

Министерство образования и науки Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ  
(РГГМУ)

УДК 628.4(470.23-25)

На правах рукописи

Шарафутдинова Гульнара Феметдиновна  
МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОДУКЦИОННО-  
ДЕСТРУКЦИОННЫХ ОТНОШЕНИЙ В ОЗЕРНЫХ  
ЭКОСИСТЕМАХ

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата географических наук

Специальность 25.00.36 «Геоэкология» (Науки о Земле)

Научный руководитель  
докт. геогр. наук, профессор

В.В. Дмитриев

Санкт-Петербург 2013

## Содержание

	Стр.
ВЕДЕНИЕ	4
1 Теоретические основы оценки первичной продукции и деструкции органического вещества в водных экосистемах	10
1.1 Основные определения	10
1.2 Обзор представлений о процессах первичного продуцирования и деструкции органического вещества в водных экосистемах	13
1.2.1 Основные факторы воздействия на скорости обменных процессов	20
2 Мониторинг первичной продукции в малых водоемах	40
2.1 Материалы исследования	42
2.1.1 Натурные наблюдения	42
2.1.2 Пространственно-временная изменчивость значений первичной продукции в озерах Карельского перешейка	56
2.2 Методы исследования	61
2.2.1 Методы натурных наблюдений	61
2.2.1.1 Разработка метода определения количества солнечной радиации, поступающей на различную глубину в озеро	63
2.2.1.2 Оценка трат на обмен фитопланктона (авторский подход)	67
2.2.2 Методика создания модели	70
2.3 Рекомендации по оптимизации мониторинга водных экосистем	71
3 Методические основы моделирования первичной продукции и деструкции органического вещества в водных экосистемах	73
3.1 Модель экосистемы в целом	74
3.2 Простейшие популяционные модели	81
3.3 Л и М-подходы	87
3.4 Моделирование факторов среды, лимитирующих образование первичной продукции	92
3.5 Деструкция органического вещества	106

3.6	Разработка модели продукционно-деструкционных отношений водной экосистемы	111
4	Апробация разработанной модели продукционно-деструкционных отношений в водных экосистемах Карельского перешейка	119
4.1	Идентификация и верификация модели	119
4.2	Временная изменчивость продукционно-деструкционных отношений в водных экосистемах по результатам моделирования	126
4.3	Модельные эксперименты и их специфика	130
4.4	Дополнительные показатели, рассчитанные с помощью модели	139
4.4.1	Оценка факторов, влияющих на формирование первичной продукции ОВ (показательные критерии)	139
4.4.2	Оценка динамических критериев состояния водной экосистемы	142
4.5	Оценка устойчивости экосистем малых озер к антропогенному эвтрофированию	149
	<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b>	159
	Список сокращений и условных обозначений	162
	<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ</b>	164
	Приложение А	183

## ВВЕДЕНИЕ

### Актуальность темы исследования

Интерес к анализу продукционно-деструкционных отношений в водоеме обусловлен увеличивающимися темпами антропогенного эвтрофирования, которое является на сегодняшний день глобальной экологической проблемой. Так, например, уже в начале 1990-х годов в 43 штатах США из 52 было зарегистрировано загрязнение биогенными элементами водных объектов [76]. Практически отсутствуют рекомендации по управлению эвтрофированием водоемов и деэвтрофированию водных экосистем. Тем не менее, при всей очевидной важности такие параметры как скорость продуцирования и деструкции органического вещества не входят в перечень основных компонентов геоэкологического мониторинга.

Однако,  $P/D$ -отношение является достаточно репрезентативным показателем, с помощью которого можно оценить способность системы к самоочищению и «злокачественное увеличение первичной продукции» [86]. Это отношение так же показательно в транзитных, речных экосистемах, в которых, как правило,  $P/D < 1$ . Например, при принятии решений о возможности строительства комплекса защитных сооружений в Невской губе, ее водную экосистему оценивали, как загрязненную, но при этом имеющую  $P/D < 1$ , а значит способную к самоочищению.

В этом плане продукционно-деструкционные отношения можно рассматривать как маркер или индикатор развития естественного и антропогенного эвтрофирования водоема, но оно не является маркером загрязнения водоема до тех пор, пока суммарное содержание азота и фосфора не превысит концентрацию углерода в водоеме [30]. Создание модели формирования продукционно-деструкционных отношений в водной экосистеме ( $P/D$ -модели) предполагает учет влияния физических, химических и

биологических факторов на формирование первичной продукции и деструкции, с ее помощью реализуется комплексный подход к решению проблемы.

Степень разработанности темы исследования обусловлена как развитием новых методов мониторинга составляющих продукционно-деструкционных процессов, так и созданием моделей и их апробацией для определенных акваторий.

Главная проблема, рассматриваемая в данной работе, состоит в оценке вклада антропогенной составляющей в процесс эвтрофирования водоема с помощью анализа совокупного воздействия абиотических и биотических факторов среды на состояние водной экосистемы.

Объектом исследования являются малые озера Карельского перешейка.

Предмет исследования обозначим как продукционно-деструкционные отношения планктонного сообщества в водоемах аккумулярующего типа с замедленным водообменом.

Цель работы: Количественная оценка формирования продуктивности и возможности самоочищения экосистем малых озер на основе математического моделирования и данных мониторинга. Для достижения поставленной цели, решались следующие задачи:

1. Проведение натурных наблюдений на четырех озерах Карельского перешейка, различающихся по режиму продуцирования органического вещества, в 2010-2012 гг.;
2. Формализация влияния факторов среды и биоты на продукционно-деструкционные отношения в малых озерах;
3. Селекция алгоритмов для представления факторного воздействия и разработка P/D-модели в целом;
4. Идентификация и верификация разработанной модели на озерах Карельского перешейка по натурным и литературным данным;
5. Апробация P/D-модели и оценка P/D-баланса органического вещества планктонного сообщества в водоемах различной трофности по результатам моделирования и натурным данным.

### Научная новизна. Впервые:

- сформулирована и реализована модель первичной продукции и деструкции органического вещества, отличающаяся одновременным учетом воздействующих факторов физической, химической и биологической природы;
- предложена методика оценки формирования первичной продукции и самоочищения в малых озерах по разработанной автором модели, учитывающей влияние различных факторов естественного и антропогенного воздействия;
- на основе модельных расчетов выполнена оценка изменения продукционных возможностей озер и их самоочищения при различных сценариях изменения физических, химических и биологических факторов;
- разработана методика оценки баланса процессов образования и разрушения органического вещества озерных экосистем с учетом степени насыщения воды аллохтонным органическим веществом и степени гумозности озер.

### Фактический материал и личный вклад автора.

Автором были проведены исследования состава и свойств водных экосистем озер Карельского перешейка в 2010-2011 гг. С 2009 по 2012 год автор принимал участие в ежегодной производственной практике студентов СПбГУ на оз. Суури по оценке экологического состояния водных объектов. Количество отобранных и обработанных автором проб превышает 4000. В 2009-2010 гг. участвовала в выполнении проекта РФФИ 09-05-01000-а «Разработка и апробация моделей продукционно-деструкционных отношений, самоочищения и интегральной оценки продуктивности водных экосистем». Автор организовала и провела все экспедиционные исследования по гранту, обобщила литературный материал по 40 озерам Карельского перешейка с 1958 по 2012 гг. Создана информационная база по элементам режимов, показателям химического и биологического состава и физических свойств воды.

Выполнено экспериментальное определение параметров функциональных зависимостей используемых в модели. Был разработан и

апробирован метод определения подводной освещенности на основе измерений оптической плотности воды.

Автором выполнена алгоритмическая реализация влияния факторов среды и биоты на скорости первичного продуцирования и деструкции органического вещества (*ОВ*) в озерных экосистемах. Сформулированы сценарии по выявлению изменения параметров естественного режима и естественных параметров на водную экосистему. Выполнена компьютерная реализация, анализ и ГИС-визуализация результатов натурных наблюдений и модельных экспериментов.

#### Практическая значимость работы.

- разработанная модель может использоваться для оценки продукционно-деструкционных отношений в водных экосистемах для целей управления эвтрофированием и качеством воды в водоемах. *P/D*-показатель рекомендуется использовать в качестве индикатора естественного и антропогенного эвтрофирования и для оценки вклада компонентов биоты в биохимическое самоочищение водоемов;
- на основе модели выявляется степень влияния вклада различных факторов среды на формирование продукционно-деструкционных отношений в водной экосистеме и ее самоочищение;
- расчет скорости первичного продуцирования и деструкции на основе одновременного учета факторов среды рекомендован к включению в список параметров геоэкологического мониторинга;
- модель использовалась в образовательном процессе кафедры Прикладная экология при проведении практических занятий с магистрантами по курсу «Системная экология».

Теоретико-методологическую основу исследования составили труды Ю. П. Одума, Г. Г. Винберга, А. Ф. Алимова, Д. Э. Хатчинсона, В. А. Абакумова, Ю. Н. Сергеева, Г.К. Осипова, С.А. Кондратьева и др.

Методы исследования. Основным методом исследования являлось экологическое моделирование скоростей обменных процессов в водных

экосистемах, с учетом факторов влияющих на них, а так же системных компонентов химической и биологической природы. Так же в исследовании применялись методы мониторинга поверхностных вод, ГИС-технологии, использование теории баз данных и методы статистического, регрессионного анализа и др.

Защищаемые научные положения:

1. Модель продукционно-деструкционного баланса в водоемах различной трофности при одновременном учете воздействующих факторов;
2. Методика научно-обоснованной оценки баланса процессов образования и разрушения органического вещества на основе данных мониторинга, выполненного автором, и математического моделирования влияния различных факторов на эти процессы;
3. Вывод о существовании характерных особенностей продуцирования органического вещества и самоочищения водоемов различной трофности, полученный на основе экспериментов с моделью;
4. Оценочная шкала отношения процессов образования и разрушения органического вещества, характеризующая способность водоемов различных типов гумозности к самоочищению;
5. Вывод о необходимости рекомендации такого параметра, как P/D-отношение, в качестве репрезентативного показателя трофического статуса водоема и его способности к самоочищению в геоэкологическом мониторинге.

Публикации. Основные положения и выводы работы были изложены в публикациях в научных журналах и сборниках материалов конференций, в том числе в журналах «Ученые записки РГГМУ» (№12, 2010; реферируется ВАК), и «Известия РГПУ им. А.И. Герцена» (№153 (2), 2012; реферируется ВАК). Всего за время написания диссертации было выпущено 10 публикаций.

Степень достоверности результатов.

Сходимость фактических и рассчитанных с помощью предложенной модели данных проверялась с помощью следующих статистических критериев: критерий случайности, критерий  $0.674\sigma$  и коэффициент корреляции. Прогноз



значений первичной продукции как на этапе идентификации (по собственным данным), так и на этапе верификации модели (по литературным данным) можно считать удовлетворительным по предложенным статистическим критериям. Предсказание значений продукционно-деструкционных отношений считаем удовлетворительным только на этапе идентификации модели. Верификация модели не дала необходимой достоверности результатов.

#### Апробация результатов.

Результаты работы были доложены на следующих конференциях: Научная сессия факультета географии и геоэкологии СПбГУ: География в XXI веке (СПбГУ, 2010 г.); Международная конференция, посвященная 165-летию создания РГО и 85-летию организации географического факультета в СПбГУ «География в системе наук о земле: современные проблемы науки и образования» (СПбГУ, 2011 г.); Итоговая сессия ученого совета РГГМУ факультета географии и геоэкологии (РГГМУ, 2012 г.); Международная конференция, посвященная 90-летию почетного профессора СПбГУ, д.г.н. А.Г. Исаченко «Современные проблемы географии и геоэкологии» (СПбГУ, 2012 г.); Международная молодежная конференция «Науки о Земле и цивилизация» (РГПУ им. А.И. Герцена, 2012 г.).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, списка литературы из 204 наименований, содержит приложение. Работа объемом 192 стр., содержит 40 рисунков и 10 таблиц.

Автор благодарит за помощь в проведение гидрохимических исследований зав. лабораторией Химии природной среды РГГМУ Русину Л.Н., Явловскую В.В., Боева А. и Зимину Е.В. За помощь в организации натурных наблюдений и отборе проб автор благодарит Бороздинского А.В., Сумерина М.В., Петрову А.Н., Халип О.М., Осокина В.Э., Тамулениса А.Ю. и Листратову О.О. Автор также выражает благодарность сотрудникам ААНИИ зав. лабораторией Взаимодействия океана и атмосферы к.г.н. Иванову Б.В. за предоставление прибора для измерения освещенности и к.г.н. Павлову А. К. за ценные замечания и обработку проб на оптические показатели.

# 1 Теоретические основы оценки первичной продукции и деструкции органического вещества в водных экосистемах

## 1.1 Основные определения

Установившаяся практика употребления терминов, связанных с понятиями «первичная продукция» и «деструкция», характеризуется большим спектром авторских определений и понятий. В связи с этим в первом разделе рукописи необходимо конкретизировать основные определения для корректного употребления их в диссертационной работе и ясности изложения.

Вслед за Г. Г. Винбергом [24] под *первичной продукцией* водоема понимается результат жизнедеятельности фитопланктона, представляющий собой новообразование органических веществ из минеральных, что требует затраты определенного количества энергии.

Под «*продуктивностью*» традиционно понимается воспроизведение органического вещества, как автотрофами, так и гетеротрофами различных уровней. В качестве синонима так же используется термин «общая биологическая продуктивность» водоема или «вторичная продукция» [6]. В этом смысле, ее можно называть «рыбопродуктивностью» водоема, т.к. биомасса рыб в данном случае выступает как результирующая данного процесса.

Отметим особо, что в данной работе термины «первичная продукция», «продуктивность» и «*трофность*» водоема будут использованы как синонимы и характеризовать процесс новообразования органического вещества в сообществе фитопланктон.

Продукционную способность водорослей можно определять по скорости потребления  $CO_2$  или выделения  $O_2$  в результате фотосинтеза, количеству синтезированных продуктов или количеству энергии, заключенной в новообразованной биомассе. Эти методы основаны на измерениях количества поглощенного углекислого газа или выделенного кислорода в единицу времени.

Однако следует помнить, что между газообменом и ростом биомассы далеко не всегда обнаруживается четкая корреляция. Измерение газообмена может адекватно отражать фотосинтетическую деятельность водорослей только в том случае, когда эти измерения кратковременны. Изменение биомассы требует учета продукционных свойств первичных продуцентов, учета на временном интервале наблюдений величины трат на обмен, естественного отмирания и выедания. В литературе чаще всего первичная продукция оценивается по накоплению биомассы (или энергии) или по скорости газообмена [54].

Необходимо различать такие термины как валовая и эффективная продукции. Под *валовой растительной продукцией*, понимаем количество вещества образованного при фотосинтезе за единицу времени. *Эффективная продукция* – общее количество вещества автотрофных организмов, отродившихся за определенный период. Эффективная первичная продукция всегда меньше валовой на то количество вещества или эквивалентное ему количество энергии, которое было затрачено на обмен у водорослей. Под термином *чистая продукция* будем понимать разность между валовой первичной продукцией и деструкцией всего планктона. Деструкция складывалась не только за счет дыхания водорослей, но и за счет дыхания зоопланктона и особенно бактерий. Следовательно, речь идет не о чистой или эффективной продукции фитопланктона, а о величине, которая дает представление о том, каков был итог за рассматриваемое время процессов построения и разрушения органических веществ в планктоне в целом [24].

Первичная продукция в водоемах синтезируется фитопланктоном, макрофитами и фитобентосом. В нашем исследовании особое внимание будет уделяться именно первичной продукции фитопланктона.

Под *деструкцией* понимаем совокупность стадий продукционного процесса, представляющие собой этапы разрушения и минерализации органических веществ, сопровождающиеся потреблением кислорода и рассеянием энергии. Если ограничиться первичной продукцией фитопланктона, то под деструкцией органического вещества в работе понимается единый дыхательно-выделительный

процесс этих организмов, вследствие которого часть образованных продуктов фотосинтеза подвергается окислению и выделяется в среду в виде  $CO_2$  и органических растворенных метаболитов. Как синоним этого термина так же используется такое понятие как *траты на обмен*, которые по разным данным и с учетом внешних условий могут составлять 5–50 % от продукции фитопланктона. В данной работе эти два термина используются как синонимы.

Важной продукционной характеристикой так же является  $P/D$ -отношение, где  $P$  и  $D$  – суммарные за определенный период времени значения скорости продукции и деструкции, соответственно. Эта характеристика отражает эффективность продукционных процессов в водоеме в целом. Так принято считать, что в олиготрофных озерах суммарный за год баланс органического вещества часто отрицательный, т.е.  $P/D < 1$ ; в мезотрофных и эвтрофных водоемах  $P/D \approx 1$ . Годовое отношение  $P/D > 1$  наблюдается в редких случаях в водоемах с неустоявшимся режимом [6]. Но, как показывает практика, подобные утверждения верны не всегда.

Относительное значение трат на обмен может быть достаточно различным, вплоть до того, что оно превышает скорость фотосинтетического новообразования органических веществ.

Например, Г.Г. Винберг пишет о том, что в оптимальных для роста фитопланктона условиях фотосинтез сильно превалирует над дыханием и траты на обмен составляют всего 10 или даже 5 % от продукции, в то время как в других условиях при недостатке света или питания большая часть продукции может идти на нужды обмена клеток фитопланктона.

При расчете годовой продукции Джеди принимает траты на обмен равными 25 % [163]. Линдемман по некоторым литературным данным приходит к заключению, что для фитопланктона траты на дыхание составляют 33 % от «неисправленных величин продукции» [171]. При исследовании водоема Сильвер Спринг Одум остановился на 58 % [180]. При исследованиях Мирового океана О. И. Кобеленц-Мишке приходит к тому, что 40 % поправка на дыхание слишком значительна, а годовые валовая и чистая продукция океана расходятся на 5–6 %

[21]. В подразделе 2.2.1.2 автор предлагает собственный подход для решения этой задачи.

Еще одной важной продукционной характеристикой сообществ водных организмов, в данном случае – фитопланктона, является *удельная величина продукции (интенсивность фотосинтеза)*. Это отношение скорости продукции к биомассе для популяции или сообществ животных (Р/В-коэффициент), которое впервые ввел Л.А. Зенкевич [53]. Размерность этого параметра – сут<sup>-1</sup>. Удалось установить, что суточное значение Р/В-коэффициента представляет собой средневзвешенное суточных удельных приростов всех особей в популяции. Его было предложено называть *удельной продукцией* [цит. по 6]. В других работах чаще оперируют таким понятием, как *удельная скорость биосинтеза* или *удельная скорость роста* фитопланктона, обозначать его будем буквой  $\mu$  [80; 41]. В данной работе эти термины будут использоваться как синонимы.

Вслед за этим определением, введем понятие *интенсивность трат на обмен* или *интенсивность деструкции* ( $r$ ), выражающееся в тех же условных единицах – (сут<sup>-1</sup>).

## 1.2 Обзор представлений о процессах первичного продуцирования и деструкции органического вещества в водных экосистемах

Значение исследований процессов образования и разрушения органического вещества в водоемах трудно переоценить. Их история насчитывает уже более 100 лет. Новый виток развития – моделирование этих процессов был бы невозможен без основополагающих исследований прошлых лет, которые обеспечили специалистов в этой области теоретической базой для будущих открытий.

Монография Г.Г. Винберга «Первичная продукция водоемов» [24] остается и в настоящее время одной из немногих работ, обобщающей достижения в области первичной продукции пресных водоемов. В обзоре работ до 1960 года автор во многом ориентировался на нее.

В нашей стране предпосылкой к изучению продукционно-деструкционных отношений стал выдвинутый Л. Л. Россолимо в 1934 году принцип балансового изучения водоемов – как новое направление развития лимнологии. Среди различных возможных балансов особое место занимал баланс органического вещества.

Так основной интерес в водной экосистеме имеют данные, характеризующие скорость продукции и деструкции органических веществ, т. е. баланс в широком понимании. В этом случае балансовое уравнение оказывается применимым только при условии, что совокупность превращений органического вещества в водоеме рассматривается с энергетической стороны [24].

Как построение, так и разрушение органических веществ в процессе обмена у живых организмов сопровождаются газообменом со средой, который находится в строгом соответствии со скоростью потребления и со скоростью рассеяния энергии, поэтому именно газообмен положен в основу методов изучения баланса органических веществ [23].

25 мая 1932 г. на подмосковном оз. Белом в Косино впервые были сделаны измерения интенсивности фотосинтеза планктона с помощью «метода склянок» с целью получения количественного представления о скорости новообразования органических веществ в озере или, по более поздней терминологии, о его первичной продукции, которая по результатам первого года наблюдений была определена равной  $2840 \text{ ккал/м}^2 \cdot \text{год}$  ( $0.0119 \text{ МДж/м}^2 \cdot \text{год}$ ).

Необходимость измерения первичной продукции как первого этапа продукционного процесса, или начального уровня биотического потока энергии, уже в 30-е годы стала получать все более широкое признание. Однако приоритет в этой области советской гидробиологии в зарубежных странах оставался малоизвестным по меньшей мере до выступления Г. Г. Винберга с лекцией имени Бальди на XVIII конгрессе Международной ассоциации теоретической и прикладной лимнологии в 1971 г. в г. Ленинград.

Общей известностью пользовались исследования первичной продукции оз. Линсли Понд с применением «метода склянок», начатые Райли в 1935 г. по

предложению его учителя Д. Э. Хатчинсона, внимательно следившего за советской лимнологической литературой того времени. В статье 1973 г. [157] автор вполне определенно указал, что первичная продукция впервые была определена в СССР [23].

В истории лимнологии американской школы разработку энергетического подхода начал Джеди, который в 1940 году опубликовал работу под названием «Годовой энергетический бюджет одного озера». В этой работе содержался годовой расчет жизнедеятельности населения озера Мендота в целом, выраженный в калориях [163]. Затем в 1942 году Линдеман, воспользовавшись методом Джеди так же рассчитал биологический бюджет энергии для озера Цедар-Бог [171]. Как признавали Линдеман и его учитель Хатчинсон, их точка зрения приближалась к «биогеохомическому воззрению Вернадского». Хатчинсон писал о том, что динамика озерного биоценоза излагается в первую очередь как проблема переноса энергии, а именно как биотическое использование солнечной энергии, падающей на поверхность озера. Эти же вопросы обсуждаются и другими авторами, которые применяли аналогичные методы и сравнивали свои данные с полученными Линдеманом [142; 180; 199].

Несмотря на то, что Линдеман для своих построений использовал некоторые идеи и материалы советских ученых (В.И. Вернадского, В.С. Ивлева, С.В. Бруевича) Г.Г. Винберг нашел в его работе множество существенных недостатков [24]. Главным из них было то, что Линдеман использовал исходные величины, полученные с помощью статических методов, тем самым переход к продукции был сделан с помощью в большей мере произвольных коэффициентов. Хотя позже концепция о трофических уровнях в экосистемах Линдемана, который трактовал вопросы продуктивности водоемов, используя представления Хатчинсона, нашла признание у советских ученых [6].

Следующий этап формирования энергетического подхода к изучению продукционного процесса связан с объединенной конференцией трех научных обществ Америки (зоологов, экологов и лимнологов), состоявшейся 28 марта 1946 г. в г. Сент-Луи штата Миссури. Конференция была посвящена «динамике

продукции в водных популяциях», т. е. по существу проблеме биологической продуктивности водоемов. Руководящие доклады [140; 182; 186] опубликованы в виде сборника. Общий подход к решению проблем «динамики популяций» всех участников дискуссии, согласовавших свои точки зрения, хорошо передается следующим положением Парка: «Вероятно, наиболее важная конечная цель экологии заключается в понимании структуры и функции сообщества с точки зрения его метаболизма или энергетических соотношений».

Из этих авторов отметим Риккера [186], который стремился наметить пути дальнейших исследований. Интересно, что в его докладе упоминается 21 советский автор, причем теоретическим представлениям и достижениям этих ученых отводится исключительно большое место (Е.В. Борущкий, А.В. Окула, А.А. Шорыгин, А.Ф. Карпевич, А.П. Сушкина, М.И. Кривобока, В.С. Ивлев, С.В. Бруевич, Г.Г. Винберг). Он указывал, что, несмотря на то, что первичная продукция непосредственно не входит в промысловую продуктивность, определение ее имеет важное значение. По мнению Риккера, наилучшим методом определения ее величины является кислородный метод.

Важный этап формирования энергетического понимания биотического круговорота и биологической продуктивности связан с опубликованием широко известных статей Макфэдьена [173; 174]. Он фактически пришел к выводу о необходимости основывать количественную характеристику продукционного процесса на энергетическом противопоставлении процессов продукции и деструкции. Это полностью совпадает с той концепцией, которая значительно раньше была положена в основу работ Г. Г. Винберга по «балансу органических веществ», первая из которых была опубликована в 1934 г. Из этих работ Макфэдьену, по-видимому, стала известной только одна статья [32].

Взгляды Макфэдьена получили широкое признание. Выдающийся немецкий лимнолог Эльстер в 1954 году в большой работе, посвященной детальному анализу основных понятий и целей «динамической лимнологии», опираясь на высказывания Макфэдьена, Калле, Грима и других авторов, полностью признает



основное принципиальное значение энергетического подхода к процессу биологического продуцирования в водоемах.

Вещество и энергия участвуют в биотическом круговороте различным образом: энергия в отличие от вещества может быть использована только один раз. Благодаря возможности количественного изучения этого круга природных явлений энергетический подход к изучению биотического баланса и биологической продуктивности стал приобретать особое значение.

В особенности много внимания энергетическим соотношениям в природных сообществах уделяли братья Одумы как в книге «Основы экологии» [86], так и в специальных исследованиях по первичной продукции природных сообществ и эффективности ее использования на последующих трофических уровнях. Наибольший интерес исследования Г. Т. Одума в том, что оно показало многие слабые стороны методов исследования и выявило пробелы знаний, которые должны быть заполнены специальными экспериментальными исследованиями.

Назовем еще несколько авторов, которые в конце 1960-х годов плодотворно занимались энергетическим направлением в области исследования первичной продукции: А.П. Щербаков, А.В. Ассман, немецкий лимнолог В. Оле.

После первых успехов и поражений в новом «продукционном» направлении лимнологии и гидробиологии, исследования пошли по пути спецификации и локализации. Другими словами процесс новообразования органического вещества стал рассматриваться более детально под разными «углами», например: факториальной экологии, методологии или просто как способ определения трофического уровня водоема.

Подробнее о влиянии различных факторов на скорость образования первичной продукции будет рассказано в подразделе 1.2.1.

После блестяще разработанного и примененного Г.Г. Винбергом в 1932 году кислородного метода, в 1951 г. был предложен более чувствительный радиоуглеродный метод датским физиологом растений и гидробиологом Стиман-Нильсеном [194]. А после 1961 года стали появляться статьи, в которых был описан метод определения биологической продуктивности водоема по

содержания хлорофилла *a*. Этот метод получил признание при оценке степени эвтрофикации и интенсивности самоочищения загрязняемых природных вод [108; 143; 144; 177; 204]. Существуют и другие методы, например измерение ПП по изменению содержания кислорода в свободной воде [24] или по изменению активной реакции среды [104; 109]. Сравнение методов, их чувствительности и адекватности при решении конкретных задач так же является интересной темой исследований [18; 51; 117].

Также за рубежом опубликовано большое число исследований по первичной продукции самых различных водоемов, среди которых находим такие исследования, как измерения подледного фотосинтеза в арктических озерах Аляски [156] или первичной продукции во временных водоемах Антарктиды [138] и работы по первичной продукции тропических озер Африки [198].

В океанологии работы по первичной продукции получили широкое распространение примерно в 1960-е годы, после разработки радиоуглеродного метода. Нередко они сопровождались спектрофотометрическими определениями содержания хлорофилла в планктоне. С появлением спутниковой океанологии подобные работы получили дальнейшее развитие (Д. Поздняков).

Систематические наблюдения за первичной продукцией велись на протяжении ряда лет на родине радиоуглеродного метода – в Дании [197]. В США было по меньшей мере пять главных центров этих исследований: два на тихоокеанском, два на атлантическом побережьях и один на Гавайских островах. Важные работы велись в Канаде на технически хорошо оснащенной станции в Нанаймо [137], а также в Ванкуверском университете [151]. Активно работающие центры исследований по первичной продукции имеются в Австралии и в Японии. В Японии получили развитие работы по выявлению влияния погодных условий на продукционно-деструкционные отношения в прибрежных экосистемах, в частности по соотношению общей продукции и дыхания водорослей, выращиваемых в культуральных сетях [175].

В СССР отдельные наблюдения за первичной продукцией планктона северных морей были сделаны П. П. Ширшовым с помощью кислородного метода

еще в начале 30-х годов. Радиоуглеродный метод применен впервые в 1957 г. Ю. И. Сорокиным и О. И. Кобленц-Мишке на э/с «Витязь» в Тихом океане. С тех пор эти работы регулярно ведутся во время рейсов «Витязя».

Проводились они и на «Оби» во время ее рейсов в Антарктику и на «Седове» в экваториальной Атлантике. С 1960 г. в изучение первичной продукции включился Институт биологии южных морей в Севастополе (З. З. Финенко, Т. М. Кондратьева), проводивший исследования на Черном, Азовском, Красном и Средиземном морях и в Атлантическом океане.

В 1960-е годы радиоуглеродный метод изучения продукции начал применяться АтлантНИРО в экваториальной части Атлантического океана (В. Д. Чмырь), БалтНИРО (А. К. Юрковский) на Балтийском море и в Атлантике, где начинали работать также и сотрудники ВНИРО (В. В. Волковинский и В. Н. Бессонов) и Тихоокеанского отделения ИОАН (Г. Г. Стародубцев).

Широкий размах работ на морях привел к тому, что еще до 1962 г. сделано более 120 рейсов судов разных стран, во время которых выполнялись измерения первичной продукции радиоуглеродным методом. Только в Тихом океане до 1962 г. эти измерения были сделаны свыше, чем в 3000 точках.

