

Сирье ВИЛЬБАСТЕ

## ЗНАЧЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В РЕАЛИЗАЦИИ ВРЕМЕННОЙ И ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МИКРОФИТОБЕНТОСА В МЕЛКОВОДНОЙ ХААПСАЛУСКОЙ БУХТЕ

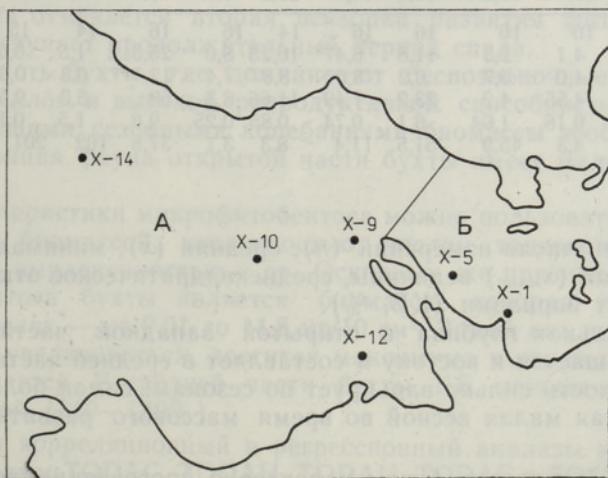
Целью данной работы является выяснение роли различных экологических факторов и их комплексов в реализации временной и пространственной изменчивости морского микрофитобентоса посредством корреляционного и регрессионного анализов (Подвинцев, Горбенко, 1977; Ферстер, Рёнц, 1983; Sundbäck, 1983).

### Материал и методика

Материал собирали 19 раз в течение 1976—1985 гг. на шести станциях Хаапсалуской бухты в рамках сезонных комплексных исследований лаборатории морской биологии Института зоологии и ботаники АН ЭССР (рисунок).

Подробное гидрохимическое и гидробиологическое описание Хаапсалуской бухты приведено ранее (Вильбасте, 1984; Пийрсоо, 1984; Поргсаар, 1984; Сейре, 1984; Järvekülг и др., 1981; Seire, 1985).

Автором проанализированы следующие абиотические и биотические факторы воды: глубина (Глуб, м); прозрачность (Проз, м); температура ( $T$ , °С); соленость ( $S$ , ‰); концентрация растворенного кислорода ( $O_2$ , мг/л); водородный показатель (рН); концентрация общего фосфора ( $P_{\text{общ}}$ , мкг/л); содержание хлорофилла «а» (Хл «а», мкг/л), биомасса фитопланктона (ФП, мг/л), зообентоса (ЗБ, г/м<sup>2</sup>) и микрофитобентоса (МФБ, мг/10 см<sup>2</sup>) (табл. 1). Каждый фактор представлен следующими



Расположение станций в открытой (А) и полузамкнутой (Б) частях Хаапсалуской бухты.

Outer (A) and central parts (B) of Haapsalu Bay and the distribution of stations.

Характеристика факторов среды Хаапсалуской бухты  
The characteristics of environmental factors of Haapsalu Bay

Станция Station	Параметр Parameter	Факторы среды The environmental factors										
		Глуб	Проз	T	S	O <sub>2</sub>	pH	P <sub>общ</sub>	Хл	ФП	ЗБ	МФБ
X-1	n	19	19	19	19	18	17	18	17	18	18	19
	$\bar{x}$	1,16	0,95	11,9	4,77	8,16	8,4	320	6,8	0,85	20,66	5,4
	$x_{\min}$	0,45	0,05	0,2	1,10	0	7,2	17	1,5	0,03	3,16	0,1
	$x_{\max}$	1,50	1,50	24,8	6,86	11,66	9,2	2980	18,3	3,5	57,99	14,8
	$\sigma$	0,29	0,40	7,8	1,76	4,30	0,7	709	5,1	1,09	17,20	4,8
	КВ, %	25,0	42,9	65,1	36,9	52,7	8,4	221	75,3	129	83,2	89,6
X-5	n	19	19	19	19	18	18	19	18	19	18	19
	$\bar{x}$	1,7	1,5	11,5	5,40	8,39	8,3	57,4	3,3	0,42	232,52	3,3
	$x_{\min}$	1,2	0,5	0,4	1,92	1,68	7,2	11	0,6	0,01	61,73	0,2
	$x_{\max}$	2,4	1,9	25,3	7,14	11,92	9,2	348	15,6	1,45	824,30	10,3
	$\sigma$	0,28	0,35	7,5	1,40	3,31	0,6	77,0	3,6	0,51	169,98	3,3
	КВ, %	16,3	24,0	64,7	26,0	39,5	7,3	134	109	121	73,1	101
X-9	n	19	18	19	19	17	18	19	18	18		19
	$\bar{x}$	2,7	1,9	11,3	5,88	9,05	8,3	35,7	2,1	0,23		2,4
	$x_{\min}$	1,6	0,5	0,3	2,87	2,88	7,4	12	0,2	0,01		0,2
	$x_{\max}$	3,5	2,6	25,2	7,14	11,82	9,1	96	4,7	1,45		10,9
	$\sigma$	0,53	0,53	7,4	1,12	2,24	0,6	20,4	1,5	0,35		2,87
	КВ, %	19,5	28,8	65,0	19,0	24,8	6,7	35,7	73,6	155		121
X-10	n	19	19	19	19	17	18	19	18	18		18
	$\bar{x}$	3,2	2,2	10,9	6,28	9,94	8,2	26,2	1,5	0,12		1,4
	$x_{\min}$	1,6	0,7	0,2	4,27	4,67	7,4	11	0,1	0,01		0,02
	$x_{\max}$	4,5	4,1	24,7	7,36	11,93	9,0	58	4,7	0,84		6,1
	$\sigma$	0,7	0,86	7,3	0,83	1,63	0,4	13,5	1,4	0,23		1,5
	КВ, %	22,7	38,5	66,5	13,2	16,4	5,3	51,7	89,8	187		113
X-12	n	18	17	18	18	17	17	18	16	16		18
	$\bar{x}$	1,8	1,6	11,7	6,25	8,96	8,2	23,4	1,2	0,11		2,16
	$x_{\min}$	1,0	1,0	1,0	4,10	1,38	7,1	10	0,1	0,01		0,01
	$x_{\max}$	3,2	2,5	25,2	7,17	11,79	8,9	51	3,2	0,69		11,7
	$\sigma$	0,54	0,41	7,3	0,83	2,67	0,54	10,1	0,89	0,17		3,12
	КВ, %	29,4	25,3	62,7	16,0	29,8	6,7	43,1	73,3	161		144
X-14	n	16	16	16	16	14	16	16	14	15	15	16
	$\bar{x}$	4,1	2,3	11,8	6,47	10,25	8,0	25,5	1,5	0,08	107,88	1,36
	$x_{\min}$	4,0	0,7	0,2	5,01	8,87	7,4	12	0,3	0,01	53,34	0,06
	$x_{\max}$	4,55	4,2	23,2	7,49	11,66	8,3	50	5,3	0,59	132,33	7,5
	$\sigma$	0,18	1,04	6,1	0,74	0,85	0,25	9,6	1,5	0,16	20,67	2,43
	КВ, %	4,3	45,9	51,5	11,4	8,3	3,1	37,8	102	201	19,2	178

