

УДК 591.5 : 591.044 : 577.42

Бардан С.И., к.б.н.,

Мурманский морской биологический институт, КНЦ РАН, г. Мурманск (Россия)

Сербов Н.Г., к. г. н.,

Одесский государственный экологический университет, г. Одесса (Украина)

ФОРМИРОВАНИЕ БИМОДАЛЬНОГО СЦЕНАРИЯ СУКЦЕССИИ АВТОТРОФНЫХ КОМПОНЕНТ ПЛАНКТОНА В БАРЕНЦЕВОМ И ЧЕРНОМ МОРЯХ И ОЦЕНКА РОЛИ ТЕМПЕРАТУРНОГО ФАКТОРА

По результатам моделирования отклика автотрофов на сезонные изменения температуры обсуждается ее роль в формировании сценария циклических сукцессий планктонных сообществ Баренцева и Черного моря. Для анализа используется величина реализации биопродукционного потенциала (μ/μ_m). Обсуждаются причины формирования и последствия существования фазы "чистой воды" в бимодальном сценарии развития планктона по Богорову–Ширшову.

Ключевые слова: температура, фитокомплексы, сукцессия видов, фаза "чистой воды".

Введение. Материальную основу биологической продуктивности водных объектов составляют фотосинтетические процессы, скорость которых определяется комбинацией непрерывно изменяющихся в естественных условиях экологических факторов. Текущее сочетание факторов в различных природных зонах определяет тип трофности и уровень развития первично-продукционных процессов. Согласно волновой схеме сезонных циклических сукцессий комплексов микроводорослей в морских экосистемах, развитие автотрофов и трофически сопряженного с ними зоопланктона, в умеренных и высоких широтах проходит как типичный бимодальный процесс [1, 2].

Для волновой схемы развития компонентов планктона Богорова–Ширшова, ставшей классикой гидробиологии [3,4], важнейшими элементами определяющими последовательность прохождения экологических событий сукцессии автотрофов, являются две стадии их развития. С одной стороны, это зимний гидробиологический сезон, на протяжении которого происходит снижение или полное отсутствие фотосинтетической активности, при резком уменьшении биомассы, вплоть до нулевого уровня. В свою очередь, устойчивое понижение активности фотосинтетических процессов, наблюдаемое в средней части периода активной вегетации – летом, является причиной формирования двух ветвей, делящих его на 2 части. Это прослеживается как сопряженная пара волн "развития", определяющая бимодальное распределение различных показателей функциональной активности микроводорослей (и зоопланктона), при анализе годовых циклов развития любых объектов гидросферы [5,6,7]. Двухмодальные волны такого рода представляют одну из наиболее характерных черт водных экосистем умеренных и высоких широт, С одной стороны, формируется волна соответствующая весеннему максимуму фотосинтеза, с другой – устойчивая активизация развития автотрофных компонент планктона при наступлении осеннего гидробиологического сезона [8]. Тем не менее, для ряда акваторий такое явление наблюдается не каждый год, тогда как для других, наблюдаются существенные отклонения от единого сценария развития. Это привело к длительным дискуссиям о его реалистичности для гидросферы в целом [3,4], хотя отметим, что принципиальных противоречий в самой концепции, за все время дискуссии, выявлено не было.

Авторы этой концепции [1,2] считали, что летнее понижение фотосинтетической

активности и уменьшение суммарной биомассы микроводорослей является следствием мультипликативных взаимодействий. Они возникают как результат несбалансированного развития фитоценозов, перепроизводства первичной продукции и истощения запасов биогенных элементов в фотической зоне – явлениями, ежегодно возникающими в ходе сезонного расслоения водной толщи, а также в процессе ”выедания” микропродуцентов развивающимся зоопланктоном, приводящего к эффекту ”догоняющей” волны. В дальнейшем, ряд исследователей в качестве дополнительной аргументации, связывали феномен резкого снижения активности микропродуцентов в период их активной вегетации с явлениями фотоингибирования, особенностями межбиотических взаимодействий в системе ”микропродуценты–бактерии”, а также множеством других, сопряженных в систему сезонных явлений [1,2,9,10].

В предлагаемой работе, с использованием результатов моделирования, обсуждается влияние сезонной изменчивости температуры среды (T) на формирование общего сценария сукцессии автотрофов в период активной вегетации. Объектом моделирования и анализа является величина реализации биопродукционного потенциала (μ_m) – т.е. максимальной потенциальной скорости роста гидробионтов, по модельным кривым ”воздействие–отклик”, на примере автотрофных компонент морского планктона. Модель, включает систему инвариантных функций, описывающих наиболее характерные черты отклика биосистем в любом интервале экологически значимых температур, в диапазонах толерантности комплексов фитоценозов, выделяемых по виду-доминанту [6]. При этом используется безразмерная величина реализации биопродукционного потенциала (μ/μ_m), зависящая от совокупности стандартных показателей характеризующих диапазон толерантности по T вида: $\mu/\mu_m = f(T_{\min}, T_m, T_{\text{opt}}, Q)$.

В нашей работе, такие изменения биопотенциала мы рассматриваем исключительно как условную – математическую функцию (идеальный объект), что связано с особенностями анализа явления сукцессии под влиянием факторов среды [11,12].

В ходе реализации излагаемой ниже концепции, нами разработаны соответствующие вычислительные алгоритмы и программы, позволяющие проводить вычисление характеристик экологически однородных (”условных”) фитокомплексов F_i , образующих сукцессионный ряд направленного развития, в любой физико-климатической области гидросферы. Созданные программы позволяют проводить это на персональных компьютерах средней мощности.

Материал и метод. 1. *Статическая модель кривых отклика планктонных микроорганизмов на действие T -фактора.* Используя экстремальные принципы воздействия экологических факторов на характеристики экологически однородных фитокомплексов планктонных сообществ и функциональные группы микробиоты, состав функций типа $\mu = f(T, R_c, S, A)$ и законы теории подобия, методом анализа размерностей [13,14,15], получена функция, позволяющая описывать кривые отклика биосистем в любых интервалах температурной шкалы – диапазонах толерантности. Для нормированной по биопродукционному потенциалу функции отклика (т.е. по максимальной скорости роста микропродуцентов μ_m), реализуемой отдельным фитокомплексом (либо функциональной группой микробиоты или сообществом микроорганизмов, в целом), полученное выражение представляет инвариантную функцию вида: $(\mu/\mu_m) = f(\Delta T, T_{\min}; T_m; T_{\text{opt}}, T_{\text{кр}}, Q) \equiv f(AT, LT, RT, FT)$. В сжатой, двухуровневой форме, автомодельное уравнение, выписанное для относительных скоростей роста (каноническая форма, по условию $0 \leq (\mu/\mu_m) \leq 1$), записывается в виде:

$$(\mu/\mu_m) = (1 - LT) RT^{AT} \exp\{AT(1 - RT) + (1 - LT)\}, \quad (1)$$

где:

$$LT = (T_{\text{opt}} - T) / (T_{\text{opt}} - T_{\text{min}}), \quad \text{при } 0 < LT \leq 1, \quad (2)$$

$$RT = (T_m - T) / (T_m - T_{\text{opt}}) \quad \text{при } 0 < RT \leq 1, \quad (3)$$

$$FT = (T_m - T_{\text{opt}}) \ln Q, \quad \text{при } 1 \leq Q, \quad (4)$$

$$AT = \{[FT^2 (1 + (1 + \pi^2/FT)^{0.618})^2] / T_{\text{кр}}\}, \quad \text{при } 1 < Q, \quad (5)$$

где:

T_{opt} – экологический оптимум по T , в °К, при котором, отклик μ данного комплекса (группы) достигает максимума, при значении функции $\mu/\mu_m = f(T_{\text{opt}}) = 1.0$;

T_{min} – минимальная экологическая T , в °К, соответствует условию, при котором развитие μ_i или функционирование полностью прекращаются: $\mu/\mu_m = f(T_{\text{min}}) = 0$;

T_m – максимальная экологическая T , °К, по достижению которой, скорость роста (интенсивность), пройдя зону оптимума в градиенте T , снижается до: $\mu/\mu_m = f(T_m) = 0$;

Q – коэффициент формы кривой отклика μ/μ_m (больше 1);

$T_{\text{кр}}$ – температура "тройной точки" H_2O , соответствует равновесному состоянию систем "пар–жидкость–лед", при нормальных условиях $T_{\text{кр}} = 272^\circ\text{K}$ (или 0°C); \exp – основание натуральных логарифмов.

Как метод вывода модели 1, так и состав аргументов, позволяют отнести ее к классу полуэмпирических [14]. Аргументами, управляющими величиной и формой отклика μ/μ_m , являются стандартные показатели температурной функции роста $\mu_i = f(T_m, T_{\text{opt}}, T_{\text{min}})$, характеризующие реальные диапазоны толерантности фитокомплексов по T . Общий результат количественной оценки по модели 1а, соответствует доле реализации потенциала μ/μ_{max} , по его зависимости от влияния монодоминирующего T -фактора [16], действующего по экстремальному принципу [6]. Отметим, что сложность проявлений и множество форм температурной адаптации известных для гидробионтов в настоящее время, привели к тому, что ни одна из существующих моделей, не в состоянии проследить ход промежуточных или скорость-лимитирующих реакций [17,18,19]. Многочисленные попытки описать хотя бы основные процессы температурной адаптации для любого уровня их организации, например, введением специальных параметров [20,21], вряд ли можно отнести к успешным, т.к. большая часть механизмов даже не идентифицирована [5,7,10,22].

Оценка функции отклика фитокомплексов по модели 1 имеет универсальную, инвариантную форму, позволяющую сравнение показателей для разных биосистем или условий. При необходимости расчета конкретной кривой μ/μ_m для комплекса-доминанта включенного в любые фитоценозы, она восстанавливается введением числового масштабного множителя: $\mu_m = 1, 2, \dots, n$, т.е. любое вещественное число [4,13]. Применение модели при оценке условий реализации форм кривых μ/μ_m , позволяет получать количественные показатели влияния T не только для отдельных особей или изолированных популяций (что тривиально), но и для образуемых ими групп – экологически однородных комплексов: фитопланктона и функциональных групп микроорганизмов [6,18].

Такое нетривиальное использование и является целью данной работы. При этом по модели 1 возможна оценка устойчивости экологически однородных фитокомплексов к действию T -фактора. В настоящей работе это реализуется в рамках более сложной модели, согласно схеме излагаемой далее.

2. *Физико-географическая модель формирования T деятельного слоя моря.* Изменчивость термодинамических свойств водной среды осуществляемая за счет прямодействия инсоляции R_i , представляет типичный волновой процесс. Годовой ход изменчивости поверхностных температур (T_s) аналитически точно описывается синусоидами, параметры которой функционально связаны с процессами накопления и расхода солнечной энергии R_i , вида:

$$T_S = A_0 + A_1 \sin(t + \lambda_1) + A_2 \sin(2t + \lambda_2), \quad (6)$$

где: A_i, λ_i – параметры ”солнечных” гармоник;
 t – линейное время, отсчитанное от заданной точки астрономической шкалы, выраженное в условных градусах – 1 день $\sim 0.986^\circ$.

Аналитическое уравнение (6) включает расчет для пары полувольт, сдвинутых по фазам (λ), соответствующих основным ”солнечным” гармоникам A_i , с учетом возможности произвольного начала отсчета волны солнечного цикла, для ее привязки к календарным срокам (линейной шкале дат). Значения показателей A_i и λ_i для разных широт известны и табулированы в соответствии с устойчивостью астрономических факторов, например [19]. Зависимость вида (6), учитывает 85—95% суммарной дисперсии для T_S (сглаженных подекадно и помесечно), за годовой цикл поступления R , в подверженную ее прямодействию часть гидросферы. Практически, расчет T_S для разных широт проводили по уравнению параболического типа 3-го порядка, параметры которого районированы по зонам. В соответствии с географической широтой (φ), для свободных от льдов акваторий, динамика T_S описывается уравнением общего вида [4,11,12,19]:

$$T_S = f(\varphi', t) = f(\varphi', R_i, \Sigma R), \quad (7)$$

где: φ' – исправленная географическая широта.
 $R_i, \Sigma R$ – солнечная энергия, текущая интенсивность поступления и сумма поступившей энергии в данном солнечном году.