В лимнологии специалисты, которые изучали структурные и функциональные характеристики фитопланктона стали включать определение первичной продукции как еще один количественный показатель в ежемесячные исследования водоемов [35; 83; 84; 113; 114]. Стали появляться работы по влиянию состава и обилия фито- [81; 82; 94; 141] и зоопланктона [36; 112] на продуктивность озер. При комплексных исследованиях водоемов первичная продукция стала неотъемлемой частью рабочих программ [20; 33].

После 1960 года некоторое обобщение данных по продуктивности озер в России было предпринято В. В. Бульоном в книге «Первичная продукция планктона внутренних водоемов» [16]. В которой последовательно изложены общие закономерности образования ПП, а так же вопросы, наиболее близкие к собственным исследованиям автора (внеклеточная продукция фитопланктона, содержание и активность пигментов в планктоне). Затем специалисты из

Зоологического института выпустили еще несколько обобщающих работ по этой теме [6; 18].

В настоящее время проводится достаточное количество конференций по заданному направлению, например за последние 10 лет подобные конференции проводились в 2000, 2005 и 2010 гг. в Зоологическом институте Санкт-Петербурга, в 2004 и 2011 гг. в Институте биологии внутренних вод в пос. Борок, в 2007 и 2011 гг. в Белоруссии на базе Нарочанской биологической станции БГУ. По материалам и тезисам этих конференций можно понять, что исследование первичной продукции внутренних водоемов достаточно емкая и многогранная тема. В данной работе сделана попытка осмыслить и обобщить исследования предыдущих лет по интересующим автора вопросам.

#### 1.2.1 Основные факторы воздействия на скорости обменных процессов

Отметим что скорость продукции и деструкции органического вещества в водоемах неразрывно связаны между собой. Факторы, воздействующие на состояние экосистемы в целом, обязательно повлияют как на процесс образования, так и на процесс разрушения органического вещества в озере.

Еще в 1939 году Россоном была предложена следующая зависимость: величина первичной продукции озер определяется, главным образом, эдафическими факторами, а утилизация ее – морфометрией водоема и климатическими факторами.

С помощью полевых и лабораторных методов исследования изучается зависимость первичной продукции от различных условий и факторов окружающей среды, например, от световых условий, от содержания в планктоне хлорофилла и других растительных пигментов, от трофических условий и т. п.

Благодаря единому и объективному способу выражения первичной продукции, которая может быть выражена в весовых единицах ассимилированного углерода или в калориях на единицу площади за определенное время независимо от видового состава продуцентов, возникает

ценная возможность рассматривать эту величину в качестве функции ограниченного числа переменных. Прежде всего, это световые и температурные условия, содержание пигментов, трофические условия развития фитопланктона, условия перемешивания или стабильности вод. Только такая функциональная трактовка первичной продукции адекватна явлению. Еще в статье 1966 года Г. Г. Винберг поразительно угадал дальнейшее направление развития науки в этой области: «На этом пути оказывается не только возможным, но и необходимым применение математического аппарата исследований, который с успехом используется в этой области рядом авторов, как, например, Райли в США, Кушингом, Таллингом и Стилом в Англии. Пока еще даются математические решения для частных случаев, но на наших глазах создается теория, которая, по-видимому, в не столь отдаленном будущем позволит рассчитывать биологическую величину первичной продукции как функцию ряда условий» [31].

Правда необходимо отметить, что приоритет в разработке математических моделей продуктивности водных масс принадлежит все-таки океанологам.

В основе биологической продуктивности водоемов лежит процесс фотосинтеза. Скорость этого процесса зависит от ряда абиотических и биотических факторов, которые непрерывно меняются в естественных условиях. Остановимся на каждом факторе подробнее.

#### *Температура*

Для характеристики зависимости биологических процессов от температуры среды широко используется температурный коэффициент Вант-Гоффа  $Q_{10}$  показывающий, во сколько раз увеличивается интенсивность процесса при повышении температуры на 10 °С. Правда здесь есть свои ограничения: правилу Вант-Гоффа не подчиняются реакции, в которых принимают участие громоздкие молекулы, например белки. Вряд ли оно может адекватно описывать процесс биосинтеза фитопланктона.

Влияние температуры на скорость фотосинтеза проявляется, прежде всего, при интенсивности фотосинтеза, превышающей световое насыщение [98]. В этих

условиях освещения с возрастанием температуры скорость фотосинтеза увеличивается сначала быстро, затем медленнее и, наконец, резко снижается. Обычно у водорослей, вегетирующих длительное время при высокой температуре, температурный оптимум развития выше, чем у водорослей, адаптированных к низкой температуре [120]. Незначительное превышение температуры над оптимальной ведет к быстрой гибели клетки; снижение температуры ниже оптимальной не приводит к столь серьезным последствиям. При оптимальной интенсивности света скорость фотосинтеза можно считать функцией температуры [121]. В интервале температуры от 7 до 28 °С изменение скорости фотосинтеза описывается уравнением Аррениуса [21].

Так же есть множество других эмпирических формул описывающих воздействие температуры на скорость роста водорослей [145; 152; 170], подробнее в разделе 3.4.

Отдельные виды водорослей могут существовать только в своем собственном, строго определенном диапазоне температуры, называемом диапазоном толерантности. Следует отметить, что диапазон температур, в котором наблюдается рост популяций, уже, чем диапазон выживания, т.е. вид может продолжать существование при таких температурах, при которых его рост невозможен [202]. В общем, зависимость скорости роста лабораторных культур фитопланктона от температуры имеет вид одновершинной асимметричной кривой, начало и конец которой определяются диапазоном термотолерантности клеток. Считается, что такая форма кривой отражает динамическое взаимодействие двух противоположно направленных процессов – усиления биосинтеза вследствие интенсификации ферментативных реакций и ускорения с возрастанием температуры распада ферментов, осуществляющих эти реакции. Действительно реакции денатурации белков имеют очень высокую энергию активации. Их скорость резко увеличивается в узком интервале достаточно высоких температур [89].

Есть авторы, которые пишут о серьезных основаниях для существенного изменения представлений о зависимости скорости биологических явлений от

температуры [26; 27; 55]. Не останавливаясь подробно на этом вопросе, изложенном в указанных работах, упомянем кратко только главные обоснованные в них выводы.

- 1) Для выражения зависимости скорости биологических явлений от температуры нет никаких оснований применять уравнение Аррениуса и следует пользоваться параметрами экспоненциальной зависимости этих показателей и в первую очередь температурным коэффициентом  $Q_{10}=e^{10R}=q^{10}=10^{10\beta}$  [78].
- 2) Акклимация к температуре заключается в устранении стрессовых изменений в скорости метаболизма, возникающих при быстрой смене температурных условий. Акклимация ведет к установлению универсальной для всего живого мира зависимости скорости метаболизма от температуры, которой соответствуют  $Q_{10}$  в пределах 2–2.5 и которая служит необходимым условием сбалансированности биологических явлений в природных экосистемах при колеблющейся температуре.
- 3) Для приведения скорости метаболизма в природных условиях к некоторой определенной температуре, впредь до уточнений следует пользоваться  $Q_{10}=2.25$ .
- 4) Скорость индивидуального развития ( $V_t$ ) находится в иной зависимости от температуры, чем скорость метаболизма. При средних наиболее благоприятных для развития температурах она находится в линейной зависимости от температуры, т.е. подчиняется правилу сумм температур:

$$V_t = \frac{t-t_0}{S}, \quad (1)$$

где  $(t-t_0)$  – эффективная температура,  $S$  и  $t_0$  – константы. Это значит, что в этих пределах температур коэффициенты, характеризующие ускорение развития снижаются в сторону более высокой температуры и легко могут быть рассчитаны для каждой эффективной температуры [28]:

$$Q_{10} = \left( \frac{t_s + 0,5}{t_s - 0,5} \right)^{10} \quad (2)$$

Автору представляется, что для каждого водоема устанавливаются свои специфические зависимости удельной скорости роста фитопланктона от температуры. Иными словами, виды, различающиеся по своей систематической принадлежности и населяющие один и тот же биотоп/водоем, могут обладать близкими значениями температурного оптимума (эффективной температурой).

### *Солнечный свет*

В каждом водоеме достаточно явлений, которые прямо или косвенно зависят от поступающей солнечной радиации, и в первую очередь это скорость новообразования органического вещества. При анализе влияния света на скорость фотосинтеза приходится встречаться с действием нескольких факторов, изменяющихся с глубиной, одновременно. Это интенсивности света и его спектральный состав.

Обычно говоря об интенсивности света, имеют ввиду поток радиации в энергетических единицах, переходящий через единицу площади в единицу времени ( $\text{кал}/\text{см}^2 \cdot \text{мин}$ ). Измерения проводят с помощью актинометрических приборов, основанных на термоэлектрическом эффекте [62]. Диапазон спектрального состава света – от 300 до 1600 нм, выходящие параметры: прямая, рассеянная и суммарная радиации.

Так же есть световая сторона поля излучения. Тогда используют приборы, основанные на фотоэлектрическом эффекте – фотометры, люксометры и говорят об освещенности, измеряемой в моль/ $\text{м}^2 \cdot \text{сек}$  или в лк. Диапазон спектрального состава света – ФАР от 400 до 700 нм.

Есть мнение, что для гидробиологических целей проникающую в воду радиацию следует измерять не в единицах освещенности, а в единицах потока радиации. Тогда, как при слабом свете, интенсивность фотосинтеза лимитируется световыми условиями, она пропорциональна энергии потока радиации, а не освещенности [57]. Автору представляется это не совсем верным. Ведь, исходя из суммарного балансового уравнения фотосинтеза, для чтобы употребить 1 моль  $\text{CO}_2$  растениям требуется 1 моль энергии в диапазоне ФАР. А данные, полученные с помощью фотометра, например фирмы Li-Cor, выражаются именно



в молях энергии в секунду на метр квадратный. В данной работе будем использовать данные обоих видов.

Для практического использования с достаточной степенью точности ФАР можно получать как половину суммарной радиации [61]. Коэффициент преобразования общего суммарного излучения в суммарное освещение, выраженное числом фотонов в диапазоне 400–700 нм следующий:  $1 \text{ МДж/м}^2 \text{ д}^{-1} = 2.15 \text{ моль/м}^{-2} \text{ д}^{-1}$ . Этот коэффициент зависит от степени облачности и положения солнца, поэтому не является постоянным. Лаборатория РРО в г. Альсмеер выполнила одновременные измерения плотности излучения в  $\text{Дж/м}^{-2} \text{ с}^{-1}$  и уровня освещения, необходимого для роста, в  $\mu\text{моль/м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ . Эти измерения показали, что коэффициент 2.15 прекрасно подтверждается на практике, а отклонения составляют не более  $\pm 5 \%$ .

Как известно фотосинтез начинается при некотором минимально необходимом количестве энергии, затем идет стадия максимального продуцирования, которая наблюдается в определенное время суток и на оптимальных глубинах (чаще в слое 0.5–1 м) при наилучших условиях освещения. Последняя стадия – это снижение фотосинтеза при избытке освещения в поверхностных слоях воды или в суточном ходе [3].

В океанологии чаще встретишь, что зависимость скорости фотосинтеза от интенсивности света у одноклеточных водорослей, как и у высших растений, выражается параболической кривой. Ход этой зависимости определяется не только изменениями света, но и другими факторами, влияющими на фотосинтез. Кривые имеют практически линейный участок, на которой скорость фотосинтеза увеличивается прямо пропорционально увеличению интенсивности света, и участок резкого изгиба, за которым фотосинтез практически не зависит от интенсивности света [21].

Влияние спектрального состава света на скорость новообразования органического вещества представляется менее значимым по сравнению с интенсивностью по двум причинам.

Первая причина: основным результатом экспериментальных исследований спектрального состава суммарной радиации является вывод о приближенном постоянстве в течение дня спектрального распределения суммарной радиации в области спектра 350–800 нм при наличии безоблачного или частично облачного неба. С уменьшением высоты солнца происходит постепенное обеднение солнечной радиации синими и фиолетовыми лучами, в результате чего наблюдается покраснение солнечной радиации. Однако вместе с тем при уменьшении высоты солнца возрастает относительная доля в суммарной радиации рассеянного света, более богатого сине-фиолетовыми лучами. Это возрастание доли коротковолновой рассеянной радиации практически компенсирует ослабление радиации сине-фиолетового участка спектра солнца. Таким образом, спектральный состав суммарной радиации не претерпевает при изменении высоты солнца сколько-нибудь существенных изменений [62].

Вторая причина связана с тем, что молекулы хлорофилла активизируются фотонами, а не энергией. Энергия фотона с длиной волны 400 нм (синий свет) в 1.75 раз больше энергии фотона с длиной волны 700 нм (красный свет), однако оба фотона одинаково воздействуют на процесс фотосинтеза. McCree обнаружил, что определенные виды водорослей имеют повышенную чувствительность к определенной длине волны. Один пик чувствительности был определен в красной части, второй в голубой части спектра. Кроме того, основные хлорофиллы типа *a* и *b* используют синий свет даже больше чем красный. Если наложить график чувствительности водорослей в диапазоне длин волн ФАР на график поглощения света под водой увидим, что эти два фактора взаимно компенсируются. То есть при большей фотосинтетической эффективности «красного» и «голубого» света, под водой его оказывается меньше, чем, например, «зеленого» [176]. Получается, что общий фотосинтез растений под водой зависит от разных длин волн примерно одинаково, что и показали результаты экспериментов О. Elgersma в 1982 году.

В. Н. Белянин так же обнаружил, что фотосинтез и рост клеток не зависели (сколько-нибудь существенно) от изменений спектрального состава света с оптической глубиной плотной культуры (для относительно невысокой

интенсивности света). Такая особенность фотобиосинтеза водорослей в сильнопоглощающих слоях показана как прямыми экспериментами с плотными культурами хлореллы и источниками света различного спектрального состава, так и путем расчетов [14; 15].

Тогда как спектральный состав света зависит только от облачности и прозрачности атмосферы, интенсивность света зависит еще и от угловой высоты Солнца и продолжительности светового дня. Ввиду учета всех вышеперечисленных признаков расчет получаемой Землей суточной радиации в середине лета чрезвычайно усложняется [125].

Часть радиации поступившей на поверхность озера отражается обратно (от 6 до 15 % в зависимости от освещенности и наличия волнений на поверхности водоема), часть (в основном ИК-излучение) идет на нагрев воды, а оставшаяся часть проходит через границу раздела сред и воздействует на живые организмы. Вода представляет собой своеобразный светофильтр, который с каждым сантиметром меняет спектральный состав и интенсивность света доступного для микроскопических водорослей. Учитывая, что процесс фотосинтеза является определяющим для роста фотоавтотрофных организмов, можно ожидать, что рост и фотосинтез зависят от световых условий в водоеме одинаковым образом [80].

#### *Оптические характеристики природных вод*

Если количество поступившей радиации можно считать климатическим фактором, то оптические свойства воды, нужно отнести к эдафическим факторам, ведь цвет, прозрачность и способность к светопропусканию во многом зависят от поступлений различных веществ в озеро с водосбора. Безусловно, оптические свойства воды играют значительную роль в продукционном процессе – в близлежащих озерах с отличающимися оптическими свойствами скорость фотосинтеза может различаться в несколько раз.

О компонентах природных вод, определяющих их оптические свойства прекрасно написал К. Я. Кондратьев [3].

К классическим лимнологическим параметрам, характеризующим эти свойства, относят прозрачность и цветность воды.

С помощью прозрачности, установленной по видимости белого диска, определяют глубину, куда приходится 1 % от поступившей подводной радиации, что соответствует приблизительно 2–2.5 *SD*. Это и есть эвфотическая зона – основное местообитание фитопланктона.

В литературе есть много разработанных формул, описывающих взаимосвязь прозрачности с содержанием в воде хлорофилла, взвешенного органического вещества, с биомассой и продуктивностью фитопланктона [6; 17; 24; 60].

Интенсивные поиски определения величины первичной продукции по оптическим свойствам вод идут уже давно. Так Т. Парсонс, М. Такахашаи и Б. Харгрейв [183] составили таблицу зависимости, чистой продукции фотосинтеза от содержания хлорофилла *a*, глубины эвфотической зоны и количества световой энергии. С. А. Баранов [8–11] установил, что первичная продукция фитопланктона обратно пропорциональна корню квадратному из значения глубин фотического слоя. Шведский лимнолог В. Роде [188] построил стандартные корреляции между оптической глубиной озер и величиной фотосинтеза в процентах от максимального фотосинтеза. Самое интересное, что кривые, построенные таким образом совпадают для всех типов озер, морей и океанов. К такому же выводу пришли Г. Г. Винберг [24] и И. М. Пырина [95; 96]. В. В. Бульон задал величину годовой продукции под 1 м<sup>2</sup>, как функцию максимальной скорости фотосинтеза и прозрачности воды для конкретного водоема [16; 18].

Следует различать цвет воды и ее цветность, эти параметры определяются совершенно различными методами, с разной точностью. В данной работе рассмотрим только цветность воды, измеряемую в градусах платино-кобальтовой шкалы. Этот параметр представляется более чувствительным и именно его чаще используют в лимнологических исследованиях.

Цветность воды зависит от большого числа факторов, это суперпозиция всех растворенных веществ и взвешенных частиц в воде. Она обусловлена избирательным рассеиванием и поглощением световых лучей. Например, при повышенной мутности воды увеличивается доля рассеяния зеленых лучей, при

еще большем помутнении воды начинают рассеиваться и красные лучи. Для вод, содержащих значительное количество органических взвесей, характерна бурая окраска. Если в воде растворено много солей кальция, железа, магния, то вода так же будет отличаться желто-зеленым цветом; воды богатые гуминовыми веществами – бурым.

Так же как и для прозрачности для цветности воды установлено большое количество взаимосвязей с целым рядом лимнологических параметров: прозрачность, кислород, содержание сестона, показатель условного водообмена, перманганатная окисляемость и т.д. [3; 11; 60; 110; 124].

Цветность и прозрачность воды находятся между собой в обратной зависимости. Рассматриваемый параметр представляется автору достаточно интересным, т.к. цветность воды включает в себя как бы два показателя. С одной стороны это оптическая характеристика воды, и можем сказать, что с увеличением цветности меньше солнечных лучей поступает под воду, и соответственно фотосинтетическая активность снижается с глубиной гораздо быстрее. С другой стороны – это показатель поступлений с водосбора, причем не только количества вещества, но и качества. Другими словами, чем выше цветность воды, тем больше в воде необходимых элементов, что в свою очередь должно увеличивать удельную скорость роста фитопланктона. Интересно, что же заставляет раскачиваться эти «качели» или останавливаться в определенном положении: либо лимитирующим фактором является свет, либо количество питательных веществ.

Еще один важный гидрооптический параметр – оптическая плотность воды ( $D_\lambda$ ), которая измеряется для определенной длины волны и толщины слоя. Это физическая величина, позволяющая определить количественные характеристики поглощения света веществом. В ряде случаев оптическую плотность называют прозрачностью слоя воды, она связана не прямой обратной зависимостью с коэффициентом пропускания.

$$D_\lambda = \lg \frac{\Phi_0}{\Phi}, \quad (3)$$

где  $\Phi_0$  – поток излучения, прошедший через "холостую пробу",  $\Phi$  – поток излучения, прошедший через исследуемый раствор толщиной  $l$ .

Этот параметр тесно связан с коэффициентом ослабления или экстинкции света в воде ( $\eta$ ). Согласно закону Бугера-Ламберта интенсивность луча монохроматического света, входящего в воду под прямым углом, то есть нормально к ее поверхности, может быть выражена формулой:

$$I_z = I_0 * e^{-\eta \cdot z} \quad (4)$$

Отсюда коэффициент ослабления на глубине 1 м  $\eta = \ln(I_0/I_z)$  или  $\eta = 10^{D\lambda}$

При взаимодействии пучка фотонов с элементом объема вещества часть фотонов превращается в тепло, т.е. «погибает» как свет, вторая часть рассеивается, т.е. остается светом, но движется по другим направлениям [135].

Общие закономерности распространения света в воде были известны еще в середине прошлого века. В очень прозрачных озерах поглощение света, как и в дистиллированной воде, минимально в коротковолновой части видимой области спектра и поэтому на наибольших глубинах господствует, так же как и в океане, синий свет. В озерах с особенно сильной коричневой окраской воды свет проникает лишь на сравнительно небольшую глубину, причем на максимальное расстояние практически проникает только длинноволновая радиация. В озере с окраской около 120 градусов Pt-Co шкалы уже на глубине 1 м свет с длиной волны менее 400 нм обнаружить невозможно и 78 % всей радиации имеет длину волны свыше 600 нм, то есть оранжевый и красный свет. На глубине 2 м практически вся радиация имеет длину волны свыше 600 нм [125].

Солнечный свет не монохроматичен. Солнце редко бывает в зените, а потому его лучи редко направлены нормально к поверхности воды и, кроме того, в составе рассеянной радиации всегда имеются компоненты, распространяющиеся не вертикально. Тем не менее, данные параметры представляется исключительно важным при более детальном изучении влияния световых условий на продукционные свойства водоемов. И хотя исследованиям оптических свойств уже около 100 лет, измерение таких простых параметров как оптическая плотность, коэффициент ослабления или поглощения до сих пор не вошло в

классические программы изучения водоемов, что автору кажется совершенно неоправданным. Лишь в последнее время им стало уделяться больше внимания [92; 97; 128; 129; 139; 147].

Выполненные разными авторами в различное время эксперименты показывают, что в первом приближении свет в море ослабляется с глубиной по показательному закону:

$$S_{z_2} = S_{z_1} * 10^{-\alpha z}, \quad (5)$$

где  $S_{z_1}$  – поток немонахроматического излучения на глубине  $z_1$ ;

$S_{z_2}$  – поток того же излучения на глубине  $z_2$ ;

$\alpha$  – показатель вертикального ослабления;

$z = z_2 - z_1$  – толщина водного слоя.

Необходимо отметить, что это равенство для случая сильно окрашенных вод является весьма грубым приближением. Это обусловлено тем, что сильно окрашенная водная масса играет роль светофильтра, т.е. избирательно ослабляет проходящий через нее свет. В силу этого будет значительно правильнее измерять показатель вертикального ослабления  $\alpha$  со светофильтром, т.е. для некоторой части спектра [90].

Поскольку спектральный состав солнечного света известен достаточно хорошо, а спектральные коэффициенты ослабления просты в нахождении (с помощью оптической плотности воды) применение этого метода исследования дает возможность определить, какое количество энергии световых волн, в % соотношении, поступает на различные глубины водоема.

#### *Биогенные элементы*

Как известно условия минерального питания – это один из мощных факторов, влияющих на развитие фитопланктона. Совершенно очевидно, что при большом химическом разнообразии элементов минерального питания, необходимых водорослям, роль этих элементов не может быть одинаковой. Соединения азота и фосфора по своему значению имеют особо важное положение, поскольку они входят в состав белковых молекул и участвуют в регуляции внутриклеточного обмена [21].

Наличие в среде макро- и микроэлементов, являющихся необходимыми компонентами тела водорослей, имеет решающее значение для интенсивности их развития. Такие элементы как калий, кальций, сера и магний и их соединения, относящиеся к макроэлементам, требуются организмам в сравнительно больших количествах. Важнейшие элементы минерального питания водорослей, имеющие большое экологическое значение – азот и фосфор. Азот входит в состав всех белковых молекул, а фосфор – обязательный компонент ядерного вещества, играющий значительную роль и в окислительно-восстановительных реакциях. Открытая часть морских бассейнов особенно обеднена в отношении азота и фосфора. Обогащение таких вод в результате апвеллинга или за счет приноса питательных веществ речной водой ведет к резко выраженному увеличению продуктивности водорослей [54]. В данной работе основное внимание уделено таким элементам, как азот, фосфор, кремний и железо.

Азот содержится в воде в форме неорганических и органических соединений. Последние в виде аминокислот, пуриновых и пиримидиновых оснований, мочевины, мочевой кислоты и других соединений могут утилизироваться некоторыми видами водорослей [123; 186], но для большинства планктонных водорослей лучшими источниками азота служат его неорганические соединения, представленные нитритными, нитратными и аммонийными ионами. Скорость поглощения нитратных и аммонийных соединений водорослями на свету значительно выше, чем в темноте. Есть мнение, что она является функцией интенсивности света [153].

Первым из среды поглощается азот в форме аммонийных соединений. Скорость роста водорослей при ассимиляции нитратного азота почти в два раза ниже, чем при использовании аммонийного. Соответственно синтез органического азота и хлорофилла «а» в клетках так же происходит медленнее, тогда как скорость синтеза жиров была выше при использовании нитратов. Теоретически, это вполне понятно, так как для нитратов путь до белковой молекулы более длинный, поскольку они должны пройти в клетке стадию



восстановления. Водоросли, которые росли в среде с нитратами в качестве источника питания, содержали специфический фермент нитрат-редуктазу [146].

Зависимость скорости поглощения биогенных элементов от их концентрации в среде носит гиперболический характер [164]. Кинетика поглощения азотных соединений водорослями при различной концентрации азота в среде похожа на характер зависимости между скоростью реакции и концентрацией фермента и субстрата, описываемой уравнением Михаэлиса-Ментен.

Фосфор так же входит в состав органических и неорганических веществ. Механизм поступления органического фосфора в клетку изучен слабо. У водорослей этот процесс осуществляется с помощью фермента алкалин-фосфатазы, которая расщепляет сложные органические соединения с образованием фосфорной кислоты [167]. Этот фермент образуется в клетках в условиях фосфорного голодания. Т.о. органические соединения фосфора могут быть важным источником питания водорослей в естественных условиях при недостатке фосфатов в среде.

Неорганические соединения фосфора находятся в виде ионов ортофосфорной кислоты. Скорость потребления планктонными водорослями зависит от количества фосфора в среде до этого момента, и как следствие содержание его в клетках. Водоросли, выращенные в условиях резкого дефицита, при переносе их в среду, содержащую фосфаты, поглощают фосфор в значительно большем количестве, чем требуется для роста. Так клетки *Phaeodactylum tricornutum* при низкой концентрации фосфатов в среде могут удваивать внутриклеточную концентрацию фосфора примерно за 3 часа, тогда как скорость удвоения числа клеток в шесть раз меньше [168]. Максимальная скорость поглощения фосфатов из среды увеличивалась с уменьшением содержания фосфора в клетках.

Моно [178] первый показал, что между концентрацией питательного вещества, находящейся в минимуме, и удельной скоростью роста микроорганизмов существует зависимость, аналогичная той, которая получена

Михаэлисом и Ментен. Разница только в том, что энзиматическая реакция протекает при постоянном количестве фермента, тогда как ростовые процессы сопровождаются увеличением биомассы, а следовательно, и увеличением количества фермента. В связи с этим в уравнении Моно абсолютная скорость процесса заменена относительной [21].

Существуют данные, свидетельствующие о том, что скорость роста водорослей определяется в большей степени не концентрацией элемента в среде, а его содержанием в клетке.

Особый интерес представляет сравнение скоростей ассимиляции углерода и фосфора фитопланктоном. Обычно отношение по массе  $C:Ph$  в планктоне близко к 40. Если это соотношение  $<40$ , то клетка на единицу ассимилированного углерода потребляет значительно больше фосфора, чем требуется для построения ее органического вещества. Если  $C:Ph >40$ , это указывает на то, что жизнедеятельность клетки идет за счет ранее депонированного фосфора. Значения этого соотношения варьируют в широких пределах от 10 до сотен, для диатомовых до десятков тысяч [36]. Это доказывает, что клетки способны запасать биогенные элементы [172; 192; 200].

Микроэлементы необходимы растениям в крайне малых количествах, но нередко выступают как лимитирующие факторы, поскольку входят в состав многих жизненно важных ферментов. К ним относятся 10 элементов: железо, марганец, цинк, медь, бор, кремний, молибден, хлор, ванадий и кобальт. С физиологической точки зрения их можно разделить на три группы: 1) вещества, необходимые для фотосинтеза: марганец, железо, хлор, цинк, ванадий; 2) вещества, необходимые для азотного обмена: молибден, бор, кобальт, железо; 3) вещества, необходимые для других метаболических функций: марганец, бор, кобальт, медь и кремний. Водоросли разных отделов имеют неодинаковые потребности в микроэлементах. Так, для нормального развития диатомовых водорослей необходимы довольно значительные количества кремния, который используется для постройки их панциря. При недостатке кремния панцирь диатомей становится заметно тоньше. Длительный дефицит кремния приводит к

накоплению дочерних клеток, которые остаются соединенными, поскольку не могут образовать отдельный панцирь. Отмечено, что весенняя и осенняя вспышки развития диатомовых водорослей совпадают не только с температурным оптимумом и содержанием основных элементов питания, но и с максимальным количеством кремния [54].

Для того что бы корректно оценить воздействие содержания биогенных элементов на скорость роста водорослей необходимо различать скорость роста и скорость поглощения элемента в зависимости от его концентрации в среде и в клетке. Так клетки водоросли могут находиться в трех состояниях: потреблять, но не расти, потреблять и расти одновременно и расти, но не потреблять питательный элемент [36].

#### *Активная реакция среды*

В лимнологических экосистемах большое значение имеет такой показатель как активная реакция среды. Исследования по влиянию  $pH$ , содержания свободной углекислоты и бикарбонатов на скорость роста фитопланктонных водорослей не так многочисленны. Автору же представляется, что такой параметр как  $pH$  может оказаться хорошим маркером изменения уровня продуктивности, как обратный содержания углекислоты в воде.

В связи с этим рассмотрим некоторые закономерности. Например, Г. Г. Винберг еще в 1960 году писал о том, что критерием интенсивности фотосинтеза могут служить изменения активной реакции воды, зная которые можно рассчитать эквивалентные им количества ассимилированной углекислоты [24]. Основанный на этом принципе вариант метода склянок с 1951 г. применялся Вердайном (1951–1956) на оз. Эри в США. Эту же методику использовали Джексон и Мак-Фэден (1954), Мак-Куэйти (1957).