параметрами: число измерений ( $n$ ), средняя ( $\bar{x}$ ), минимальная ( $x_{\min}$ ) и максимальная ( $x_{\max}$ ) величины, среднее квадратическое отклонение ( $\sigma$ ) и коэффициент вариации (КВ, %).

Максимальная глубина в открытой западной части бухты равна 4,5 м, уменьшается к востоку и составляет в средней части 1—2 м.

Прозрачность сильно варьирует по сезонам: самая большая всегда в августе, самая малая весной во время массового развития фитопланктона.

Для всей акватории бухты характерно прогревание воды летом до дна, причем температура там заметно выше, чем в соседних открытых районах моря. Зимой бухта длительное время покрыта льдом. По многолетним данным ледостав образуется обычно в конце ноября и исчезает в конце апреля.

Соленость варьирует в открытой части бухты от 5 до 7,5‰, в средней части она обычно ниже и составляет от 1,1 до 6,9‰.

O<sub>2</sub> колеблется в течение всего года и различается в открытой западной и полузакрытой средней частях бухты. Так наименьшие концентрации O<sub>2</sub> наблюдались в средней части бухты зимой, наибольшие — в эвтрофированной и богатой фитопланктоном мелководной средней части бухты летом. Весной содержание растворенного в воде O<sub>2</sub> быстро повышалось во всей бухте.

pH в зимние месяцы низкий (7,1—7,6), а в вегетационный период заметно выше (около 9). Наивысшие показатели отмечаются в средней части бухты — там pH зимой ниже, а летом выше, чем в открытой части.

Степень трофности водоема характеризуется наличием в воде P<sub>общ</sub>. В Хаапсалуской бухте она варьирует в широких пределах как по сезонам, так и пространственно. Особенно высокие концентрации P<sub>общ</sub> отмечаются зимой под льдом в средней части бухты. Весной после перемешивания воды содержание P<sub>общ</sub> в мелководной средней части бухты заметно уменьшается, а в западной части изменяется мало. Летом (в августе) содержание P<sub>общ</sub> уменьшается до минимума в открытой части бухты; в полузакрытой средней части, куда поступают сточные воды г. Хаапсалу, сохраняется прежний уровень. Осенью наблюдается повышение P<sub>общ</sub> во всей бухте.

Концентрация Хл также является показателем степени трофности водоема. Зимой содержание Хл «а» в морской воде минимально, но начинает резко повышаться весной во время максимального развития фитопланктона в поверхностном слое воды. Летом содержание Хл «а» понижается, оставаясь все же относительно высоким в средней части бухты, где органическое загрязнение обогащает воду питательными веществами. Повышение содержания Хл «а» отмечается осенью в открытой части бухты.

По данным В. Поргасаар (1984), средняя часть бухты является от слабо до умеренно эвтрофированной, а открытая часть — олиготрофной.

Биомасса ФП существенно колеблется на протяжении всего изучаемого периода (КВ 129—201‰): очень низкая зимой, высокая весной (в мае в прибрежной части бухты до 3 мг/л, в открытой части бухты от 0,1 до 0,8 мг/л). В июне биомасса ФП резко падает. В конце лета или в начале осени отмечается вторая вспышка развития фитопланктона, после чего наступает продолжительный период спада.

Средняя часть бухты, где доминируют беспозвоночные с коротким жизненным циклом и высокой репродуктивной способностью, характеризуется большими сезонными колебаниями биомассы зообентоса (КВ 73—83‰). Донная фауна открытой части бухты имеет малые сезонные колебания.

Для характеристики микрофитобентоса можно пользоваться многими параметрами: биомассой, численностью, числом таксонов, индексом разнообразия, выравненностью и др. Основным же признаком развития микрофитобентоса бухты является биомасса, которая колеблется в больших пределах — от 0,01 до 14,8 мг/10 см<sup>2</sup>. Зимой она невелика, весной начинает увеличиваться, достигая максимума в конце лета, осенью снова уменьшается. В средней части бухты КВ меньше (90—100%), чем в открытой (110—180%).

Проведены корреляционный и регрессионный анализы на ЭВМ при помощи программ TODAC, TODAH, TODAU, TODAF и TOSTA.

