

ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ДРУЖБЫ НАРОДОВ
АКАДЕМИЯ НАУК УССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

На правах рукописи

МАЗЛУМЯН
Софья Артуровна

**АНАЛИЗ ИЗМЕНЕНИЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ
БЕНТОСА**

03. 00. 18 - гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Севастополь
1989

Работа выполнена в Институте биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Научный руководитель:

член-корреспондент АН УССР В. Е. Заика

Официальные оппоненты

академик АН УССР В. И. Беляев

кандидат биологических наук В. И. Холодов

Ведущее учреждение: Институт Гидробиологии АН УССР

Защита диссертации состоится 26 IX 1989 г.
в час. на заседании специального Совета
Д 016.12.01 в И
(33500)

С диссерт

И

и

Автореферат

Ученый с
специали
кандидат

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

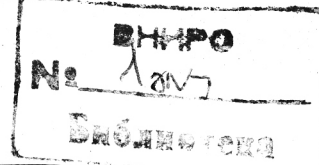
Актуальность проблемы. Увеличивающаяся антропогенная нагрузка приводит к изменению видового состава донных сообществ, в первую очередь прибрежных, которые служат местом нереста и питания рыб, участвуют в самоочищении моря, имеют большое рекреационное значение.

В связи с разнотипностью сообществ затруднена общая количественная характеристика степени отклонения структуры сообществ от некоторой "нормы", наблюдаемой в условно чистых районах.

Необходимость мониторинга морских экосистем, в частности, по состоянию сообществ, определяет актуальность разработки и применения математических методов, описывающих изменения в структуре разных групп мейо- и макрозообентоса, фитобентоса.

Цель и задачи исследования. Цель работы заключается в разработке модельных показателей, характеризующих структуру донных сообществ в состоянии экологической нормы и при отклонении от него. В соответствии с целью были определены основные задачи исследования:

- формализованное представление нарушающего воздействия, изменяющего структуру донного сообщества;
- уточнение обоснования применимости лог-нормальной модели для исследования структуры сообществ макро- мейобентоса, ее использование для изучения изменения структуры сообществ свободноживущих нематод под влиянием сброса сточных вод; исследования адаптационных возможностей сообществ бентоса в условиях хронического загрязнения;
- изучение изменения структуры сообщества мидии после замора с использованием логит-анализа и анализа временных рядов;
- изучение структуры сезонной динамики фитопланктона с помощью методов анализа потоков в сетях;
- анализ сезонной динамики в сообществах макро-, мейо-, и фитобентоса с помощью методов анализа временных рядов и индексов сезонности.



Научная новизна. На основе использования математических методов для анализа конкретных типов донных сообществ выявлены структурные реакции фито- и зообентоса некоторых районов Черного моря на загрязнение. Применение логит-анализа позволило выявить изменение структуры сообществ свободноживущих нематод в зонах с разной степенью влияния сброса сточных вод. Определены адаптационные возможности сообществ бентоса в условиях хронического загрязнения. Количественно охарактеризован процесс восстановления сообщества мидий после замора и определены параметры лог-нормальной модели сообщества мидий в стационарных условиях и на различных стадиях процесса сукцессии.

Построена сетевая модель динамики фитоценозов *Cystoseira barbata*, *Cystoseira spinata* и введены количественные оценки состояний доминантов и сопутствующих видов. Построена шкала оценок состояния фитоценозов, биотопы которых отличаются по степени антропогенного воздействия.

С помощью индекса сезонности проведен анализ динамики сообществ бентоса и временной устойчивости трофической структуры.

Практическое значение. Показана применимость использованных методов для обобщенного исследования структуры мейо-бентоса и макрозообентоса, а также фитобентоса, в связи с загрязнением среды, что позволяет использовать их при гидробиологическом мониторинге морских экосистем. Результаты анализа конкретных типов донных сообществ полезны для оценки их состояния в соответствующих районах Черного моря.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на научно-практической конференции, посвященной 200-летию г. Севастополя (Севастополь, 1983); на конференции "Совершенствование управления развитием рекреационных систем" (Севастополь, 1986); на II и III всесоюзных научных конференциях "Вклад молодых ученых и специалистов в решение современных проблем океанологии и гидробиологии" (Севастополь, 1987, 1988), на 5-ой конференции Укр. фил. ВГО (Київ, 1987); и на объединенных научных семинарах отделов экосистем шельфа, математического моделирования, фитобентоса и культивирования водорослей.

Публикации. Основное содержание диссертационной работы изложено в 11 печатных работах.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 113 страницах машинописного текста, содержит 12 таблиц и 20 рисунков. Работа состоит из введения, четырех глав, заключения и приложения. Приложение включает исходные данные и модели, использованные при анализе. Список цитируемой литературы включает 133 наименования, в том числе 56 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава I. МЕТОДЫ ОПИСАНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ В СТРУКТУРЕ СООБЩЕСТВ

Моделирование изменения структуры донного сообщества под влиянием сезонных, сукцессионных, антропогенных трансформаций должно отражать особенности этих процессов. В состоянии экологического равновесия сообщество находится в области нормального функционирования. Вне этой области нарушающее воздействие провоцирует механизм адаптации, который проявляется в явлениях надежности и живучести.

