay.

Key words: epiphytic diatoms, interannual dynamics, multi-step recurrent model, pseudochaotic dynamics.

Введение

Динамика популяции, вида, сообщества есть интегрированное отражение адаптаций к условиям их существования. Для того чтобы оценить характер изменений в экосистеме, которые вызваны любыми внешними воздействиями, необходимо понимать естественный характер динамики численности в сообществах исследуемых организмов в относительно стабильных условиях. Исторически сложилось, что большинство моделей математической экологии было построено на основе аппарата дифференциальных уравнений, когда численность моделируется непрерывной функцией. Это классические работы Ферхюльста (Verhulst) 1838 г. и Вольтерра (Volterra) 1913 г., а также работы многих современных авторов. Но реальности более соответствует представление о численности как о дискретной величине, которая принимает некоторые значения в фиксированные моменты времени. Тогда для описания динамики численности используют продукционные рекуррентные модели, относящиеся к классу нелинейных динамических систем. Основные свойства рекуррентных моделей рассмотрены на примере одношаговых моделей (Ricker, 1954; May, 1975; May, Oster, 1976; Свирежев, Логофет, 1978; Шапиро, Луппов, 1983). Многошаговый подход был предложен Paulick (1973) и применен к исследованию динамики численности лососевых рыб, в частности горбуши (Паренский, 2003). Исследования дискретных моделей биологических сообществ необходимы для описания качественных эффектов динамики численности изучаемых сообществ, таких, например, как циклические колебания, колебания численности с изменением периода и, наконец, псевдохаотический характер динамики численности сообщества.

Эпифитные микроводоросли — это сообщество микроводорослей, местообитанием которого является поверхность других водных растений. В море это водоросли-макрофиты и морские травы. Известно, что диатомовые водоросли составляют основу морского микрофитозипифитона (Прошкина-Лавренко, 1963; Harlin, 1980; Рябушко, 2003; Totti et al., 2009; Рябушко, Бондаренко, 2011; Mabrouk et al., 2014).

Сообщества диатомовых водорослей эпифитона размножаются сезонно. Максимальные плотности поселения на макрофитах наблюдаются в середине летнего периода, а минимальные — в зимний период. Таким образом, мы видим дискретность, существование которой позволяет нам использовать аппарат разностных (рекуррентных) уравнений для проверки концепции плотностной регуляции в динамике численности. В настоящей работе мы рассматриваем общие черты и различия в характере межгодовой динамики относительной численности диатомовых водорослей в эпифитоне макрофита-базифита *Ulva lactuca* Linnaeus из разных прибрежных акваторий зал. Петра Великого Японского моря.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили оценки численности диатомовых водорослей в эпифитоне макрофита-базифита *Ulva lactuca* Linnaeus из трех прибрежных акваторий зал. Петра Великого Японского моря: Уссурийский залив (бухты Патрокл, Соболь и Тихая), Амурский залив (бухты около мыса Красного, между мысами Грозным и Фирсова и Кирпичного завода), а также прол. Старка около о. Попова. Отбор проб проводили в июле 2009, 2010, 2012–2015 гг. Ранее были изучены видовой состав, сезонная динамика численности и показана доминирующая роль диатомей в эпифитоне данных прибрежных акваторий. В частности, при изучение видового состава эпифит-

ных микроводорослей, обитавших более чем на 40 видах макрофитов в бухте Соболев Уссурийского залива, в 2005–2006 гг. были обнаружены 80 видов и внутривидовых таксонов эпифитных диатомовых водорослей (Левченко, Бегун, 2008). При классификации диатомовых водорослей использовали общепринятую классификационную систему, разработанную Round с соавторами (1990).

Пробы макрофитов отбирали с глубины 1,5–3,0 м в стеклянные банки под водой. В лаборатории с талломов макрофита-базифита тщательно смывали эпифитные микроводоросли в специальные емкости и фиксировали пробы раствором Утермеля. Суспензию диатомовых микроводорослей получали, очищая и концентрируя пробы методами фильтрации и осаждения.

При подсчете клеток диатомовых исследовали выборочные подпробы объемом 1 мл, которые отбирали из общего объема сконцентрированной пробы и помещали в камеру типа Ножотта. Просчитывали три подпробы из одной пробы, результат усредняли и пересчитывали на объем всей пробы по отношению к биомассе макрофита, с которого эта проба была смыта.

Материал проб изучали методом прямого микроскопирования в трех повторностях на световом микроскопе Axiovert 200 M, объективы LD Plan-Neofluar 20x/0.4 Korr Ph 2 и LD Plan-Neofluar 63x/0.75 Korr, камера Axio Cam MRm («Carl Zeiss», Germany). Видовые названия водорослей в статье приведены в соответствии с данными современной таксономии (Guiry and Guiry, 2017).

Методы регрессионного и дисперсионного анализов приведены в справочной литературе (Pollard, 1977; Поллард, 1982). Параметры модели оценивали с использованием пакета прикладных программ SYSTAT 5 (Wilkinson et al., 1992) и STATISTICA 8 (ID BX905E318201FAW).

При анализе первичных данных (табл. 1) использовали рекуррентный подход, когда состояние системы в предшествующий момент времени определяет ее состояние в текущий момент времени (Ricker, 1954). Данные о численности диатомовых водорослей в эпифитоне *Ulva lactuca* по семи исследованным акваториям сгруппировали таким образом, чтобы численность в предшествующем году (X) была поставлена в соответствии с численностью в текущем году (Y).

Таблица 1
Количество клеток* диатомовых эпифитона на 1 г сухого веса макрофита-базифита *Ulva lactuca* Linnaeus, шт.

