ИЗВЕСТИЯ РАН. СЕРИЯ ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ, 2014, № 6, с. 62–74

ПРИРОДНЫЕ ПРОЦЕССЫ И ДИНАМИКА ГЕОСИСТЕМ

УДК 577.475:582.281(268.45)

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ БАКТЕРИОЦЕНОЗОВ В ЗИМНЕМ ПЛАНКТОНЕ ПЕЧОРСКОГО МОРЯ

© 2014 г. С.И. Бардан

Мурманский морской биологический институт, КНЦ РАН

Поступила в редакцию 25.05.2012 г.

Для Печорского моря, по данным микробиологических съемок в зимние сезоны 2002–2005 гг., выполнен анализ условий формирования для доминирующих групп бактериопланктона. Показано существование закономерного изменения показателей обилия в градиенте параметров физико-химического комплекса для зимних разновидностей вод по направлению их переноса. Обсуждается содержание количественных форм зависимостей, связывающих характеристики бактерий с однородным комплексом экологических факторов, вида: $x_i = f(L^a, H^b, \Sigma B_f^c)$, где L и H – координаты точек в Печорском море (параметры порядка), ΣB_f – биомасса фототрофов.

Ключевые слова: геосистемы, ледовый покров, зимний планктон, водные массы, бактериоценоз, нанобактерии, параметры порядка, фракталы.

В экологии и биогеографии существует множество правил описывающих адаптацию организмов к условиям водной среды [21]. Разные виды, живущие в близких условиях, обычно сталкиваются со сходными ограничениями, на которые вырабатывают сходные реакции, согласно правилам толерантности действия экологических факторов [11, 25], что относится и к набору их потенциальных возможностей.

В водах субарктических морей России, большую часть года доминируют три температурных группировки бактериопланктона: психрофилы, психротрофы и мезофилы [13, 16]. Это экологические группы гетеротрофных микроорганизмов, способные выполнять свои функции в морских экосистемах круглогодично, вне зависимости от развития других специализированных групп в зимнем планктоне, в том числе продуцентов органических веществ (ОВ) – с фото(литоавто)-трофным типом питания [11, 25]. Данные по характеристикам бактериоценозов для вод пелагиали Печорского моря в подледные периоды, в открытой печати отсутствуют. Так же, как и исследования по оценке роли разных экологических факторов, участвующих в формировании структуры бактериоценозов или обилия доминирующих групп бактерий. Поэтому значительная часть исследователей до настоящего времени считает, что по сравнению с водами умеренных и теплых широт либо по отношению к летнему сезону, скорости биологических процессов зимой замедляются – исключительно, за счет снижения температуры среды (T_w). Такая гипотеза давно отклонена множеством работ [1, 13, 16]. Более того, исследование температурной зависимости показало, что $T_w < 0$ °C (до –1.9 °C), способны активировать бактериальный рост, например, снижая период генерации клеток [7, 10, 13, 24, 29]. И наоборот, экспериментально установлено, что рост T_w выше характерных для биотопов, в которых функционируют бактерии в природе, обычно приводит к ингибированию их развития – снижению метаболизма [1, 13, 16, 29]. Тем не менее, материалов, опубликованных по характеристикам обилия разных групп микрофлоры или активности бактериоценозов в зимнем планктоне с подледными условиями в естественных биотопах, явно недостаточно для обеспечения достоверности заключений [1–3, 6, 7, 30]. Поэтому анализ условий, в которых проходит деятельность бактериопланктона зимой, а также количественные оценки влияния разных факторов на активность микрофлоры, включая и географические, сохраняют свою актуальность и в настоящее время.

В предлагаемой работе, для ряда смежных лет 2002–2005 гг., выполняется анализ условий формирования состава бактериоценозов в зимнем планктоне Печорского моря. Основной задачей

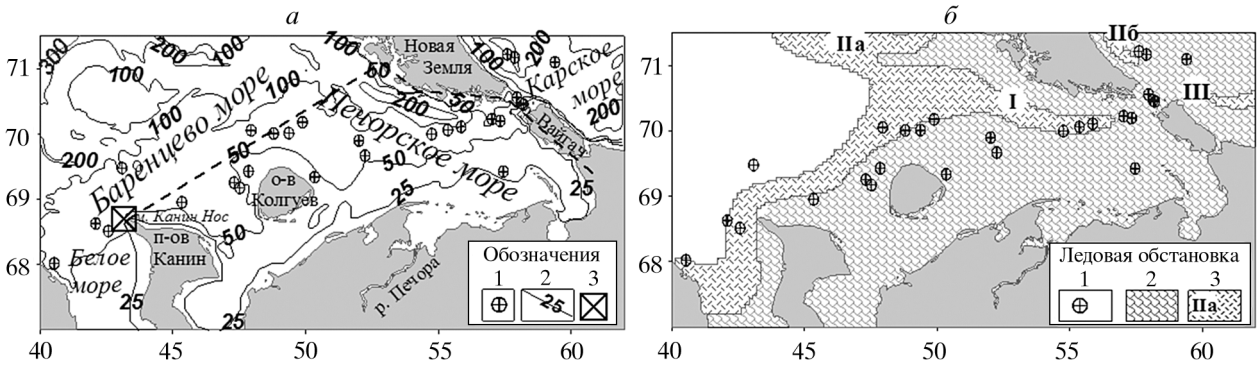

Рис. 1. Характеристика условий микробиологических съемок Печорского моря, выполненных в первой половине февраля 2002, 2003 и 2005 гг.:
а – распределение глубин и положение станций, прерывистой линией показаны географические границы, цифрами в легенде: 1 – станции, 2 – изобаты (25, 50, 100, 200 и 300 м), 3 – положение особой точки – м. Канин Нос ([9], см. текст); *б* – осредненная ледовая обстановка, цифрами и штриховкой: 1 – станции, 2 – сплоченные льды (≥8б), 3 – зоны разрежения ледовых полей и стационарные полыньи [17].

науки остается обнаружение порядка и целью нашей работы является получение биогеографических закономерностей формирования характеристик в доминирующих группах гетеротрофных бактерий планктона Печорского моря для средней фазы зимы (февраль). Для выявления таких зависимостей в количественной форме используются методы статистического анализа (факторный, регрессионный и другие) [5, 6, 12].

Материал и метод. Экспедиционные обследования проводили на атомных ледоколах “Арктика” и “Россия” (ММП, г. Мурманск, Россия) в 2002, 2003 и 2005 гг. на акватории Печорского моря и примыкающих к нему частях Баренцева, Белого и Карского морей, удаленных от припайных льдов. В периоды с устойчивым ледовым покровом наблюдениями охвачено ~60% от площади Печорского моря. Характеристики обследованной акватории, положение станций и осредненные ледовые условия в период производства микробиологических работ, приводятся на рис. 1.

В комплекс наблюдений входило определение физико-химических и микробиологических параметров слоя 0–100 м, под ледовыми полями разной сплоченности. В работе используется массив данных по станциям, выполненных в период с 1 по 15 февраля, в ряду смежных 2002, 2003 и 2005 гг. Всего, на 31 станции отобрано более 60 проб, в которых определяли микробиологические показатели. Римскими цифрами на рис. 1 *б* показаны стационарные заприпайные полыньи: I – Печорская, II а,б – Западно- и Восточно-Новоземельская, III – Амдерминская, являющиеся частью Северного морского пути [9, 10, 18].

Пробы воды в полыньях и разломах отбирали на ходу судна (с глубин 1–5 м), при кратковременных стоянках в ледовых полях, с глубин до 100 м, пластиковыми 2-л и 6-л батометрами [6]. Предварительную обработку проб выполняли стандартными методами, в модификациях, адаптированных к условиям Арктики [4–6]. Соленость (S, ‰) определяли по электропроводности, температуру воды (T_w, °C) термометрами, показатели pH и Eh – потенциометрически. Аналитические определения растворенных минеральных и органических форм (РОВ) для азота и фосфора выполнены в фильтратах, после пропускания проб через ядерные фильтры с порами диаметром $d_{эф}$ = 0.45 мкм (производства ОИЯИ РАН, г. Дубна) в насадках “Нуклеопор” [4, 6].