К сообществам со сложной структурой применяют методы, основанные на статистическом характере гипотез (Toft, Shea, 1983). К таким методам относится логит-анализ, χ^2 -доминантный анализ. В логит-анализе изменения структуры сообщества устанавливают по отклонению распределения численности по видам от характерного для состояния равновесия (Gray, 1981).

Методы математической статистики, основанные на анализе кривых распределения, неприемлемы, когда тип распределения неизвестен. В этом случае изменения, вызванные совокупным действием случайных факторов, описывают с помощью метода анализа временных рядов (Jerningan, 1986). Методы анализа временных рядов позволяют вычленить тенденцию изменения в сообществе и дают оценки функциональных взаимодействий популяций и трофических групп (Горбенко, Крышев, 1985; De Angelis, Waterhouse, 1987).

В соответствии с концепцией круговорота вещества находят методы анализа потоков в сетях (Naug, 1983). Модели

экосистемы является сеть взаимодействующих биотических и абиотических компонентов. Сети трансформации вещества в этой модели можно представить в динамике пространственной координаты, следовательно эти модели относятся к классу пространственно распределенных (Беляев, 1973). Формализованные оценки сетевой модели позволяют получить качественные оценки характеристики изменения структуры сообщества, указать механизм взаимодействия его компонентов: доминирующих и сосуществующих видов. Оценки сетевой модели безразмерны. Их универсальность делает возможным сравнение одноименных сообществ.

Сообщества бентоса, являющиеся объектом моделирования, характеризуются гетерогенным составом и малой подвижностью жизненных форм. Это обуславливает относительное, по сравнению с интервалом наблюдения, постоянство их количественных характеристик. Изменение численности сообщества описывает лог-нормальный закон распределения случайной величины (Preston, 1948, 1962). Сезонные циклы, протекающие в области нормального функционирования, могут быть описаны временным рядом, выявляющим характер трансформаций изучаемого элемента структуры (Четыркин, Калихман, 1982).

Биоиндикация в сообществах бентоса базируется на чувствительности фито- и зообентоса к изменениям окружающей среды. Биоиндикация состояния среды по изменениям структуры сообществ бентоса затрудняется их разнотипностью и значительным видовым разнообразием, поэтому желательны универсальные формализованные оценки, которые можно получить, например, на основе методов анализа потоков в сетях.

Метод логит-анализа использован для изучения изменения структуры сообществ свободноживущих нематод под влиянием сброса сточных вод в районе г.Ялты (1969-1982 гг.):

- зоо- и мейобентоса (с 1973 по 1982 гг) в условиях хронического загрязнения Севастопольских бухт.
- Хода восстановления сообществ мидии после замора (1980-1985 гг) на одной из банок северо-западной части Черного моря.

Методы потоков в сетях использованы для задач:

- изучения многолетней динамики структуры фито-бентоса Се-

вастопольских бухт (1967-1977 гг);

- определения сезонной динамики фитоценоза мыса Феодосия (1975 г) с помощью оценок состояния видов;
- к задаче мониторинга среды по составу фитосообществ.

Анализ временных рядов и индексов сезонности использованы для изучения сезонной динамики:

- сообществ макро- и мейобентоса бухты Казачья (1981-1982 гг.);
- сезонной динамики фитоценозов м. Феодосия (1975 г).

Глава 2. ЛОГ-НОРМАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КАК СПОСОБ ОПИСАНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ В СТРУКТУРЕ СООБЩЕСТВ БЕНТОСА

Анализируя изменения в видовой структуре сообществ, являющиеся ответной реакцией на изменение среды, и диагностировать состояние нормы и патологии удобно на определенном уровне формализованного описания структуры сообщества. Показано (Preston, 1948, 1962) что численность видов в больших гетерогенных сообществах, отложенная против кумулятивного процента видов, имеет тенденцию к распределению по лог-нормальному закону. Согласно МакАртуру (MacArthur, 1960) лог-нормальные графики получаются как результат различных темпов роста численности отдельных видов в сообществе.

Лог-нормальной моделью описывают состояние экологического равновесия. Анализ параметров лог-нормальной модели позволяет по изменениям в структуре сообществ судить также об изменениях среды (Gray, Maza, 1979). Если сообщество находится в состоянии равновесия, график распределения численности по видам в вероятностном масштабе - прямая. Изменения, происходящие в структуре сообщества под влиянием некоего воздействия с уменьшением численности редких видов и увеличением численности характерных видов. При этом график распределения численности обнаруживает отклонение от лог-нормальной модели. В ходе адаптации к изменившимся условиям среды, продолжается исчезновение редких видов и увеличение численности видов - оппортунистов. К концу адап-

тационного периода график вновь возвращается к прямой, но угол наклона к оси абсцисс уменьшается по сравнению с первоначальным (до нарушающего воздействия). Это объясняется изменением структуры обилия в сообществе в сторону увеличения оппортунистов. По виду лог-нормальных графиков можно делать заключения об интенсивности, оказываемого на сообщество воздействия (рис. I):

- 1) если угол наклона графика не изменяется, то интенсивность воздействия постоянна (рис. I а);
- 2) если график отклоняется от состояния равновесия, сообщество находится в переходном состоянии, а интенсивность воздействия возрастает (рис. I б);
- 3) если график вновь выражает состояние равновесия, угол наклона графика уменьшается, а протяженность вдоль оси абсцисс увеличивается, то сообщество адаптируется (рис. I в);
- 4) если угол наклона графика увеличивается - идет процесс восстановления сообщества (рис. I г).