В начале каждого анализа определяли согласие распределения каждого фактора с нормальным. Для этого пользовались методом Ю. Мягинена (Mäkinen, 1974) с оценкой величин асимметрии и эксцессы каждого фактора. При отклонении какого-либо фактора от нормального,

Таблица 2  
Table 2

Коэффициенты корреляции между биомассой микрофитобентоса и факторами среды  
The correlation between the biomass of microphytobenthos and environmental factors

Время или место The time or place	Факторы среды The environmental factors											ЗБ	ФП	Хл	Р <sub>общ</sub>	Время
	Глуб	Проз	Глуб—Проз	T	S	O <sub>2</sub>	pH	Р <sub>общ</sub>	Хл	ФП	ЗБ					
Весь период The whole period	-0,317 <sup>a</sup>	-0,164 <sup>c</sup>	нз	0,292 <sup>a</sup>	нз	0,212 <sup>b</sup>	0,510 <sup>a</sup>	нз	0,305 <sup>a</sup>	0,398 <sup>a</sup>	нз	нз	нз			
Вегетационный период The vegetation period	-0,346 <sup>a</sup>	нз	-0,205 <sup>c</sup>	нз	нз	нз	0,317 <sup>a</sup>	0,308 <sup>a</sup>	нз	0,289 <sup>a</sup>	нз	нз	нз			
1976*	-0,621 <sup>a</sup>	-0,587 <sup>a</sup>	нз	нз	-0,484 <sup>b</sup>	нз	нз	нз	0,604 <sup>a</sup>	0,722 <sup>a</sup>	нз	нз	нз			
1977*	-0,435 <sup>b</sup>	нз	-0,471 <sup>b</sup>	нз	нз	нз	0,338 <sup>c</sup>	нз	нз	0,392 <sup>b</sup>	нз	нз	нз			
1978*	-0,563 <sup>a</sup>	-0,426 <sup>b</sup>	нз	нз	-0,517 <sup>b</sup>	нз	нз	0,515 <sup>b</sup>	0,478 <sup>c</sup>	0,496 <sup>b</sup>	нз	нз	нз			
Весна Spring	нз	нз	-0,495 <sup>b</sup>	0,391 <sup>c</sup>	нз	нз	0,579 <sup>b</sup>	-0,617 <sup>a</sup>	-0,437 <sup>c</sup>	нз	нз	нз	нз			
Лето Summer	-0,346 <sup>b</sup>	-0,418 <sup>a</sup>	нз	нз	-0,429 <sup>a</sup>	нз	0,426 <sup>a</sup>	нз	0,442 <sup>b</sup>	0,460 <sup>a</sup>	нз	нз	нз			
Осень Autumn	-0,462 <sup>b</sup>	нз	-0,530 <sup>a</sup>	нз	нз	нз	0,583 <sup>a</sup>	нз	нз	0,327 <sup>c</sup>	нз	нз	нз			
Зима Winter	нз	нз	—	нз	нз	-0,381 <sup>c</sup>	нз	0,445 <sup>b</sup>	0,421 <sup>c</sup>	0,442 <sup>b</sup>	нз	—	нз			
Средняя часть* The central part*	нз	нз	—	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз			
Открытая часть* The outer part*	-0,239 <sup>c</sup>	нз	нз	нз	0,239 <sup>c</sup>	нз	0,325 <sup>b</sup>	-0,348 <sup>b</sup>	-0,286 <sup>b</sup>	нз	нз	нз	нз			
Глубина < 2 м* The depth < 2 m*	нз	нз	—	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз			
Глубина > 2 м* The depth > 2 m*	-0,282 <sup>c</sup>	нз	нз	нз	0,269 <sup>c</sup>	нз	0,397 <sup>a</sup>	-0,351 <sup>b</sup>	-0,322 <sup>c</sup>	нз	нз	0,621 <sup>b</sup>	нз			
X-1*	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз			
X-5*	нз	нз	—	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз			
X-9*	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз			
X-10*	нз	нз	нз	нз	0,556 <sup>b</sup>	нз	нз	нз	-0,626 <sup>b</sup>	нз	нз	нз	нз			
X-12*	нз	нз	—	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз	нз			
X-14*	нз	нз	нз	нз	нз	нз	0,665 <sup>a</sup>	нз	нз	нз	нз	нз	нз			

а —  $p > 0,99$ ; б —  $p > 0,95$ ; в —  $p > 0,90$ ; \* — вегетационный период (vegetation period); нз — незначимости (not significant).

он подвергался логарифмированию. Если и после обработки фактор нормально не распределялся, он элиминировался. Уровень значимости коэффициента корреляции определялся  $t$ -распределением Стьюдента (Бейли, 1962). В регрессионном анализе уровень значимости устанавливали с применением  $F$ -критерия. Чтобы учесть в анализе все факторы, работали на уровне значимости  $p > 0,70$  (Мостеллер, Тьюки, 1982).

## Результаты и обсуждение

**1. Корреляционный анализ** использовали для выявления связей между биомассой МФБ и факторами среды, учитывая также различия между глубиной и прозрачностью (Глуб—Проз), а также период, прошедший после стайвания льда (Время) (табл. 2).

За весь исследованный период коэффициент корреляции только между биомассой МФБ и рН был выше 0,5 ( $r=0,510$ ); между биомассой МФБ и всеми остальными факторами ниже 0,5; а между биомассой МФБ и Глуб—Проз,  $S$ ,  $P_{\text{общ}}$ , биомассой ЗБ и Время значимой корреляции не наблюдалось. Вегетационные периоды разных годов тоже различаются между собой: в 1976 г. биомасса МФБ имела значимые корреляции между Глуб, Проз,  $S$ , Хл «а» и биомассой ФП; в 1977 г. — между Глуб, Глуб—Проз, рН и биомассой ФП, причем все  $r$  невысокие; в 1978 г. биомасса МФБ имела относительно высокую корреляционную связь с Глуб,  $S$ ,  $P_{\text{общ}}$ , а также с Проз, Хл «а» и биомассой ФП. Коэффициенты корреляции между биомассой МФБ и факторами среды в разные времена года различаются. Весной биомасса МФБ имела наиболее тесную связь с рН и  $P_{\text{общ}}$ , значимые связи отмечены с Глуб—Проз,  $T$  и Хл «а»; летом связи невысокие с Глуб, Проз,  $S$ , рН, Хл «а» и биомассой ФП; осенью значимые с Глуб, Глуб—Проз, рН и биомассой ФП; зимой с  $O_2$ ,  $P_{\text{общ}}$ , Хл «а» и биомассой ФП.