Table 1
Number of epiphytic diatom cells* per 1 g DW of the macrophyte *Ulva lactuca* Linnaeus

Акватория		2009	2010	2012	2013	2014	2015
Прол. Старка				32666	82229	12910	59882
Амурский залив	Бухта Кирпичного завода	3645	38720	55640	113870		
	Бухта между мысами Грозным и Фирсова	324461	377191	809795	133166		
	Бухта около мыса Красного	63277	177179	228483	101942		
Уссурийский залив	Бухта Патрокл			14664	234551	37850	219629
	Бухта Соболев			57149	234990	16414	17345
	Бухта Тихая			21943	157277	97005	19810

* Среднее трех оценок, среднееквадратичное отклонение не более 5 %.

Количество пар наблюдений, использованных в данной работе, позволяет провести подбор и оценку ошибок оцениваемых параметров модели.

Результаты и их обсуждение

Для удобства описания изменений численности в результате лимитирования ресурсами мы рассматриваем воздействие каждого фактора по отдельности. В связи с

этим мы обозначаем эту модель как многошаговую. Отметим, что основными лимитирующими факторами для диатомовых, которые являются автотрофными организмами, в нашей модели являются ФАР и кислород (два жизненно важных ресурса — количество и качество ФАР и содержание доступного кислорода).

Описание многошаговой модели. Пусть несдерживаемый степенной рост относительной численности диатомовых водорослей эпифитона (рис. 1, А):

$$Y_1 = (X/A)^B, \quad (1)$$

где Y_1 — относительная численность народившихся диатомей; X — максимальная относительная численность диатомей в предшествующем году; $1/A^B$ — коэффициент пропорциональности изменения численности народившихся диатомей; B — скорость изменения численности народившихся диатомей.

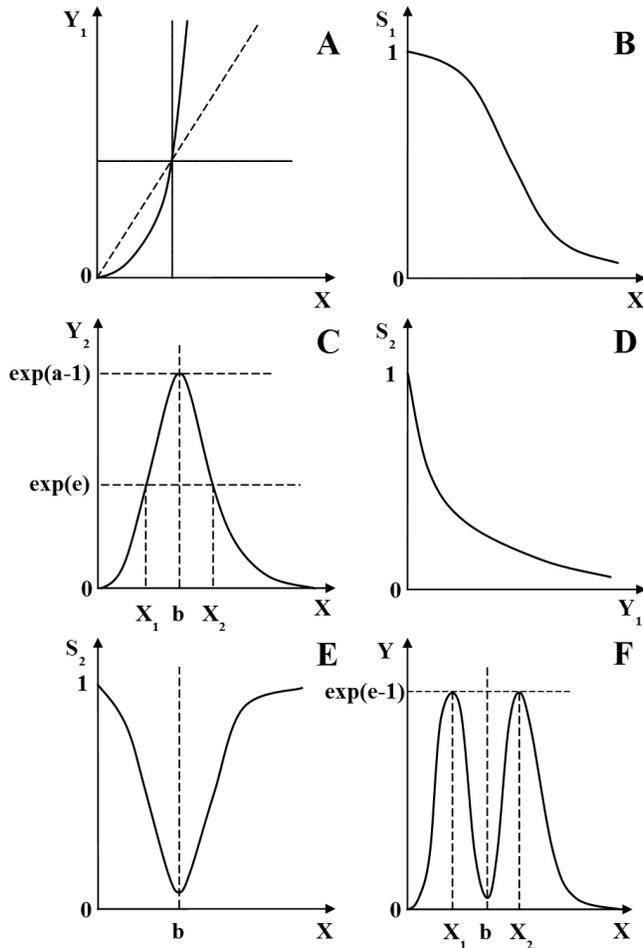


Рис. 1. Схема формирования модели плотностной регуляции численности диатомовых водорослей эпифитона: **A** — несдерживаемый степенной рост численности; **B** — выживание при ограничении роста численности первым лимитирующим фактором; **C** — численность диатомовых эпифитона, ограниченная первым лимитирующим фактором; **D** — выживание при ограничении роста численности вторым лимитирующим фактором относительно достигнутой численности сообщества на предшествующем этапе; **E** — выживание при ограничении вторым лимитирующим фактором в связи с величиной сообщества диатомовых эпифитона в предшествующий год; **F** — многошаговая модель плотностной регуляции численности диатомовых водорослей эпифитона

Fig. 1. Scheme of the model for density regulation of epiphytic diatoms number: **A** — unrestrained exponential growth of number; **B** — survival under growth restriction by first limiting factor; **C** — number of diatoms under growth restriction by first limiting factor; **D** — survival under growth restriction by second limiting factor relative to the cells number at previous stage; **E** — survival under growth restriction by second limiting factor relative to the cells number in previous year; **F** — multi-step model for density regulation of epiphytic diatoms number

Численность народившихся диатомей, ограниченная первым лимитирующим фактором (рис. 1, B):

$$Y_2 = Y_1 \cdot S_1 = Y_1 \cdot \exp(-(Y_1/C)^D) = (X/A)^B \cdot \exp(-((X/A)^B/C)^D), \quad (2)$$

где $S_1 = \exp(-(Y_1/C)^D)$ — функция выживания народившихся диатомей в связи с воздействием первого лимитирующего фактора; C — количество народившихся диатомей, обеспеченных первым ресурсом; D — скорость снижения выживаемости.

После нескольких преобразований и подстановки новых коэффициентов: $Y_{2max} = C/(D \cdot \exp(1))^{1/D}$, $b = A \cdot (C/D^{1/D})^{1/B}$, $c = B \cdot D$, $d = B$ получим (рис. 1, C):

$$Y_2 = Y_{2max} \cdot ((X/b)^c \cdot \exp(1 - (X/b)^c))^{d/c}. \quad (3)$$

Тогда, максимальная относительная численность диатомей в текущем году есть численность Y_2 , ограниченная вторым лимитирующим фактором (рис. 1, D):

$$Y = Y_2 \cdot S_2 = Y_2 \cdot \exp(-Y_2/E), \quad (4)$$

где $S_2 = \exp(-Y_2/E)$ — функция выживания народившихся диатомей в связи с количеством второго жизненно важного ресурса (E). Эта же функция выживания, представленная в зависимости от X , изображена на рис. 1 (E). Таким образом, численность диатомей в текущем году (рис. 1, F):

$$Y = Y_{2max} \cdot (X/b)^d \cdot \exp(d/c - (d/c) \cdot (X/b)^c - Y_{2max} \cdot (X/b)^d \cdot \exp(d/c - e - (d/c) \cdot (X/b)^c)) = (X/b)^d \cdot \exp(a - (d/c) \cdot (X/b)^c - Y_{2max}^d \cdot \exp(a - e - (d/c) \cdot (X/b)^c)), \quad (5)$$

где $e = \ln(E)$, $Y_{2max} = \exp(e - 1)$, $a = d/c + \ln(Y_{2max})$.