Логит-анализ использован для изучения ответной реакции сообществ бентоса на воздействие различной интенсивности.

В Ялтинском заливе с 1980 г. функционирует глубоководный трубопровод для сброса. Это изменило пространственное распределение загрязнений. Состав, концентрации сточных вод и интенсивность их поступления в залив нестабильны, что затрудняет количественный анализ воздействия, оказываемого на биотоп и сообщество органическими соединениями. Применение логит-анализа для определения влияния сточных вод на сообщества свободноживущих нематод (по данным 1969-70, 1980 гг.), позволило установить границы выпусков, которые соответствуют глубинам от 20 до 60 м. Установлен диапазон изменения графиков распределения численностей (56° - 85°), характерный для состояния экологического равновесия этих сообществ.

В районе Севастопольских бухт в 1973, 1982 гг. изучена структура сообществ макробентоса, мейобентоса и свободноживущих нематод. Одновременно описаны градиенты изменения осадков по содержанию хлороформрастворимых битумоидов, органического вещества, органического углерода, обще-

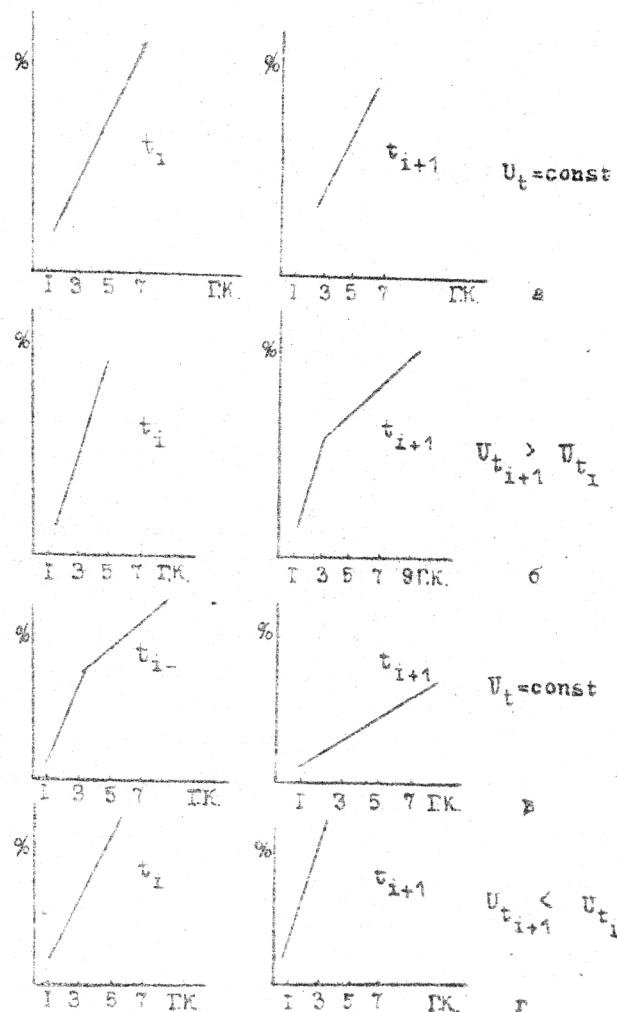


Рис. I. Ответная реакция сообщества на воздействие различной интенсивности:

а - интенсивность воздействия постоянна, б - интенсивность воздействия возрастает, в - интенсивность воздействия постоянна, г - интенсивность воздействия падает.

10-
го азота (Кирюхина, 1976; Кирюхина, Миловидова, 1983, 1985). С помощью логит-анализа установлены адаптационные возможности сообществ макро-, мейобентоса и свободноживущих нематод в условиях хронического загрязнения. Показано, что структура макробентоса упрощена, его характеризуют лог-нормальные модели с неизменными параметрами по всем анализируемым градиентам, что свидетельствует об их адаптации к условиям района.

Вдоль градиента накопления органического вещества структуру мейобентоса характеризует состояние экологического равновесия. При увеличении содержания органического вещества до 1,5 г в 100 г осадка отмечено отклонение от состояния равновесия. Резкое сокращение разнообразия групп численности (до 4-х геометрических классов) следует за увеличением содержания органического вещества до 9,6 г в 100 г сухого веса осадка. Под влиянием увеличивающегося содержания азота, изменений не обнаруживается. При увеличении содержания хлороформрастворимых битумоидов до пяти граммов на 100 г структура мейобентоса резко упрощается.

Логит-анализа моделей сообществ свободноживущих нематод показал, что при содержании органического вещества свыше 6 г в 100 г сухой массы осадка, углы наклона графиков постоянны (58° - 65°), число геометрических классов уменьшается. С увеличением содержания органического вещества происходит изменение структуры.

При анализе реакции сообщества свободноживущих нематод на накопление общего азота в осадке выявлены две группы моделей. В первую группу входят сообщества, расположенные в бухте. Параметры их лог-нормальных моделей не различаются. Во вторую группу входят сообщества нематод, расположенные за бонами. Структура сообществ на этих станциях одинакова. При этом одна из станций находится в начале градиента накопления азота в осадке, другая в конце. Это означает, что либо сообщества свободноживущих нематод безразличны к накоплению общего азота в осадке, либо зарегистрированный уровень незначителен. При изучении реакции свободноживущих нематод на накопление хлороформрастворимых битумои-

дов в осадке установлено, что они адаптировались к наблюдаемым концентрациям в осадке.