Коэффициенты моделей (6–7) скорректированы для возможности использования в условиях свободной от льда акватории Баренцева моря. Результаты, полученные по модели T для разных широт и полушарий гидросферы, далее используются для расчета оптимизационных параметров морской биоты, входящих в модели 1 в качестве ее аргументов. Это и дает возможность для получения количественной оценки интегрального отклика μ/μ_m на сезонные изменения T среды.

3. Моделирование интегральных показателей адаптации биоты к действию T . Ограничивающему действию высоких или низких T , в реальном диапазоне изменчивости подвергаются любые механизмы клеточной регуляции микроводорослей, поэтому регуляторами фотосинтетической активности и скоростей роста микроводорослей могут служить любые, относительно ”медленные” процессы [20,21,22]. Общая форма связи для системы эмпирических уравнений интегрально описывающих некоторые закономерности адаптаций известна, они представляют разные формы экспоненциальных уравнений [19], описывающих изменения оптимизируемой совокупности параметров T_{\min}, T_{opt} и T_m по текущей динамике T среды [23,24], используемых в качестве аргументов модели 1. Интегральные характеристики адаптации вида $(T_{\min}, T_{\text{opt}}, T_m) = f(T)$ сообществ автотрофов получали методом моделирования, оптимизируя подбором параметров уравнения связи вида:

$$(T_{\min}, T_{\text{opt}}, T_m) = f(T) = T + A \exp\{-b\}, \quad (8)$$

где: A и b – коэффициенты, постоянные в данной широтной зоне (стационарность распределения инсоляции).

При использовании модельных параметров $(T_{\min}, T_{\text{opt}}, T_m) = f(T)$ в (1) учитывалось, что адаптация к высоким температурам среды, близким к T_m , по сравнению с приспособлением к экологически оптимальным T_{opt} , представляет относительно ”медленный” процесс [19,20]. В силу этого, неизбежно формируются фазовые сдвиги между моментами достижения конечных результатов приспособления

фитокомплекса, что формально учитывалось введением сдвига фаз (γ) ее разных форм (см. ниже).

Таким образом, согласно особенностям сопряжения структуры частных моделей 1 и 6–9, по объему заложенной информации и применяемой схеме расчетов, отклик в виде μ/μ_m является интегрирующей их свойства функцией. С одной стороны, свойств биоты – компонентов фитоценозов и бактериальных сообществ с биотопом являющимся термодинамической подсистемой, с другой – особенностей влияния основных экологических факторов внешней среды на биогидроценоз, воздействующих по экстремальным принципам (R_i , ΣR , T)-факторов: солнечной энергии и температуры [11,12]. При этом применение модели формирования кривых отклика μ/μ_m к анализу биосистем, позволяет получать количественную оценку влияния T , не только для отдельных видов микроорганизмов (что достаточно тривиально), но и для экологически однородных комплексов: фитопланктона или функциональных групп микроорганизмов, в соответствии с динамикой сезонного хода $\Sigma R, T$ -факторов. Подобное нетривиальное использование модели 1 и является целью предложенной работы.

Основные результаты. При верификации и настройке моделей (1–8), привлекали конкретные материалы, полученные как лично авторами в результате мониторингов побережья Баренцева моря (Кольский залив и Дальнезеленецкая губа), а также в открытой части его акватории [11,25,26,27], так и систематические данные, опубликованные в открытых источниках.

Моделирование отклика μ/μ_m проводили для высоких широт (69° с.ш.), а также для умеренной зоны (46° с.ш.). Формализация предусматривала два варианта: для полной и неполной адаптации фитокомплексов к сезонной динамике T . Сценарий варианта полной адаптации предусматривал, что все оптимизационные параметры меняются в соответствии с текущими изменениями T , т.е.: $(T_{opt}, T_m) = f(T)$. Для сценария неполной адаптации автотрофов использовали условие круглогодичной стабилизации показателей $(T_{opt}, T_m) = const$. Таким образом, в варианте полной адаптации зона T_{opt} и величина T_m непрерывно подстраиваются к изменениям T по закону наименьших отличий, что соответствует минимизации затрат ресурсов микроводорослей (экстремальный принцип) согласно форме модели 8. В этом варианте, для учета смещения зоны оптимальных $T_{opt} = f(T)$ и запаздывания реакций относительно модельного хода T , вводился сдвиг Δt на +5 суток. Для величины верхнего экологического предела $T_m = f(T)$, соответствующий фазовый сдвиг Δt относительно хода T , составлял +10 суток. Модельные кривые отклика μ/μ_m получали подстановкой данных параметров оптимизации (T_{opt} и T_m) из модели 8 в (1).

Результаты моделирования оценки влияния сезонной изменчивости T на величину μ/μ_m на широте г. Мурманска (Кольский залив–Баренцево море), показаны на рис. 1а,в для двух вариантов расчета.

Для варианта с неполной адаптацией автотрофов (кривая 5), использовали условие круглогодичной стабилизации показателей, отражающих среднесезонную адаптацию к действию температурного фактора, при $Q_{10} = 1.85$, $T_{opt} = 7.0$ и $T_m = 11.3^\circ\text{C}$. В варианте полной адаптации – зона T_{opt} и положение верхнего предела T_m , непрерывно подстраиваются к изменениям T .

Как следует из рис. 1а и 1в, оба варианта моделирования дают сходные результат. При некоторых условиях, в стадии активной вегетации микроводорослей наблюдается угнетение их роста (функциональной активности, в целом). Причиной эффекта является обычная сезонная динамика T . Различия вариантов для стационарности параметров или при их же оптимизации, заключаются в деталях и выраженности самого эффекта угнетения жизнедеятельности автотрофов. На рис. 1б,г

приведены результаты моделирования действия температурного фактора для 46° с.ш. (Одесский залив–Черное море, 46° с.ш.), дающего близкие результаты, при соответствующем росте среднегодовых T и увеличении сезонной амплитуды колебаний с 12 до 20 °С.

Отметим, что игнорирование адвективных компонент переноса тепла морскими течениями (или зон подъема холодных глубинных вод), может приводить к существенному отклонению реальных T от модельного хода этого параметра для акваторий Баренцева или Черного морей. Но, принципиального значения, при решении достаточно идеализированной задачи, такие отклонения не имеют.

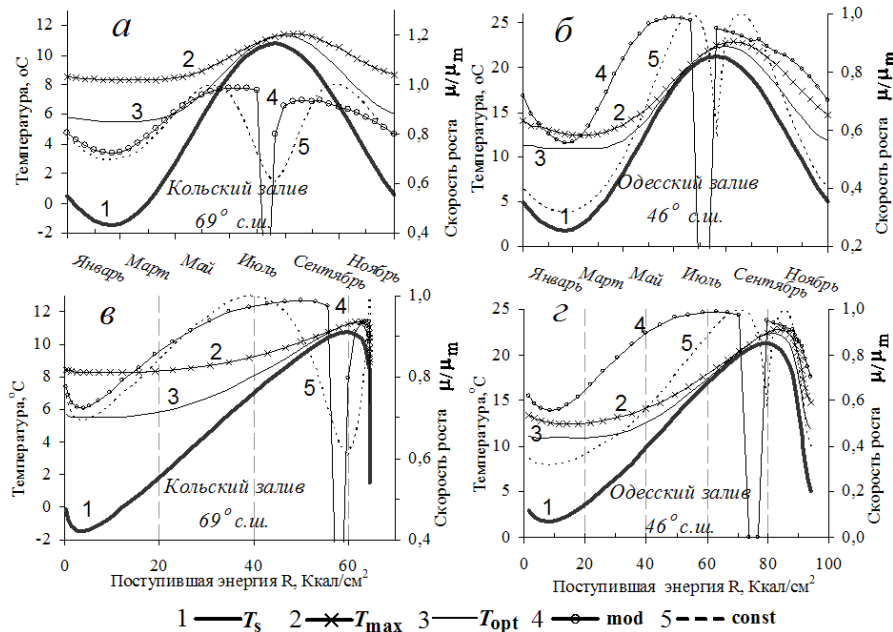


Рис. 1 - Моделирование показателей T_{opt} , T_m и годового цикла μ/μ_m по модели 1–8 для разных широт гидросферы, фазовый сдвиг γ относительно хода среднедекадных T_S (по 6–8), составляет для $T_{opt} \approx 5$ сут., для $T_m \approx 10$ сут.:

а – Кольский залив (69° с.ш.), цифрами показаны кривые динамики (левая шкала): 1 – годовой ход среднедекадных T_S (по ур. 6–7), 2 – верхний предел T_m , °С; 3 – зона оптимума T_{opt} , °С; модельные кривые μ/μ_m (правая шкала): 4 – кривая полной адаптации (T_m ; T_{opt}) = $f(T)$, показан разрыв и отдельные ветви кривой; 5 – кривая неполной адаптации (при $Q = 1.85$; $T_{opt} = 7$ и $T_m = 11.3$ °С), ось абсцисс – линейное время, месяцы;

б – результаты для широты 46° с.ш. (Черное море–Одесский залив), обозначения как на рис. 1а (кривая 2 неполной адаптации $Q = 1.85$; $T_{opt} = 20.1$ °С и $T_m = 21.3$ °С), ось абсцисс – линейное время, месяцы;

в – результаты для Кольского залива (69° с.ш., обозначения рис. 1а) перенормированные на энергетической шкале – ось абсцисс ΣR , ккал/см²;

г – результаты моделирования для широты 46° с.ш. (Черное море–Одесский залив, обозначения на рис. 1а), перенормированные на энергетической шкале – ось абсцисс ΣR , ккал/см²;

На рис. 1 а, в и рис 1 б, г приведены результаты моделирования показателей T_{opt} и T_m , а также годового цикла динамики μ/μ_m для 69° и 46° с.ш., с использованием разных шкал: верхняя – традиционно используемая шкала линейного времени (а, в) и нижняя – в единицах поступившей и накопленной в водной среде солнечной энергии (ΣR), поступившей с начала года (б, г, ось абсцисс – энергия ΣR , ккал/см²). Характер искажения исходной информации получаемой в процессе натурных исследований о

динамике энергозависимых процессов любого рода (т.е. подчиняющихся законам сохранения), вносимых на первом же этапе обработки данных, за счет введения линейной шкалы, совершенно очевиден.

Для проверки и уточнения полученных результатов оценки влияния T согласно схеме изложенной выше, проведена обработка материалов биомониторинга на акватории $69^{\circ}11'$ с.ш., за летне-осенний период 16.06–18.09.1989 [10,25,26,27]. Его результаты приведены на рис. 2.

