УДК 578/574.5.52.583+581.526.325

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 (Украина)

ФОРМУЛИРОВАНИЕ И АНАЛИЗ МОДЕЛИ ВЛИЯНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ НА БИОПРОДУКЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ КОМПОНЕНТОВ ФИТОЦЕНОЗА В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Обсуждается влияние сезонной изменчивости температуры на характер развития автотрофных компонентов морского планктона. Предложено автомодельное уравнение реализации биотического потенциала (μ/μ_m) по связи с показателями диапазона толерантности: $\mu/\mu_m = f(T_{min}, T_m, T_{opt}, Q)$. Разработана физико-географическая модель формирования μ/μ_m разных широт, в которой этот показатель используется как математическая функция. Обсуждаются экологические стратегии и выявленные на модели эффекты угнетения автотрофов сезонным ходом температуры, приводятся примеры.
***Ключевые слова**: температура, фитоценозы, кривые отклика, моделирование.*

К основным параметрам, влияющим на развитие микроорганизмов в морских экосистемах относят: интенсивность солнечной радиации, сопряженную с ней температуру и концентрации различных соединений биогенных элементов, являющихся энергетической и материальной основой биосинтетической деятельности авто- или гетеротрофных микроорганизмов. В перечне экологических факторов температура среды (T-фактор), несет функции основного регулятора скоростей реакций первичного и вторичного биосинтеза [1, 2]. В предлагаемой работе, с использованием результатов моделирования, обсуждается влияние изменчивости T на величину реализации биопродукционного потенциала (μ_m) – максимальной потенциальной скорости роста гидробионтов, по кривым ”воздействие–отклик”, на примере автотрофных компонентов морского планктона.

Предложена модель включающая систему функций, описывающих наиболее характерные черты отклика биоты в широком интервале экологически значимых T в диапазоне толерантности отдельных комплексов фитоценозов, выделяемых по видам-доминантам [3, 4]. Для анализа реакции биоты используется функция отклика – безразмерная величина реализации биопродукционного потенциала (μ/μ_m), зависящая от совокупности стандартных показателей характеризующих диапазоны толерантности по T, вида: $\mu/\mu_m = f(T_{min}, T_m, T_{opt}, Q)$. В предлагаемой работе эта величина рассматривается только как условная, математическая функция (или идеальный объект), что связано с особенностями анализа явлений сукцессионного развития под влиянием факторов среды. Но, исходя из особенностей структуры модели, объему заложенной информации и методу расчета, такой ”идеальный” объект является функцией интегрирующей как свойства биоты (компоненты фитоценозов) и биотопа (термодинамической системы), так и особенности действия основных факторов внешней среды: солнечной энергии и температуры [2, 5].

В ходе реализации излагаемой ниже концепции, нами разработаны соответствующие вычислительные алгоритмы и программы, позволяющие проводить вычисление характеристик совокупности экологически однородных (”условных”) фитокомплексов F_i, образующих сукцессионные ряды направленного развития, для любой физико-климатической области гидросферы. Программы позволяют использовать их на персональных компьютерах средней мощности.

Методология и параметры модели. *Общие положения и принцип подхода к моделированию кривых отклика биосистем.* Исходя из общих принципов моделирования водных биоценозов [2], структурно они могут быть оформлены как система, состоящая из *i*-х компонентов, типа выделяемых по какому-либо биологическому принципу популяций или многовидовых группировок, которые являются ее автономно функционирующими элементами [3]. В свою очередь, элементы из *i*-х компонентов могут формировать совокупность *j-х* устойчивых образований, состоящих из n_j-особей и видов (биосистемы разного ранга) и т.п. При этом любой из элементов, с одной стороны, может быть представлен как обобщенная биомасса, характеризующаяся показателями обилия, плотности, функциональной активности и любых иных осредненных свойств, обеспечивающих существование, с другой – как структура, связанная с другими элементами по различным каналам. Для комплексов автотрофных организмов планктона, как и любых ценотических группировок, определение условий и влияния факторов среды, регулирующих их развитие или функциональную активность, можно начать с вычисления осредненных групповых скоростей роста (μ_i). Например, применим для *i*-го элемента экстремальную функцию вида: $\mu_i = min_i\ (\mu_T, \mu_R, \mu_S, \mu_A)$.

В выражении интегрально отражена зависимость μ для *i*-го компонента от некоторой совокупности экологических факторов, традиционно считающихся основными: температуры (*T)*, солнечной радиации (*R* – потока солнечной энергии), концентраций минерального фосфора и азота (S_i – субстраты), а при наличии свойств зависимых от плотности (*A)* отдельных элементов фитоценоза, связь с ”концентрацией” (A_i).

Согласно выводам из теории действий лимитирующих экологических факторов (*L*-факторы) [4, 6], для экологически однородных групп фитоцена, стратегия развития сводится к максимизации значений μ_i ($max\ \mu_i$) по приведенным условиям [2, 3, 7]. Конкретные зависимости μ_i с *L*-факторами определяются как экстремумы, типа: $max\ \mu_i = f(T, R_c, S, A)$.

Традиционно они представляются в виде кусочно-линейных функций, которые аппроксимируют различные типы *S*-кривых с насыщением [8]. В задачах, при решении которых *i*-е компоненты планктонных сообществ рассматриваются как единое целое, не разделяемое на отдельных особей или популяции, использование экстремальных принципов, типа функций *min–max,* всегда возможно[2, 3, 7].

Одной из наиболее сложных проблем, возникающих при анализе процессов биологического развития сообществ планктона, т.е. сукцессии – необратимого, направленного изменения состава биоты при трансформации среды, для любых объектов гидросферы является сама процедура измерения. Этот процесс неизбежно наталкивается на ряд качественных ограничений. При этом сам феномен направленного развития материален, наблюдается повсеместно, а основные закономерности его распределения для гидросферы известны [1, 2]. Но, в силу особенностей биологических объектов, именно в случае сукцессии, как сама процедура применения измерительных методов, так и возможность дальнейшего использования аппарата количественного анализа, требуют определенной предварительной идеализации явлений развития, в целях выделения счетных единиц.

Дело в том, что получение исходной информации о динамических процессах, включая и сукцессии, основано на случайных (временных или пространственных) ”срезах” совокупности явлений. Информация о таких ”срезах” всегда представляет случайно вырванный ”лоскут”, но, который далее рассматривается как абсолютный объект – счетная единица. Поэтому, необходимыми процедурами, предшествующими анализу являются, во-первых, восстановление из ”лоскутных” данных, ряда целостных, дискретных форм. Во–вторых, восстановление эмпирических рядов составленных из таких ”идеальных” объектов. В процессах сукцессий такими ”идеальными” объектами являются этапы, фазы, стадии или циклы [5], которые обладают счетными признаками, а соответственно, могут быть как единицами, так объектами измерения или исследований. Ими не могут быть неупорядоченные списки видов, скорость потребления или сами концентрации субстратов в воде и т.п. В большинстве работ по исследованию процессов развития сообществ планктона, даже проблема измерений, устойчиво, но, весьма традиционно игнорируется [3, 5, 6].

Принципиально возможным измерение процессов развития становится после введения в экологию и микробиологию пары сопряженных категорий, фактически представляющих счетные единицы (с соответствующими свойствами). Во-первых, выделение в фитоценозах

планктона экологически однородных, многовидовых комплексов, идентифицируемых по доминирующим видам [3, 7] и обладающим однородными свойствами. Во-вторых, концепция о функциональных группах планктона – смеси микроорганизмов разного систематического состава (грибов, бактерий, сине-зеленых микроводорослей и т.п.), имеющих экологически однородные функции, осуществляемые в ходе последовательных, биохимических реакций синтеза-распада органического вещества (ОВ), характерных для биотопа и сообществ [9].

Характер основных сил в верхнем деятельном слое моря (ВДС), как и их взаимодействие с биотой, приводящих к явлению саморазвития, проанализирован на конкретных материалах Баренцева и других морей Русской Арктики [2, 5, 10, 11, 12]. Ниже суммируем наиболее общие последствия особых свойств, возникающих при сопряжении движения водной среды с развитием биоты в ВДС [10]. Широтное распределение и направленность движения массы воды в границах ВДС гидросферы [12], во взаимодействии с величиной поступившей и аккумулированной в этом слое солнечной энергии (R), задают в каждой точке векторный характер движения среды (в форме потоков) и кривизну линий скольжения в поле геопотенциала. Очевидно, что это относится и ко всему их содержимому, включая биоту и сопутствующие ее существованию процессы развития [5, 10], разворачивающиеся при движении вмещающей ее среды из зоны функционирования преимущественно гелиогенных систем верхней части ВДС, в область криосферы Вернадского – зону распространения охлажденных вод в толще гидросферы [5, 13, 14]. Устойчивость движения составляет содержание процесса поддержания глобальной стабильности и условие существования современной биосферы.

Параметры вектора движения водной среды, как и направление развития биоты, для каждой точки соответствуют кривизне проходящего через нее потока вещества, задаваемой линиями скольжения потоков. Кривизна движения потоков, условно может рассматриваться как кратчайшее расстояние в поле сил геопотенциала, причем исключительно в пределах ВДС – области прямодействия солнечной энергии. В конечном счете, детерминированное таким образом движение масс вещества в ВДС гидросферы, определяет любые наблюдаемые гидрофизические характеристики водных масс [11, 12, 13] и распространяется на любые биологические процессы, что наблюдается в формах реализации пространственных или динамических рядов направленного развития, также связанных с движением масс [2, 5, 10, 12]. При этом само наличие детерминированных (векторных) свойств и их устойчивость, позволяют применять как сами методы количественного анализа для исследования явлений подобной сложности, так, в определенной мере, способны сглаживать глубину непонимания большей части проявлений потокового движения в гидросфере [2, 5, 14].

Теоретические основы моделирования кривых отклика μ/μ_m. В первую очередь отметим, что для водных систем использование зависимости скорости роста μ (или других показателей активности гидробионтов) от T, требует особого внимания. Дело в том, что нормой отклика в фитоценозах или бактериоценозах на изменения T является не столько снижение μ_i, функциональной активности или биопродукции, сколько изменение видового состава – сукцессия, например, холодолюбивые формы сменяются на теплолюбивые, и, наоборот [2, 3, 10]. При этом T вряд ли следует рассматривать в качестве фактора, ограничивающего само распространение видов, в силу проявления ее эффектов на уровне популяций [1, 2, 3], а также экологического опосредования [4, 6] через другие факторы – сукцессию. Такие особенности авто- и гетеротрофных компонентов планктона существенны при анализе действия сил, вызывающих явление саморазвития (см. далее).

Экологические факторы качественно различны по природе (абиотические, биотические, антропогенные) и характеру действия на разные уровни биосистем (организмы, популяции, ценозы, группировки). Согласно типу действий выделяют: прямодействие экологических факторов [6], прежде всего, абиотических, а также те или иные формы экологических опосредований [4, 6, 13] – т.е. взаимное влияние совокупности абиотических и биотических факторов на одну из биосистем. Исходя из особенностей отклика биоты на прямодействие абиотических факторов, выделяют: трофический или вещественно-энергетический тип, повреждающий, летальный и информационный или сигнальный тип действия [14]. При этом определенное сочетание условий и особенности реакции биосистем на действие любого фактора, может либо закономерно изменяться, в континууме сигнальный–трофический–

повреждающий–летальный, либо приобретать или терять мультипликативные отношения с другими факторами [6].

В свою очередь, экстремальный принцип в приложении к регуляции μ_i и других показателей является только одним из множества классов реально существующих отношений между абиотическими факторами, хотя он наиболее известен и используется как основной тип воздействий. Формально, экстремальные принципы имеют свое обоснование в особом разделе теории систем А.Ю. Урманцева [6], а также в эмпирическом законе минимума Либиха или расширенном законе толерантности Шелфорда [14], постулирующих монодоминантность прямодействия для лимитирующих факторов среды (*L*-факторы). Качественное описание действия монодоминантоного *L*-фактора на биосистему предполагает, что один из множества факторов, находящийся либо в минимуме (трофический тип) либо в максимуме (повреждающее или летальное действие), оказывает настолько сильное влияние, что подавляет совокупность потенциальных воздействий со стороны любых других [6, 14]. Поэтому формально, из общего спектра потенциальных воздействий, способных в той или иной мере влиять на процессы развития или скорость роста биомасс μ_i, действовать будет только один. По этим же причинам, влияние остальных на исследуемые показатели, рассматривается либо как оптимизированное, либо как ”прочие равные” условия, отметим, что такое упрощение достаточно обосновано.