Методом логит-анализа обработаны данные по структуре сообщества мидии (Золотарев, Повчун, 1986; Повчун, 1987) в-н Тарханкутского п-ова (1980, 1981, 1985 гг. - всего 41 станция) и из района подвоятия Емидта, где в 1978 году произошел замор (1979 - 1982 гг, всего 22 станции). Нами показано, что при анализе сообществ из однородного по условиям среды биотопе (бухты, банки) для определения состояния сообщества можно пользоваться данными по средней численности, а не по численности видов в пробе. Установлены интервалы изменения углов наклона графиков распределения численностей в состоянии экологического равновесия: 42° - 78° , а протяженность графиков изменяется от трех до девяти геометрических классов. В зоне замора состояние экологического равновесия сообщества достигли в мае 1980 г, но при сравнении с моделями стационарного района, обнаруживается, что наиболее близкой к состоянию экологического равновесия оказывается структура сообществ после замора лишь в сентябре 1980 г.

Этот анализ проведен как на основе логнормальной модели, так и методом временных рядов. При анализе процентного состава численности сообщества мидии (групп видов, определенных геометрическими классами численности) показано, что с увеличением биомассы доминирующего вида мидии в стационарном сообществе уменьшается доля редких видов, а доминирующие и характерные находятся на постоянном уровне. В восстанавливаемом сообществе увеличивается доля редких, а доминирующие и характерные виды находятся на постоянном уровне.

Глава 3. ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДОВ АНАЛИЗА СЕТЕЙ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ

Сетевую модель (Свами, 1984) мы использовали для описания донного растительного сообщества и связей, существующих внутри него. Структуре фитосообщества ставится в соответствие граф $G = (V, E)$ представляющий модель сообщества. Множество вершин графа соответствует множеству видов.

а ребра определяют связи между ними. Вид в модели характеризует доли в общей биомассе $\sum B_i$ фитоценоза на данной глубине. В модели использованы величины относительных биомасс.

На основе сетевой модели построены универсальные показатели состояния для доминирующих и сопутствующих видов в фитоценозах *Cystoseira scrinata* и *C. barbata* по материалам А.А. Гутник (1982). Доминирующие виды характеризует длина критического пути, изменение которой происходит в зависимости от степени соответствия условий существования потребностям вида: для вида *C. scrinata* с увеличением степени загрязненности биотопа он уменьшается, для вида *C. barbata* увеличивается.

Длина подкритического пути $|L_{\text{кр}}|$ характеризует возможность смены доминантов при изменении экологических условий. Когда величина подкритического пути субдоминанта сравнима с величиной критического пути, существуют изменения в биотопе изучаемого сообщества, которые могут привести к изменениям его структуры.

Оценка утилизации ресурсов биотопа (U_i) определяется топологией сети и являются промежуточными характеристиками для определения оценок состояния сопутствующих видов.

Оценка состояния (S_i) определяется как разность между величиной критического пути и соответствующей оценкой утилизации (U_i): $S_i = L_{\text{кр}} - U_i$

(рис. 2, 3)

Была проведена ординация параметров сетевой модели открытых районов Севастопольской бухты в пространстве на примере фитоценозов Севастопольской бухты. Для каждого фитоценоза построена сетевая модель и рассчитаны основные ее оценки: критические пути и оценки состояния видов. Сообщества с доминирующим видом *C. scrinata* расположены в более прибойных и менее загрязненных биотопах по сравнению с ассоциациями доминанта *C. barbata* (Калугина-Гутник, 1975).

Чтобы получить шкалу количественных характеристик,

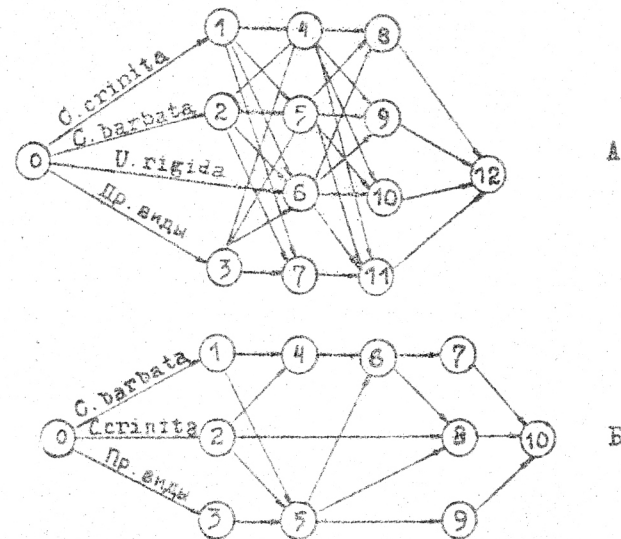


Рис. 2. Сетевая модель фитоценоза *Cystoseira barbata* мыса Константиновского в 1967 г (А), в 1977 г (Б)

