

УДК 577.475:582.281(268.45)

Бардан С.И., к.б.н.,

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

Сербов Н.Г., к.г.н.,

Одесский государственный экологический университет, г. Одесса (Украина)

УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ СОСТАВА ДОМИНИРУЮЩИХ ГРУПП В БАКТЕРИАЛЬНЫХ ЦЕНОЗАХ ЗИМНЕГО ПЛАНКТОНА НА ПРИМЕРЕ ПЕЧОРСКОГО МОРЯ

В Печорском море, по данным микробиологических съемок в зимние сезоны 2002-2005 гг., выполнен анализ условий формирования обилия доминирующих групп бактерий зимних сообществ планктона. Установлено закономерное изменение показателей обилия разных групп, определяемых градиентом параметров физико-химического комплекса, ориентированного по направлению переноса вод (в Карское море). Выявлены количественные формы связей формирующих показатели обилия доминирующих групп бактерий (x_i) для зимних сезонов в виде однородного комплекса экологических факторов, вида: $x_i = f(L_i, H, B_{ji})$.

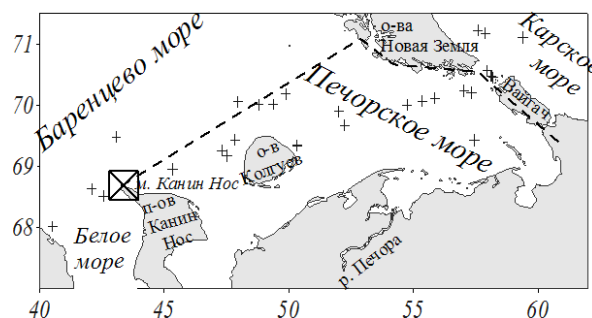
Введение. В экосистемах субарктических морей России, большую часть года доминируют три температурные формы бактерий: психрофилы, психротрофы и мезофилы [1, 2]. Это экологически специализированные формы гетеротрофных бактерий, способных выполнять свои функции в экосистеме круглый год, вне зависимости от уровня развития других групп микроорганизмов, в т.ч. и фото(литоавто)трофных [3]. Материалы, опубликованные по характеристикам обилия и активности бактериальных ценозов зимнего планктона в подледных условиях, явно не достаточны для обеспечения достоверности каких-либо обобщающих заключений [2-11]. Значительная часть исследователей и по настоящее время считает, что скорости биологических процессов в зимние сезоны замедляются по причине снижения температуры (T_w) среды по сравнению с водами умеренных или теплых широт, хотя это предположение давно опровергнуто множеством работ [1, 2, 5, 10, 11, 12]. Например, исследования температурной зависимости показывают, что температуры среды $T_w < 0$ °С (вплоть до -1,9 °С), наоборот, активируют бактериальный рост, снижая период генерации бактерий (g) до суток и менее [1, 8, 12]. Поэтому анализ условий, в которых происходит деятельность бактериопланктона в зимний сезон, а также количественные оценки вклада разных факторов в развитие микроорганизмов, сохраняют свою актуальность. В предлагаемой работе, для ряда смежных лет, проводится анализ условий формирования структуры бактериальных ценозов зимних планктонных сообществ населяющих воды Печорского моря. Экспедиционные обследования выполнены на атомных ледоколах «Арктика» и «Россия» в 2002, 2003 и 2005 годах (ММП, г. Мурманск, Россия).

Целью предлагаемой работы является выявление географических закономерностей формирования характеристик доминирующих групп гетеротрофных бактерий в планктоне Печорского моря для средней фазы зимы (февраль), методами статистического (регрессионного) анализа.

Материал и метод. Работы проводились на акватории Печорского моря и примыкающих водах Баренцева, Белого и Карского морей, удаленных от припайного льда. В комплекс наблюдений входили определения гидрофизических и биологических параметров слоя 0-100 м в ледовых полях разной сплоченности. В настоящей работе

используется массив данных по станциям, выполненным в период с 1 по 15 февраля в ряду смежных лет 2002, 2003 и 2005 гг. Всего на 31 станции, показанных на рис. 1 символами, отобрано более 60 проб, в которых определяли комплекс физико-химических и микробиологических показателей.

Рис. 1 - Положение комплексных станций в Печорском море выполненных в первой половине февраля 2002, 2003 и 2005 гг. Прерывистой линией показана географическая граница моря, выделено положение особой точки циркуляции вод – м. Канин Нос ([8, 10], см. текст).



Наблюдения охватывали до 60% площади Печорского моря и выполнены в периоды формирования устойчивого ледового покрова. Пробы воды для гидрохимического и микробиологического анализа в полыньях и разломах отбирали на ходу судна (с глубин 1-5 м) на кратковременных стоянках в ледовых полях – с глубин до 100 м пластиковыми 2-л и 6-л батометрами.

Параметры физико-химического комплекса. Обработку проб выполняли стандартными методами, в модификациях, адаптированных к условиям Арктики [4]. Солёность (S , ‰) определяли по электропроводности, температуру воды (T_w , °C) термометрами, показатели pH и Eh - потенциометрически. Аналитические определения минеральных форм биогенных элементов выполнены в фильтратах, после пропускания проб через ядерные фильтры с порами $d_{эфф} = 0.45$ мкм (производства ОИЯИ РАН, г. Дубна) в насадках “Нуклеопор” [4, 13]. Фосфаты (PO_4 , мкг P/l) и реактивную кремнекислоту (SiO_2 , мкг Si/l), измеряли с восстановлением аскорбиновой кислотой, азот нитритов (NO_2 , мкг N/l) - по Гриссу-Иллосоау, нитраты (NO_3 , мкг N/l) восстанавливали до нитритов. Растворённые органические (РОВ) формы азота ($N_{ров}$) и фосфора ($P_{ров}$) определяли в фильтратах, методом «мокрого сжигания» по Волдерамму (Wolderamma) в щёлочно-кислой среде, на водяной бане при 120°C и давлении 1.5 атм [13]. Взвешенные (ВОВ) и сорбированные на взвесах формы азота и фосфора измерены отдельно от минеральных и РОВ форм методом прямого определения, после смыва отфильтрованной водной взвеси с ядерных фильтров [4, 13]. Определение суммарного содержания биологически доступного ОВ в углеродных единицах (ΣCov), для различающихся по биохимической устойчивости форм (легкоокисляемого - C_{ex} и стойкого к биодegradации C_{av}), проводили по БПК-кривым, полученным экспериментально. Расщепление БПК-кривых проводилось моделированием двухстадийного процесса трансформации РОВ, с учетом развития самоингибирования в автокаталитических фермент-субстратных реакциях [4].

Методы определения общего бактериопланктона. Сразу после отбора, пробу на общий бактериопланктон, объёмом 0.5 (или 1 мл), фильтровали под небольшим вакуумом 0.1-0.2 атм, через ядерные ультрафильтры с порами $d_{эфф} = 0.09$ мкм (производство ОИЯИ РАН, г. Дубна), в оправке с калиброванным отверстием. Препарат фиксировали в парах этанола, его дальнейшую обработку проводили согласно прописи [14]. В качестве реакционноспособного флуоресцирующего красителя использовался 0.02% раствор флуорескамина (4-фенил-стиро[фуран-2(3H)-1-фталан]3,3-дион), избирательно реагирующий с аминами пептидоглюкана бактериальных мембран. Счет бактериальных клеток, измерение размеров и определение принадлежности к учётным группам, вели методом прямого счёта по Разумову, используя флуоресцентную микроскопию [15]. Просмотр вели на

увеличениях 1500 раз по полям разного диаметра. Размеры клеток измерялись окулярным микрометром, число учтенных клеток в группах бактерий и просмотренную площадь препаратов дифференцировали по правилу «тысячи» [13]. Выделение морфологических групп и размерных фракций клеток на бактериальных препаратах ядерных фильтров проводили по [15, 16, 17]. Критериями выделения являлись: а) форма клеток и б) соотношение длины (L) и характерного диаметра (d), на основании которых выделяли 9 основных учетных групп бактерий.