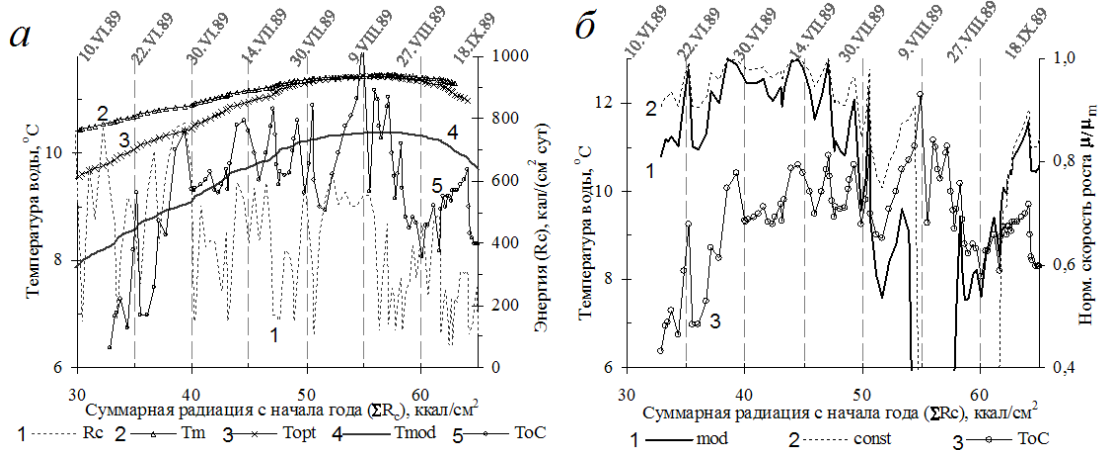


Рис. 2 – Оценка влияния сезонной динамики T на автотрофные компоненты планктона по модели 1 для акватории $69^{\circ}11'$ с.ш. (Дальнезеленецкая губа), за период 16.06–18.09.1989. Ось абсцисс – накопленные в экосистеме величины ΣR_c с начала текущего года, ккал/см².

а – (правая шкала): кривая 1 – среднесуточная интенсивность энергии R_c , по данным Дальнезеленецкой ГМС, ккал/(см² сут); (левая шкала): кривая 2 – параметр T_m , °C; 3 – параметр T_{opt} , °C; кривая 4 – динамика T (по модели 6–7), °C; кривая 5 – измеренные T осредненные по слою 0–2 м, °C;

б – (правая шкала): кривая 1 – отклика μ/μ_m при варианте полной адаптации модель (6–7), при $Q_{10} = 1.85$; кривая 2 (*const*) – то же для варианта неполной адаптации, при $T_m = 11.4$ °C и $T_{opt} = 9.0$ °C, при $Q_{10} = 1.85$; (левая шкала): кривая 3 – измеренные T по слою 0–2 м, °C.

На рис. 2а, кривая 5 соответствует прямым измерениям T осредненным по слою 0–2 м в Дальнезеленецкой губе, а жирной сплошной линией (кривая 4), показаны результаты расчетов T по модели 6–7. Анализ изменений T показывает, что в исследуемый период модельные данные соответствуют сглаженному по пентадам (или декадам) ходу реальных T в этой части акватории Баренцева моря, с учетом более 70% дисперсии T . Сплошной линией с маркерами (кривая 3), показаны смещения зоны экологического оптимума развития автотрофов: $T_{opt} = f(T)$, по модели 8 при фазовом сдвиге Δt относительно модельных T на +5 суток. Кривая 2 соответствует расчетным значениям верхнего экологического предела развития комплексов фитоценоза: $T_m = f(T)$, при фазовом сдвиге (для учета замедления) Δt относительно модельных T на +10 суток. Причем, значения оптимизационных параметров T_{opt} и T_m получали по модельным T (рис. 2а, кривая 4), а при расчете функции отклика μ/μ_m по модели 1, использовали измеренные T в губе. Как следует из реального хода T , ее превышение в губе относительно значений обоих параметров оптимизации, наблюдали 1 раз, что указывает на выполнение условий моделирования. На рис. 2б приводятся модельные кривые (правая шкала) отклика μ/μ_m по (1).

Результаты моделирования μ/μ_m по сценарию с полной адаптацией (при $Q = 1.85$, см. выше), показаны сплошной линией, пунктиром кривая 2 (*const*) для сценария неполной адаптации (для постоянных $T_m = 11.4$ °C и $T_{opt} = 9.0$ °C, при $Q_{10} = 1.85$).

Кривая 3 с маркерами (по левой шкале) соответствует измеренным T для слоя 0–2 м.

На рис. 2 а,б, для возможности корректного сопоставления с данными на других акваторий или широтных зон, а также с другими типами водных систем, все построения проведены с использованием энергетической шкалы – ось абсцисс ΣR , по методу изложенному в [11,26]. На энергетической шкале отложены накопленные величины солнечной энергии ΣR поступившей к поверхности воды с начала текущего солнечного года, [ккал/см²]. В верхней части рис. 2 а,б на вспомогательных осях, для ориентирования приведены даты характерных значений ΣR . Такое построение демонстрирует тип и характер необратимости искажений любых исходных данных, только за счет традиционного использования шкалы "линейного" времени (см. выше и рис. 1).

На рис. 3 приведены результаты анализа сезонной изменчивости автотрофных компонент планктона прибрежной акватории Баренцева моря (Дальнезеленецкая губа, 69°11' с.ш.), интегрально характеризующие динамику некоторых показателей функциональной интенсивности в процессах биосинтеза микропродуцентов.

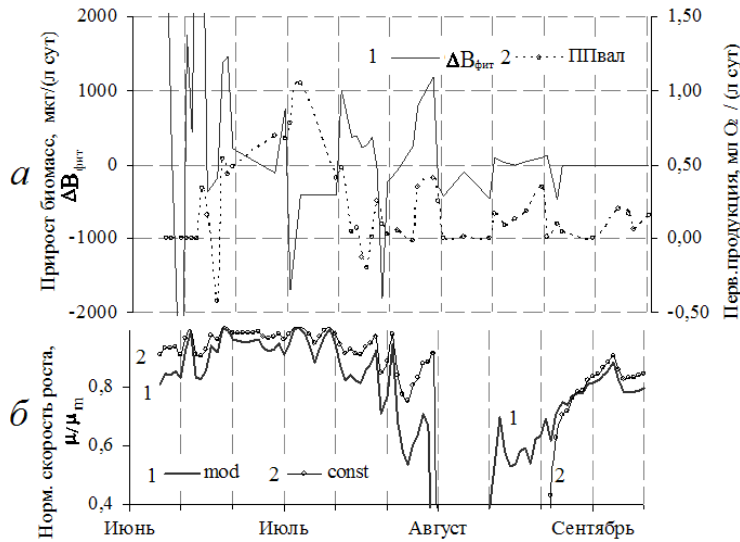


Рис. 3 - Оценка влияния изменчивости T на функциональные показатели развития автотрофных компонент планктона по модели 1–8 для акватории 69°11' с.ш. (Дальнезеленецкая губа), по материалам биомониторинга за 16.06–18.09. 1989 г. Ось абсцисс – линейное время:

а – (левая шкала): кривая 1 – суммарный прирост абсолютных биомасс всех групп автотрофов ($\Delta B_{\text{фит}}$), по данным экспериментов *in situ* (светлые склянки), мкг/(л сут); (правая шкала): кривая 2 – валовая первичная продукция по кислородному методу (ПП_{вал}), мг O₂/(л сут);

б – (правая шкала): кривая 1 – модель отклика μ/μ_m при полной адаптации; кривая 2 – модель неполной адаптации (рис. 2).

На рис. 4 приводятся результаты анализа качественного состава и сезонных изменений показателей обилия автотрофных сообществ по Дальнезеленецкой губе. На рис. 3 и 4 приводятся оригинальные данные по биомониторингу за 16.06–18.09.1989, частично изложенные в работах [11,12,25,26,27].

Обсуждение результатов. Модельный эффект подавления жизнедеятельности автотрофов. По результатам моделирования функции μ/μ_m на моделях 1–8, получено ее закономерное широтное распределение, при практически одномоментном проявлении ряда эффектов, включая угнетения автотрофных

компонент в разных климатических зонах (рис.1). При этом анализ сезонных изменений для экспериментально измеренных показателей функциональной активности и скоростей роста комплексов автотрофов в Баренцевом море (рис. 3), показывает на соответствие результатов моделирования, целому ряду процессов, реально наблюдаемых в водных массах Баренцева моря в период активной вегетации (рис. 2). В свою очередь, формирование таких эффектов определяется, как направленностью или устойчивостью движения потоков гидросферы, так и их постоянным взаимодействием с сезонными изменениями $\Sigma R, T$ -факторов в этом слое. Особо выделим невозможность корректного разделения последствий воздействия этой пары факторов [4,9,16,27], совокупность изменений которых, представляет единый, динамический процесс, сопряженный с циклом поступления свободной энергии R , параметры которого регулируются внешними (астрономическими) факторами. Но, по этим же причинам, закономерности широтного распределения отклика μ/μ_m , при правильном формулировании исходных положений, всегда должны соответствовать как зональному распределению свойств водных масс, так и закономерностям инсоляции к поверхности гидросферы [4,10,19].

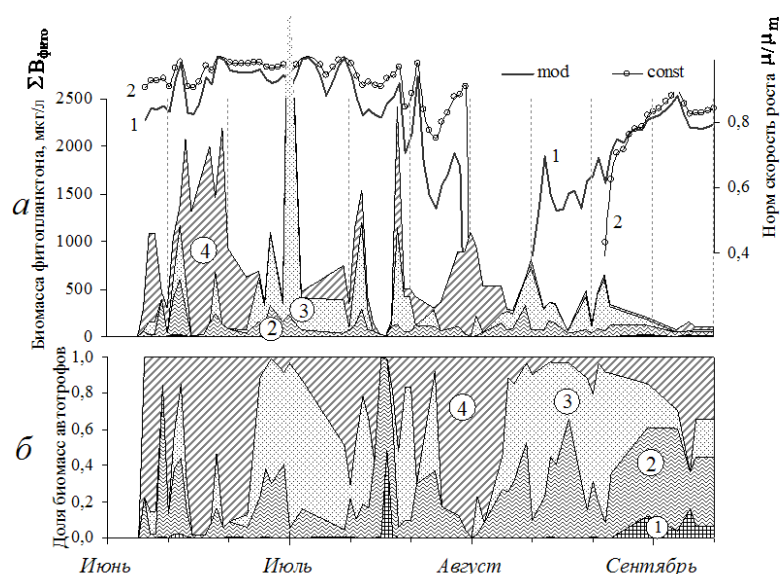


Рис. 4 - Сезонная изменчивость показателей развития автотрофных компонент планктона в прибрежье Баренцева моря (Дальнезеленецкая губа), по материалам биомониторинга за 16.06–18.09. 1989 г. Ось абсцисс – линейное время:

а – кривая 1 (правая шкала) – модель отклика μ/μ_m с полной адаптацией: $T_{орт}, T_m = f(T)$; кривая 2 – модель с неполной адаптацией (см. подписи рис. 2); левая шкала – кривые динамики абсолютных биомасс (мкг/л) основных размерных и систематических групп автотрофных компонент, штриховкой выделены 1 – пикопланктон (B_{pk} , при $d_{cp} \leq 2$ мкм); 2 – автотрофный нанопланктон (ΣB_{np} , при $2 \leq d_{cp} \leq 20$ мкм); 3 – биомасса автотрофных динофлагеллят (B_{Df}); 4 – биомасса диатомовых (B_{Dt});

б – динамика структуры сообществ автотрофов, в долях от общей биомассы всех групп ($\Sigma B_{фит}$), цифрами показаны изменения соответствующих групп микроводорослей (см. подписи 4а).

Согласно сравнительному анализу модельных и экспериментальных данных, показанных на рис. 1–3, следует, что в ходе обычной сезонной динамики T , в зоне фотосинтеза наблюдаются эффекты угнетения автотрофов, выраженные на протяжении исследуемого периода (июнь–сентябрь). Промежутки с существенным проявлением эффектов подавления развития автотрофов, со снижением функции μ/μ_m до ~ 85 – 90%

от максимума, как по модельным результатам, так и исходя из инструментально измеренных показателей: обилие (биомасса, численность), структура и функциональная активность (первичная продукция или скорости прироста биомасс), показанных на рис. 3а, охватывают практически весь этот период.