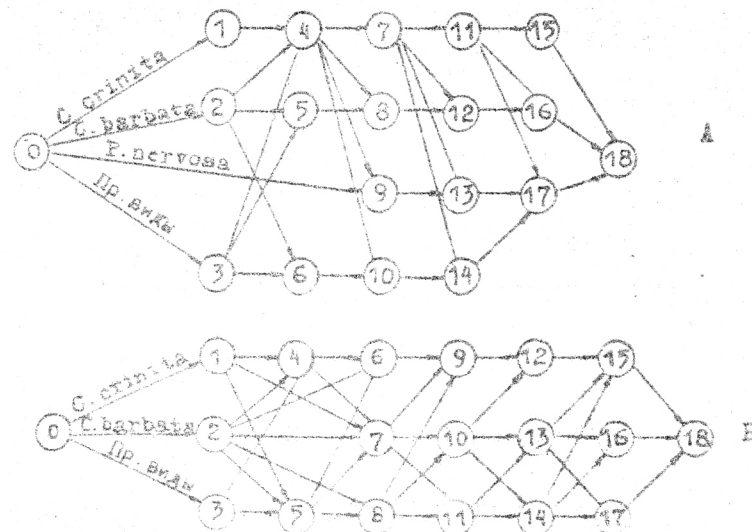


Рис. 3. Сетевая модель фитоценоза *Cystoseira scrinata* мыса Омега в 1967 (А), в 1977 г (Б)

соответствующих экологическим условиям, нами ранжированы величины критических путей для фитоценозов с доминантами *C. crinita* и *C. barbata*. Увеличение критического пути происходит в соответствии с улучшением экологических условий для развития доминанта. Расчетные пределы этого показателя в фитоценозах *C. crinita* таковы:

I - I,25 - для мест, подвергавшихся наибольшему антропогенному воздействию;

2,5 - 6 - для относительно чистых мест и открытых районов Севастопольской бухты (табл. I).

Приуроченность фитоценозов *C. barbata* к более загрязненным местам подтверждается изменением величины критического пути: в загрязненных биотопах он у доминанта *C. barbata*, выше, чем в относительно чистых. В районах открытого берега этот вид не попадает в число лежащих на критическом пути, являясь субдоминантом. По результатам анализа оценок состояния сопутствующих видов получен ранжированный ряд оценок для фитоценозов открытого берега и бухты.

Проведен расчет параметров сетевой модели фитоценозов *C. barbata*, *C. crinita*, расположенных в районе м. Константиновского и м. Омега в 1967, 1977 гг. Показано, что спустя 10 лет состояние биотопа в районе м. Константиновского ухудшилось, а в р-не м. Омега соответствует состоянию открытых районов Севастопольской бухты.

С помощью сетевой модели, построенной по данным А.А. Налуткина-Гутник, Костенко (1981), количественно отражена сезонная динамика биомассы в фитоценозе. Принято, что биомасса каждого последующего месяца зависит от биомассы предыдущего. Тогда годовая динамика выразится графом, где события поставлены в соответствие множеству моментов времени

$$T = \{T_j\} \quad j = \overline{1, R}$$

а дугам поставлены в соответствие виды. Результаты, полученные на основе сетевого анализа, проведенного для сезонных наблюдений за фитоценозом *C. barbata* позволяют сравнить состояние видов в каждый из сезонов. Оценка состояния для *C. barbata* самая высокая: она повышается весной и находит-

Таблица

Ранжирование бухт района Севастополя по величине критического пути ($\Sigma_{кр.}$) для растительных сообществ

Название бухты	Величина критического пути	
	сообщества	
	<i>C. crinita</i>	<i>C. barbata</i>
Б. Северная м. Константиновский		2,45
Б. Казачья малая Казачья	1,44	
Б. Камышовая вершина	1,63	
м. южного берега	2,32	2,34
м. северного берега		2,22
Б. Омега м. южного берега	2,45	
Мыс Феолент	2,52	
Б. Омега северный берег	3,23	
средняя часть южного берега		1,98
Б. Казачья мыс южного берега	3,77	
М. Херсонесский	3,82	
Херсонесский заповедник	4,14	
Мыс Омега	5,91	

ся на одинаковом уровне в течение трех сезонов, что свидетельствует о стабильности условий биотопа.

Показателем, предлагаемым для использования в мониторинге является оценка состояния. При сравнении положения видов в фитоценозе можно ранжировать их в соответствии с этой оценкой. При анализе экологически различных районов можно построить сетевые модели соответствующих фитоценозов, определить для них предложенные оценки по этим данным ранжировать работы по условиям существования фитоценозов (табл. I).

В основу ранжирования положены значения $\bar{z}_{kr}$ для *S. crinita*, определенные для большого числа акваторий. Поскольку у этого вида $\bar{z}_{kr}$ растет с уменьшением загрязненности местообитания, расположение бухт в порядке увеличения $\bar{z}_{kr}$ отражает последовательное улучшение условий. Приуроченное к более загрязненным биотопам сообщество *S. vagabunda* обнаруживает обратную тенденцию в изменении $\bar{z}_{kr}$.

ГЛАВА 4. МЕТОДЫ АНАЛИЗА ВРЕМЕННЫХ РЯДОВ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕЗОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СТРУКТУРЫ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ.