В средней части бухты и на акватории глубиной до 2 м корреляционные связи не обнаружены. В открытой части бухты и на глубине более 2 м значение имели такие экологические факторы как Глуб,  $S$ , рН,  $P_{\text{общ}}$  и Хл «а». Корреляции складывались на разных станциях по-разному. Значимые показатели получены на станции X-5 между биомассой МФБ и ЗБ; на станции X-10 между биомассой МФБ,  $S$  и Хл; на станции X-14 между биомассой МФБ и рН.

Важнейшим экологическим фактором для эвтрофных организмов микрофитобентоса является свет. Поэтому вполне ожидаемой оказалась отрицательная корреляция между биомассой МФБ и такими факторами, как Глуб, Проз и Глуб—Проз.

Корреляционная связь между биомассой МФБ и  $T$  относительно низкая ( $r=0,292$ ), весной же — выше. Связи между биомассой МФБ и  $S$  значимы — они могут быть или положительными, или отрицательными.

Значимые корреляции за весь изучаемый период и зимой отмечены между биомассой МФБ и  $O_2$  (первая положительная, вторая отрицательная), довольно высокие — между биомассой МФБ и рН.

За вегетационный период и зимой корреляция между биомассой МФБ и  $P_{\text{общ}}$  положительная, весной — сильно отрицательная ( $r = -0,617$ ). Значение имеет  $P_{\text{общ}}$  в открытой части бухты и на глубине более 2 м, где коэффициент корреляции отрицательный.

Корреляционная связь между биомассой МФБ и ФП была положительная в вегетационный период 1976 г. ( $r_{\text{ФП}}=0,722$ ;  $r_{\text{Хл}}=0,604$ ). Весной  $r_{\text{Хл}}$  ясно отрицательная, а  $r_{\text{ФП}}$  значения не имеет. Такая же ситуация наблюдается в открытой части бухты, на глубине более 2 м и на станции X-10.

Влияние биомассы ЗБ и МФБ выражается неотчетливо. Значимая корреляция отмечена только на станции X-5 ( $r=0,621$ ).

Временная изменчивость при шаговой множественной корреляции между биомассой микрофитобентоса и факторами среды

The temporal variability by multiple stepwise correlations between the biomass of microphytobenthos and environmental factors

Период изучения The investigated period	Шаг Step	Фактор Factor	<i>n</i>	<i>r</i>	Изменчивость, % описания % of variation explained
1	2	3	4	5	6
Весь изучаемый период The whole period	1	pH	103	0,510 <sup>a</sup>	26,0
	2	Глуб	109	0,567 <sup>a</sup>	6,1
	3	<i>T</i>	109	0,603 <sup>a</sup>	4,2
	4	Время	81	0,634 <sup>a</sup>	3,8
	5	log ФП	102	0,673 <sup>a</sup>	5,1
					Всего 45,2
Вегетационный период The vegetation period	1	Глуб	87	0,346 <sup>a</sup>	12,0
	2	pH	86	0,402 <sup>a</sup>	4,2
	3	<i>T</i>	87	0,517 <sup>a</sup>	10,5
	4	O <sub>2</sub>	78	0,565 <sup>a</sup>	5,2
					Всего 31,9
Вегетационный период 1976 г. The vegetation period 1976	1	ln ФП	24	0,722 <sup>a</sup>	52,1
	2	Проз	22	0,783 <sup>a</sup>	9,2
	3	<i>S</i>	24	0,818 <sup>a</sup>	5,6
	4	Время	24	0,829 <sup>a</sup>	1,8
	5	ln Хл	24	0,838 <sup>a</sup>	1,5
	6	Р <sub>общ</sub>	24	0,844 <sup>a</sup>	1,0
					Всего 71,2
Вегетационный период 1977 г. The vegetation period 1977	1	Глуб	29	0,435 <sup>b</sup>	18,9
	2	Проз	29	0,496 <sup>b</sup>	5,7
	3	ln Хл	29	0,637 <sup>a</sup>	16,0
	4	O <sub>2</sub>	29	0,680 <sup>a</sup>	5,6
	5	Время	29	0,698 <sup>a</sup>	2,5
	6	pH	28	0,716 <sup>a</sup>	2,5
					Всего 51,2
Вегетационный период 1978 г. The vegetation period 1978	1	Глуб	22	0,563 <sup>a</sup>	31,7
	2	<i>S</i>	22	0,753 <sup>a</sup>	25,0
	3	Глуб—Проз	22	0,781 <sup>a</sup>	4,3
	4	ЗБ	11	0,796 <sup>b</sup>	2,4
	5	Проз	22	0,804 <sup>b</sup>	1,3
					Всего 64,7
Весна Spring	1	ln Р <sub>общ</sub>	18	0,617 <sup>a</sup>	38,1
	2	ФП	18	0,839 <sup>a</sup>	32,3
	3	<i>T</i>	18	0,884 <sup>a</sup>	7,6
	4	Глуб—Проз	18	0,897 <sup>a</sup>	2,3
					Всего 80,3
Лето Summer	1	ФП	35	0,460 <sup>a</sup>	21,2
	2	pH	41	0,540 <sup>a</sup>	8,0
	3	<i>T</i>	41	0,659 <sup>a</sup>	14,2
	4	Время	35	0,768 <sup>a</sup>	15,6
	5	Хл	32	0,785 <sup>a</sup>	2,6
					Всего 61,6

	1	2	3	4	5	6
Осень		1	pH	28	0,583 <sup>a</sup>	34,0
Autumn		2	Глуб—Проз	28	0,621 <sup>a</sup>	4,6
		3	S	28	0,680 <sup>a</sup>	7,8
		4	ln ФП	27	0,697 <sup>a</sup>	2,3
		5	O <sub>2</sub>	25	0,737 <sup>a</sup>	5,7
						Всего 54,4
Зима		1	ln P <sub>общ</sub>	22	0,445 <sup>b</sup>	19,8
Winter		2	ln Хл	22	0,476 <sup>c</sup>	2,9
		3	pH	17	0,528 <sup>d</sup>	5,2
		4	O <sub>2</sub>	22	0,625 <sup>d</sup>	11,2
		5	S	22	0,649 <sup>d</sup>	3,0
						Всего 42,1

Примечание: *a* —  $p > 0,99$ ; *b* —  $p > 0,95$ ; *c* —  $p > 0,90$ ; *d* —  $p > 0,70$ .