В случае воздействия на биосистемы монодоминантного фактора, что соответствует модели формирования их отклика по экстремальному принципу *min-max* μ_i, а также ”прочих равных” условиях (см. выше), изменение параметров организмов и/или популяционный отклик различных показателей, в градиенте *L*-фактора, формирует либо симметричную (иногда колоколообразную), либо асимметричные кривые. Их принято называть откликом биосистем в диапазоне толерантности по *L*-фактору [1, 4]. В связи с особенностями мультипликативного взаимодействия факторов [6], в естественных системах реальное выполнение упрощения о ”прочих равных” действиях, для всего диапазона толерантности, мало реально. Поэтому наблюдают различные формы отклонений от стандартного семейства кривых популяционных откликов, в целом, сходные с таковыми ”нормальных” распределений [15]. Тем не менее, исходя из анализа эмпирических кривых отклика на воздействие *L*-факторов, включая и температуру, следует, что разнообразие вариантов или отклонений можно рассматривать как последовательную трансформацию из общей – стандартной кривой, сначала в асимметричные, а далее, вплоть до бимодальных форм [4], или наоборот. Сходные формы изменчивости имеет семейство ”нормальных”, т.е. вероятностных распределений. Таким образом, базовые формы реализации кривых ”воздействие–отклик” представляют континуальное распределение, которое может быть формализовано с использованием отлаженного аппарата количественного анализа, разработанного на законах биометрических распределений признаков, типа семейства пирсоновских кривых или ассиметричных распределений Пуассона [15, 16].

Согласно выводам теории действий [6], для *L*-факторов тип воздействия монодоминирующего фактора на биоту для разных частей диапазона толерантности построенного по градиенту *L*-фактора, закономерно меняется в соответствии с формой кривых ”воздействие–отклик” [4, 14]. Так, в одномодальных кривых отклика, построенных для отдельных популяций или группировок, трофический тип воздействий имеет место только в ветви подьема – левая часть диапазона. В свою очередь, в ветвях спада (правая часть диапазонов толерантности), отрицательные формы воздействий, как правило, указывают и на смену трофического типа влияния *L*-фактора на повреждающий, а далее – на летальный. Причем, такая трансформация должна объясняться как сложные взаимодействия: между *L*-фактором и влиянием других, исходя из системы попарных типов отношений [6]. Поэтому, корректная и однозначная интерпретация изолированного влияния даже для монодоминантных факторов, весьма ограничена. Кривые отклика диапазона толерантности, по любому *L*-фактору, всегда содержат ”скрытую” информацию о воздействии их неопределенной совокупности [17, 18].

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, соответствующая полному отсутствию энергозависимых

процессов – фотосинтеза и первичной продукции, как таковых. Для автотрофов она совершенно объективно является областью монодомирующего 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 воздействия этой пары ”лимитирующих” экологических *R,T*-факторов, по крайней мере, в период активной вегетации [4, 5, 9, 11]. Согласно этой же функциональной связи, закономерности распределения отклика автотрофов в гидросфере, как реакция на их моно- и/или мультипликативное влияние, при корректном формулировании исходных положений моделей, всегда будет соответствовать: а) зональному распределению свойств водных масс [2, 12], б) закономерностям инсоляции на поверхность гидросферы [1, 19]. Это определяет, с одной стороны, рамки развиваемой в настоящей работе общей концепции о регулировании деятельности планктонных комплексов в ВДС, с другой – контроль корректности для любых ее гипотез и допущений.

Анализ литературных источников показывает, что общепринятыми являются следующие соображения и обозначения. Под экологически (и физиологически) оптимальным диапазоном температуры (T_{opt}) понимают такое ее воздействие, которое при ”прочих равных” условиях (квазиоптимизированных, исходя из экстремального принципа *max* μ_i), приводит к максимальному отклику биосистем. Причем, как в форме прироста биомасс, т.е. для $\mu \rightarrow \mu_m$, так и в отношении функциональной активности (например, F_m – максимальная фотосинтетическая или гетеротрофная), когда они достигают своего предела [17]. В относительных единицах это записывается как $\mu/\mu_m = f(T_{opt}) = 1.0$. Соответственно, минимальная экологическая температура (T_{min}), это такое действие при понижении *T*, при котором развитие: рост μ_i или функционирование F_i либо невозможны и полностью прекращаются, либо снижаются до минимального уровня. Если рост равен нулю, то функция $\mu/\mu_m = f(T_{min}) = 0$. В свою очередь, верхний предел экологических T_m – есть максимальная температура, при которой μ_i или F_i также понижаются до нуля, но после прохождения зоны экологического оптимума, что формализуется как $\mu/\mu_m = f(T_m) = 0$ [18].

Из приведенных определений следует важность положения, о том что требуется четко разделять понятия физиологического и экологического диапазона толерантности и соответствующих им параметров при действии *T*-фактора. Диапазон физиологических пределов существования гидробионтов по *T* намного шире экологического. При этом последние рассматриваются как зона температурного интервала при устойчивом функционировании популяций в составе сообществ данной системы [18, 19]. Как правило, экологическая температура относится к многовидовым комплексам в составе фитоценозов или функциональным группам в целом, определяя условия их существования и устойчивость. В своей работе, мы пользуемся преимущественно экологическим понятием воздействия *T*, обсуждая генерируемые с ее участием эффекты, а все исключения – оговариваются.

Исследования влияния *T* на гидробионтов имеют очень продолжительную историю, с практически необозримой литературой, накопленной по этой проблеме. Предложено множество эмпирических моделей, в той или иной степени описывающих отдельные элементы общей зависимости температурных реакций автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов либо животных-гидробионтов, в градиенте влияния *T*. Например, обзоры и критика приведены в работах [1, 2, 20 и др.]. Эти модели позволяют, с помощью ограниченного набора управляющих параметров характеризующих диапазон толерантности, типа: T_{min}, T_m и T_{opt}, а также ряда эмпирических коэффициентов, описать отдельные части кривой отклика биосистем, например, типа μ/μ_m. В интегрированной форме, некоторые из моделей учитывают процесс адаптации к действию *T*-фактора на многие систематические группы [18, 20, 21]. К достоинствам описаний относится то, что перечисленные параметры имеют определенное биологическое содержание и включены как аргументы эмпирических уравнений, что способствует их применению в практике [22]. Одним из основных недостатков эмпирических моделей кривых отклика, использующих разные показатели, является неучет влияния нижнего (T_{min}) либо верхнего (T_m) экологического температурного предела, всегда имеющего место в развитии разных групп гидробионтов. Поэтому температурные кривые связи между ростом μ_i и например, μ/μ_m или фотосинтетической (гетеротрофной) активностью F_i ”зависают”, а их

приходится интерполировать кусочно-линейными функциями [3, 7, 11].

В настоящее время эмпирическая сложность проявлений и множество форм температурной адаптации не позволяют ни в одной из существующих моделей влияния *T* проследить промежуточные или скорость-лимитирующие реакции для биосистем. В свою очередь, многочисленные попытки описать хотя бы основные процессы адаптации для любого уровня организации (особь, вид, ценоз), например, введением специальных параметров, также вряд ли можно отнести к успешным [7].

Полученные результаты. *Модель кривых отклика планктонных микроорганизмов на действие T-фактора.* Исходными положениями формулирования для модели являются: экстремальный принцип воздействия экологических факторов на характеристики комплексов фитопланктона (или функциональные группы микробиоты) и состав экстремальных функций вида *max* $\mu = f(T, R_c, S, A)$ [3, 7]. Используя законы теории подобия [23], закономерности известные для кривых распределений биометрических показателей [15, 16] методом анализа размерностей [24] получена функция дающая возможность описания кривых отклика биосистем в заданных интервалах *T*-шкалы.

В общей форме, выписанная для нормированного по биопродукционному потенциалу (максимальной потенциальной скорости роста микроводорослей μ_m, реализуемой отдельным комплексом или функциональной группой) функция имеет вид: $\mu/\mu_m = f(T_{min}; T_m; T_{opt}, T_{кр}; Q)$. В расчетной форме автомодельного уравнения, для относительных скоростей роста в диапазоне: $0 \le (\mu/\mu_m) \le 1$, функция имеет вид

$$\frac{\mu}{\mu_{\max}} = \left(1 - \frac{T_{opt} - T}{T_{opt} - T_{\min}}\right) \bullet e^{\left(1 - \frac{T_{opt} - T}{T_{opt} - T_{\min}}\right)} \bullet$$

$$\bullet \left(\frac{T_m - T}{T_m - T_{opt}}\right)^{\frac{\left(\ln Q\left(T_m - T_{opt}\right)\right)^2 \left[1 + \left(1 + \frac{\pi^2}{\ln Q\left(T_m - T_{opt}\right)}\right)^{0.618}\right]^2}{T_{kr}}} \bullet e^{\frac{\left(\ln Q\left(T_m - T_{opt}\right)\right)^2 \left[1 + \left(1 + \frac{\pi^2}{\ln Q\left(T_m - T_{opt}\right)}\right)^{0.618}\right]^2}{T_{kr}} \left[1 - \left(\frac{T_m - T}{T_m - T_{opt}}\right)\right]} \qquad (1a)$$

где:

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

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

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);

$T_{кр}$ – температура ”тройной точки” H_2O, соответствует равновесному состоянию систем ”пар–жидкость–лед”, при нормальных условиях $T_{кр}$ = 272°К (или 0°С);

e – основание натуральных логарифмов;

Метод вывода модели 1а и состав аргументов, позволяют отнести ее к классу полуэмпирических [16]. Аргументами, управляющими величиной и формой отклика μ/μ_m, являются стандартные показатели температурной функции роста $\mu_i = f(T_m, T_{opt}, T_{min})$, 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, действующего по экстремальному принципу [6]. Оценка по 1а имеет универсальную, инвариантную форму, позволяющую делать сравнение показателей для разных биосистем или условий. При необходимости описания конкретной кривой отклика μ/μ_m для комплекса-доминанта любого фитоценоза, она восстанавливается введением числового масштабного множителя: μ_m = 1, 2, .., n [2, 3, 7].

Двухуровневая структура и смысл частных функций в аргументах модели. Отметим такие важные свойства для отдельных составляющих полуэмпирической модели 1а: инвариантность (автомодельность или самоподобие форм), безразмерность и дублирование

ряда элементов. Подобные свойства дают основания и возможности для записи автомодельного уравнения 1а в канонической форме, используя иерархию стандартных функций, совокупность которых образует двухуровневую структуру, содержание которой соответствует как принципу действия отдельных аргументов, так и модели 1а в целом. Для этого, вводим символьные переменные *AT*, *LT, RT* и *FT* для дублирующихся сочетаний, тогда функция отклика в общей форме: $(\mu/\mu_m) = f(T_{min}; T_m; T_{opt}, T_{кр}, Q) = f(AT, LT, RT, FT)$. Далее, выражая 1а через частные функции получаем каноническую форму автомодельного уравнения

$$(\mu/\mu_m) = (1 - LT)\, RT^{AT}\, exp\{AT(1 - RT) + (1 - LT\}, \quad \text{при } 0 \le (\mu/\mu_m) \le 1 \tag{1б}$$

где:

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

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

$$FT = (T_m - T_{opt})\, ln\, Q, \qquad \text{при } 1 < Q \tag{4}$$

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

Очевидно, что в этом виде полуэмпирическая модель носит четко выраженную двухуровневую структуру: надсистема – общая структура (2-го ранга) и подсистема – совокупность отдельных элементов (1-го ранга) в виде частных функций 2–5.

В подсистеме, в качестве аргументов используются три стандартизированных показателя: T_{min}, T_{max} и T_{opt} – характеризующие особые точки диапазонов термотолерантности, а также переменный коэффициент формы *Q* и константа – параметр $T_{кр}$ (*T* ”тройной точки” для H_2O). Из этих аргументов синтезируется ряд промежуточных, более сложных переменных, включенных в надсистему как аргументы, каждый из которых представляет частную функцию, обозначенную в уравнении 1б символьными переменными: *AT*, *LT, RT* и *FT*.