Изменение величины  $pH$  тесно связано с процессами фотосинтеза (из-за потребления  $CO_2$  водной растительностью) и распада органических веществ [106]. Действительно содержание в воде углекислоты в  $mgCO_2/l$  связано с величиной  $pH$  [4], но нетрудно показать, что даже при наиболее точных определениях  $pH$  этот метод менее чувствителен, чем кислородный. В настоящее время подобные

исследования так же проводятся и скорости фотосинтеза установленные с помощью «метода склянок» и по разности величин  $pH$  обнаруживают хорошую сходимость [104; 109].

Возможно также не прямое влияние  $CO_2$  через изменение  $pH$ , результатом которого может быть изменение растворимости металлов, форм фосфата в среде, скорости перемещения цианофагов и болезнетворных бактерий, активности ферментов водорослей различных видов [54].

Неоднократно было показано, что нормальный ход фотосинтеза водных растений возможен в широком интервале  $pH$ . Эмерсон и Грин (1938) нашли, что в пределах  $pH$  4.6–7.8 фотосинтез хлорелл практически не зависит от реакции среды, при  $pH$  выше 8 такая зависимость становится заметной.

В общей форме нельзя указать, в каком именно интервале  $pH$  возможен нормальный фотосинтез, так как это зависит от состава фитопланктона и от содержания углекислоты в воде. Например, при низких  $pH$  фотосинтез возможен в условиях высокого содержания углекислоты, но резко подавлен при малых количествах ее [181]. По отношению к этому фактору сильно выражены видовые различия. Нормальный рост культур *Euglena gracilis* возможен при столь низком  $pH$ , как 3.2 [158], в то время как сине-зеленая водоросль *Anabaena* дает резкий максимум роста культуры при  $pH$  10, а при  $pH$  7 рост ее составляет всего 7 % от роста при  $pH$  10 (по сухому весу после 10 дней роста) [150]. По-видимому, и для многих других сине-зеленых водорослей оптимальные условия создаются при  $pH$  8.0–9.5.

Есть данные по озерам с кислой реакцией среды, благоприятными оптическими и минеральными условиями, в которых поглощение и выделение кислорода не превышало ошибки метода [24].

Должны сильно различаться и верхние пределы  $pH$ , начиная с которых обнаруживается угнетение фотосинтеза у разных видов. Есть серьезные основания считать, что подщелачивать среду при фотосинтезе до  $pH$  9 и выше могут только виды, способные к потреблению бикарбонатной и карбонатной углекислоты. В опытах Остерлинда [181] за счет фотосинтеза *Scenedesmus*  $pH$

возрастал до 12.2, хотя рост водорослей прекращался уже при  $pH$  10.4. Подобный случай описан Стеман-Нильсеном [195; 196] для сильно загрязняемого датского оз. Зёллерёд. Вечером 17.VIII 1947 г. вода озера настолько подщелачилась ( $pH$  выше 12), что, несмотря на массу планктонных водорослей, в поверхностных слоях воды фотосинтез отсутствовал. Обычно ночное перемешивание устраняет эти катастрофические последствия дневного фотосинтеза.

При подщелачивании среды, например, при особенно интенсивном фотосинтезе, последующая фотосинтетическая деятельность фитопланктона может угнетаться. Согласно экспериментальным исследованиям, резкое возрастание  $pH$  в дневное время приводит к приостановке фотосинтеза и даже гибели водорослей планктона. Этот фактор нельзя не учитывать при изучении продуктивности особенно в сильно «цветущих» водоемах.

Основываясь на литературных данных и на личном опыте полевых исследований, заметим, что средний уровень  $pH$  водоема и его ежедневные изменения могут служить подсказкой о продукционной активности в озере, правда, работающие в противоположные стороны. Так средний уровень  $pH$  в водоеме, как и эдафический фактор, так сказать исторически сложившийся, отвечает за общий уровень трофности. При сравнении озер между собой зачастую, чем ниже  $pH$ , тем выше скорость продуцирования. Ежедневные изменения  $pH$  относительно того же среднего, как и метеорологические факторы, влияют на ежесуточную  $ПП$  следующим образом: при снижении  $pH$   $ПП$  возрастает и наоборот.

#### *Тяжелые металлы*

Совокупность чужеродных веществ, содержащихся в окружающей среде в форме, позволяющей им вступать в химические и физико-химические взаимодействия с биологическими объектами экосистемы, составляет ксенобиотический профиль биогеоценоза [64]. Кроме всего прочего, тяжелые металлы так же относятся к ксенобиотикам и экополлютантам, в случае накопления их в среде в больших количествах. Наряду с температурой, освещенностью, трофическими условиями и т.д. содержание в водоеме тяжелых

металлов так же следует рассматривать как один из важнейших факторов внешней среды.

Экотоксикология, связующая воедино два совершенно разных предмета: экологию и токсикологию, получила статус самостоятельной наукой сравнительно недавно, в начале 80-х годов. Конечно, основное направление исследований в этой области связано с влиянием различных загрязняющих веществ на человека, однако не будем забывать, что живые организмы можно рассматривать как потенциальные источники тяжелых металлов. Этот раздел науки стал называться «токсикология окружающей среды».

Другое направление экотоксикологии – это изучение влияния химикатов на самые разнообразные виды живых организмов, на уровне популяций или экосистемы в целом. Об этом и будет идти речь в данной работе.

В лаборатории мониторинга природной среды и климата Роскомгидромета и РАН проводятся многофакторные эксперименты по исследованию фитотоксического действия концентраций ЗВ. Литературный обзор проблемы показывает, что исследуется, как правило, действие высоких концентраций ЗВ в экспериментах с экологическими мишенями.

Однако, соединения металлов в дозах, превышающих минимальные, отчетливо ядовиты для организма. По отношению к металлам, включенным в процесс метаболизма (*Na, Mg, K, Ca, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Mo*), организм более или менее резистентен, то есть имеет определенные молекулярные механизмы, компенсирующие перепады в количествах попадающих в него металлов [68].

С другой стороны, многие тяжелые металлы жизненно важные для живых организмов, такие как *Fe, Cu, Zn, Mo*, в определенных количествах являются необходимыми для функционирования растений и животных микроэлементами. Имеются так же факты, указывающие на то, что способность питаться и эффективность питания гидробионтов увеличиваются при низких концентрациях некоторых веществ, считающихся ядами [50]. Например, в эксперименте Т. В. Замараевой и А. А. Рудковой [52] впервые исследовалась зависимость роста

одноклеточной зеленой водоросли хлорелла от присутствия тяжелых металлов *Hg, Cd, Pb* и их смесей при различной кислотности среды и температуре. Как следует из этого эксперимента и других немногочисленных исследований действие данного параметра не всегда отрицательно.

Подобные эксперименты являются подтверждением известного закона Арнда-Шульца, открытого в 1870-х годах, который гласит, что в биологических системах слабые стимулы дают сильные реакции, средние – умеренные реакции, умеренно сильные слегка тормозят систему, а очень сильные полностью блокируют ее.

Анализ литературных данных подтверждает влияние соединений металлов на изменение свойств биологических молекул, а, следовательно, и организмов, популяций, сообществ.

#### *Биомасса фито-, зоо- и бактериопланктона*

Фитопланктон – это водоросли с кратким циклом развития, способные к быстрому размножению и непрерывно поступающие в пищу животных. В результате годовая продукция фитопланктона в десятки раз превышает среднюю и даже его максимальную биомассу, и элементы, входящие в состав микроорганизмов, соответственно этому оборачиваются десятки раз за год. Невозможность судить о продукции фитопланктона по его биомассе заставила искать специфические методы измерения первичной продукции планктона [24].

Подробнее вопрос о влиянии биомасс основных групп планктонного сообщества озерной экосистемы на процесс деструкции органического вещества будет рассмотрен в подразделе 3.5.

## 2. Мониторинг первичной продукции в малых водоемах

Официально мониторинг поверхностных вод в нашей стране проводится Федеральной службой по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (Росгидромет) с участием уполномоченных органов исполнительной власти субъектов Российской Федерации (постановление правительства РФ от 10 апреля 2007 г. № 219 «Об утверждении Положения об осуществлении государственного мониторинга водных объектов»). Так же активное участие в локальном мониторинге принимают научные организации. Например, в Северо-Западном регионе геоэкологический мониторинг организуется и проводится Центром мониторинга геологической среды шельфа ФГУНПП «Севморгео» (приказ Министра природных ресурсов РФ №126 от 16.06.1999 г.) по заказу Федерального агентства по недропользованию Российской Федерации. В проведении мониторинга так же участвуют: ААНИИ, ВНИИ Океангеология, ИО РАН и др.

Следует различать экологический и геоэкологический мониторинги. В данной работе автор придерживается следующих определений: *экологический мониторинг водных объектов* – есть система наблюдений, оценки и прогноза состояния водных экосистем; *геоэкологический мониторинг* – информационная система наблюдений, оценки и прогноза изменений в состоянии окружающей среды, созданная с целью выделения антропогенной составляющей этих изменений на фоне природных процессов.

По такой логике именно геоэкологическим мониторингом и должен заниматься Росгидромет, но он отвечает лишь за гидрохимические изыскания на водных объектах (РД № 52.18.595-96), а такая важная часть мониторинга как гидробиологические изыскания, куда входят рассматриваемые в данной работе показатели скорости продуцирования и деструкции органического вещества, остается невостребованной.

Наблюдения за скоростью новообразования органического вещества и других гидробиологических параметров, традиционно проводят в рамках



экологического мониторинга научные учреждения субъектов РФ. Другими словами, такой репрезентативный показатель антропогенного воздействия, как *P/D*-отношение, незаслуженно игнорируется в структуре государственного мониторинга поверхностных вод.

В контексте физико-химического мониторинга контроль природной среды основан на предельно допустимых концентрациях (*ПДК*) загрязняющих веществ. Так, одним из самых простых способов оценки эвтрофирования водоема является проверка превышения фактическими концентрациями биогенных веществ *ПДК* [127]. Однако, В.А. Абакумов и Л.М. Сущеня в своей работе подробно показали, что концепция *ПДК* экологически не обоснована [2]. Хотя недостатки этого подхода известны давно, тем не менее, его продолжают активно использовать.

С другой стороны, в рамках гидробиологического мониторинга, широко используется биоиндикация, т.е. измерение степени неблагополучия по шкале «норма–патология» природного объекта по индикаторным характеристикам сообществ и отдельных видов. Альтернативой методологии *ПДК* могла бы так же служить концепция экологической толерантности, устанавливающая допустимые уровни воздействия на биотические компоненты экосистем, но и здесь есть свои минусы [75].

Нередки случаи противоречивых результатов при совместном использовании двух, описанных выше подходов. Например, несмотря на удовлетворительные результаты гидрохимического анализа, проведенные гидробиологические наблюдения показывали тенденцию к ухудшению экологического состояния водного объекта, и наоборот.

Однако, именно с помощью отношения скорости новообразования органического вещества к скорости его разложения можно оценить справляется ли экосистема с оказываемой на нее биогенной нагрузкой или нет, а так же определить трофический статус исследуемого водоема. В настоящее время предложено большое количество критериев для оценки трофности водоемов по косвенным показателям [45, 127], однако параллельное использование этих критериев так же часто дает противоречивые результаты.

При всей очевидной важности и, в некоторых случаях, необходимости, мониторинг такого параметра как «первичная продукция», совершенно не налажен. Возможно, это связано с трудоемкостью метода и необходимостью затраты времени на экспозицию проб. Исследование *III* связано обычно с личным энтузиазмом работников научных учреждений.

Для решения проблемы включения в геоэкологический мониторинг этого важного параметра автором, в подразделе 3.6, будет предложен общий вид модели скоростей продукции и деструкции органического вещества по физико-химическим, гидробиологическим и метеорологическому параметрам. Для идентификации полученной модели, а так же для уточнения некоторых ее коэффициентов автором были проведены двухгодичные исследования на четырех озерах Карельского перешейка по всем необходимым параметрам (подраздел 2.1).

В данной главе описанная выше проблема будет рассмотрена на примере Карельского перешейка. А именно, в подразделе 2.2 автор попытался обобщить все немногочисленные литературные и экспериментальные данные по первичной продукции и деструкции органического вещества в малых озерах этого района.

## 2.1. Материалы исследования

### 2.1.1. Натурные наблюдения

Исследования проводились на трех малых озерах Карельского перешейка ежемесячно с мая по сентябрь в течение 2010 и 2011 гг., а так же на оз. Суури от 1 до 3 раз в год с 2009 по 2012 гг. (рисунки 2.1 и 2.2).

Все четыре исследованных озера расположены недалеко от границы Ленинградской области и республики Карелии, на севере Карельского перешейка. Своеобразие природных условий этого района определяется непосредственным воздействием бассейна Ладожского озера, особенностями поверхности, характером коренных и четвертичных пород и обилием внутренних водоемов [100]. Для него характерны черты морского климата и высокая относительная

влажность воздуха, среднегодовое количество осадков (600 мм) характеризует его как зону избыточного увлажнения [113].

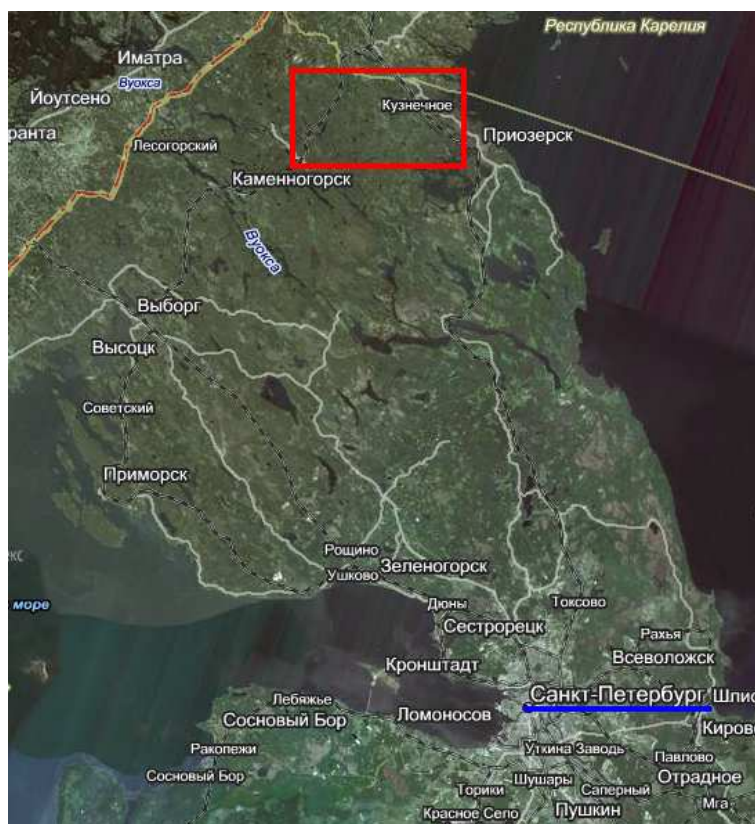


Рисунок 2.1 – Район исследований. Карта с сайта [www.oblmap.ru](http://www.oblmap.ru) [59]  
Примечание – район исследований обведен красным квадратом

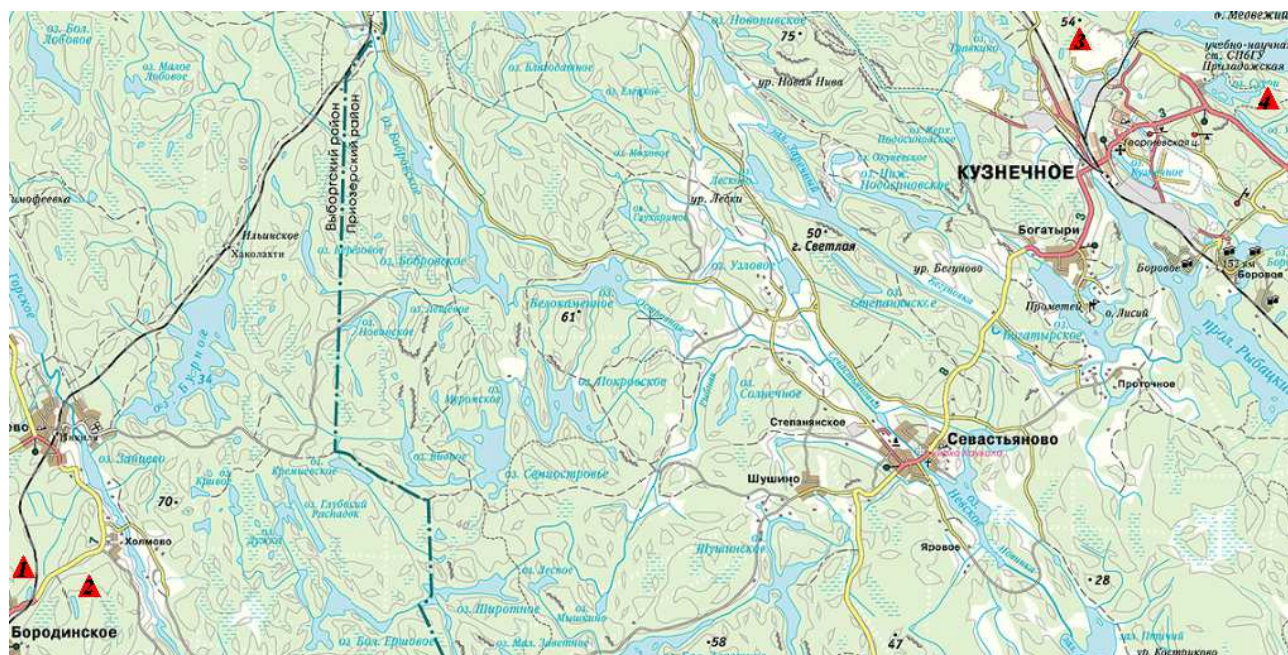


Рисунок 2.2 – Расположение исследованных озер: 1 – оз. Малое Бородинское (Matkalampi), 2 – оз. Холмово (Hauklampi), 3 – оз. Малое Ровенское (Herolampi), 4 – оз. Суури (Suuri). Карта с сайта [www.oblmap.ru](http://www.oblmap.ru) [59]  
Примечание – в скобках указаны финские названия озер

Исследованные озера располагаются на Балтийском кристаллическом щите. По характеру рельефа и особенностям распределения поверхностных четвертичных отложений здесь выделяют кристаллический массив, с резко выраженным грядово-ложбинным рельефом. Многочисленные ложбины, как правило заняты озерами, вытянутыми в северо-западном направлении и чередуются с участками холмистого рельефа и более или менее обширных террас. В основном для данного района характерен сельговый рельеф [100].

Район кристаллического массива покрыт густой гидрографической сетью при слабом развитии грунтовых и подземных вод, озерность составляет 15–20 % [119].

Период ледостава на озерах продолжается в среднем 160 дней, срок замерзания колеблется от середины ноября до середины декабря; вскрытие в конце апреля – начале мая.

Исследования проводились по следующим параметрам. *Гидрофизические параметры:* глубина, температура, прозрачность, цветность, мутность, оптическая плотность воды и удельная электропроводность. *Гидрохимические параметры:* содержание растворенного кислорода и углекислого газа, нитритов, нитратов, фосфатов, кремния, аммонийного азота, железа, лабильного и растворенного органического вещества, активная реакция среды. *Гидробиологические параметры:* численность и биомасса фитопланктона проводились (с.н.с. НИИЦЭБ Воякина Е.Ю.), скорость продуцирования и деструкции органического вещества. Данные по таким метеорологическим факторам, как температура воздуха, давление, скорость ветра, облачность и количество осадков были взяты из архива сайта [www.rp5.ru](http://www.rp5.ru) [77].

Летом 2011 года дополнительно к основному объему исследований проводились подробные измерения солнечной радиации поступающей на различные глубины во всех четырех озерах с помощью прибора *Li-COR*.

Весной 2010 года на оз. М. Ровенское, оз. М. Бородинское и оз. Холмово проводились подледные отборы проб.

Обычно пробы на гидрохимические и гидрофизические параметры отбирались с трех горизонтов: поверхностного, придонного и горизонта прозрачности; при необходимости чаще – через 1 метр. Температура воды промерялась через метр от поверхности до дна. Определение первичной продукции и деструкции органического вещества проводилось от поверхности до дна на горизонтах кратных глубине прозрачности.

Общее количество отобранных и обработанных проб показано в таблице 2.1.

Таблица 2.1 – Количество отобранных проб и произведенных измерений различных параметров в четырех исследованных озерах в период с 2009 по 2012 гг.

Параметры	Количество отобранных проб/измерений, раз
гидрофизические	717/3050
гидрохимические	650
гидробиологические	806
измерение солнечной радиации	363

Примечание – если во второй колонке записана только одна цифра, значит количество проб соответствовало количеству измерений

Большая часть озер на территории Карельского перешейка имеют ледниковое происхождение. Водосборы озер охватывают территории с супесчаными, слабо- и среднеподзолистыми и подзолисто-болотными почвами [100]. Воды рек и озер Карельского перешейка слабоминерализованные и по соотношению ионов относятся к гидрокарбонатному классу, группе кальция [5]. Существенную роль в формировании химического состава озерных вод играют маломинерализованные болотные воды. Озера относительно богаты органическим веществом преимущественно гумусового происхождения [113].

Средние значения основных гидрохимических и гидрофизических параметров четырех исследованных озер представлены в приложении А.1.

*Оз. Малое Бородинское* расположено недалеко от села Бородинское Выборгского района. Рядом с озером проходят автомобильная дорога и железнодорожные пути. Высота над уровнем моря – около 33 м. Площадь зеркала

составляет  $0.02 \text{ км}^2$ , глубина на станции в среднем 3.1 м. Озеро является проточным, хорошо стратифицированным, как по температуре, так и по содержанию кислорода (приложение А.2). Это обусловлено закрытостью озера и, как следствие небольшой долей ветрового перемешивания, а так же формой котловины (приложение А.3). Водосбор озера частично заболочен, что объясняет большую долю гуминового вещества в озере и высокую цветность воды.

*Оз. Холмово* так же расположено недалеко от села Бородинское но значительно глубже в лесу и на возвышенности – 50 м над уровнем моря. Водосбор озера примерно на треть состоит из скальных выходов, озеро имеет одну протоку. Оно несколько больше и глубже своего «соседа» –  $0.05 \text{ км}^2$  и 5.5 м, соответственно его площадь и максимальная глубина. Вода в озере значительно светлее и прозрачнее. Вертикальное распределение температуры и содержания кислорода в период открытой воды на примере 2010 года представлены в приложении А.4, изобаты в приложении А.5. Уже в мае наблюдаем хорошую стратифицированность озера, как по температуре, так и по содержанию кислорода. К сентябрю температура в толще воды становится более однородной, а содержание кислорода все так же резко различается, что объясняется закрытостью озера и достаточно большой глубиной станции исследований.

*Оз. Малое Ровенское* находится недалеко от пос. Кузнечное Приозерского района. Это озеро так же окружено лесом, но слева в 250 м проходят железнодорожные пути, а справа на расстоянии 500 м расположен каменно-песчаный карьер. Площадь зеркала –  $0.01 \text{ км}^2$ , максимальная глубина – 3.7 м. Водосбор частично заболочен, иногда встречаются скальные элементы, вода в озере имеет бурую окраску. Температурная стратификация зафиксированы с мая по август, в сентябре разница между поверхностным и придонным горизонтом около  $10 \text{ }^\circ\text{C}$  (приложение А.6). Разделение водной толщи на слои по содержанию кислорода наблюдается в течение всего периода открытой воды (прил. 6). Контурная карта глубин озера представлена в приложении А.7. Это озеро отличается от двух описанных выше большей температурой воды в

поверхностном слое, что, скорее всего, связано с большим количеством солнечных дней в этом районе в годы исследования.

Оз. Суури – самое большое из исследованных озер ( $0.5 \text{ км}^2$ ) расположено в том же районе, что и оз. М. Ровенское, в 700 м от Ладожского озера и окружено лесным массивом. Максимальная глубина этого озера около 5 м (приложение А.8). В отличие от трех других исследованных озер вода в озере Суури прекрасно перемешивается, такой тип озера называют сестонным, в толще воды постоянно присутствует большое количество взвешенных частиц. Температурная и кислородная стратификации выражены хуже, выделить эпи- и гипolimнеон удастся только в середине лета – в июле и августе (приложение А.9), а кислородная стратификация пропадает уже к началу сентября. У данного озера есть две протоки, одна является впадающей, другая – вытекающая. Вода в озере относительно светлая, возможно это связано с тем, что около половины водосбора представлено скальными выходами.

Гидрохимический анализ рассмотренных выше четырех озер провели пользуясь гидрохимической классификацией поверхностных вод Карелии [69]. По значениям активной реакции среды оз. М. Бородинское, Холмово и М. Ровенское отнесли к слабокислому типу, а оз. Суури – к нейтральному. По значениям таких параметров как цветность и содержание органического вещества (метод перманганатной окисляемости) оз. М. Бородинское и М. Ровенское относятся к полигуомозному типу, оз. Холмово – к мезополигуомозному, а оз. Суури – к мезогуомозному типу. По содержанию в воде общего железа все четыре озера относятся к мезожелезистому типу.

Содержание фосфатного фосфора в водах озер пониженное – от 0.001 до 0.007 мг/л за весь период исследований. Содержание минеральных форм азота в поверхностных горизонтах исследованных озер изменялось в следующих диапазонах:  $0.16\text{--}2.40 \text{ мгN}_{\text{NH}_4}/\text{л}$ ,  $0.001\text{--}0.011 \text{ мгN}_{\text{NO}_2}/\text{л}$ ,  $0.058\text{--}0.435 \text{ мгN}_{\text{NO}_3}/\text{л}$ . Так как недостаток биогенных элементов является одним из лимитирующих факторов при образовании первичной продукции озера, остановимся на рассмотрении этих параметров более подробно. Ниже представлены временная изменчивость

количества фосфатного фосфора и аммонийного азота в толще воды в исследованных озерах (рисунки 2.3, 2.4 и 2.5). Выбор сделан в пользу аммонийного азота, т.к. он более доступен для потребления фитопланктоном и находится в количествах более чем достаточных для нормального развития процесса новообразования органического вещества.

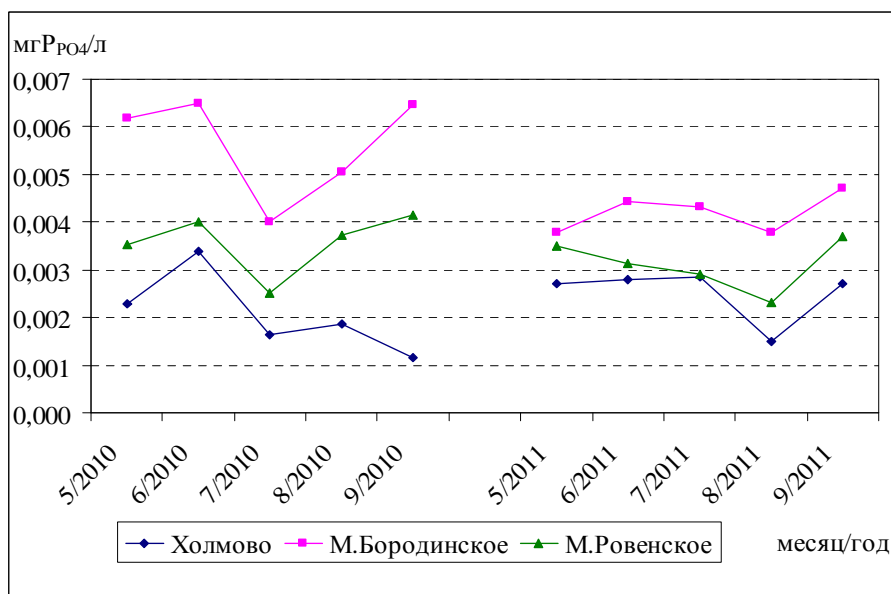


Рисунок 2.3 – Временная изменчивость содержания минерального фосфора в пелагиали трех исследованных озер в период открытой воды в 2010 и 2011 гг.

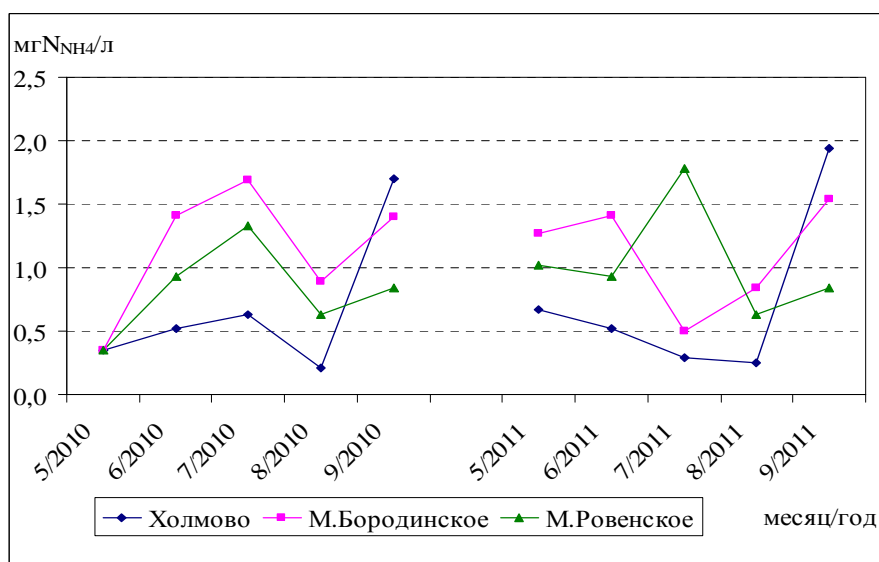


Рисунок 2.4 – Временная изменчивость содержания аммонийного азота в пелагиали трех исследованных озер в период открытой воды в 2010 и 2011 гг.