Сфероидные или кокковые [15, 16, 17] являются наиболее массовой группой бактериопланктона Печорского моря и включают микроорганизмы сферической (или близкой к ней) формы, при $L/d_m \leq 1.2$. В фракцию «мелких» включены два первых стандартных класса ($d_{cp} \leq 0.5$ мкм), сумму которых будем обозначать $(N, B, V, S)_{kk1}$. Отметим, что 1 и 2-й размерные классы ($d_{cp} \leq 0.5$ мкм) представлены микроорганизмами, которые в настоящее время выделяют в особую функциональную группу - *фильтрующиеся* формы или *нанобактерии* [18]. Вторую подгруппу составили крупные клетки $d_{cp} \geq 0.5$ мкм, которых обозначим $(N, B, V, S)_{kk2}$. *Эллипсоидные* клетки и *коккобациллы* (*овальные, бобовидные*) - учетная группа, включающая формы близкие к эллипсоиду, при $3.0 \geq L/d_{max} \geq 1.2$, которые обозначим $\Sigma(N, B, V, S)_{элл}$. *Цилиндрические* вытянутые формы (палочки) включают разнообразные микроорганизмы, известные как бациллы. По практическим соображениям будем выделять три подгруппы, используя в качестве критериев выделения, отношение L/d_m : $(8-10) \geq (L/d_m) \leq (6-8)$ и их линейный размер L [13, 16, 17]. В результате получаем «мелкие» $(N, B, V, S)_{Cit}$ и «крупные» $(N, B, V, S)_{pl2}$ бациллы, а также «ветвящиеся» (древовидные) формы $(N, B, V, S)_{wtv}$. В подгруппу «крупных» бацилл попадают короткие, сравнительно утолщенные формы с ригидной оболочкой, при $(L/d_m) \leq (6-8)$, которые обозначим $(N, B, V, S)_{pl2}$. Наряду с кокками, это наиболее распространенная в бактериальных ценозах зимнего планктона Печорского моря группа бактерий. *Изогнутые* мелкие бациллы (или *вибриллы*) и *извитые* (*спириллы*), тоже выделяли в отдельные группы. Тонкие клетки *вибрилл*, *микроциклов*, а также часть *миксобактерий*, имеющих изогнутую и иногда заостренную форму, при $(8-10) \leq (L/d_m)$, обозначим как $(N, B, V, S)_{vbr}$ [15]. *Простековых* – грамтрицательные микроорганизмы с выростами, а также *бактероидов* – клетки неопределенной формы [16, 17], в том числе, без оформленных оболочек, учитывали совместно, обозначив их $\Sigma(N, B, V, S)_{prs}$.

Расчет общих и групповых показателей обилия бактерий, проводили по [19]. При определении объемов клеток V (мкм³), их приравнивали к известным геометрическим фигурам: сфера, цилиндр, эллипсоид, клин или рассматривали как комбинацию простых [19]. Применяемая схема выделения, позволяет вести количественный учет характеристик обилия функционально и экологически специализированных групп бактерий и образуемых ими сообществ [4].

Полученные результаты и анализ. Типы зимних вод и условия обитания бактерий. Работы проводили в условиях сплошного перекрытия акватории Печорского моря ледовыми полями разной сплоченности. С использованием параметров физико-химического комплекса проведено выделение основных типов вод (ВМ), взаимодействующих на акватории Печорского моря в средней фазе зимы (февраль). По треугольникам смещения, в центральной части Печорского моря и прилегающих водах, выделены разновидности зимних ВМ, которые на рис. 2а оконтурены овалами соответствующих диапазонов T_w, S -параметров.

Выделены такие разновидности зимних вод. Во-первых, воды с S более 34.4‰ и T_w от -2.2 до +0.2°C, представляющие ядро баренцевоморских вод (БарВМ) зимней модификации [8, 10]. Во-вторых, опресненные воды с $S \leq 33.5$ ‰, при T_w близкой к температуре замерзания, формирующиеся при участии стоковых течений поступающих

из Белого моря (БелСТ) и Печорской губы (ПечСТ) [8, 10]. Отдельно, выделены промежуточные, трансформированные стоковыми течениями баренцевоморские воды (БарВМтр), с диапазоном $33.5 < S < 34.4\text{‰}$ и T_w от 0°C до -2.3°C . На рис. 2б, по результатам T, S -анализа, показаны области распространения вод в слое 0-2 м на обследованной акватории. Зимой область распространения БарВМ в Печорском море оценивается в 25% площади, а для БарВМтр - до 35%. Область влияния БелСТ охватывает южную часть моря - западнее 53° в.д., а ПечСТ - расширяется на восток [6, 8, 10]. Смеси вод находящихся под влиянием БелСТ оцениваются в 25%, для области влияния ПечСТ - 15% общей площади моря (рис. 1-2). Анализ T_w, S -индексов в ряду смежных лет (за 2002-2005), позволил сделать заключение об устойчивости распределения выделенных разновидностей вод в Печорском море для зимних сезонов (рис. 2б). Это дает возможность расчета средневзвешенных ($X_{ср}$) оценок параметров физико-химического комплекса, с учетом площадей (S_i) и объемов вод, занимаемых в водной призме: $X_{ср} = \sum x_i S_i / \sum S_i$, где x_i – среднее в данной ВМ, $\sum S_i$ – обследованная площадь [20]. Результаты осреднения показателей, характеризующих условия существования бактериопланктона в средней фазе зимы, по слоям 0-2, 2-10 и более 10 м, и для выделенных разновидностей ВМ, сведены в табл. 1.

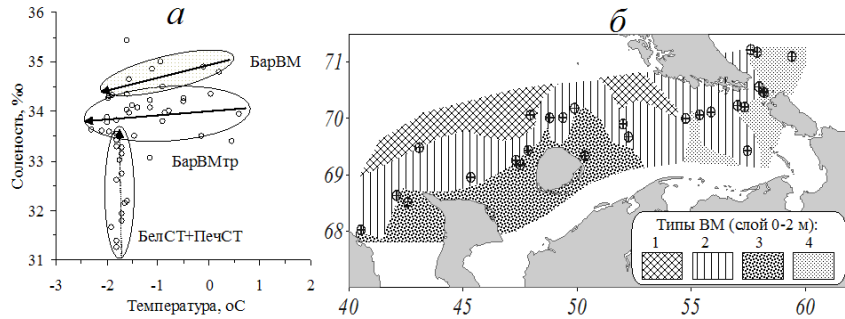


Рис. 2 - Общие результаты анализа T_w, S -индексов для акватории Печорского моря в средней фазе зимних сезонов 2002—05 гг. (см. текст):

а) выделение разновидностей ВМ по треугольникам смешения T, S -диаграмм, овалами выделены характерные области T_w, S -параметров, стрелками – направление трансформации вод; б) распределение зимних вод в слое 0—2 м, штриховкой и цифрами показаны (аббревиатуры, см. текст): 1 – БарВМ, 2 – БарВМтр, 3 – БелСТ, 4 – ПечСТ

Таблица 1 - Осредненные по слоям и зимним типам ВМ, параметры физико-химического комплекса вод Печорского моря на первую половину февраля 2002-05 гг.