Перечисленные функции, также как и их составляющие, имеют определенное биологическое значение, следующее из их структуры в 1б. При этом их содержательный смысл и характер действия в составе той или иной функции в модели 1б, зависят от общей формы уравнения 1а. Например, параметр *LT* действует в ”левой” ветви кривой отклика (левая часть диапазона $T_{min} \le T < T_{opt}$). Этот параметр безразмерен, носит стандартный в модели 1а вид: $LT = (T_{opt} - T)/(T_{opt} - T_{min})$ и включается по условию $0 < LT \le 1$. При этом для левой ветви кривой отклика μ/μ_m, влияние *T* на активность развития гидробионтов, имеет монодоминирующее влияние и характерный для *L*-факторов трофический тип прямодействия [14], при прочих оптимизированных (или ”равных”) условиях, что следует из экстремального принципа и типа действия *L*-факторов (см. выше). Это определяет, с одной стороны, наличие линейного участка для этой ветви кривых отклика (пропорциональность связи между интенсивностью воздействия и откликом), а также наличие перегиба для функции (изменение кривизны), что было замечено достаточно давно [17, 20]. С другой стороны, для этой же области действуют законы сохранения ”воздействие–отклик”, характерные для трофического типа действия (материально-вещественного, см. выше).

В свою очередь, функция *RT* действует преимущественно в правых ветвях кривых отклика μ/μ_m (правая часть диапазона $T_{opt} \le T \le T_m$) и является параметром управляющим характеристикой крутизны отклика μ/μ_m в области соответствующей угнетающему эффекту. При этом действие носит вначале повреждающий, с последующим переходом к летальному типу *L*-фактора. Но, обычно такие воздействия на биоту, как и смену типа, принято относить за счет мультипликативных взаимодействий совокупности экологических факторов, включая и биологические опосредования, т.е. действие *T*-фактора через другие, по отношению к рассматриваемому, биотические компоненты [4, 6, 14]. В свою очередь, частная функция *FT,* совместно с *AT,* определяют общую форму и тип ассиметрии для отклика μ/μ_m во всем диапазоне экологического влияния данного *L*-фактора ($T_{min} \le T \le T_m$).

В отношении других составляющих модели 1а,б отметим, что в уравнении для формы

кривой 4, выражаемой функцией *AT*, константа π = 3.142, а значение показателя степени при вложенной вспомогательной функции $(1 + \pi^2/FT)$, является аналогом показателя распределения Максвелла [15], численно соответствуя большей части ”золотого сечения” (между меньшей долей и всем отрезком сечения: 38197 : 0,61803 = 0,61803 : 1 =….,). Вполне возможно, что универсальные константы (π, $T_{кр}$ и соотношения Фибоначчи) отражают не случайные связи с откликом гидробионтов на воздействие *T* разных биосистем, хотя на данный момент, обобщения представляются как преждевременные.

Выделим условие, что следует всегда помнить, модель 1а,б и ее частные функции 2–5 не более, чем удобное эмпирическое описание температурной зависимости μ_i или других показателей для экологически однородных фитокомплексов или функциональных групп планктона водных систем. На данном этапе, привязки к какому-либо из множества реально присущих автотрофам физиологических механизмов терморегуляции или акклимации, мы не проводим [8, 9, 18, 20]. Из множества используемых в гидробиологии эмпирических уравнений разного типа, наиболее близкой к модели 1а, как по форме, так и по составу аргументов, учитывающих форму отклика автотрофов в виде роста μ или функциональной активности на воздействие *T*-фактора, является модель предложенная О'Нейлом с соавторами [25]. Она достаточно широко применялась гидробиологами в практике [22], т.к. диапазон толерантности принято характеризовать показателями, входящими в нее как аргументы: T_{max}, T_{opt} и Q_{10}. С другой стороны, недостатком модели О'Нейла [25], как и общим для всех эмпирических уравнений (см. выше), является невозможность учета нижнего T_{min}, или верхнего T_m экологических пределов, что приводит к ”зависанию” кривых связи.

Особенности формообразования кривых μ/μ_m и экологические стратегии. На рис. 1 приводится конкретный пример использования уравнения 1, для теоретического анализа причин разнообразия эмпирических форм кривых отклика μ/μ_m при воздействии *T*. При моделировании использовали реальные характеристики диапазонов толерантности по сводкам экспериментальных наблюдений роста (по μ) более 100 лабораторных культур, в работах [21, 26, 27]. Осреднение проводили по основным систематическим группам фитоценозов, включая: зеленые, диатомовые и перидиниевые морские и пресноводные формы микроводорослей.

Как следует из рис. 1а,б,в, характер влияния параметра *Q* в модели 1 на кривые μ/μ_m, формально позволяет рассматривать его как коэффициент формы, действующий в градиенте монодоминирующего *T*-фактора. Например, даже при одинаковых значениях параметров T_{min}, T_m и T_{opt}, увеличение *Q* приводит к сужению ширины интервала оптимума T_{opt}, опусканию точки перегиба в левой ветви кривых отклика и росту крутизны левой и правых ветвей. И наоборот, снижение *Q* сопровождается сглаживанием обеих ветвей, при существенном расширении зоны экологического оптимума. Причем, для значений $Q \geq 2.5$, форма кривых μ/μ_m для всех систематических групп микроводорослей становится близкой к ”нормальному” (колоколообразному) распределению признаков при сохранении соответствующей положению T_{opt} ассиметричности. Это позволяет проводить их аналитическую обработку и соответствующую интерпретацию с помощью отлаженного аппарата анализа стандартных биометрических кривых [15, 16].

В свою очередь, содержательный смысл трансформации формы кривых μ/μ_m за счет Q в градиенте действия *L*-фактора, может рассматриваться как экологическая стратегия особого рода. Она может быть направлена на стабилизацию показателей роста, например, в соответствии с сезонной динамикой *T* в среде (см. ниже). Дело в том, что помимо формального содержания, коэффициент *Q*, регулирующий форму кривых μ/μ_m, имеет вполне определенный биологический смысл, делающий его сходным с коэффициентом ускорения Q_{10} в модели Вант-Гоффа–Аррениуса [20]. Фактически параметр Q в модели 1 – аналог физиологического показателя ускорения, получаемого по разности скоростей биохимических реакций в диапазоне ΔT = 10°C (характеризующий среднее, в данном интервале, ускорение процессов). Вместе с этим отметим, что прямое сопоставление *Q* из модели 1 и уравнений формы функции отклика в 4–5, например, со стандартными величинами коэффициентов Q_{10} из литературных работ, хотя и возможно, но только для низких *T* – в левой ветви кривых (интервал температур $T_{min} \leq T < T_{opt}$).

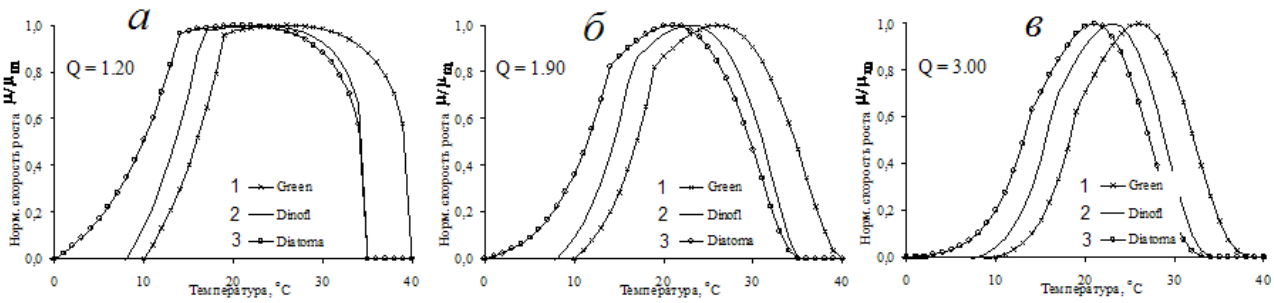

Рис. 1- Обобщенные температурные кривые в модели 1 по формированию отклика $\mu/\mu_m = f(T_{min};\ T_m;\ T_{opt},\ Q)$, по 100 адаптированным культурам, относящихся к основным таксономическим группам автотрофов: кривая 1 – зеленые, 2 – перидиниевые и 3 – диатомовые, для кривых откликов при разных значениях коэффициентов формы Q:

а – при $Q = 1.2$; *б* – при $Q = 1.90$; *в* – при $Q = 3.00$.

Применение моделей 1–5 для оценки условий формирования кривых μ/μ_m, позволяет получать количественные показатели влияния T не только для отдельных особей или изолированных популяций (что тривиально), но и для образуемых ними групп – экологически однородных комплексов: фитопланктона и функциональных групп микроорганизмов. Это и является целью данной работы. При этом по уравнению 1 возможно и моделирование устойчивости таких групп к действию T-фактора, что возможно уже в рамках географической модели, согласно схеме изложенной далее.

Характер описания энергозависимых функций и перенормировка шкал. Относительность линейного времени (t_i) и сложность применения этой категории к группе микропродуцентов общеизвестна [5, 13, 29]. В условиях гидросферы, микропродуценты составляют особую группу, которая функционирует только циклически, а ее активность и динамика полностью управляются поступлением солнечной энергии. При определении текущего состояния или выделении фаз и стадий развития автотрофных компонентов планктонных сообществ в период их активной вегетации, будем рассматривать их как динамические процессы особого рода. Поэтому будем анализировать их изменчивость относительно накопленной в системе энергии, учитывающей особенности поступления R в водную среду. Это позволяет проводить корректное сравнение процессов развития групп автотрофов в разных широтных зонах, вне зависимости от типа водных систем и ряда других условий.

При формировании энергетических шкал для конкретного объекта (широтной зоны) используются, во-первых, интенсивность поступления солнечной энергии R_i, во-вторых, накопленные водной средой R_i на каждый момент данного солнечного цикла (ΣR_i), а прямым аналогом таких шкал являются обычные кумулятивные кривые [15]. При построении учитывается дискретность поступления R в соответствии с астрономическими факторами, а текущее значение показателя ΣR_i рассчитывается по частным суммам, соответственно дискретности их поступления. При этом порядковый номер (n_i) для i-го импульса данного цикла R, соответствует номеру дня (t_i) шкалы линейного времени, поэтому, численно: $t_i = n_i$. С другой стороны, целочисленное предельное значение n (или t), за каждый солнечный цикл: $\Sigma t \equiv \Sigma n = const = 365$ суток, что очевидно. Причем, n – имеет размерность частоты, [время$^{-1}$], в соответствии с числом оборотов гидросферы в каждом солнечном (тропическом) году. Таким образом, формально, исходя из порядкового номера импульса ($t_i = n_i$), в ряду частных сумм R_i, поступивших в систему с начала текущего цикла, линейная шкала времени (номер дня t_i) трансформируется в величину соответствующую запасу накопленной в водной среде солнечной энергии ΣR_i. Описанная процедура соответствует перенормировке категории линейного времени, используя при сопряжении дискретность импульсов солнечной энергии, а также свойство водной среды накапливать энергию в своих структурах (это наиболее очевидно для сезонности T).

При этом автоматически задается определенный порядок протекания процессов, а

главное - восстанавливается исходный темп развития, для случая зависимых от энергии R явлений, искаженных линейной шкалой t – времени ”по часам”. Вполне очевидно, такая зависимость существует для автотрофных организмов планктона, что определяется прямодействием R-фактора на скорости энергетических процессов фотосинтеза, управляемых по законам сохранения. Процедура перенормировки, формально позволяет использовать энергетическое представление во всех случаях применения ”линейного времени”, и, дополнительно, при описании особых энергетических процессов и сопровождающих их явлений – сукцессии видов и трансформации среды в градиенте ΣR_i.