Значимой корреляции между биомассой МФБ и временем после становления льда не отмечено ни в одном варианте анализов.

**2. Регрессионный анализ.** Каждое явление определяется не одним фактором, а их комплексом. Это содействие может сказываться по-разному. Целью нашей работы было изучение зависимости биомассы МФБ от ряда факторов внешней среды. Для решения этой задачи мы пользовались шаговым регрессионным методом.

Выяснилось, что временная изменчивость биомассы МФБ описывается 4—6 факторами в пределах 30—80% (табл. 3). Так пять факторов описывали менее 50% от общей изменчивости за весь изучаемый период и четыре фактора 31,9% изменчивости за весь вегетационный период. Результаты становятся более ясными, если проанализировать вегетационные периоды разных годов и разные времена года в отдельности, так как в вегетационные периоды 5—6 факторов описывают больше половины (51,2—71,2%) общей изменчивости биомассы МФБ.

Самая высокая определяемость наблюдается весной. В мае четырьмя факторами среды выявляется 80% изменчивости биомассы МФБ, причем почти половина из этого падает на P<sub>общ</sub>. Летом пятью факторами можно объяснить более 60% и осенью более 50% от всей изменчивости биомассы МФБ. Зимой микрофитобентос развит слабо и его изменчивость описывается примерно в объеме 40%, но уровень значимости очень низкий ( $p > 0,70$ ).

Пространственная изменчивость биомассы МФБ Хаапсалуской бухты определяется 3—6 факторами в пределах 28—80% (табл. 4). В средней части бухты 6 факторов описывают половину изменчивости биомассы МФБ, но уровень значимости очень низкий ( $p > 0,70$ ). В открытой части бухты процент детерминации меньше (44,5%), но уровень значимости заметно выше ( $p > 0,99$ ). Если проанализировать участки с глубиной до 2 м, то 6 факторов описывают изменчивость биомассы МФБ только в объеме 28,4%, причем уровень значимости тоже низкий ( $p > 0,70$ ). На акватории с глубиной более 2 м эти числа значительно выше (62,9%;  $p > 0,90$ ). Только на самой отдаленной и глубокой станции X-14 изменчивость биомассы МФБ описывается в пределах 80% ( $p > 0,99$ ). На остальных станциях изменчивость определяется в пределах 55—72% ( $0,70 < p < 0,99$ ). Исключением является лишь станция X-12 (32,5% и  $p > 0,70$ ), где вообще трудно говорить о детерминации.

**3. Контролирующие факторы.** В мелководных морских бухтах Западной Эстонии толщина эвфотического слоя воды больше, чем глубина. Кроме того, у водорослей микрофитобентоса наблюдается хроматическая адаптация, при которой световая компенсационная точка у них

Таблица 4

Table 4

Пространственная изменчивость при шаговой множественной корреляции между биомассой микрофитобентоса и факторами среды Хаапсалуской бухты  
The spatial variability by multiple stepwise correlations between the biomass of microphytobenthos and environmental factors

Исследуемый участок The investigated area	Шаг Step	Фактор Factor	<i>n</i>	<i>r</i>	Изменчивость, % описания % of variation explained
1	2	3	4	5	6
Средняя часть бухты The central part	1	O <sub>2</sub>	28	0,267 <sup>d</sup>	7,1
	2	Хл	27	0,320 <sup>d</sup>	3,1
	3	Глуб—Проз	30	0,378 <sup>d</sup>	4,0
	4	<i>T</i>	30	0,438 <sup>d</sup>	4,9
	5	pH	29	0,688 <sup>a</sup>	28,2
	6	ln ФП	28	0,707 <sup>b</sup>	2,7
					Всего 50,0
Открытая часть бухты The outer part	1	P <sub>общ</sub>	57	0,348 <sup>a</sup>	12,1
	2	pH	57	0,414 <sup>a</sup>	5,2
	3	<i>T</i>	57	0,598 <sup>a</sup>	18,6
	4	Время	53	0,636 <sup>a</sup>	4,7
	5	O <sub>2</sub>	50	0,657 <sup>a</sup>	2,7
	6	<i>S</i>	57	0,666 <sup>a</sup>	1,2
					Всего 44,5
Глубина < 2 м The dept < 2 m	1	Глуб	44	0,232 <sup>d</sup>	5,4
	2	O <sub>2</sub>	41	0,329 <sup>c</sup>	5,4
	3	<i>T</i>	44	0,378 <sup>d</sup>	3,5
	4	pH	43	0,508 <sup>b</sup>	11,5
	5	ln Хл	39	0,521 <sup>b</sup>	1,3
	6	Проз	43	0,533 <sup>b</sup>	1,3
					Всего 28,4
Глубина > 2 м The dept > 2 m	1	pH	43	0,397 <sup>a</sup>	15,8
	2	<i>T</i>	43	0,629 <sup>a</sup>	23,8
	3	Хл	39	0,694 <sup>a</sup>	8,6
	4	O <sub>2</sub>	37	0,736 <sup>a</sup>	6,0
	5	ln ЗБ	13	0,777 <sup>a</sup>	6,2
	6	Время	40	0,793 <sup>a</sup>	2,5
					Всего 62,9
Станция X-1 Station X-1	1	Хл	13	0,315 <sup>d</sup>	9,9
	2	log P <sub>общ</sub>	14	0,507 <sup>d</sup>	15,8
	3	ФП	14	0,565 <sup>d</sup>	6,2
	4	pH	14	0,610 <sup>d</sup>	5,3
	5	<i>T</i>	15	0,768 <sup>d</sup>	21,8
	6	ЗБ	14	0,793 <sup>d</sup>	3,9
					Всего 62,9
Станция X-5 Station X-5	1	log ЗБ	14	0,621 <sup>b</sup>	38,6
	2	<i>S</i>	15	0,763 <sup>a</sup>	19,6
	3	P <sub>общ</sub>	15	0,793 <sup>b</sup>	4,7
	4	Глуб	15	0,824 <sup>b</sup>	5,0
	5	log Хл	14	0,848 <sup>b</sup>	4,0
					Всего 71,9
Станция X-9 Station X-9	1	P <sub>общ</sub>	15	0,437 <sup>d</sup>	19,1
	2	Глуб	15	0,652 <sup>b</sup>	23,4
	3	<i>S</i>	15	0,706 <sup>b</sup>	7,3
	4	log ФП	14	0,744 <sup>c</sup>	5,5
					Всего 55,3