Из рисунков выше видно, что озеро М. Бородинское является наиболее богатым биогенными элементами, оз. Холмово наоборот выделяется наименьшим их содержанием, а оз. М. Ровенское занимает условно промежуточное положение. Еще не зная значений скорости фотосинтеза в этих озерах, можно сделать предположение о том, что быстрее всего новообразование органического вещества будет проходить в озере с наибольшим содержанием биогенных элементов (оз. М. Бородинское), и наоборот.

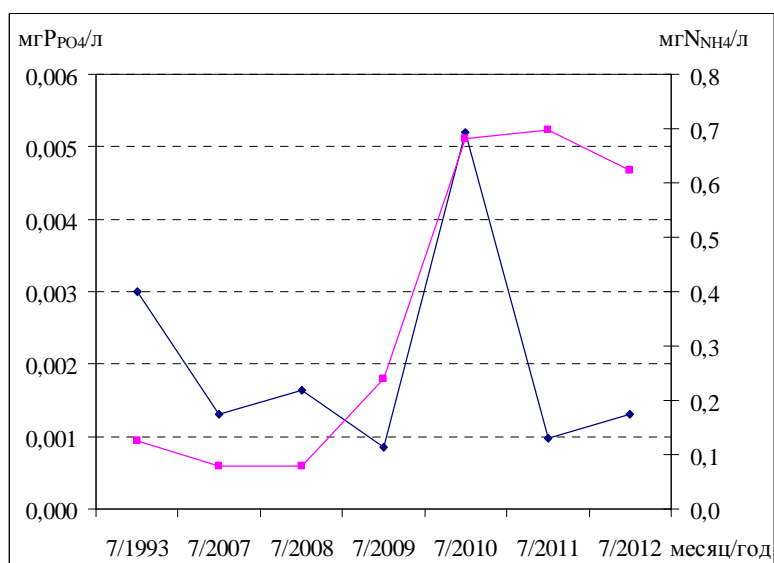


Рисунок 2.5 – Временная изменчивость содержания минерального фосфора (синий цвет) и аммонийного азота (розовый цвет) в пелагиали оз. Суури в июле 1993, 2007–2012 гг.

Для оз. Суури прослеживается четкая тенденция на увеличение содержания аммонийного азота с 1993 по 2012 гг., особенно три последних года. Содержание минерального фосфора изменялось не так сильно, однако в июле 2010 года произошел резкий скачок значений. Возможно, это связано с аномальной жарой, установившейся в этом году в середине лета, что повлекло за собой избыточное испарение и увеличение концентрации растворенных в воде элементов.

Еще одним не менее значимым фактором для процесса продуцирования *ОВ* является количество поступающей солнечной радиации. Косвенно об этом можно сказать по таким метеорологическим параметрам, как температура воздуха, облачность и количество осадков. Например, по среднесуточной температуре

воздуха (рисунок 2.6) можно предположить, что значения первичной продукции в 2010 году будут выше чем в 2011, т.к. 2010 год был в среднем теплее, а значит, в озеро поступило больше солнечной радиации необходимой для фотосинтеза.

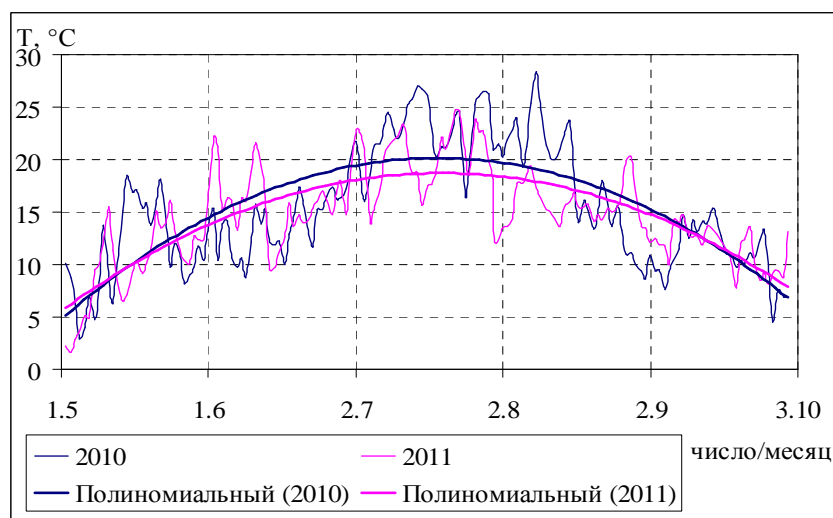


Рисунок 2.6 – Временная изменчивость среднесуточной температуры воздуха в период с мая по сентябрь 2010 и 2011 гг. [77]

В целом за период с 1 мая по 30 сентября 2010 г. выпало меньше осадков (379.7 мм), чем за тот же период в 2011 г. (414.8 мм) – рисунок 2.7. Зато в 2010 году еще до конца июня прошло три ливневых дождя (мощностью от 7 до 12 мм/ч), что способствовало активному вымыванию минеральных веществ с водосбора в озеро. Такое стечение обстоятельств так же можно рассматривать как аргумент в пользу большей продуктивности озерных экосистем в 2010 году по сравнению с 2011 г.

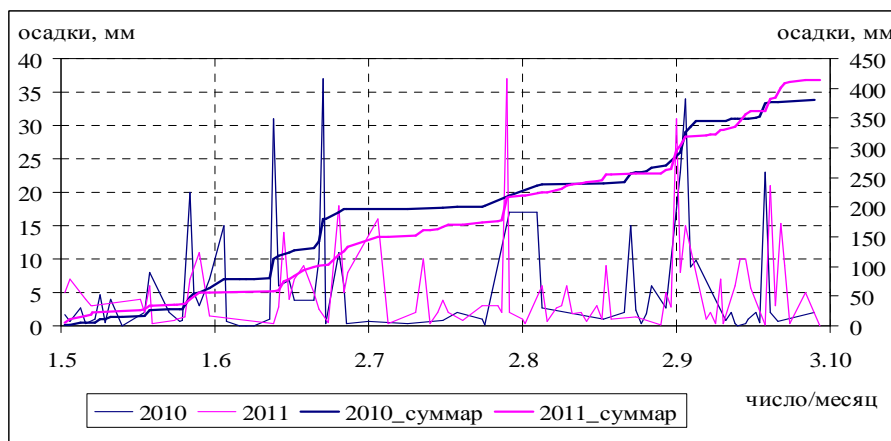


Рисунок 2.7 – Фактические (левая шкала) и суммарные (правая шкала) значения количества выпавших осадков, май–сентябрь 2010 и 2011 гг. [77]

Обратимся к фактическим данным. Ниже на рисунках 2.8 и 2.9 будут представлены графики изменения скорости фотосинтеза под 1 м<sup>2</sup> поверхности в сутки ( $\Sigma A$ ) для трех исследованных озер в 2010 и 2011 гг.

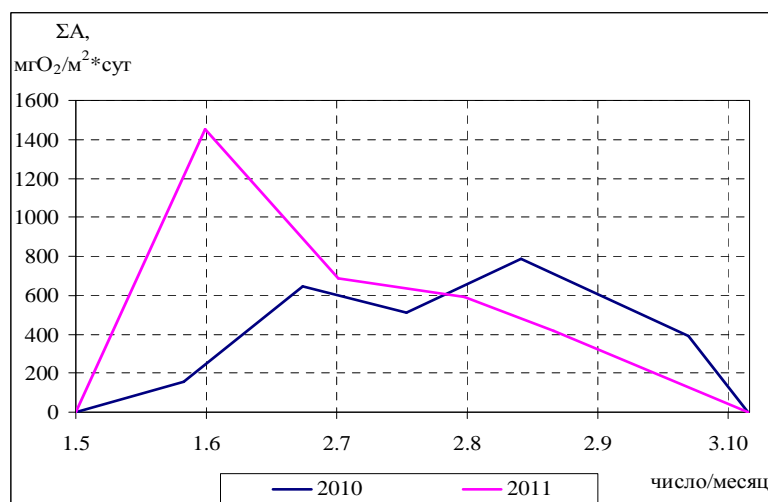


Рисунок 2.8 – Временная изменчивость скорости фотосинтеза под 1 м<sup>2</sup> поверхности в оз. М. Бородинское (*сверху*) и оз. Холмово (*снизу*) в 2010–2011 гг.

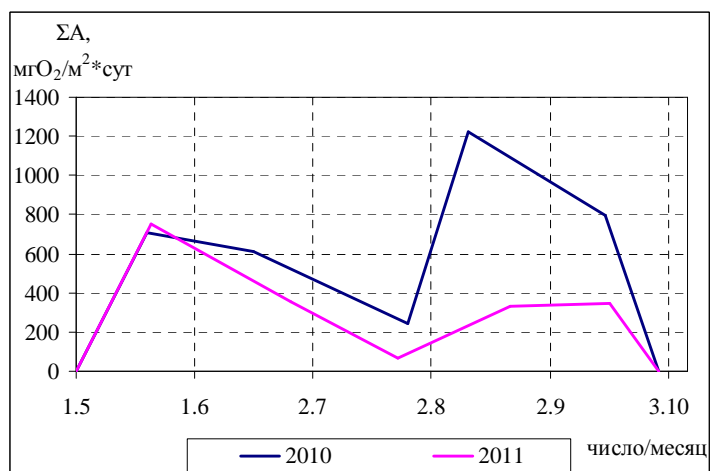


Рисунок 2.9 – Временная изменчивость скорости фотосинтеза под 1 м<sup>2</sup> поверхности в оз. М. Ровенское в 2010 и 2011 гг.

Проинтегрировав эти данные по времени, отметили явное преобладание значений скорости фотосинтеза в 2010 году только в оз. Холмово и М. Ровенское, а в оз. М. Бородинское в 2010 году продуктивность была ниже, чем в 2011. Значит, предположение о том, что более теплый год является более продуктивным, не подтвердилось. Предположение о том, что продуктивность системы с большим содержанием биогенных элементов будет выше верно не для всех озер. Оно оказалось справедливым только для 2011 года, когда наибольшая продуктивность наблюдалась в оз. М. Бородинское, наименьшая – в оз. Холмово, а оз. М. Ровенское заняло промежуточное положение. В 2010 году наиболее продуктивным оказалось оз. М. Ровенское, затем оз. М. Бородинское и оз. Холмово. Напрашивается вывод о том, что новообразование органического вещества – процесс достаточно сложный, зависящий от целого комплекса факторов, воздействие которых нужно учитывать в совокупности.

Остановимся более подробно на рассмотрении скоростей продуцирования и деструкции органического вещества в исследованных озерах. Ниже на рисунке 2.10 будут представлены фактические данные этих параметров в четырех исследованных озерах в различные годы исследований. Так, наибольшее значение скорости фотосинтеза было зафиксировано на поверхности оз. М. Бородинское в августе 2010 г. и составило  $1.97 \text{ мгO}_2/\text{л}\cdot\text{сут}$ , а наименьшее, кроме нулевых значений, – в мае 2011 г. в оз. Холмово на глубине 4.6 м и составило  $0.05 \text{ мгO}_2/\text{л}\cdot\text{сут}$ . Как видно из рисунка оптимальные условия для фотосинтеза чаще встречаются в поверхностном горизонте, что и обеспечивает максимальные скорости фотосинтеза в этом слое, характерные для всех исследованных озер. Экстремальные значения скорости деструкции были зафиксированы в мае 2010 г. на поверхности оз. М. Ровенское ( $1.80 \text{ мгO}_2/\text{л}\cdot\text{сут}$ ) и на глубине 4.6 м оз. Холмово ( $0.05 \text{ мгO}_2/\text{л}\cdot\text{сут}$ ) соответственно. Наибольшие скорости деструкции не всегда можно зафиксировать на поверхности, нередко значения максимума находятся на горизонте одной прозрачности или двух.

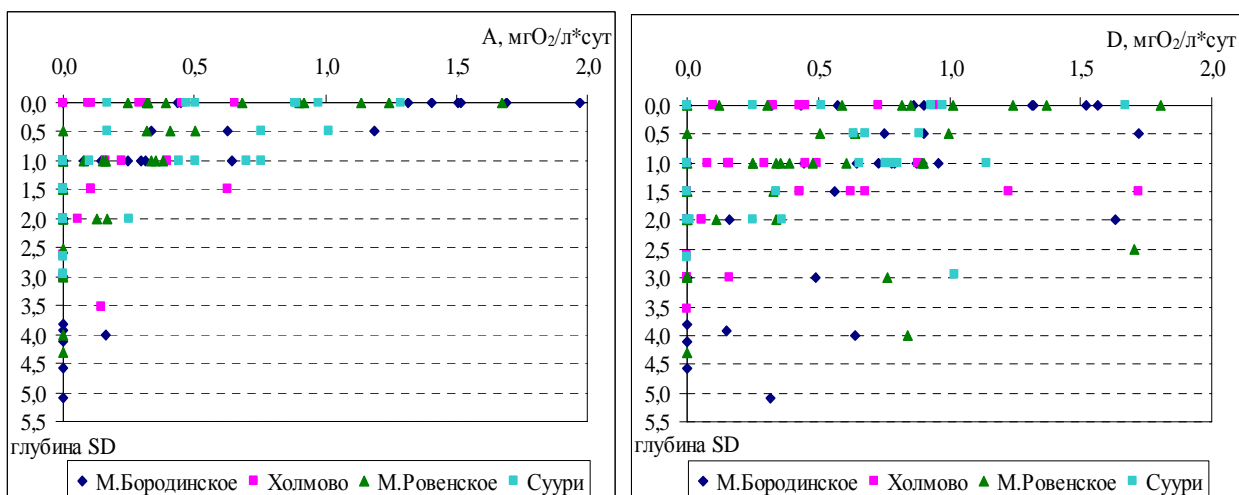


Рисунок 2.10 – Скорость фотосинтеза и деструкции *OB* на различных горизонтах прозрачности в четырех исследованных озерах в 2010–2011 гг.; для оз. Суури – так же и в 2012 г.

Очень важным для оценки самоочищения водоема является значение отношения скорости продукции к скорости деструкции *OB*, проинтегрированные за определенные промежутки времени ( $\Sigma A/\Sigma D$ ). Если это отношение  $<1$ , считается, что система способна к самоочищению и справляется с оказываемыми на нее нагрузками; если  $>1$ , то система продуцирует *OB* больше, чем может разложить. Такой случай Ю. Одум называл «злокачественным увеличением первичной продукции» [86]. Ниже представлено изменение этого показателя в период открытой воды в трех исследованных озерах в 2010–2011 гг. (рисунки 2.11 и 2.12). Для оз. Суури представлена временная изменчивость данного параметра, рассчитанного один раз в год в один из летних месяцев 2007 и 2009–2012 гг.

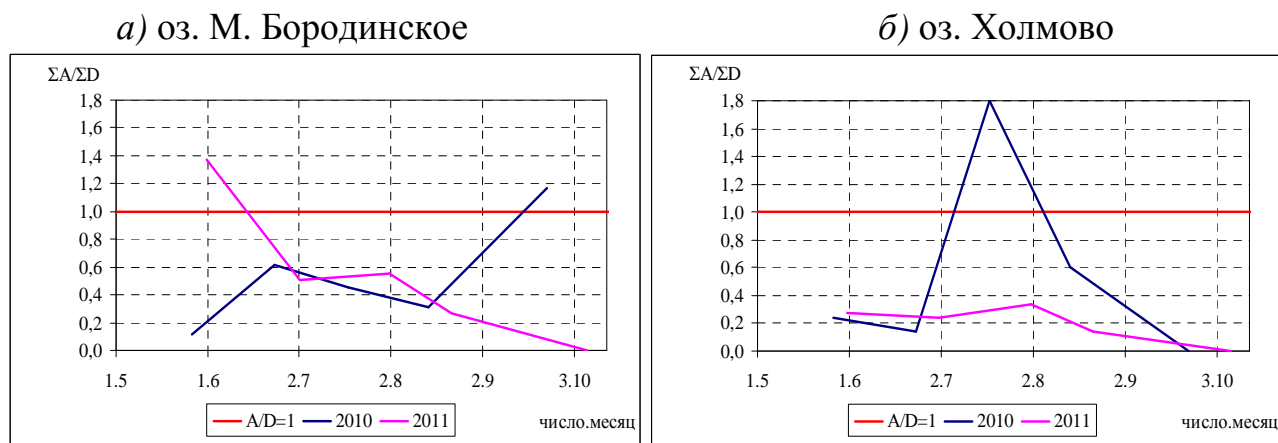


Рисунок 2.11 – Временная изменчивость  $\Sigma A/\Sigma D$ -отношения в оз. М. Бородинское и оз. Холмово в период открытой воды в 2010–2011 гг.

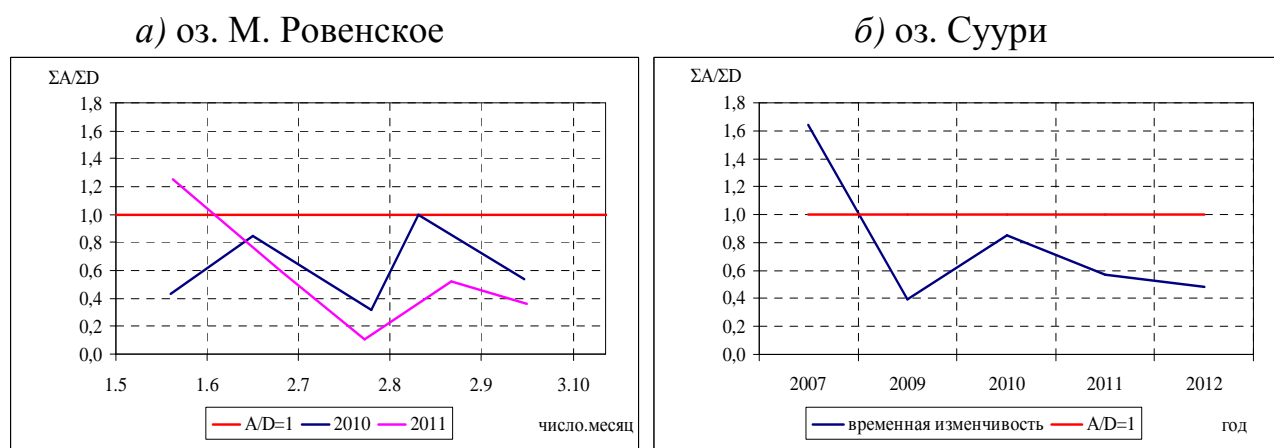


Рисунок 2.12 – Временная изменчивость  $\Sigma A/\Sigma D$ -отношения в оз. М. Ровенское в 2010–2011 гг. и оз. Суури в 2007 и 2009–2012 гг.

Как видно из рисунков выше параметр  $\Sigma A/\Sigma D$  изменяется в широких пределах. В каждом из исследованных озер скорость продукции может быть как выше скорости деструкции так и ниже в зависимости от факторов среды. Однако, зачастую значения  $\Sigma A/\Sigma D$  были меньше 1, что говорит о склонности этих водоемов к олиготрофии и о том, что скорее всего большая часть  $OB$  в них представлена вымытым с водосбора веществом.

При помощи метода интегрирования был рассчитан биотический баланс водной массы озер за вегетационный период 2010 и 2011 гг. Так же было рассчитано отношение интегральной продукции и деструкции органического вещества ( $\Sigma \Sigma A/\Sigma \Sigma D$ ). Результаты представлены в таблице 2.2. В трех озерах Малое Бородинское, Холмово и Малое Ровенское значения продукции в целом за вегетационный сезон оказались меньше значений деструкции. Это значит, что в биотических процессах здесь важную роль играет аллохтонное органическое вещество [6]. Системы этих озер прекрасно справляются с оказываемой на них биогенной нагрузкой. По показателю  $\Sigma \Sigma A/\Sigma \Sigma D$  все три озера можно отнести к олиготрофному типу. Отметим так же что для озер в естественных условиях, т.е. без влияния антропогенной составляющей, отношение  $\Sigma \Sigma A/\Sigma \Sigma D$  за год выше единицы только в редких случаях [6]. В озере Суури продукционно-деструкционное соотношение примерно равно 1, что указывает на мезотрофный тип этого озера. Оно является ярким представителем «детритных» водоемов, для них характерна большая площадь, небольшая глубина и значительная открытость

для ветрового перемешивания; в них глубина фотической зоны в основном определяется не концентрацией планктона и планктонного сестона, а содержанием в воде взмученных иловых частиц [17]. Интересно то, что озера “детритного” типа по интегральным величинам первичной продукции обычно менее продуктивны, чем озера “планктонного” типа [17], в нашем же случае все оказалось наоборот.

Таблица 2.2 – Скорости продуцирования ( $\Sigma\Sigma A$ ) и деструкции ( $\Sigma\Sigma D$ ) органического вещества, рассчитанные для всего объема воды в 4-х озерах за вегетационный период май–сентябрь, и  $\Sigma\Sigma A/\Sigma\Sigma D$  в 2010 и 2011 гг.

озеро_год	за вегетационный период		$\Sigma\Sigma A/\Sigma\Sigma D$
	$\Sigma\Sigma A$ , кгO <sub>2</sub>	$\Sigma\Sigma D$ , кгO <sub>2</sub>	
М. Бородинское_2010	1605	4229	0.38
М. Бородинское_2011	2005	3363	0.60
Холмово_2010	2860	6064	0.47
Холмово_2011	1842	8183	0.23
М. Ровенское_2010	915	1234	0.74
М. Ровенское_2011	467	1588	0.29
Суури_2011	90715	87210	1.04

Затем по полученным значениям показателей исследованные озера отнесли к классам трофности с помощью предложенных Г. Г. Винбергом [24, стр. 161], Лайкенсом [17] и С. П. Китаевым [60] классификаций. Результаты представлены в таблице 2.3. Здесь можем увидеть, что только оз. Холмово и оз. Суури по всем трем классификациям были однозначно отнесены к одному типу трофности, к олиготрофному и мезотрофному соответственно. Оз. Малое Бородинское и Малое Ровенское были отнесены к разным типам трофности – мезо- и олиготрофному в зависимости от используемой классификации. Другими словами, даже располагая фактическими данными по первичной продукции, определение степени эвтрофирования водоема не всегда однозначно, что же говорить об определении трофности по косвенным показателям, таким как содержание биогенных элементов, прозрачность воды, концентрация пигментов в клетке и т.д.

Таблица 2.3 – Скорость продуцирования органического вещества под 1 м<sup>2</sup> за вегетационный период с мая по сентябрь  $\Sigma\Sigma A$  и среднее значение скорости фотосинтеза за сутки под 1 м<sup>2</sup>  $\Sigma A_{срзнач}$  в 2010 и 2011 гг.

озеро_год	$\Sigma\Sigma A$ , ккал/м <sup>2</sup> за вег.период	$\Sigma A_{срзнач}$ , мгС/м <sup>2</sup> ·сут	По Винбергу	По Лайкенсу	По Китаеву
М. Бород_2010	249	157	мезотр. и вторично- олиготр.	олиготр.	$\alpha$ -мезотр.
М. Бород_2011	311	186	первично- олиготр.	олиготр.	$\beta$ - олиготр.
М. Ровен_2010	321	218	мезотр. и вторично- олиготр.	олиготр.	$\alpha$ -мезотр. $\beta$ - олиготр.
М. Ровен_2011	164	109	мезотр. и вторично- олиготр.	мезотр.	$\alpha$ -мезотр. $\beta$ -мезотр.
Суури_2010	348	393	мезотр. и вторично- олиготр.	мезотр.	$\alpha$ -мезотр. $\beta$ -мезотр.
Суури_2011	637	384	мезотр. и вторично- олиготр.	мезотр.	$\alpha$ -мезотр. $\beta$ -мезотр.

#### 2.1.2. Пространственно-временная изменчивость значений первичной продукции в озерах Карельского перешейка

В главе обобщены собственные и литературные материалы, количественно характеризующие первичную продукцию водоемов Карельского перешейка [7; 34; 46; 47; 51; 88; 113; 114; 116]. Интересно было рассмотреть временной и пространственный аспекты распределения данного параметра на предлагаемой территории, а так же проверить соответствие этих распределений предлагаемым гипотезам.

Автор располагал информацией о 40 озерах, расположенных в разных частях Карельского перешейка, которые были исследованы с период с 1958 по 2012 гг. (рисунок 2.13).



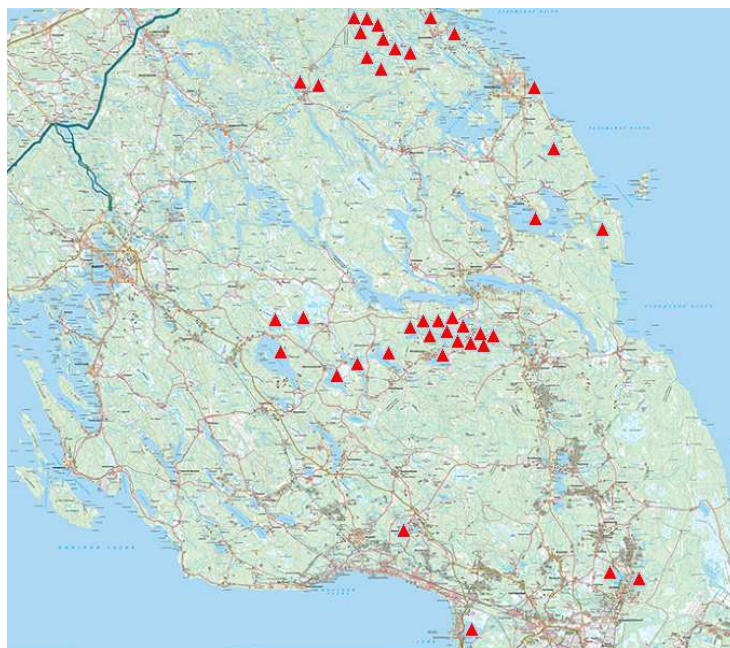


Рисунок 2.13 – Схема расположения на Карельском перешейке 40 озер рассмотренных в работе. Карта с сайта [www.oblmap.ru](http://www.oblmap.ru) [59]

Полученные данные имели достаточно разрозненный характер. Для корректного обобщения было принято решение сравнивать озера по скорости максимального фотосинтеза ( $A_{max}$ , мгО<sub>2</sub>/л·сут), т.е. фотосинтеза при оптимальных условиях, усредненного за вегетационный сезон каждого года исследований. В большинстве случаев  $A_{max}$  была характерна для поверхностного горизонта озер, реже отмечалась на горизонтах равных половине или одной глубине прозрачности.

Необходимо отметить, что озера, данные по которым были включены в анализ, достаточно сильно отличаются между собой по целому ряду лимнологических параметров. Например, по морфологическим признакам: площадь исследованных озер варьировала от 0.01 до 70 км<sup>2</sup>, максимальная глубина – от 1 до 27 м, а средняя глубина – от 0.87 до 11 м. Прозрачность воды в озерах изменялась от 0.5 до 8.5 м. Нетрудно предположить, что и по гидрофизическим и гидрохимическим параметрам различия были достаточно велики. Как следствие, рассмотренная выборка  $A_{max}$  относится к таковым с очень высоким варьированием (коэффициент вариации равен 93 %).

Установили, что за рассмотренный период времени скорость фотосинтеза в озерах Карельского перешейка изменялась в следующих пределах: минимальное

значение было зафиксировано в озере Охотничье в 1977 г. и составило 0.09 мгО<sub>2</sub>/л·сут, а максимальное – в оз. Вишнеvское в 1972 г. и составило 4.95 мгО<sub>2</sub>/л·сут. Оба озера располагаются в центральной части Карельского перешейка на расстоянии ≈15 км друг от друга. Необходимо отметить, что максимальное значение достаточно резко выделяется из общего ряда значений. Трехсреднее значение, используемое при анализе малых выборок, оказалось равным 0.69 мгО<sub>2</sub>/л·сут.

В общем, анализ пространственной изменчивости данного параметра подтвердил теорию об увеличении продуктивности экосистем от высоких широт к низким [18]. Это связано как с увеличением количества света и тепла, так и с увеличением плотности населения в районах, расположенных южнее.

Анализ временной изменчивости показал небольшую тенденцию на увеличение скорости фотосинтеза в озерах с 1958 до 2012 гг.

Необходимо отметить, что «пространственный» тренд значений является более крутым, чем «временной». Так с 1958 по 2012 гг. в среднем значения *ПП* увеличились на 10%, а увеличение с севера на юг составило 17%. Это представляется вполне закономерным. Ведь более благоприятные условия для развития фитопланктона (больше света, теплее) в южной части рассматриваемой территории исторически были всегда, тогда, как антропогенный фактор, выражающийся в увеличении *ПП* со временем, – гораздо «моложе» [131].

Все озера были формально поделены на четыре группы по месторасположению на рассматриваемой территории, рисунок 2.14. Так же цветом треугольников на этом рисунке показана степень эвтрофирования водоемов (расчет произведен по индексу трофического состояния (*ИТС*) [18]): синий – мезотрофный водоем, красный – эвтрофный, олиготрофных водоемов по *ИТС* на данной территории не зафиксировано. Диапазоны значений и трехсредние величины *ПП* для каждой из выделенных групп представлены в таблице 2.4.