Показат./тип ВМ	Ряд n	T_w	S	$H_{об}$	L_i	pH_{25}	$\Sigma N_{ов}$	$\Sigma P_{ов}$	$\Sigma C_{ов}$	ΣB_{fit}
		$^\circ\text{C}$	‰	м	км	б/р	мкг N/л	мкг P/л	мг C/л	мкг/л
БарВМ	9	-0.85	34.84	126	351	7.91	619.3	10.6	3.36	30.6
БарВМтр	31	-1.45	33.98	110	439	7.92	290.4	18.3	3.35	8.42
ПечСТ	7	-1.63	32.60	130	573	8.01	214.0	17.7	3.06	4.07
БелСТ	15	-1.51	32.76	60.7	164	8.02	353.8	18.2	3.08	6.16
БелВМ*	9	-1.07	27.43	81.0	-364	7.95	274.1	25.7	4.23	3.26
$X_{ср}$		-1.34	33.68	105	368	7.95	377	16.3	3.2	12.8
Ряд		62	62	62	62	62	60	60	60	53

ПРИМ.: n – средняя длина рядов; T_w – температура воды, $^\circ\text{C}$; S – соленость, ‰ ; $H_{об}$ – общая глубина на станции, м; L_i – расстояние от текущей станции до особой точки в системе циркуляции вод - м. Канин Нос (или путь трансформации), км; pH_{25} – показатель щелочно-кислотных условий, приведенный к 25°C , б/р; SiO_2 – концентрация реактивной кремнекислоты, мкг Si/л; $\Sigma N_{ов}$ – азотсодержащие формы ОВ (РОВ+ВОВ), мкг N/л; $\Sigma P_{ов}$ – фосфорсодержащие ОВ (РОВ+ВОВ), мкг P/л; $\Sigma C_{ов}$ – суммарное содержание биологически доступного ОВ в единицах Сорг ($\Sigma C_{ов} = C_{ex} + C_{av}$), мг C/л; ΣB_{fit} – суммарная биомасса фото(автолито)трофного планктона (сырая масса всех организмов содержащих активный $Chl a$), мкг/л, другие обозначения по тексту.

*данные по БелВМ, при расчете $X_{\text{ср}}$ не используются

В строках табл. 1 приведены осредненные величины, во-первых, по слоям (включая среднее арифметическое в массиве x_i), во-вторых, по результатам осреднения в выделенных разновидностях ВМ (см. рис. 2). В нижних строках приводятся средневзвешенные $X_{\text{ср}}$ - с учетом объема, занимаемого данной ВМ, а также общая длина рядов (n). Для сравнения характеристик стоковых течений, в таблице приведены данные по съемке в северо-восточной части Белого моря (БелВМ*) для этого же периода. Причем, в расчете $X_{\text{ср}}$ для Печорского моря, они не используются.

Помимо этого, анализ табл. 1 показал, что при ранжировании параметров физико-химического комплекса по их уровням, образуются закономерные последовательности из форм ВМ такого вида:

$$\{T_w-S, Eh, \text{ или } \Sigma N_{\text{ов}}, NO_3\} \rightarrow \{\text{БарВМ} > \text{БарВМ}_{\text{тр}} > (\text{БелСТ} \leftrightarrow \text{ПечСТ})\} \geq \text{БелВМ} \quad (\text{А})$$

$$\{O_2 \text{ или } C_{\text{ав}}, (N/P)_{\text{ов}}, \Sigma C_{\text{ов}}, \Sigma B_{\text{fit}}\} \rightarrow \{\text{БарВМ} > \text{БарВМ}_{\text{тр}} > (\text{ПечСТ} \leftrightarrow \text{БелСТ})\} \quad (\text{А1})$$

$$\{NO_2, pH, SiO_2, \text{ или } P_{\text{ров}}, C_{\text{ex}}\} \rightarrow \{\text{БарВМ} \leq \text{БарВМ}_{\text{тр}} \leq (\text{ПечСТ} \leftrightarrow \text{БелСТ})\} \quad (\text{В})$$

Такая структура соответствует формированию градиента разных свойств $grad X_i$ для пелагических биотопов в направлении переноса вод, т.е. реализация в форме пространственных рядов ВМ [4]. Согласно диапазону T_w, S -индексов, направлению трансформации вод или их распределению (см. рис. 1-2 и табл. 1) в первой половине февраля ряда смежных лет, в период 2002–2005 гг., в Печорском море воспроизводится квазистационарная циркуляция морских и опресненных вод (БелСТ и ПечСТ). Ее устойчивость связана с напором баренцевоморских вод – разновидностей северо-атлантических ВМ, в составе Канинского и Колгуево-Печорского течений [8, 10], (см. рис. 1-2). Подобный тип распределения параметров в рядах (АВ), указывает на существование закономерностей, образование которых возможно только при стабильности структуры ВМ на акватории Печорского моря (см. рис. 2). Эти свойства позволяют, с одной стороны, объединять данные за смежные годы в единый массив (2002-2005), с другой - разделять его на однородные части. В том числе, по типам зимних вод для характеристики обилия разных групп бактериопланктона.

Разнообразие и доминирующие группы. Сообщества бактерий населяющие воды Печорского моря в середине зимнего периода, состоят из множества морфологических типов, соответственно их специализации [3]. В значительных количествах найдены распространенные в других биотопах или условиях морфогруппы: кокковые, коккобациллы, палочкообразные формы, нитевидные, вибриллы, спириллы, простековые и др. В табл. 2, приведены численности (N) и биомассы (B) доминирующих групп бактерий, уточняющие заключения сделанные выше для условий обитания и распространяющие их на бактериальные ценозы планктона.

Согласно табл. 2 в средней фазе зимнего периода общая ΣN_b на 71% формируется за счет кокковых (вклад этой группы в ΣB_b составил 15.3%). При этом более 75% от суммы в группе *кокковых* $\Sigma N_{\text{кк}}$, формируется нанобактериями ($d_{\text{ср}} \leq 0.5$ мкм), тогда как $\%B_{\text{кк1}}$ составляет доли (редко единицы) процента от ΣB_b . В свою очередь, ΣB_b формируется за счет крупных форм бактерий, наиболее развитых в БарВМ. Группы бактерий учитываемых как *бациллярные* формы, суммарно формируют до 50% ΣB_b . Основной вклад в ΣB_b формируется «крупными» бациллами – 33%, кокобациллами - до 22%, группой простековых – до 11% и ветвящимися бациллами - до 4% от ΣB_b . По относительной численности, фракция *крупных* бацилл составила 16.4% от ΣN_b . Приведенные соотношения групп, в целом, подтверждаются материалами многолетних наблюдений, проведенных в открытой части Баренцева моря зимой [5, 12, 24]. В свою очередь, численность N разных морфологических групп и фракций меняется, от 71% (165 тыс. кл/мл) для кокковых, до 12% (27.5 тыс. кл/мл) в

группе крупных бацилл и 3% (11 тыс. кл/мл) у коккобацилл. При этом до 80% общей N в группе кокковых формируется за счет нанобактерий (среднее 135 тыс. кл/мл).