Модель содержит четыре управляющих параметра: a , c , d , e — и один масштабный — b .

Оценки параметров моделей. Рассмотренный выше алгоритм был применен к данным о численности диатомовых водорослей эпифитона на макрофите-базифите *Ulva lactuca* в разных акваториях: Амурский залив, Уссурийский залив и прол. Старка (табл. 2–4, рис. 2). Дополнительно была использована точка ($X=0$, $Y=0$), являющаяся обязательным условием модели.

Таблица 2

Оценки параметров модели (6) и проверка их значимости по данным Амурского залива

Table 2

Estimates of model (6) parameters and testing of their significance for the Amur Bay

$$Y = \left(\frac{X}{b}\right)^{\exp(c)} \cdot \exp\left(\frac{\exp(c)}{c} + a - \frac{\exp(c)}{c} \cdot \left(\frac{X}{b}\right)^c - \left(\frac{X}{b}\right)^{\exp(c)} \cdot \exp\left(\frac{\exp(c)}{c} + a - e - \frac{\exp(c)}{c} \cdot \left(\frac{X}{b}\right)^c\right)\right) \quad (6)$$

Коэффициент	Расчетное значение	Стандартная ошибка	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка, %
			Нижняя	Верхняя	
b	129131,315	9715,936	98210,869	160051,762	7,524
c	0,731	0,076	0,488	0,974	10,397
a	15,993	0,595	14,100	17,886	3,720
e	14,312	0,360	13,166	15,458	2,515
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели, %					6,039
Результаты дисперсионного анализа модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния R ²
Общая	0,923444 · 10 ¹¹	6	–	–	1,000
Регрессия	0,812208 · 10 ¹¹	3	0,270736 · 10 ¹¹	7,302	0,880
Остаток	0,111236 · 10 ¹¹	3	0,037079 · 10 ¹¹	–	0,120

При сопоставлении результатов оценки параметров модели по трем акваториям и графического представления моделей (табл. 2–4, рис. 2) первое, что привлекает внимание, — это различие в численности диатомей в предшествующем году, при которой численность народившихся диатомей, ограниченная первым лимитирующим фактором, достигает максимума (коэффициент b , см. рис. 1, C). Значения этого коэффициента

Таблица 3

Оценки параметров модели (7) и проверка их значимости по данным Уссурийского залива

Table 3

Estimates of model (7) parameters and testing of their significance for the Ussuri Bay

$$Y = \left(\frac{X}{b}\right)^c \cdot \exp\left(\frac{1}{c} + a - \frac{1}{c} \cdot \left(\frac{X}{b}\right)^{c^2} - \left(\frac{X}{b}\right)^c \cdot \exp\left(\frac{1}{c} + a - e - \frac{1}{c} \cdot \left(\frac{X}{b}\right)^{c^2}\right)\right) \quad (7)$$

Коэффициент	Расчетное значение	Стандартная ошибка	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка, %
			Нижняя	Верхняя	
<i>b</i>	118298,217	9661,641	94657,033	141939,400	8,167
<i>c</i>	1,914	0,194	1,441	2,388	10,136
<i>a</i>	14,993	0,422	13,961	16,024	2,815
<i>e</i>	13,455	0,212	12,936	13,974	1,576
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели, %					5,674
Результаты дисперсионного анализа модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния R ²
Общая	0,879169 · 10 ¹¹	9	—	—	1,000
Регрессия	0,552848 · 10 ¹¹	3	0,183283 · 10 ¹¹	3,370	0,629
Остаток	0,326321 · 10 ¹¹	6	0,054387 · 10 ¹¹	—	0,371

Таблица 4

Оценки параметров модели (8) и проверка их значимости по данным прол. Старка

Table 4

Estimates of model (8) parameters and testing of their significance for the Stark Strait

$$Y = (X/b)^2 \cdot \exp(1 + a - (X/b)^2) - (X/b)^2 \cdot \exp(1 + a - e - (X/b)^2) \quad (8)$$

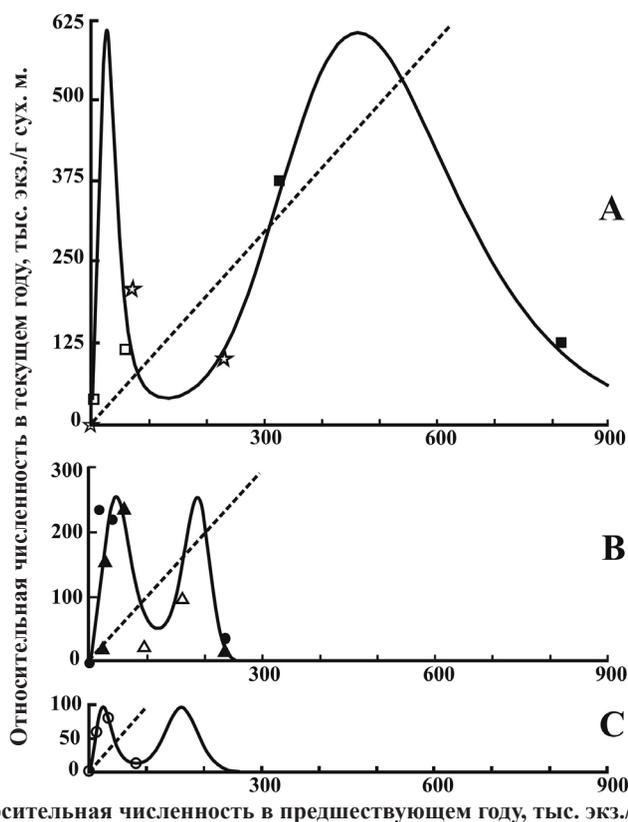
Коэффициент	Расчетное значение	Стандартная ошибка	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка, %
			Нижняя	Верхняя	
<i>b</i>	80921,077	0,229	80919,170	80923,983	2,830 · 10 ⁻⁴
<i>a</i>	14,003	0	14,003	14,003	0
<i>e</i>	12,490	0	12,490	12,490	0
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели, %					0
Результаты дисперсионного анализа модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния R ²
Общая	0,450625 · 10 ¹¹	3	—	—	1,000
Регрессия	0,450625 · 10 ¹¹	2	0,225313 · 10 ¹¹	5,63328 · 10 ¹²	1,000
Остаток	0,004	1	0,004	—	0,000