Определение общего бактериопланктона и фототрофных микроорганизмов. Сразу после отбора пробу на общий бактериопланктон объемом 0.5 мл фильтровали под небольшим вакуумом 0.1–0.2 атм через ядерные ультрафильтры с порами $d_{эф}$ = 0.09 мкм (производство ОИЯИ РАН, г. Дубна) в оправке с калиброванным отверстием $d_{эф}$ = 1.00 см [4]. Препарат фиксировался парами этанола, его дальнейшую обработку проводили по прописи [19]. В качестве реакционноспособного флуоресцирующего красителя использовали 0.02% раствор флуорескамина [4, 19]. Счет бактериальных клеток, измерение размеров и определение принадлежности к учётным группам вели методом прямого счета (по Разумову), используя флуоресцентную микроскопию [20]. Просмотр и счет велся на увеличении ×1500 (масляная иммерсия, микроскоп Д1У1.1) по полям разного диаметра, размеры клеток измеряли окулярным микрометром. Число учтенных клеток в разных группах бактерий и просмотренную площадь препарата дифференцировали по правилу “тыся-

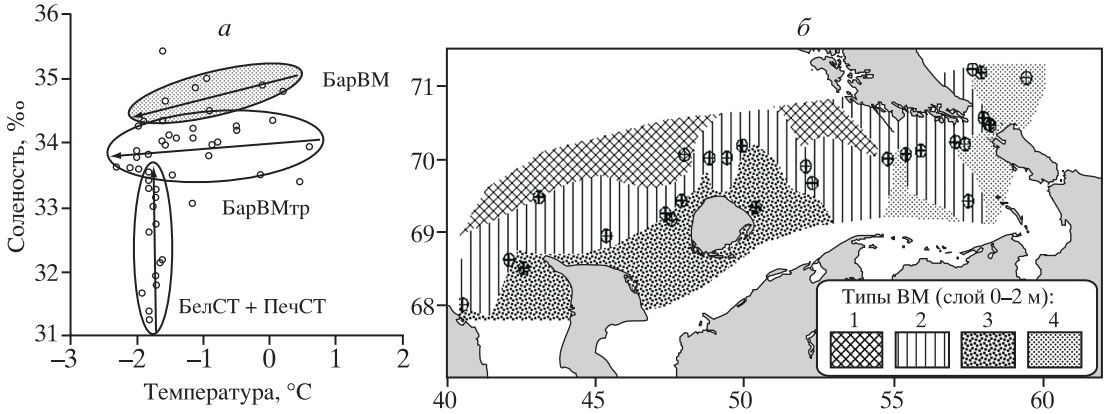

Рис. 2. Общие результаты анализа T_w, S-индексов на акватории Печорского моря в средней фазе зимних сезонов 2002–2005 гг.:
а) выделение зимних разновидностей вод по треугольникам смешения *T,S*-диаграмм, овалами выделены характерные области T_w, S-параметров, стрелками – направление трансформации вод; *б*) распределение зимних вод в слое 0–2 м, штриховкой и цифрами показаны (аббревиатуры, см. текст): 1 – БарВМ, 2 – БарВМтр, 3 – БелСТ, 4 – ПечСТ.

чи" [4, 6]. Выделение учетных морфологических групп и размерных фракций на бактериальных препаратах ядерных фильтров проводился по общим рекомендациям [17, 20]. Критериями для выделения учетных групп являлись а) форма, б) длина клеток (L) и в) отношение L к диаметру (d). По этим критериям для бактерий выделяли до 10-ти учетных групп и размерных фракций. При определении клеточных объемов V (мкм^3) бактерий их форму приравнивали к геометрическим фигурам: сфера, цилиндр, эллипсоид, клин или рассматривали как комбинацию простых фигур [4, 6].

Для анализа условий функционирования бактерий привлекали данные по группам зимнего микропланктона, содержащих активный хлорофилл "*a*" (*Chl* "*a*") [2, 4, 6]. Характеристики для фото(литоавто)трофного планктона [11] получены по живым препаратам – на ядерных фильтрах методом эпифлуоресцентной микроскопии ("Биолам Д2У1.1" с модифицированной приставкой "ОИ–30 УХЛ 4.2 ЛОМО" и водо-иммерсионным ×40), на увеличениях ×600 и ×1200, по полосам и полям, соответственно [4]. Пробу 50–250 мл фильтровали через калиброванную насадку с прокрашенным (Судан черный) ядерным фильтром, поры $d_{эф}$ = 0.2 мкм (ОИЯИ РАН, г. Дубна). Влажный препарат закрывался покровным стеклом и микроскопировался [4, 6].

Расчет общих и групповых показателей обилия для бактерий и фото(литоавто)трофного планктона по численности – ΣN_i, биомассе – ΣB_i и площадям поверхности – ΣS_i, проводили по [23]. Применяемая схема выделения доминирующих групп бактерий позволяет вести количественный учет функционально специализированных групп бактериопланктона, а также образуемых с фототрофным микропланктоном сообществ [6, 21, 23]. Обозначения и размерности показателей обилия групп микрофлоры приводятся в примечаниях к таблицам или по тексту.

Полученные результаты и их анализ. Разновидности зимних вод и условия обитания бактерий. С использованием параметров физико-химического комплекса проведено выделение основных типов вод (ВМ), характерных для акватории Печорского моря в средней фазе зимы (февраль). По треугольникам смешения *T*, *S*-диаграмм в центральной части моря и прилегающих водах выделены несколько разновидностей зимних ВМ, которые на рис. 2*а* оконтурены овалами соответствующих диапазонов T_w, S-параметров.

Во-первых, это воды с S более 34.4‰ и T_w от –2.2 до +0.2 °С, представляющие ядро баренцевоморских вод (БарВМ) зимних модификаций [9, 10, 18]. Во-вторых, опресненные воды с $S \leq 33.5$‰ и T_w, близкими к температурам их замерзания, формирующиеся при участии стоковых течений из Белого моря (БелСТ) и Печорской губы (ПечСТ) [9, 18]. Отдельно, выделены промежуточные, трансформированные стоковыми течениями баренцевоморские воды (БарВМтр) с диапазоном $33.5 < S < 34.4$‰ и T_w от 0.0 °С до –2.3 °С. На рис. 2*б* по результатам *T*, *S*-анализа показаны области распространения этих ВМ в слое 0–2 м для обследованной части акватории. Область распространения БарВМ для Печорского моря оценивается в 25% площади, для БарВМтр – до 35%. Область влияния БелСТ охватывает южную часть моря (западнее 53° в.д.), а ПечСТ – расширяется на восток [9]. Доля промежуточных смесей вод, находящихся под влиянием БелСТ, составила

Таблица 1. Осредненные по зимним типам ВМ параметры физико-химического комплекса в Печорском море в первой половине февраля 2002–2005 гг.

Показатель тип ВМ	Ряд *n*	T_w	*S*	*H*	*L*	pH_{25}	Σ*N*ов	Σ*P*ов	ΣB_f
		°C	‰	м	км	б/р	мкгN/л	мкгP/л	мкг/л
БарВМ	9	–0.85	34.84	126	351	7.91	619	10.6	30.6
БарВМтр	31	–1.45	33.98	110	439	7.92	290	18.3	8.42
ПечСТ	8	–1.63	32.60	130	573	8.01	214	17.7	4.07
БелСТ	14	–1.51	32.76	60.7	164	8.02	353	18.2	6.16
*БелВМ**	9	–1.07	27.43	81.0	–364	7.95	274	25.7	3.26
***X*ср**	62	**–1.34**	**33.68**	**105**	**368**	**7.95**	**377**	**16.3**	**12.8**

Примечание: *n* – средняя длина рядов; T_w – температура воды, °C; *S* – соленость, ‰; *H* – общая глубина на станции, м; *L* – расстояние от текущей станции до мыса Канин Нос ("путь" трансформации вод от особой точки системы циркуляции, см. рис. 1 и текст), км; pH_{25} – показатель щелочно-кислотных условий, приведенный к 25 °C, б/р; Σ*N*ов – азотсодержащие формы ОВ (*P*ОВ + *B*ОВ), мкг N/л; Σ*P*ов – фосфорсодержащие ОВ (*P*ОВ + *B*ОВ), мкг P/л; ΣB_f – суммарная биомасса фото(литоавто)трофного планктона (микроорганизмы, содержащие активный Chl "a"), мкг/л. Другие обозначения по тексту.
* данные по *БелВМ*, при расчете *X*ср не используются.

25%, а область влияния ПечСТ – до 15% от общей площади моря (см. рис. 1–2).