Таблица 2 - Осредненные по слоям и типу вод N и B доминирующих групп и фракций бактерий Печорского моря в средней фазе зимы (сохранена структура табл. 1)

Показатели/ типы ВМ	Ряд, n	Сфероиды (кокки), $(L : d_m) \leq 1.2$			Цилиндрические, $(L : d_m) \leq (6-8)$			Эллипсоиды, $1.2 \geq (L : d_m) \leq 5$		
		N_{kk1}	N_{kk2}	$\% \Sigma N_b$	N_{pl2}	B_{pl2}	$\% \Sigma B_b$	$N_{эл}$	$B_{эл}$	$\% \Sigma B_b$
		тыс. кл/мл		%	т.кл	мкг/л	%	т.кл	мкг/л	%
БарВМ	9	146.1	32.4	66.4	37.9	143.7	30.1	24.8	144.0	31.2
БарВМтр	31	114.5	19.5	70.2	34.2	71.5	38.7	8.1	46.7	21.4
ПечСТ	7	160.4	42.6	80.8	23.8	37.0	30.8	4.3	21.2	18.2
БелСТ	15	138.9	21.4	69.9	19.4	52.0	30.1	4.8	30.0	18.3
БелВМ*	9	123.9	20.4	67.3	41.6	99.1	43.8	9.3	24.7	16.4
Хср	62	135.4	26.7	70.7	29.9	79.5	33.2	10.9	63.0	22.6

ПРИМ.: n – средняя длина рядов; N_{kk1} – численность подгруппы «мелких» кокковых (нанобактерии, $d_{cp} \leq 0.5$ мкм), тыс. кл/мл; N_{kk2} – численность подгруппы «крупных» кокковых ($d_{cp} \geq 0.5$ мкм), тыс. кл/мл; $\%N_{kk}$ – относительная численность кокковых, % от ΣN_b ; N_{pl2} – численность «крупных» бацилл ($L/d_{max} \leq 5$), тыс. кл/мл; B_{pl2} – биомасса подгруппы «крупных» бацилл, мкг/л; $\%B_{pl2}$ – доля биомассы «крупных» бацилл, % от ΣB_b ; $N_{эл}$ – абсолютные N эллипсоидных форм (коккобациллы или бобовидные, при $L/d_m \geq 1.2$), в тыс. кл/мл; $B_{эл}$ – абсолютные биомассы коккобацилл, мкг/л; $\%B_{эл}$ – относительные B группы эллипсоидов, % от B_b , другие обозначения как и в табл. 1.

Осреднение по зимним типам вод и ранжирование N и B групп по их уровням в разных вариациях, устойчиво воспроизводит структуру рядов АВ. По табл. 2, суммарные биомассы групп с крупными клетками ($B_{эл}, B_{pl2}, B_{vtw}$), в зимних сообществах формируют ряды типа А (неконсервативных параметров), вида:

$$\{B_{эл}, B_{pl2} \text{ или } B_{vtw}\} \rightarrow \{\text{БарВМ} > \text{БарВМтр} > (\text{ПечСТ} \leftrightarrow \text{БелСТ})\} \quad (A2)$$

В группе кокковых (нанобактерии N_{kk1}) эти связи имеют более сложный характер, поэтому в явной форме не выделяются. В целом, такой ряд подтверждает действие разобранной выше связи между характеристиками биотопов и параметрами физико-химического комплекса (пространственные $grad X_i$), которая для бактериальных ценозов в зимнем планктоне реализуется на уровне N и B доминирующих групп и фракций. Фактически, такое распределение показателей обилия соответствует пространству состояний, задаваемому параметрами групповых экологических ниш в биотопах вод, ориентированных по направлению их общего переноса в Печорском море.

Следовательно, попарные взаимодействия сопряженных ВМ: $\text{БарВМ} \leftrightarrow \text{БарВМтр} \leftrightarrow \text{БелСТ} \leftrightarrow \text{ПечСТ} \leftrightarrow$ речной сток, упорядоченные по областям их распространения приводят, с одной стороны, к закономерному изменению свойств вод, с другой – к различиям в уровнях развития основных группировок населяющих их бактерий (см. табл. 2). Для групп микроорганизмов формирующих 60% суммарной биомассы бактериопланктона: крупные формы $B_{эл}, B_{pl2}$ и B_{vtw} , содержательная информация, заключенная в структуре рядов (АВ), может быть сформулирована таким образом. Показатели обилия для доминирующих по биомассе групп бактерий, распределяются согласно закономерностям изменения свойств ВМ в зимние сезоны. При этом совокупность зимних разновидностей вод образует $grad X_i$ условий пелагических биотопов по направлению переноса вод в Карское море. Для доминирующих по B групп гетеротрофного планктона, максимальное развитие наблюдается в ядре соленых (относительно теплых) вод, закономерно снижаясь по мере трансформации пресным стоком в составе ПечСТ и БелСТ, и наоборот.

Моделирование групп нанобактерий, коккобацилл и крупных бацилл. Структура связей, образуемых в зимних водах Печорского моря между доминирующими группами бактерий и параметрами физико-химического комплекса (табл. 1-2, ряды АВ), позволяет сформулировать статистические формы моделей, описывающих изменчивость групп бактериальных ценозов. Аргументы в этих моделях подбирали по принципу достаточности, отсекая внутренние связи взаимозависимых параметров [20]. Для общей численности подгруппы *нанобактерий* (N_{kk1} , $d_{cp} \leq 0.5$ мкм) или *фильтрующихся* форм кокковых, сформулирована 3-х параметрическая модель. Такой интегральный отклик водной среды в форме N_{kk1} , выраженный как численность (тыс. кл/мл), имеет вид:

$$N_{kk1} = \{46.2 + [1.88\Sigma B_{fit} + (0.237L_i - 7.33 \cdot 10^{-4}(L_i H_{об})]\}, \text{ для } n = 45, \text{ при } R_p^2 = 0.40. \quad (1)$$

Для всех $N_{kk1} \leq 650$ тыс. кл./мл

где $H_{об}$ – общая глубина на данной станции (см. табл. 1), м;

L_i – расстояние от текущей станции до м. Канин Нос - путь «трансформации» вод отсчитываемый от особой точки в системе циркуляции вод, км (см. рис. 1 и табл. 1); ΣB_{fit} – суммарная биомасса фототрофного планктона (содержащие *Chl a*), мкг/л.

Модель 1 действительна для открытой части Печорского моря в средней фазе подледного периода развития бактериальных ценозов. Коэффициент множественной регрессии r_p модели N_{kk1} , составил 0.63 и согласно $R_p^2 = 0.40$, совокупность аргументов в 3 учитывает до 40% вариаций зависимой N_{kk1} от ее общей изменчивости. Аргументы модели 1 представлены, с одной стороны, факторами среды ($H_{об}$ и L_i), с другой – показателем (ΣB_{fit}), характеризующим межбиотические взаимодействия для системы продуценты-редуценты, совместно формирующих обилие нанобактерий в подледных сообществах планктона. Модель N_{kk1} имеет ограничения для высоких численностей в этой группе, выраженных условием: $N_{kk1} \leq 650$ тыс. кл./мл. Содержательный смысл 1 формулируется так. Численность подгруппы нанобактерий ΣN_{kk1} возрастает по ходу переноса вод по акватории Печорского моря (удлинении пути «трансформации» вод), а также при развитии фототрофного планктона - ΣB_{fit} . При этом численность N_{kk1} обратно пропорциональна распределению глубин, возрастающих по направлению переноса вод и учитываемого как нелинейный эффект взаимодействия параметров порядка (см. далее). По характеру влияния на N_{kk1} , межбиотические взаимодействия в системе редуценты-фототрофы, являются формой коррекции влияния параметров $H_{об}$, L_i и T_w, S -индексов.