изменяются от 80921 до 129131 экз. диатомей на 1 г сухой массы (экз./г сух. м.) *Ulva lactuca* и образуют возрастающий ряд от прол. Старка до Амурского залива.

Второе — различия в коэффициенте *e*. На графике (рис. 1, F) величина этого коэффициента характеризует максимально возможное количество диатомей в эпифитоне: $Y_{max} = \exp(e - 1)$. Максимальные значения Y_{max} , так же как и коэффициент *b*, образуют возрастающий ряд от прол. Старка до Амурского залива и варьируют от 97734 до 604405 экз./г сух. м. *Ulva lactuca*.

Коэффициент *a* характеризует максимальное количество диатомей в сообществе, достигаемое после воздействия первого лимитирующего фактора, т.е. $Y_{2max} = \exp(a - 1)$. Y_{2max} варьирует от 443743 до 3246214 экз./г сух. м. *Ulva lactuca* и образует возрастающий ряд от прол. Старка до Амурского залива.

Коэффициент *d* — показатель скорости неограниченного степенного роста численности. В нашем случае в моделях (6) и (7) коэффициент *d* выражен как функция коэффициента *c*, а в модели (8) принят как константа, равная 2 (в связи с малым количеством данных). При сопоставлении трех описаний (табл. 2–4) оказывается, что расчетные значения коэффициента *d* чрезвычайно близки (со средним значением 2).



Относительная численность в предшествующем году, тыс. экз./г сух. м.

Рис. 2. Многошаговые модели плотностей регуляции относительной численности диатомовых водорослей эпифитона: **A** — Амурский залив; **B** — Уссурийский залив; **C** — прол. Старка; \circ — прол. Старка; \bullet — бухта Патрокл; Δ — бухта Соболев; \blacktriangle — бухта Тихая; \square — бухта около мыса Красного; \blacksquare — бухта между мысами Грозным и Фирсова; \star — бухта Кирпичного завода. Пунктиром показана линия равновесного воспроизводства

Fig. 2. Multi-step model for density regulation of epiphytic diatoms number in three areas: **A** — Amur Bay; **B** — Ussuri Bay; **C** — Stark Strait; \circ — Stark Strait; \bullet — Patrokl Bight; Δ — Sobol Bight; \blacktriangle — Tikhaya Bight; \square — cove near Cape Krasny; \blacksquare — cove between Capes Grozny and Firsov; \star — Kirpichnogo Zavoda Bight. Dashed line indicates the equilibrium reproduction

Коэффициент c — произведение показателя скорости неограниченного степенного роста численности и скорости снижения выживаемости при действии первого лимитирующего фактора. В то время как коэффициенты a , b , e образуют возрастающий ряд значений от прол. Старка к Амурскому заливу, коэффициент c в этом ряду принимает значения 2, затем 3,663 и 0,731 (табл. 2–4). Графически коэффициент c характеризует наклон нисходящей ветви куполообразной зависимости (модель (3), рис. 1, C). При сравнении полученных описаний для разных акваторий видно, что скорость лимитирования неограниченного размножения в сообществах прол. Старка приблизительно в три раза, а в сообществах Уссурийского залива приблизительно в пять раз выше, чем в сообществах Амурского залива.

Количество пар наблюдений, использованных в данной работе, позволяет провести подбор и оценку ошибок оцениваемых параметров модели. Ни одна из полученных моделей не противоречит первичным данным. Показатель детерминации R^2 во всех случаях больше 62 %. Подобранные коэффициенты моделей характеризуются достаточно небольшими относительными ошибками — менее 11 % (не меняющими знаки коэффициентов на противоположные).

Для того чтобы получить более состоятельные и устойчивые оценки параметров плотностной регуляции сообщества диатомовых водорослей эпифитона *Ulva lactuca*, необходимо дополнить модель новыми парами наблюдений численности в сообществах.

Исследование динамических свойств моделей. Моделирование временной динамики относительной численности сообществ в изученных акваториях (от нижней критической численности) на 200 лет вперед в целом показало ее псевдохаотичный характер (May, Oster, 1976; Свиричев, Логофет, 1978; Шапиро, Луппов, 1983). Каждое из полученных описаний для разных акваторий имеет свои особенности.

В сообществах диатомей из Амурского залива наблюдается чередование периодов изменения численности с четырех- и восьмилетней цикличностью (рис. 3–5) и периодов хаотичной динамики. Относительная численность варьирует приблизительно в пределах от 400 до 480 и от 560 до 600 тыс. экз./г сух. м. макрофита-базифита, и нижняя критическая численность составляет 200 экз./г сух. м. Четырехлетние циклы в модельной межгодовой динамике сообществ диатомовых водорослей эпифитона в Амурском заливе отличаются тем, что могут начинаться с максимальной (в нечетные годы, рис. 4, А) или с минимальной (в четные годы, рис. 4, Б) относительной численности.