Рассматривая изменения, происходящие в сообществе необходимо учитывать циклические изменения структуры: суточные, сезонные, межгодовые. Сезонные явления имеют периодический характер и складываются в сообществах зообентоса из модификаций структуры следующих трофических групп: сестонофагов, депозитофагов, растительноядных и плотоядных животных. В них функционируют две цепи утилизации органического вещества - детритная и пастбищная. Изменение по сезонам года биомассы и численности видов каждой трофической группы, представляет временной ряд сезонной динамики (Четыркин, Калихан, 1962). Как любой временной ряд, полученный на основании натурных наблюдений, он находится под влиянием множества случайных факторов. Поэтому, построенные по фактическим данным кривые трофической структуры не позволяют выявить тенденцию сезонной изменчивости. В анализе временных рядов существуют методы сглаживания (фильтро-

вания), уменьшающие влияние случайных факторов на натуральный ряд. Осуществляется это путем замены фактического уровня (биомассы или численности) на расчетный. Полученный уровень является величиной средней. Асимметричные фильтры, в частности экспоненциальные средние, аналитически связывают состояние в каждый следующий момент времени с предыдущим. Полученная кривая (тренд) отражает результирующую тенденцию сезонных изменений структуры сообщества, состоящего из популяций с различными сезонными ритмами роста (Мина, Клевезаль, 1976). Межсезонная устойчивость была охарактеризована с помощью индекса сезонности (Немчинов, 1967). Индекс рассчитывается на основании одного из методов описания временных рядов с помощью цепных темпов роста. При определении индекса по биомассе и численности, вычисляются цепные отношения для соответствующей трофической группы сообщества:

$$\tau_1 = \frac{y_2}{y_1}, \tau_2 = \frac{y_3}{y_2}, \dots, \tau_i = \frac{y_{i+1}}{y_i}, \dots, \tau_{n-1} = \frac{y_n}{y_{n-1}}$$

Где $y_1, y_2, y_3, \dots, y_i, \dots, y_n$ - биомасса (численность) группы сообщества в каждый следующий период времени. Затем первую величину в исследуемом ряду (например, цепное отношение февральской биомассы сестонофагов к январской) приравнивают к единице. По методу цепных произведений, находят преобразованную среднюю по формуле:

$$\tau_1^{pr} = 1$$

$$\tau_2^{pr} = \tau_1 \times 1$$

$$\tau_3^{pr} = \tau_2 \times \tau_2^{pr}$$

$$\tau_4^{pr} = \tau_3 \times \tau_3^{pr}$$

$$\tau_n^{pr} = \tau_n \times \tau_{n-1}^{pr}$$

где $\tau_1, \tau_2, \dots, \tau_i, \dots, \tau_n$ - текущий темп роста, τ_i^{pr} - преобразованный.

Далее определяется простая годовая средняя из суммы цепных преобразованных:

$$\frac{\tau_1^{pr} + \tau_2^{pr} + \dots + \tau_{12}^{pr}}{12} = \tau_{cp}^{pr}$$

Сезонная средняя определяется в следующем порядке: из цепных средних за сезон (лето) находится простая средняя.

Средняя за сезон, предшествующий началу наблюдений (весна), принимается за единицу. Затем преобразовывают средние за сезоны наблюдения по методу цепных произведений.

Индекс сезонности ($J_{(n)}$) определяется как процентное отношение преобразованных величин к их годовой средней:

$$J_{(n)} = \frac{T_{(n)}^{пр} \times 100}{T_{ср.г}}$$

Использованы данные по сезонным изменениям биомассы и численности сообщества рыхлых грунтов на станции с глубиной 10 м. Наблюдения проводились с мая 1981 г по июль 1982 г (Шалованков, 1985). С помощью экспоненциального фильтра проведено сглаживание фактических сезонных кривых, построенных по величинам численности и биомассы. Полученные тренды отражают сезонные изменения структуры сообщества в целом и элементов трофической структуры. По сочетанию тенденций, определяемых трендами, можно установить какой процесс преобладает в сообществе в различные сезоны года (размножение, элиминация, увеличение процента крупных форм).

На материалах по сообществу *Chamelea gallina*, полученных с мая 1981 по май 1982 г (Шалованков, 1982), с помощью экспоненциального фильтра проведено сглаживание сезонных кривых, построенных по величинам численности и биомассы и макробентоса в целом. Полученные тренды представлены графически. Для иллюстрации приводили тренды для сообщества (рис. 4).

Лето 1982 г в сезонных циклах начинается процессом аналогичным лету 1981 года. Экспоненциальная средняя адекватно описывает сезонные циклы, при этом натурные наблюдения изменения обилия сообщества заменены расчетной детерминированной компонентой изучаемой переменной. По ней устанавливается зависимость от влияния не постоянно действующих сезонных факторов. Дополнительную информацию дает индекс сезонности. Для макробентоса получены циклические тренды изменения обилия. Наличие цикла с повторяющимися закономерностями изменения обилия в начале, в последующем цикле является основанием для того, чтобы охарактеризовать условия в которых находится сообщество *Chamelea gallina* как