При изложенном подходе, корректным методом трансформируются скорости для целого ряда энергозависимых (динамических) процессов, искажаемых масштабной линейкой времени (”по часам”). В первую очередь, это распространяется на микроконсументов и часть гетеротрофных сообществ – микробиоту, хотя прямодействия R–фактора на их функционирование отсутствует. Но, тем не менее, и эти группы планктона относятся к компонентам водных систем, активность которых экологически опосредуется R–фактором, через трофические взаимодействия с микропродуцентами – производителями органического вещества (ОВ) [9]. Именно это определяет наличие в их изменчивости ”солнечных гармоник”, при отсутствии прямого влияния R–фактора.

Таким образом, в процедуру анализа процессов саморазвития вводится формальное обоснование как возможности применения разных шкал, так и способов измерений для характеристик отдельных групп биоты, в соответствии с их функциональной специализацией в водных экосистемах. С одной стороны, для микропродуцентов-автотрофов, а также трофически сопряженных с ними групп (микроконсументов и ”зимогенной” микрофлоры), а также показателей трансформации свойств биотопа – энергетическое представление (в единицах ΣR_i). С другой стороны, для многоклеточных и консументов высших трофических уровней, не относящихся к микрозоопланктону – сохранение линейных шкал, с мерностью категорий времени, ”по часам”.

Физико-географическая модель формирования T в верхней части ВДС. В свою очередь, изменчивость термодинамических свойств водной среды в верхней части ВДС, осуществляемая за счет прямодействия инсоляции R_i, представляет типичный волновой процесс. Так, годовой ход изменчивости поверхностных температур (T_S) гидросферы аналитически точно описывается синусоидами, параметры которой функционально связаны с процессами накопления и расхода солнечной энергии R_i [1, 10, 23], например, вида

$$T_S = A_0 + A_1 sin(t + \gamma_1) + A_2 sin(2t + \gamma_2), \qquad (6)$$

где:

A_i, λ_i – параметры ”солнечных” гармоник;

t – линейное время, соответствующее порядку импульса n_i, отсчитанного от заданной точки астрономической шкалы, согласно форме (6) и типу цикличности R, этот показатель выражается в условных градусах – 1 день-импульс ~ 0.986…..°.

Аналитическое выражение (6) включает расчет пары полуволн, сдвинутых по фазам (γ) и соответствующих ”солнечным” гармоникам A_i и началу отсчета волны, относительно солнечного цикла (календарные даты). Значения показателей A_i и λ_i для разных широт известны и табулированы в соответствии с распределением T_S, исходя из устойчивости астрономических факторов [22, 23, 28]. Эта зависимость (6), на 85—95% учитывает суммарную дисперсию T_S (сглаженные подекадно и помесячно) в годовых циклах поступления R, в подверженную его прямодействию часть гидросферы (ВДС).

Сюда относятся только свободные от сезонного ледового покрова водные объекты низких, умеренных или высоких широт, в которых: а) существуют векторные потоки массы веществ находящегося под прямым влиянием R, б) происходит движение масс вдоль линий кратчайших расстояний в поле геопотенциала. Движение потоков происходит в общем направлении из области функционирования гелиогенных систем – верхней части ВДС, в область криосферы Вернадского – зону распространения охлажденных вод в толще гидросферы [5, 13, 14, 29]. Как отмечено выше, наличие и устойчивость движения потоков обеспечивают глобальную стабильность как условие существующей биосферы.

Сезонный ход изменчивости T_S определяется зависимостью от астрономических факторов, управляющих распределением параметров R_i *и* ΣR_i, а также максимальной величной

поступления ΣR_m за весь солнечный цикл, характерной для данной широтной зоны. В соответствии с географической широтой (φ), для свободных от льдов акваторий, динамика T_S описывается уравнением общего вида [2, 5, 10]

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

где:

φ' – скорректированная географическая широта [23].

Практически, расчет T_S для разных широт гидросферы проводится по уравнениям параболического типа 3-4-го порядка, параметры которого (в силу их устойчивости и детерминированности), табулированы по широтным зонам, например в [22]. Стандартные значения коэффициентов моделей 6–7 скорректированы для использования по условиям Кольского полуострова и свободной от льдов части акватории Баренцева моря.

Моделирование интегральных показателей адаптации биоты к действию T. Реальность существования многокомпонентных группировок в виде экологически и функционально однородных групп, по-разному адаптированных к температурному и иным факторам, показана в множестве работ [7, 9, 19]. Поэтому результаты, полученные по моделям (6–7) для разных широт (или полушарий) гидросферы, далее используются при расчете оптимизационных параметров таких единиц планктона, совокупность которых, обеспечивает интегральный отклик сообществ μ/μ_m на изменчивость T водной среды. К оптимизационным показателям такого рода относятся характерные точки кривых откликов μ/μ_m в диапазоне термотолерантности, т.е. T_{min}, T_{max} и T_{opt}, а также вероятно, величины коэффициента Q (см. выше). При этом изменение показателей адаптации, функционально сопряжено с ходом сезонной динамики T фотической зоны, что показано в многочисленных работах по исследованию форм адаптации биоты к T-фактору.

Интегрированный подход позволяет рассматривать реакцию смешанных сообществ, на сезонные изменения T, как их способность к температурной (или иной) адаптации. В результате формируется соответствующий отклик надорганизменных уровней организованности биоты, т.е. популяционных и других структур, как системного свойства отдельных фитокомплексов или функциональных групп. Общая форма связи эмпирических уравнений, интегрально описывающих некоторые закономерности адаптаций, уже известна. Обычно они представляются как формы экспоненциальных уравнений, описывающих динамику оптимизируемой совокупности параметров к сезонным изменениям T, являющихся аргументом таких выражений [21, 22, 30, 31].

Интегральные характеристики (T_{min}, T_{opt}, T_m) = $f(T)$, для комплексов автотрофов за годовые циклы T_S и R, получали методом моделирования, оптимизируя их подбором в уравнениях вида

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

где:

A и b – эмпирические коэффициенты постоянные в данной широтной зоне.

Условия формирования и механизм действия сил приводящих к образованию связей типа (T_{min}, T_{opt}, T_m) = $f(T)$, для водных экосистем, принято объяснять как процессы одновременного протекания ряда форм температурной адаптации [18, 20]. Так, в естественных условиях различные виды (включая бактериальные компоненты и микропродуцентов) появляются либо активизируются в разное время текущего года, вероятно, более-менее оптимальное для развития каждого из них. При этом экологически однородные комплексы и функциональные группы (состоящие из спектра видов), формирующие ощутимый вклад в процесс биогеохимического круговорота ОВ данной экосистемы, включены и в процесс сукцессионного развития – имеющего конечное время для реализации любых стадий и фаз развития. Поэтому, в сукцессионном ряду данной системы, все подобные группы, как и составляющие их виды, следует рассматривать как единое целое – биоценоз [9, 14]. Причем, суммирование проводится с учетом последовательности их развития во времени, т.к. все группы и фитокомплексы, хотя и сопряжены в систему, неизбежно будут разделены продолжительными промежутками времени. Как правило, это целые стадии развития биоты, составляющие единицы измерений и содержание сукцессий – последовательного и

направленного изменения в составе видов и свойств среды.

Детальные проработки сезонной динамики для параметра T_m, как и механизмы его оптимизации в естественных условиях, характеризующие правую ветвь диапазонов толерантности для микроводорослей, в литературных источниках пока не приводятся. Существует множество отдельных исследований указывающих, что динамика T_m подчиняется тем же закономерностям, что и кривые сезонного хода $T_{opt} = f(T)$, например [22, 32]. Поэтому далее мы делаем допущение, что температурная адаптация комплексов фитоцена в ветви роста T среды, а соответственно и направленные изменения для показателя верхнего экологического предела T_m, подчиняются закономерностям, сходным с описывающими смещение зон экологического оптимума, т.е. уравнений вида: $(T_{opt}, T_m) = f(T)$.

Следует также учитывать, что адаптации к высоким температурам среды, близким к T_m, по сравнению с приспособлением к экологически оптимальным T_{opt}, относятся к сравнительно ”медленным” процессам (либо наоборот), поэтому неизбежно формируются фазовые сдвиги между моментами достижения конечных результатов по ходу разных видов адаптации. При этом, например, выделяют не менее 3-х разных этапов акклимации гидробионтов (по Б.Я. Виленкину [18]). Подобные сдвиги определяют вероятность возникновения нелинейных взаимодействий между оптимизационными показателями, а также текущими изменениями T среды.

Формы отклика μ/μ_m по географической модели. На рис. 2 приводятся результаты моделирования годовых изменений оптимизационных показателей T_{opt} и T_m, по моделям 1, 6–8, интегрировано отражающих приспособление комплексов автотрофных сообществ к сезонному ходу T_S (приведены среднедекадные) в ВДС разных широт гидросферы. При подстановке данных оптимизации для T_{opt} и T_m из модели 8 в уравнение 1, получали модельные кривые μ/μ_m, показанные на рис. 2а-г кривыми 4.

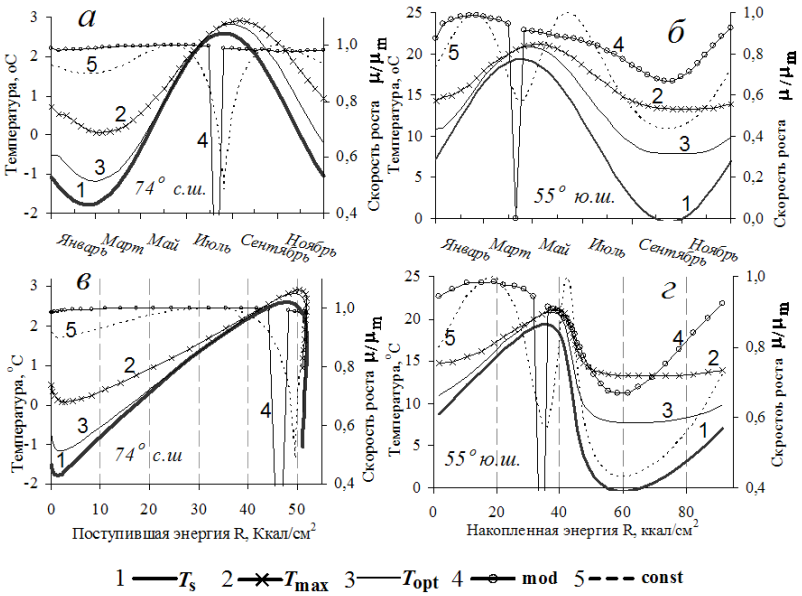

Рис. 2- Моделирование годового цикла динамики μ/μ_m и показателей T_{opt} и T_m по модели 1–8 для разных широт гидросферы. Фазовый сдвиг γ относительно хода среднедекадных T_S (по 6–8), составляет по $T_{opt} \approx 5$сут., а для $T_m \approx 10$ сут.:

а – северные широты (74° с.ш.), цифрами показаны кривые динамики: по левой шкале, 1 – модельный ход среднедекадных T_S (6–7), 2 — верхний предел T_m, °C; 3 –зона оптимума T_{opt}, °C; правая шкала, модельные кривые отклика μ/μ_m (по 1–8), 4 – вариант полной адаптации, 5 – неполная адаптация, ось абсцисс – линейное время;

б – модельные данные для южных широт (55° ю.ш.), обозначения см. рис. 1а;

в – результаты 74°с.ш., по энергетической шкале, ось абсцисс ΣR, ккал/см²;

г – результаты 55°ю.ш., по энергошкале (ΣR, ккал/см²).

Анализ форм и динамику функций μ/μ_m моделировали для высоких северных широт (74° с.ш.), а также в умеренной зоне южного полушария (55° ю.ш.). При моделировании динамики параметров T_{opt} и T_m по экстремальному принципу воздействия *T*-фактора, учитывали фазовый сдвиг γ между конечными результатами достижения этих показателей на функцию μ/μ_m. Во-первых, для экологического оптимума (”быстрый” процесс), во-вторых, верхнего экологического предела T_m (”медленный” процесс), относительно хода изменений *T* (кривая 1) в поверхностном слое (по 6–8). Для этого задавали запаздывание для $T_{opt} \approx 5$ сут, а для $T_m \approx$ 10сут, соответственно. На рис. 2а,в показаны модельные результаты для 74°с.ш., с использованием разных шкал: линейного времени (а), а также в единицах накопления солнечной энергии в водной среде с начала года (в), ось абсцисс – ΣR_i ккал/см^2 (см. выше). На рис. 2б,г приводятся модельные результаты для 50°ю.ш., с использованием этих же шкал.