Достаточно серьезное угнетение, достигающее $\sim 20\%$ от μ/μ_m и более, по модельным данным (рис. 2 и 3б), отмечено и в период наиболее интенсивного развития микропродуцентов. Это прослеживается для начальной фазы летнего гидрологического сезона, наступающей при величинах поступления солнечной энергии $\Sigma R_c = 25\text{--}30$ ккал/см² [11,26,27]. В этой фазе развития фитокомплексов наступление эффектов их угнетения (по 1–8) связано с формированием 2-х ветвей с максимально быстрым ростом T в поверхностном слое: в диапазонах $T \approx 6\text{--}9$ и $7\text{--}10^\circ\text{C}$ (см. рис. 2), связанных с скоростью поступления энергии R в среду (рис. 2а). Полное исчезновение эффекта угнетения автотрофов по отклику μ/μ_m , для коиматических (свето-температурных) условий на широте Дальнезеленецкой губы, происходит уже в осенний период, во 2-й декаде сентября, при $T \sim 8.5\text{--}9.0^\circ\text{C}$ и $\Sigma R_c = 55\text{--}60$ ккал/см².

Фазовые сдвиги между оптимизационными параметрами T_m , T_{opt} и, вероятно Q , интегрально характеризующих разные формы температурной адаптации автотрофов к трендами T в ходе сезонной динамики теплосодержания ВДС, а также их же, но, относительно динамики уровня текущей инсоляции R , приводит к устойчивому, ежегодному проявлению максимального угнетения деятельности автотрофов в средней части вегетационного периода – в конце июля– начале 1-й декады августа. В этот период величины функции μ/μ_m достигают минимума $\sim 0\text{--}20\%$, т.е. полное подавление активности и роста (см. рис. 2 и 3). По результатам моделирования функции μ/μ_m в вариантах с полной адаптацией, развитие реакции приводящей к угнетению автотрофов, во времени, имеет резко нелинейный характер (рис. 2 и 3б). Реакция фитокомплексов нарастает лавинообразно, по достижению разности оптимизационных $\Delta T = (T_m - T_{opt}) \approx 0.5\text{--}1^\circ\text{C}$ (см. кривые 1 и 2 на рис. 2б и 3б). Это явление устойчиво приурочено к моменту приближения T в фотической зоне к области максимальных значений $T \approx 10\text{--}11^\circ\text{C}$, характерных в данной широтно-климатической зоне Баренцева моря. Причем, модельные данные вполне корректно отражают изменения интенсивности функциональных процессов, измеренных инструментально в водной среде (рис. 3а).

Согласно результату моделирования, необходимыми и достаточными условиями для формирования эффекта "подавления" роста или резкого снижения функциональной активности автотрофов являются два условия. Во-первых, общая амплитуда размаха колебаний ΔT и текущая скорость изменений температуры (dT/dt) в среде (рис. 1 и 2). Во-вторых, множественность форм температурных адаптаций биоты, которую, можно разделить на "быстрые" и "медленные", в нашем случае – T_{opt} и T_m , соответственно (см. выше), определяющими фазовые сдвиги и возникновение нелинейных эффектов взаимодействий с T среды. Третьим, в определенной мере, сопутствующим процессом, задающим дальнейший ход протекания температурной адаптации $\mu = f(\Delta T, T_{min}, T_m; T_{opt}, Q)$, является смена направленности температурной акклимации. Это происходит при изменении тренда ΔT с переходом к осеннему гидрологическому сезону при смене градиента T -фактора во времени, с "плюс" на "минус", что соответствует и наступлению сезона гидробиологической осени.

При этом моделирование влияния коэффициента формы Q , биологическое содержание которого, в определенной мере соответствует стандартному показателю температурного ускорения Q_{10} , во всех вариантах, показывает на практическое отсутствие влияния, на значение функции μ/μ_m для области максимального угнетения показателей жизнедеятельности (при $\mu/\mu_m = 0$). Например, вариации коэффициента Q

приводят только к изменению выраженности эффекта или ширины зоны с подавлением активности сообществ микроводорослей во времени. Такой результат, вполне вероятно, связан с характером проявления реакций отклика биоты на воздействие, которое осуществляется на одном уровне, организмов или популяций, тогда как эффект проявляется на уровне однородных экологических комплексов и отдельных компонент сообществ (фитоценозах и функциональных группах). Мы считаем, что с одной стороны, это нетривиальный результат, с другой – он же вполне ожидался, учитывая современный уровень знаний о характере адаптаций автотрофов к низким или высоким температурам [22,23,25,28,29,30 и др.].

Характеристика развития фитоценозов Баренцева моря. Исходя из сезонной изменчивости экспериментально измеренных показателей функциональной активности и скорости роста комплексов автотрофов для побережья Баренцева моря (рис. 3а), на основании статистического анализа сделан ряд заключений, наиболее важными из которых являются следующие.

1. Явное формирование эффектов угнетения функциональной активности автотрофных компонент планктона, отражающихся на изменчивости показателей обилия и скоростях прироста биомасс. При этом инструментально измеренные характеристики сопряжены с динамикой модельной функции реализации потенциала μ/μ_m , управляемой изменениями T и характеристик ΣR_c (рис. 2а и 3 а,б).

2. Наличие "солнечных" гармоник 1-го или 2-го порядка в изменчивости скоростей прироста и закономерностях колебаний для интенсивности первично-продукционных показателей (см. 6 и 7). При этом сама цикличность функциональных показателей связанная с уровня R , опосредуются через сезонную динамику теплосодержания T (рис. 2 и 3а).

3. Практическое отсутствие прямых связей между текущей интенсивностью потока R_c и функциональной активностью автотрофных компонент. Это указывает, с одной стороны, на полное "световое" насыщение характерное для этого периода, с другой – на экологическое опосредование влияния солнечной энергии через теплосодержание – T в фотической зоне (рис. 2а и 3).

4. "Инситный" характер формирования изменчивости как показателей функциональной активности фитоценоза в целом, так для отдельных учетных групп микроводорослей, включая пико- и наннопланктон, диатомовых и перидиниевые микроводоросли [11,26,27]. Это указывает на минимизацию воздействия "прочих" внешних факторов, включая в этот перечень гипотетическое влияние "выеданий" разным зоопланктоном (микро-, "мирным" или "хищным") [2,3,4], а также минимизацию влияния адвективных компонент переноса вод в изменчивость показателей развития автотрофов. Отметим, что адвекция может быть связанной с горизонтальным переносом биоты в составе масс вещества. Отсюда следует полное соответствие экстремальному принципу регулирования, характерному для действия L -факторов на биоту [6,16,17].

5. Закономерное распределение наиболее характерных черт динамики, как для инструментально измеренных показателей функциональной активности, так и для условного модельного отклика μ/μ_m , на энергетических шкалах ΣR , но, не по временной – линейной шкале ("по часам"), что следует из рис. 1а,в.

6. Момент устойчивого перехода фитоценоза в фазу развития с устойчивым подавлением процессов функциональной активности и роста биомасс автотрофов на 20% и более от максимума, наступает при величинах поступления солнечной энергии в биотоп на уровне ΣR около 45 ккал/см². При этом календарные сроки такого накопления энергии в воде весьма устойчивы и приходится на середину июля (рис. 1а,в и 2).

7. Максимальное проявление эффекта "подавления" для прибрежной зоны Баренцева моря (до 100%), по модельным и экспериментальным данным приходится на момент непосредственного перехода от летнего к осеннему гидрологическому сезону (в конце 1-й декады августа), при величинах $\Sigma R \approx 50$ ккал/см² (см. рис. 1в)

8. Период с максимальным проявлением эффекта "подавления" продолжается примерно декаду, а постепенная релаксация сообществ автотрофов, со снижением эффекта до 80% от максимального уровня функции μ/μ_m , наступает, как правило, только к середине сентября, к моменту окончания осеннего гидробиологического сезона. При этом в данной широтной зоне, в данный момент заканчивается период активной вегетации микроводорослей, что происходит по поступлению в водную среду $\Sigma R \approx 62-65$ ккал/см² (см. рис. 1в и 2б).

9. Развитие экологически однородных фитокомплексов выделение, которых производится по монодоминирующему виду [6,7,17], как показано в ряде предшествующих работ [11,12], для каждой широтной зоны является детерминированным. Для южного берега Баренцева моря, во-первых, температурными условиями в биотопе, ограничивающими развитие каждого их фитокомплексов рамками экологического диапазона для температуры: $\Delta T_{эк} \approx 2.5-3^\circ\text{C}$. Во-вторых, характерным для автотрофов квантованием их развития как энергозависимого процесса, величиной энергии ΣR , оцениваемой $\Sigma R_{эк} \approx 8-12$ ккал/см², поступающей в среду на протяжении периода их развития [11,12,26,27].

10. Всего в исследуемой широтно-климатической зоне Баренцева моря, на протяжении каждого из годовых циклов поступления солнечной энергии, численно равном $\Sigma R \approx 63-68$ ккал/см², с характерной амплитудой размаха ΔT около: $(-1.8-12^\circ\text{C}) \approx \Delta T \approx 14^\circ\text{C}$, происходит последовательное развитие 5-6 экологически однородных фитокомплексов (2-3 – весенних, 3 – летних, иногда 1 – осеннего) [11,12].

11. В отношении динамики структуры фитокомплексов, наблюдаемой в модельный период (рис. 4), получены выводы, наиболее важными являются:

- явное отсутствие устойчивых количественных соотношения разных групп сообществ автотрофов в пределах любого из смежных сезонов, при одновременном существовании длиннопериодных трендов по градиенту $T, \Sigma R$ -факторов: весна-лето-осень, например, снижение доли крупных форм микроводорослей, при увеличении вклада автотрофного пико- и нанопланктона;

- необратимость структурных перестроек и изменений состава сообществ, наблюдаемых на протяжении каждого из смежных гидробиологических сезонов;

- высокая степень подобия в последовательностях перестроек структуры автотрофов всех гидробиологических сезонов при наличии активной вегетации, определяющей для доминирующих по биомассе форм образование рядов: диатомовые => перидиниевые => нанопланктонные => пикопланктонные размерные фракции;

- одновременная реализация по градиенту $T, \Sigma R$ -факторов общей тенденции снижения как показателей обилия, так и функциональной активности ($\text{ПП}_{\text{вал}}$ и прирост биомасс $\Delta N_{\text{фито}}$) по градиенту ΣR (рис. 2-4).

12. Видовой состав микроводорослей, развивающихся на акватории Баренцева моря в водах атлантического или арктического генезиса, обладает высоким сходством [1,2,8], при существенных различиях $T, \Sigma R$ -факторов [25]. В первую очередь, это относится к видам микропродуцентов, устойчиво образующих пики "цветений" – доминирующих форм. Исходя из результатов многолетних наблюдений выделим такой ряд доминирующих видов: *Fragillaria oceanica*, *F. cylindrus*, *Navicula granii*, *Thalassiosira nordenskioldii*, *T. decipiens*, *T. gravida*, *T. hyalina*, *Porosira glacialis*, *Chaetoceros socialis*, *C. debilis*, *C. subsecundus*, *C. furcellatus*, *Phaeocystis pouchetii*, *Thalassionema nitzschioides*, *Skeletonema costatum*, *Gymnodinium wulffii*, *G. arcticum*,

Peridinium mitmscuhim [1,2,3,4,25]. Приведенный порядок видов упорядочен по ходу формирования ними максимальных биомасс, т.е. представляет "стандартный" сукцессионный ряд исследуемой части акватории Баренцева моря [11,12]. Исходя из основных таксонов упорядоченных по мере их массового появления в составе микрофитопланктона ясно, что основу весеннего сообщества составляют диатомеи, а летнего – перидиниевые микроводоросли.