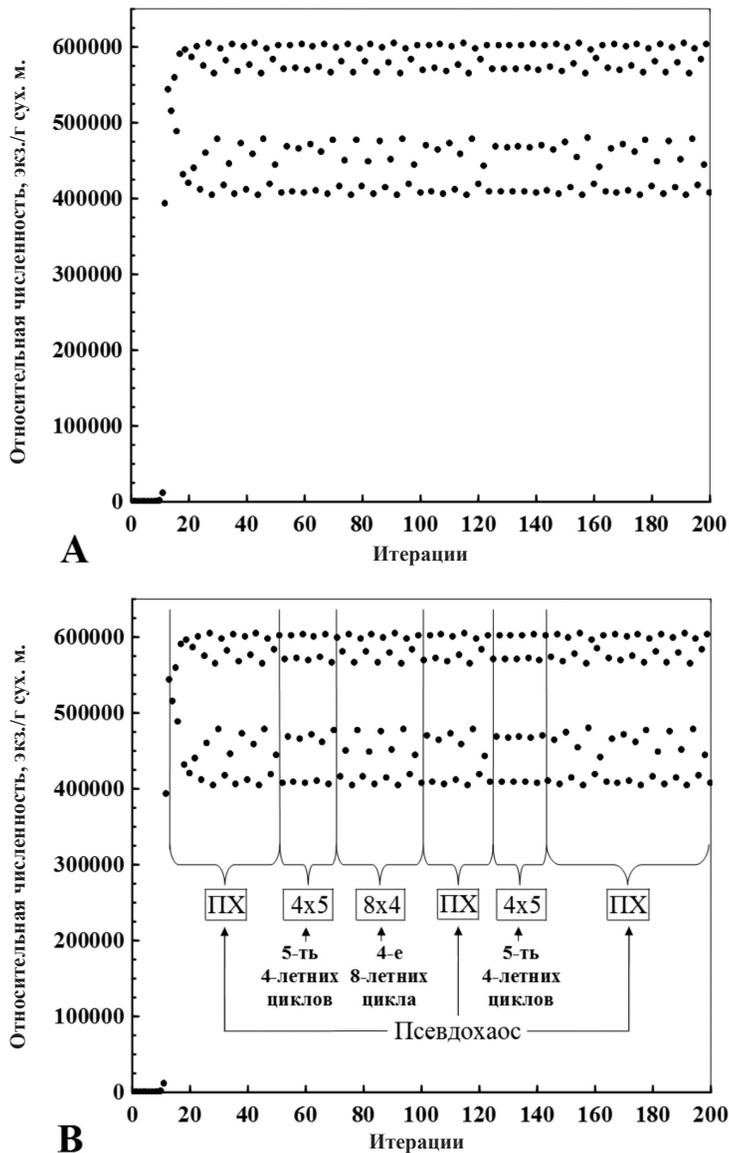


Рис. 3. Модельная межгодовая динамика сообществ диатомовых водорослей эпифитона в Амурском заливе от нижней критической численности на 200 лет вперед (А) и выявленная в ней цикличность (Б)

Fig. 3. Modelled interannual dynamics of epiphytic diatom communities in the Amur Bay from the lower critical number for the next 200 years (А) and the revealed cyclicity (Б)

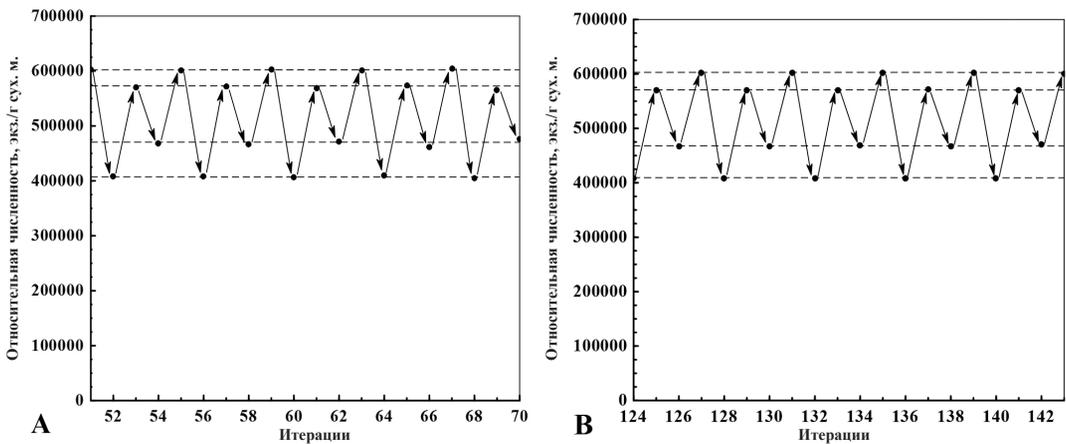


Рис. 4. Четырехлетние предельные циклы в модельной межгодовой динамике сообществ диатомовых водорослей эпифитона в Амурском заливе: **А** — начиная с 53-го года модельной динамики; **В** — начиная со 124-го года модельной динамики

Fig. 4. Limities cycles with the 4 years period in the modelled interannual dynamics of epiphytic diatom community in the Amur Bay: **A** — since the 53rd year of simulation; **B** — since the 124th year of simulation