Особенности искажения исходной информации любого рода, получаемой при натурных исследованиях и вносимых на этапе обработки за счет принудительной линеаризации, очевиден. Из сравнительного анализа данных на 2а,в и 2б,г следует очевидное заключение, что традиционно применяемая шкала времени ”по часам”, при использовании для анализа энергозависимых процессов, т.е. подчиняющихся законам сохранения – явно непригодна. Это относится как к процессам связанным с функционированием автотрофных компонентов планктона, так и в приложениях к характеристикам трансформации термодинамических свойств биотопа (верхней части ВДС) под действием *R*-фактора, а также трофически связанных с первичной продукцией групп биоты. Например, любые функциональные связи, произвольно трансформируются до полной неузнаваемости, причем, совершенно по разному в различных частях годового цикла поступления *R*.

Уточнение экстремальной функции μ/μ_m для свето-температурных условий. Выделим области монодоминирующего действия *T,R*-факторов за годовые циклы развития фитоценозов. Для этого используем свойства энергетических шкал Σ*R* и фазовых плоскостей *T–R* параметров отражать характер протекания энергозависимых процессов биосинтеза фитокомплексов [5, 11, 38] на примере рассматриваемых широтно-климатических зон 74°с.ш и 55°ю.ш. Особо отметим общеизвестную невозможность корректного (инструментального) разделения последствий воздействия для этой пары экологических *R,T*-факторов на биоту [4, 6, 17, 18], по крайней мере, в период их активной вегетации. С другой стороны, как показано выше, по характеру действия этих ведущих *L*-факторов, зона с отсутствием активной вегетации фитокомплексов, определяющая и остановку энергозависимых процессов фотосинтеза, относится к области монодомирующего влияния солнечной энергии – *R*-фактора. Согласно этому же экстремальному принципу, другую зону занимает область монодоминирующего влияния *T*-фактора или других *L*-факторов. На рис. 3 показаны области такого раздельного, монодоминирующего действия *R,T*-факторов в исследуемых широтно-климатических зонах, выделенные разной штриховкой.

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 [5–8].

Кратко охарактеризуем зоны преобладающего действия *T,ΣR*-факторов, приведенные на рис. 3. Календарный период монодействия *R*-фактора, на 74°с.ш., для случая свободной от льдов поверхности, составляет до 190 суток (октябрь–апрель), а на 55°ю.ш. около 130 суток (июнь–ноябрь). При этом область монодоминирования воздействия *T*-фактора на фитоклмплексы, для 74°с.ш. охватывает период около 170 суток, на протяжении которого в водную среду поступает и аккумулируется $\Sigma R \approx$ 35–40 ккал/см^2, при амплитуде $\Delta T \approx 4$°С. Для 55°ю.ш., за соответствующий период доминирующего действия *T*-фактора, оцениваемого в 230 суток, поступает и аккумулируется около $\Sigma R \approx$ 60–65 ккал/см^2, что обеспечивает размах годовой амплитуды $\Delta T \approx 18$°С. Введение в расчеты числовых (масштабных) множителей, по необходимости, позволяет дифференцированно рассматривать как скорости, так и численные параметры разнообразных процессов, протекающих в термодинамической и биотической подсистемах этих широт.

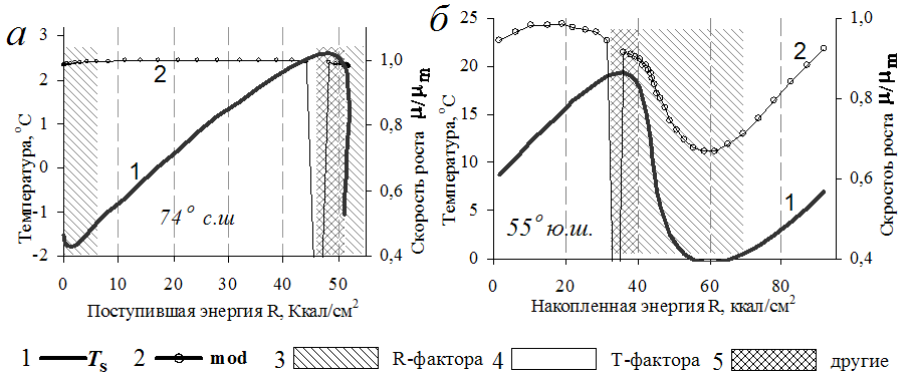

Рис.3 - Выделение областей монодоминирующего действия *T,R*-факторов по энергетическим шкалам с использованием фазовой *T–R* плоскости для широтно-климатических зон Баренцева моря и Южного полушария – ось абсцисс *ΣR*, ккал/см^2. Цифрами показаны: (левые шкалы), 1– ход среднедекадных T_S (по 6–7); (правые шкалы) 2 – модельный отклик μ/μ_m (по 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 – Баренцево море (74° с.ш.); б – Южное полушарие (55° ю.ш.).

Зона с максимальным подавлением активности микропродуцентов, а также часть прилегающей к ней начальной стадии осеннего гидробиологического сезона, представляет область 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. 3). С одной стороны, это определяется ее значимостью при формировании особенностей волнового развития для планктона, с другой – неопределенностью содержания явлений, при наступлении этого феномена. Учитывая объективность существования областей фазовой плоскости *T,ΣR*-факторов с преобладанием того или иного вида их действия, уточненная экстремальная функция, записанная относительно μ/μ_m принимает вид [2, 3, 7]

$$\mu/\mu_m = min\ (\mu_T, \mu_{R1}, \mu_{R2}),$$

где числовые значения функции, по условиям μ_{T1} и μ_{R2}, характеризуют действие *R*-фактора. В этом случае, они принимают числовые значения, хорошо известные из экспериментальных работ [2, 17, 21], соответствующих ”пороговому” (μ_{R2}) и ”насыщающему” (μ_{R2}) значению потоков солнечной энергии по ходу годового цикла поступления *R* и ее накопления *ΣR*. Причем, разовое достижение первого из них запускает процесс фотосинтеза, а достижение уровня ”насыщения” – показывает на переход механизма регулирования развития фитокомплексов, из области фазовой плоскости монодоминирующего воздействия *R*-фактора, в область *T*-фактора. В ветви снижения интенсивности поступления *R*, при близких к годовым величинам *ΣR*, характерных в данной широтной зоне, происходит обратный переход в зону монодоминирующего влияния *R*-фактора. Отметим, что при несколько других численных значениях, соответствующих изменению гидродинамических условий в ВДС [2, 22, 26, 28]. При этом в естественных системах, достижение этих уровней происходит быстро, а промежуток составляет примерно декаду и менее [5, 22, 23].

Таким образом, функциональная зависимость между *R,T*-факторами и свойствами водной среды, приводит к тому, что получаемые по моделям 1, и 6–8 функции μ/μ_m в форме отклика на моно- и/или мультипликативное влияние *T,R*-факторов, соответствуют

закономерностям их широтного распределения. Поэтому, при корректном формулировании исходных положений, получаемые результаты всегда должны соответствовать: а) зональному распределению свойств водных масс [1, 2, 12], б) закономерностям инсоляции на поверхность гидросферы [14, 21–23]. Эти свойства и определяют как рамки развиваемой в настоящей работе общей концепции регулирования деятельности планктонных комплексов, так и позволяют объективно контролировать корректность любых выкладок.

Отметим, что вынужденное игнорирование адвективных компонентов переноса тепла морскими течениями (или зон подъема холодных глубинных вод из криосферы Вернадского) могут приводить к отклонению T от расчетного хода в модели 6–7, например, на рис. 2 показанных кривыми 1. Но, принципиального значения, при решении достаточно идеализированных задач, такие отклонения не имеют.

Оценка ресурсного потенциала развития фитокомплексов для арктической биогеографической области. 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 водных объектов. Это следует из проанализированных выше свойств для любых энергозависимых процессов, протекающих в соответствующих координатах $T,\Sigma R$-параметров фазовой плоскости, устанавливающей скорость и общие закономерности развития в этих координатах. На рис. 4 приведены результаты моделирования стандартных характеристик экологических диапазонов толерантности для 4-х однородных комплексов микропродуцентов $F1ab$–$F4ab$ по модели 1.

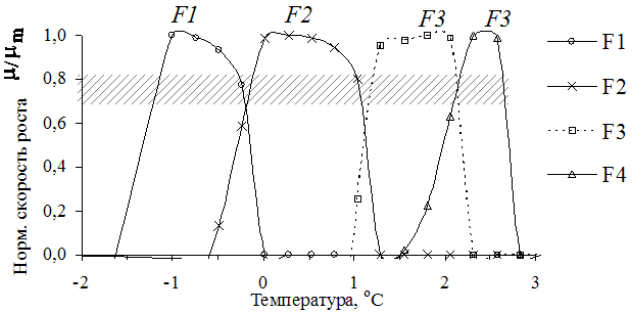

Рис. 4 - Результаты моделирования экологических диапазонов толерантности ($T_{эк}$) для экологически однородных фитокомплексов $F1ab$–$F4ab$ арктической биогеографической области, с учетом ее ресурсов ($\Sigma R \approx$ 50–55 ккал/см^2, при $\Delta T \approx$ –1.8–2.6°C ≈ 4.2°C).

Согласно результатам моделирования по 6–7, развитие фитокомплексов обеспечивается свето-температурными ресурсами данной широты бореально-арктической биогеографической области (74°с.ш.). При этом внешние факторы обеспечивают возможности развитие только для 4-х экологически однородных биогеографических фитокомплексов ($F1ab$–$F4ab$), что следует из совокупности свето-температурных ресурсов. Так, при уровне поступления свободной энергии за годовые циклы в сумме $\Sigma R \approx$ 50–55 ккал/см^2, за период активной вегетации поступает до 80% или около $\Sigma R \approx$ 40–42 ккал/см^2. Это обеспечивает общую годовую амплитуду $\Delta T \approx$ –1.8–2.6°C ≈ 4.4°C, при амплитуде T за период активной вегетации $\Delta T \approx$ 3.9°C.

При моделировании условий функционирования фитокомплексов $F1ab$–$F4ab$, руководствовались положениями, детально проанализированными в наших, более ранних работах [5, 10]. Так, при оптимизации экологических диапазонов по T разных F_i, использовалась следующая система правил, формализующих как условия функционирования, так и порядок смены для последовательно развивающихся комплексов фитоценоза, составляющих сукцессионный ряд.

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

2. Каждый из фитокомплексов F_i устойчиво развивается в температурном диапазоне близком к $\Delta T \approx 2.0–3.5^oC$, хотя сами границы диапазона колебаний по T могут быть существенно больше [10,37; 38].

3. Развитие i-го, экологически однородного F–комплекса должно обеспечиваться минимальным поступлением ”кванта” солнечной энергии в количестве $\Sigma R \approx 8–10$ ккал/см^2.

4. Полные (или завершенные) циклы развития F_i–комплекса происходит вне зависимости от календарной длительности периода поступления ”кванта” ΣR (принцип накопления изменений) [5, 10, 11].

Результаты моделирования сведены в таблице, где приводятся и оценки значений для множителя функции μ/μ_m, полученные по экспериментальным данным [5, 10, 37].

Таблица 1 - Температурная характеристика экологических диапазонов толерантности экологически однородных фитокомплексов ($F1ab–F4ab$) арктической биогеографической области (74°с.ш.) и множители функции μ/μ_m (1/сут), по результатам моделирования (1).

