

УДК 574.583+574.34

ДИНАМИКА ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ ФИТОПЛАНКТОНА В ОЗЕРЕ КУРИЛЬСКОЕ (П-ОВ КАМЧАТКА)

© 2023 г. В. В. Суханов^{1,2,*} (ORCID: 0000-0003-1821-5301), Е. В. Лепская³ (ORCID: 0000-0001-7990-0252)

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН, Владивосток, 690041 Россия

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, 690001 Россия

³Камчатский филиал ФГБНУ «ВНИРО» (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, 683000 Россия

*e-mail: vsukhan@mail.ru

Поступила в редакцию 16.03.2023 г.

После доработки 19.06.2023 г.

Принята к публикации 20.09.2023 г.

Изучена видовая структура доминантного сообщества одноклеточных водорослей, обитающих в нерестово-нагульном лососевом оз. Курильское (юг п-ва Камчатка). Показано, что эта структура хорошо описывается моделью Мотомуры. Коэффициент геометрической прогрессии не отличается достоверно от значения, предписываемого моделью, которая базируется на гипотезе стохастического остатка. Рассчитан ряд интегральных показателей, характеризующих видовую структуру. Выявлены типичные и необычные корреляционные связи между этими интегральными индексами. Обнаружены межгодовые и внутригодовые циклические колебания величины показателей.

Ключевые слова: гипотеза преимущественного захвата, гипотеза стохастического остатка, расчет скорости сукцессии, спектральная плотность

DOI: 10.31857/S0134347523060098, EDN: HAECKI

Цель данной работы состояла в изучении видовой структуры озерного фитопланктонного сообщества. Эта структура была изучена как в динамике, в двух временных масштабах, так и в статике, усредненно по времени. Виды, входящие в это сообщество, не рассматривались индивидуально, по отдельным видам картина получалась запутанной и плохо интерпретируемой. Строение доминантной части планктонного фитоценоза описано при помощи ряда интегральных показателей, характеризующих его структуру в целом. Кроме того, предстояло проверить относительно недавно выдвинутую гипотезу стохастического остатка и работоспособность нового индекса, позволяющего измерять скорость экологической сукцессии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Оз. Курильское расположено на юге п-ва Камчатка на высоте около 150 м над уровнем моря. Максимальная глубина — 316 м, средняя — 180 м (Ресурсы..., 1966). Это водоем кальдерного типа (Остроумов, 1985) с площадью зеркала 77.1 км² (Ресурсы..., 1966), слабо развитой литоральной зоной (Николаев, Николаева, 1991) и периодом

водообмена 18 лет (Пономарев и др., 1986). Озеро служит нерестово-нагульным водоемом тихоокеанского лосося *Oncorhynchus nerka* Walbaum, который является главным источником аллохтонного фосфора в озере (Крохин, 1967).

В основу настоящей работы легли данные по численности и биомассе водорослей структурообразующего (доминантного) комплекса планктонного фитоценоза. Всего за период наблюдений обработано около 2500 проб, которые отбирали батометром Нансена на станции в центральной части озера с двенадцати горизонтов в слое 0–200 м (зона обитания зоопланктонного сообщества). Предварительно доказано, что выбор этой станции в качестве реперной является правильным и достаточным (Лепская и др., 2004). Численность “живых” водорослей определяли по существующей методике (Сорокин, Павельева, 1972), биомассу каждого вида рассчитывали, исходя из его численности и измеренного клеточного объема.

Видовую структуру планктонного фитоценоза оз. Курильское формировали 6 видов диатомовых. В соответствии с современными представлениями о систематике диатомовых, доминирующий вид отнесен к *Aulacoseira subarctica* (O. Müll.)

Haworth; субдоминанты первого порядка к *Stephanodiscus alpinus* Hust. и *Cyclotella tripartita* Håkansson. Идентификация субдоминантов второго порядка *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehr., а также видов рода *Fragilaria* сомнений никогда не вызывала (Воронихин, 1937; Kurohagi, 1962). Вопрос о видовой принадлежности мелкоклеточной диатомеи из рода *Synedra* (*Synedra* cf. *tabulata*) остается пока открытым (Лепская, 2004).