	1	2	3	4	5	6
Станция X-10	1	Хл		12	0,626 <sup>b</sup>	39,2
Station X-10	2	T		13	0,766 <sup>a</sup>	19,5
	3	Глуб		13	0,799 <sup>b</sup>	5,2
	4	pH		13	0,813 <sup>b</sup>	2,2
						Всего 66,1
Станция X-12	1	P <sub>общ</sub>		14	0,433 <sup>d</sup>	18,7
Station X-12	2	T		14	0,503 <sup>d</sup>	6,6
	3	O <sub>2</sub>		13	0,579 <sup>d</sup>	8,2
						Всего 32,5
Станция X-14	1	pH		14	0,665 <sup>a</sup>	44,2
Station X-14	2	Время		13	0,798 <sup>a</sup>	19,5
	3	T		14	0,884 <sup>a</sup>	14,5
	4	ЗБ		13	0,895 <sup>a</sup>	1,9
						Всего 80,1

Примечание: a —  $p > 0,99$ ; b —  $p > 0,95$ ; c —  $p > 0,90$ ; d —  $p > 0,70$ .

ниже, чем у водорослей фитопланктона. Свет является лимитирующим фактором для микрофитобентоса на более глубокой акватории. Многие авторы показывают, что дефицит световой энергии в фотосинтезе организмов микрофитобентоса не существует в пределах глубины 0—5 (7) м (Godward, 1937; Grøntved, 1962; Rasmusen и др., 1983; Kelderman, 1984b; Sundbäck, 1986). Несмотря на то, что свет не является лимитирующим фактором для микрофитобентоса Хаапсалуской бухты, важность световых условий на развитие микрофитобентоса налицо.

P<sub>общ</sub> отражает, скорее всего, степень трофности водоема, а не снабжение водорослей микрофитобентоса питательными элементами. Концентрация биогенных элементов на много раз выше в контактном слое воды и донных отложениях (Admiraal, Peletier, 1980; Kelderman, 1984a). Так концентрация PO<sub>4</sub>-P превышает в интерстициальной воде более 30 раз, NH<sub>4</sub>-N более 40 раз и NO<sub>3</sub>+NO<sub>2</sub>-N более 8 раз соответствующие концентрации в придонном слое воды (Sundbäck, 1983).

Если сравнить станции X-1 и X-12, то средние концентрации P<sub>общ</sub> более 10 раз, Хл «а» более 5 раз, биомасса ФП почти 8 раз и биомасса МФБ около 2,5 раз выше на первой станции (табл. 1). Это подтверждает сказанное, что причиной всех остальных различий является P<sub>общ</sub>. Здесь ясно проявляется положительное действие эвтрофикации на развитие микроскопических водорослей.

Во многих работах упоминается температура как важный или самый главный контролирующий фактор развития микрофитобентоса (Grøntved, 1960; Gargas, 1970; Admiraal, Peletier, 1980; Rasmusen и др., 1983; Sundbäck, 1983). Мы считаем T примечательным экологическим фактором, хотя ее значимость не всегда ярко выражается. Во многих случаях этим фактором объясняется 10—20% изменчивости биомассы МФБ. Пространственно роль температуры выражается повсюду, кроме станций X-5 и X-9, где очевидный перевес имеют другие факторы. В течение вегетационного периода T описывает около 10% от изменчивости биомассы МФБ. Заметно проявляется T весной и летом при быстром прогревании воды.

В условиях, когда средняя S воды относительно низкая (5—6‰) и колеблется в пределах нескольких промиллей, могут обитать только эвригаллинные организмы. Летом, когда в микрофитобентосе преобладают пресноводные водоросли, коэффициент корреляции между биомассой

МФБ и S отрицательный. В открытой же части бухты, на глубине более 2 м, он положительный. Там преобладают солоноватоводные виды водорослей.

Из шагового регрессионного анализа следует высокая значимость рН воды. В разных комбинациях он объясняет до 44,2% от изменчивости биомассы МФБ. В действительности же рН повышается вместе с повышением фотосинтетической активности водорослей, что подтверждает тесную коррелятивную связь между биомассой МФБ и рН. Отмечается (Rasmussen и др., 1983), что с повышением рН выше 9,3 подавляется фотосинтез водорослей. Причиной этого является уменьшение в воде свободного  $\text{CO}_2$ . На исследованной нами акватории таких высоких рН не было зарегистрировано.

$\text{O}_2$  не является важным экологическим фактором для фотосинтезирующих организмов микрофитобентоса, однако показано немаловажное значение микрофитобентоса в производстве  $\text{O}_2$  и в ограничении освобождения биогенных элементов из донных отложений (Granéli, Sundbäck, 1985). Тем самым микрофитобентос препятствует нежелательным результатам эвтрофикации.

В мелководных бухтах фитопланктон и микрофитобентос довольно тесно связаны друг с другом (Пийрсоо, 1984, 1986). Например, в вегетационный период 1976 г. 52,1% из всей изменчивости МФБ приходилось на ФП. Особенно ясно эта взаимосвязь проявляется весной и летом. Весной коэффициент корреляции между биомассой МФБ и ФП отрицательный, летом — положительный, поскольку микрофитобентос начинает интенсивно развиваться после окончания весеннего максимума фитопланктона. Летом водоросли МФБ и ФП реагируют на абиотические факторы среды одинаково.