Из табл. 2 следует, что биомасса бактериальных ценозов на 35% формируется за счет крупных фракций *бацилл* - B_{p12} . Интегральный отклик водной среды в форме биомассы *крупных бацилл* ($L/d_{max} \leq (6-8)$) B_{p12} , выраженный в единицах мкг/л, имеет вид:

$$B_{p12} = \{59.6 + [1.27\Sigma B_{fit} - 0.386 H_{об}] + 4.06 \cdot 10^{-4}(L_i H_{об})\}, \text{ для } n = 47, \text{ при } R_p^2 = 0.43. \quad (2)$$

Для всех $B_{p12} \leq 400$ мкг/л

Как структура, так и спецификация аргументов модели 2, соответствует уравнению (1). Содержательный смысл модели B_{p12} (помимо общих для 1-3 связей), формулируется таким образом. Во-первых, биомасса подгруппы крупных бацилл B_{p12} ($L/d_{max} \leq 6$) возрастает при развитии ΣB_{fit} фототрофного планктона и с удлинением пути «трансформации», в ходе переноса вод в Карское море (см. рис. 1-2). Во-вторых, B_{p12} обратно пропорциональна глубинам и прямо пропорциональна - функции распределения глубин моря, нарастающих в направлении сноса вод. Такая функция учтена как нелинейный эффект взаимодействия параметров порядка (см. далее).

Отклик среды в форме биомасс *коккобацилл* $B_{элл}$ (эллипсоидные формы клеток), выраженный в мкг/л, имеет вид:

$$B_{элл} = 17.6 + \{0.03 L_i - [0.71 \Sigma B_{fit} - 3.8 \cdot 10^{-3}(L_i \Sigma B_{fit})]\}, \text{ для } n = 43, \text{ при } R_p^2 = 0.40. \quad (3)$$

Содержательный смысл модели 3 формулируется так. Суммарная биомасса коккобацилл $B_{элл}$, во-первых, нелинейно увеличивается по ходу переноса в направлении Карского моря, и, во-вторых, обратно пропорциональна уровню развития микроводорослей - фото(автолито)трофного планктона (параметр $\Sigma B_{фт}$).

Как структура, так и спецификация аргументов моделей 2-3 полностью соответствуют описанию аргументов в 1 - модели $N_{кк1}$. Модели для $B_{р12}$ (2) и $B_{элл}$ (3) действительны в пелагической части Печорского моря для подледного периода. В модели 2 для биомассы $B_{р12}$, r_p составил 0.65 (при $n = 47$) и совокупность аргументов учитывает до 45% вариаций зависимой $B_{р12}$. По условию $B_{р12} \leq 400$ мкг/л, т.е. модель $B_{р12}$ имеет ограничения при высоких биомассах этой группы. В модели 3 для коккобацилл $B_{элл}$, коэффициент $r_p = 0.63$ и при $n = 43$, согласно $R_p^2 = 0.40$, совокупность аргументов в 3, учитывает более 40 % вариаций зависимой $B_{элл}$ [20].

Оценка эффективности моделей 1-3 описывающих формирование обилия $N_{кк1}$, $B_{р12}$ и $B_{элл}$, включала выявление нелинейных эффектов при взаимодействии аргументов и анализ влияния неучтенных экологических факторов на зависимые переменные для 90% уровня значимости. Результаты приведены в графической форме на рис. 3.

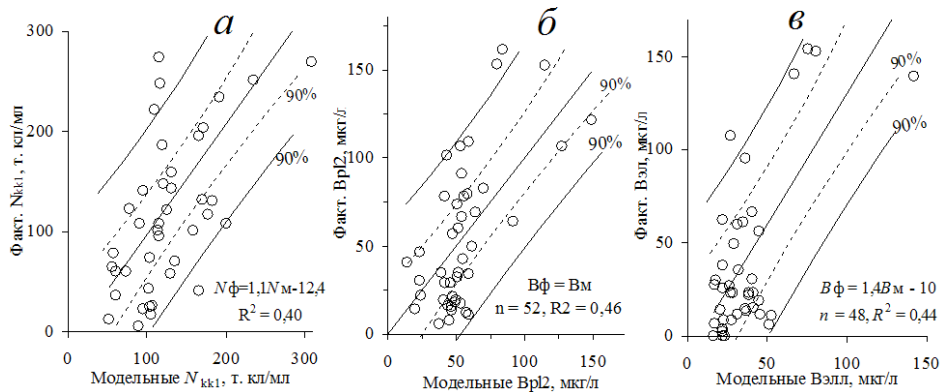


Рис. 3 - Анализ сходимости рассчитанных (по 1-3) и фактически измеренных показателей доминирующих групп бактерий для средней фазы зимы в водах Печорского моря.

Показаны диапазоны ошибок 90%-й значимости линий регрессии (пунктиры) и отдельных «измерений» (сплошные линии) [20]:

а – модель 1 численности нанобактерий ($N_{кк1}$, тыс. кл/мл); б – модель 2 биомасс крупных бацилл ($B_{р12}$, мкг/л); в — модель 3 биомасс коккобацилл, $B_{элл}$, мкг/л.

Согласно распределению экспериментальных точек вдоль линий регрессий в моделях 1-3 на рис. 3 а,б,в, можно сделать заключение об отсутствии существенных нелинейностей за счет взаимодействия входящих в них аргументов, помимо уже учтенных структурой этих уравнений. С другой стороны, степень рассеивания точек в диапазонах «ошибок измерения» (сплошные), указывает на существенность влияния неучтенных факторов, которые на данном этапе количественно не идентифицированы.

Формирование состава ОВ и его возраст в зимних водах. Стехиометрическое отношение между суммарным содержанием азота и фосфора $(N/P)_{ОВ}$ в составе ОВ (сумма РОВ + ВОВ), является показателем «возраста» ОВ и определяется его составом [4, 7, 9]. В этом состоит его значение для гидрохимических исследований разной направленности и экологический смысл [7, 23]. Показателем процесса «старения» ОВ является потеря высокоэнергетических фосфорсодержащих соединений (и легко окисляемых фракций углеродсодержащих РОВ). Увеличение отношения $(N/P)_{ОВ}$ до уровня 8-10 и более (массовое), соответствует обеднению ОВ фосфором, и наоборот. О связи развития морских бактерий и фототрофов со стехиометрическим $(N/P)_{ОВ}$, в

общем виде, известно давно [2, 7, 21]. Структура, образуемая по-разному специализированными группами зимнего планктона Печорского моря и комплекса физико-химических параметров (см. табл. 1-2 и АВ), позволяет сформулировать статистическую (регрессионную) модель, количественно описывающую механизм и условия формирования величины $(N/P)_{OB}$ (возраста ОБ) в зимние сезоны.