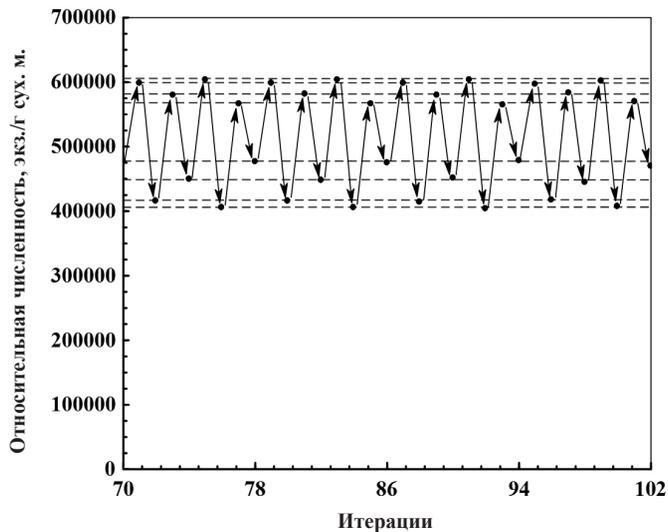


Рис. 5. Восьмилетние предельные циклы в модельной межгодовой динамике сообществ диатомовых водорослей эпифитона в Амурском заливе

Fig. 5. Limit cycles with the 8 years period in the modelled interannual dynamics of epiphytic diatom communities in the Amur Bay

В сообществах из прол. Старка изменения относительной численности в виде двух-, десяти- и четырехлетних циклов чередуются с периодами псевдохаотичной динамики (рис. 6–9). Относительная численность варьирует приблизительно в пределах от 13 до 23 и от 60 до 96 тыс. экз./г сух. м. макрофита-базифита, и нижняя критическая численность составляет 2 тыс. экз./г сух. м.

При сравнении четырехлетних циклов в Амурском заливе и прол. Старка можно отметить, что диапазон колебаний относительной численности в Амурском заливе на порядок выше, чем в прол. Старка.

В динамике сообществ из Усурийского залива не выявлено повторяющихся фрагментов изменения относительной численности (рис. 10). Относительная численность диатомей варьирует приблизительно в пределах от 3 до 260 тыс. экз./г сух. м. макрофита-базифита, и нижняя критическая численность составляет 2 тыс. экз./г сух. м.

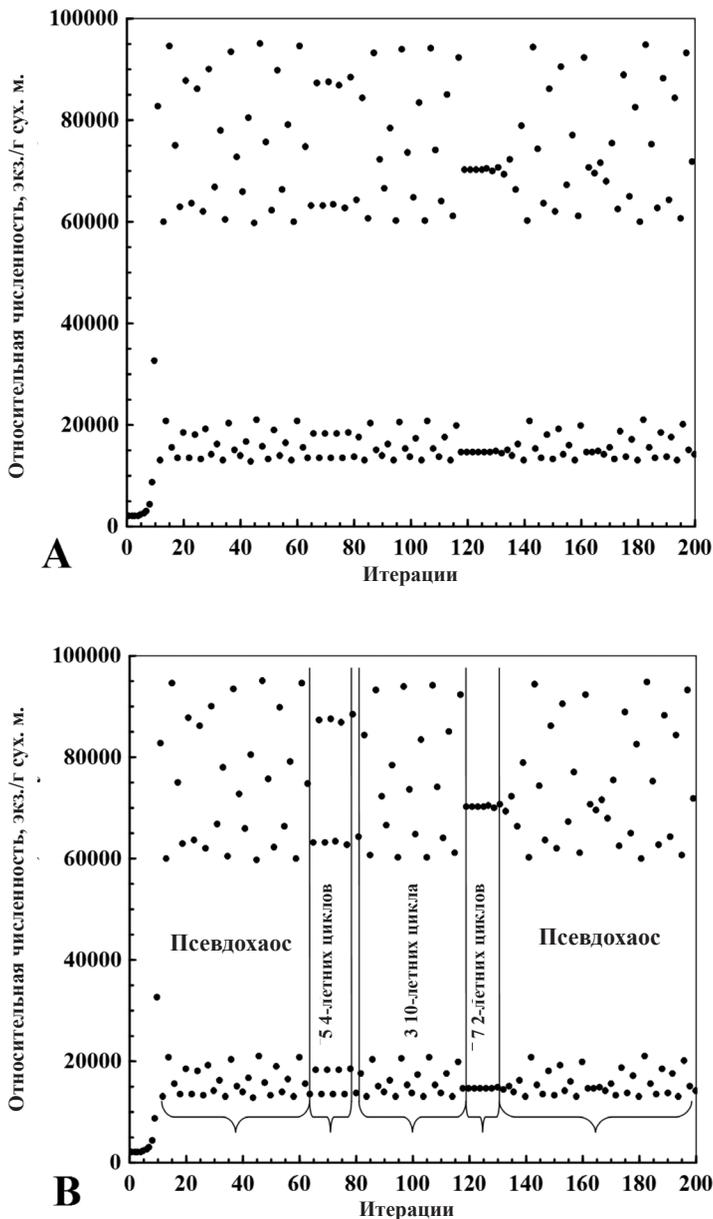


Рис. 6. Модельная межгодовая динамика сообществ диатомовых водорослей эпифитона в прол. Старка от нижней критической численности на 200 лет вперед (А) и выявленная в ней цикличность (В)

Fig. 6. Modelled interannual dynamics of epiphytic diatom communities in the Stark Strait from the lower critical number for the next 200 years (А) and the revealed cyclicity (В)

Таким образом, самая низкая воспроизводительная способность сообществ эпифитных диатомей отмечена в прол. Старка, а наибольшая — в Амурском заливе. Согласно полученным моделям наличие устойчивого предельного цикла не является гарантией его сохранения в перспективе.