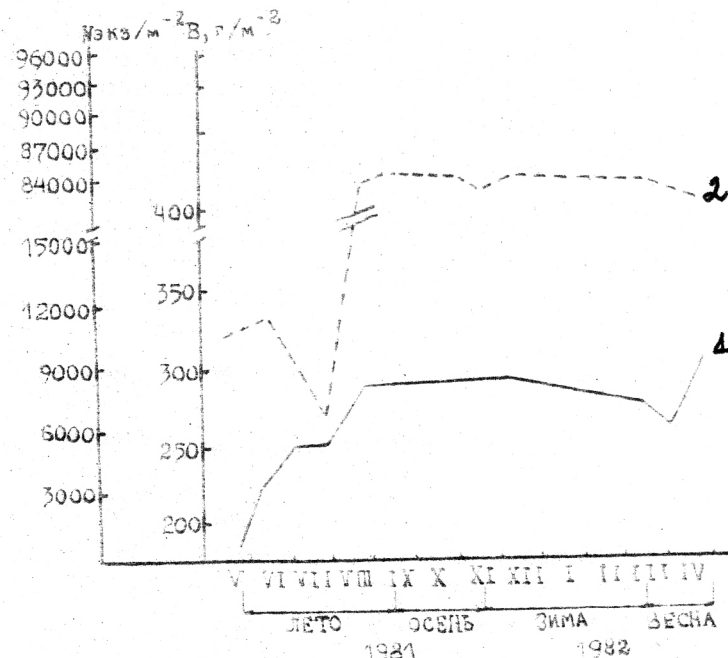


Рис. 4. Сезонные циклы численности (1) и биомассы (2) сообщества *Chamelea gallina* Б.Лазачья.

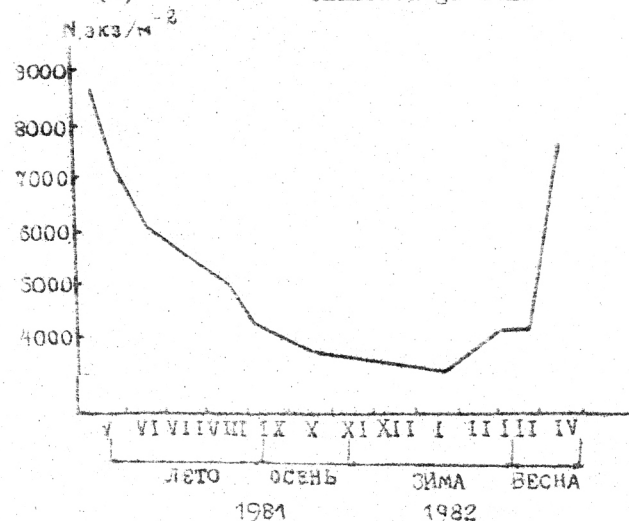


Рис. 5. Сезонный цикл численности макробентоса.

условия близкие к экологической норме.

По величине индекса сезонности исследовано межсезонное доминирование в структуре сообщества *Chamaelea gallina*. Пусть преобладание величин индекса численности и биомассы трофической группы отражает ее доминирование в данный сезон, а нейменный порядок величин индекса определяет устойчивость трофической структуры сообщества по сезонам. Доминирующей группой по индексу биомассы в течении 1981-1982 гг. являются сестонофаги. Порядок трофических групп, определяемый уменьшением величин индекса биомассы в основном сохраняется в течении года. По величинам индекса численности летом и осенью доминируют фитофаги, зимой доминируют плотоядные, весной - депозитофаги.

Таким образом сезонные модификации структуры исследуемого сообщества являются более устойчивыми по биомассе, чем по численности.

На той же станции проводилось изучение сезонной динамики мейобентоса. Пробы отбирались в те же даты. Для мейобентоса построен тренд. Установлено, что в сезонной динамике изучаемого сообщества существует цикл, начинающий летним пиком 1981 и заканчивающийся летним пиком 1982 г. Циклический характер тренда указывает на то, что флуктуации, наблюдаемые в структуре мейобентоса относятся к естественным сезонным флуктуациям /рис. 5/.

В соответствии с величиной индекса сезонности, рассчитанной на основании преобразованной средней численности, исследовано внутрисезонное доминирование в структуре мейобентоса. Летом доминирующей группой являются депозитофаги, осенью и зимой - плотоядные, весной вновь депозитофаги. Порядок, определяемый уменьшением величин индекса, изменяется в течении года. Таким образом сезонные модификации структуры мейобентоса являются неустойчивыми по численности.

С помощью индекса сезонности сделана попытка установить, какие цепи утилизации органического вещества преобладают. Для этого суммировали пределы изменения индексов сезонности трофических групп, относящихся к детритной и пастбищной пищевым цепям. Для макробентоса сумма индексов детритной пищевой цепи (36-577) выше суммы пастбищной (56-540), по

по верхнему пределу. Для мейобентоса сумма индексов пастбищной пищевой цепи выше (57-231), чем сумма детритной (55-108). Эти результаты подтверждают преобладание детритной пищевой цепи у макробентоса и пастбищной у мейобентоса.

По материалам об изменениях биомассы фитопланктона *Synedra barbata* исследованы показатели сезонной динамики. Построенный с помощью экспоненциального фильтра сезонный тренд позволяет лучше определить направленность сезонного процесса в фитопланктоне и в его структурных составляющих. Этот метод исключает случайные факторы, влияющие на результаты наблюдений. Биологические сезоны приняты в соответствии с установленными по наблюдениям за развитием отдельных видов фитобентоса (Морозова-Водяницкая, 1927, 1930). Построенный для каждого вида тренд количественно выражает связь между сезонными явлениями и характерным для каждого вида жизненным циклом.