Интегральный отклик водной среды в форме $(N/P)_{OB}$, имеет вид:
 $(N/P)_{OB} = \{423 + [(0,42\Sigma B_{fit} + 0,02N_{kk1}) - (49,3pH_{25} + 2,5V_{крх})]\}$, для $n = 32$ и $R_p^2 = 0,46$, (4)

где: N_{kk1} – численность нанобактерий ($d_{cp} \leq 0,5$ мкм), тыс. кл./мл;
 ΣB_{fit} – суммарная биомасса фототрофного планктона (содержащих *Chl a*), мкг/л.
 pH_{25} – показатель pH , приведенный к 25°C;

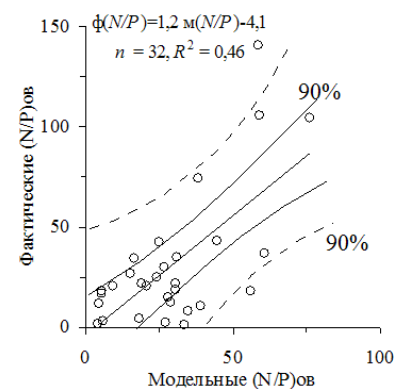
$V_{крх}$ – удельная скорость деструкции полисахаридов в водной среде ($V_{крх}$, мг/(л ч) на 1 мг фермента, по крахмалу), представляющая единицу активности экзоферментов группы амилаз, определяющих интенсивность углеводного обмена в водной среде [4].

Аргументы модели 4 представлены с одной стороны, физико-химическими факторами, с другой – характеристиками межбиотических взаимодействий, совместно формирующих состав ОБ вод Печорского моря в подледный период. Данная модель действительна в открытой части моря, коэффициент $r_p = 0,68$ и при $n = 32$, совокупность аргументов 3 учитывает более 45 % вариаций $(N/P)_{OB}$ [20].

С аргументами ΣB_{fit} и N_{kk1} связано прямое влияние на $(N/P)_{OB}$ системы продуценты-редуценты, определяемое взаимодействием функциональных групп фото(автолито)трофного планктона и хемо(органогетеро)трофных бактерий (учитываются как численность нанобактерий N_{kk1}), развивающихся в противофазе. Параметр $V_{крх}$ – по нагрузке в модели 4, учитывает влияние на $(N/P)_{OB}$ интенсивности углеводного обмена (энергетических форм полисахаридов – типа крахмала), за счет активности экзоферментов водной среды [3]. Содержательный смысл модели 4 формулируется так. Показатель состава ОБ (и его возраст) в форме $(N/P)_{OB}$, управляется комплексом биотических и абиотических факторов, с преобладанием биотических. При этом величина $(N/P)_{OB}$ понижается при удлинении «пути трансформации» на акватории Печорского моря обратно пропорционально интенсивности углеводного обмена (нарастающей по направлению переноса). Этот показатель увеличивается с ростом обилия и активности бактерий, а также с развитием ΣB_{fit} – фототрофного планктона. Это указывает на вероятное потребление фосфорсодержащих ОБ обеими группами зимнего планктона. По характеру влияния на $(N/P)_{OB}$, действие внесистемных параметров ($H_{об}$ и L_i), косвенно учитываемых pH_{25} , является формой коррекции взаимодействий в системе редуценты–фототрофы, совместно регулирующих состав ОБ.

Оценка эффективности модели 4 для $(N/P)_{OB}$, включала выявление нелинейных эффектов взаимодействий между аргументами модели и анализ влияния неучтенных экологических факторов на зависимую $(N/P)_{OB}$ для 90% уровня значимости. Результаты приведены в графической форме на рис. 4.

Рис. 4 – Анализ сходимости рассчитанных по модели 4 и фактически измеренных величин показателя «возраста» ОБ – $(N/P)_{OB}$, для средней фазы зимнего сезона в водах Печорского моря. Линиями показаны диапазоны ошибок 90%-й значимости для линий регрессии (сплошные) и для отдельных измерений (пунктиром).



Обсуждение результатов. *Обилие доминантных групп.* По данным осреднения в табл. 2, для средней фазы зимы, общая ΣN_b бактерий на 71% формируется за счет кокковых, при вкладе этой группы в ΣB_b - 15.3%. При этом более 75% численности группы кокков ΣN_{kk} , формируется нанобактериями ($d_{cp} \leq 0.5$ мкм). Основной вклад в формирование биомасс бактериальных ценозов происходит за счет развития следующих групп: крупные бациллы – 33%, кокобациллы - - 22%, группа простековых – до 11% и ветвящимися формами бацилл - до 4% от ΣB_b . В целом, группы бактерий, учитываемых как бациллярные, составляют до 50% в ΣB_b . По относительной численности, группа крупных бацилл составляет 16.4% от ΣN_b . По отношению к другим группам субдоминант, кокобациллы дают наибольший вклад в относительные показатели обилия бактерий, в ряде случаев переходя в состав доминирующих по биомассе. Для кокобацилл средняя $B_{kb} = 63.0$ мкг/л (диапазон от 0 до 410 мкг/л), $N_{kb} - 10.9$ тыс. кл/мл (0-57.8 тыс. кл/мл).

Приведенные данные близки к результатам микробиологических исследований в прибрежье Восточного Мурмана за осенне-летний и зимние сезоны 1981–1989 [7, 9, 11]. Соотношения доминирующих групп бактериальных ценозов соответствуют материалам многолетних наблюдений открытой части Баренцева моря за зимние сезоны [7-8, 10, 11].

Результаты моделирования доминант. Общей чертой структуры аргументов моделей 1-3 являются те формы связей, которые определяют зависимость показателей обилия доминирующих групп бактериопланктона (N_{kk1} , B_{pl2} и $B_{элл}$) от внесистемных абиотических факторов $H_{об}$ и L_i . Аргументы $H_{об}$ и L_i моделей 1-3, по физическому смыслу, являются пространственными координатами, с размерностью длины (см. табл. 1), и определяют однородность структуры этих уравнений. Показатель расстояния L_i - от данной точки (станции) до мыса Канин Нос, по содержанию является характерной длиной, отсчитываемой от «особой» точки в системе циркуляции вод Печорского моря. Это «путь трансформации» зимних разновидностей вод, характеризующий изменение их свойств в направлении переноса, как за счет метеофакторов, так и при перемешивании БарВМ с водами БелСТ и ПечСТ [8, 10]. Этот же аргумент, опосредованно, учитывает влияние континента на зависимые параметры N_{kk1} , B_{pl2} и $B_{элл}$ при переносе вод: опреснение, охлаждение, стратификацию или переслоение толщи вод - в целом, саму циркумграничную циркуляцию вод, как единый экологический фактор.

Параметр $H_{об}$ в моделях 1-3, также рассматривается как своеобразная форма координат, действующих в экосистеме Печорского моря и которая, хотя и имеет размерность длины, отсчитывается от поверхности воды (или дна). Причем, совместно с L_i , учитываются особенности системы циркуляции вод. С аргументом $H_{об}$ связано действие множества гидрофизических процессов, влияющих на показатели обилия и активность доминирующих групп бактерий (и микропродуцентов), в том числе, и через функцию образуемую парой координат $H_{об}$ и L_i . При взаимодействии с характерной длиной образуется сложная функция вида $b(H_{об} \cdot L_i)$, учитывающая распределение $H_{об}$ по направлению переноса вод L_i (см. рис. 1 и 2б). Поэтому, пара этих аргументов в моделях 1-3, интегрально учитывает влияние на зависимые N_{kk1} , B_{pl2} и $B_{элл}$, а) системы циркуляции и б) распределения глубин по акватории Печорского моря. В свою очередь, аргумент ΣB_{fit} моделей 1-3, характеризует биомассу фото(литоавто)трофного планктона (см. табл. 1), в зимний период представленными микроводорослями разных таксонов, учитывая взаимодействие специализированных групп планктона Печорского моря: продуцентов и редуцентов ОВ. По нашим данным, в зимний период эти группы (бактерии и микроводоросли-продуценты), развиваются в противофазе, как собственно и в любой другой сезон года [9, 13, 24]. При этом по особенностям связей для аргумента ΣB_{fit} в 1-3, его влияние на зависимые переменные N_{kk1} , B_{pl2} и $B_{элл}$, следует

рассматривать как форму коррекции действия внесистемных параметров: $H_{об}$, L_i и T_w - S -индексов.