Заклучение

Предложенная модель подразумевает плотностную регуляцию численности диатомовых водорослей эпифитона в связи с лимитированием жизненно важными ресурсами (количество ФАР и кислорода). Многошаговая рекуррентная модель не противоречит

Рис. 7. Четырехлетние предельные циклы в модельной межгодовой динамике сообществ диатомовых водорослей эпифитона в прол. Старка

Fig. 7. Limit cycles with the periods of 4 years in the modelled interannual dynamics of epiphytic diatom communities in the Stark Strait

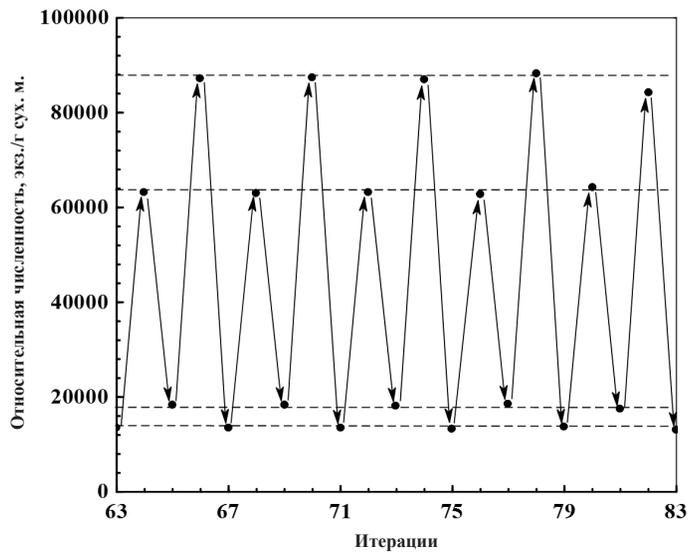


Рис. 8. Десятилетние предельные циклы в модельной межгодовой динамике сообществ диатомовых водорослей эпифитона в прол. Старка

Fig. 8. Limit cycles with the 10 years period in the modelled interannual dynamics of epiphytic diatom communities in the Stark Strait

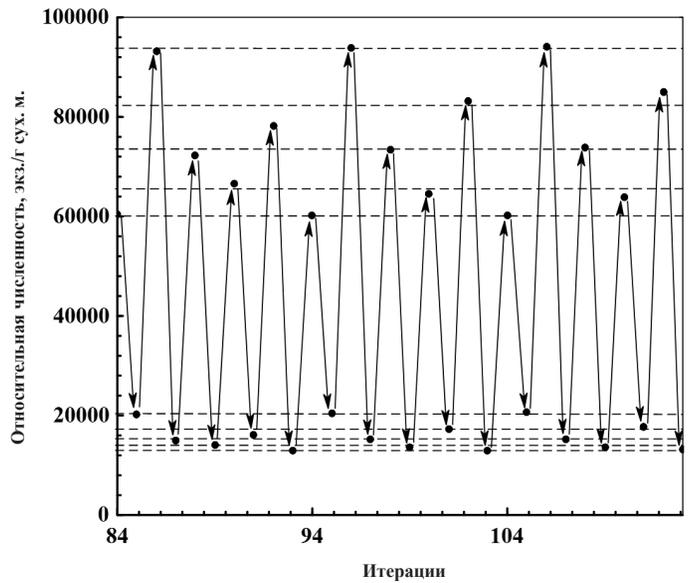
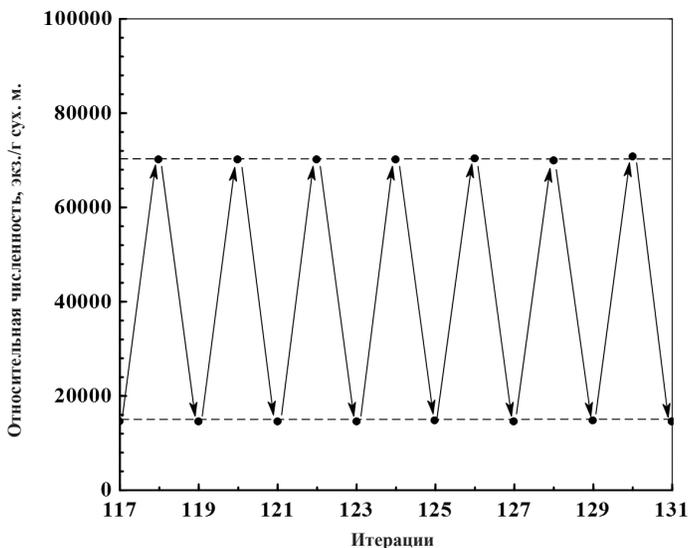


Рис. 9. Двухлетние предельные циклы в модельной межгодовой динамике сообществ диатомовых водорослей эпифитона в прол. Старка

Fig. 9. Limit cycles with the periods of 2 years in the modelled interannual dynamics of epiphytic diatom communities in the Stark Strait



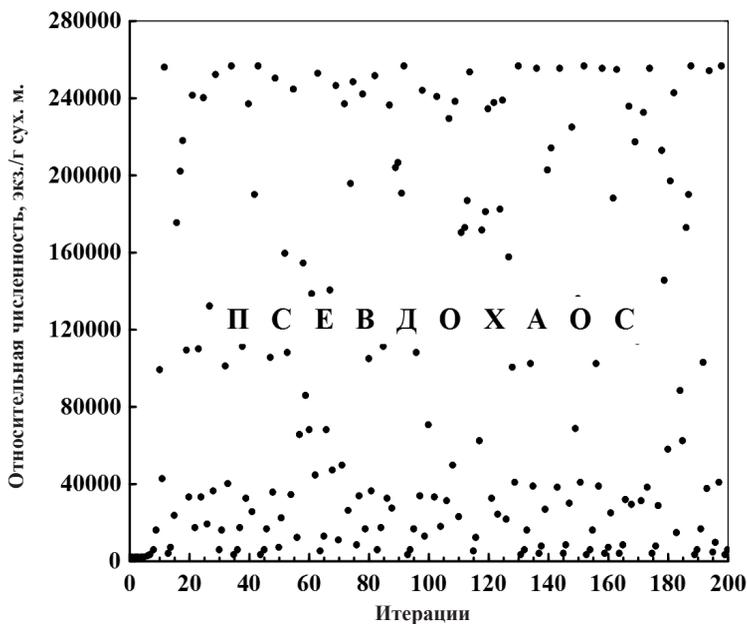


Рис. 10. Модельная межгодовая динамика сообществ диатомовых водорослей эпифитона в Уссурийском заливе от нижней критической численности на 200 лет вперед

Fig. 10. Modelled interannual dynamics of epiphytic diatom communities in the Ussuri Bay from the lower critical number for the next 200 years

первичным данным. Каждое из полученных описаний для разных акваторий имеет свой характер динамики. Согласно моделям в разных частях зал. Петра Великого сообщества эпифитных диатомовых демонстрируют сложную — псевдохаотическую — динамику относительной численности. В Амурском заливе и прол. Старка модели показывают чередование периодов хаотичной динамики и периодов изменения численности с предельной цикличностью. Модели демонстрируют, что наличие на первый взгляд устойчивого предельного цикла (двух-, четырех-, восьми-, десятилетнего) не является гарантией его сохранения на более длинном промежутке времени.