F–компл.	Диапазон толерантности Tэк				Q	μ_m, сут$^{-1}$		Экол-я х-ка	Сезоны
	T_{min}, °C	T_{max}, °C	T_{opt},°C	ΔT,°C		min	max		
*1**	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9***	*10****
*F*1*ab*	-1,6	-0,1	-1	2.2	10	0.1	2	*Bacill*	Весна
*F*2*ab*	-0,6	1,2	0,3	3.0	10	0	3	*Bacill*	Весна
*F*3*ab*	1	2,2	1,9	3.5	5	0	3	*Bacill*	Весна
*F*4*ab*	1,5	2,8	2,2	4.5	1,5	0	2	*Dinofl*	Лето

Прим.: *колонка №1 – обозначение i-го F_i фитокомплекса (цифрами – порядковый номер в данном сукцессионном ряду, буквми – биогеографическая область: a – арктическая, ab – аркто-бореальная, b – бореальная);

**колонка №9 – доминирующие группы микроводорослей (*Bacill.* – диатомовые, *Dinofl* – перидиниевые;

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

Совокупность данных таблицы позволяет получение конкретных численных значений по отклику F_i фитокомплекса μ/μ_m, при случае необходимости восстановления динамических рядов.

Обсуждение результатов. *Моделирование кривых отклика μ/μ_m и вероятные формы экологических стратегий.* На рис. 1 приводится пример конкретного применения уравнений 1а и 1б для анализа формообразования кривых отклика μ/μ_m, по характеристикам диапазона толерантности разных систематических групп микроводорослей (зеленые, диатомовые и перидиниевые). На модельных результатах показано, что с увеличением числового значения Q диапазон T_{opt} сужается, а левая и правая ветви кривых откликов увеличивают кривизну. При снижении значений Q происходит обратный процесс: кривизна уменьшается, а зона экологического оптимума расширяется до максимальных значений, при одновременном росте ассиметричности кривой отклика, в соответствии с положением зоны экологического оптимума. Предположительно, подобные изменения для инвариантной функции $\mu/\mu_m = f(T_m, T_{opt}, T_{min}, Q)$, следует рассматривать в качестве базовых экологических стратегий разных групп микроводорослей, регулирование которых происходит по экстремальному принципу (см. далее). При величине $Q \geq 2.0–2.5$, инвариантная функция μ/μ_m для всех систематических групп адаптированных микроводорослей становится близкой к ”нормальным” (колоколообразным) распределениям.

Исходя из общих положений теории действия L-факторов, можно предполагать, что при формах кривых отклика, наблюдаемых при малых значениях Q, приведенных на рис. 1а, в правых частях происходит мультипликативное взаимодействие T с другими экологическими

факторами, типа: вариаций запасов разных форм биогенных элементов (S), концентраций фитопланктона (A) или других форм биоты. При этом для правой ветви, в градиенте *T*-фактора происходит снижение относительного вклада его влияния на данную группу микроводорослей, т.е. понижение степени монодоминантности воздействия *T,* по сравнению с влиянием других факторов [14]. В совокупности, это приводит к более резкому снижению функции μ/μ_m в этой части кривых отклика (см. рис. 1а и 1в). Причем, подобные формы кривых наиболее характерны для реакций биоты в ненарушенных условиях естественных систем [9]. В свою очередь, формы инвариантной функции μ/μ_m при высоких Q, приближающихся к 3, показанные на рис. 1в, соответствуют исключительно монодоминирующему действию *T*-фактора [6], предположительно во всем диапазоне толерантности.

Таким образом, чем больше эффект влияния *T*-фактора и степень его доминантности, тем ближе форма отклика биосистем к симметричным кривым – стандартному типу распределения реализованного биопродукционного потенциала биоты. Но, в своей совокупности, приведенные на рис. 1 инвариантные функции вида μ/μ_m составляют континуальное распределение [16], трансформация которого описывается законами, известными из теории нормальных распределений в биометрии, который имеет хорошо отлаженный аппарат количественного анализа [15].

Поясним возможные типы потенциальной реализации экологических стратегий для однородных групп-доминант микроводорослей [3], на примере варьирования *Q* – коэффициента формы (ур-е 4). При этом допускается, во-первых, что положение экологического оптимума, закреплено генетически, хотя в определенной степени и может смещаться по температурной шкале. Во-вторых, ширина интервала экологического оптимума или близких к таким условий, может варьировать в достаточно большом диапазоне. Согласно результатам моделирования, снижение коэффициента ускорения биохимический реакций (биологическое содержание *Q*), при действии данного *L*-фактора (рис. 1а), приводит к существенному расширению зоны экологического оптимума существования, примерно до 3–5 раз (см. рис. 1а,в и 4). С другой стороны, в этом случае возрастает влияние совокупности других факторов, наиболее существенное в области повреждающих и летальных воздействий. Соответственно, оптимальная стратегия путем изменения *Q* заключается в поддержании динамического равновесия между двумя экстремумами: с одной стороны – максимизация зоны экологического оптимума и росте ”независимости” от *T*, с другой – минимизацией эффектов ”угнетения” в зоне повреждений и летальных воздействий, при соответствующем росте влияния *T*. Исходя из рис. 1а,б,в, действие этих параметров в характерных областях диапазонов толерантности, меняются в противоположных направлениях.

В ряде современных экспериментальных работ получены данные о реальности приведенных типов экологических стратегий планктонными комплексами. Речь идет о реакциях микроорганизмов, наблюдаемых в экстремальных условиях существования высоких широт: для области паковых льдов с круглогодично отрицательной *T*. Причем, как для фитопланктона [32], так и для бактерий [33]. Такие эффекты и соответствующая им экологическая стратегия идентифицируются по характеру стабилизации *Q*, в определенных диапазонах температурной шкалы, с соответствующими отклонениями от физико-химического закона Вант-Гоффа–Аррениуса, т.е. по вариациям коэффициента ускорения биохимических реакций.

Моделирование параметров оптимизации отражающих адаптацию к действию T-фактора. В первую очередь отметим соответствие полученных при моделировании результатов динамики параметров оптимизации T_{opt} (кривая 3) и T_m (кривая 2), экспериментально полученным значениям, приводимым в литературных источниках [1, 22, 30, 31]. С другой стороны, отметим различия в ходе изменений параметров T_{opt} и T_m для высоких и умеренных широт. В частности, это приводит к разным по выраженности эффектам, отражающимся на форме отклика для инвариантной функции μ/μ_m. (кривые 4). Некоторые из эффектов детально рассмотрены ниже. Отметим и наиболее важные особенности, выявленные при использовании моделей вида (8). Во-первых, в естественных условиях изменение параметра оптимизации соответствующего верхнему экологическому пределу T_m, характеризующему влияние угнетающе действующих на микропродуцентов высоких *T*, будет всегда оптимизироваться, следуя сезонному ходу средних *T* воды в фотической зоне. Во-

вторых, значения параметра T_m для биоты адаптированной к среде, должны устойчиво превышать величину экологического оптимума T_{opt}. Следовательно, это относится и к ходу изменений T в среде, характерных для данной физико-климатической области и сезона. Следует предполагать наличие сходного типа изменчивости и нелинейности для сезонных вариаций других оптимизационных параметров, интегрировано характеризующих процесс термоадаптации: т.е. T_{min} или Q, что подтверждается совокупностью современных данных [34].

Одним из наиболее важных результатов моделирования функции отклика по 1 и управляющих параметров по 8, мы считаем формальное обоснование доказательства, что влияние L-факторов на биотические компоненты морских экосистем несводимо ни к тому или иному их пороговому или критическому значению, ни к любому из текущих значений.

Для температурного экологического фактора (а вероятно, и любого иного вида действия на биоту), относящегося к монодоминирующим L-факторам и имеющих соответствующий тип действия, не менее существенное влияние заключается в самом факте однонаправленных изменений – трендов (см. рис. 2б). Важнейшим показателем проявления тех или иных эффектов в динамике L-факторов, являются их первая и вторая производные – скорость (dL/dt) или ускорение (d^2L/dt^2) изменения L в водной среде, показанные на примере T (сезонные, локальные или катастрофические). При этом совершенно не исключается и вариант, что для некоторых форм воздействий или факторов сами абсолютные значения могут вообще не оказывать никакого влияния на биоту, в силу возможности их ”обхода” в ходе адаптации.

Причем, данный вывод являлся очевидным, т.к. следует из совокупности экспериментальных фактов по исследованию воздействий большинства экологических факторов (от температуры до концентраций субстратов), например, наблюдаемых при исследованиях реакций биоты на перемешивание глубинных и поверхностных вод [35]. С другой стороны, как известно, сами диапазоны толерантности к действию того или иного фактора всегда существенно шире, чем зона возможной активности или нормального существования видов или их отдельных группировок, в особенности предварительно адаптированных [1, 2, 17, 20]. Достаточно очевидно, что такой отдельный тип воздействий как скорость либо ускорение изменения для L-факторов, весьма существенно сказываются на устойчивости функционирования биоты в целом. Вероятно, что в экологически однородных комплексах фитоценозов либо функциональных групп микробиоты, подобный тип воздействий является одной из движущих сил развития и смены видов – фактор сукцессии.

Эффекты угнетения, генерируемые под влиянием динамики T (правило схождения). Результаты моделирования оптимизационных параметров интегрально учитывающих характер адаптации для экологически однородных комплексов в сообществах автотрофов (T_{min}, T_{opt}, T_m) = $f(T)$, приводится на рис. 2. Исходя из типа действий L-факторов (см. выше), вполне очевидно, что при схождении кривых оптимизации в определенных стадиях развития (см. ниже), на критическую величину $\Delta T \approx 0.5–1.0^oC$, в водной среде происходит последовательное изменение типа действия T-фактора на биоту. Вероятно, континуально, от трофического прямодействия к повреждающему и далее переход к летальному воздействию.

Максимальное проявление угнетающих эффектов прямодействия T сводится к полному, т.е. 100% подавлению активной жизнедеятельности всех групп автотрофов. Это вызывает соответствующие изменения для функции отклика μ/μ_m, которая в области максимизации эффекта распадается на две отдельные ветви (см. рис. 2), что может наблюдаться в любой части гидросферы. По результатам моделирования экологические стратегии, связанные с возможностью компенсации этого эффекта за счет вариаций коэффициента температурного ускорения Q (см. выше), для случая ”схождения кривых адаптации” не действуют. Так, изменения Q приводят только к различной выраженности эффекта или колебаниям ширины зоны подавления сообществ микроводорослей. Результат, вполне вероятно, связан с характером проявления реакций отклика биоты на воздействия, которые осуществляются на одном уровне – организмов и популяций, а их эффекты – проявляются на уровне экологических комплексов и отдельных компонентов сообществ (фитоценозах и функциональных группах микробиоты).

Исходя из результатов моделирования кривых отклика μ/μ_m с использованием уравнений географической модели (1 и 6–8), сформулировано правило ”схождения” кривых оптимизационных показателей термоадаптации. В приложении к динамике показателей разных форм приспособления компонентов планктона к действию сезонных трендов T, формулировка

правила ”схождения” кривых оптимизационных параметров такая: фазовые сдвиги между показателями разных форм температурной адаптации комплексами экологически однородных групп фитоценов или функциональными группами микроорганизмов, отображаемые динамикой функций вида (T_{opt}, T_m) = $f(T)$, при любом их сближении на критическую величину ΔT = (T_{opt} – T) ≈ 0.5–1.0°C, приводят к нелинейным реакциям, угнетающим развитие биоты. Действие этого правила устойчиво прослеживается при моделировании влияния сезонного хода T на T_{opt} и T_m в умеренных (рис. 2б,г) и высоких (рис. 2а,в) широтах обоих полушарий гидросферы. Само это правило, по существу, представляет одно из следствий трансформации типа монодоминирующего действия L-фактора.

При этом эффект угнетения биоты, зафиксированный в правиле схождения кривых оптимизации и полученный нами на модельных данных, имеет свой реальный аналог в природе и имеет определяющее значение на формирование общего сценария сукцессий планктона для умеренных широт. Речь идет о явлении возникающем в процессе циклического развития и прослеживаемом как одна из особых фаз развития фитоценоза. Этот феномен повсеместно наблюдается в умеренных широтах морских и пресноводных объектов, являясь причиной формирования бимодального сценария волнового развития планктона Богорова–Ширшова. Детальный обзор работ по анализу бимодального сценария развития автотрофов и причин этого явления в морских и пресноводных системах, приводится в работах [1, 2, 19].