Таблица 2.4 – Диапазоны и трехсредние значения  $A_{\text{макс}}$  для выделенных групп озер Карельского перешейка

Характеристика	«Север»	«Приладожье»	«Центр»	«Юг»
диапазоны $A_{\text{макс}}$ , мгО <sub>2</sub> /л·сут	0.23–1.46	0.15–0.72	0.09–4.95	0.26–1.38
трехсреднее $A_{\text{макс}}$ , мгО <sub>2</sub> /л·сут	0.77	0.34	0.73	0.54
количество значений $A_{\text{макс}}$ , шт.	23	5	34	4
количество озер, шт.	13	4	19	4

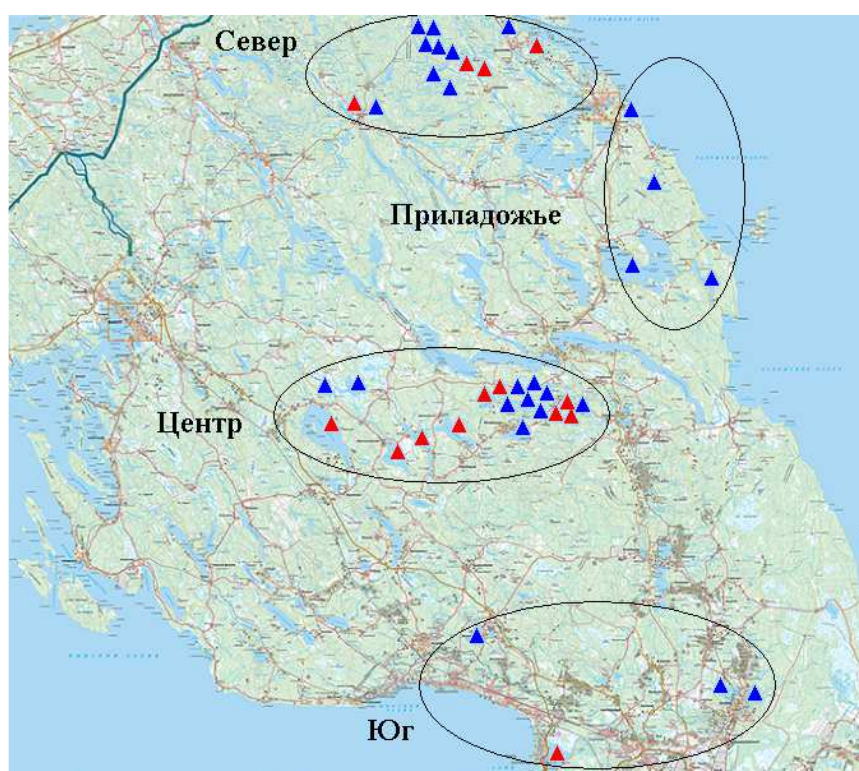


Рисунок 2.14 – Схема объединения исследуемых озер в четыре группы, с указанием их трофического статуса. Синим цветом показаны мезотрофные водоемы, красным – эвтрофные. Карта с сайта [www.oblmap.ru](http://www.oblmap.ru) [59]

Как общее для данной территории – наличие только мезотрофных и эвтрофных водоемов; ультра-олиготрофных, олиготрофных и гиперэвтрофных водоемов среди 40 исследованных озер не зафиксировано.

Наиболее многочисленная (19 озер) группа «Центр» так же отличается и наибольшим диапазоном значений. Примерно половина озер этой группы была отнесена к мезотрофным, а другая – к эвтрофным озерам.

Группа «Приладожье» наоборот характеризуется наименьшим разбросом данных и наименьшим трехсредним значением. Скорее всего, относительно низкая продуктивность связана с характером водосбора этих озер. Эта группа оказалась единственной, в которой все озера были отнесены только к одной группе по степени трофности – мезотрофной.

Как ни странно в среднем наиболее продуктивной оказалась группа озер «Север», хотя, как можем увидеть из рисунка 2.14, большая часть озер этой группы относится к мезотрофным, и только 4 из 13 озер можно охарактеризовать как эвтрофные.

Озера наиболее густонаселенной южной части Карельского перешейка оказались в среднем менее продуктивны, чем озера северной и центральной частей. Возможно, такое занижение результатов связано с плохой изученностью скорости фотосинтеза в озерах данной территории, ведь в группу входило только 4 озера [132].

Из данного обобщения можно сделать вывод о том, что такой параметр как первичная продукция фитопланктона является высоковарьирующим, что скорее всего связано с его высокой чувствительностью. Даже продолжительные исследования на одном озере зачастую не дают возможности для получения удовлетворительных обобщений, которые можно было бы использовать для прогноза изменений уровня трофности в других водоемах. Выше было наглядно продемонстрировано: чем большие усреднения производим, тем более грубые выводы получаем.

Тем не менее, данный показатель является очень важным, особенно при проведении геоэкологического мониторинга. Мониторинговые наблюдения не только статических показателей, но и динамических характеристик систем – следующий шаг в развитии экологического подхода. Получение систематической информации о скоростях различных процессов даст возможность для создания новых более точных моделей экосистем.

## 2.2. Методы исследования

### 2.2.1 Методы натуральных наблюдений

Пробы на гидрохимические и гидрофизические параметры отбирались батометром Паталаса объемом 1 л, в пластиковые бутылки объемом 0.5 л. Промеры температуры воды осуществлялись опрокидывающимся термометром, а прозрачность воды измерялась с помощью белого диска диаметром 20 см. Пробы на определение активной реакции среды и оптическую плотность отбирались в бутылочки из темного стекла объемом до 100 мл.

Все измерения гидрохимических параметров автор стремился производить в течение 24 часов после отбора проб. Измерения проводились в аттестованной лаборатории Химии природной среды РГГМУ по руководящим документам и аттестованным методикам. Фильтровали, при необходимости через плотный бумажный фильтр «синяя лента». В таблице 2.5 представлена сводка руководящих документов, методик и приборов, с помощью которых производились измерения, и указано была ли профильтрована проба вода перед определением, если нет особых пометок, то использовался фильтр «синяя лента».

Обычно пробы на гидрохимические показатели,  $pH$ , электропроводность, содержание углекислого газа, цветность и мутность отбирались с трех горизонтов: поверхностный, придонный и горизонт одной прозрачности, реже только с поверхности и со дна. Пробы на содержание растворенного кислорода, для измерения скорости фотосинтеза и деструкции, а так же оптической плотности отбирались с одних и тех же горизонтов, глубина которых была кратна глубине прозрачности воды в день отбора проб.

Таблица 2.5 – Руководящие документы, приборы и методики измерения исследуемых гидрохимических и гидрофизических параметров

Параметр	фильтров./не фильтров.	РД/прибор/методика
растворенный кислород	не фильтр.	метод Винклера; на оз. Суури – анализатор раствор. кислорода МАРК-302Э
углекислый газ	не фильтр.	прямое титриметрическое определение [5]
рН	не фильтр.	рН-метр-кондуктометр СПС-411
удельная электропроводность	не фильтр.	
нитраты	фильтр.	РД 52.24.380-2006
нитриты	фильтр.	РД 52.10.745-2010
фосфаты	фильтр.	ПНД Ф 14.1:2.112-97
оксид кремния	фильтр.	метод ВНИРО с аммонием молибденовокислым и серной кислотой [71]
аммонийный азот	фильтр.	ПНД Ф 14.1:2.1-95
железо общее	фильтр.	ПНД Ф 14.1:2.2-95
лабильное <i>ОВ</i>	не фильтр.	Определение перманганатной окисляемости в кислой среде [106]
растворенное <i>ОВ</i>	мембран. фильтр 0.8/0.2 мкм	Specord 200 ( $\lambda=200-750$ нм)
цветность	фильтр.	ГОСТ Р 52769-2007
мутность	не фильтр.	РД 52.08.104-2002
оптическая плотность	фильтр.	КФК-2, КФК-3, Specord 200 ( $\lambda=350-780$ нм)
Скорость фотосинтеза и деструкции <i>ОВ</i>	не фильтр.	Скляночный метод в кислородной модификации [23]

В 2011 году на четырех исследованных озерах были проведены измерения поступающей солнечной радиации, как на поверхность, так и на различные глубины водоема, с помощью двух подводных датчиков. Данные промеры были осуществлены с помощью фотоэлектрического прибора *Li-COR*, который измеряет энергетическую освещенность (световой поток радиации) в диапазоне ФАР ( $\lambda=400-700$  нм) в мкмоль/сек·м<sup>2</sup>. С помощью полученных данных удалось верифицировать новый предложенный автором метод расчета солнечной радиации, который подробно будет описан ниже.

### 2.2.1.1 Разработка метода определения количества солнечной радиации, поступающей на различную глубину в озеро

В основе разработанного метода лежат следующие предпосылки:

- 1) Г. А. Тихов впервые экспериментально показал, что *спектральный состав* суммарной радиации, получаемой горизонтальной поверхностью, практически не зависит от высоты солнца и, следовательно, *остаётся постоянным в течение дня*. Этот вывод был впоследствии подтвержден большим числом наблюдений, выполненных Е. Л. Криновым, В. В. Шароновым и др. [62, стр. 417]
- 2) *Сильно окрашенная водная масса играет роль светофильтра*, т.е. избирательно ослабляет проходящий через нее свет [90].
- 3) Ослабление монохроматического света происходит согласно известному *закону Бугера*.

$$I_z = I_0 \cdot e^{-\varepsilon' \cdot z}, \quad (6)$$

где  $I_0$  – поток монохроматического излучения, поступающего на поверхность,  $I_z$  – поток того же излучения на глубине  $z$ ,  $\varepsilon'$  – натуральный показатель ослабления света в воде. Как известно, значение этой величины, обратно расстоянию, на котором проникающая радиация в результате совместного действия поглощения и рассеяния ослабляется в 10 раз, если она рассчитана по основанию десятичных логарифмов (или приблизительно в 2.7 раза – при основании натуральных логарифмов) [97].

Закон Бугера позволяет определить важную характеристику для воды: *коэффициент пропускания*:

$$T = \frac{I}{I_0} = e^{-\varepsilon' \cdot z} = 10^{-\varepsilon \cdot z}, \quad (7)$$

где  $\varepsilon$  – показатель ослабления при основании 10, который измеряется в  $\text{м}^{-1}$ .

- 4) *Оптической плотностью*  $D_\lambda$  будет называться десятичный логарифм величины, обратной коэффициенту пропускания:

$$D_\lambda = \lg \frac{1}{T} \quad (8)$$

Таким образом, зная оптическую плотность на определенной длине волны и размер кюветы, можем найти показатель ослабления при основании 10 на определенной длине волны:

$$\varepsilon_{\lambda} = \frac{D_{\lambda}}{z} \quad (9)$$

В данном случае  $z$  – это длина кюветы в метрах.

Так, зная количество поступающей суммарной радиации в относительных единицах (рисунок 2.15) и показатель ослабления (рассчитываем из уравнения 9) на любой интересующей нас длине волны в диапазоне от 400 до 700 нм, можем найти количество суммарной радиации, поступившей на интересующую нас глубину озера  $z$ , в относительных единицах:

$$I_{\lambda} = I_{\lambda 0} \cdot 10^{-\varepsilon \cdot z} \quad (10)$$

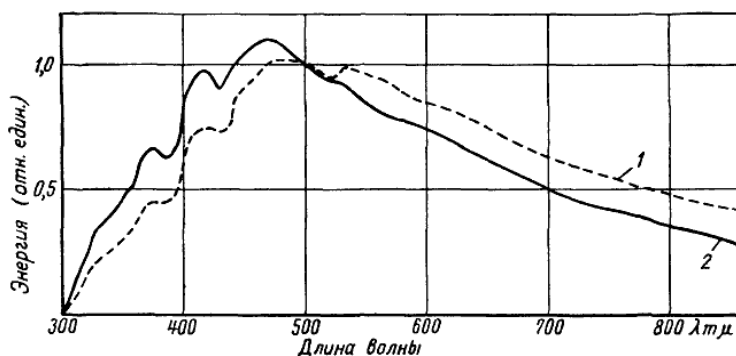


Рисунок 2.15 – Распределение энергии в спектре суммарной (1) и рассеянной (2) радиации при безоблачном небе [62]

Проинтегрировав эти две кривые: распределение энергии в спектре суммарной радиации на поверхности озера и на глубине  $z$  по всем длинам волн, получили два значения суммарной радиации, до (всегда 255.17 отн. ед.) и после прохождения через столб природной воды длиной  $z$  метров. Если специально не измерялось, считаем что альbedo водной поверхности равно 5.5 %. Тогда 255.17 отн. ед. соответствует 94.5 %. Используя пропорцию, находим какое количество солнечной радиации в % дошло до глубины  $z$  (рисунок 2.16). Теперь, зная количество поступившей на поверхность радиации в Дж или в молях, можно



с помощью процентов рассчитать ее количество на глубине без использования дополнительного оборудования.

Получается, что для определения количества солнечной радиации, приходящейся на определенную глубину в водоеме необходимо знать только оптическую плотность исследуемой пробы воды на различных длинах волн. Чем на большем количестве длин волн измерена  $D_\lambda$ , тем точнее результат интегрирования. Так же нужно отметить, что лучшую сходимость с натурными данными показал ряд, полученный с помощью прибора КФК-2, среди всех используемых приборов (таблица 2.5), использовалась кювета была длиной 0.03 м.

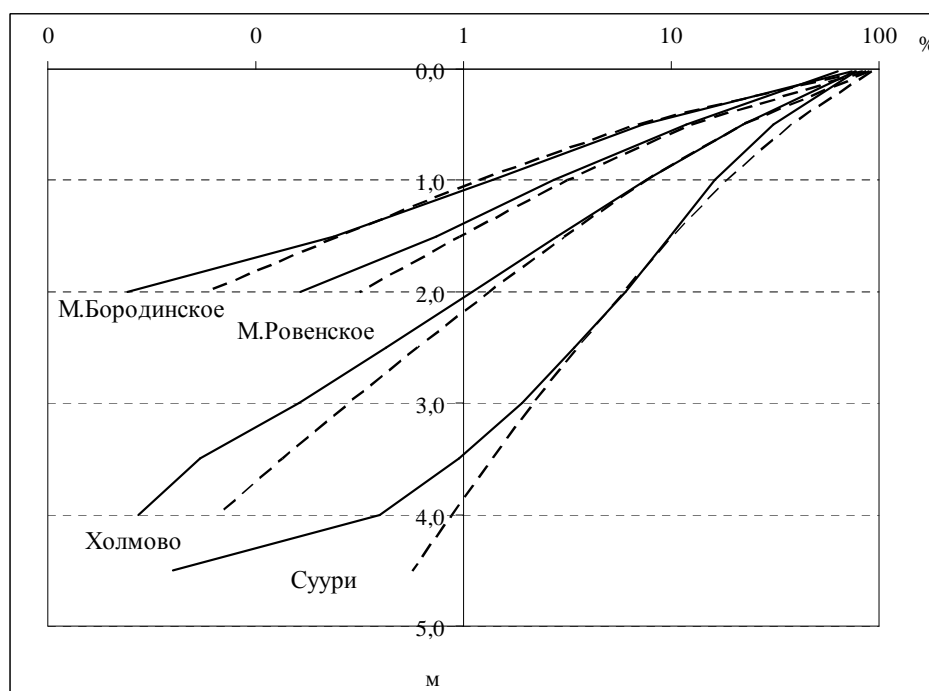


Рисунок 2.16 – Распределение солнечной радиации в водной толще четырех исследованных озер, измеренной с помощью прибора *Li-COR* (сплошная линия) и рассчитанной с помощью предложенного метода (пунктир)

Согласно нормативам для прогнозов [133] предложенный метод отлично подходит для практического использования. Так коэффициент корреляции составил 0.99, а критерий случайности – 0.048 (должен быть  $<0.674$ ). По известному критерию  $0.674\sigma$  97 % предсказанных значений оказались удовлетворительными.

Лучше всего сходимость фактического и рассчитанного радов в высокоокрашенных водах оз. Малое Бородинское со средним значением цветности в поверхностных водах 247 °Pt-Co шкалы.

Еще одно важное прикладное значение метода – это возможность определить границу фотической зоны – глубину, куда проникает до 1% поступающей в воду солнечной радиации. В классических работах ее рассчитывают, как 2 или 2.5 глубины прозрачности, что как можем наблюдать из рисунка 2.17 не совсем верно. Граница фотической зоны в среднем для исследованных озер была зафиксирована на глубине 1.5 SD

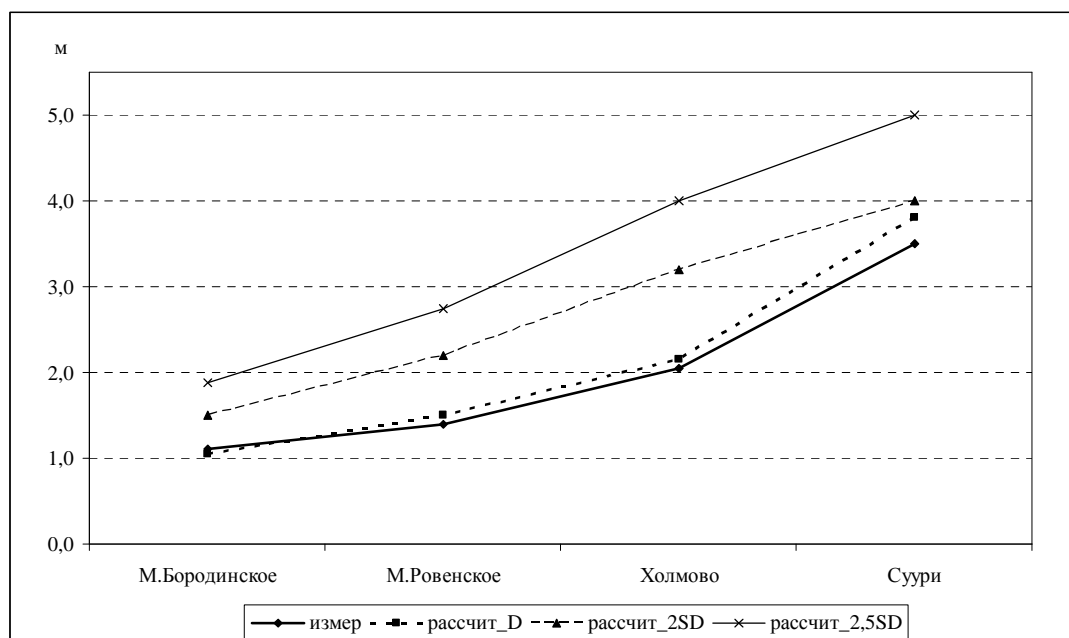


Рисунок 2.17 – Граница фотической зоны в четырех исследованных озерах измеренная с помощью *Li-COR* и рассчитанная через оптическую плотность ( $D_{\lambda}$ ), а так же как 2 и 2.5 глубины прозрачности.

Дело в том, что для точных сопоставимых между собой данных о прозрачности воды, нужно было бы соблюсти множество условий: измерять одним и тем же прибором, в одно и тоже время суток, с одними и теми же погодными условиями, и чтобы измеряющие операторы имели одинаково хорошее зрение, так же нужно следить за расположением Солнца и за тем, что бы тень от лодки не помешала промерам. Получается что, не гарантируя точность первичных измерений, не можем гарантировать и точность рассчитанной с помощью этих данных глубины границы фотической зоны. Для ее расчета с

помощью предложенного метода нужен только откалиброванный прибор, например КФК-2, и проба с поверхности воды. Как можем убедиться, такие расчеты достаточно точны (рисунки 2.16 и 2.17).

Автор отдает себе отчет в небольшом объеме выборки, было исследовано только 4 водных объекта, и в необходимости продолжения исследований в этой области. Но, даже на таком небольшом объеме данных считает полученную точность расчетов приемлемой.

По 33 парам измеренных значений прозрачности воды и количества солнечной радиации, приходящей глубину на 10 см ( $I_{0,1}$ , %), было составлено уравнение регрессии с коэффициентом детерминации 0.81. Поскольку по-другому, кроме как через ретроспективные данные по прозрачности воды, количество солнечной радиации, приходящее на определенную глубину, рассчитать было нельзя, в дальнейшем в расчетах использовали следующую полученную зависимость:

$$I_{0,1} = 25.17 \cdot \ln(SD) + 54.85 \quad (11)$$

Прозрачность воды входит в набор основных лимнологических параметров. Теперь можем с помощью специальных расчетов восстановить, какая освещенность была на определенной глубине в озере в любой прошедший момент времени.

#### 2.2.1.2 Оценка трат на обмен фитопланктона (авторский подход)

Модели роста микроводорослей обычно строятся на основе уравнения баланса углерода в клетке. Его увеличение связано с процессом фотосинтеза, а потери обусловлены тратами на дыхание и экскрецию. Различие между поступлением и потерями определяет изменение биомассы фитопланктона. Таким образом, в общем виде уравнение динамики биомассы можно записать следующим образом:

$$\text{изменение биомассы} = \text{валовый биосинтез} - \text{траты на обмен}$$

Очень часто при моделировании вклад экскреции не учитывается, поскольку в нормальной клетке она обычно составляет около 5 % от величины

связанного при фотосинтезе углерода [149; 203]. Траты на дыхание параметризуют либо некоторой константой, либо считают, что они пропорциональны изменению биомассы [190].

В классической литературе по первичной продукции встречаются следующие попытки оценить долю трат на обмен в общем процессе новообразования органического вещества. Например, Линдеман приходит к заключению, что для фитопланктона траты на дыхание составляют 33 % от «неисправленных величин продукции» [171]. Г. Г. Винберг пишет о том, что «в различных водоемах в зависимости от трофических, световых и других условий траты на обмен будут существенно различаться. Например, в оптимальных для роста фитопланктона условиях фотосинтез сильно превалирует над дыханием и траты на обмен составляют всего 10 или даже 5 % от продукции, в то время как в других условиях при недостатке света или питания большая часть продукции может идти на нужды обмена клеток фитопланктона» [24]. При исследовании водоема Сильвер Спринг Одум остановился на 58 % [180], а при исследованиях Мирового океана О.И. Кобеленц-Мишке приходит к выводу, что 40 % поправка на дыхание слишком значительна [21]. В статье Н. Г. Озерецковской с соавторами [88] читаем: «...при использовании радиоуглеродного метода не учитывается та часть ассимилированного углерода, которая вовлекается в процесс дыхания и таким образом выходит из состава клеток фитопланктона. Эта потеря колеблется в пределах 15–20 %, в отдельных случаях, однако, достигая более значительной величины».

Автор предлагает следующий способ расчета доли трат на обмен с использованием натуральных данных по первичной продукции и количеству биомассы в трех исследованных озерах в 2010 и 2011 гг.

Первое и единственное допущение метода состоит в предположение о том, что 1 мая каждого года количество фитопланктона под 1 м<sup>2</sup> поверхности озера равно нулю и стало быть скорость прироста биомассы тоже равна нулю. Так за вегетационный сезон каждого года имели следующую картину распределения скоростей новообразования органического вещества под 1 м<sup>2</sup> поверхности

каждого из исследованных озер, Малое Бородинское, Холмово и Малое Ровенское (см. рисунки 2.8 и 2.9).

Проинтегрировав валовую продукцию по времени, рассчитали, чему будет равна гипотетическая биомасса фитопланктона ( $\Sigma P_{вал}$ ) в озере, без учета трат на обмен. Расчет произведен к определенному дню, в который биомасса фитопланктона ( $B$ ) доподлинно известна, путем непосредственного подсчета микроводорослей. Ниже представлена сводная таблица 2.6 измеренных и рассчитанных значений, приведенных для удобства к одной единице измерений – Дж/дм<sup>2</sup>. Так же в эту таблицу включено значение скорости новообразования органического вещества ( $P_{вал}$ ) в конкретный день исследований.

Таблица 2.6 – Количество биомассы ( $B$ ), первичной продукции ( $P_{вал}$ ) и интегральной продукции ( $\Sigma P_{вал}$ ) на определенный день исследования в трех озерах Карельского перешейка в 2010–2011 гг.

озеро	Дата	Кол-во дней с 1 мая	B, Дж/дм <sup>2</sup>	без учета трат на обмен			$\mu_{вал}$ , сут <sup>-1</sup>	$r_{ср}$ , сут <sup>-1</sup>	г/μF, %
				$P_{вал}$ , Дж/дм <sup>2</sup> ·сут	$\Sigma P_{вал}$ , Дж/дм <sup>2</sup>				
М. Бородинск.	14.8.10	105	2098	112.1	6411	0.053	0.006	14	
	22.8.11	113	1965	59.1	12200	0.030	0.007	33	
Холмово	14.8.10	105	1224	98.1	6579	0.080	0.008	11	
	22.8.11	113	847	30.1	5177	0.036	0.007	26	
М. Ровенское	16.9.10	138	3680	112.5	12788	0.031	0.005	20	
	22.8.11	113	3771	46.9	5567	0.012	0.003	30	
среднее						0.040	0.006	22	

Зная какое количество водорослей содержится под 1 дм<sup>2</sup> поверхности озера и скорость новообразования органического вещества в этот день в том же объеме, находим удельную скорость роста фитопланктона по формуле:

$$\mu_{вал} = \frac{P_{вал}}{B} \quad (12)$$

Рассчитав гипотетическую биомассу фитопланктона без учета трат на обмен ( $\Sigma P_{вал}$ ) и зная истинную биомассу фитопланктона ( $B$ ), не трудно рассчитать процент завышения образования  $OB$  за весь период, полученный с помощью

$\Sigma P_{вал}$ . Разделив это значение на количество дней, начиная с 1 мая, получим среднюю удельную скорость деструкции в каждый день исследования.

$$r_{cp} = \frac{1 - (B / \Sigma P_{ВАЛ})}{n}, \quad (13)$$

где  $n$  – количество дней с начала вегетационного периода – 1 мая.

Уравнение для расчета процентного соотношения выглядит так:

$$\frac{r}{\mu_F} = \frac{r_{cp}}{\mu_{ВАЛ} - r_{cp}} \quad (14)$$

Таким образом, в трех малых озерах в 2010 и 2011 гг. траты на обмен фитопланктона находятся в диапазоне 11–33 % от чистой продукции фитопланктона, что в среднем составило 22 %. Если считать процентное отношение  $r$  к валовой продукции, то в среднем оно составило 18 %.

### 2.2.2 Методика создания модели

Разработка моделей скоростей массообмена включала в себя создание модели скорости продуцирования  $OB$  в водоеме и модели деструкции  $OB$  фито-зоо- и бактериопланктоном. При этом удельные скорости процессов массообмена считались зависимыми как от климатических факторов, так и от компонентов модели химико-биологической природы.

Использовалась гипотеза Митчерлиха об одновременном влиянии факторов на скорость массообмена. Например, удельная скорость чистого продуцирования  $OB$   $\mu_f$  рассчитывалась как отклик на воздействие простых параметров по принципу совокупного действия факторов, таких как температура воды, освещенность и содержание биогенных элементов в водоеме и т.д. Каждый из этих факторов, в свою очередь, снижает или увеличивает максимальную удельную скорость роста  $\mu_{max}$ , за счет своего недостатка или избытка в системе, так называемая обобщенная функция отклика.

Основным методом создания модели, которая описана в подразделе 3.6, была селекция алгоритмов расчета частных функций отклика. Общая схема поэтапного создания модели для эколого-географической диагностики водоемов представлена ниже на рисунке 2.18.

Оценка продукционно-деструкционных отношений в водной экосистеме				
1. Оценка влияния температуры воды на первичное продуцирование органического вещества в	2. Оценка влияния освещенности на первичное продуцирование органического вещества в водоеме	3. Оценка влияния биогенных элементов на рост планктонных водорослей	4. Расчет скорости первичного продуцирования фитопланктона	5. Расчет скорости трат на обмен фито, зоо- и бактериопланктона

Рисунок 2.18 – Схема поэтапного создания модели для диагностики водоемов на основе оценки скоростей обменных процессов в системе «планктон – абиотическая среда».

### 2.3. Рекомендации по оптимизации мониторинга водных экосистем

К сожалению, как в экологическом, так и геоэкологическом мониторингах отсутствует практика привлечения скоростей и интенсивностей обменных процессов.

Еще в начале прошлого века один из наиболее выдающихся гидробиологов Везенберг-Лунд писал о том, что описательная наука играет главную роль лишь на начальных этапах развития нового направления. В результате обследования огромного числа водоемов получен большой фактический материал о видовом составе, численности, биомассе гидробионтов; проведены систематические наблюдения за сезонными изменениями температуры, растворенного кислорода и других абиотических факторов, выделены виды, характерные для разных условий и водоемов. В настоящий момент этот первый этап комплексного изучения водоемов можно считать завешенным.

Второй этап связан с предложенным Л.Л. Рассолимо [103] балансовым подходом и его реализацией на энергетической основе Г.Г. Винбергом [23]. Организация работ по схеме энергетического баланса включала количественное выражение не только статических величин биомасс, но и динамических характеристик таких функций живого, как скоростей питания, роста или продукции, трат на энергетический обмен [37]

Как указывает Г.Г. Винберг [25], чем детальнее рисуется картина превращения энергии и вещества в определенной экологической системе, тем настоятельнее возникает потребность понять механизм, благодаря которому сложились ее характерные свойства. Выяснение механизмов явлений составляет суть третьего современного этапа комплексного изучения водоемов. На этом этапе такой метод как моделирование, начиная с отдельных функций отклика на конкретный параметр и заканчивая экосистемами в целом, занимает свое достойное место.

Автор предлагает усилить эту часть мониторинга с помощью включения в его постоянный состав такого параметра как первичная продукция и деструкция органического вещества, либо воспользоваться предложенной автором моделью для расчета этих параметров через абиотические факторы.

Сочетание продукционно-деструкционных методов с методами химической физики позволит также получить константы скоростей трансформации вещества в природных водах в виде функциональной зависимости от параметров среды. В дальнейшем это позволит надежно прогнозировать состояние пресноводных экосистем.

Как в гидробиологии, так и в экологии существует огромное количество методов оценки состояния пресноводных экосистем по гидрохимическим и гидробиологическим показателям. Однако всем им присущ один общий недостаток – они не учитывают продукционно-энергетические характеристики, отражающие процессы утилизации энергии и вещества в водных экосистемах. Тогда как непрерывный обмен веществом и энергией между биоценозом и средой составляет фундаментальную основу его существования – метаболизм биоценоза [1].