Воспроизводительная способность сообщества диатомовых водорослей эпифитона в прол. Старка наименьшая. Наивысший уровень воспроизводительной способности — в Амурском заливе.

Полученные описания являются инструментом исследования биологии сообществ эпифитных диатомовых микроводорослей, обитающих на различных акваториях. Рассмотрев полученные параметры, мы можем сформировать представление о комфортности условий, в которых существуют сообщества, а также о стабильности их временной динамики и об угрозах их существованию.

Сравнение полученных параметров моделей показывает, что устойчивость сообществ эпифитных диатомовых водорослей снижается в направлении от Амурского залива через прол. Старка к Уссурийскому заливу. Для динамики сообществ в Уссурийском заливе характерны такие особенности, как близкие значения критической численности и нижней границы относительной численности, а также максимальное значение скорости лимитирования первым жизненно важным фактором (коэффициент c). Подобное сочетание характеристик при минимальных или максимальных относительных численностях сообществ в Уссурийском заливе вызовет их гибель при любом существенном отклонении в жизненно важных условиях. Различные сочетания двух основных лимитирующих ресурсов (например, количество ФАР увеличивается, а содержание кислорода уменьшается; количество ФАР не меняется, содержание кислорода существенно уменьшается; количество ФАР существенно возрастает, а содержание

кислорода не изменяется) могут привести к тому, что нижняя граница амплитуды колебаний попадет в зону суженного воспроизводства.

В заключение следует отметить, что использование моделирования для описания межгодовой динамики сообществ позволяет выявить на первый взгляд такие неочевидные биологические свойства биоценозов, как собственная естественная динамика сообщества. Современные методы контроля качества среды по биоиндикаторам не учитывают эти свойства, полагая, что все изменения в численности сообществ происходят исключительно за счет изменения параметров среды, в частности вызванных антропогенным воздействием.

Список литературы

- Левченко Е.В., Бегун А.А.** Диатомовые водоросли эпифитона на макрофитах бухты Соболя (Уссурийский залив, Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 248–258.
- Паренский В.А.** Описание динамики численности и промысла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, № 3. — С. 352–360.
- Поллард Дж.** Справочник по вычислительным методам статистики. — М. : Финансы и статистика, 1982. — 344 с.
- Прошкина-Лавренко А.И.** Диатомовые водоросли бентоса Черного моря : моногр. — М. ; Л. : АН СССР, 1963. — 243 с.
- Рябушко Л.И.** Потенциально опасные микроводоросли Азово-Черноморского бассейна : моногр. — Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. — 286 с.
- Рябушко Л.И., Бондаренко А.В.** Микроводоросли планктона и бентоса Азовского моря (чек-лист, синонимика, комментарий) : моногр. — Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. — 211 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.** Устойчивость биологических сообществ : моногр. — М. : Наука, 1978. — 352 с.
- Шапиро А.П., Луппов С.П.** Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии : моногр. — М. : Наука, 1983. — 133 с.
- Guiry M.D. and Guiry G.M.** AlgaeBase. World-wide electronic publication. — National University of Ireland, Galway, 2017. <http://www.algaebase.org> searched.
- Harlin M.M.** Seagrass epiphytes // Handbook of seagrass biology. An ecosystem perspective / eds R.C. Phillips, C.P. McRoy. — N.Y. : Garland STPM Press, 1980. — P. 117–151.
- Mabrouk L., Brahim M.B., Hamza A. et al.** A comparison of abundance and diversity of epiphytic microalgal assemblages on the leaves of the seagrasses *Posidonia oceanica* (L.) and *Cymodocea nodosa* (Ucria) Asch in Eastern Tunisia // Jour. of Mar. Biol. (Hindawi Publishing Corporation). — Vol. 2014. — ID 275305. — 10 p. <http://dx.doi.org/10.1155/2014/275305>.
- May R.M.** Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos // J. Theor. Biol. — 1975. — Vol. 51, Iss. 2. — P. 511–524.
- May R.M., Oster G.F.** Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models // Amer. Natur. — 1976. — Vol. 110, Iss. 974. — P. 573–599.
- Paulick G.J.** Studies of possible form of the stock-recruitment curve // Rapports et procès-verbaux des réunions. — 1973. — Vol. 164 : Fish stock and recruitment. — P. 302–315.
- Pollard J.H.** A handbook of numerical and statistical techniques: with examples mainly from the life sciences. — N.Y. : Cambridge Univ. Press, 1977. — 368 p.
- Ricker W.E.** Stock and recruitment // J. Fish. Res. Board Can. — 1954. — Vol. 11, № 5. — P. 559–623.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G.** The diatoms : Biology and Morphology of the Genera. — L. (UK) : Cambridge Univ. Press, 1990. — 747 p.
- Totti C., Poulin M., Romagnoli T. et al.** Epiphytic diatom communities on intertidal seaweeds from Iceland // Polar Biol. — 2009. — Vol. 32. — P. 1681–1691. DOI: 10.1007/s00300-009-0668-4.
- Wilkinson L., Hill M.-A., Welna J.P., Birkenbeyel G.K.** Systat for Windows: Statistics. Version 5. — Evanston : Systat. Inc., 1992. — 750 p.

Поступила в редакцию 12.02.18 г.

Принята в печать 26.02.18 г.