Ранее разработано детальное обоснование математической модели, описывающей распределение конкурирующих видов по их обилию в сообществе, которое находится в стохастической внешней среде (Суханов, 2002). Эта модель представляет собой простую геометрическую прогрессию, называемую также моделью Мотомуры (Motomura, 1947). Она описывает ранговое распределение видов по их обилию X_i в сообществе:

$$X_i = X_1 q^{i-1},$$

где $i = 1, 2, \dots$ — ранг вида (номер в списке, где все виды отсортированы по убыванию обилия); параметры $X_1, q = \text{const}$. Уиттекером (Whittaker, 1972) найдена биологическая трактовка этой модели. В соответствии с его гипотезой преимущественного захвата ниши, все конкурирующие виды используют один и тот же ограниченный ресурс среды. Самый конкурентоспособный вид может захватить некую U -ю долю от общего ресурса. Этот вид становится доминантом сообщества. Второй вид захватывает точно такую же U -ю долю, но только от той части общего ресурса, которая досталась ему после первого вида. Этот вид становится субдоминантом. Третий вид захватывает U -ю долю от остатка, доставшегося ему после 1-го и 2-го видов, и так далее. Если обилие вида прямо пропорционально количеству общего ресурса, которое ему удалось захватить, то последовательность таких конкурирующих видов, ранжированных по убыванию обилия, образует геометрическую прогрессию Мотомуры. Коэффициент этой прогрессии равен $q = 1 - U$.

Внешняя среда, влияющая на видовое обилие, случайно флуктуирует во времени и пространстве. Эти стохастические флуктуации приводят к непрерывному нарушению плотностной регуляции. В результате усиливается неэффективность использования ресурса доминирующим видом. В одних локальностях создается избыточная скученность особей, приводящая к чрезмерной внутривидовой конкуренции, в других возникает недостаток потребителей, ресурс недоиспользуется доминирующим видом и появляется возможность потребления этого не полностью эксплуатируемого ресурса другим, более слабым субдоминирующим видом данного сообщества. Этот вид-субдоминант тоже подвергается случайным воздействиям внешней среды, которые также

снижают эффективность утилизации им ограниченного ресурса. В разреженных локальностях появляются свободные “вакансии” для других, еще более слабых видов сообщества, и так далее. Такая схема, объясняющая специфическую видовую структуру сообщества, названа гипотезой стохастического остатка (Суханов, 2002).

Если перевести описанный механизм на язык формул, воспользовавшись распределением Пуассона, то нетрудно доказать, что коэффициент геометрической прогрессии в модели Мотомуры-Уиттекера должен быть равным $q = \exp(-1) = 0.368$. Соответственно, доля захвата ресурса должна быть равной $U = 1 - q = 1 - \exp(-1) = 0.632$.

В данной работе гипотезу стохастического остатка проверили на реальном материале планктонного фитоценоза оз. Курильское. Оценку коэффициента прогрессии проводили по формуле

$$q = \sum_{i=1}^{S-1} (X_{i+1}/X_i)/(S-1),$$

где X_i — обилие вида i -го ранга, S — общее число видов в пробе.

Важно подчеркнуть, что изучаемое сообщество удовлетворяет требованиям, на основе которых была выведена проверяемая модель. Во-первых, все виды, входящие в фитоценоз, могут находиться по отношению друг к другу только в конкурентных взаимодействиях большей или меньшей степени жесткости, и это не нужно специально доказывать. Во-вторых, общее число видов в этом сообществе равно всего лишь шести, то есть, невелико.

Кроме доли захвата ресурса в качестве интегральных характеристик сообщества были выбраны еще два показателя: суммарное обилие в ценозе и его видовое разнообразие. Последний показатель вычисляли по формуле Симпсона в трактовке Гибсона:

$$D = 1 / \sum_{i=1}^S p_i^2,$$

где p_i — доля i -го вида в суммарном обилии сообщества (Песенко, 1982).

В экологии для этой цели чаще всего используют информационный индекс Шеннона. Мы считаем, что этот индекс обладает двумя фатальными недостатками. Во-первых, теоретико-информационная интерпретация экологических фактов, начатая теоретиками еще в 60-х годах прошлого века (количество битов на особь, энтропия, негэнтропия, шум в каналах связи и т.п.), за прошедшие полвека так и не привела к новым содержательным результатам, то есть оказалась бесплодной. Во-вторых, этот информационный индекс не выдерживает “предельного перехода” — необходимого условия для того, чтобы теория или

формула считалась научной. Этот критерий сформулировали физики в начале XX века. Суть его состоит в том, что правильная формула в некотором вырожденном, предельном виде превращается в ее упрощенный вариант, придуманный предшествующими поколениями ученых. Так, например, теория относительности Эйнштейна в вырожденном случае, когда скорость света считается бесконечной, превращается в теорию небесной механики Ньютона.