### 3 Методические основы моделирования первичной продукции и деструкции органического вещества в водных экосистемах

Сложность и многокомпонентность надорганизменных систем, большие пространственно-временные масштабы их функционирования создают существенные трудности для наблюдения за их поведением, и, тем более – для экспериментов с ними. Поэтому многие аспекты функционирования экологических систем, необходимые для понимания их свойств и прогнозирования состояния могут быть изучены не на самих объектах, а только на их моделях. Наиболее эффективным инструментом изучения сложных систем является математическое моделирование. Математическая модель представляет собой формализацию знаний об объекте, т.е., запись его структуры и функции на математическом языке. В результате создаются широкие возможности для мысленных экспериментов с объектами с использованием разнообразных средств математики. Математическое моделирование в экологии зародилось достаточно давно, еще в начале 20-го века.

Существует достаточно много различных классификаций моделей сложных систем [74; 99; 118; 126]. Так, модели могут разделяться на *детерминированные* (предполагают, что для данного набора данных может быть только одно решение) и *стохастические*, они же *вероятностные* (принимается во внимание существующая неупорядоченность многих лимнологических переменных и формулировка имеет вероятностный характер). По типу реализации модели могут подразделяться на *аналоговые* (имеют материальное воплощение в виде реальной системы, например аквариум), *концептуальные* (формализованный вариант естественнонаучного описания изучаемой экосистемы) и *знаковые* (сформулированы на языке математики или программирования, в последнем случае модель называется *имитационной*). По тому, как представлено в модели время они делятся на *дискретные* (состояние системы рассматривается только в некоторые моменты времени) и *непрерывные* (время полагается непрерывным).

Так же существуют *точечные* (пространственное распределение игнорируется), *линейные* (одна координата), *плоские* (две координаты) и *пространственные* (три координаты) модели. Если хотя бы один коэффициент в уравнениях рассчитан из данных наблюдений, то модель имеет *полуэмпирический* характер.

Существует так же деление моделей по соотношению вклада в их построение разработчика модели и ПК [101].

Используя описанные выше термины, отметим, что далее речь пойдет о детерминированных знаковых в большинстве своем полуэмпирических моделях, различной дискретности во времени и пространстве. От рассмотрения общих моделей экосистемы и далее моделей продукционно-деструкционного баланса перейдем в разделе 2.4 к моделированию частных процессов влияния различных факторов на первичную продукцию и в разделе 2.5 к разработке общей модели первичного продуцирования и деструкции органического вещества в озерах.

### 3.1 Модель экосистемы в целом

Математическое моделирование водных экосистем к 60–70-м гг. прошлого столетия стало самостоятельным научным направлением в гидробиологии. Это было связано с существенным прогрессом в ряде научных дисциплин. В решении этих вопросов особенно велика была роль отечественных ученых, в частности В.И. Вернадского (изучение живого вещества и морской геохимии), А.П. Виноградова (изучение химического состава микроорганизмов), Н.М. Книповича (первые исследования морей и солоноватых вод), С.В. Бруевича (разработка аналитических методов исследований, формулирование основ гидро- и биогидрохимии), Л.А. Зенкевича, С.А. Зернова, В.М. Рылова, И.А. Киселева (изучение фауны и биопродуктивности морских и пресных вод), Б.А. Скопинцева, Л.Л. Россолимо, О.А. Алекина, С.М. Драчева, Г.Ю. Верещагина (изучение биогенных и органических веществ водоемов и водотоков), Г.Г. Винберга (исследование процессов формирования биологической продуктивности водоемов) [79].

В настоящее время имеется более 4000 экологических моделей водных экосистем разного уровня сложности и назначения. Они используют очень разнообразный математический аппарат, основаны на самых разных и довольно общих научных концепциях, которые допускают различную формализацию. Общепринятой методологии и общих методов исследования и моделирования трансформации различных элементов природных экосистем в настоящее время не существует. Однако, при всем своем многообразии, созданные модели в основном все же направлены на достижение одной, главной цели – адекватному описанию механизмов функционирования водных экосистем [79].

Самой разработанной областью моделирования водных экологических систем является гидродинамика. Существуют твердо установленные и не подвергающиеся сомнению математические уравнения движения воды и турбулентной диффузии в водоемах и водотоках [105]. Уравнения гидродинамики восходят к XVIII веку (Леонард Эйлер) и окончательно были сформулированы в конце XIX века. В этой области проблемы моделирования сводятся к заданию граничных условий и соответствующих значений констант, что так же является достаточно сложной задачей.

Совсем другое положение в области моделирования гидрохимической и особенно гидробиологической части водных экологических систем [73]. Уравнения химической кинетики появились только в конце прошлого века, а удовлетворительных уравнений динамики биологических систем не существует вплоть до настоящего времени.

Литература по моделированию в экологии огромна, достаточно сказать, что библиографический указатель только отечественных работ, выполненных до 1980 года [72], насчитывает около 1800 названий.

Первым практическим испытанием метода моделирования экологических систем было решение задачи об оптимальном режиме рыболовства. Эти работы были начаты нашим соотечественником Ф. И. Барановым еще в 1918 году, а затем развиты европейскими и американскими учеными. В настоящее время ни одна международная конвенция по рыболовству не заключается без предварительного

апробирования на компьютерной модели возможных результатов принимаемых решений.

Одной из первых моделей водной экосистемы была модель планктонного сообщества, разработанная Г. Рейли, Е. Стомелом и Д. Бампусом в 1948 году в виде системы дифференциальных уравнений. В нашей стране это направление успешно развивал А.А. Ляпунов.

К одному из первых опытов такого типа можно так же отнести разработанную в 1969 г. Г.Г. Винбергом и С.И. Анисимовым модель пелагического сообщества. В этой сложной модели экологической системы учитывалось иерархическое построение цепи питания и разнообразие трофических взаимоотношений между ее компонентами, а первичная продукция служила единственным источником энергии и вещества для всех прочих форм жизни. С ее помощью получен ряд закономерностей реально существующих в естественных экосистемах.

Рассмотрим подробнее представление пространства в таких моделях. В большинстве отечественных и зарубежных изданий, посвященных имитационному экологическому моделированию, они формулируются в виде систем обыкновенных дифференциальных уравнений или уравнений в частных производных. При этом различают три класса: *точечные, блочные и непрерывные* модели.

Наибольший интерес для эколого-географических исследований представляют *непрерывные имитационные модели*, отражающие естественную территориальную и хронологическую дифференциацию природных комплексов. Такие модели базируются на идеях, развиваемых в теории сплошной среды, а точнее тех разделов этой теории, которые посвящены изучению движения многокомпонентных неконсервативных смесей.

*Непрерывные модели* обычно включают в себя десятки дифференциальных уравнений с частными производными, отражающих классические законы сохранения импульса движения, вещества и энергии. В систему входят уравнения гидротермодинамики: уравнения движения, неразрывности, состояния,

турбулентной теплопроводности. Часто к ним добавляется уравнение турбулентной диффузии солей. Для описания процессов механического переноса геокомпонентов в пространстве и биохимической трансформации вещества, обуславливающей обменные процессы между компонентами системы, используются уравнения турбулентной диффузии неконсервативных субстанций:

$$\frac{\partial C_i}{\partial t} + U \frac{\partial C_i}{\partial x} + V \frac{\partial C_i}{\partial y} + W \frac{\partial C_i}{\partial z} + Wg_i \frac{\partial C_i}{\partial z} - K_{i,z} \left( \frac{\partial^2 C_i}{\partial z^2} \right) - A_i \nabla C_i = r_i(t^0, I_0, P_a, W_a, \Delta, \dots, C_1, C_2, \dots, C_n), i = 1, 2, \dots, n, \quad (15)$$

где:  $C_i$  - значения концентрации геокомпонентов биологической и химической природы;  $\vec{U}_\alpha(x, t)$  – составляющие вектора осредненной скорости механического переноса в пространстве;  $W_g$  – скорость гравитационного осаждения взвешенных компонентов;  $K_{i,z}$ ,  $A_i$  – коэффициенты вертикальной и горизонтальной турбулентной диффузии компонентов;  $r_i(t, I_0, P_a, W_a, \Delta, C_1, C_2, \dots, C_n)$  – функциональные выражения связей между компонентами геосистемы; оси декартовой системы координат обозначены  $x$ ,  $y$ ,  $z$ ; символом набла ( $\nabla$ ) обозначен двухмерный оператор Лапласа.

Обычно предполагается, что физико-динамические процессы оказывают влияние на химико-биологические, но сами от них не зависят. Это позволяет решать задачи имитационного моделирования в два этапа. На первом этапе моделируется физический фон развития системы, а на втором этапе – механический перенос и биохимические превращения вещества. Следуя идеологии, принятой в имитационном моделировании, наиболее полную пространственно-неоднородную модель водной экосистемы можно записать в виде системы уравнений гидротермодинамики и турбулентной диффузии неконсервативных примесей [107].

Остановимся подробнее на *точечной* модели. Несмотря на допущения, непрерывная имитационная модель часто оказывается слишком сложной для реализации, что обуславливается в первую очередь многомерностью задачи. Принимая ряд дополнительных упрощений, снижают мерность непрерывной

модели, предполагая однородность пространственной дифференциации системы по одному или нескольким направлениям. В предельном случае, в предположении однородности концентраций по всем направлениям [41; 42], система уравнений *непрерывной* модели вырождается в систему обыкновенных дифференциальных уравнений, называемую *пространственно-однородной* или *точечной моделью*:

$$\frac{\partial C_i}{\partial t} = r_i(t^0, I_0, Pa, W_a, \Delta, \dots, C_1, C_2, \dots, C_n), i = 1, 2, \dots, n, \quad (16)$$

В этом случае в левой части уравнения часто пишут полную производную (мгновенная скорость изменения  $C_i$ ). Опыт имитационного моделирования указывает на то, что именно *точечные модели* являются первым и необходимым этапом геоэкологического моделирования, так как с их помощью удастся создавать инструмент, объективно отражающий наиболее характерные черты функционирования экосистем. На этих моделях удастся с наименьшими затратами времени провести выбор алгоритмов расчета удельных скоростей обменных процессов, оценить преимущества различных способов моделирования отдельных свойств системы и проверить работоспособность выбранных алгоритмов моделирования функциональных связей. С помощью таких моделей достаточно оперативно выявляются критические звенья экосистем, проводится исследование алгоритма моделирования на чувствительность к изменению отдельных параметров и констант, выявляются критические режимы моделирования. На моделях исследуются возможные тенденции развития экосистем, и оценивается «отклик» экосистемы на различное сочетание антропогенных воздействий.

В точечных моделях предполагается пространственная однородность внешних воздействий на модельную систему. Это также значительно облегчает задание начальных условий при моделировании и позволяет достаточно быстро осуществлять процедуры идентификации и верификации моделей.

Способы выявления связи между пространственно-неоднородной и точечной моделями рассматриваются в монографии В.В. Дмитриева [41, с.32–34]. Один из способов основан на использовании среднеинтегральной процедуры по

одной или нескольким пространственным координатам, позволяющей в параметрической форме учесть пространственную неоднородность геокомпонент.

Рассмотрим пример построения пространственно-однородной экологической модели водной экосистемы сформулированной для следующих компонентов: фито- ( $F$ ), зоопланктон ( $Z$ ); взвешенное в воде неживое органическое вещество, подверженное бактериальному гидролизу – детрит ( $D$ ); ассоциированные с детритом бактерии, осуществляющие его ферментативный гидролиз ( $B$ ); углерод ( $C$ ), азот ( $N$ ), фосфор ( $P$ ), входящие в состав растворенных в воде органических веществ; аммонийный ( $NH_4$ ), нитритный ( $NO_2$ ), нитратный ( $NO_3$ ) азот, растворенных в воде минеральных веществ; фосфор ( $PO_4$ ), растворенных в воде минеральных веществ; углерод ( $CO_2$ ), содержащийся в двуокиси углерода, растворенной в воде; растворенный в воде кислород ( $O_2$ ); вещество «сухого остатка» содержащееся в воде в растворенном состоянии [40; 41]. Проведя переход от баланса масс к балансу скоростей вышеуказанных компонентов водной экосистемы, запишем для них соответствующие уравнения баланса скоростей:

$$\begin{aligned}
 dF/dt &= B_F - G_{FZ} - S_F - R_F \pm Q_F; \\
 dZ/dt &= A_Z - S_Z - R_Z \pm Q_Z; \\
 dB/dt &= B_D - G_{BZ} - S_B - R_B \pm Q_B; \\
 dD/dt &= S_{FD} + S_{ZD} + S_{BD} + S_{BD} + O_{ZD} + \Phi_{ZD} - G_{DZ} - D_{DB} \pm Q_D; \\
 dC/dt &= \Gamma_{BC} + \mathcal{E}_{FC} + \mathcal{E}_{ZC} + \mathcal{E}_{BC} + O_{ZC} - M_C \pm Q_C; \\
 dN/dt &= \Gamma_{BN} + \mathcal{E}_{FN} + \mathcal{E}_{ZN} + \mathcal{E}_{BN} + O_{ZN} - M_N \pm Q_N; \\
 dP/dt &= \Gamma_{BP} + \mathcal{E}_{FP} + \mathcal{E}_{ZP} + \mathcal{E}_{BP} + O_{ZP} - M_P \pm Q_P; \\
 dX/dt &= \Gamma_{BX} + \mathcal{E}_{FX} + \mathcal{E}_{ZX} + \mathcal{E}_{BX} + O_{ZX} - B_{FX} \pm Q_X; \\
 dNH_4/dt &= M_N + \mathcal{E}_{ZNH_4} - B_{ZNH_4} - M_{NH_4} \pm Q_{NH_4}; \\
 dNO_2/dt &= M_{NH_4} - B_{FNO_2} - M_{NO_2} \pm Q_{NO_2}; \\
 dNO_3/dt &= M_{NO_2} - B_{FNO_3} \pm Q_{NO_3}; \\
 dPO_4/dt &= M_P + \mathcal{E}_{ZPO_4} - B_{FPO_4} \pm Q_{PO_4}; \\
 dCO_2/dt &= \pm AQ_{CO_2} + T_{FCO_2} + T_{ZCO_2} + T_{BCO_2} + M_C - B_{FCO_2} \pm Q_{CO_2}; \\
 dO_2/dt &= \pm AQ_{O_2} + B_{FO_2} - T_{FO_2} - T_{BO_2} - T_{ZO_2} - M_{O_2} \pm Q_{O_2}.
 \end{aligned} \tag{17}$$

где  $B_F$  – скорость первичного биосинтеза фитопланктона;  $G_{FZ}, G_{BZ}, G_{DZ}$  – скорости выедания  $F, B, D$  зоопланктоном;  $S_F, S_Z, S_B$  – скорости естественной смертности  $F,$

$Z, B; R_F, R_Z, R_B$  – скорости трат на обмен  $F, Z, B$ ;  $A_F, A_B, A_D$  – скорости ассимиляции пищи зоопланктоном;  $B_D$  – скорость внеклеточного бактериального гидролиза (бактериального продуцирования органического вещества);  $D_D$  – скорость деструкции  $D$  бактериями;  $\Gamma_{BC}, \Gamma_{BN}, \Gamma_{BP}, \Gamma_{BX}$  – скорости поступления в среду  $C, N, P, X$  в процессе внеклеточного бактериального гидролиза,  $\Phi_{ZD}$  – скорость образования фекалий при питании зоопланктона;  $O_{ZD}$  – скорость поступления в среду  $D$  в процессе питания зоопланктона («твердые отбросы пищи»);  $O_{ZC}, O_{ZN}, O_{ZP}, O_{ZX}$  – скорости поступления в среду  $C, N, P, X$  в процессе питания зоопланктона («жидкие отбросы пищи» – псевдофекалии);  $\mathcal{E}_{BC}, \mathcal{E}_{BN}, \mathcal{E}_{BP}, \mathcal{E}_{BX}, \mathcal{E}_{FC}, \mathcal{E}_{FN}, \mathcal{E}_{FP}, \mathcal{E}_{FX}, \mathcal{E}_{ZC}, \mathcal{E}_{ZN}, \mathcal{E}_{ZP}, \mathcal{E}_{ZX}$  – скорости поступления в среду  $C, N, P$  и  $X$  с внеклеточными выделениями  $F$ , экскретами  $Z$  и продуктами внутреннего гидролиза  $B$ ;  $\mathcal{E}_{ZNH_4}, \mathcal{E}_{ZPO_4}$  – скорости поступления в среду  $NH_4, PO_4$  с экскретами  $Z$ ;  $M_C, M_N, M_P$  – скорости минерализации  $C, N, P$ ;  $M_{NH_4}, M_{NO_2}$  – скорости нитрификации I и II ступени;  $B_{FNH_4}, B_{FNO_2}, B_{FNO_3}, B_{FPO_4}, B_{FCO_2}, B_{FX}$  – скорости изъятия из среды  $NH_4, NO_2, NO_3, PO_4, CO_2$  и  $X$  в процессе биосинтеза водорослей;  $B_{FO_2}$  – скорость поступления в воду кислорода в процессе биосинтеза  $F$ ;  $T_{FCO_2}, T_{BCO_2}, T_{ZCO_2}$  – скорости выделения в среду  $CO_2$  в процессе дыхания  $F, Z, B$ ;  $T_{FO_2}, T_{BO_2}, T_{ZO_2}$  – скорости изъятия из среды кислорода в процессе дыхания  $F, B, Z$ ;  $AQ_{CO_2}, AQ_{O_2}$  – скорости газообмена  $CO_2$  и  $O_2$  через поверхность раздела «вода–воздух».

В *блочной* или *резервуарной* модели отдельные блоки выделяются на основании пространственной дифференциации акватории по совокупности геокомпонентов. Внутри блоков реализуются среднеинтегральные процедуры для отдельных компонентов. Потoki вещества между блоками индуцируются интегральными показателями массопереноса.

Резервуарная модель представляет собой систему уравнений вида:

$$V_k \frac{dC_{ik}}{dt} = \sum_{l=1}^n (R_{lk} C_{il} - R_{kl} C_{ik}) + V_k r_{ik}(t, C_1, C_2, \dots, C_n) \quad (18)$$



Поток компонентов через границу из блока  $k$  в блок  $l$  для компонентов биоценоза и биотопа принимается равным  $R_{kl}C_{ik}$ , где  $R_{kl}$  ( $k \neq l$ )  $\geq 0$  – коэффициент массопереноса. Поток компонентов из блока  $l$  в блок  $k$  принимается равным  $R_{lk}C_{il}$ , где  $R_{lk}$  – коэффициент массопереноса. Процесс конструирования функций  $r_i(t, C_1, C_2, \dots, C_n)$ , ответственных за биохимические превращения вещества рассматривается нами на практических занятиях на примере начальных и промежуточных звеньев водной экосистемы.

Такие модели создаются для учета вертикальной неоднородности, связанной с образованием в толще воды сезонного термоклина или для учета горизонтальной неоднородности, обусловленной наличием в водной системе экотопов. Например, модель двухрезервуарная по вертикали.

Универсальность идеи работы со скоростями в том, что имеем возможность использовать их в моделях любого из трех описанных типов. В диссертационной работе подробно рассматривается продуцирование органического вещества фитопланктоном и траты на обмен планктонного сообщества в целом в пространственно-однородном масштабе.

### 3.2 Простейшие популяционные модели

Фундаментом математической экологии является математическая *теория динамики популяций*, в которой фундаментальные биологические представления о динамике численности видов животных, растений, микроорганизмов и их взаимодействии формализованы в виде математических структур, в первую очередь, систем дифференциальных, интегро-дифференциальных и разностных уравнений.

Одна из простейших моделей роста популяции принадлежит Т. Мальтусу, который в конце XVIII в. заметил, что популяции имеют тенденцию увеличиваться в геометрической прогрессии. Она так же носит название модель неограниченного роста популяции. Но, кроме исторического интереса, эта модель

важна еще и потому, что позволяет представить некоторые важнейшие характеристики популяций и видов [85]. Представим себе «идеальную» популяцию, в которой нет ни эмиграции, ни иммиграции, существующую в условиях избытка пищи, отсутствия конкурентов и хищников. Допустим, что численность этой популяции  $n$  – непрерывная переменная, что вполне допустимо, при довольно большом  $n$ , как и время  $t$ , а средняя скорость роста популяции на одного индивидуума  $m$  – удельная скорость роста популяций. Тогда за время  $dt$  численность популяции увеличивается на  $mndt$ , это означает, что  $dn = mndt$ . Поэтому изменение численности популяции описывается дифференциальным уравнением:

$$\frac{dn}{dt} = mn, \quad (19)$$

решение которого имеет вид:

$$n = n_0 e^{mt}, \quad (20)$$

где  $n_0$  – число индивидуумов в начальный момент времени  $t=0$ . Экспоненциальный рост непрерывной популяции в непрерывном времени, описываемый этой формулой, эквивалентен геометрической прогрессии для дискретной численности популяций в предположении дискретной смены поколений [13].

Величина  $m$  различна для разных видов. Так для мучного хруща *Trilobitum castaneum* она составляет 35.8 при температуре 28.5 °С и влажности 65 %, для полевки *Microtus agrestis* – 4.5, человека – 0.0055 [39]. Эта величина зависит как от наследственных свойств вида, так и от конкретных условий обитания данной популяции. Было бы, поэтому неверно трактовать ее как «врожденную скорость роста популяции», как это часто пишут [85].

Конечно, ни одна популяция, существующая в реальном мире, не может увеличивать свою численность беспредельно. Такие факторы, как борьба за существование, болезни, естественная гибель и уничтожение хищниками в достаточной мере сдерживают ее развитие. При определенных условиях достигается равновесное состояние, и численность популяции становится более

или менее постоянной. Математическую форму этой типичной S-образной кривой роста популяции впервые получил Ферхюльст (1838), так называемая логистическая кривая Ферхюльста. В выражение вводится дополнительная величина  $k$  – асимптота, к которой величина  $n$  будет неограниченно приближаться, это максимально возможная численность популяции данного вида.

Достаточно полное описание первых работ, посвященных различным формам кривых роста, полученных как для отдельных представителей вида, так и для целых популяций можно найти в книге д`Арси Томпсона «Рост и форма» (1917). Важной вехой в динамическом подходе к биологическим явлениям было издание в 1925 г. книги А. Лотки «Элементы физической биологии». В начале 20 века появились первые модели взаимодействия видов. Классической книгой современной математической экологии является труд В. Вольтерра "Математическая теория борьбы за существование" (1931).

Модель Флеминга (1939) является одной из первых моделей роста биомассы фитопланктона в водных экосистемах. Изменение биомассы фитопланктона ( $F$ ) определяется ростом водорослей и их выеданием зоопланктоном:

$$dF/dt = [a - (b+ct)]F, \quad (21)$$

$$F_t = F_0 \exp [(a - b)t - 0.5ct^2], \quad (22)$$

где  $a$  – удельная скорость роста  $F$ ,  $(b+ct)$  – коэффициент выедания фитопланктона зоопланктоном. На основе этой модели Флеминг пытался описать сезонный ход фитопланктона в морской экосистеме. В дальнейшем он также пытался связать рост  $F$  с убылью фосфатов в море.

По результатам экспедиционных исследований в Северном море Райлей [187] предложил первые модели изменения биомассы фитопланктона и наметил рекомендации к их практическому использованию. Численные значения констант определял экспериментально, иногда решая обратную задачу. Но адекватность моделей проверялась им на тех же данных, по которым выполнялся подбор параметров:

1. Так называемая *стохастическая* модель сезонного изменения биомассы фитопланктона.

$$PP = aD + bT + cP + dN + eZ + F, \quad (23)$$

где  $PP$  – концентрация растительного пигмента (хлорофилла),  $D$  – глубина,  $T$  – температура воды,  $P$  – содержание фосфатов в воде,  $N$  – содержание нитратов в воде,  $Z$  – численность зоопланктона,  $a, b, c, d, e, F$  – расчетные константы.

Пример реализации модели:  $PP = -153T - 120P - 7.3N - 9.1Z + 6713$

2. Детерминированная модель изменения биомассы фитопланктона ( $P$ ):

$$dP/dt = (P_h - R - G) P, \quad (24)$$

где  $P_h$  – интенсивность фотосинтеза,  $R$  – интенсивность дыхания,  $G$  – интенсивность выедания. В выражении (11) принималось:

$$P_h = pI, \quad (25)$$

$$P_{hz} = pI_0 \exp(-kZ), \quad (26)$$

где  $k$  – коэффициент экстинкции,  $Z$  – глубина,

Для слоя  $0 - Z_1$  вычислялась средняя интегральная величина  $P_h$ :

$$P_h = (pI_0 / kZ_1) [1 - \exp(-kZ_1)], \quad (27)$$

где  $p=2.5$ . Считалось, что  $P_h$  лимитировалась фосфатами в том случае, когда их концентрация оказывалась менее  $0.55$  мкг-ат P/м<sup>3</sup>. В этом случае в формуле (27) вводился множитель  $(I-N)$ , учитывающий степень отличия концентрации фосфатов от величины  $0.55$  мкг-ат P/м<sup>3</sup>:  $(I-N) = \text{мкг-ат P/м}^3 / 0.55$ .

В модели также учитывалось ослабление фотосинтеза в результате турбулентного перемешивания в виде:  $(I-V) = Z_1/Z_2$ , где  $Z_1$  – глубина эвфотической зоны,  $Z_2$  – глубина слоя перемешивания.

Интенсивность дыхания  $R$  рассчитывалась в модели по формуле:

$$R = R_0 \exp(rT), \quad (28)$$

где  $R_0$  принималось постоянным (0.0175),  $r$  – также задавалось константой (0.069),  $T$  – температура воды.

Интенсивность выедания  $G$  рассчитывалась по выражению  $G = gZ$ , где  $Z$  – содержание зоопланктона,  $g$  – принималось постоянным (0.075).

Совместный эффект факторов выражался их произведением:

$$P_h = (pI_0 / kZ_1) [1 - \exp(-kZ_1)] (I-N) (I-V), \quad (29)$$

$$dP/dt = \{ (pI_0 / kZ_1) [1 - \exp(-kZ_1)] (I-N) (I-V) - R_0 \exp(rT) - gZ \} P \quad (30)$$

Кушинг [141] предложил модель планктонной продукции (31) и модель продукционного цикла (32) в водной (морской) экосистеме.

$$\begin{aligned} dP/dt &= (P_h - G) P, \\ dZ/dt &= (A - D) Z, \end{aligned} \quad (31)$$

где  $P_h$  и  $A$  – интенсивности воспроизводства фито- и зоопланктона. Нет учета трат на обмен (дыхания) и естественного отмирания организмов. Уравнения модели (31) – несопряженные. Компоненты  $P$  и  $Z$  не зависят друг от друга (компоненты в экосистеме не связаны между собой). Кушинг считал, что выедание – основной фактор, определяющий развитие экосистемы. Использовал расчетные константы без учета целостности системы (по отдельным уравнениям).

Компоненты модели продукционного цикла в водной экосистеме:  $N$  – концентрация биогенов,  $P$  – содержание фитопланктона,  $Z$  – содержание зоопланктона,  $R$  – содержание планктоноядных рыб,  $\check{R}$  – содержание плотоядных рыб. Процессы:  $R_n$  – интенсивность регенерации биогенов,  $U_n$  – интенсивность потребления биогенов. Во всех уравнениях:  $G$  – скорость выедания,  $M$  – интенсивность естественного отмирания,  $I$  – интенсивность иммиграции (поступления) компонентов,  $E$  – интенсивность эмиграции (убыли) компонентов.

$$\begin{aligned} dN/dt &= (R_n - U_n) N \\ dP/dt &= (P_h - G_h - M_p) P \\ dZ/dt &= (A_z - G_z - M_z) Z \\ dR/dt &= [(I_r - E_r) - G_r - M_r] R \\ d\check{R}/dt &= [(I_{\check{R}} - E_{\check{R}}) \check{R} \end{aligned} \quad (32)$$

Уравнения (32) также оказываются несопряженными. Автор опирался на «несистемную» точку зрения об отсутствии взаимодействия между компонентами. Это равноценно признанию, что популяции существуют независимо (изолированно) друг от друга во времени и в пространстве. Кушинг считал, что чем более сложно уравнение, т.е., чем большее число факторов учитывается, тем больше возможность того, что изменение биомассы (численности) будет приписано неверной причине.

Примерно в середине прошлого века в советской лимнологии стало формироваться новое перспективное направление экологических и гидробиологических исследований, в котором основное значение придавалось последовательному проведению энергетического принципа. По всей видимости, именно с этим связано то, что при изучении водных экосистем во главу угла ставилась биомасса, а не численность популяций, что в свою очередь нашло отклик в разработанных в то время моделях. В них мы сталкиваемся с таким параметром как  $\mu$  – удельная скорость роста организмов популяции фитопланктона:

$$\mu = \frac{dx}{dt} * \frac{1}{x}, \quad (33)$$

где  $x$  – это биомасса отдельного вида фитопланктона. Возможно, термин «удельная скорость прироста в популяции» более удачен, но исторически так сложилось, что этот параметр называют удельная скорость роста фитопланктона или удельная скорость биосинтеза.

Хотя основы энергетического подхода и были разработаны в лимнологии, необходимо признать, что приоритет в формулировке математических моделей продуктивности принадлежит все же океанологам.

Таким образом, параллельно с исследованиями изменений биомассы фитопланктона в 1950-х годах активно стали исследовать удельную скорость роста фитопланктона и создавать модели влияния различных факторов на эту переменную величину.