Исходя из сравнительного анализа экспериментальных данных и модельных результатов (по 1–8), уровень подавления активности микроводорослей сезонным ходом T , при изменениях величины математической функции отражающей реализацию потенциала μ_m , до уровня: $\mu/\mu_m \leq 0.80-0.85$, следует принять в качестве критического критерия. Дело в том, что близкие к таким значения функции μ/μ_m , соответствуют началу периодов с быстрой перестройкой структуры фитокомплексов планктона (п. 6–11, выше). Каждый из фитокомплексов имеет вполне определенное сочетание биомассы разных групп микроводорослей, представляя отдельную стадию направленного развития фитоценоза в целом, являющуюся "счетной единицей" (целочисленной) сукцессии.

Анализ формирования эффектов угнетения и фаза "чистой воды". Эффект угнетения биоты полученный на модельных результатах, имеет свой вполне реалистический аналог в природе, известный для водных систем как фаза "чистой воды" [5,11,31]. В реальных условиях, например, для Баренцева или Карского морей, наступлению этой фазы периода активной вегетации развития фитоценоза, обычно предшествует активизация деятельности жгутиковых микроводорослей, относящихся к нано- и пикоразмерным фракциям [26,27,32]. С наступлением стадии "чистой воды", лучше всего наблюдаемой после такого сильного "цветения" микроводорослей, происходит резкое "просветление" водной среды, когда ее прозрачность скачкообразно увеличивается в несколько раз [5,26,31]. В этой фазе биомасса автотрофов в деятельном слое снижается до минимальных, за весь период активной вегетации величин, а функциональная активность близка к нулю [10,11,26,27]. При этом фаза "чистой воды" – есть тот феномен, который по существу, практически разрывает на две неравные части волну развития автотрофов в период их вегетации. Причем, само явление полностью соответствует динамике накопления солнечной энергии в системе и характеру изменений T в ВДС, получаемых по моделям (см. рис. 1в,г). Таким образом, двухмодальный сценарий волнового развития планктона Богорова–Ширшова, в целом, соответствует результатам моделирования функции отклика μ/μ_m по модели (1 и 6–8) и характеру биологического развития в естественных условиях, при реализации этой особой фазы, что и показано на рис. 1–3.

Феномен "чистой воды" и явления связанные с его наступлением, известны достаточно давно. Но, традиционно причины его наступления связываются либо с трофическими взаимодействиями в системах "фито–зоопланктон", либо с другими экологическими факторами. Подобные эффекты ежегодного и резкого наступления фаз "чистой воды", устойчиво наблюдаются как в пресноводных, так и в морских экосистемах, примерно в середине летних гидробиологических сезонов, что детально анализируется в ряде наших работ [11,12,26]. Причем, в некоторых случаях, состояния соответствующего этой стадии развития фитоценозов, достигают даже их арктические разновидности. Со всей очевидностью это было показано в материалах приводимых в работах П.П. Ширшова и В.Г. Богорова по Русской Арктике [2,8], но, в силу отсутствия такого понятия в то время, ее идентифицировали несколько по другому.

Тем не менее, как причины формирования таких эффектов, так и его последствия [5], вплоть до настоящего времени, очень слабо изучены, предоставляя обширное поле для множества отвлеченных от реальности фантазий. Например, в

работе [31], при исследовании причин формирования фазы "чистой воды" для пресноводных объектов, отмечали резкое увеличение прозрачности с 1—2 и до 10 м глубин, считая само это явление, зависящим от мультипликативных эффектов. В их состав включалось взаимодействие климатических и физико-химических условий с прессом зоопланктона (популяциями дафниями), которые быстро "выедали" биомассу микропродуцентов. Отметим, что достаточно быстро, дафнии прекращали это воздействие на фитоценоз. С другой стороны, мультипликативными формами взаимодействий, особенно, со стороны неопределенного множества L -факторов, достаточно просто объяснять все что угодно, но понятно, что это тривиальный способ отсутствия осознанных попыток, хотя бы указать на реальную причину явлений.

Взаимодействие $\Sigma R, T$ -факторов как пример экологических опосредований и причина введения естественных масштабов для энергозависимых процессов. На рис. 2а показана связь интенсивности текущего потока R (кривая 1) с реальным ходом T в слое 0—2 м (кривая 5). Анализ показывает, что в ветви прогрева в летний сезон, практически весь прирост теплосодержания ВДС – наиболее активной гидродинамически области Баренцева моря (подверженной мощному отепляющему влиянию северо-атлантических течений), определяется изменениями притока R . При этом учитывается более 80–90% в общей дисперсии среднепентадных и среднедекадных T исследуемой акватории. Согласно подобной устойчивости связи $T = f(R)$, вклад адвективных составляющих (например, теплосодержания североатлантических течений) в текущие значения T в период активной вегетации и в соответствующие гидрологические сезоны – минимален (в отличие от зимнего). Функциональная зависимость $T = f(R)$ с одной стороны, показывает на генезис сезонной изменчивости T , с другой – на наличие четкой иерархии в последовательности действия для главных экологических $\Sigma R, T$ -факторов. Наиболее явно это можно проследить на примере экологического опосредования влияния R на фитокомплексы.

Так, исходя из генезиса этой связи $T = f(R)$, инструментальных данных по функциональной активности автотрофов и результатов моделирования функции μ/μ_m , "солнечные" гармоники, присутствующие в изменчивости отклика автотрофных компонент, формально – возникают исключительно под действием температурного фактора. При подобном типе опосредования воздействия R -фактора на фитоценозы через изменения T среды, только влияние T -фактора является необходимым и достаточным условием для сопряжении R -фактора с динамикой μ/μ_m . При этом самостоятельное влияние со стороны реально ведущего R -фактора, трансформируется уже в необходимое, но недостаточное условие, для возникновения солнечных гармоник в функциональной активности автотрофов, что следует из принципа действия монодоминирующих L -факторов [11,12,16,17]. Такие изменения характера воздействий R -фактора определяется трансформацией его влияния по экстремальному принципу, в последовательности: трофический-повреждающий-летальный-сигнальный, согласно полному световому "насыщению" реакций фотосинтеза в самом начале периода вегетации фитоценозов [2,10,19,20]. Следовательно, даже исходя из структуры модели 1, изменение скоростей роста и функциональной активности автотрофных компонент планктона, прямо не будет зависеть от интенсивности потока энергии R (как необходимого условия), а опосредуется через вклад в теплосодержание (необходимого и достаточного), как это сделано в модели 1–8. Согласно применяемой в модели схеме последовательных расчетов, прямое влияние R на свойства системы происходит только в процессе формирования теплосодержания ВДС, задаваемого по T (ур. 6–7). В свою очередь, показатель T трансформируется в рамках модели 8 действуя далее через параметры оптимизации (T_m , T_{opt} и Q , по ур. 8), при формировании отклика μ/μ_m . Это же заключение следует и из особенностей развития процессов, регулируемых

экологически опосредованными L -факторами [15,16,19].

Таким образом, следуя приведенным выше соображениям, каждый из годовых циклов развития фитоценозов водных систем, по особенностям действия ведущих L -факторов, на основе экстремальных принципов четко делится на две характерных области. Во-первых, зона с отсутствием активной вегетации фитокомплексов, а соответственно и полного отсутствия энергозависимых процессов фотосинтеза (и первичной продукции как таковой), совершенно очевидно является областью монодоминирующего влияния солнечной энергии – R -фактора. Во-вторых, исходя из того же экстремального принципа, другую зону, формально, занимает область монодоминирующего влияния T -фактора. Вместе с этим отметим, что все же объективно существует практическая невозможность корректного разделения последствий воздействий этой пары "лимитирующих" экологических R, T -факторов [4,5,9,11], по крайней мере, в период активной вегетации, что следует помнить.

На рис. 5 приведены области такого отдельного, монодоминирующего действия R, T -факторов для исследуемых акваторий Баренцева и Черного морей.

Автомодельный тип применяемых в расчетах уравнений делает сходство энергозависимых процессов биосинтеза и изменения свойств водной среды для этих, совершенно отличающихся физико-климатических областей, достаточно очевидным. Учитывая смысловое содержание процессов в фазовых плоскостях задаваемых параметрами такого рода, понятны и причины подобия [11,12].

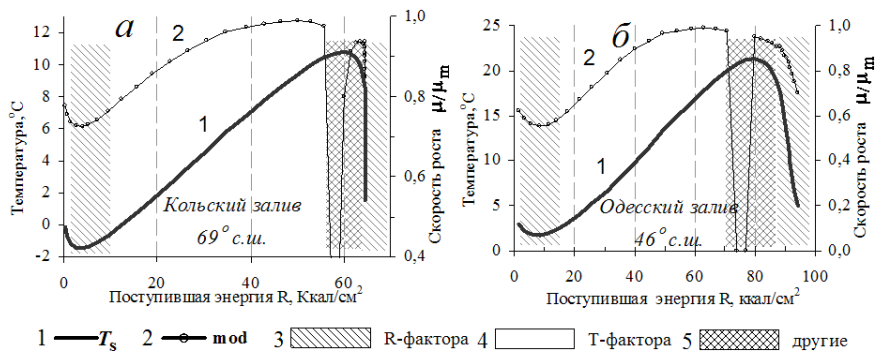


Рис. 5 - Выделение областей монодоминирующего действия T, R -факторов по энергетическим шкалам, в фазовой плоскости $T-R$ параметров для широтно-климатических зон Баренцева и Черного морей – ось абсцисс ΣR , ккал/см². Цифрами показаны: (левые шкалы), 1– ход среднедекадных T_s (по 6–7); (правые шкалы) 2 – модельный отклик μ/μ_m (по модели 1), по сценарию полной адаптации; 3 – зона монодействия R -фактора; 4 – зона монодействия T -фактора; 5 – зона мультипликативных взаимодействий R, T -факторов с другими.

а – Кольский залив (69° с.ш.); б – Черное море–Одесский залив (46° с.ш.).

Кратко охарактеризуем зоны преобладающего действия $T, \Sigma R$ -факторов, показанные на рис. 5 а,б. Согласно результатам моделирования по 6–7, календарный период монодействия R -фактора, на 69° с.ш., для случая свободной от льдов поверхности, составляет до 180 суток (октябрь–март), а на широте Одесского залива (46° с.ш. около 110–120 суток (ноябрь–февраль). При этом область монодоминирования воздействия T -фактора на фитокомплексы, для 69° с.ш. охватывает период около 180 суток, на протяжении которого в водную среду поступает и аккумулируется $\Sigma R \approx 40\text{--}45$ ккал/см², при амплитуде $\Delta T \approx 10^\circ\text{C}$. Для 46° с.ш., за соответствующий период активной вегетации, при доминирующем действии T -фактора, оцениваемого в 250 суток,

поступает и аккумулируется около $\Sigma R \approx 70\text{--}75$ ккал/см², что обеспечивает размах годовой амплитуды $\Delta T \approx 19\text{--}20^\circ\text{C}$.

Зоны с максимальным подавлением активности микропродуцентов, а также часть прилегающей к ней начальной стадии осеннего гидробиологического сезона, представляют области мультипликативных взаимодействий: R, T -факторов, свойств водной среды и совокупности других форм воздействий L -факторов (см. выше). Эту хаотизированную часть фазовой плоскости, занимающую период не более 1–2 декад, мы выделяем отдельно (см. рис. 5). С одной стороны, это определяется ее значимостью при формировании особенностей волнового развития для планктона, с другой – неопределенностью содержания явлений, при наступлении этого феномена.

Количественная оценка условий и ресурсы развития фитокомплексов. Приведенные результаты применения географической модели формирования отклика μ/μ_m в разных широтно-климатических зонах, дают возможность уточнить свойства экологически однородных групп автотрофов (F_i), участвующих в процессах сукцессии в водных объектах. В частности, получить количественную оценку условий и ресурсы имеющиеся для развития фитокомплексов. Это возможно используя проанализированные выше свойства энергезависимых процессов, протекающих в соответствующих координатах $T, \Sigma R$ -параметров фазовых плоскостей, устанавливающих закономерности для скорости и последовательности их развития на этих шкалах. На рис. 6 приведены результаты моделирования стандартных характеристик экологических диапазонов толерантности для 7-ми однородных фитокомплексов $F1b\text{--}F7b$ по модели 1 на широте Одесского залива (46°с.ш.).