Формула Симпсона, конечно, проще теории относительности, но в отличие от индекса Шеннона, она выдерживает требование “предельного перехода”. Устроим ей такую проверку.

Допустим, что все виды в нашей пробе равнообильны, то есть, характеризуются одинаковыми биомассами. Тогда доля биомассы каждого из S видов, обнаруженных в пробе, равна $p_i = 1/S$. Подставим эту величину в формулу Симпсона и получим $D = S$: сколько равноправных видов обнаружено, столько и дает индекс Симпсона. Иными словами, в предельном случае, когда все виды в пробе равноценны по обилию, видовое разнообразие по Симпсону становится в точности таким же, как и видовое богатство пробы — классический показатель, издавна использующийся для характеристики многообразия жизни.

Рассогласование между индексами D и S появляется тогда, когда суммарное обилие пробы распределяется между видами неравноправно. Чем больше такое неравенство, тем более резким становится неравенство $D < S$. В предельном случае с монодоминантным сообществом (например, в пробе найдены два вида с соотношением численностей 100 : 1) показатель Симпсона стремится к своему минимальному значению, равному единице. Это тоже интуитивно правильный результат: в пробе реально присутствует лишь один вид, а вторым можно вовсе и пренебречь из-за его малочисленности.

Таким образом, индекс видового разнообразия Симпсона можно трактовать следующим образом. Этот показатель дает такую оценку видового многообразия в пробе, как если бы это было просто число встреченных видов, причем все эти виды были бы равноправными, то есть, представленными в пробе одинаковыми обилиями (Песенко, 1982).

Отдельное внимание в исследовании было уделено тестированию метода, позволяющего оценивать скорость экологической сукцессии. Здесь мы опирались на наши предыдущие разработки (Плетнев, Суханов, 2006).

Скорость убывания сходства в видовой структуре сообщества по мере продвижения по оси времени можно трактовать как скорость изменения облика сообщества, т.е. как скорость экологической сукцессии. Пусть мы смогли вычислить

степень различий в видовой структуре сообщества между двумя ближайшими друг к другу моментами времени. В нашем случае в качестве меры таких различий можно использовать индекс Роджерса—Танимото: $Dif(t_1, t_2) = -\ln(R(t_1, t_2))$, где $R(t_1, t_2)$ — индекс сходства между видовыми структурами сообщества, зарегистрированными в два последовательных момента времени t_1 и t_2 . В качестве такого индекса сходства можно взять коэффициент корреляции Пиаанки:

$$R(t_1, t_2) = \frac{\sum_{i=1}^S p_i(t_1)p_i(t_2)}{\sqrt{\sum_{i=1}^S p_i^2(t_1)\sum_{i=1}^S p_i^2(t_2)}},$$

где $p_i(t_1)$, $p_i(t_2)$ — доля i -го вида в суммарном обилии сообщества в моменты времени t_1 и t_2 .

Определим скорость экологической сукцессии как

$$V(t) = Dif(t_1, t_2)/(t_2 - t_1),$$

где момент времени $t = (t_1 + t_2)/2$ соотнесем к середине интервала между t_1 и t_2 . Размерность величины $V(t)$ равна размерности $[1/t]$.

И, наконец, последнее методическое замечание. Для выявления циклических колебаний в динамике сообщества применяли спектральный анализ. Перед расчетом спектральной плотности динамический ряд превращали в стационарный путем вычитания из него средней арифметической и линейного тренда.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1 показана усредненная ранговая кривая сообщества. Из нее изъята последняя, шестая точка, поскольку самый редкий вид (*Fragilaria-complex*) очень часто в пробах отсутствовал и по-