Воздействие бентических беспозвоночных на микрофитобентос указывается и другими авторами (Brook, 1954; Sundbäck, Persson, 1983; Hart, 1985 и др.). В нашей работе выявляется связь биомассы ЗБ с МФБ на всех станциях, причем на станции X-5 биомасса ЗБ описывает 38,6% от общей изменчивости МФБ.

## Выводы

Нам не удалось обнаружить ни одного ведущего (универсального) фактора, контролирующего развитие микрофитобентоса. Все 12 проанализированных факторов в той или иной степени оказывали влияние на развитие микрофитобентоса. Важнейшими из них являются световые условия, температура воды и степень трофности водоема.

Следует отметить, что временная изменчивость микрофитобентоса описывается экологическими факторами лучше, чем пространственная. Абиотическими факторами объясняется 17,6—62,3% временной изменчивости и 26,9—79,2% пространственной изменчивости микрофитобентоса, биотическими факторами до 53,6% временной и до 42,6% пространственной изменчивости микрофитобентоса.

Весной четыре фактора описывают более 80% от общей изменчивости микрофитобентоса, летом и осенью пять факторов соответственно более 60% и 50%. Зимой микрофитобентос слабо развит и его изменчивость детерминируется в объеме примерно 40% ( $p > 0,70$ ).

Изменчивость микрофитобентоса описывается на акватории глубиной более 2 м в пределах 60%, а на глубине до 2 м — практически неопределима.

В разные времена года развитие микрофитобентоса контролируется разными экологическими факторами. Значение биотических факторов относительно высокое, что указывает на сложное строение экосистемы

неуководных прибрежных вод, где все его компоненты тесно связаны между собой.

Видимо, имеются еще дополнительные, как абиотические, так и биотические факторы среды, которые нам не удалось проанализировать. Во всяком случае ясно, что экологические условия прибрежной зоны моря очень неустойчивы и разграничить влияние каждого фактора среды на развитие микрофитобентоса в отдельности трудно.

Автор выражает искреннюю благодарность Т. Оя за составление программы на ЭВМ и коллегам за помощь в работе.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бейли Н. Статистические методы в биологии. М., 1962.
- Вильбасте С. О микрофитобентосе Хаапсалуской бухты // Гидробиологический режим Балтийского моря. Таллин, 1984, 44—53.
- Мостеллер Ф., Тьюки Дж. Анализ данных и регрессия. М., 1982, вып. 2.
- Пийрсоо К. Фитопланктон Хаапсалуской бухты и его сезонная динамика // Гидробиологический режим Балтийского моря. Таллин, 1984, 24—33.
- Пийрсоо К. Видовой состав и сезонная динамика фитопланктона Матсалуской бухты // Изв. АН ЭССР. Биол., 1986, 35, № 1, 61—71.
- Подвинцев Ю. В., Горбенко Ю. А. Регрессионный анализ в задачах исследования морских экосистем // Биол. моря, 1977, 44, 47—51.
- Поргасаар В. Содержание хлорофилла «а» и гидрохимические условия в Хаапсалуской бухте в 1976—1979 годах // Гидробиологический режим Балтийского моря. Таллин, 1984, 9—23.
- Сеуре А. О сезонной динамике донной фауны Хаапсалуской бухты // Гидробиологический режим Балтийского моря. Таллин, 1984, 54—62.
- Ферстер Э., Рёниц Б. Методы корреляционного и регрессионного анализа. М., 1982.
- Admiraal, W., Peletier, H. Distribution of diatom species on an estuarine mud flat and experimental analysis of the selective effect of stress // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1980, 46, N 2—3, 157—175.
- Brook, A. J. The bottom-living algal flora of slow sand filterbeds of waterworks // Hydrobiologia, 1954, 6, 333—351.
- Gargas, E. Measurements of primary production, dark fixation and vertical distribution of the microbenthic algae in the Øresund // Ophelia, 1970, 8, N 2, 231—253.
- Godward, M. An ecological and taxonomic investigation of the littoral flora of Lake Windemere // J. Ecol., 1937, 25, N 2, 496—568.
- Granéli, E., Sundbäck, K. The response of planktonic and microbenthic algal assemblages to nutrient enrichment in shallow coastal waters south-west Sweden // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1985, 85, N 3, 253—268.
- Grøntved, J. On the productivity of microbenthos and phytoplankton in some Danish fjords // Medd. Danm. Fisk.-og Havsunders., 1960, 3, N 3, 55—92.
- Grøntved, J. Preliminary report on the productivity of microbenthos and phytoplankton in the Danish Wadden Sea // Medd. Danm. Fisk.-og Havsunders., 1962, 3, N 2, 347—378.
- Hart, D. D. Grazing insects mediate algal interactions in a stream benthic community // Oikos, 1985, 44, N 1, 40—46.
- Järvekülg, A., Pürsoo, K., Porgasaar, V., Remm, K., Seire, A., Vilbaste, S. Inimtegevuse mõju Haapsalu lahe vee omadustele, elustikule ja ökoloogilisele seisundile // Inimtegevus ja keskkonnakaitse. Tallinn, 1981, 73—76.
- Kelderman, P. Sediment-water exchange in Lake Grevelingen under different environmental conditions // Neth. J. Sea Res., 1984a, 18, 286—311.
- Kelderman, P. Nutrient concentrations in the interstitial water of Lake Grevelingen sediment: effect of sediment redistribution and benthic primary production processes // Neth. J. Sea Res., 1984b, 18, 312—336.
- Mäkinen, Y. Tilastotiedettä biologeille. Turku, 1974.
- Rasmussen, M. B., Henriksen, K., Jensen, A. Possible cause of temporal fluctuations in primary production of the microphytobenthos in the Danish Wadden Sea // Mar. Biol., 1983, 73, N 2, 109—114.
- Seire, A. Põhjaloomastiku sesoonsed ja aastatevahelised muutused Haapsalu lahe  $\gamma$ -polü-,  $\alpha$ -meso- ja oligosaproobses tsoonis aastail 1976—1979 // Kaasaegse ökoloogia probleemid. Tartu, 1985, 213—215.