Анализ T_w, *S*-индексов в ряду смежных лет (2002–2005) позволяет сделать обоснованное заключение по устойчивости распределения выделенных разновидностей вод для Печорского моря в зимние сезоны (рис. 2*б*). Это создает возможность для расчета средневзвешенных (*X*ср) оценок параметров физико-химического комплекса [12], с учетом частных площадей (S_i), по: $X\text{ср} = \Sigma x_i S_i / \Sigma S_i$, где x_i – среднее данной ВМ, ΣS_i – обследованная площадь. Результаты осреднения для показателей, характеризующих условия существования бактериопланктона в средней фазе зимы по выделенным разновидностям вод, сведены в табл. 1.

В нижней строке табл. 1 приводятся средневзвешенные *X*ср, рассчитанные по частным площадям S_i по ВМ в слое 0–2 м. Для сравнения характеристик стоковых течений приведены данные по съемкам из северо-восточной части Белого моря (БелВМ*) в эти же периоды. При расчете *X*ср Печорского моря, здесь и далее, данные БелВМ* не используются.

Анализ табл. 1 показал, что при ранжировании параметров физико-химического комплекса по уровням образуются закономерные последовательности, составленные выделенными выше ВМ в рядах:

$$\{T_w\text{-}S \text{ и } \Sigma N\text{ов}\} \rightarrow \{\text{БарВМ} > \text{БарВМтр} > (\text{БелСТ} \leftrightarrow \text{ПечСТ})\} \geq \text{БелВМ} \quad (\text{A})$$

$$\{O_2 \text{ или } \Sigma C\text{ов}, \Sigma B_f\} \rightarrow \{\text{БарВМ} > \text{БарВМтр} > (\text{ПечСТ} \leftrightarrow \text{БелСТ})\} \quad (\text{A1})$$

$$\{NO_2, \text{pH, или } P\text{ров}\} \rightarrow \{\text{БарВМ} \leq \text{БарВМтр} \leq (\text{ПечСТ} \leftrightarrow \text{БелСТ})\} \quad (\text{B})$$

Подобная структура соответствует существованию градиентов разных свойств ($grad\ \underline{X_i}$) для пелагических биотопов, ориентированных по направлению переноса вод. Это форма его реализации как пространственного ряда, составленного разными ВМ [6]. Согласно диапазону T_w, *S*-индексов, направлению их трансформации и распределению разных свойств (рис. 1, 2 и табл. 1), для первой половины февраля ряда смежных лет (2002–2005), в Печорском море воспроизводится стационарная циркуляция морских и опресненных вод (БелСТ и ПечСТ). Ее устойчивость определяется напором баренцевоморских вод, представленных разновидностями северо-атлантических ВМ в составе Канинского и Колгуево-Печорского течений (рис. 1, 2) [9, 18]. Сама форма распределения параметров в виде упорядоченных рядов (АВ) указывает на существование закономерностей, образование которых возможно только при высокой стабильности структуры для зимних вод Печорского моря (рис. 2).

Такая упорядоченность для параметров физико-химического комплекса переменных позволяет, с одной стороны, объединять данные смежных лет в единый массив (2002–2005), а с другой – делить его на однородные части. В том числе для характеристики условий развития разных групп бактериопланктона, например, по типам вод. В табл. 2 приводятся результаты осреднения показателей интегрального обилия бактерий (сохранены обозначения и структура табл. 1).

Средние для зимнего сезона ΣN_b составили 234 тыс. кл/мл (от 200 до 290 тыс. кл/мл), при *V*ср = 0.58 мкм^3 и средней ΣS_b = 550 мм^2/л (500–1130), с дисперсностью $S/V_b = 4.52 \times 10^6$ м$^{-1}$, соответственно. Общий размах вариаций ΣN_b и

Таблица 2. Осредненные по типам вод интегральные показатели обилия бактериопланктона Печорского моря в средней фазе зимнего сезона.

Показатель тип ВМ	Ряд, *n*	ΣN_b	ΣB_b	ΣS_b	*V*ср	*S/V*ср	N/B_b
		10^3 кл/мл	мкг/л	мм^2/л	мкм^3	м$^{-1}$	кл/мг
БарВМ	7	287.6	546.4	1132.1	1.39	3.66	0.78
БарВМтр	31	198.5	179.9	491.9	0.70	4.72	1.50
ПечСТ	8	256.3	160.8	527.4	0.35	5.61	2.13
БелСТ	14	214.8	182.0	499.3	0.74	4.43	1.13
*БелВМ**	9	222.1	179.7	543.8	0.49	4.85	1.35
Хср	60	**233.5**	**269.2**	**659.1**	**0.83**	**4.52**	**1.32**

Примечание: n – длина ряда; ΣN_b – общая численность бактерий, тыс. кл/мл; ΣB_b – суммарная биомасса (сырой вес), мкг/л; ΣS_b – суммарная площадь поверхности бактерий, мм^2/л; *V*ср – средний объем клеток в бактериоценозе, мкм^3; *S/V*ср – удельная поверхность (дисперсность), 10^6 м$^{-1}$; N/B_b – индекс “численность–биомасса”, 10^9 кл/мг. Другие обозначения см. табл. 1 и текст.

*V*ср соответствует результатам зимних и летних микробиологических съемок (проведенных другими авторами на этой же акватории или в других биотопах водных экосистем Арктики). При ранжировании показателей интегрального обилия бактерий $\Sigma(N, B, V, S)_b$ по табл. 2 образуется упорядоченность приведенного типа – в рядах АВ:

$$\{\Sigma B_b, \Sigma S_b \text{ или } V\text{ср}\} \rightarrow \{\text{БарВМ} \geq \leq \text{БарВМтр} \geq (\text{БелСТ} \leftrightarrow \text{ПечСТ})\} \quad (\text{A})$$

$$\{S/V\text{ср или } N/B_b\} \rightarrow \{\text{БарВМ} \leq \leq \text{БарВМтр} \leq (\text{ПечСТ} \leftrightarrow \text{БелСТ})\} \quad (\text{B})$$

Следовательно, попарные взаимодействия между сопряженными разновидностями зимних ВМ: ....→ БарВМ ↔ БарВМтр ↔ БелСТ ↔ ПечСТ, формирует связи параметров гидрофизического и микробиологического комплексов, определяя их устойчивость в ряду смежных лет (рис. 2*б*, табл. 1, 2). Формирование в массиве данных, включающего и обилие для бактерий, градиентных структур – $grad\, X_i$, в разных вариациях, но упорядоченных как ряды зимних разновидностей ВМ, базируется на быстро обновляющихся водах баренцевоморского генезиса. Различия их физических свойств зимой определяют уровень развития населяющих их бактериоценозов, а сами свойства закономерно меняются по ходу переноса вод на восток (под сплоченными льдами) под влиянием метеофакторов и взаимодействия со смесями опресненных вод, образующихся под влиянием БелСТ и ПечСТ.

Сообщества бактерий, населяющие воды Печорского моря в середине зимнего сезона, включают множество морфологических типов, соответствующих той или иной их экологической специализации [11]. В значительных количествах найдены распространенные в других биотопах морфогруппы: кокковые, коккобациллы, палочкообразные формы, нитевидные, вибриллы, спириллы или простековые формы бактерий. В табл. 3, приведены абсолютные и относительные *N* и *B* для ряда доминирующих групп бактериопланктона, уточняющие заключения, сделанные при анализе условий их обитания (табл. 1 и ряды АВ).

По данным осреднения табл. 2, 3, в средней фазе зимы, общая ΣN_b бактерий на 70% формируется за счет кокков (сфероиды), при вкладе этой группы в ΣB_b до 15.3%. При этом более 75% численности кокков формируется за счет нанобактерий ($d_{\text{ср}} \leq 0.5$ мкм). Основной вклад в ΣB_b зимних бактериоценозов планктона формируется при развитии крупных бацилл – 33%, группы коккобацилл – 22% и простековых – до 11% от ΣB_b. Суммарно группировка бактерий, учитываемых как цилиндрические (бациллярные) формы, составляет более 50% в ΣB_b, при относительной численности 17% в ΣN_b. Для коккобацилл средняя B_{kb} = 63.0 мкг/л (диапазон от 0 до 410 мкг/л), при N_{kb} – 10.9 тыс. кл/мл (0–57.8).