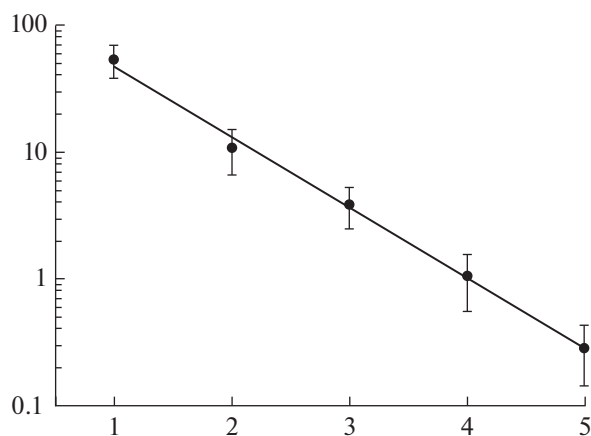


Рис. 1. Усредненная ранговая кривая сообщества. Ось абсцисс — ранги видов, ось ординат — биомассы видов. Точки окаймлены удвоенными ошибками средних. Прямая линия — модель геометрической прогрессии.

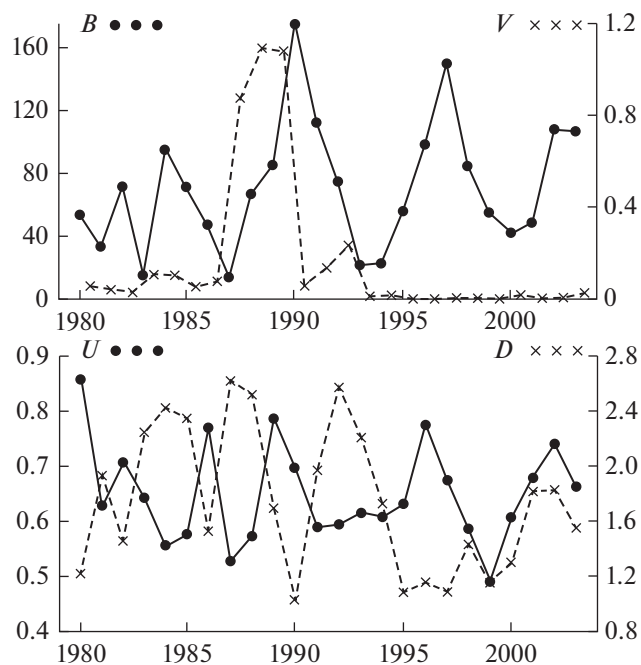


Рис. 2. Изменения интегральных показателей фитоценоза, полученные из данных по межгодовой динамике видовых биомасс: V — скорость экологической сукцессии (1/год), B — общая биомасса сообщества (мг С/м³). Оси абсцисс — годы. На осях ординат здесь и на следующих рисунках: U — доля захвата ресурса; D — видовое разнообразие по Симпсону.

этому портил усредненную картину. Если модель геометрической прогрессии адекватно описывает видовую структуру, то точки, представленные в логарифмической шкале по оси ординат, должны ложиться на прямую. Именно это и отражено на рисунке.

Расчет доли захвата ресурса по многолетнему ряду наблюдений за динамикой видовых биомасс привел к следующему результату: $U = 0.650 \pm 0.033$. Отклонение этой оценки от теоретической величины $U = 1 - \exp(-1) = 0.632$ составляло всего лишь 2.8% и статистически недостоверно по критерию Стьюдента (вероятность нуль-гипотезы $P = 0.60$). Таким образом, наша гипотеза стохастического остатка не опровергается фактическим материалом.

На рис. 2 показаны межгодовые изменения разных индексов, характеризующих сообщество в целом. У всех четырех индексов заметны высокоамплитудные флюктуации. Здесь можно отметить следующие закономерности. Доля захвата ресурса U и видовое разнообразие D практически всегда флюктуировали в противофазе: когда один показатель увеличивался, другой уменьшался, и наоборот. Это известная тенденция, которая объясняется следующим образом (Суханов, Жуков, 2003). При росте видового разнообразия общая биомасса распределяется между видами более равномерно. Это означает, что в таком сообществе коэффициент геометрической прогрессии увеличивается. А поскольку он и параметр U в

сумме равны единице, доля захвата ресурса в таком сообществе уменьшается. Заметим, что видовое разнообразие характеризовалось медленным положительным трендом, а вот для доли захвата ресурса достоверного тренда обнаружено не было.