ВЫВОДЫ

1. С помощью логит-анализа установлены границы воздействия на сообщества нематод мелководного и аварийного сбросов сточных вод в районе Ялты. Горизонтальные границы влияния мелководного выпуска, соответствуют глубинам от 20 до 60 м, глубоководного - 20 до 60 м. Для сообществ свободноживущих нематод определен диапазон изменения углов наклона графиков (56° - 85°) распределения численностей, характерных для состояния экологического равновесия.
2. С помощью логит-анализа охарактеризованы адаптационные возможности сообществ макро-, мейобентоса и свободноживущих нематод в условиях хронического загрязнения (накопления в осадке органического вещества, общего азота, хлороформрастворимых битумоидов). Показано, что:
 - структура макробентоса упрощена; очевидно, сообщества адаптировались к условиям хронического загрязнения;
 - под влиянием увеличивающегося содержания общего азота в осадках изменений в структуре мейобентоса не обнаруживаются.
3. Показано, что при анализе сообществ из однородного по

условиям среды биотопа (бухты, банки) для определения состояния сообщества можно пользоваться не только данными о численности в каждой пробе, но и данными о средней численности видов.

4. Проведено сравнение структуры сообщества мидии в стационарном и восстанавливающемся после замора районах. Анализ показал, что за два года сообщество достигает состояния равновесия.

5. Структуре сообщества макрофитов поставлена в соответствие детерминированная сетевая модель, построенная в динамике вдоль координаты глубины. На основе детерминированной сетевой модели введено несколько безразмерных показателей состояния для видов.

6. Проведена ординация предложенных показателей для фитоненосов *Systosella barbata*, *S. crinita* в бухтах с разным антропогенным воздействием. На основании изменения величины критического пути построена шкала, количественно характеризующая степень соответствия условий биотопа состояниям потребности.

7. Построена сетевая модель сезонной динамики в фитоненосе *S. barbata* у мыса Феодосия в 1975 г. С помощью оценок состояния показано, что условия обитания этого фитоненоса больше соответствуют состоянию потребности, чем в одноименных фитоненосах Севастопольских бухт.

8. Показана применимость стохастической сетевой модели к задаче мониторинга. Модель построена с учетом нарушающего воздействия. Определены модификации этой модели в зависимости от различной интенсивности воздействия.

9. С помощью анализа временных рядов выявлены сходные тенденции в сезонной динамике сообщества *Chamaelea gallina*.

10. Названы и описаны особенности сезонных циклов видов, входящих в фитоненос *S. barbata* у м. Феодосия.

11. С помощью индекса сезонности определены интервалы нормального функционирования в сезонных циклах макро-, мейо- и в некоторых сообществах Чарского моря; количественно подтверждено, что сезонные модификации структуры макро-, мейо- бентоса не являются устойчивыми.

II. На основании проведенного анализа сезонной динамики по предложенным показателям установлено совпадение пиков численности макро- и мейобентоса по сезонам; подтверждено преобладание детритной пищевой цепи у макробентоса и пастбищной у мейобентоса в изучаемых сообществах.

Список работ по теме диссертации

1. Некоторые методические подходы к проблеме комплексного использования ресурсов моря // Экология моря. - 1983. - Вып. 15. - С. 78-83. (В соавторстве с Зайкой В.Е.).

2. Количественные показатели биоценологического мониторинга природных экосистем на основе применения метода потоков в сетях // Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологической системы: Тез. науч.-практ. конф., посвящ. 200-летию г.Севастополя /ИНБЮМ АН УССР. - Севастополь, 1983. - С. 14-15. (В соавторстве с Зайкой В.Е.).

3. Расчет биоценологических показателей мониторинга методами потоков в сетях // Экология моря. - 1985. - Вып. 21. - С. 90-93.

4. Использование лог-нормального распределения для описания изменений в структуре сообществ бентоса. - Севастополь, 1987. - 15 с. - Рукопись деп. в ВИНТИ, № 5642-887.

5. Использование логит-анализа для характеристики изменения структуры сообщества свободноживущих нематод // Гидробиологические исследования на Украине в XI пятилетке: Тез. докл. 5-й конф. Укр. фил. ВГБО 2-4 апр. 1987 г. - Киев, 1987. - С. 71-72. (В соавторстве с Сергеевой Н.Г.).

6. Исследование структуры сообществ свободноживущих морских нематод в условиях поступления сточных вод // Материалы конференции /Совершенствование управления развитием рекреационных систем/ Севастополь, 23-25 окт. 1986 г. // АН УССР Мор. гидрофиз. ин-т Севастополь, 1987. - Ч. 3. - С. 524-544. - Деп. в ВИНТИ 11.08.87, № 5805-887. (В соавторстве с Сергеевой Н.Г.).

7. Анализ индикаторных пределов изменения параметров сетевой модели для фитоненосов // Вклад молодых ученых-комсомольцев в решение современных проблем океанологии и гидробиологии. - Севастополь, 1987. - С. 34.

8. Изучение процесса формирования сообщества мидии с помощью лотит-анализа //3-й съезд советских океанологов: Тез. докл. - Л., 1987. - Секция Биология океана. - Ч.2. - С. 118. (В соавторстве с Повчуным А.С.).

9. Структура сообществ бентоса в условиях хронического загрязнения. - Севастополь, 1988. - 15 с. - Рукопись деп. в ВИНТИ, № 6569- В88. (В соавторстве с Сергеевой Н.Г.).

10. Влияние мидии *M. galloprovincialis* на структуру сообщества //Вклад молодых ученых и специалистов в решение современных проблем океанологии и гидробиологии. - Севастополь, 1988. - С. 82. (В соавторстве с Повчуным А.С.).

11. Использование бентоса для оценки состояния экосистем Черного моря. (В печати, в соавторстве с Валовой Н.А., Байкой В.Е., Маккавеевой Е.Б., Петровым А.Н., Повчуным А.С.).