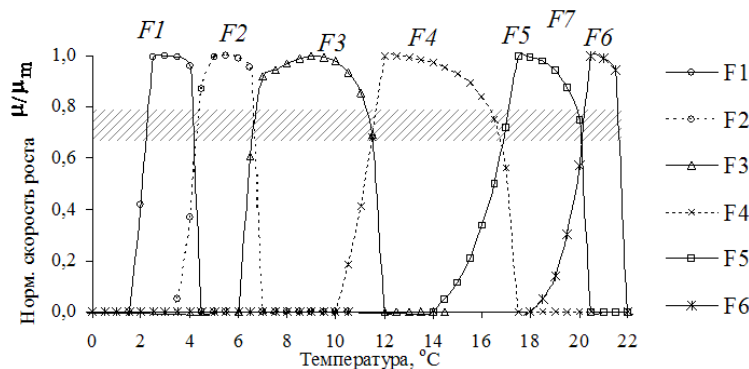


Рис. 6 - Результаты моделирования экологических диапазонов толерантности ($T_{эк}$) для однородных комплексов микропродуцентов $F1b\text{--}F7b$ в бореальной биогеографической зоне, с учетом ее ресурсов ($\Sigma R \approx 50\text{--}60$ ккал/см², при $\Delta T \approx 15^\circ\text{C}$).

Согласно результатам моделирования по 6–7, развитие фитокомплексов обеспечивается ресурсами данной широтной зоны бореальной биогеографической области (Одесский залив – 46°с.ш.). При этом внешние факторы обеспечивают развитие для 7–8 экологически однородных биогеографических фитокомплексов ($F1b\text{--}F7b$), что следует из совокупности свето-температурных ресурсов. Так, при уровне поступления свободной энергии в годовом цикле в сумме $\Sigma R \approx 90\text{--}95$ ккал/см², за период активной вегетации поступает до 80% или около $\Sigma R \approx 70\text{--}75$ ккал/см². Это обеспечивает общую годовую амплитуду $\Delta T \approx 1,5\text{--}21,5^\circ\text{C} \approx 20^\circ\text{C}$, при амплитудах T за период активной вегетации $\Delta T \approx 2\text{--}21,5^\circ\text{C} \approx 19,5^\circ\text{C}$.

При моделировании условий развития для фитокомплексов $F1b\text{--}F7b$, руководствовались положениями, детально проанализированными в более ранних работах [11,12,26,26]. Так, при оптимизации экологических диапазонов по T разных F_i , использовали следующую систему правил, формально определяющих как условия

функционирования, так и порядок смены последовательно развивающихся комплексов фитоценоза.

Первое. Перестройка качественной структуры происходит скачкообразно, в качестве критерия ее начала использовалось значение функции $\mu/\mu_m \approx 0.7-0.8$ (см. далее).

Второе. Каждый из фитокомплексов F_i устойчиво развивается в температурном диапазоне близком к $\Delta T \approx 2.0-3.5^\circ\text{C}$, хотя сами границы диапазона колебаний по T могут быть существенно больше [11,12,27].

Третье. Развитие i -го, экологически однородного F -комплекса должно обеспечиваться минимальным поступлением "кванта" солнечной энергии в количестве $\Sigma R \approx 8-10$ ккал/см². При этом полный цикл развития F_i -комплекса происходит вне зависимости от календарного периода поступления такой ΣR (принцип накопления изменений) [11,12].

Результаты моделирования сведены в таблицу, где приведены и оценочные значения для множителя функции μ/μ_m , полученные по экспериментальным данным [26,27]. Это позволяет получение численных значений кривых отклика F_i фитокомплексов μ/μ_m , в случае восстановления их величин.

Отметим, что характеристики осеннего фитокомплекса $F7b$, для периода хаотизированного развития экосистемы в осень, носят неопределенный характер, т.к. в развитии участвуют все систематические группы, при отсутствии действия упорядочивающих L -факторов (см. выше). При этом энергетические ресурсы, в состоянии обеспечить развитие, по крайней мере, одного из фитокомплексов F_i и составляют для осеннего гидробиологического сезона $\Sigma R \approx 7-9$ ккал/см².

Таблица 1 - Температурная характеристика экологических диапазонов толерантности экологически однородных фитокомплексов ($F1b-F7b$) бореальной зоны для 46°с.ш. (Одесский залив) и множители функции μ/μ_m (1/сут), по результатам модели

F - КОМПЛ.	Диапазон толерантности $T_{\text{ЭК}}$				Q	$\mu_m, \text{сут}^{-1}$		Экол-я х-ка	Сезоны
	$T_{\text{min}}, ^\circ\text{C}$	$T_{\text{max}}, ^\circ\text{C}$	$T_{\text{opt}}, ^\circ\text{C}$	$\Delta T, ^\circ\text{C}$		min	max		
1^*	2	3	4	5	6	7	8	9**	10***
$F1b$	1,5	4,5	3,1	2.2	2	0.1	3	<i>Bacill</i>	Весна
$F2b$	3,4	7	5,5	3.0	2	0	5	<i>Bacill</i>	Весна
$F3b$	6	12	9,2	3.5	3	0	4	<i>Bacill</i>	Весна
$F4b$	10	17,2	12	4.5	1,5	0	3	<i>Dinofl</i>	Лето
$F5b$	14	20,5	17,5	5	2,25	0	2	<i>Dinofl</i>	Лето
$F6b$	18	22	20,5	5.5	2,25	0	1	<i>Нано-</i>	Лето
$F7b$	16	21	—	5.0	—	—	4	<i>Смесь</i>	Осень

Прим.: (по колонкам), *№1 – обозначение i -го F_i фитокомплекса (цифрами – порядковый номер в данном сукцессионном ряду, буквами – биогеографическая область, b – бореальная);

**№9 – доминирующие группы микроводорослей (*Bacill.* – диатомовые, *Dinofl* – перидиниевые, нано – микроорганизмы с преобладанием жгутиковых, из размерных фракций пико и наннопланктона (при характерном диаметре $d_{\text{ср}} \leq 24$ мкм);

***№10 – гидробиологический сезон (по Богорову–Ширшову), другие обозначения по тексту.

Приведенные количественные характеристики диапазона экологических температур фитокомплексов ($F1b-F7b$) бореальной зоны $\Delta T_{\text{ЭК}}$, и значения множителя μ_m , получены по расчетным значения $\Sigma R, T$ -параметров, методом оптимизации в моделях 1 6–8 (см. выше). Их совокупность соответствует фундаментальному набору

показателей сукцессионных рядов фитокомплексов ($F1b-F7b$), специфичных для каждой широтно-климатической зоны и биогеографических областей [3,4,8]. При этом сочетание этих базовых характеристик с вектором движения потоков массы веществ из зоны ВДС в область криосферы Вернадского, детерминирует и характер биологических процессов развития для F_i , в каждой точке гидросферы. В свою очередь, деятельность микропродуцентов определяет особенности развития сопряженных с ними трофически или функционально компонент биоты – зимогенной микрофлоры и микрозоопланктона, включенных последовательно в цикл первичного круговорота [11,12], что является предметом последующих исследований.

Совокупность приведенных количественных характеристик по ΔT и ΣR приведенных выше, соответствует фундаментальному набору количественных показателей, специфичного для каждой широтно-климатической зоны. Ресурсы климатических зон, в сочетании с вектором движения потоков веществ из ВДС в область криосферы Вернадского, полностью детерминируют характер биологических процессов развития всех экологически однородных фитокомплексов, в каждой точке гидросферы. Это в свою очередь, определяет тип развития сопряженных с ними трофически (функционально) компонент биоты – зимогенной микрофлоры и микрозоопланктона, включенных в циклы первичного круговорота [11,12,25–27].

Еще раз отметим, что сопряженность изменений R, T -факторов представляет единый, динамический процесс, задаваемый циклом поступления свободной энергии R в систему, с ее последующим накопления в форме тепла и диссипацией [11,12,26, 30], параметры, которых, целиком регулируются внешними (астрономическими) факторами. Но, согласно такой же функциональной связи между ними, получаемые закономерности широтного распределения отклика автотрофов на их моно- и/или мультипликативное влияние, при корректном формулировании исходных положений, всегда должно соответствовать: а) зональному распределению свойств водных масс [3,4], б) закономерностям инсоляции на поверхность гидросферы [11,18–20]. Эти свойства, с одной стороны, определяют рамки развиваемой в предлагаемой работе общей концепции регулирования деятельности планктонных комплексов, с другой – позволяют объективно контролировать корректность любых выкладок.

Энергетическая шкала и линейное время при анализе сукцессий. Из сравнительного анализа данных на 1а,в, 1б,г, а также рис. 5, следует заключение, что традиционно применяемая шкала времени "по часам", для анализа энергозависимых явлений – подчиняющихся законам сохранения – полностью непригодна.

В первую очередь, этот вывод относится к методам анализа автотрофных компонент планктона, но, он же распространяется и на все приложения по характеристикам трансформации термодинамических свойств биотопов (верхней части ВДС) под действием R -фактора или трофически (функционально) связанных с микропродуцентами групп биоты (микрозоопланктон и значительной части сообществ микробиоты). Очевидная непригодность традиционной шкалы линейного времени ("по часам"), определяется тем, что любые функциональные связи, реально существующие в водной системе, совершенно произвольно трансформируются до их полной неузнаваемости (см. рис 1 и 4). Понятно, что искажение первичной информации происходит совершенно по разному, в различных частях периода активной вегетации, т.е. в соответствии с ходом цикла поступления R_i в систему. Энергетическое представление экспериментальных данных по динамике развития фитокомплексов, процессам первичного продуцирования ОВ, а также сопряженных с ними трофически компонент биоты, соответствует введению естественного масштаба, изначально присущего энергозависимым явлениям. Поэтому мы считаем, что энергетические шкалы, приводимые по тексту настоящей работы (рис. 1, 2 и 4), характеризуют

естественный масштаб исследуемых процессов и являются необходимым условием корректности анализа процессов биологического развития.

Но еще более важным, является вывод о идентичности процессов протекающих как в термодинамической (водная среда), так и саморегулируемой (биота) подсистемах ВДС (см. рис. 1 и 5), для разных по условиям широтно-климатических зон [11,12]. Это с очевидностью следует при сопоставлении как динамики, так и устойчивости количественных соотношений между процессами накопления ΣR_i и динамикой T , с изменениями в термодинамической и биотической (по функции отклика μ/μ_m) подсистемах ВДС.

Например, согласно эмпирической зависимости $T_S = f(\Sigma R_i)$, полученной для линейного участка этой кривой (см. рис. 1 в,г 4), для широт Одессы (март–август) или Мурманска (апрель–июль) среднедекадная T_S поверхностного слоя регулируется по единому закону

$$T_S = 0.312 \Sigma R_i - 3.4 , \quad (9)$$

где: ΣR_i – сумма поступившей в воду R_i с начала текущего года, ккал/см².

Очевидно, что положение об однородности распространяется и на другие энергозависимые процессы и в первую очередь, на деятельность автотрофов (см. выше). Такой вывод очевиден, но, только исходя из единого генезиса движущих сил.

Когда эквивалентность количественных зависимостей разных широт традиционно представлена в форме, с принудительным предварительным искажением первичной информации при введении линейной шкалы времени (см. рис. 1), то количественный анализ, как правило, подменяется фантазиями на отвлеченные темы, например, каким образом называть то или иное явление.