Моно [178] первый показал взаимосвязь между концентрацией питательного вещества, находящегося в минимуме, и удельной скоростью роста микроорганизмов. Первые модели первичной продукции и роста микроводорослей имели очень простую структуру и создавались для оценки первичной продукции по известному распределению хлорофилла и интенсивности освещенности [189]. Фотосинтетические характеристики фитопланктона меняются с глубиной, зависят от времени суток, сезона, типа водоема и его географического положения. Всего этого первые модели никак не

учитывали, из-за своей простоты. Постепенно шло усложнение моделей. Так, например, зависимость интенсивности фотосинтеза от глубины рассматривалась в моделях [166; 169; 193]. В дальнейшем начали учитывать влияние на рост фитопланктона температуры, концентрации биогенных элементов, отдельных биохимических процессов [165]. Большинство из этих моделей рассматривают влияние на фотосинтез и первичную продукцию не более двух факторов среды. Например, в работе [166] для моделирования роста фитопланктона в качестве внешних переменных рассматриваются фотосинтетически активная радиация (ФАР) и концентрации биогенных элементов, а в других работах учитываются спектральный состав света и продолжительность светового дня (фотопериод). Модель, предложенная в работе [193], является более сложной и в ней анализируется совместное воздействие трех внешних факторов: спектральных характеристик освещенности, продолжительности светлого периода суток, а также внутрисуточных изменений интенсивности солнечной радиации. Еще более развитой является модель [165]. В качестве внешних переменных в модели используется ФАР, фотопериод, биогенные элементы и температура воды, но, в то же время, не учитываются спектральные особенности падающей радиации и ее внутрисуточная изменчивость [79].

Как правило, в настоящее время модели роста микроводорослей разрабатываются в результате проведения специальных лабораторных экспериментов. Здесь культивирование возможно при различных условиях: определенные режимы температур, освещенности, отсутствие консументов и редуцентов, а также строгий контроль поступающих биогенных элементов. В этом состоит не только большое преимущество искусственных альгоценозов, но и главный их недостаток.

### 3.3 Л и М-подходы

В силу сложности процессов в экологической системе необходимо выделить главные факторы, взаимодействие которых качественно определяет

судьбу системы. Фактически все модели, включающие описание роста популяций или сообществ, основываются либо на "принципе лимитирующих факторов" Ю. Либиха (1840), либо на "законе совокупного действия факторов", Э. А. Митчерлиха (1909). Исходно эти принципы были сформулированы для популяций одного вида, однако применяются для описания многовидовых сообществ и экосистем.

Юстус Либих предложил знаменитый закон минимума: "Каждое поле содержит одно или несколько питательных веществ в минимуме и одно или несколько других в максимуме. Урожаи находятся в соответствии с этим минимумом питательных веществ". Либих понимал под этим относительный минимум питательного вещества по сравнению с содержанием других веществ. Позже в экологической литературе фактор, находящийся в минимуме, стали называть лимитирующим фактором. Закон "*лимитирующего фактора*" для фотосинтетических процессов в 1905 г. предложил Ф. Блэкман, а в 1965 г. Н. Д. Иерусалимский сформулировал этот закон для ферментативных процессов. Естественно, что при изменении соотношений факторов, лимитирующий фактор может изменяться.

Математическая теория описания систем с лимитирующими факторами разработана И. А. Полетаевым и его школой. Обобщение принципа лимитирующего фактора с использованием теоретико-множественных представлений и разработка методов выделения лимитирующего звена с энтропийных экстремальных принципов дана в работах А. П. Левича. Разработан класс дискретно непрерывных моделей, описываемых системами дифференциальных уравнений, структура которых меняется в определенные моменты времени, а последние в свою очередь зависят от значения решений самих уравнений. И. А. Полетаевым эти системы названы системами с лимитирующим фактором, или Л-системами [79].

Согласно *принципу совокупного действия факторов* для существования любой системы необходима совокупность факторов, каждый из которых имеет некоторые пределы, в которых живая система может существовать. Таким



образом, существует многомерная область параметров, то есть тех значений факторов, к которым живая система толерантна.

Для исследования зависимости реакции экологической системы от тех или иных факторов в современной науке используют *метод функций отклика*. Его суть заключается в использовании информации об отклике системы на известные воздействия для получения оператора перехода по схеме: воздействие – реакция. В терминах теории сложных систем, динамика сложной открытой системы, каковой является экосистема, характеризуется описанием связи между входными и выходными сигналами.

Идея функций отклика восходит к работам немецкого агрохимика Митчерлиха, сформулированная в начале прошлого века как "закон физиологических взаимосвязей". Митчерлих утверждал, что величина урожая зависит от уровней всех факторов роста и тем самым противопоставлял свой закон принципу минимума Либиха.

Американский ученый В. Шелфорд сформулировал "закон толерантности", в 1913 г, утверждающий что как недостаток, так и избыток любого внешнего фактора может быть вредным для биологического объекта (организма, популяции). Доказательством этого служит факт, что функции отклика – зависимости количественных оценок тех или иных характеристик популяций от важнейших факторов внешней среды, которые имеют колоколообразную форму. Пределы, в которых может существовать живой организм, называют диапазоном толерантности. Тогда под лимитирующим фактором понимается тот, который приближается или выходит за пределы толерантности.

В современной экологической литературе [66; 86; 87; 118] закон толерантности рассматривается как продолжение и расширение принципа Либиха. Лимитирующим при этом называют фактор, минимальное изменение значения которого необходимо для достижения заданного относительного изменения функции отклика. Такое определение требует подробного изучения зависимости функций отклика от всей совокупности экологических факторов в каждом конкретном случае, что связано с использованием приемов

многофакторного эксперимента и аппарата многомерной математической статистики. Практическое использование такого подхода к исследованию большинства природных экосистем затруднено из-за недостатка экспериментальных данных и отсутствия систематических наблюдений.

Применение метода функций отклика для описания сложных экологических систем подразумевает решение задачи идентификации нелинейных систем достаточно большой размерности и стало возможным лишь в последние десятилетия 20 века в связи с появлением принципиально новых возможностей обработки временных рядов, новых пакетов решения систем дифференциальных уравнений, новых оптимизационных пакетов для проведения процедуры идентификации параметров, новых информационных технологий. Важным вопросом моделирования систем на основе метода функций отклика является анализ и обработка экспериментальных данных и использование робастных процедур, приводящих к тому, что результаты обработки мало зависят от наличия данных с большими ошибками.

Сложность экологических систем приводит к тому, что функциональную связь между компонентами системы трудно описать традиционными методами, которые используются, например, в классических задачах динамики популяций, или работах по описанию распространения загрязнений с помощью уравнений гидро- и аэродинамики. Если не удастся описать функциональную связь в "простых" и известных науке терминах, исследователи прибегают к аппроксимации этой функциональной связи на основе геофизических и экологических представлений с помощью разумно подобранных математических функций, которые включают в себя необходимые переменные и могут быть при помощи процедур оптимизации достаточно хорошо приближены к "истинной" – наблюдаемой в природе или в эксперименте функции в интересующей нас области изменения переменных [79].

Фактически все модели, использующие описание скоростей роста популяций или сообществ растительных организмов, основываются либо на принципе Либиха, либо на законе Митчерлиха [111]. В первом случае общая

скорость моделируемого процесса определяется минимальной из скоростей потребления биогенных элементов, во втором — функциональной комбинацией скоростей потребления всех питательных элементов. Проиллюстрируем простейшие (и наиболее употребимые) из способов использования закона Либиха в системах дифференциальных уравнений для удельной скорости роста  $\mu$ :

$$\mu = \mu_{\max} \min \left\{ \frac{I}{K_I + I}; \frac{P}{K_P + P}; \frac{N}{K_N + N} \right\} \quad (34)$$

и закона Митчерлиха:

$$\mu = \mu_{\max} * \frac{I}{K_I + I} * \frac{P}{K_P + P} * \frac{N}{K_N + N}, \quad (35)$$

в случае потенциального ограничения роста тремя факторами – интенсивностью света ( $I$ ), содержанием фосфора ( $P$ ) и азота ( $N$ ); здесь  $K$  с соответствующими индексами — константы полунасыщения [66].

Как указывается в работе [122] в реальной системе скорость первичной ассимиляции на всех этапах продукционного цикла может контролироваться периодически сменяющимися элементами, лимитирующими фотосинтез, а также находиться под влиянием совокупного действия факторов. Для преодоления связанных с этим трудностей Ю.А.Домбровский с коллегами (1990) предлагает следующее развитие концепции лимитирования. Во-первых, проводится распространение понятия лимитирования на первичную продукцию или ассимиляцию: для оценки количества лимитирующего элемента  $s^{j_0}$  (в предположении независимого действия биогенных элементов) используются выражения:

$$A = \min_{1 \leq j \leq m} \{b^j c^j s^j\}, \quad j_0 = \arg \min_{1 \leq j \leq m} \{b^j c^j s^j\}, \quad (36)$$

(функция  $\arg$  принимает значение того индекса, при котором реализуется минимум выражения), здесь  $A$  – годовая ассимиляция в единицах органического углерода;  $b^j$  – весовое отношение, в котором углерод соединяется с другими биогенными элементами в ходе реакции фотосинтеза;  $c^j$  – скорость первичного круговорота при лимитировании  $j$ -м элементом;  $s^j$  – количество  $j$ -го вещества, участвующего в первичном круговороте.

Во-вторых, предлагается отказаться от гипотезы независимого действия факторов и включить закон Митчерлиха наряду с законом минимума и пределами толерантности в единую концептуальную схему лимитирования. Пусть элементарный поток вещества  $p_j$  описывается общим выражением:  $p_j = f(s^1, \dots, s^m)$ . Лимитирующий фактор  $j_0$  определяется из условия:

$$j_0 = \arg \max_{1 \leq j \leq m} \left\{ \partial f / \partial s^j \Big| s^j \right\}, \quad (37)$$

(функция  $\arg$  принимает значение того индекса, при котором реализуется максимум выражения) которое означает, что лимитирующий фактор вызывает наибольшее изменение потока  $p_j$  на единицу своего относительного изменения.

Применение этого критерия к годовой первичной ассимиляции, играющей роль интегральной функции отклика всей водной экосистемы, дает критерий выбора лимитирующего элемента для модели первичного круговорота:

$$j_0 = \arg \max_{1 \leq j \leq m} \left\{ \partial A / \partial s^j \Big| s^j \right\} \quad (38)$$

В диссертационной работе в основе исследований влияния различных факторов на скорость роста фитопланктона используется комбинация принципов: закон совокупного действия факторов Митчерлиха и закон лимитирующего фактора Либиха.

$$j_0 = \arg \max_{1 \leq j \leq m} \left\{ \partial A / \partial s^j \Big| s^j \right\} \quad (39)$$

В диссертационной работе в основе исследований влияния различных факторов на скорость роста фитопланктона используется комбинация принципов: закон совокупного действия факторов Митчерлиха и закон лимитирующего фактора Либиха.

### 3.4 Моделирование факторов среды, лимитирующих образование первичной продукции

Факториальная экология выделяет факторы среды, которые можно было бы назвать физиологическими (например, температуру, водородный показатель) и

ресурсными (энергетические и субстратные компоненты питания). Законы толерантности относятся в первую очередь к физиологическим факторам, а законы лимитирования — исключительно к ресурсным [66].

Частной функцией отклика показателя или процесса называют функцию зависимости значений этого показателя от одного экологического фактора, то есть функцию одной переменной. Обобщенной функцией называется функция зависимости значений  $k$ -го показателя или процесса от всех рассматриваемых экологических факторов, представленная как комбинация частных функций отклика. В зависимости от постановки задачи в качестве обобщенной функции отклика может выступать суммарная биомасса экосистемы или отдельного вида, урожай. Формирование обобщенной функции отклика представляет собой наиболее сложную задачу.

Задача идентификации обобщенной функции отклика является задачей нелинейной регрессии с достаточно большим количеством параметров идентификации. Задача не может быть упрощена путем снижения ее размерности за счет выделения отдельных частных функций отклика или путем линейной аппроксимации, так как эти процедуры неправомерны в силу сложности системы и неоднозначности связей ее компонентов [79].

Остановимся на разборе частных процессов воздействия различных факторов среды на продуцирование органического вещества фитопланктоном.

#### *Температура.*

Представим так же набор уравнений, описывающих зависимость скорости роста фитопланктона от температуры.

Первые из них пришли к модельерам из физической химии, это уравнения Вант-Гоффа (40) и Аррениуса (42). В терминах моделируемых процессов они запишутся в виде:

$$\mu_2 = \mu_1 \cdot Q_{10}^{(T_2 - T_1)/10}, \quad (40)$$

где  $\mu_1$  и  $\mu_2$  – удельные скорости роста фитопланктона при температурах  $T_1$  и  $T_2$ ; а  $Q_{10}$  – температурный коэффициент, показывающий во сколько раз увеличивается

интенсивность процесса при повышении температуры на 10 °С. В ряде случаев применяют более простые приближения данного уравнения, например, такое [79]:

$$P = P_{20} \cdot \theta^{T-20,0}, \quad (41)$$

где  $P_{20}$  – интенсивность роста при 20 °С,  $\theta$  – эмпирическая константа, немного большая единицы (обычно считают, что  $\theta=1.05$ ). Уравнение (41) хорошо согласуется с экспериментальными данными только в определенных температурных интервалах. Однако его важным преимуществом является то, что оно содержит всего два эмпирических параметра.

Уравнение Вант-Гофа нашло широкое применение в моделях влияния температуры на скорость метаболизма. Совокупность имеющихся данных заставляет признать, что при полной акклимации к температурным условиям в пределах толерантных температур, зависимость скорости энергетического обмена от температуры одинакова. Некоторые авторы принимают  $Q_{10}= 2.25$  [27; 55].

Уравнение химической кинетики Аррениуса можно записать следующим образом:

$$\mu = \mu_0 \cdot \exp(-E/R \cdot T), \quad (42)$$

где  $\mu$  – удельная скорость роста фитопланктона при температуре  $T$ , К;  $\mu_0$  – константа;  $E$  – эмпирическая энергия активации процесса;  $R$  – универсальная газовая постоянная. Это уравнение так же активно использовалось. Например, его неточное приближение было впервые предложено Джонсоном с соавторами в 1954 году, а в 1975 опубликованная Леманом формула для расчета температурозависимой скорости роста отдельных видов (таксонов) фитопланктона [170] стала в дальнейшем очень популярной:

$$\begin{aligned} P &= \exp(-2,3((T - T_{opt})/(T_{max} - T_{opt}))^2), \text{ для } T > T_{opt}, \\ P &= \exp(-2,3((T - T_{opt})/(T_{min} - T_{opt}))^2), \text{ для } T \leq T_{opt}. \end{aligned} \quad (43)$$

Здесь  $T_{max}$  и  $T_{min}$  заданы как 10 % интервалы значения  $T_{opt}$ . Существенный недостаток этого уравнения в предположении о симметричности относительно точки оптимума температурозависимой кривой скорости роста водорослей, что не вполне согласуется с данными наблюдений. В лабораторных условиях

установлено, что зависимость скорости роста культур фитопланктона от температуры имеет вид одновершинной асимметричной кривой [80].

Как правило, принимается, что связь между интенсивностью биологических процессов и температурой нелинейная, и довольно распространенной является степенная функция:

$$\mu = \mu_0 \cdot \alpha^{at+b}, \quad (44)$$

где  $\alpha$  – основание степени;  $a$  и  $b$  – коэффициенты; температура задается в °С. При определенных условиях эта формула легко преобразуется в формулу (40).

В модель 1972 года О`Нейла с соавторами введены три параметра, каждый из которых имеет четкий биологический смысл:

$$P = P_{opt} \cdot \left( \frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{opt}} \right)^{XT} \cdot \exp \left[ XT \cdot \left( 1 - \frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{opt}} \right) \right], \quad (45)$$

$$XT = (WT)^2 \cdot (1 + \sqrt{1 + 40/WT})^2 / 400,$$

$$WT = (\ln Q_{10}) \cdot (T_{max} - T_{opt})$$

Параметр  $Q_{10}$  выполняет роль аналогичную роли физиологического параметра  $Q_{10}$  (относительная разница в скорости протекания процесса при повышении температуры на 10 °С).

Одно из наиболее часто цитируемых уравнений подобного типа это эмпирическая формула Эппли 1972 г., описывающая взаимосвязь между максимальной удельной скоростью роста фитопланктона и температурой в условиях непрерывного освещения [145]:

$$\mu_{max} = \exp(0,0633 \cdot T - 0,428) \quad (46)$$

Воспользовавшись результатами непрерывного культивирования водорослей с лимитирующими условиями питания Дж. Голдман и Э.Карпентер в 1974 г. предложили следующую зависимость [152]:

$$\mu_{max} = 5,35 \cdot 10^9 \cdot \exp(-6472/T), \quad (47)$$

где температура задается в Кельвинах.

Аналитических формул подобного рода зависимости продуктивности от температуры, достаточно много. А именно суть функция, представляющая собой

куполообразную кривую диапазона толерантности с оптимальной температурой, при которой скорость протекания процесса максимальна. Можно привести еще несколько примеров [58]:

$$P = P_{opt}^{a \cdot (T - T_{opt})} \cdot \left( \frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{opt}} \right)^{a \cdot (T_{max} - T_{opt})}, \quad (48)$$

где  $P_{opt}$  – интенсивность роста при оптимальной температуре  $T_{opt}$ ;  $a$  – эмпирическая константа. Встречаем еще один пример в статье Добрынского и Рогаль [48]:

$$f(t) = \exp(1 - (1 + ((T - T_{opt})/T_{opt})^2)^{-1}) \quad (49)$$

Однако следует четко различать скорость индивидуального развития и скорость метаболизма, т.к. они иначе зависят от температуры. Приняв во внимание большое количество экспериментальных работ, можно прийти к заключению, что в интервале температур, имеющих наибольший экологический интерес, зависимость скорости онтогенетического развития от температуры может быть с практически достаточной точностью представлена линейной функцией, которой соответствует широко известное, имеющее большую историю правило сумм температур [29] (см. уравнение (4), гл. 1).

Согласно В.А. Сопиной и Финлею [цит. по 29] скорость развития представителей простейших с повышением температуры от 10 до 25 °С увеличивается линейно.

Температурный коэффициент скорости развития  $Q_I$  (отнесенный к разности температур в 1 °С) в отличие от скорости энергетического обмена  $Q_{10}$  не является константой и находится в обратной зависимости от эффективной температуры  $t_3 = t - t_0$ . Здесь  $t_0$  – «условный биологический ноль», при котором развитие отсутствует. Эта величина находится в зависимости от температурных условий, к которым конституционально адаптирован объект исследований.

Последние положения представляются автору наиболее близкими к истине. При разработке модели будет учитываться допущение о том, что виды фитопланктона, обитающие в одном биотопе, гораздо ближе друг к другу по



значениям оптимальных температур, чем одни и те же виды, но обитающие в разных условиях.

*Свет.*

Рост микроскопических водорослей, зависящий от фотосинтеза и, следовательно, от светового потока при многообразном действии последнего, определяется, как светозависимый [14].

Наиболее простая модель в этом случае – аналитическое выражение ломаной линии:

$$P = \begin{cases} P_L E / b_L, & 0 \leq E \leq b_L; \\ P_L, & E \geq b_L, \end{cases} \quad (50)$$

где  $P$  – продуктивность (абсолютная скорость роста);  $E$  – интенсивность потока ФАР;  $b_L$  – интенсивность потока ФАР, при которой светозависимый рост достигает насыщения  $P_L$ .

Эта модель выражает представление о действии света, как идеального лимитирующего фактора, понятие о котором впервые введено и использовано Блэкманом в 1905 году. Фактически выражается тот идеальный случай, когда «работающие» РЦ не являются «центрами тушения» для постоянно поступающих к ним квантов и не препятствуют их захвату другими свободными РЦ. Обычно такая идеализация характера протекания природных процессов не находит близкого соответствия с опытными данными.

Основываясь на представлении о действии света как химического субстрата, а хлорофилла – как фермента, в 1935 г. Бэйли предложил уравнение аналогичное уравнению Михаэлиса-Ментен для ферментативных процессов:

$$P = \frac{P_L (E / b_L)}{(E / b_L) + 1}, \quad (51)$$

здесь  $b_L$  трактуется как константа полунасыщения, т.е.  $E=b_L$  при  $P=P_L/2$ . Это уравнение геометрически изображается гиперболой. Здесь  $P_L$  – предельная продуктивность, к которой асимптотически стремится  $P$  при  $E \rightarrow \infty$ . Другие авторы (Arnold; Burk) провели экспериментальную проверку этого уравнения и не выявили удовлетворительного соответствия с привлеченными данными.

Однако имеется важное решение этого уравнения, когда оно преобразуется в пороговую зависимость, которое теперь представляет собой уравнение Друпа [цит. по 14], предложенное для описания роста водорослей в зависимости от обеспеченности клеток элементами минерального питания:

$$P = P_L(1 - b_L^0 / E), \quad (52)$$

где  $b_L = b_L^0$  – пороговая величина, меньше которой интенсивности света не вызывают положительного роста и фотосинтеза клеток. Использование этой зависимости для светового потока означает выделение исключительно нелинейной части в общей гиперболической функции, описывающей фотосинтетический рост.

В 1936 г. Смит на большом экспериментальном материале проверил ряд других уравнений для продуктивности как функции интенсивности света (либо концентрации  $\text{CO}_2$ ). В частности два следующих уравнения, получены автором эмпирически:

$$P = \frac{P_L(E/b_L)}{[(E/b_L)^2 + 1]^{1/2}}, \quad (53)$$

$$P = \frac{P_L(E/b_L)}{((P_L/P)(E/b_L)^2 + 1)^{1/2}} \quad (54)$$

Они представляют собой формализацию фотостационарных процессов, что указывает на возможное сходство последних с фотосинтетическим процессом. Однако, вероятно из-за сложности отдельных уравнений, данный подход не получил развития. Только в 1972 году была предложена обобщающая функция в форме близкой уравнению (53), в которой дискретный параметр представлен некоторым рядом  $n$  [цит. по 14]. Особый интерес представляет проведенная идентификация параметра  $n$  как число РЦ фотосинтеза, объединенных в так называемую доменную структуру.

Проверенное, в том числе и Смитом, уравнение продуктивности в форме зависимости Михаэлиса-Ментен, как уже упоминалось выше, плохо согласовывалось с экспериментальными данными. Однако в силу относительной простоты и ясности предполагающего механизма оно было использовано в

преобладающем числе работ по фотосинтезу растений. В отдельных случаях была обнаружена хорошая сходимость опытных и расчетных результатов.

В.Н. Белянин, соединив уравнение (51) с уравнением, соответствующим закону Бугера-Ламберта-Бера, получил следующее выражение [14]:

$$P = P_L \ln \frac{b_L + E_i}{b_L + E_i \exp(-\bar{D}_s^0)}, \quad (55)$$

где  $\bar{D}_s^0$  – переменная интегральная оптическая толща. Отметим, что величина  $E$  в числителе отношения – это интенсивность света, поглощаемого элементарным слоем фотосинтезирующих клеток, а в знаменателе  $E$  – интенсивность света, действующая на поверхность этого слоя, т.е. относящаяся к проходящему потоку. Это уравнение выражает суммарную продуктивность оптически плотных и полнопоглощающих (светолимитирующих) слоев клеток и суспензий низших фотоавтотрофов. Оно удовлетворительно описывает экспериментальные зависимости и указывает на то, что характер световой зависимости продуктивности некоторых видов водорослей в широком интервале значений интенсивности потока действительно близок к уравнению гиперболы.

Затем было разработано несколько моделей, применительно к слоям суспензий, полностью поглощающих действующий поток света [цит. по 14]. Исходными данными послужили опытные результаты, показавшие линейную зависимость  $AЧ$  хлорофилла  $a$  от средней интенсивности потока. Главный вывод, состоит в том, что для условий полного поглощения внешнего потока культурой водорослей продуктивность находится в линейной зависимости от величины поглощаемой энергии  $Ea$  (как функции оптической плотности). Таким образом, фактически произошло полное разделение величин  $E$  в уравнении (51) в отношении их зависимости от плотности поглощающего слоя клеток. В этом состоит основной результат проведенных разработок по гиперболической модели фотосинтеза и роста низших фототрофов [14].

Существует еще несколько моделей подобного рода. Все эти модели основывались главным образом на результатах опытов с клетками и популяциями

водорослей и на аналогии их светозависимого роста с кинетикой ферментативных процессов.

Другая широко используемая группа моделей основана на применениях экспоненциальной зависимости. При вводе соответствующих уравнений предпосылками служили стохастические свойства поглощаемого потока фотонов (его флуктуации). Исходя из собственного представления первичного механизма запасаения энергии света при фотосинтезе и считая, что скорость его пропорциональна вероятности  $P$ , Горский Ф. в итоге получил уравнение вида:

$$P = P_L [1 - \exp(-E_a / b_L)] \quad (56)$$

где величина  $P_L$  пропорциональна полному количеству РЦ в растительной системе и обратно пропорциональна собственному времени, в течение которого единичный РЦ способен наиболее быстро преобразовать энергию кванта в первичном процессе.

Вероятностные уравнения вида (56) представлены и успешно применены исследователями для описания световых зависимостей фотосинтеза пресноводных и морских микроводорослей [цит. по 14].

Дальнейшую разработку эта модель получила в работе Ю.Н. Филипповского (1970), который принял допущение, что величина предельной продуктивности  $P_s$  линейно связана с концентрацией внутриклеточного субстрата  $S$ :

$$P = \frac{P_s [1 - \exp(-E_a / b_L)]}{P_s / P_L + [1 - \exp(-E_a / b_L)]} \quad (57)$$

Уже упоминавшееся уравнение Ферхюльста-Пирля, оно же логистическое, в приложении к светозависимому росту фототрофов принимает следующий вид:

$$P^0 = \frac{P_L \cdot \exp(E_a / b_L)}{1 + (P_L / P_m) + [\exp(E_a / b_L) - 1]}, \quad (58)$$

где  $P_m$  – максимальная светоадаптивная продуктивность. Это уравнение является более общим выражением, чем ранее рассмотренные функции того же типа. При определенных условиях из него следует уравнение Филипповского, Горского, Бейли и ряд других решений.

Вспомним так же и о существовании обобщенной функции Ричардса, которая охватывает еще больший круг аналитических зависимостей, но применяется в основном к росту высших растений.

Модели делятся на два класса в зависимости от того, учитывается в них, или не учитывается фотоингибирующий фактор, как реакция на заданную освещенность. Например, сравнительно широко используется эмпирическое уравнение Стила [цит. по 14], включающее функцию ингибирования в виде экспоненты:

$$P = P_m \cdot (E/b_L) \cdot \exp(1 - E/b_L) \quad (59)$$

Многие авторы, использовавшие это уравнение, отметили хорошее совпадение расчетных и экспериментальных результатов.

Процесс фотоингибирования так же учтен в уравнении, предложенном Платом с соавторами [184]:

$$P^B = P_s^B \cdot (1 - \exp[-\alpha^B I / P_s^B]) \cdot \exp[-\beta^B I / P_s^B] \quad (60)$$

где  $P^B$  – скорость ассимиляции углерода, нормированная на единицу хлорофилла в сутки (мгС/мгChl·сут), по сути это САЧ,  $I \equiv E$  (моль/м<sup>2</sup>·сут),  $\alpha^B$  – угол наклона кривой фотосинтез–свет, отражающий эффективность фотосинтеза (мгС/мгChl·ч·(моль/м<sup>2</sup>)),  $\beta^B$  – параметр, характеризующий ингибирование фотосинтетической реакции (мгС/мгChl·сут·(моль/м<sup>2</sup>)),  $P_s^B$  – множитель, связанный с максимальной относительной скоростью фотосинтеза через параметры  $\alpha^B$  и  $\beta^B$ .

Исследований зависимости скорости роста природных популяций фитопланктона от освещенности значительно меньше, чем работ по влиянию света на скорость фотосинтеза. Учитывая, что процесс фотосинтеза является определяющим для роста фотоавтотрофных организмов, можно ожидать, что рост и фотосинтез зависят от интенсивности и спектрального состава света одинаковым образом [155]. Так уравнение (51) можно переписать в более привычном виде:

$$\mu = \mu_{\max} \cdot \frac{I}{I_s + I}, \quad (61)$$

где  $\mu$  – удельная скорость роста фитопланктона;  $\mu_{max}$  – максимальная удельная скорость роста;  $I$  – освещенность на глубине  $h$ ;  $I_s$  – константа полунасыщения по освещенности, т.е. такая величина  $I$  при которой  $\mu = \mu_{max}/2$ . При освещенности выше пороговой  $I_{Thr}$ , начиная с которой происходит угнетение фотосинтеза, вместо выражения (61) можно записать, например, такое [58]:

$$\mu = \mu_{max} \cdot \frac{I}{I_s + I - I_{Thr}} \quad (62)$$

Список моделей фотосинтез–свет можно продолжать еще долго. Влияние света на продуктивность фитопланктона наверное самое разработанное направление, среди других, описывающих воздействие факторов. Есть так же модели, которые предусматривали учет влияния спектрального состава освещенности и продолжительности светового дня. В некоторых моделях также учитывалась внутрисуточная изменчивость освещенности [79].

#### *Биогенные элементы.*

Сходство уравнений в химических и экологических моделях позволяет применить для математического моделирования кинетики популяций те же методы исследований, что и для систем химических реакций.

Поглощение пищи является наиболее сложным среди процессов, посредством которых осуществляются биологические и биохимические превращения. Существуют одношаговые, двухшаговые и многошаговые модели поглощения пищи. При создании одношаговой модели (стационарное состояние) делается предположение, что процесс роста находится в динамическом равновесии с процессом поглощения пищи. Таким образом, учитывается только поглощение пищи. В двухшаговой модели (внутренняя модель пула) проводится разграничение между кинетикой поглощения и кинетикой роста. В сложных моделях учитываются дополнительные факторы, нарушающие равновесие [111].

Приведем примеры одношаговых моделей. Первым было предложенное в 1942 году уравнение Моно [178]. Он первый показал, что между концентрацией питательного вещества, находящегося в минимуме, и удельной скоростью роста микроорганизмов существует зависимость, аналогичная той, которая получена

Михаэлисом и Ментен для описания связи скорости ферментативной реакции с концентрацией субстрата [21]:

$$\mu = \mu_{\max} \cdot \frac{S}{K_S + S}, \quad (63)$$

где  $S$  – концентрация субстрата;  $K_S$  – константа полунасыщения для роста.