Обилие разных групп гетеротрофных бактерий зимнего планктона в Печорском море поддерживается в условиях, которые обычно представляют как экстремальные. При сплошном, изолирующем от внешних воздействий, ледовом покрове, при T_w – равных (либо близких) температуре замерзания биотопов с данной *S* (табл. 1). Тем не менее, полученные для подледного периода данные по группам микрофлоры соответствуют результатам других микробиологических обследований. Например, выполненных в прибрежье Восточного Мурмана за осенне-летние и зимние сезоны 1981–1989 [2–4, 7, 24, 28]. Количественные отношения между группами бактериоценозов близки к данным многолетних наблюдений из открытой части Баренцева моря [8, 15, 16, 30]. Общий диа-

Таблица 3. Осредненные по типам вод N и B доминирующих групп и фракций бактериопланктона Печорского моря в средней фазе зимы (сохранена структура табл. 1, 2)

Показатель тип ВМ	Сфероиды, $(L/d_{max}) \le 1.2$			Цилиндрические, $3 \le (L/d_{ср}) \le 6$			Эллипсоиды, $1.2 \le (L/d_{max}) \le 3$		
	N_{kk1}	N_{kk2}	$\%\Sigma N_b$	N_{pl2}	B_{pl2}	$\%\Sigma B_b$	N_{kb}	B_{kb}	$\%\Sigma B_b$
	10^3 кл/мл		%		мкг/л	%		мкг/л	%
БарВМ	146.1	32.4	66.4	37.9	143.7	30.1	24.8	144.0	31.2
БарВМтр	114.5	19.5	70.2	34.2	71.5	38.7	8.1	46.7	21.4
ПечСТ	160.4	42.6	80.8	23.8	37.0	30.8	4.3	21.2	18.2
БелСТ	138.9	21.4	69.9	19.4	52.0	30.1	4.8	30.0	18.3
*БелВМ**	123.9	20.4	67.3	41.6	99.1	43.8	9.3	24.7	16.4
Хср	**135.4**	**26.7**	**70.7**	**29.9**	**79.5**	**33.2**	**10.9**	**63.0**	**22.6**

Примечание: N_{kk1} – численность в группе “мелких” кокков (нанобактерии, $d_{ср} \le 0.5$ мкм, по [15]), тыс. кл/мл; N_{kk2} – численность подгруппы “крупных” кокков ($d_{ср} \ge 0.5$ мкм), тыс. кл/мл; $\%N_{kk}$ – относительная численность всех кокковых, % от ΣN_b (см. табл. 2); N_{pl2} – численность “крупных” бацилл ($3 \le L/d_{max} \le 6$), тыс. кл/мл; B_{pl2} – биомасса группы “крупные” бациллы, мкг/л; $\%B_{pl2}$ – доля биомассы “крупных” бацилл, % от ΣB_b; N_{kb} – абсолютная N эллипсоидных форм (коккобациллы или бобовидные, для $1.2 \le (L/d_{max}) \le 3$), тыс. кл/мл; B_{kb} – абсолютные биомассы коккобацилл, мкг/л; $\%B_{kb}$ – относительные В группы эллипсоидов, % от ΣB_b, другие обозначения см табл. 1, 2.

пазон вариаций ΣN_b и Vср также соответствует результатам зимних и летних съемок.

С другой стороны, средний клеточный объем Vср, оцениваемый в подледных водах: Vср = 0.58 мкм^3, статистически достоверно, в 2 и более раз, превышает объем бактерий в открытой части моря, в этот же сезон [7, 24]. За счет роста средних для групп V_i и прироста крупных форм в подледных ценозах. Осреднение характеристик доминирующих групп по зимним типам вод и ранжирование N и B, в разных вариациях, устойчиво воспроизводят структуру рядов АВ. Так, согласно табл. 3 биомассы бактерий с крупными клетками (B_{kb}, $B_{pl2,}$), в зимнем планктоне формируют ряды типа А (неконсервативных параметров), вида:

$$\{B_{pl2} \text{ или } B_{kb}\} \rightarrow \{\text{БарВМ} > \\ > \text{БарВМтр} > (\text{ПечСТ} \leftrightarrow \text{БелСТ})\} \qquad (\text{A})$$

Для нанобактерий (кокковые N_{kk1}) эти связи имеют более сложный характер и в явной форме не выделены. В целом, формирование рядов АВ подтверждает устойчивость разобранной выше связи между характеристиками биотопов и параметрами физико-химического комплекса при наличии пространственного *grad* X_i. Следовательно, действие этой закономерности распространяется и на характеристики отдельных групп бактерий зимнего планктона Печорского моря, реализуясь по N и B для доминант. Выявленная упорядоченность распределения показателей обилия бактерий соответствует пространству состояний – реализованных групповых ниш, задаваемых параметрами биотопов [11, 20, 21]. В этом случае, они ориентированы по направлению переноса вод (см. рис. 1).

Таким образом, попарные взаимодействия ВМ: ...→ БарВМ ↔ БарВМтр ↔ БелСТ ↔ ПечСТ...← речной сток, упорядоченных по областям адвекции и переноса вод (рис. 1, 2, табл. 2, 3), приводит к закономерному изменению их свойств на акватории моря и к различию условий развития основных групп населяющих их бактерий. На рис. 3*а*, в качестве примера, приводится распределение биомасс в группе крупных бацилл (B_{pl2}, мкг/л), а на рис. 3*б* для суммарной численности нанобактерий относящихся к ультрапланктону (N_{kk1}, тыс. кл/мл).

Распределение крупных бацилл B_{pl2} и N_{kk1} нанобактерий по типам зимних вод (рис. 2*б*) хорошо иллюстрируют типичные изменения показателей обилия разных групп бактерий для зимних сезонов. Как и большинство других показателей бактериопланктона, величины B_{pl2} и N_{kk1}, в целом, закономерно распределены по акватории моря согласно параметрам групповых эконишь, определяемых изменениями свойств зимних разновидностей ВМ по направлению их переноса (см. выше).

Моделирование обилия доминирующих групп бактерий. В зимних водах Печорского моря системообразующие связи между характеристиками доминирующих групп бактерий и параметрами физико-химического комплекса (табл. 1–3, ряды АВ) позволяют сформулировать ряд статистических моделей, описывающих изменчивость структуры для бактериоценозов. Аргументы моделей подбирались отсечением связей для взаимозависимых параметров [12].

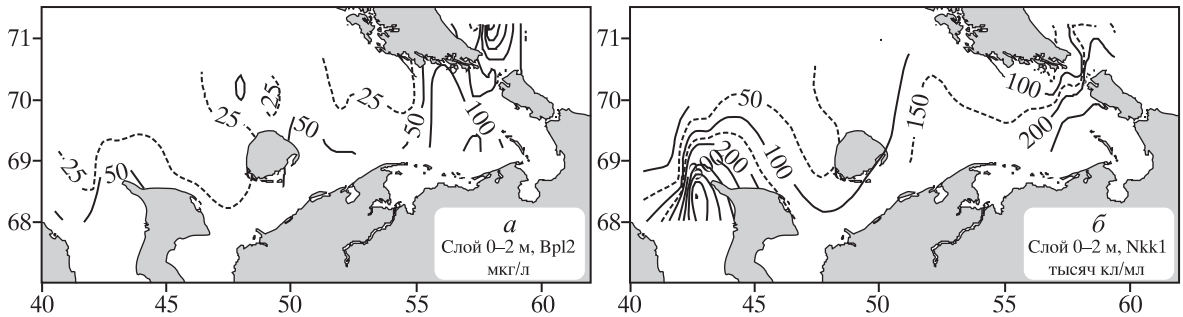

Рис. 3. Характеристики распределения гетеротрофных бактерий Печорского моря зимой (период 1–15.02) для слоя 0–2 м: *а* – биомасса группы крупных бацилл (B_{pl2}, мкг/л), при $L/d_{ср} \leq 6$, основные изолинии через 50, вспомогательные (пунктир) – 25 мкг/л; *б* – численность нанобактерий ($d_{ср} \leq 0.5$ мкм), N_{kk1}, тыс. кл/мл, основные изолинии через 100, вспомогательные – 50 тыс. кл/мл.