Общая биомасса сообщества демонстрировала размашистые и почти регулярные колебания во времени. Период этих колебаний примерно равен шести–семи годам, а многолетняя изменчивость характеризовалась слабым положительным, но достоверным трендом.

Скорость сукцессии на протяжении почти всего четвертьвекового отрезка наблюдений находилась на низком уровне. Резкий скачок наблюдался после 1987 г. Высокая скорость сукцессии регистрировалась в течение трех лет. После 1990 г. она вновь упала до низкого уровня.

По нашему мнению, это могло быть вызвано редким сочетанием сразу трех событий. Первое событие — интенсивность солнечной радиации тогда оказалась выше среднееголетнего значения. Уровень солнечной радиации косвенно оценивали по показателю облачности, который в 1987–1989 гг. был заметно ниже среднееголетней величины 6.85 балла. Второе событие — среднегодовая температура воды оказалась выше 3.4°C. Такое значение среднегодовой температуры воды в слое 0–200 м разграничивает варианты ценотической структуры фитопланктона (Лепская, 2004). Эти два фактора совпали с внесением в оз. Курильское в 1987 и 1989 гг. минеральных

удобрений (была проведена так называемая фертилизация). В первый раз удобрения составили 23% от общего поступления фосфора с рыбой и удобрениями, во второй — 36%. Кроме того, четвертым возможным условием стало ускорение рециклинга фосфора, вследствие прогрева водной толщи, на фоне увеличившейся концентрации общего фосфора, циркулировавшего в экосистеме в то время, что характерно для лососевых озер с замедленным водообменом.

На рис. 3 показаны спектральные плотности для временных рядов U , S , B . Спектральный анализ флуктуаций для индекса V не проводился из-за сильной и неустраняемой нестационарности ряда (резкий аномальный скачок скорости сукцессии в 1987–1989 гг.).

Как известно, локальный максимум на спектральной плотности свидетельствует о наличии периодической гармоник в динамике временного ряда (на абсциссе можно определить величину периода колебаний), а высота этого максимума говорит об амплитуде этой гармоник. На рис. 3 можно отметить следующие закономерности. Все три ряда демонстрируют хоть и незначительную, но отчетливую двухлетнюю периодичность. Возможно, это результат влияния двухлетних циклов в урожайности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* — одного из массовых видов лососей в этом районе. На видовую структуру озерного фитопланктона сильно влияло суммарное поступление фосфора с рыбой за предыдущие три года или ежегодное поступление фосфора с рыбой со сдвигом в два года. Кроме общей двухлетней периодичности, затрагивающей все изученные переменные, каждый ряд имел свои гармоник.

Суммарная биомасса сообщества B колеблется с двумя периодами: немногим более трех лет и более шести лет. С таким же шести-семилетним периодом колеблется доля захвата ресурса U . Видовое разнообразие сообщества D колеблется с 4–5-летним периодом. Перечисленные циклы биомассы, доли захвата ресурса и видового разнообразия, вероятно, являются отражением сложных и длительных (4–6 (8) лет) жизненных циклов планктонных центрических диатомовых (Lepskaya et al., 2010), к которым в оз. Курильское относятся доминантный вид *Aulacoseira subarctica* и субдоминанты первого порядка *Stephanodiscus alpinus* и *Cyclotella tripartita*.

Кроме четвертьвекового отрезка ежегодных наблюдений, был изучен более короткий восьмилетний ряд наблюдений за динамикой видовых численностей, представленный с более мелким (в среднем 26-суточным) шагом по времени. Результаты статистической обработки этого ряда оказались следующими. Оценка доли захвата ресурса оказалась равной $U = 0.679 \pm 0.095$. Отклонение этой оценки от теоретической величины

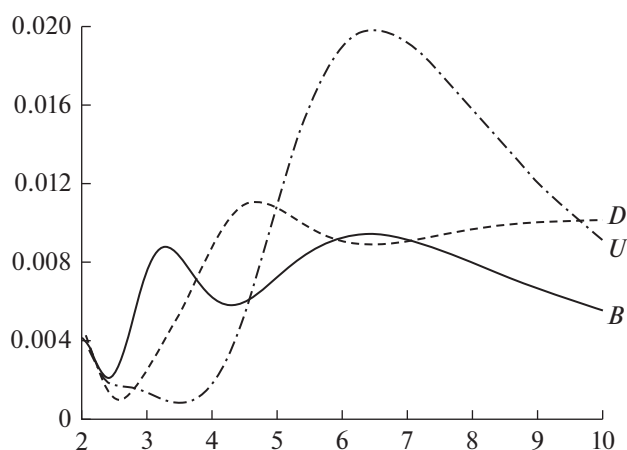


Рис. 3. Спектральные плотности рядов D , U и B , полученные из данных по межгодовой динамике видовых биомасс (обозначения — как на рис. 2). Ось абсцисс — период колебаний (годы).