Характеристика развития фитоценозов Черного моря по моделям. По результатам моделирования функции μ/μ_m для Одесского залива (Черное море, широтная зона 46°с.ш.) нами получен ряд положений, относящихся к характеристике периода активной вегетации фитоценологических комплексов, основанных исключительно на модельных результатах (см. рис. 1б,г). При выводе положений и их интерпретации, руководствовались, с одной стороны, заключением о однородности развития энергозависимых процессов в разных широтных зонах и в первую очередь, в деятельности автотрофов (см. выше), с другой – результатами анализа функции μ/μ_m , в целом, практически, аналогичным полученным для основного модельного объекта – Баренцева моря, учитывая их автомодельную форму.

1. В первую очередь отметим, что закономерное распределение наиболее характерных черт динамики условной математической функции – модельного отклика μ/μ_m , наблюдается исключительно по энергетической шкале ΣR , а не по линейному отображению времени (“по часам”), что следует из рис. 1.

2. Начало активной вегетации автотрофных компонент планктона на широте Одесского залива Черного моря, согласно данным моделирования, вполне вероятно, начинается при поступлении в водную среду энергии R на уровне $\Sigma R \approx 12-15$ ккал/см² – в начале марта. Причем, это близко к уровню ΣR характерному для начала вегетации автотрофов в Баренцевом море, при соответствующем сдвиге календарных сроков примерно на 1 месяц линейного времени.

3. Момент перехода фитоценоза в Одесском заливе в фазу развития с устойчивым подавлением процессов функциональной активности и роста биомасс автотрофов на 20% и более, наступает при величине поступления солнечной энергии в биотоп ΣR_c около 70 ккал/см². При этом календарный срок накопления этого количества энергии устойчив и приходится на середину июля–начало августа.

4. Максимальное проявление эффекта “подавления” на широте Одесского залива

(до 100%), по модельным данным приходится на момент непосредственного перехода от летнего к осеннему гидрологическому сезону (конец июля–1-я декада августа), при величинах $\Sigma R_c \approx 75$ ккал/см² (см. рис. 1г). Практически, календарные сроки максимальных проявлений эффекта в Баренцевом и Черном морях – совпадают.

5. Период с существенными проявлениями эффекта "подавления" продолжается примерно 1–2 декады, а восстановлений функций автотрофов, со снижением эффекта и 80%-го восстановления максимума μ/μ_m , наступает в конце августа–начале сентября. Это происходит при поступлении $\Sigma R_c \approx 80$ ккал/см (рис. 1г).

6. К моменту окончания фазы "чистой воды" уровень солнечной энергии для широты Одесского залива вполне достаточен для формирования и развития осенней (хаотизированной) вспышки автотрофных компонент планктона. Окончание фазы "чистой воды", по существу, соответствует началу осеннего гидробиологического сезона (август–октябрь) в этих широтах.

7. В данной широтной зоне (северный берег Черного моря) период вегетации заканчивается на уровне поступления энергии около $\Sigma R_c \approx 85–90$ ккал/см² (конец октября), что примерно на 30 ккал/см² больше, чем для южного берега Баренцева моря. Соответствующий сдвиг календарных сроков составляет 1.0–1.5 календарных месяцев линейного времени.

8. Всего на протяжении каждого из годовых циклов поступления солнечной энергии, при суммарном поступлении $\Sigma R \approx 85–95$ ккал/см², характерном для широты Одесского залива, на этой акватории (вполне вероятно), происходит последовательное развитие 7–8 фитокомплексов ($F1b–F7b$), характерных для бореальной зоны (см. табл.). Причем, по аналогии с фитоценозами Баренцева моря, их развитие полностью детерминировано внешними факторами. Во-первых, согласно температурным условиям в биотопе ВДС, при амплитуде ΔT в период вегетации около $\Delta T \approx 19–20^\circ\text{C}$, каждый из комплексов развивается в достаточно узком диапазоне $\Delta T \approx 2–3^\circ\text{C}$, что вполне соответствует и условиям развития для Баренцева моря [26]. Во-вторых, учитывая положение о "квантовании" развития автотрофов поступающей в систему энергией, условиями накопления ΣR , а также ее величинами [11,12], при энергии $\Sigma R \approx 8–12$ ккал/см² обеспечивающей развитие каждого из фитокомплексов ряда ($F1b–F7b$) данной зоны бореальной биогеографической области, в промежуток март–октябрь могут развиваться около 7–8 фитокомплексов. Согласно результатам моделирования: 3 – весенних, 3 – летних и 1 – хаотизированный осенний фитокомплексы ($F1b–F7b$).

9. В процессе развития автотрофных компонент планктона Черного моря, добавочные 30 ккал/см² за год, дополнительно поступающие в водную среду в соответствии с широтной зоной (по сравнению с Баренцевым морем), приводят к формированию типичного для умеренных широт бимодального сценария развития, включая и трофически сопряженные группы микроорганизмов (бактерио- и зоопланктон).

Закономерности развития фитокомплексов в условиях T-трендов. Помимо приведенных выше положений, одним из наиболее важных результатов, полученных при моделировании развития планктона в разных широтных зонах (по 1–8), мы считаем формальное доказательство, что влияние L-факторов на биотические компоненты морских экосистем не сводимо ни к тому или иному критическому значению (абсолютной величине), ни к любой из текущих величин. Показано, что не менее существенное влияние заключается в самом факте однонаправленных изменений в водной среде – трендов (см. рис. 1 и 3, 4).

Конкретно это показано для температурного фактора, но вероятно, распространяется и на любые виды действующих на биоту факторов, относящихся к монодоминирующим (L-факторам). Все они имеют соответствующий континуум

действия на биоту в градиенте: трофический–повреждающий–летальный [16]. Поэтому к важным характеристикам, определяющим наиболее вероятное проявление тех или иных эффектов, в соответствии с динамикой L -факторов являются их первая и вторая производные – скорость (dL/dt) или ускорение (d^2L/dt^2) в водной среде, например, полученные выше для T -фактора. При этом совершенно не исключается вариант, что некоторые из форм воздействий или факторов, в случае их стабилизации на любом уровне, могут не оказывать никакого влияния на биоту.

Поэтому, в ходе моделирования математической функции, отражающей условия реализации потенциала μ/μ_m , сформулировано общее правило, поясняющее причины возможного проявления максимального эффекта, в данном случае, подавления активности автотрофных сообществ ходом сезонной динамики T . Оно названо нами правилом "схождения" кривых температурной оптимизации, а его смысл сводится к формулировке: фазовые сдвиги разных форм температурной адаптации автотрофных комплексов, отображаемые функциями вида $(T_{\min}, T_{\text{opt}}, T_m) = f(T)$, при их сближении на критическую величину $\Delta T = (T_{\text{opt}} - T) \approx 0.5^\circ\text{C}$, приводят к максимальному проявлению эффекта, заключающегося в подавлении проявления жизнедеятельности некоторых компонент планктонных сообществ.

Выделим, что в приложениях для морских экосистем, при развитии биоты за годовые циклы поступления R_c , по своему содержанию, это правило достаточно точно формализует ряд закономерностей. В первую очередь, это причины трансформации одномодального сценария сукцессионного развития планктона в бимодальный – с парой полуволин развития. Причем, обратная свертка из бимодального в одномодальный, также возможна, но, уже при действии взаимоисключающих условий, соответствующих широтному распределению показателей инсоляции, ΣR и T в гидросфере, наблюдаемым реально по особенностям процессов развития планктона [1,2,3,8]. С использованием физико-географической модели 1 и 6–8, действие этого правила можно "наблюдать" и теоретически – методом моделирования, например, проверив реализацию μ/μ_m для объектов вдоль меридианов – от полюса к полюсу.

Отметим, что сложность практического применения волновой системы сезонных сукцессий планктонных сообществ морских экосистем Богорова–Ширшова общеизвестна [1,2,3]. Не менее известно и нарастание сложности интерпретации, например, в приложении к приполярным, а тем более, полярным экосистемам, при анализе формирования структуры фитоценозов этих экстремальных областей гидросферы [31,32]. Тем не менее, универсальность волнового сценария сукцессий в этих областях показана еще П.П. Ширшовым [2,8], даже в центральных областях Ледовитого океана. Соответственно, пересмотру она не подлежит, но, нуждается в ряде уточнений и детализации по климатическим зонам, что и является задачей дальнейших разработок данного направления.

Заключение. Схема волновой циклической сукцессии планктонных сообществ Мирового океана Богорова–Ширшова, упорядочивающая представления о последовательности экологических событий и биологических сезонах в гидросфере, для области распространения гелиогенных структур в ВДС, уточнена введением вполне материальной действующей силы. Она вызвана не величиной или уровнями, а самим фактом существования сезонного хода изменений T среды. При этом тренды T являются передаточным звеном воздействий солнечной энергии ΣR на свойства ВДС и его биоту. Особенности действия движущей силы $\Sigma R, T$ -факторов и ее масштаб, в ряду других факторов определяющих порядок и развитие направленных процессов в планктонных комплексах морских экосистем, вероятно, делают ее доминирующей. Это следует из способности микроорганизмов–автотрофов обходить влияние любого реального уровня температуры, повреждающего влияния солнечной энергии или их

стабилизации, а также возможность перехода на альтернативные субстраты и др.

1. Энергетическая форма представления для энергозависимых процессов, характеризуемых экспериментальными данными по динамике фитокомплексов, процессам первичного продуцирования ОВ, а также сопряженных с ними трофически компонентов биоты, соответствует введению естественных масштабов в процедуру анализа. Энергетические шкалы типа ΣR для текущего солнечного цикла, характеризуют естественные масштабы и скорости исследуемых процессов, являясь и необходимым условием корректности анализа явлений биологического развития.

2. На протяжении всего периода активной вегетации, комплексы автотрофов развиваются в условиях "светового насыщения", что определяет специфику наблюдаемых связей биоты с величинами солнечной энергии – отсутствие таковой. Это объясняется в опосредованном, через T , участии текущих величин R на деятельность микропродуцентов – через теплосодержание фотической зоны ВДС. Соответственно, устойчивых прямых связей между энергозависимыми процессами и R в процессах биосинтеза не выявляется, в отличие от функциональных зависимостей с T -фактором и запасом накопленной в системе ΣR . Помимо этого, особенности адаптации микропродуцентов к T , приводят к сглаживанию таких зависимостей.

3. К одному из важных результатов полученных в ходе моделирования показателей развития автотрофных компонент, относится формальное доказательство, что влияние L -факторов на биотические компоненты морских экосистем не сводится ни к критическому значению (абсолютной величине), ни к любой отдельно взятой из текущих величин. Не менее существенное влияние факторов заключается в самом факте устойчивости однонаправленных изменений, возможно, включающих разнообразные свойства водной среды – т.е. трендов динамики.

4. Циклическое развитие и волновая форма интегрированных процессов биосинтеза для энергозависимых компонент планктонных сообществ, за годовые циклы поступления R в водную среду, по своему содержанию достаточно точно формализуется правилом схождения кривых оптимизации, фиксирующего характерный ряд закономерностей динамических процессов такого рода. В первую очередь, к таким относятся причины трансформации (редукция или разрыв) одномодального сценария развития компонент планктона в бимодальный, при наличии фаз "чистой воды". По ходу этого явления происходит полная потеря регулирования динамики T биотическими компонентами. В конечном итоге, этот процесс заканчивается формированием пары сопряженных полувольт развития микропродуцентов, разрывающих вону развития на две части в период активной вегетации фитоценозов.

5. Обратная свертка: из бимодального в одномодальный сценарий развития – возможна, и, происходит в действительности в характерных физико-климатических зонах – областях критических широт. Но, действующими факторами, в разных областях гидросферы (тропики–полярные широты), являются взаимоисключающие условия, которые, тем не менее, полностью соответствуют широтному распределению показателей инсоляции, суммарных ΣR и T в гидросфере.