Нанобактерии. Из табл. 2, 3 и рис. 3*б* следует, что общая ΣN_b зимних бактериоценозов, на 60% и более, формируется фильтрующимися формами кокковых ($L/d_{max} \leq 1.2$) – нанобактериями [14]. Для нанобактерий (N_{kk1}, при $d_{ср} \leq 0.5$ мкм) получена 3-х параметрическая модель, структура аргументов которой является характерной для ранговых распределений (степенные формы законов в ветвящихся процессах) [25, 27, 28]. Интегральный отклик среды в форме N_{kk1}, выраженный как численность этой группы (тыс. кл/мл) в количественной и обобщенной формах, имеет вид:

$$N_{kk1} = f(L^a, H^b, \Sigma B_f^c) = \\ = 9.6\ (L^{0.504}\ H^{-0.16})\ (\Sigma B_f^{0.095}). \qquad (1)$$

При $R_p^2 = 0.39$, для $n = 48$,

где H – общая глубина моря, м; L – расстояние от данной станции до мыса Канин Нос, км (характеризует “путь” трансформации ВМ, отсчитываемый от особой точки системы циркуляции вод (рис. 1*а* и табл. 1); ΣB_f – суммарная биомасса фототрофного микропланктона, мкг/л (организмы, содержащие Chl “a”, см. методы).

Модель 1 действительна в центральной части Печорского моря для средней фазы подледного периода развития бактериоценозов. Коэффициент множественной регрессии r_p модели N_{kk1} = = 0.63. Согласно $R_p^2 = 0.39$, совокупность аргументов 1, учитывает ~ 40% вариации зависимой N_{kk1} [12]. Аргументы 1 представлены физическими параметрами – внесистемными экологическими факторами H и L [27], а также биотической переменной ΣB_f, которая в этом случае, характеризует межбиотические взаимодействия, существующие в системе микропродуценты-редуценты ОВ [11].

Содержательный смысл 1 формулируется так. В подгруппе нанобактерий N_{kk1} возрастает нелинейно пропорционально величинам переноса вод по акватории Печорского моря (т.е. при удлинении “пути” трансформации вод – жидкого ядра геосистемы, рис. 3*б*), а также развитию фототрофного ценоза, учитываемого по ΣB_f. При этом N_{kk1} обратно пропорционально функции распределения глубин в Пчорском море, нарастающих в направлении переноса ВМ (табл. 1 и рис. 1*а*), учитываемой как нелинейный эффект взаимодействия параметров порядка в данной геосистеме. Согласно структуре аргументов 1, влияние на N_{kk1} межбиотических взаимодействий (редуценты–фототрофы), является формой коррекции действия параметров порядка данной геосистемы: H, L и T_w, S-индексов (см. далее).

Крупные бациллы. По табл. 2 и 3, биомасса в зимних бактериоценозах (ΣB_b) на 35% формируется цилиндрическими формами – подгруппа крупных бацилл B_{pl2} (при $L/d_{ср} \leq 6$). Интегральный отклик среды в форме B_{pl2}, выраженный в мкг/л, имеет вид:

$$B_{pl2} = f(L^a, H^b, \Sigma B_f^c) = \\ = 8.96\ (L^{0.75}\ H^{-0.75})\ (\Sigma B_f^{0.199}). \qquad (2)$$

Для всех $B_{pl2} \leq 150$ мкг/л, при $R_p^2 = 0.47$ ($n = 49$).

Как структура, так и спецификация аргументов 2, соответствуют их описанию в уравнении 1 (см. рис. 3*а*), являясь типичными для количественных распределений параметров для ветвящихся процессов формирующих фрактал [25, 27]. В модели 2 для биомассы B_{pl2}, r_p составил 0.69 (при $n = 49$) и согласно $R_p{}^2 = 0.47$, ее аргументы учитывают ~ 45% вариаций зависимой B_{pl2}. По условию $B_{pl2} \leq 150$ мкг/л модель B_{pl2} имеет ограничения при высоких B_{pl2} в зимнем планктоне.

Содержательный смысл модели (помимо общих системообразующих связей, см. далее) формулируем так. Во-первых, B_{pl2} группы “крупных” бацилл возрастает нелинейно пропорционально развитию фототрофов ΣB_f и удлинению “пути” трансформации вод в ядре геосистемы (по ходу

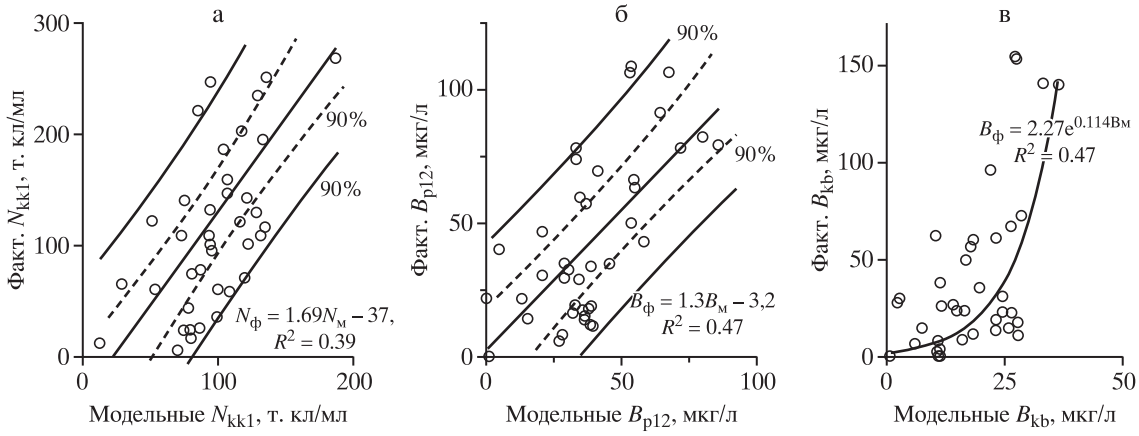

Рис. 4. Анализ сходимости рассчитанных (по 1–3) и фактически измеренных показателей обилия доминирующих групп бактерий в средней фазе зимы вод Печорского моря. Линиями показаны диапазоны ошибок 90%-й значимости для регрессий (пунктир) и отдельных "измерений" (сплошные линии) [12]:
а – модель 1 для нанобактерий, N_{kk1}, тыс. кл/мл; б – модель 2 для крупных форм бацилл, B_{pl2}, мкг/л; в – модель 3 для кокобацилл, B_{kb}, мкг/л.

его переноса в Карское море). Во-вторых, B_{pl2} обратно пропорционально распределению глубин H (см. рис. 1*а*, 3*а*).

Коккобациллы. Из табл. 3 следует, что ΣB_b на 23% формируется за счет группы коккобацилл (B_{kb}) – эллипсоидные формы бактерий, при $1.2 \le (L/d_{\max}) \le 3$. Отклик среды в форме биомасс B_{kb}, выраженной в мкг/л, имеет вид:

$$B_{kb} = f(L^a, H^b, \Sigma B_f^c) =$$
$$= 2.27 \exp\{0.12[0.19\,(L^{0.821}\,H^{-0.091})\,(\Sigma B_f^{0.078})]\}. \quad (3)$$

Для всех $B_{kb} \ge 10$ мкг/л, при $R_p^2 = 0.46$ ($n = 45$).

Спецификация аргументов в 3 полностью соответствует описанию моделей 1, 2, являясь типичной для ветвящихся процессов в фракталах [27]. С другой стороны, ее структура несколько отличается от 1, 2 за счет дополнительной нелинейности при взаимодействии ее аргументов. Для коккобацилл B_{kb}, коэффициент $r_p = 0.67$ и согласно $R_p^2 = 0.45$ (для ряда $n = 45$), данная структура аргументов учитывает ~ 45% общей вариации B_{kb} [12]. По условию $B_{kb} \ge 10$ мкг/л, модель B_{kb} имеет ограничения при низких биомассах этой группы зимнего бактериопланктона. Содержание модели 3 формулируем так. Во-первых, для коккобацилл биомасса возрастает по ходу переноса ядра геосистемы в Карское море, пропорционально уровню развития фототрофного планктона (ΣB_f). Во-вторых, B_{kb} обратно пропорционально распределению H (см. выше).

Оценка эффективности моделей 1–3, описывающих условия формирования обилия групп N_{kk1}, B_{pl2} и B_{kb}, включала выявление нелинейных эффектов, возникающих при взаимодействии аргументов, а также анализ влияния неучтенных экологических факторов (при 90% уровне значимости) на зависимые переменные [12]. Результаты приведены в графической форме на рисунке 4 (см. также рис. 1–3).

Согласно распределению экспериментальных точек регрессий 1–3 на рис. 4а,б,в можно сделать заключения: а) об отсутствии существенных нелинейностей за счет взаимодействий аргументов для моделей 1, 2 (помимо уже учтенных их структурой), б) о сильных взаимодействиях в 3, учтенных через экспоненту. При этом степень рассеивания точек в диапазонах "ошибок" измерений (сплошные линии) указывает на значительность влияния неучтенных факторов, которые, на данном этапе, количественно не идентифицированы.