$U = 1 - \exp(-1) = 0.632$ составило 7.4%. Это несколько хуже, чем в случае с межгодовой динамикой биомасс. Тем не менее, и такая оценка статистически достоверно не отличалась от теории по критерию Стьюдента (вероятность нуль-гипотезы $P = 0.62$). Таким образом, наша гипотеза стохастического остатка вновь не опровергалась фактическим материалом.

Средняя скорость сезонной сукцессии оказалась равной 0.145 ± 0.020 /год. Пока не понятно, много это или мало, поскольку показатель скорости сукцессии придуман относительно недавно, и по нему еще не накоплен достаточный массив оценок для разных сообществ.

Подсчитаны коэффициенты корреляции для всевозможных сочетаний из четырех индексов U , D , N , V . Из-за большого размаха асимметричной изменчивости все эти показатели представлены в логарифмическом масштабе. Обсудим лишь статистически значимые взаимосвязи между ними ($p < 0.05$). Их оказалось шесть.

Обнаружена отрицательная корреляция ($R = -0.279 \pm 0.088$) между долей захвата ресурса U и видовым разнообразием D . Она уже обсуждалась выше, где объяснялась взаимосвязью между темпом падения геометрической прогрессии и видовым разнообразием в пробе.

Между видовым разнообразием D и скоростью сукцессии V найдена положительная корреляция ($R = 0.580 \pm 0.075$). Иными словами, в периоды быстрых перестроек сообщества ее видовая структура характеризуется полидоминантностью, то есть повышенным числом видов или (и) более равномерным распределением общего обилия сообщества по отдельным видам.

Если между показателями D и V наблюдалась положительная, а между показателями D и U от-

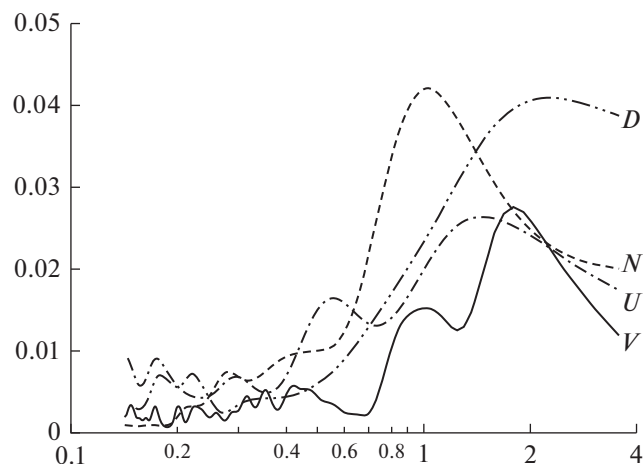


Рис. 4. Спектральные плотности рядов D , N , U и V , полученные из данных по сезонной динамике видовых численностей. N — суммарная численность ценоза (клеток/мл), остальные обозначения — как на рис. 2. Ось абсцисс — период колебаний (годы).

рицательная корреляция, то между U и V должна была наблюдаться отрицательная взаимосвязь. Именно это и было обнаружено. Между долей захвата ресурса и скоростью экологической сукцессии найдена отрицательная, небольшая, но значимая корреляция ($R = -0.152 \pm 0.075$).