6. Как и для фитоценозов Баренцева моря, развитие экологически однородных фитокомплексов ($F1b$ – $F7b$) бореальной зоны Черного моря, полностью детерминировано внешними факторами. По аналогии с уже выявленными закономерностями, во-первых, температурными условиям в биотопе, предоставляющими при амплитуде колебаний в период вегетации $\Delta T \approx 20^\circ\text{C}$, для каждого из фитокомплексов диапазон $\Delta T \approx 2$ – 3°C . Во-вторых, согласно положению о "квантовании" развития автотрофов поступающей в систему энергией, условиями общей величины накопленной ΣR . По аналогии с величинами полученными для Баренцева моря, при необходимом для полного развития каждого из фитокомплексов

$\Sigma R \approx 8-12$ ккал/см², для широты Черного моря возможно обеспечение развития 7–8 фитокомплексов.

7. На модельных данных показано, что в процессе развития автотрофных компонент планктона Черного моря, добавочные 30 ккал/см², дополнительно поступающие в водную среду (по сравнению с широтами Баренцева моря), приводят к формированию типичного, для умеренной зоны, бимодального волнового сценария развития (по Богорову–Ширшову), включая его распространение и на трофически сопряженные с микропродуцентами группы биоты (бактерио- и микрозоопланктон).

8. В отношении вероятных механизмов регулирования биоты к действию T отметим следующее. Согласно результатам моделирования и экспериментальным данным, процесс адаптации биоты к трендам T не носит выраженного преобладания эндо- или экзогенных механизмов: типа ”или–или”. Вполне очевидно, что параметры оптимизации (T_{\min} , T_{opt} , T_m) имеют упреждающую настройку, показанную по отношению к динамике T . При этом с использованием энергетических шкал становится понятным, что это элементарный процесс – управляемый по чисто линейному закону ($T_s = 0.312 \Sigma R_i - 3.4$ [°C]). С другой стороны, при потере регулирования, как это происходит в фазах ”чистой воды”, механизмы подстройки под текущую динамику T явно не справляются – это область хаотизации. В таких случаях регуляция, вполне вероятно, происходит исключительно за счет внешних факторов, вплоть до формирования нового комплекса фитоценоза и т.п.

Выводы. Нам представляется совершенно очевидным, что:

1. Необходимо введение в универсальную волновую схему сезонного развития планктонных комплексов Богорова–Ширшова, ряда уточняющих и детализирующих ее положений. В первую очередь, относительно:

– введения энергетических шкал, задающих естественные масштабы процессов биологического развития;

– выделения переходных широтно-климатических областей с трансформацией основного сценария развития микропродуцентов, в которых происходит редукция двухволнового сценария в одномодальные;

– указание действующей материальной силы процессов трансформации и ее закономерностей.

2. При этом схема циклических сукцессий, для ее корректного применения в прибрежных зонах и шельфовых областях окраинных морей (Русской Арктики), требует, помимо применения естественных масштабов для энергозависимых процессов, уточнения вероятностного спектра типов биосинтеза. Вероятно, включающего континуальное распределение от чисто ”приточных”, до чисто ”регенеративных” типов биопродукционных процессов. Совокупность промежуточных форм биосинтеза должна соответствовать их разнообразию, наблюдаемому в природе, а также особенностям действия механизмов трансформации фитоценологических структур.

3. Введение детализирующих положений в схему волнового сценария развития планктона Богорова–Ширшова, неизбежно должно сопровождаться расширением действия этой схемы, на сообщество микробиоты, составляющей такую же часть планктона морских экосистем, как и фито- или зоопланктон. Функционально или экологически однородные группы в сообществах планктона, также являются неотъемлемыми компонентами ВДС, как и любые автотрофные организмы или группировки зоопланктона учитываемые классической схемой Богорова–Ширшова.

Авторам понятно, что реальная действительность гораздо сложнее, чем она представляется в результате раздельного учета каких-либо отдельных, пусть даже и сверхважных факторов или эффектов. Тем не менее, сопряжение выявленных эффектов

влияния T и ряда наиболее общих закономерностей, достаточно широко известных для разных акваторий Мирового океана и объектов гидросферы, лично нас, убеждает в их реальности. Перечисленные выше закономерности, их эффекты, элементы или факторы, определяющие формирование направленного развития биоты и соответствующих им сукцессионных рядов динамики, как и сопряжение функционирования автотрофных и гетеротрофных компонент морского планктона в соответствии с широтами, свойствами климатических областей или другими факторами, конечно, даются в общем виде. Далее все эти закономерности будут постепенно уточняться.

Литература

1. *Богоров В.Г.* Биологические сезоны полярного моря // Докл. АН СССР. 1938. - Т.19, вып.8. – С.639–642.
2. *Ширшов П.П.* Планктон арктических вод: Избранные труды. М.: Наука, 1982.– 256 с.
3. *Биология океана.* Т. 1. Биологическая структура океана/Отв. ред., д-р бил. наук М.Е. Виноградов. –М.: Наука, 1977. – 398 с.
4. *Биология океана.* Т. 2. Биологическая продуктивность океана / Отв. ред., д-р бил. наук М.Е. Виноградов. – М.: Наука, 1977. – 399 с.
5. *Михеева Т.М.* Сукцессия видов в фитопланктоне: определяющие факторы. — Минск: Изд-во БГУ им. В. И. Ленина, 1983. — 72 с.
6. *Менишуткин В.В.* Имитационное моделирование водных экологических систем. – СПб.: Наука, 1993. – 154с.
7. *Kesh D, Sarkar A.K., Roy A.B.* Succession in a three-species food-chain model // Ecological Modelling. – 1996. – P. 211–219 (Kesh et al., 1996).
8. *Богоров В.Г.* Планктон Мирового океана. – М.:Наука, 1974.— 320 с.
9. *Сергеев Ю.Н., Колодочка А.А., Круммель Х.Д., Кулеш В.П., Савчук О.П.* Моделирование процессов переноса и трансформации веществ в море. - Л.: ЛГУ, 1979. – 296с.
10. *Кобленц-Мишке О.И., Ведерников В.И.* Первичная продукция / Океанология. Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. – М.: Наука, 1977. – С. 183– 209.
11. *Бардан С.И.* Динамика обменных процессов в планктонном сообществе в свете теории экологических модификаций // Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Тр. межд. симп. СССР, Нальчик, 1–12 июля 1990 г. - Л.: Гидрометеиздат. 1991. - С.221 – 247.
12. *Bardan S.I.* The dynamics of ecosystems exchange processes in plankton community: a study based on the theory of ecological modification // Ecological modification and criteria for ecological standardization. Proceedings of the International symposium/ USSR, Nalchick, 1 – 12 June, 1990. – St.Petersburg: Gidrometeoizdat, 1992. – P. 131–144.
13. *Лакин Г.Ф.* Биометрия: Учебное пособие для биол. спец. вузов. - М.: Высшая школа, 1990. – 352с.
14. *Седов Л.И.* Методы подобия и размерности в механике. - М.: Наука. 1987.- 432с.
15. *Ретеюм А.Ю.* Земные миры.— М.:Мысль,1988.—268с.
16. *Реймерс Н.Ф.* Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы).— М.: Журнал «Россия молодая». - 1994.—367с.
17. *Астраханцев Г.П., Менишуткин В.В., Петрова Н.А., Руховец Л.А.* Моделирование экосистем больших стратифицированных озер. — СПб.: Наука, 2003. — 363 с.
18. *Заварзин Г.А.* Лекции по природоведческой микробиологии. - М.: Наука, 2004.— 348 с.
19. *Страшкраба М., Гнаук А.* Пресноводные экосистемы. Математическое моделирование. - М.: Мир, 1989. – 376с.
20. *Злобин А., Нянишкене В., Путинцев Н.* Экосистемы водорослей в изменяющихся условиях среды обитания (Теория, эксперимент, предположения). -Вильнюс: Моклас, 1987. - 296 с.
21. *Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С.* Математическая биофизика.—

М.: Наука, 1984.—304 с.

22. Мирошниченко М.Л. Термофильные микробные сообщества глубоководных гидротерм//Микробиология. - 2004, том 73, № 1. – С. 5–18

23. Aruga Y. Ecological studies of photosynthesis and matter production of phytoplankton. I. Seasonal changes in photosynthesis of natural phytoplankton// Bot. Mag., 1965, vol.78. – P.280–288.

24. Aruga Y. Ecological studies of photosynthesis and matter production of phytoplankton. II. Photosynthesis of algae in relation to light intensity and temperature//Bot. Mag., 1965, vol.78. – P.360–265.

25. Бардан С.И., Бобров Ю.А., Дружков Н.В., Сербов Н.Г. Гидрофизическая и биоценотическая структура верхнего деятельного слоя: постановка проблемы, подходы, перспективы исследований. Препринт. г.Апатиты: Изд–во Кольского НЦ АН СССР.1988.— 46с.

26. Бардан С.И., Дружков В.А., Байтаз В.А. Челейкин С.А., Крымский А.В. Комплексный экологический мониторинг в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море): летнее–осенний период 1989 г. Структурные характеристики. Препринт. Апатиты: Изд–во Кольского науч. центра АН СССР. 1990. - 37с.

27. Бардан С.И., Бобров Ю.А., Дружков В.А. Комплексный экологический мониторинг в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море): летнее–осенний период 1989 г. Функциональные характеристики. Препринт. Апатиты: Изд–во Кольского науч. центра АН СССР. 1990. - 44 с.

28. Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова М.И. Скорость трансформации органического вещества в экосистемах арктических морей // Арктика и Антарктика.- 2004,- Вып. 3(37). – С. 171–195.

29. Pomeroy L.R., Wiebe W.J. Temperature and substrates as interactive limiting factors for marine heterotrophic bacteria//Aquat. Microbiol. Ecol. - 2001. - Vol. 23. – P. 187-204.

30. Бардан С.И. Корнеева Г.А. Экологические факторы формирования и моделирование уровня гидролитической ферментативной активности водных масс на приустьевом взморье Оби и Енисея в зимний период // Изв. РАН. Сер. биол., 2004. - № 5. - С. 601–625.

31. Lampert W., Schober U. Das regelmässige Auftreten von Frühjars-Algenmaximum und Klimatischen Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto und Zooplankton//Arch. Hydrobiol. – 1978. - V. 82, N 1-4. – P. 364—368.

32. Дружков Н.В., Макаревич П.Р. Пространственно-временная организация пелагического фитоценоза в открытых шельфовых водах Западной Арктики (Карское море)/Экосистемы пелагиали морей Западной Арктики. Апатиты: КНЦ РАН, 1996. – С. 37–72.

Формування бімодального сценарію сукцесії автотрофних компонент планктону в Баренцовому і Чорному морях і оцінка ролі температурного фактору. Бардан С.І., Сербов Н.Г.

За результатами моделювання відгуку автотрофів на сезонні зміни температури обговорюється її роль у формуванні сценарію циклічних сукцесій планктонних угруповань Баренцева і Чорного морів. Для аналізу використовується величина реалізації біопродукційного потенціалу (μ/μ_m), яка розглядається як умовна функція. Обговорюються причини формування та наслідки існування фази “чистої води” в бімодальному сценарію розвитку планктону по Богорову-Ширшову

Ключові слова: температура, фітокомплекси, сукцесія видів, фаза “чистої води”.

Formation of a bimodal succession scenario of autotrophic components of plankton in the Barents Sea and the Black Sea and assessment of the temperature factor role. Bardan S.I., Serbov N.G.

Based on results of modelling of autotrophs responses to seasonal temperature variations, the role of temperature in formation of a scenario of cyclic successions of planktonic communities of the Barents Sea and the Black Sea is discussed. The quantity of bioproduction potential realization (μ/μ_m), taken as a conditional function, is used for the analysis. Discussed are causes of formation and effects of existence of the clear water phase in the Bogorov-Shirshov bimodal scenario of plankton development.

Key words: temperature, phytocomplexes, species succession, clear water phase