С другой стороны, угнетающий эффект сезонной изменчивости T, устойчиво получаемый при моделировании по 1–8 (см. рис. 2), можно связать и с наблюдаемой в умеренных и высоких широтах фазой ”чистой воды”. В реальных условиях наступлению этой фазы обычно предшествует интенсивное развитие микроводорослей, характерное для этой части периода активной вегетации. С наступлением стадии или фазы ”чистой воды” (лучше всего наблюдаемой после сильного ”цветения”), происходит резкое ”просветление” в ВДС, когда ее прозрачность скачкообразно увеличивается в несколько раз [10, 19]. При этом биомасса автотрофов в деятельном слое снижается до минимальных за весь период активной вегетации значений, а функциональная активность близка к нулю [5, 10, 11]. Таким образом, фаза ”чистой воды” практически разрывает волну развития автотрофов на две части, что в целом соответствует модельным результатам, полученным выше по географической модели (6–7) и функции отклика μ/μ_m по модели 1.

Этот феномен известен достаточно давно, но традиционно связывается либо с трофическими взаимодействиями в системах ”фито–зоопланктон”, либо с другими экологическими факторами. Например, в работе [36] 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 связанным с эффектами, генерируемыми за счет взаимодействия климатических и физико-химических условий с прессом популяций зоопланктона – дафниями, которые быстро ”выедали” автотрофов. Отметим, что далее дафнии прекращали такое воздействие. Подобные эффекты ежегодного и резкого наступления фаз ”чистой воды”, устойчиво наблюдаются в пресноводных и морских экосистемах в середине летнего гидробиологического сезона, что достаточно детально анализируется и в ряде наших работ [5, 10, 37]. Тем не менее, как причины формирования такого эффекта, так и его последствия, вплоть до настоящего времени очень слабо изучены, предоставляя поле для отвлеченных от реальности фантазий.

Эмпирические закономерности в динамике оптимизации биоты к действию T. Обобщая материалы множества опубликованных исследований по температурной адаптации сообществ автотрофов (составляющих отдельное направление гидробиологии), можно сделать ряд заключений относительно вероятного влияния условий и ряда факторов на форму кривых μ/μ_m, причем действующих через динамику смещений для отдельных показателей диапазона термотолерантности: $\mu/\mu_m = f(T_{min}, T_m; T_{opt}, Q)$. Кроме этого, анализ литературных источников позволяет определить как собственно факторы, так и характер изменения этих показателей при процессах температурных адаптаций (см. выше) разными группами биоты. Нами получены следующие заключения, приведенные далее.

1. Каких-либо существенных или качественных различий между морскими и пресноводными экосистемами для разных форм температурных адаптаций фитопланктона к изменению T, не выявлено [22, 30, 31].

2. Экологический показатель оптимума – параметр T_{opt} не является константой для многовидовых сообществ в любых типах водных биотопов. При этом амплитуда текущих изменений параметра T_{opt}, за каждый из годовых циклов динамики T, в целом приближается к ширине наблюдаемого диапазона термотолерантности большинства видов, адаптированных соответствующим образом [17, 19, 22].

3. Благодаря непрерывной подстройке оптимизационных параметров микроорганизмов к динамике T, способность к температурным адаптациям на уровне многовидовых сообществ микропродуцентов или бактериопланктона приводит к тому, что интервал зоны экологического оптимума T_{opt} процессов первичного или вторичного биосинтеза непрерывно смещается на температурной шкале [30, 31].

4. Смещение осуществляется таким образом, что различия между экологическим оптимумом T_{opt} и текущей T биотопов, всегда являются минимальными [22] – принцип экономии энергии.

5. На протяжении годовых циклов изменчивости T среды, ее текущие значения устойчиво не превышают величин экологического оптимума T_{opt}, устанавливаемого экспериментально. Причем, для умеренных широт (40–60° с.ш.), экспериментальные вличины T_{opt}, обычно, не опускаются ниже 15 ^{o}C [22], и при этом, всегда несколько превышают текущее значение T, характерное для данного сезона в конкретной физико-климатической области. В свою очередь, другие исследования утверждают, что годовой ход этой пары параметров практически параллелен [21]. В совокупности, это указывает на эндогенную природу регулирования динамики оптимизационных параметров, постоянно коорректирующихся факторами среды.

6. Величина верхнего экологического предела T_m также не представляет собой константу, ни для отдельных видов, ни для многовидовых сообществ во всех типах водных систем [21, 22]. Установлено, что амплитуда T_m в каждом годовом цикле T, по сравнению с амплитудами экологического оптимума T_{opt}, всегда меньше [7, 30, 31].

7. С другой стороны, изменчивость обоих оптимизационных параметров полностью сопряжена: смещение зоны экологического оптимума всегда приводит к смещению предельных значений по T_m, и наоборот. При этом изменения параметров T_m, и T_{opt} никогда не бывают пропорциональными, а связь носит устойчиво нелинейный характер в годовом цикле изменчивости T.

8. Динамика изменения параметра T_m при оптимизации к T среды, в целом определяет устойчивость существования экологически однородных групп в ходе сукцессии сообществ [10, 33, 37, 38].

9. Влияние изменений параметра ускорения Q_{10} на регулирование самих скоростей биохимических реакций в многовидовых сообществах естественных систем и всевозможных биотопов, для большинства биохимических процессов либо отсутствуют, либо весьма слабо выражены [32, 34, 37, 38]. Это традиционно рассматривается как отклонение от кривых Крога или закона Вант-Гоффа–Аррениуса. С другой стороны, именно стабилизация этого показателя может быть рассмотрена как экологическая стратегия связанная с адаптацией к экстремальным условиям (см. выше)

10. Интенсивность потока солнечной энергии R прямого влияния на характер действия температуры на биоту, как правило, не оказывает [18, 22]. По крайней мере, в настоящее время не существует способов разделения этих эффектов [21–23]. Так, при любых уровнях солнечной радиации сохраняются не только формы температурных кривых отклика μ/μ_m, но и положение характерных точек диапазона толерантности на температурной шкале [21]. Поэтому, наиболее вероятно, что ход температурных адаптаций или акклимаций, во всех типах водных экосистем, мало связан с интенсивностью потока солнечной энергии [17]. Исключение составляют достаточно редкие случаи повреждающего или летального действия для сверхвысоких уровней освещенности или область действия ультрафиолета [2, 22, 39].

11. На всех широтах и для любых типов водных объектов гидросферы (морских, пресноводных), параметры оптимизации, отражаемые кривыми $T = f(\varphi', t)$; $T_m = f(T)$ и $T_{opt} = f(T)$ – устойчиво проявляют тенденцию к схождению на минимальную (критическую) величину $\Delta T = (T_{opt} - T) \approx 0.5–1.0^{o}$C. Важнейшим фактом является одномоментность схождения всех кривых на любых объектах [11, 31, 32; 39].

12. Важнейшим элементом динамики оптимизационных параметров T_m и T_{opt} для фитокомплексов, представленных как экологически однородные группировки, является экспериментальное выявление факта, что максимальное схождение кривых T_m, и T_{opt} устойчиво приурочено к определенному периоду астрономического времени [5, 10, 22, 31]. Это момент, непосредственно предшествующий переходу к осеннему гидрологическому сезону, когда в большей части того или иного полушария гидросферы (см. рис. 2а,б), наблюдается максимум прогрева ВДС в текущем цикле динамики R и T (конец июля–начало августа).

Мы считаем, что приведенные выше положения, существенно помогают пониманию как самого принципа действия физико-географической модели 6–7, так и соответствующих изменений оптимизационных показателей по модели 8, а также будут способствовать правильной оценке результатов полученных по модели кривых отклика 1–5. Особо выделим, что совокупность последних заключений (8–12), приводит к вполне обоснованному выводу о существовании климатических норм – т.е. наличии устойчивой широтной зональности для экологического оптимума T_{opt} [5, 10] и других оптимизационных показателей (T_{min}, T_m и Q_{10}). Фактически, это эквивалентно выводу о существовании системы географических закономерностей, в связи с монодоминирующим прямодействием T-фактора, для специализированных по биотическим компонентам экосистем и проявляемых как особая форма зональности параметров оптимизации: T_{min}, T_m; T_{opt} и Q_{10}. При этом существование географической зональности в форме климатических ”норм” [37, 38, 39] для некоторых характеристик, экспериментально показано конкретными результатами, следующими из обобщения работ начального этапа исследований закономерностей адаптаций к T [11, 17, 18, 21].

Оценка ресурсного потенциала развития фитокомплексов. Согласно результатам моделирования, развитие фитокомплексов в любой биогеографической области обеспечивается базовыми свето-температурными ресурсами. На примере аркто-бореальной биогеографической области (74°с.ш.) показано, что они обеспечивают возможность развития только 4-х экологически однородных биогеографических фитокомплексов ($F1ab$–$F4ab$). Это следует из совокупности обеспечениями ресурсов водной среды: при уровне поступления свободной энергии за годовые циклы в сумме $\Sigma R \approx$ 50–55 ккал/см^2, за период активной вегетации поступает до 80% или около $\Sigma R \approx$ 40–42 ккал/см^2. Это обеспечивает годовую амплитуду $\Delta T \approx$ –1.8–2.6°С ≈ 4.4°С, а соответствующая амплитуда за период активной вегетации, оценивается в $\Delta T \approx$ 3.9°С. Исходя из полученных данных, достижение фазы ”чистой воды”, в этой широтной зоне и биогегеографической области весьма маловероятно, в силу незначительности амплитуды ΔT в период вегетации. С другой стороны, процесс сукцессионного развития и ряд фитокомплексов, развивающихся в этой широтной зоне резко прерывается снижением инсоляции в самом начале летнего сезона (рис. 2). Соответственно, что и осенний гидробиологический период здесь практически отсутствует.

В целом, совокупность рассчитанных характеристик фитокомплексов позволяет получение конкретных численных значений по отклику F_i фитокомплекса μ/μ_m при необходимости восстановления динамических рядов биомасс или функциональных показателей. Это и является практическим выходом настоящей работы.

Заключение. Вполне очевидно, что в исследованиях законов развития компонентов планктона во временных и пространственных рядах, т.е. сукцессии проходящей под действием факторов среды, обязательным этапом является переход от эмпирических попыток абстрагирования (отображающих в качественных образах количественные изменения реальных свойств биоты), к оперированию рядом идеальных или абстрактных форм. Только это позволяет применять соответствующий аппарат формализации и количественного анализа. Этому будет предшествовать и стадия создания новых понятий, которые вероятно, особенно вначале, будут мало совместимы с эмпирическими данными. Тем не менее, идеализация природных явлений является необходимым этапом исследования любых объектов, причем, даже если это вступает в противоречие с некоторыми наблюдаемыми реально явлениями – эмпирическими фактами, что сформулировано В.И. Вернадским [40]. Такой процесс требуется для вывода законов развития в естественных системах.

С другой стороны, абстрагирование для любых биологических объектов, не относится к играм с учетом–исключением каких-то понравившихся или не понравившихся отдельным

авторам свойств. Это процесс концептуального выражения всей совокупности реально полученных результатов – тест на соответствие натурным данным. Потому и сама идеализация явлений имеет смысл только тогда, если возможен переход к новому видению исследуемых объектов, а мышление начинает двигаться в другой плоскости, по отношению к той, в которой накапливаются эмпирические знания. В свою очередь, формализация идеализированного биологического объекта, потребуется только тогда, если он может представить исследуемый объект в новом аспекте, причем – эмпирически мало выражаемом.

Только при таких условиях отношения между символами логики будут отображать существующие реально ”взаимодействия вещей”, а не фантазии, являясь равнозначными эксперименту, а, соответственно, должны неизбежно приводить к логически безошибочным выводам, по крайней мере, во всех случаях корректной формулировки своих положений [1, 2]. Данное состояние в полной мере применимо к явлениям биологической сукцессии в гидросфере, непрерывно корректируемой множеством факторов. Поэтому ее исследование с неизбежностью требует предварительного восстановления реальных динамических рядов, до некоторого ограниченного набора идеальных форм. Например, используя процедуру вычленения действий основных факторов от второстепенных, возмущающих набор дискретных, ”идеальных” форм. И только после этого можно начинать искать законы развития по В.И. Вернадскому [40].