Величина учета аргументами 1–3 вариации зависимых переменных, характеризующих доминирующие группы бактерий используемым комплексом факторов: $x_i = f(L^a, H^b, \Sigma B_f^c)$, где L и H – координаты точек (параметры порядка геосистемы, см. далее), составляет от 40% и более, что удовлетворяет требованиям для оценочных характеристик [12].

Обсуждение результатов. **Формирование свойств геосистем с жидким ядром**. Исходя из особенностей распределения характеристик зимних вод и направлению их перноса в первой половине февраля (2002–2005) на акватории Печорского моря воспроизводится устойчивая система циркуляции морских и опресненных вод (в составе БелСТ и ПечСТ). Это определяется характером попарного взаимодействия сопряженных вод вида: ...→ БарВМ ↔ БарВМтр ↔ БелСТ ↔

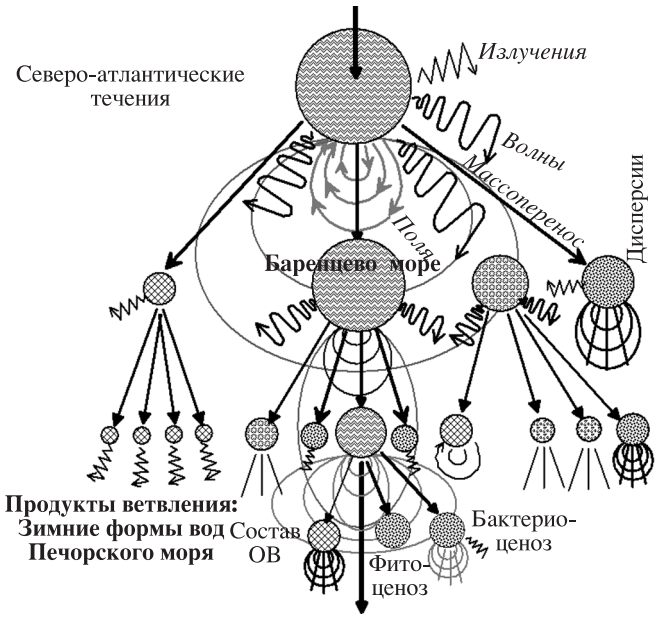

Рис. 5. Общая схема ветвления и формирование фрактальной структуры для геосистем морских течений с жидким ядром. Показаны механизмы переноса (масс, кондуктивный, полевой, волновой), элементарные акты расщепления для потоков и сопровождающие их эффекты возникновения волн, частиц и излучений (основа по [21, 22]).

ПечСТ ←...речной сток, упорядоченных по местам их адвекции и областям распространения – в направлении общего переноса на В (рис. 1–3). Результатом является закономерное изменение физических свойств вод, формирующих параметры групповых эконишей населяющих их бактериоценозов [11, 21].

Способность отдельных вещественно-энергетических начал в геосистемах разного типа упорядочивать среду – общеизвестна, она рассматривается как общий географический закон [22]. Морские течения относят к гелиогенным геосистемам 1-го рода: обладающих массивным жидким ядром, которое находится в упорядоченном движении под влиянием гравитационного поля [22, 25]. Такое ядро обладает определенным потенциалом (импульсом массы и энергии) и имеет: а) “источник”, в котором он формируется (восстанавливается), а также б) область стока, где проходит снижение и полное затухание импульса. Энергоносителем таких геосистем выступают массы вод, составляющие ее ядро, энергия которой рассеивается при образовании ветвящихся структур, что характерно для процессов, протекающих в фракталах разного рода [25, 27]. Множественные контакты ядра генерируют отдельные ветви фрактала, представленного упорядоченным множеством тел и явлений, в которых энергопоток направлен от ядра к периферии геосистемы, далее в среду. По принципам географической таксономии [21] существование и распространение геосистемы с жидким ядром на акватории Печорского моря в зимний период может быть представлено как процесс последовательного дробления ядра и затухания импульса в окружающих водах (среде). Общая схема такого ветвления и сопровождающих дробление жидкого ядра элементарных актов, связанных с последовательным расщеплением “тела” геосистем, показаны на рис. 5 (по работам [21, 22]).

Известно, что в последовательностях такого рода мощность энергопотоков убывает по определенным законам за счет разных форм диссипации [25, 27]. Например, подчиняясь известному в биогеографии правилу четырехчастного деления потоков [22], когда вместо одного, ориентированного, образуется четыре ветви: преобразованный (или отраженный), поглощенный, пропущенный и порожденный. В любой части геосистем каждая из таких ветвей выступает как самостоятельное вещественно-энергетическое начало и упорядочивает среду – за счет полученной из ядра энергии. При этом процесс дробления ядра протекает до полного затухания начального импульса в среде [22]. Генерируемые любым однородным началом совокупности явлений (составные тела, по [22]), образуют ориентированные – по направлению стока энергии, последовательности разнокачественных процессов. Каждая из таких последовательностей рассматривается как составное “тело”, рассматриваемое в качестве отдельной ветви, противостоящей окружающей среде как единое целое. Причем, может включать самые разные процессы и продукты расщепления, связанные с исходным импульсом. Во времени процесс дробления можно представить цепочками разных генераций, инвариантных относительно масштабов их рассмотрения (фрактал) [27], также упорядоченных по направлению переноса энергии в данной ветви (ряды АВ и схема на рис. 5). Для составных “тел”, представляющих ветви фракталов, системообразующими являются те связи, которые а) поддерживаются энерго- и массопереносом из ядра [21, 22] и б) направлены от тел-предшественников к телам-потомкам (с высшего на низший уровни иерархии, рис. 5).

Одним из последствий контактов ядра геосистемы северо-атлантических (трансформированных) ВМ с окружающей средой: другими водами, воздухом, льдами, дном или береговой линией, является возникновение однородных структур ветвлений и многократное расщепление импульса. В Печорском море эта структура представлена промежуточными смесями вод, образуя ряды типа

АВ (рис. 2б, 3 и 5): .....→ БарВМ ↔ БарВМтр ↔ ↔ БелСТ ↔ ПечСТ ←... речной сток.

Использование методов математического моделирования и вычислительные эксперименты показывают, что построение “хороших” моделей требует правильного выбора ведущих процессов – параметров порядка, к которым подстраиваются все остальные степени свободы геосистемы такого рода [26, 27]. Причем, для биокосных геосистем всех типов уже установлено, что интенсивность их водообмена (μ) количественно описывается физико-геометрическими отношениями общего вида: объем/поверхность/масса [25]. При этом в них действуют степенные законы, известные в биологии как аллометрические (ранговые распределения) [25–27]. Обозначив через μ – интенсивность водообмена в геосистеме приведенного типа (рис. 2, 5), получаем уравнение общего вида: $\mu = f(S/V) = f\{(L^a, H^b)\ (S^c)\}$ – то есть функцию, зависящую от характерных размеров ядра [25]. Это показатель (S/V), площадь (S), длина (L) и его высота (H). Мы считаем очевидным, что этому выражению соответствуют состав и структура аргументов в моделях 1–3. При этом те же *базовые соотношения* выступают и как универсальные параметры порядка (по Г. Хакену [26]), действующие в системах такого рода – биокосных телах [25]. Приведенные выше параметры порядка, во-первых, регулируют общие свойства геосистем данного типа – с жидким ядром, во-вторых, накладывают ограничения на все другие частные регуляторы [25–27]. В их число входят и специфически присущие разным уровням организации морской биоты – характеристики фито- и бактериоценозов в зимнем планктоне, а также условия их существования, состав ОВ и продукты жизнедеятельности [28]. Следовательно, в структуре моделей 1–3 все эти свойства морских геосистем прямо учтены их аргументами $\{H, L\}$.