Суммарная численность всех особей в пробе N и видовое разнообразие D взаимосвязаны отрицательной корреляцией ($R = -0.432 \pm 0.083$). Упрощенно говоря, обсуждаемая взаимосвязь означает, что монодоминантный ценоз имеет в целом более высокое суммарное обилие, чем полидоминантное сообщество. Этот факт давно отмечен экологами. Достаточно сравнить специально обработанное и удобное поле, где культивируется сельскохозяйственная монокультура с очень высокой биомассой, и рядом расположенный дикий луг с невысокой суммарной биомассой, но с большим числом видов трав, почти не отличающихся друг от друга по обилию. То же характерно и для озер. Так, при изучении связи первичной продукции фитопланктона с его видовым богатством в 33 озерах США показано, что чем разнообразнее сообщество, тем меньше его продуктивность (Dodson et al, 2000). Несмотря на широкую распространенность этой взаимосвязи в природе (она уже вошла в учебники по экологии — см. Федоров, Гильманов, 1980), общепринятое объяснение порождающего ее механизма пока отсутствует.

Если между показателями D и V наблюдалась положительная, а между показателями D и N отрицательная взаимосвязь, то между N и V должна была наблюдаться отрицательная взаимосвязь, что и было обнаружено. Между суммарной численностью ценоза и скоростью экологиче-

ской сукцессии найдена отрицательная корреляция ($R = -0.467 \pm 0.081$).

Наконец, последняя достоверная корреляция ($R = 0.322 \pm 0.087$) относилась к доле захвата ресурса U и к суммарной численности сообщества N . Эта положительная взаимосвязь также может быть объяснена на основе обсуждавшихся выше корреляций. Отрицательная взаимосвязь между U и D с одной стороны и отрицательная взаимосвязь между N и D с другой стороны должны породить положительную связь между U и N , что и наблюдалось в реальности.

На рис. 4 показаны спектральные плотности для всех четырех обсуждаемых индексов. Высокочастотные гармоники в левой части графика обсуждать не имеет смысла — их амплитуды быстро, “мелко” и незакономерно флюктуируют. Обсудим более медленные циклы.

Двухгодичная гармоника характерна для видового разнообразия. Такая периодичность была также обнаружена на межгодовых спектрах (рис. 2) и, видимо, объясняется той же причиной — колебаниями урожайности горбуши.

Скорость экологической сукцессии имеет две гармоники. Одна из них характеризуется периодичностью в один год. Очевидно, что это классическая сезонная сукцессия. Вторая (более мощная) гармоника имеет уже упоминавшийся двухгодичный период.

Суммарная численность ценоза имела единственную гармонику с периодом, равным одному году. Это, как и в случае со скоростью сукцессии, объясняется сезонной цикличностью факторов внешней среды. Вместе с тем, двухгодичный цикл, наблюдавшийся в межгодовой динамике переменной V (рис. 2), здесь не проявился. Отличие между сравниваемыми спектрами, возможно, вызвано тем, что в одном случае обилие сообщества выражалось в единицах биомассы (рис. 2), в другом — в единицах численности (рис. 5). Оказалось, что для спектров это не одно и то же, что может являться следствием изменчивости размерной структуры доминантного комплекса фитопланктона.

Наконец, последний спектр, представлявший колебания доли захвата ресурса, характеризовался двумя пиками. Один из них указывал на полугодовой период, а второй, более мощный — на период, приходившийся где-то между 1 и 2 годами. Содержательную трактовку последней гармоники нам выявить не удалось. А полугодовая периодичность может объясняться весенним и осенним перемешиванием водных масс, когда в толще озера перераспределяется значительное количество биогенов, стимулирующих развитие фитопланктона (Hutchinson, 1957).

Таким образом, модель геометрической прогрессии удовлетворительно описывает видовую