- Sundbäck, K. Seasonal variation in microphytobenthic primary production and chlorophyll *a* content on a sandy coast with shallow brackish water S Öresund, Sweden // Microphytobenthos on Sand in Shallow Brackish Water, Öresund, Sweden. Lund, 1983, 15—66.
- Sundbäck, K. What are the benthic microalgae doing on the bottom of Laholm Bay? // Ophelia, 1986, 4, 273—286.
- Sundbäck, K., Persson, L.-E. The effect of grazing by an amphipod, *Bathyporeia pilosa* Lindström on microphytobenthic biomass and primary production // Microphytobenthos on Sand in Shallow Brackish Water, Öresund, Sweden. Lund, 1983, 193—207.

Институт зоологии и ботаники  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
14/III 1988

Sirje VILBASTE

### ÖKOLOOGILISTE FAKTORITE TÄHTSUS MIKROFÜTOBENTOSE AJALISEL JA RUUMILISEL MUUTLIKKUSEL MADALAS MERELAHE

Korrelatsioon- ja regressioonanalüüsi abil on kindlaks tehtud erinevate miljööfaktorite mõju mikrofütobentose arengule. On analüüsitud järgmisi keskkonnategureid: sügavus (m), vee läbipaistvus (m), nende vahe, veetemperatuur (°C), vee soolsus (‰), O<sub>2</sub> hulk vees (mg/l), pH, üldfosfori hulk vees (µg/l), klorofüll *a* kontsentratsioon vees (µg/l), fütoplanktoni biomass (mg/l), zoobentose biomass (g/m<sup>2</sup>), mikrofütobentose biomass (mg/10 cm<sup>2</sup>) ja päevade arv jääminekust (tab. 1 ja 2). Erinevate faktorite koosmõju on hinnatud sammumulise regressioonanalüüsi abil (tab. 3 ja 4).

Ühtegi peamist või juhtivat mikrofütobentose arengut kontrollivat faktorit ei õnnestunud avastada. Kõik 12 analüüsitud keskkonnategurit mõjutasid mikrofütobentost suuremal või vähemal määral; tähtsamad neist on valgustingimused, vee temperatuur ja veekogu troofsusaste.

Üldiselt on mikrofütobentose ajaline muutlikkus ökoloogiliste faktoritega kindlamalt määratud kui ruumiline muutlikkus. Abiootiliste tegurite mõjuga saab seletada mikrofütobentose ajalisest muutlikkusest 17,6—62,3% ja ruumilisest muutlikkusest 26,9—79,2%. Biootilised faktorid määravad vastavalt 0—53,6% ja 0—42,6%. Kevadel tingivad 4 keskkonnategurit koos üle 80% mikrofütobentose muutlikkusest. Suvel on 5 faktoriga võimalik seletada üle 60% ja sügisel üle 50% mikrofütobentose muutlikkusest. Talvel on mikrofütobentos nõrgalt arenenud ja selle muutlikkus on määratud ainult ca 40% ulatuses.

Väga madalas vees (< 2 m) on mikrofütobentose muutlikkus siin vaadeldud keskkonnafaktorite abil praktiliselt määramatu. Sügavates punktides määravad ökoloogilised tegurid üle 60% mikrofütobentose muutlikkusest.

Eri aastaegadel kontrollivad mikrofütobentose arengut erinevad keskkonnategurid. Biootiliste faktorite osatähtsus on suhteliselt suur. See näitab, et madalaveelise merelehe ökosüsteem on keerulise chitusega ja kõik selle osad on omavahel tihedasti seotud.

Sirje VILBASTE

### THE IMPORTANCE OF ECOLOGICAL FACTORS IN THE REALIZATION OF THE TEMPORAL AND SPATIAL VARIABILITY OF THE MICROPHYTOBENTHOS IN SHALLOW HAAPSALU BAY

The significance of different environmental factors influencing the development of microphytobenthos was established by the correlation and regression analyses. The following ecological factors were used: the depth m (Глуб), the transparency of water m (Проз), their difference (Глуб-Проз), the temperature of water °C (T), the salinity of water ‰ (S), the quantity of O<sub>2</sub> in the water mg/l (O<sub>2</sub>), pH, the total P content µg/l (P<sub>общ</sub>), the concentration of chlorophyll *a* µg/l (Хл), the biomass of the phytoplankton mg/l (ФП), the biomass of the zoobenthos g/m<sup>2</sup> (ЗБ), the biomass of the microphytobenthos mg/10 cm<sup>2</sup> (МФБ) and the number of days, which followed the breaking up of the ice (Время) (Tables 1 and 2).

The coefficients of different factors were estimated by the means of multiple stepwise regression analyses (Tables 3 and 4).

No main controlling factors were discovered, all the analysed 12 factors influenced the growth of microphytobenthos to some extent. The most important factors are light conditions, temperature of water and the trophic state of the waterbody.

On the whole the temporal variability of microphytobenthos can be better described with the help of ecological factors than the spatial ones.

17.6—62.3% of the total temporal variability of the microphytobenthos and 26.9—79.2% of the total spatial variability are explained by abiotic environmental factors. The biotic factors describe 0—53.6% of the microphytobenthos total temporal variability and 0—42.6% of the spatial one.

In spring four environmental factors altogether explain over 80% of the total microphytobenthos variability. In summer five factors describe over 60% and in autumn over 50% of the total microphytobenthos variability. In winter the development of microphytobenthos is weak, and about 40% of the variability is described.

In very shallow water (< 2 m) the variation of the microphytobenthos is practically undeterminable by the factors analysed. In deeper areas the environmental factors explain over 60% of the variation of the microphytobenthos.

In different seasons of the year different ecological factors control the growth of microphytobenthos. The role of biotic factors is relatively high, which means that the ecosystem of shallow coastal waters is very complicated and all its parts are in close connection.