Параметры групповых эониш и $grad\ X_i$**.** По практическим соображениям нами выделены только воды ядра геосистемы и стоковые БелСТ и ПечСТ (рис. 1–3, 5, табл. 1). Тем не менее, если проанализировать положение мест их адвекции в Печорское море и распределение зимних разновидностей ВМ по его акватории, то получим такой ряд заключений. Во-первых, области формирования зимних разновидностей вод (их свойства) приходятся на зоны контакта ядра северо-атлантических ВМ с другими водами (рис. 1–3, 5). Во-вторых, их физические характеристики, определяющие условия существования бактериценозов зимнего планктона, поддерживаются энергией северо-атлантических ВМ. Так, последовательность дробления в одной из ветвей геосистемы северо-атлантических ВМ в зимних водах Печорского моря представлена промежуточными водами из ряда АВ: ...→ БарВМ ↔ ↔ БарВМтр ↔ БелСТ ↔ ПечСТ. При этом объемы и устойчивость переноса ВМ через Печорское море (то есть параметр μ) определяются напором северо-атлантических ВМ – связаны с общим потенциалом в ядре геосистем. Результатом взаимодействия ядра геосистемы с областями стока энергии являются изменения их физических свойств в цепочке промежуточных вод. Фактически это $grad\ X_i$ (см. ряд АВ выше), формирующий характеристики групповых эониш ценозов [11]. Соответственно процесс формирования свойств зимних вод может быть представлен как следствия 2 или 3-й очереди цепных реакций ветвления данной ветви – фрактала [22, 28]. Среди других факторов отметим объемы континентального стока (т.е. поступление пресных вод с БелСТ и ПечСТ), а также приток из Карского моря (течение Литке через акваторию Печорского в Баренцево море) [9, 18].

Учитывая изложенное, для групп микрофлоры, формирующих более 60% от ΣB_b (крупные клетки B_{kb} и B_{pl2}, см. табл. 3), информацию, заключенную в ветви фрактала, составленной ориентированным рядом вод (типа АВ, см. выше), можно свести к ряду таких положений:

– свойства биотопов трансформируются в данной ветви геосистемы под влиянием метеофакторов и пресного стока (ПечСТ и БелСТ) в условиях сплошного ледового покрова;

– в ряду зимних разновидностей вод этой части гелиогенной геосистемы формируется пространственный $grad\ X_i$ показателей, определяющих характеристики пелагических эониш фито- и бактериопланктона [11, 21, 25], с ориентацией по направлению переноса вод через акваторию Печорского моря;

– показатели обилия доминантных групп зимнего бактериопланктона распределены согласно географическим закономерностям изменчивости свойств вод, характерных в этой ветви фрактала и в данной климатической зоне для зимы;

– гетеротрофная микрофлора зимнего планктона максимально развита в ядре соленых (относительно теплых) вод, а ее обилие закономерно меняется по направлению переноса их биотопов.

Результаты моделирования обилия доминант бактериоценозов. По современным представлениям [25], интенсивность водообмена (а значит и циркуляцию вод в Печорском море) можно описать через функцию характерных размеров геосистемы – используя характеристики жидкого ядра: площадь, объем и др. (см. выше),

которые выступают как параметры порядка [26, 27]. Эти базовые отношения накладываются на другие регуляторы, включая специфические фито- и бактериоценозов в зимнем планктоне. Поэтому, при схематизации процессов дробления как последовательностей составных тел – образующих разные ветви фрактала (рис. 5), полученные результаты моделирования N_{kk1}, B_{pl2} и B_{kb} по 1–3, достаточно понятны.

В таком представлении, реально действующими факторами являются, с одной стороны, сам процесс дробления ядра геосистемы морских течений или последовательность его ветвлений, с другой – сопровождающие его трансформация и сток энергии в среду. Это управляется параметрами $\{L, H\}$ – длиной переноса вод и распределением глубин моря, что приводит к фрактальной структуре (масштабной инвариантности) на всех уровнях. В количественных выражениях 1–3, это реальные объемно-геометрические характеристики [25]. Внешние (граничные) условия для формирования фрактала, определяются конфигурацией котловины моря, распределением глубин, морфометрией, положением проливов и другими особенностями “места” [22]. Количественно, все это прямо или опосредовано, учитывается параметрами порядка H и L, которые являются координатами точек в экосистеме Печорского моря. При этом физическое содержание аргументов H и L (рис. 1а, табл. 1) в моделях 1–3, вполне очевидно сводится к характерным размерам ядра, определяя однородность структуры всех моделей.

Показатель L является расстоянием между данной станцией и мысом Канин Нос – это характерная длина в системе циркуляции, отсчитываемая от “особой” точки. По существу, та же форма координат, но, действующих только в системе Печорского моря. С другой стороны, параметр L характеризует направление изменения свойств зимних вод при переносе вод, за счет метеофакторов и перемешивания БарВМ с БелСТ и ПечСТ [9, 10]. Параметр H также является координатой точек (с размерностью длины), отсчитываясь от поверхности (или дна). При взаимодействии с L образуется функция вида: $f(L^a, H^b)$, описывающая распределение H по направлению переноса (рис. 1). Таким образом, в 1–3, эта пара аргументов учитывает действие на N_{kk1}, B_{pl2} и B_{kb}, циркуляции вод (гидродинамических факторов) и морфометрии котловины Печорского моря.

В свою очередь, аргумент ΣB_f в 1–3 характеризует биомассу фото(литоавто)трофных организмов (см. табл. 1). При этом учитываются особенности взаимодействия специализированных групп зимнего планктона: микропродуцентов и редуцентов ОВ. Как и в другие сезоны, они развиваются в противофазе [3, 4, 6, 15]. По характеру связей ΣB_f в 1–3, его влияние на зависимые N_{kk1}, B_{pl2} и B_{kb}, следует рассматривать как форму коррекции действия параметров порядка: H, L и T_w-S-индексов.

Действие параметров порядка. Сравнительный анализ 1–3 показывает, что при однородном составе их аргументов, в каждой из моделей присутствуют специфические формы влияния одного и того же фактора на показатели обилия разных групп бактерий (N_{kk1}, B_{pl2} и B_{kb}). С другой стороны, очевиден общий или холистический, порядок формирования состава зимних бактериоценозов [26, 27, 28]. Так, согласно структуре 1–3, уровень развития доминирующих групп бактерий (как и фототрофов-микропродуцентов), в подледный период регулируется внесистемными параметрами порядка [26]. К ним мы относим L, H и T_w, S-индексы, а опосредовано и уровень ФАР (фотосинтетически активная радиация), как фактор, определяющий T_w (теплозапас вод) и интенсивность конвекции при льдообразовании [4, 6, 9]. Причем, действие этих же параметров в зимних водах Печорского моря, корректирует влияние на бактериопланктон других свойств водной среды. К ним относятся все описываемые физико-химическими параметрами, типа: pH, ΣPов, ΣNов, ΣCов, а также биотические факторы (ΣB_f), которые, в свою очередь, определяют состав ОВ или других субстратов и ресурсов развития.

Заключение:

1. Бактериальные ценозы в зимнем планктоне Печорского моря, развиваются в условиях, которые обычно представляют как экстремальные: при T_w равной (близкой) температуре замерзания вод данной S и под сплошным ледовым покровом, изолирующим водную толщу. Тем не менее, в этих условиях поддерживаются а) высокая численность разных групп бактерий и б) устойчивость структуры бактериоценозов (рис. 3). Так, по сравнению с другими сезонами не происходит развития каких-то новых форм микроорганизмов и отсутствует смена доминант [2, 4, 7, 8, 24]. С другой стороны, Vср бактерий в подледных условиях, в 2 и более раз, превышает их уровень в открытой части моря, за счет роста средних V_i доминирующих групп.

2. По результатам работы можно сделать обоснованное заключение, что показатели обилия, состав и активность бактериоценозов, в целом или отдельных групп микрофлоры, а также изменчивость связанных с их жизнедеятельностью веществ (переменные гидрохимического комплекса O_2, pH-Eh, формы ОВ), управляются сово-

купностью экологических факторов, с функциями параметров порядка, известных для геосистем данного рода. В состав комплекса регуляторов для Печорского моря, в зимний период входят: ФАР, T_w, H, L и S. Внутри этого комплекса существует вполне определенная (внутрисистемная) иерархия воздействий, направленных на подчиненные их влиянию переменные, определяемые особенностями ветвления и степенью затухания импульса жидкого ядра [26, 28].

3. Воздействие параметров порядка: ФАР, T_w, H, L и S, на любые компоненты в геосистеме с жидким ядром, формирует тип географических закономерностей, определяющих изменчивость характеристик и для бактериоценозов зимнего планктона в водах Печорского моря. При этом согласуются закономерности пространственного (модели 1–3) и вертикального распределения для “зависимых” переменных: показателей развития бактерий или фототрофов, интенсивность трансформации ОВ и его состав и др. Все это стабилизирует развитие биоты в экосистеме моря, в данном случае, на протяжении зимнего периода развития биотических составляющих.