Структуры, образуемые показателями обилия доминирующих групп бактерий и связанных с их жизнедеятельностью переменными физико-химического комплекса (pH - Eh , POB , BOB или ΣCov , см. табл. 1) предполагают, что большая часть исследуемых характеристик управляется однородной совокупностью факторов, выполняющих функции параметров порядка систем [22, 24]. Под таковыми понимаются различные внесистемные факторы, показатели при которых образуют такой набор немногих регуляторов, которые подчиняют своему влиянию любые компоненты в данной системе (по Г. Хакену [22]). Совокупность этих регуляторов и определена как «параметры действия» или «параметры порядка систем» данного рода. Ее действие распространяет принцип подчинения (мод) на любые зависимые от них компоненты. Согласно структуре табл. 1-2 и результатам моделирования по 1-3, в состав внесистемных параметров порядка, управляющих свойствами и изменением компонент для любых разновидностей вод в экосистеме Печорского моря в зимний сезон входят: ΦAP , T_w , $H_{об}$, L_i и S (см. выше). Причем, все перечисленные показатели, в той или иной мере, характеризуют действие некоторого ограниченного множества внесистемных факторов, являющихся истинными параметрами порядка систем такого рода [22, 24]. В свою очередь, внутри приведенного комплекса параметров (их характеристик), существует внутрисистемная иерархия действий, направленных на подчиненные их влиянию биотические и абиотические переменные. В их число входят как параметры физико-химического комплекса (субстраты, условия аэрации, концентрации веществ и др.), так и групповые показатели обилия бактерий или ценозов фототрофного планктона.

Сравнительный анализ структуры 1-3 показывает, что при однородном составе аргументов, в каждой из моделей присутствуют специфические формы влияния одного и того же фактора на характеристики обилия в разных группах бактерий. С другой стороны, по результатам моделирования очевиден общий - холистический порядок формирования состава бактериальных ценозов [24]. Так, согласно структуре аргументов 1-3, уровень развития доминирующих групп бактерий (и фототрофов-микроредуцентов) в подледный период, прямо регулируется внесистемными параметрами [22, 24]. К ним относятся L_i , $H_{об}$ и T_w , S -индексы, а опосредовано – уровень ΦAP (фотосинтетически активная радиация), определяющий T_w или характер конвекции при льдообразовании [4]. Причем, действие этих же параметров в деятельном слое вод Печорского моря, корректирует влияние на бактериопланктон физико-химических характеристик, типа pH , $\Sigma P_{ов}$ либо биотических факторов, которые в свою очередь, определяют состав OB (см. модель 4). Вместе с этим, корректирующие связи для бактерий (или фототрофов) за счет условий их существования или субстратов (форм OB), как и сами межбиотические взаимодействия бактерий с микроводорослями-продуцентами (и наоборот), находятся под контролем все той же совокупности факторов – параметров порядка систем: ΦAP , $H_{об}$, L_i и T_w - S -индексов. Вполне очевидно, что в моделях 1-3 определяющим будет влияние внесистемных параметров - абиотических факторов, характеризующих действие параметров порядка систем данного рода [22].

Стехиометрия и модель состава OB . По результатам моделирования факторов, определяющих состав OB с использованием соотношения $(N/P)_{OB}$ по модели 4, установлено, что в зимние сезоны его состав регулируется сложным комплексом при очевидном преобладании биотических факторов. При этом сам уровень аμιлолитической активности экзоферментов в водной среде, за счет которого, преимущественно, формируются скорости трансформации легко доступных форм OB

(его состав), регулируются с участием бактериальных ценозов планктона [2-4]. Величины показателя $(N/P)_{ОВ}$ снижаются: а) с удлинением «пути трансформации» L_i при переносе вод на акватории Печорского моря, б) при развитии фототрофного планктона (параметр ΣB_{fit}) и в) обратно пропорциональны интенсивности углеводного обмена, возрастающего в направлении переноса вод (см. выше). Действие внесистемных параметров порядка (T_w - S -индексов, $H_{об}$ или L_i), согласно структуре аргументов в модели 4, учитывается показателем pH_{25} , в силу его зависимости от уровня пресных вод для смесей Печорского моря. При этом его влияние на показатель $(N/P)_{ОВ}$ следует считать формой коррекции межбиотических взаимодействий в системе редуценты–продуценты: численность нанобактерий-биомасса фототрофного планктона, совместно регулирующих состав ОВ и его «возраст».

Ранее, для вод в южной части Баренцева моря в летний период и в начале весеннего биологического сезона показано [23], что показатель состава ОВ и его «возраст» по $(N/P)_{ОВ}$, определяются тем же набором факторов, что и для зимы. Так, величина показателя «возраста» ОВ, прямо пропорциональна уровню развития доминирующих групп бактерий (по N_{kk1} и N_{pl2} – т.е. нанобактерий и крупных бацилл), а также изменениям запаса углеродсодержащих $\Sigma C_{ов}$ или фосфора POB BOB . С другой стороны, для летнего сезона установлено, что переход к трансформированным материковым стоком смесям вод приводит к снижению «возраста» ОВ, что учитывалось через расстояние до береговой линии – фактически координата $\{L_i\}$. Следовательно, в период вегетации величины $(N/P)_{ОВ}$ находятся под регулирующим влиянием а) биотического комплекса факторов и б) действия параметра порядка систем $\{L_i\}$. Та же структура выявлена нами и для подледных условий в Печорском море зимой (см. выше).

Выводы. 1. Выявлено закономерное изменение показателей обилия доминирующих групп бактерий по градиенту физико-химических параметров по направлению общего переноса вод. Бактериальные ценозы зимнего планктона Печорского моря развиваются в условиях, которые обычно представляют как экстремальные. В первую очередь, при T_w равной (или близкой) температуре замерзания вод данной S , а также под сплошным ледовым покровом, изолирующим водную толщу от ветро-волнового перемешивания. В этих условиях поддерживается высокая устойчивость структуры в бактериальных ценозах. По сравнению с другими сезонами: а) не происходит развития каких-то новых форм микроорганизмов, а также нет б) смены доминирующих групп [7-8, 10, 11].

2. Установлены количественные формы связей, образующихся в зимние сезоны между показателями обилия доминирующих групп бактерий (x_i) и однородным комплексом экологических факторов, вида: $x_i = f(L_i, H_{об}, B_{fit})$, где L_i и $H_{об}$ – параметры порядка систем, являющихся координатами точек на акватории Печорского моря, а B_{fit} – биомасса фототрофных микроорганизмов планктона. Комбинация параметров $\{H_{об}-L_i\}$ фактически является функцией распределения глубин в Печорском море. По нашему мнению, результаты моделирования доминирующих групп бактериальных ценозов зимнего планктона подтверждают эмпирический факт концентрирования гидробионтов на границах раздела экосистем: вдоль поверхностей водных масс, фаз раздела веществ и других. Для этого должна существовать материальная база или иные к тому основания, например, в формах приуроченности ресурсов к зонам раздела либо в связи с характером распределения энергии и субстратов развития в водах контактирующих течений. В рамках этого анализа детализирован вывод о значимости систем циркуляции вод для населяющих их гидробионтов.