структуру фитоценоза в оз. Курильское. Этот материал не опровергает нашу гипотезу стохастического остатка. Это может означать, что биологический механизм, на основе которого построена данная гипотеза, реально работает в изучаемом сообществе. Новый показатель, количественно оценивающий скорость экологической сукцессии, проявил себя здесь удовлетворительно. С его помощью зафиксирован резкий скачок скорости сукцессии, обнаруживший коренную перестройку видовой структуры, которая наблюдалась в озере в 1987–1989 гг. Удалось выявить и частично объяснить ряд интересных корреляционных взаимосвязей между интегральными показателями, характеризующими видовую структуру ценоза. Показана своеобразная структура спектров, характеризующих межгодовые и внутригодовые периодические колебания интегральных показателей. Некоторые гармоник удалось объяснить, в то время как другие еще требуют своего истолкования.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронихин Н.Н. Фитопланктон Курильского озера // Тр. Тихоокеанского комитета. 1937. Т. IV. С. 178–187.
- Крохин Е.М. Влияние размеров пропуска производителей красной на фосфатный режим нерестовых озер // Изв. ТИНРО. 1967. Т. 57. С. 31–54.
- Лепская Е.В. Многолетняя динамика численности и биомассы фитопланктона озера Курильское и определяющие ее факторы // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. VII. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. 2004. С. 79–87.
- Лепская Е.В., Миловская Л.В., Шапоров Р.А. Методические аспекты мониторинга фитопланктонного сообщества оз. Курильское (Южная Камчатка) // Ботанические исследования на Камчатке. Материалы I и II сессий Камчатского отделения Русского ботанического общества. Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатского педагогического университета. 2004. С. 115–121.
- Николаев А.С., Николаева Е.Т. Некоторые аспекты лимнологической классификации нерковых озер Камчатки // Исслед. биологии и динамики числен.
- пром. рыб камчатского шельфа Вып. I. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 1991. С. 3–17.
- Остроумов А.Г. Нерестовые озера Камчатки // Вопр. географии Камчатки. 1985. Вып. 9. С. 47–56.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 1982. 288 с.
- Плетнев С.П., Суханов В.В. Динамика сообщества планктонных фораминифер в Японском море за последние два миллиона лет // Океанология. 2006. Т. 46. № 5. С. 695–702.
- Пономарев В.П., Тарасов В.И., Минятов В.К. Водный баланс оз. Курильского // Комплексные исследования озера Курильского (Южная Камчатка). Тематический сборник. Владивосток: Изд-во ДВГУ. 1986. С. 51–67.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Камчатка. Л.: Гидрометеиздат, 1966. Т. 20. 262 с.
- Сорокин Ю.И., Павельева Е.Б. К количественной характеристике экосистемы пелагиали озера Дальнего на Камчатке // Тр. ИБВВ АН СССР. 1972. Вып. 23(26). С. 24–38.
- Суханов В.В. О стандартной видовой структуре в таксоценах морских организмов // Биол. моря. 2002. Т. 28. № 4. С. 304–307.
- Суханов В.В., Жуков В.Е. Закономерности в изменчивости видовой структуры прибрежного сообщества водорослей-макрофитов: модельный анализ // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 3. С. 248–262.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: Изд-во МГУ. 1980. 464 с.
- Dodson S.I., Arnott S.E., Cottingham K.L. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness // Ecology (USA). 2000. V. 81. № 10. P. 2662–2679.
- Hutchinson G.E. A treatise on limnology. V. 3: Limnological botany. New York: Wiley-Interscience. 1957. 660 p.
- Kurohagi T. A note of the plankton of Kurilskoe Lake, southern Kamchatka Peninsula, collected in early August 1961 // Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery. 1962. № 17. P. 99–105.
- Lepskaya E.V., Jewson D.H., Usoltseva M.V. *Aulacoseira subarctica* in Kurilskoye Lake, Kamchatka: a deep, oligotrophic lake and important Pacific salmon nursery // Diatom Res. 2010. V. 25. № 2. P. 323–335.
- Motomura I. Further notes on the law of geometrical progression of the population density in animal association // Seiri Seitai (Tokyo). 1947. V. 1. P. 55–60.
- Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. V. 21. P. 213–251.

Dynamics of Phytoplankton Species Structure in the Kurile Lake (Kamchatka Peninsula)

V. V. Sukhanov^{a, b} and E. V. Lepskaya^c

^a*Zhirmunsky National Scientific Centre of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, 690041 Russia*

^b*Far Eastern Federal University, Vladivostok, 690001 Russia*

^c*Kamchatka Branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution "VNIRO" (KamchatNIRO),
Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000 Russia*

The species structure of the dominant community of unicellular algae inhabiting the spawning and feeding salmon lake was studied in the Kurile Lake (southern Kamchatka peninsula). It has been shown that this structure is well described by the Motomura model. The geometric progression coefficient does not differ significantly from the value prescribed by the model, which is based on the stochastic remainder hypothesis. Several integral indicators characterizing the species structure have been calculated. The study has revealed some typical and unusual correlations between these integral indices. Inter-annual and intra-annual cyclical fluctuations in the value of indicators have been found.

Keywords: preemption hypothesis, stochastic remainder hypothesis, computation of succession rate, spectral density