4. При анализе данных микробиологических съемок Печорского моря установлена форма общих связей, определяющая изменчивость показателей обилия для доминирующих групп бактерий. Например, по зимним разновидностям ВМ образующих пространственный $grad\, X_i$ – для гидрофизических параметров. Сама же совокупность зимних разновидностей вод Печорского моря, представлена цепочкой в форме промежуточных вод, вида: ...→ БарВМ ↔ БарВМтр ↔ БелСТ ↔ ↔ ПечСТ ←... речной сток (главная последовательность или составное тело).

5. Установлены количественные связи, существующие в зимний период между обилием доминирующих групп (x_i) и однородным комплексом экологических факторов: $x_i = f(L^a, H^b, \Sigma B_f^c)$, где L и H – параметры порядка геосистемы, одновременно являющиеся координатами точек экосистемы Печорского моря. При этом комбинация {H-L}, в уравнениях 1–3, фактически описывает ветвление энергии в разнокачественных процессах с образованием фрактала в экосистеме моря [25].

6. Базовые физико-геометрические отношения для геосистем с жидким ядром, описываемые комбинацией $\{H\text{-}L\}$, накладывают ограничения на любые регуляторы действующие в морских экосистемах, включая и специфически присущие для фито- и бактериоценозов [25].

Образующиеся эколого-организменные (количественные) зависимости, мы относим как за счет развития биосистем, так и за счет их же адаптации к среде. Учитывая генезис, деление этих закономерностей на группы условно (как и обобщения такого рода). Вместе с этим, несмотря на непривычный вид, уравнения 1–3 могут быть отнесены к одной из известных (общих или частных) групп биогеографических правил. Например, изменения особей, распространения сообществ или формирования их ареалов [21]. С другой стороны, структура 1–3 указывает на принадлежность выявленных форм связей к правилам взаимодействия для систем “организм-среда” [21].

7. Результаты анализа формирования обилия доминирующих групп бактерий в зимнем планктоне, при участии параметров порядка $\{H\text{-}L\}$, в определенной степени подтвердили известный эмпирический факт концентрирования жизни (гидробионтов) на границах раздела экосистем: вдоль поверхностей ВМ, фаз раздела и других границ [25].

По нашему мнению, для этого явления должна существовать материальная база и иные к тому основания. Например, в форме приуроченности ресурсов к зонам раздела, распределения энергии контактирующих вод или накопления субстратов развития. В рамках анализа геосистемы в зимний период функционирования, мы только детализировали давно известный вывод о значимости циркуляции вод для жизни населяющих их планктонных сообществ [10, 25].

Автор благодарит командование и экипажи атомных ледоколов “Арктика” и “Россия”, за их помощь при производстве работ в льдах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И.* Органическое вещество Баренцева моря // Арктика и Антарктика. М.: Наука, 2007. Вып. 5(39). С. 156–174.
2. *Бардан С.И., Байтаз В.А., Байтаз О.Н.* Поверхностный микрослой прибрежья Баренцева моря и особенности его экологии // Современные проблемы гидробиологии Баренцева моря. Апатиты: КНЦ АН СССР. 1988. С.18–29.
3. *Бардан С.И., Бобров Ю.А., Дружков В.А.* Комплексный экологический мониторинг в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море): летне-осенний период 1989 г. Функциональные характеристики: Препринт. Апатиты: КНЦ АН СССР. 1990. 44 с.
4. *Бардан С.И., Дружков В.А., Бобров Ю.А., Байтаз В.А.* Комплексный экологический мониторинг в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море): зимне-весенний период 1987–1988 г.: Препринт. Апатиты: КНЦ АН СССР. 1989. 42 с.
5. *Бардан С.И. Ишкулова Т.Г.* Суточная изменчивость гидрохимических параметров в начальный период органотрофной фазы функционирования экосисте-

мы Кольского залива (Баренцево море) // Изв. РАН. Сер. геогр. 2010. № 4. С. 90–100.

6. *Бардан С.И., Корнеева Г.А.* Внутрисезонные тенденции трансформации форм ОВ и ферментативной активности водной среды в зимний период в морях Русской Арктики // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 6. С. 731–745.
7. *Байтаз В.А., Байтаз О.Н.* Количественные и продукционные характеристики бактериального населения прибрежной зоны Баренцева моря // Продукционно-деструкционные процессы пелагиали прибрежья Баренцева моря. Апатиты: КНЦ АН СССР, 1991. С. 20–33.
8. *Байтаз В.А., Байтаз О.Н., Мишустина И.Е.* Морфометрия клеток, численность и биомасса основных морфологических групп бактериопланктона Баренцева моря // Океанология. 1996. Т. 17. № 5. С. 878–882.
9. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 1, Баренцево море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия / Под ред. Терзиева Ф.С. и др. Л.: Гидрометеоиздат, 1990. 280 с.
10. Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря / Гл. ред.: д.б.н. Матишов Г.Г. Апатиты: КолФАН СССР, 1985. 218 с.
11. *Заварзин Г.А.* Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2004. 348 с.
12. *Лакин Г.Ф.* Биометрия: Учебное пособие для биол. спец. вузов. М.: Высшая шк. 1990. 352 с.
13. *Лях С.П.* Адаптация микроорганизмов к низким температурам. М.: Наука, 1976. 160 с.
14. *Мишустина И.Е.* Нанобиология океана // Изв. РАН. Сер. биол. 2004. № 5. С. 632–636.
15. *Мишустина И.Е., Байтаз О.Н., Москвина М.И.* Бактериопланктон Баренцева моря. Исследования 1983–1993 гг. // Планктон морей Западной Арктики. Апатиты: КНЦ РАН, 1997. С. 7–50.
16. *Мишустина И.Е., Батурина М.В.* Ультрамикроорганизмы и органическое вещество океана. М.: Наука, 1984. 94 с.
17. Определитель бактерий Берджи. В 2-х т. (9-е издание). М.: Мир, 1997. 800 с.
18. Печорское море. Системные исследования (гидрофизика, гидрология, оптика, биология, химия, геология, экология, социоэкономические проблемы) / Под ред. Романкевича Е.А. и др. М.: Изд-во “МОРЕ”, 2003. 502 с.
19. *Поглазова М.Н., Мицкевич И.Н.* Применение флуорескамина для определения количества микроорганизмов в морской воде эпифлуорисцентным методом // Микробиология. 1984. Т. 54. Вып. 5. С. 850–857.
20. Практикум по микробиологии / Под ред. Нетрусова А.И. М.: ИЦ Академия, 2005. 608 с.
21. *Реймерс Н.Ф.* Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Журн. “Россия молодая”. 1994. 367 с.
22. *Ретеюм А.Ю.* Земные миры. М.: Мысль, 1988. 268 с.
23. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. Абакумова В.А. СПб: Гидрометеоиздат,1992. 318 с.
24. *Теплинская Н.Г.* Процессы бактериальной продукции и деструкции органического вещества в северных морях. Апатиты: КНЦ АН СССР. 1990. 106 с.
25. *Хайлов К.М.* Что такое жизнь на Земле? Одесса: Друк, 2001. 238 с.
26. *Хакен Г.* Синергетика. Иерархии неустойчивостей в самоорганизующихся системах и устройствах. М.: Мир, 1985. 419 с.
27. *Шредер М.* Фракталы, хаос, степенные законы. Миниатюры из бесконечного рая. Ижевск: НИЦ “Регулярная и хаотическая динамика”. 2001. 528 с.
28. *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.
29. *Rysgaard S., Nielsen T.O., Hansen B.* Seasonal variation in nutrients, pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland // Ser. Mar. Ecol. Progr. 1999. V. 179. P. 13–25.
30. *Vetrov A.A., Romankevich E.A.* Carbon Cycle in the Russian Arctic Seas. Berlin: Springer. 2004. 331 p.

Analysis of geographical laws of formation of structure of bacterial communities in winter plankton of the pechora sea

S.I. Bardan

Murmansk marine biological institute, Kola Scientific Center, Russian Academy of Sciences

Conditions of forming of dominant groups of bacterial plankton are analyzed based on the data of microbiological survey during winter seasons of 2002–2005 in the Pechora sea. Quantitative dependency of bacteria features on a uniform complex of factors is discussed, i.e., xi = f (La, Hb, ΣBfc), where L and H are coordinates of points in the Pechora sea (order parameters), ΣBf – biomass of phototrophic plankton microorganisms.

Keywords: ice cover, winter plankton, bacterial community, ecological factors, order parameters, power laws, fractals.