3. По связям стехиометрического отношения $(N/P)_{ОВ}$, выполнен анализ факторов участвующих в формировании состава ОВ и его «возраста» для зимнего сезона.

Выявлена структура экологических факторов участвующих в формировании состава ОВ (возраста), которая характеризуется как смешанный комплекс, сохраняющий свою устойчивость круглогодично. Механизм его влияния на состав ОВ, реализуется через развитие функционально специализированных групп планктона: доминирующих групп микрофлоры и фототрофов-микроредуцентов или продуктов их жизнедеятельности.

4. Результаты данной работы позволяют сделать обоснованное предположение, что характеристики обилия и активности бактериальных сообществ, как в целом, так и для отдельных групп, а также связанных с жизнедеятельностью веществ и переменных гидрохимического комплекса, типа: O_2 , $pH-Eh$, формы ОВ, управляются однородной совокупностью экологических факторов, выполняющих функции параметров порядка систем. В состав такого комплекса регуляторов для Печорского моря, в зимний сезон входят: ФАР, T_w , $H_{об}$, L_i и S , среди которых, в свою очередь, существует вполне определенная (внутрисистемная) иерархия действий, направленных на подчиненные их влиянию комплексы переменных [24]. Влияние параметров порядка согласует закономерности пространственного (модели 1-4) и вертикального распределения «зависимых» переменных – показателей развития бактерий, фототрофов и состава ОВ, стабилизируя развитие биотических компонент в экосистеме Печорского моря на протяжении зимнего сезона.

Список литературы

1. Лях С.П. Адаптация микроорганизмов к низким температурам. - М.: Наука, 1976. - 160 с.
2. Мишустина И.Е., Батурина М.В. Ультрамикрорганйзмы и органическое вещество океана. - М.: Наука, 1984. - 94с.
3. Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. - М.: Наука, 2004. - 348 с.
4. Бардан С.И., Корнеева Г.А. Экологические факторы формирования и моделирование уровня гидролитической ферментативной активности водных масс на приустьевом взморье Оби и Енисея в зимний период // Изв. РАН., сер. биол. - 2004. - №5. - С.601-625.
5. Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И. Органическое вещество Баренцева моря. // Арктика и Антарктика - М.: Наука, 2007. Вып. 5(39). - С. 156-174.
6. Vetrov A.A., Romankevich E.A. Carbon Cycle in the Russian Arctic Seas. - Berlin: Springer, 2004. - 331 p.
7. Байтаз В.А., Байтаз О.Н., Мишустина И.Е. Морфометрия клеток, численность и биомасса основных морфологических групп бактериопланктона Баренцева моря // Океанология. - 1996. - Т.17. № 5. - С.878-882.
8. Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря / Гл. ред.: д.б.н. Г.Г. Матишов. - Апатиты: КолФАН СССР, 1985. - 218 с.
9. Мишустина И.Е., Байтаз О.Н., Москвина М.И. Бактериопланктон Баренцева моря. Исследования 1983-1993 гг. // Планктон морей Западной Арктики. - Апатиты, 1997. - С. 7-50.
10. Печорское море. Системные исследования (гидрофизика, гидрология, оптика, биология, химия, геология, экология, социоэкономические проблемы) / Под ред. Е.А. Романкевича, А.П. Лисицина, М.Е. Виноградова. - М.: Изд-во «МОРЕ», 2003. - 502с.
11. Теплинская Н.Г. Основные компоненты экосистем пелагиали Баренцева моря и их трофические связи. / Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты: изд-во КолФАН СССР, 1985. - С. 195-199.
12. Rysgaard S., Nielsen T.O., Hansen B. Seasonal variation in nutrients, pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland // Ser. Mar. Ecol. Progr. - 1999. - Vol. 179. - P. 13-25.
13. Бардан С.И., Дружков В.А., Бобров Ю.А., Байтаз В.А. Комплексный экологический мониторинг в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море): зимне-весенний период 1987-1988 г.: Препринт. - Апатиты: КНЦ АН СССР, 1989. - 42 с.
14. Поглазова М.Н., Мицкевич И.Н. Применение флуорескамина для определения количества микроорганизмов в морской воде эпифлуорисцентным методом // Микробиология. - 1984. - Т.54, Вып.5. - С.850-857.
15. Практикум по микробиологии / Под ред. А.И. Нетрусова. - М.: ИЦ Академия, 2005. - 608 с.
16. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. - М.: МГУ, 2004. - 312 с.

17. *Определитель бактерий Берджи*. В 2х т. . (9-е издание) - М.: Мир, 1997. - 800 с.
18. Мишустина И.Е. Нанобиология океана // Изв. РАН, сер. биол. – 2004. - №5. – С. 632–636.
19. *Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем* / Под ред. В.А. Абакумова. – СПб: Гидрометеоздат, 1992. – 318с.
20. Лакин Г.Ф. Биометрия: Учебное пособие для биол. спец. вузов. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
21. Максимова М.П. Минеральное питание и проблема обеспеченности фитопланктона питательными солями // Обзорн. информ., сер.9. «Промысловая океанография», вып.1. – М.:ЦНИИТЭИРХ, 1977. – 39с.
22. Хакен Г. Синергетика. Иерархии неустойчивостей в самоорганизующихся системах и устройствах. – М.: Мир, 1985. – 419с.
23. Бардан С.И., Ишчулова Т.Г. Закономерности распределения органических форм биогенных элементов для средней фазы зимнего сезона в водах Печорского моря и анализ их стехиометрии//Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки. Тез.докл. Междунар. науч. конф. (г. Мурманск, 10-12 марта 2010 г.). – Апатиты: КНЦ РАН, 2010. - С. 27-29.
24. Bardan S.I. The dynamics of ecosystems exchange processes in plankton community: a study based on the theory of ecological modification / Ecological modification and criteria for ecological standardization. Proceedings of the International symposium. USSR, Nalchick, 1–12 June, 1990. – St.Petersburg: Gidrometeoizdat, 1992. – P. 131–144.

Умови формування складу домінуючих груп в бактеріальних ценозах зимового планктону на прикладі Печорського моря

Бардан С.І., Сербов М.Г.

За результатами мікробіологічних зйомок в зимові сезони 2002-2005 років виконаний аналіз умов формування численності домінуючих груп бактерій зимових співтовариств планктону. Встановлені закономірні зміни показників чисельності різних груп, які визначаються градієнтом параметрів фізико-хімічного комплексу, орієнтованого по напрямку переносу вод в Карське море. Виявлені кількісні форми зв'язків, які формують чисельність домінуючих груп бактерій для зимових сезонів у вигляді однорідного комплексу екологічних факторів.

Ключові слова: бактеріальний ценоз, планктон, домінуючі групи бактерій, Печорське море

Conditions of formation of the dominant groups in bacterial coenoses winter plankton in the Pechora Sea example

Bardan S.I., Serbov N.G.

Based on the results of microbiological surveys in winter 2002-2005, the analysis of the conditions of formation of the dominant groups of bacteria multitude of winter plankton communities. Established regular changes of the sizes of the various groups that are defined by the gradient of physico-chemical parameters of the complex, based on the direction of transport of water in the Kara Sea. Identified quantitative forms of communication that form the dominant population groups of bacteria for the winter season as a homogeneous set of environmental factors.

Keywords: bacterial communities, plankton dominant group of bacteria, the Pechora Sea