Учитывая выше изложенное, понятно, что разрабатываемый нами подход, действительно мало связан с конкретной реакцией реальной особи или отдельных популяций гидробионтов на T среды, т.к. оперирует идеальным объектом – математической функцией в форме инвариантной кривой отклика $\mu/\mu_m = f(T_m, T_{opt}, T_{min}, Q)$. Но даже этому ”идеалу” есть вполне объективные основания в природе исследуемого объекта: для систем гидросферы реальность – континуальна, а в глобальных водных потоках движущихся по линиям скольжения в тонкой пленке ВДС гидросферы, под действием солнечной энергии и поля геопотенциала, ”застывшие” формы для композиций биотических компонентов, как и устойчивые соотношения между ними, практически отсутствуют – вероятно они ”запрещены”. Тем не менее, даже достаточно высокая степень проведенной в настоящей работе идеализации процессов воздействия T-фактора на биоту, привела к получению целого ряда заключений, помимо всего прочего, имеющих свои аналоги в реальности. Причем, этап их чисто эмпирического выявления и систематизации был завершен достаточно давно. Но, без ”предварительных” знаний о причине их проявления или содержательного смысла процессов, они только путали ”стройность” качественных схем и концепций.

1. К ряду основных причин, требующих проведения процедуры восстановления эмпирических рядов, относится и необратимый характер искажения исходной информации о любых явлениях развития биоты морских систем, вносимых на этапе их обработки – за счет принудительного введения линейных шкал дискретного времени. Сравнительный анализ форм представления данных в энергетическом и дискретном вариантах позволяет сделать заключение, что традиционно применяемая шкала времени ”по часам” непригодна для анализа энергозависимых процессов, подчиняющихся законам сохранения. В первую очередь это относится к анализу функционирования автотрофных компонентов планктона и характеру трансформации свойств водных биотопов в верхней части ВДС под действием R-фактора, а также для трофически связанных с первичной продукцией групп биоты. Показано, что любые функциональные связи энергозависимых процессов, при введении линейных шкал, совершенно произвольно трансформируются до полной неузнаваемости, причем, совершенно по разному в различных частях годового цикла солнечной энергии.

2. Исходя из результатов моделирования кривых отклика μ/μ_m по уравнениям 1–8 и положений из приведенной сводки экспериментальных фактов по характеру динамики параметров оптимизации автотрофных и гетеротрофных компонентов планктона, сформулировано правило ”схождения” кривых температурной адаптации: фазовые сдвиги показателей разных форм температурной адаптации однородных группировок отображаемые функциями вида $(T_{opt}, T_m) = f(T)$, при их сближении на критическую величину $\Delta T \approx 0.5^oC$, приводят к нелинейным реакциям и максимизации угнетающих развитие биоты эффектов (рис. 2). При этом существует система географических закономерностей, связанных с особенностями действия T-фактора и солнечной радиации, специализированная по биотическим компонентам

и проявляемая как зональность параметров адаптации T_{min}, T_m; T_{opt} или Q.

3. Важным результатом моделирования является формальное обоснование положения, что влияние L-факторов на биотические компоненты морских экосистем несводимо ни к тому или иному их пороговому или критическому значению, ни к любому из текущих значений. При этом анализ ряда свойств кривых отклика μ/μ_m, построенных по эмпирическим данным или при моделировании реакций биосистем на воздействие T, показывает следующее. Равные по величине интервалы смещений в градиенте действия T-фактора, но разные по знаку смещений, т.е. ”плюс” или ”минус”, во всех областях диапазонов толерантности по T приводят к качественно различным последствиям для функционирования компонентов планктона.

4. Разработанная и апробированная схема расчета характеристик отдельных фитокомплексов, на примере разных широтных зон, позволяет получение как самих счетных единиц сукцессионных рядов, так и оценок их реализации в конкретных численных значениях, согласно отклику F_i фитокомплекса μ/μ_m. При необходимости это позволяет восстановление динамических рядов для биомасс или функциональных показателей, что является практическим выходом настоящей работы.

Самыми очевидными обобщениями полученных результатов являются, с одной стороны, реальность множества форм термоадаптаций, с другой – существенная нелинейность проявляемая в отклике μ/μ_m. Но гораздо важнее этих констатаций, является выявление явной анизотропности воздействия T-фактора на биоту и детерминированный характер процессов в гидросфере. Вполне вероятно, что именно такие свойства имеют отношение к формированию необратимых процессов для водных экосистем, наиболее ярко проявляющихся в сукцессиях. Образно говоря, получено подтверждение поговорки, что в одну воду дважды не войдешь.

Вывод. Результаты моделирования кривых отклика по величине и особенностям форм реализации потенциала μ/μ_m в градиенте T-фактора, а также совокупность приведенных выше заключений, приводят к такому выводу. Влияние температурного фактора на надорганизменные биоструктуры водных систем (ценозы, сообщества), представляет редкий, весьма необычный для абиотических факторов тип влияния на биоту, который, можно рассматривать как анизотропию действия. Формально подобная анизотропия влияния температурного фактора, может являться одной из причин существования направленных воздействий на структуру биотических компонентов либо при фиксации протекающих в водной среде явлений, что также определяет свойство необратимости процесса биологического развития. Данный вывод можно считать доказанным на примерах для компонентов морского планктона: экологически однородных групп фитоценозов и функциональных группировок микробиоты.

Список литературы

1. *Биология океана.* Т. 1. Биологическая структура океана/Отв. ред., д-р бил. наук М.Е. Виноградов. –М.: Наука, 1977а. – 398 с.

2. *Биология океана.* Т. 2. Биологическая продуктивность океана / Отв. ред., д-р бил. наук М.Е. Виноградов. – М.: Наука, 1977б. – 399 с.

3. *Меншуткин В.В.* Имитационное моделирование водных экологических систем. СПб.: Наука, 1993. – 154с.

4. *Заугольнова Л.Б, Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В.* Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). — М.: Наука, 1988. — 184 с. (Заугольнова и др., 1988)

5. *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. – pp. 131─144.

6. *Урманцев Ю.А.* Заметки системонома об экологических модификациях // Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Тр. межд. симпоз.СССР, Нальчик, 1–12 июля 1990г.Л.:Гидрометеоиздат.1991. – С.61 – 74.

7. *Астраханцев Г.П., Меншуткин В.В., Петрова Н.А., Руховец Л.А.* Моделирование экосистем больших стратифицированных озер. — СПб.: Наука, 2003. — 363 с.
8. *Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С.* Математическая биофизика.─ М.: Наука, 1984.─304 с.
9. *Заварзин Г.А.* Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2004.─ 348 с.
10. *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.: Гидрометеоиздат, 1991.- С.221 – 247.
11. *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.
12. *Степанов В.Н.* Океаносфера.─М.:Мысль,1983. ─ 270с.
13. *Ретеюм А.Ю.* Земные миры.─М.:Мысль,1988.─268с.
14. *Реймерс Н.Ф.* Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы).─ М.: Журнал «Россия молодая», 1994.─367с.
15. *Лакин Г.Ф.* Биометрия: Учебное пособие для биол. спец. вузов. - М.:Высшая школа, 1990. 352с.
16. *Шитиков В.К. Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: в 2─х кн. Кн.1 и 2. - М.: Наука, 2005.─ 281 + 337 с.
17. *Финенко 3.3.* Адаптации планктонных водорослей к основным факторам океанической среды/Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана. - М.: Наука, 1977. – С. 9–18.
18. *Виленкин Б.Я.* Влияние температуры на морских животных/Биология океана. Т.1. Биологическая структура океана. - М.: Наука, 1977. – С. 18–26.
19. *Михеева Т.М.* Сукцессия видов в фитопланктоне: определяющие факторы. — Минск: Изд-во БГУ им. В. И. Ленина, 1983. — 72 с.
20. *Винберг Г.Г.* Зависимость скорости онтогенетического развития от температуры // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. - Л.: Наука, 1987. -С. 5─34.
21. *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.
22. *Страшкраба М., Гнаук А.* Пресноводные экосистемы. Математическое моделирование. - М.: Мир, 1989. – 376с.
23. *Зилитенкевич С.С., Монин А.С, Чаликов Д.В.* Взаимодействие океана и атмосферы. – Океанология. Гидрофизика океана. Т. 1. - М.: Наука, 1978. С. 208–239.
24. *Седов Л.И.* Методы подобия и размерности в механике. - М.: Наука, 1987. - 432с.
25. *O'Neill R.V., Gardner R.H., Mankin J.B.* Analysis of parameter error in a nonlinear model // Ecol. Modelling.-1980.- 8. – P. 297—311,
26. *Баринова С.С., Медведева, Л.А., Анисимова, О.В.* Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. – Pilies Studio, Тель Авив, 2006. – 498 с.
27. *Cana1e R.P., Asce A.M., Toga1 A.* Effects of temperature on phytoplankton growth //J. Environ, Sag. Div. Proc. Amer. Soc. Civ. Eng. 1974, vol.100, N 1. – P. 231-241.
28. *McCullough E.C.* Total daily radiant energy available extraterrestrially as a harmonic series in the day of the year. Arch. Meteorol. Geoph. Biokl., Ser., 1968. B 16. – P. 129—143.
29. *Вернадский В.И.* История минералов земной коры / Избранные сочинения. История природных вод. T.IV. Кн. 2. - М.: Изд–во АН СССР, 1960. – С. 7─538.
30. *Aruga Y.* Ecological studies of photosynthesis and matter production of phytoplankton. I. Seasonal changes in photosynthesis of natural phytoplankton// Bot. Mag., 1965a, vol.78. – P.280–288.
31. *Aruga Y.* Ecological studies of photosynthesis and matter production of phytoplankton. II. Photosynthesis of algae in relation to light intensity and temperature//Bot. Mag., 1965b, vol.78. – P.360–265.
32. *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.

33. *Thingstad T.F., Martinussen I.* Are bacteria active in the cold pelagic ecosystem of the Barents Sea? // Polar Res. 1991. Vol. 10, N 1. – P. 255—266.
34. *Pomeroy L.R., Wiebe W.J.* Temperature and substrates as interactive limiting factors for marine heterotrphic bacteria//Aquat. Microbiol. Ecol. 2001. Vol. 23. – P. 187-204.
35. *Безносов В.Н.* Процесс детритообразования в условиях нарушения структуры водных масс в морских водоемах //Экосистемные перестройки и эволюция биосферы.-2001.- Вып. 4. - М.: Изд-во ПИН РАН. - С. 154-159.
36. *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.
37. *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. 1990а. 37с.
38. *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.
39. *Гигиняк Ю.Г.* Светотемпературная взаимосвязь и ее значение при определении экологических границ существования гидробионтов // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. - Л.: Наука, 1987.- С. 91—97.
40. *Вернадский В.И.* Проблемы биогеохимии. (Тр. Биогеохим. лаб., Т. 16). - М.: Наука, 1980. – 320 с.

Формулювання та аналіз моделі впливу температури на біопродукційний потенціал компонентів фітоценозу в водних екосистемах. Бардан С.І., Сербов М.Г.

Обговорюється вплив сезонних змін температури на характер розвитку автотрофних компонентів морського планктону. Пропонується автомодельне рівняння реалізації біотичного потенціалу (μ/μ_m) з урахуванням показників діапазону толерантності: $\mu/\mu_m = f(T_{min}, T_m, T_{opt}, Q)$. Розроблена фізико-географічна модель формування μ/μ_m для різних широт, в якій зазначений показник використовується в якості математичної функції.. Обговорюються екологічні стратегії та встановлені на моделі ефекти пригнічення автотрофов сезонним ходом температури, приведені приклади.

Ключові слова: *температура, фітоценози, криві відклику, моделювання*

Formulation and analysis of a model of temperature effects on the bioproduction potential of phytocenosis components in aquatic ecosystems. Bardan S.I., Serbov M.G.

It is discussed the effects of seasonal variability of temperature on the developmental character of autotrophic components of marine plankton. An automodel equation of realization of biotic potential (μ/μ_m) by connection with tolerance range indices is formulated: $\mu/\mu_m = f(T_{min}, T_m, T_{opt}, Q)$. A physico-geographical model of μ/μ_m formation in different latitudes is developed, in which this index is used as a mathematic function. It is discussed ecologic strategies and effects of suppression of autotrophs by a seasonal trend of temperature variability. Examples are given.

Key words: *temperature, phytocenosis, response curves, modeling*