Пааш предложил уравнение гиперболы с пороговым значением  $S'_0$ , которое равно минимальной концентрации субстрата при росте фитопланктона:

$$\mu = \mu_{\max} \cdot \frac{S - S'_0}{K_S + S - S'_0} \quad (64)$$

В 1980 году Бенндорф предложил уравнение, в котором учитывается обратная зависимость  $\mu/B$ , где  $B$  – биомасса фитопланктона;  $K_B$  – константа полунасыщения для этой зависимости:

$$\mu = \mu_{\max} \cdot \frac{S/B}{K_S/K_B + S/K_B + K_S/B + S/B} \quad (65)$$

В формуле Моно-Гольдани, упоминавшейся в публикациях Ю.М. Романовского (1974) и Бергтера (1983), учитывался фактор ингибирования  $g$ , при больших концентрациях субстрата:

$$\mu = \mu_{\max} \cdot \frac{S}{K_S + S + g \cdot S^2} \quad (66)$$

Для описания двухшаговых моделей необходимо ввести понятие «клеточной квоты», которая представляет собой содержание вещества в клетке или в единице биомассы на определенном отрезке развития. Другими словами ее можно назвать *потребностью*. В условиях лимитирования роста организмов теми или иными ресурсами среды преимущество над своими конкурентами получают виды, обладающие наименьшими потребностями в этих ресурсах.

Хотя упоминание об этом звучит только в рамках двухшаговых моделей, понятие потребности было введено и в одношаговых моделях. За меру потребности клетки в субстратном ресурсе может быть принята константа полунасыщения в гиперболическом законе Михаэлиса-Ментен, характеризующая зависимость скорости поглощения субстрата от его концентрации [65].

Как уже было сказано выше в двухшаговых моделях проводится разграничение между кинетикой поглощения и кинетикой роста. Так в уравнение Друпа (1968) учитывается изменяющаяся клеточная квота:

$$\mu = \mu_{\max} \cdot \frac{Q - Q_0}{Q - \mu_{\max} \cdot p / (K_p + p)}, \quad (67)$$

где  $Q$  – содержание вещества в клетках фитопланктона;  $Q_0$  – минимальная клеточная квота (порог роста), ниже которой не происходит деления клеток;  $p = \mu \cdot Q$ ;  $K_p = \mu_{\max} \cdot Q_0$ .

Синонимичные модели, в которых постулируется одновременное внутреннее и внешнее ограничения, были опубликованы Леманом и др. в 1975 году [170]:

$$\mu = \mu_{\max} \cdot \frac{S}{K_s + S} \cdot \frac{Q_{\max} - Q}{Q_{\max} - Q_0}, \quad (68)$$

и Нихольмом в 1977:

$$\mu = \mu_{\max} \cdot \frac{K_Q + Q_{\max} - Q_0}{Q_{\max} - Q_0} \cdot \frac{Q - Q_0}{K_Q + Q - Q_0}, \quad (69)$$

где  $Q_{\max}$  – максимальная емкость накопления вещества в клетке (максимальная клеточная квота);  $K_Q$  – константа полунасыщения клеточной квоты для роста фитопланктона;  $\frac{dQ}{dt} = \frac{v_{\max} \cdot S}{K_s + S} - \mu \cdot Q$ ;  $v_{\max}$  – максимальная удельная скорость поглощения пищи.

Часто потребности видов в одних веществах оцениваются по известным потребностям в других с помощью использования стехиометрических отношений элементов в среде или в клетках; считается, что эти отношения постоянны. Например, для океанического фитопланктона приводится атомарное отношение элементов  $O:C:Si:N:P = 212:106:20:15:1$  [201]. Однако в последнее время установлено, что за счет способности фитопланктона создавать внутриклеточные запасы биогенных элементов, а также за счет механизмов перестройки биохимического состава клеток при изменении условий их функционирования, отношение веществ в клетках может варьировать. Так, С. Э. Йоргенсен [162] для озерных сообществ микроводорослей приводит диапазон отношений азота к



фосфору от 4.1 до 291. При помощи непосредственных автордиографических методов обнаружено, что отношение внутриклеточных запасов углерода к запасам фосфора меняется у пресноводного фитопланктона от 3.3 до 500 [65].

Зачастую главной проблемой моделирования этого блока становится нахождение констант полунасыщения. Известно большое количество эмпирически установленных значений, даже для отдельных видов фитопланктона. Сводки таких значений для таких биогенных элементов, как азот, фосфор и кремний опубликованы, например, в следующих изданиях [21; 80; 111; 170].

#### *Загрязняющие вещества.*

Наряду с зависимостью удельной скорости роста  $\mu$  от концентрации лимитирующего субстрата существенную роль в кинетике роста биомассы клеток играют всевозможные ингибиторы [102]. Кроме продуктов метаболизма самих клеток, к ингибиторам роста относятся и всевозможные загрязняющие вещества, и конкретно, содержание в воде тяжелых металлов, о которых пойдет речь в этом разделе.

Простейший закон, описывающий уменьшение  $\mu$  при росте концентрации ингибирующего вещества  $Z$ , был предложен Хиншельвудом (см. [12]):

$$\mu = \mu_{\max} \cdot (1 - Z / K_Z) \quad , \text{ при } Z < K_Z. \quad (70)$$

Н.Д. Иерусалимским и М.В. Нероновой [56] была экспериментально исследована зависимость удельной скорости роста  $\mu$  от концентрации ингибирующих продуктов  $Z$  и предложено уравнение гиперболы для аппроксимации этой зависимости:

$$\mu_{\max} = \frac{K_Z}{K_Z + Z} \quad (71)$$

Если ингибитор изменяет скорость той же реакции, которая лимитируется субстратом, то скорость роста  $\mu$  как функция субстрата  $S$  и ингибитора  $Z$  может быть записана аналогично формулам неконкурентного ингибирования в ферментативной кинетике [102]:

$$\mu = \mu_{\max} \cdot \frac{K_Z \cdot S}{(K_S + S) \cdot (K_Z + Z)} \quad (72)$$

Это известный закон Моно-Иерусалимского.

Однако, как обсуждалось выше (см. раздел 1.2.1), эмпирически доказано, что слабые стимулы могут повышать физиологическую активность, тогда как средние – подавляют, а сильные – полностью тормозят ее. Другими словами небольшие добавки, в данном случае, тяжелых металлов могут стимулировать эффективность питания и рост фитопланктона.

В эксперименте Т. В. Замараевой и А. А. Рудковой [52] впервые исследовалась зависимость роста одноклеточной зеленой водоросли хлорелла в присутствии тяжелых металлов *Hg*, *Cd*, *Pb* и их смесей от изменения кислотности среды и температуры. Авторы ставили перед собой цель – определить такие условия роста культуры, при которых наблюдается наибольший токсический эффект использованных концентраций ТМ. Однако из эксперимента четко следует, что при определенных условиях (сочетание температуры и активной реакции среды) существует такое количество тяжелых металлов, при добавлении которого будет наблюдаться стимуляция скорости роста водорослей.

Кроме того, отметим один важный вывод о том, что алгоритм нахождения суммарной токсичности не противоречит идеологии М-моделей. Хотя существуют экспериментальные работы, например Иерусалимского и Нероной [56], в которых доказан принцип точного минимума: при малых концентрациях одного ингибитора, последний совсем не влияет на скорость роста, зато в игру вступает другой ингибитор, находящийся в значительном количестве.

### 3.5 Деструкция органического вещества

Деструкция органического вещества продуцируемого фитопланктоном будет задана суммой трат на обмен фитопланктона  $R_F$ , зоопланктона  $R_Z$  и бактерий, ассоциированных с детритом  $R_B$ :

$$D = R_F + R_Z + R_B \quad (73)$$

### *Фитопланктон.*

Часть органического вещества, ассимилированного фитопланктоном, окисляется внутри клеток и теряется в виде тепла при дыхании. Об интенсивности дыхания можно судить по потреблению кислорода, которое характеризует уровень окислительных процессов в клетке. Траты на дыхание значительны в активных популяциях мелких организмов. Интенсивность дыхания организмов зависит от их подвижности, в связи с этим различают *основной, стандартный, рутинный* и *максимальный* обмен. Обычно на практике измеряют стандартный обмен, который характеризует дыхание в малоподвижном состоянии. Интенсивность дыхания водных организмов неодинакова у представителей разных видов, а также меняется с возрастом и зависит от физического состояния особей. Суммарное потребление кислорода организмом определяется соотношением белков, жиров, углеводов, массой особей и их респираторной активностью, которая в свою очередь зависит от выполняемой ими работы [63].

Дыхательно-выделительный процесс, протекающий в клетках фитопланктона, характеризуется поступлением в окружающую среду растворенного органического вещества. По данным разных авторов, планктонные водоросли в зависимости от внешних условий могут выделять в воду 1–20 [191], 0.5–34 [123], и даже 50 % [148; 179] синтезированного клетками органического вещества в виде метаболитов. Отмечается также [91], что выведение ассимилятов в окружающую среду зависит от физиологического состояния клеток. Нормальный физиологический уровень выделения ассимилятов лежит в пределах от 2 до 20 %, по другим данным – от 10 до 25 % [154], ассимилированного в процессе биосинтеза углерода. Воздействие водорослей на среду в результате дыхательно-выделительного процесса приводит к уменьшению содержания кислорода в воде и поступлению в воду  $CO_2$  и растворенного органического вещества. Для оценки деструкции *ОВ* фитопланктоном запишем *скорость трат на обмен* в виде:

$$R_F = r_F \cdot F, \quad (74)$$

где интенсивность трат на обмен  $r_F = \alpha\mu_F + \Delta_F$ ;  $\Delta_F$  – эмпирический коэффициент;  $F$  – биомасса фитопланктона;  $\mu_F$  – интенсивность первичного биосинтеза. Учет параметра  $\Delta_F$  позволяет говорить о том, что водоросли способны дышать даже при нулевой  $\mu_F$ . Параметр  $\alpha$  задается константой в течение года или является функцией освещенности:

$$\alpha = \nu \cdot \exp(-c \cdot I_0), \quad (75)$$

где  $\nu$ ,  $c$  – эмпирические коэффициенты. Функция (75) получена В.В. Дмитриевым [40; 41] из соотношения общей продукции и дыхания водорослей, выращиваемых в культуральных сетях [175]. В зависимости от освещенности траты на дыхание составляли до 50 % от общей продукции водорослей.

С учетом постоянных: атомарного соотношения элементов ( $C:N:P=106:16:1$ ), содержания углерода в органическом веществе планктона ( $C=50\%$ ) и значения кислородного эквивалента ( $KЭ=1.45$ ), вычисленного по большому числу анализов проб озерного фитопланктона, относительное содержание углерода, азота и фосфора в сухом органическом веществе будет  $\alpha_C=0.5$ ,  $\alpha_N=0.088$ ,  $\alpha_P=0.012$  [19]. Приняв аналогичное соотношение главных элементов в продуктах метаболизма, получили:

$$\begin{aligned} \mathcal{E}_{FC+CO_2} &= \alpha_C \cdot R_F, \\ \mathcal{E}_{FN} &= \alpha_N \cdot R_F, \\ \mathcal{E}_{FP} &= \alpha_P \cdot R_F, \end{aligned} \quad (76)$$

где  $\mathcal{E}_{FC+CO_2}$ ,  $\mathcal{E}_{FN}$ ,  $\mathcal{E}_{FP}$  – скорости выделения органических элементов в окружающую среду. Здесь скорость выделения углерода состоит из скорости экскреции растворенного углерода  $\mathcal{E}_{FC}$  и углерода в составе углекислого газа при дыхании фитопланктона  $T_{FCO_2}$ . Задав фиксированное значение дыхательного коэффициента  $RQ_F = T_{FCO_2} / T_{FO_2}$  и принимая во внимание уравнения (76) и (77):

$$T_{FO_2} = \lambda_F \cdot R_F, \quad (77)$$

где  $T_{FO_2}$  – скорость потребления кислорода при дыхании;  $\lambda_F = K_F / OK_F$  – отношение калорийности водорослей ( $K_F$ ) к оксикалорийному коэффициенту ( $OK_F$ ), авторы получили следующие выражения:

$$T_{\text{FCO}_2} = \beta \cdot RQ_F \cdot \lambda_F \cdot R_F, \quad (78)$$

где  $\beta$  – доля углерода в составе  $\text{CO}_2$  и:

$$\mathcal{E}_{\text{FC}} = (\alpha_c - \beta \cdot RQ_F \cdot \lambda_F) R_F \quad (79)$$

Задав значения констант и рассчитав уравнения (78) и (79), можно определить соотношение доли  $\mathcal{E}_{\text{FC}}$  и  $T_{\text{FCO}_2}$  в общем процессе трат на обмен фитопланктона.

#### *Зоопланктон.*

Скорость трат на обмен зоопланктона  $R_Z$  выглядит следующим образом:

$$R_Z = r_Z \cdot Z, \quad (80)$$

где  $Z$  – биомасса зоопланктона;  $r_Z$  – интенсивность трат на обмен зоопланктона (1/сут). К числу факторов, определяющих интенсивность обмена зоопланктеров, относится вес организма и температура среды. Таким образом,  $r_Z$  равна:

$$r_Z = A_2 \cdot (W_Z)^\beta \cdot \exp(C_1 \cdot (T - 20)), \quad (81)$$

где  $A_2$ ,  $\beta$  – эмпирические константы, получаемые из уравнения зависимости скорости дыхания от веса отдельных групп зоопланктона;  $W_Z$  – вес тела (мг сух. веса);  $T$  – температура воды. Отметим, что в литературе, как правило, приводятся данные не по интенсивности обмена, а по скорости дыхания организмов. Правило перевода скоростей дыхания в интенсивность обмена приводится в следующей монографии [41, с.155].

В процессе трат на обмен зоопланктона в среду выделяются растворенные органические углерод, азот и фосфор со скоростями  $\mathcal{E}_{\text{ZC}}$ ,  $\mathcal{E}_{\text{ZN}}$ ,  $\mathcal{E}_{\text{ZP}}$ , и  $\text{CO}_2$  со скоростью  $T_{\text{ZCO}_2}$ . Кроме этого в среду выделяются аммонийный азот и минеральный фосфор со скоростями  $\mathcal{E}_{\text{ZNH}_4}$  и  $\mathcal{E}_{\text{ZPO}_4}$ :

По аналогии с операциями, произведенными для фитопланктона, и учитывая специфику сообщества зоопланктон, авторы получили следующие уравнения для органического углерода:

$$\begin{aligned} T_{\text{ZO}_2} &= \lambda_Z \cdot R_Z, \\ T_{\text{ZCO}_2} &= \beta \cdot RQ_Z \cdot \lambda_Z \cdot R_Z, \\ \mathcal{E}_{\text{ZC}} &= (\alpha_c - \beta \cdot RQ_Z \cdot \lambda_Z) R_Z, \end{aligned} \quad (82)$$

где  $T_{ZO_2}$  – скорость изъятия кислорода из воды при дыхании зоопланктона;  $\lambda_Z = K_Z / OK_Z$  – отношение калорийности зоопланктона к оксикалорийному коэффициенту;  $RQ_Z$  – дыхательный коэффициент зоопланктона. А так же уравнения для скоростей выделения азота и фосфора:

$$\begin{aligned} \mathcal{E}_{ZN} &= \alpha_N \cdot (1 - \alpha_{MN}) \cdot R_Z, \\ \mathcal{E}_{ZP} &= \alpha_P \cdot (1 - \alpha_{MP}) \cdot R_Z, \\ \mathcal{E}_{ZNH_4} &= \alpha_N \cdot \alpha_{MN} \cdot R_Z, \\ \mathcal{E}_{ZPO_4} &= \alpha_P \cdot \alpha_{MP} \cdot R_Z, \end{aligned} \tag{83}$$

где  $\alpha_{MN}$ ,  $\alpha_{MP}$  – относительное содержание минеральной фракции в суммарном экскретируемом азоте и фосфоре.

#### *Бактерии.*

Бактерии, в данном случае, представлены экологически однородной группой микроорганизмов (бактерии, ассоциированные с детритом), осуществляющих биохимическое разложение детрита. Баланс скоростей массообмена для них включает в себя следующие составляющие:  $B_D$  – скорость валового бактериального продуцирования (внеклеточного бактериального гидролиза);  $D_D$  – скорость разложения детрита бактериями;  $\Gamma_{BC}$ ,  $\Gamma_{BN}$ ,  $\Gamma_{BP}$  – скорости поступления в среду растворенных органических С, N и P в результате внеклеточного бактериального гидролиза детрита;  $\mathcal{E}_{BC}$ ,  $\mathcal{E}_{BN}$ ,  $\mathcal{E}_{BP}$  – скорости поступления в среду растворенных органических углерода, азота и фосфора с продуктами внутриклеточного гидролиза бактерий;  $T_{BCO_2}$ ,  $T_{BO_2}$  – скорости выделения в среду  $CO_2$  и изъятия из среды  $O_2$  в процессе дыхания бактерий [41]. Бактерии изымаются из среды при питании зоопланктона со скоростью  $G_B$ .

Скорость трат на обмен бактерий запишем в виде:

$$R_B = r_B \cdot B \tag{84}$$

где интенсивность трат на обмен бактерий  $r_B = a_7 / (1 - a_7) \cdot \mu_B$ ;  $\mu_B$  – интенсивность "чистого" бактериального гидролиза детрита;  $a_7$  – отношение трат на обмен бактерий к величине валовой бактериальной продукции.

Общую скорость поступления в воду продуктов внешнего бактериального гидролиза детрита представим в виде:

$$\Gamma_B = \mathcal{D}_D - B_D \quad (85)$$

Соответственно скорости выделения органического углерода, азота и фосфора в результате внешнего гидролиза запишутся в виде:

$$\begin{aligned} \Gamma_{BC} &= \alpha_C \cdot \Gamma_B, \\ \Gamma_{BN} &= \alpha_N \cdot \Gamma_B, \\ \Gamma_{BP} &= \alpha_P \cdot \Gamma_B \end{aligned} \quad (86)$$

Скорости поступления в воду продуктов внутреннего бактериального гидролиза детрита запишем в виде:

$$\begin{aligned} T_{BO_2} &= \lambda_B \cdot R_B, \\ T_{BCO_2} &= \beta \cdot RQ_B \cdot \lambda_B \cdot R_B, \\ \mathcal{E}_{BC} &= (\alpha_C - \beta \cdot RQ_B \cdot \lambda_B) R_B, \\ \mathcal{E}_{BN} &= \alpha_N \cdot R_B, \\ \mathcal{E}_{BP} &= \alpha_P \cdot R_B \end{aligned} \quad (87)$$

### 3.6 Разработка модели продукционно-деструкционных отношений водной экосистемы

Воздействие внешних факторов на экологическую систему нельзя рассматривать независимо друг от друга, так же как комбинированное действие нельзя свести к сумме действующих факторов. Тем более сложной задачей является количественное описание реакции сложной системы на комплексное воздействие различных факторов.

Все эти обстоятельства приводят к невозможности описать сложные экосистемы с помощью простых редуцированных "механизменных" моделей. Необходимы либо сложные имитационные модели, объединяющие в одну сложную систему знания об элементах системы и типах их взаимодействия, либо

упрощенные интегрированные модели типа "воздействие–отклик", интегрирующие данные большого числа наблюдений над экосистемой [79].

В модели, предложенной в данной работе, автор попытался совместить теоретические разработки, полученные для моделей влияния различных факторов на продуктивность экосистемы, с выводами по экспериментальным данным, полученными большим числом авторов, а так же учесть механизмы некоторых из описанных явлений.

Для начала необходимо принять ряд допущений, которые будут использоваться при построении заданной модели:

1. Будем считать, что основными гидробионтами в водоеме являются: фитопланктон (F), зоопланктон (Z) и бактерии (B), ассоциированные с детритом (D). Рыб и бентос на данном этапе не учитываем;
2. В качестве источника поступления органического вещества будем рассматривать только продукцию фитопланктона. Принимаем, что аллохтонное органическое вещество не влияет на кормность системы;
3. Полагаем, что все растворенное органическое вещество, образовавшееся в системе в результате дыхательно-выделительного процесса гидробионтов или внешнего гидролиза бактерий, повторно не вовлекается в систему;
4. Виды фитопланктона, обитающие в одном биотопе, гораздо ближе друг к другу по характеру отклика на воздействие факторов, чем одни и те же виды, обитающие в различных природных условиях. Принцип экотипов.

Для того, что бы смоделировать продукционно-деструкционные отношения в определенной точке пространства, рассмотрим общую схему превращения вещества в системе на рисунке 3.1:



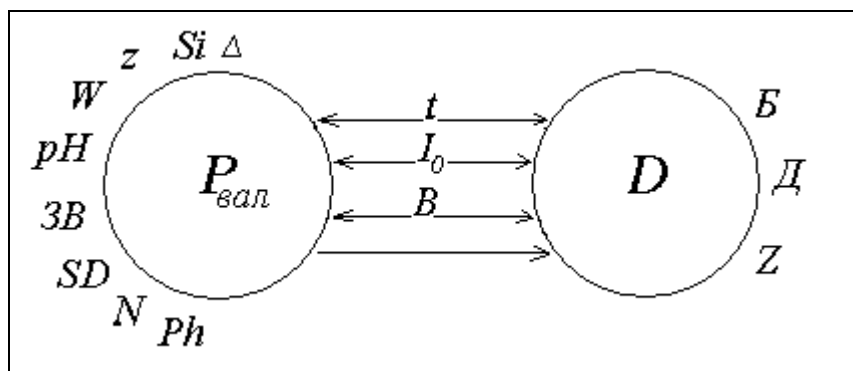


Рисунок 3.1 – Общая схема воздействия абиотических и биотических факторов среды на продукционно-деструкционные отношения в водной экосистеме на уровне планктонного сообщества

На первом этапе найдем валовую первичную продукцию фитопланктона ( $P_{вал}$ ) по формуле:

$$P_{вал} = (\mu_F + r_F) \cdot B, \quad (88)$$

где  $\mu_F$  – интенсивность чистого первичного биосинтеза фитопланктона,  $\text{сут}^{-1}$ ;  $B$  – биомасса фитопланктона, мг сух.веса/л.

Основной задачей автора было смоделировать качественные изменения интенсивности первичного продуцирования ( $\mu_F$ ,  $\text{сут}^{-1}$ ) в зависимости от совместного воздействия внешних факторов: температуры воды ( $t$ ), солнечной радиации ( $I$ ), содержания биогенных элементов ( $N$ ,  $Ph$ ), содержания в воде загрязняющих веществ, а именно тяжелых металлов ( $TM$ ), и активной реакции среды ( $pH$ ).

Причем весь набор факторов разделим на две категории: ресурсные – свет, биогенные элементы и физиологические – температура, тяжелые металлы и  $pH$ . Законы толерантности относятся в первую очередь к физиологическим факторам, а законы лимитирования – исключительно к ресурсным. Автор решил использовать принцип совокупного действия факторов Митчерлиха. Формулу для нахождения интенсивности роста фитопланктона запишем в виде:

$$\mu_F = f(t) \cdot f(I) \cdot f(N) \cdot f(Ph) \cdot f(pH) \cdot f(TM) \quad (89)$$

Основная идея состоит в предположение, что при отсутствии лимитирования внешними факторами и при оптимальных физиологических условиях интенсивность первичного продуцирования среды максимальна, т.е.

$\mu_F = \mu_{max}$ . Раскрывая физический смысл параметра  $\mu_{max}$ , отметим, что при описанных выше условиях максимальное число делений одной клетки в сутки полагаем равным 2, т.е. при таком темпе каждые сутки биомасса воспроизводится на 300 %, а значит  $\mu_{max} = 4 \text{ сут}^{-1}$ . Это значение принимаем как среднее для различных видов фитопланктона, хотя известно, что некоторые виды, например, диатомовые могут делиться 4–6 раз в сутки.

Параметр  $\mu_{max}$  – это максимальная интенсивность роста фитопланктона, которую в уравнении (89) задаем как функцию температуры  $f(t)$ . Основываясь на теоретических предпосылках (см. подразделы 1.2.1 и 3.4) принимаем, что связь между скоростью развития и температурой при оптимальных условиях имеет линейный характер. В подтверждение этому имеются так же эмпирические уравнения (46) и (47). Если представить куполообразную кривую толерантности, то линия, о которой идет речь, суть аппроксимирующая левой части «купола» от зоны минимума до зоны оптимума. Основной вопрос состоит в нахождении угла наклона этой кривой. Воспользовавшись правилом сумм температур (формула (4)) и приняв, что  $t_0 = 5 \text{ }^\circ\text{C}$ , константа  $1/S = 0.023 \text{ (}^\circ\text{C} \cdot \text{сут)}^{-1}$ , которая обозначает скорость развития при  $t - t_0 = 1 \text{ }^\circ\text{C}$ , получим следующую зависимость для  $\mu_{max}$ :

$$f(t) = \mu_{max} = 0.023 \cdot (t - 5), \quad (90)$$

где  $t$  – температура в конкретный момент времени.

Видоспецифичность в данном случае можно задать через «условный биологический ноль»  $t_0$ , эта температура при которой  $\mu = 0$ , который в свою очередь связан с экологией каждого вида. Так для менее теплолюбивого вида диатомовых можно принять, например, что  $t_0 = 0 \text{ }^\circ\text{C}$ , а для сине-зеленых –  $t_0 = 2 \text{ }^\circ\text{C}$

Для описания зависимости продуктивности фитопланктона от световых условий принимаем уравнение гиперболы. Автор полагает, что фотоингибирование за счет избыточного поступления солнечной радиации не характерно для малых озер гумидной зоны. Следовательно, уравнения с подобным допущением не рассматривались, большинство из которых были получены для морских вод. Сильно окрашенные озерные воды с высоким содержанием гуминовых кислот служат хорошим светофильтром, что затрудняет

поступление солнечной радиации на глубину. Здесь скорее можно встретить обратную ситуацию – борьбу за световой ресурс, выражающуюся в фотозатенении одних водорослей другими.

Так же в пользу отказа от учета фотоингибирования в модели говорит наличие у каждого вида водорослей определенных механизмов для вертикальных миграций. Это и наличие жгутиков (пиридиневые, эвгленовые), и механизмы снижения общей плотности за счет накопления липидов и замещение тяжелых ионов более легкими, наличие морфологических приспособлений для парения (диатомовые) и использование газовых вакуолей (сине-зеленые) [54].

Таким образом, для описания светозависимости делаем выбор в пользу уравнения гиперболы (см. уравнение (61)),  $f(I)$  соответственно будет равно:

$$f(I) = \mu_{\max} \cdot \frac{I}{K_I + I}, \quad (91)$$

где  $I$  – освещенность на глубине  $z$ ;  $K_I$  – константа полунасыщения по освещенности, т.е. такая величина  $I$  при которой  $\mu = \mu_{\max}/2$ .

Для расчета  $f(I)$  необходимо знать приходящую солнечную радиацию, а так же освещенность на различных глубинах водоема. Конечно, в данном случае лучше всего использовать натурные данные, т.к. моделирование получаемой Землей суточной радиации считается достаточно сложным [125]. Но, к сожалению, метеостанций в настоящий момент становится все меньше, а получение данных метеостанций, как известно, затруднено. Данные по освещенности на различных глубинах в пресных водоемах нашей страны вообще единичны, из-за отсутствия стандартной аппаратуры, адаптированной для работы с небольшими плавсредств [97]. Ранее, в подразделе 2.2.1.1 приведен специально разработанный метод для получения необходимых данных в этой области.

Для того чтобы задать влияние содержания биогенных элементов на удельную скорость роста фитопланктона воспользуемся наиболее распространенной формулой Моно – уравнение (63). Отсюда  $f(N)$  и  $f(Ph)$  будут соответственно равны:

$$f(N) = \mu_{\max} \cdot \frac{N}{K_N + N}, \quad (92)$$

$$f(Ph) = \mu_{\max} \cdot \frac{Ph}{K_{Ph} + Ph} \quad (93)$$

Наиболее «узким местом» здесь является нахождение значений констант полунасыщения  $K_N$  и  $K_{Ph}$ . Для различных вод как пресных, так и морских имеется большое количество эмпирически установленных значений этих констант, как уже упоминалось выше. В данной же работе воспользуемся стехиометрическим соотношением элементов, точно известным, правда, только для морских вод и рассчитаем  $K_N$  и  $K_{Ph}$ , используя значения биогенных элементов и скорости фотосинтеза в каждом озере.

Зависимость  $\mu$  от загрязняющих веществ, в данном случае от содержания в воде тяжелых металлов, было решено задать на основе выводов полученных из эксперимента Т.В. Замараевой и А.А. Рудковой [52]. Экстраполируя полученные в статье закономерности на интересующие нас сочетания температуры воды,  $pH$  и содержания тяжелых металлов получили численные зависимости для расчета  $f(TM)=f(Hg) \cdot f(Pb) \cdot f(Cd)$ .

Последним изменением на данном этапе будет введение параметра  $f(pH)$  в уравнение (89). Идея введения этого фактора в общее уравнение пришла из практики (см. подраздел 1.2.1 *Активная реакция среды*).

Для ввода активной реакции среды в уравнение, предположим, что такие параметры, как  $pH$  и  $\mu$  обладают обратной зависимостью. Это подтверждается следующими теоретическими предпосылками:

- Почти все эукариотные водоросли предпочитают аммонийный азот нитратному [54]. Соотношение в водном растворе содержания  $NH_3$ ,  $NH_4^+$  и недиссациированного  $NH_4OH$  строго зависит от  $pH$  [125, стр. 478; 106, стр. 276]. В обоих случаях при возрастании  $pH$  содержание  $NH_4^+$  снижается, что опосредованно влияет на снижение скорости роста  $\mu$ .
- Содержание двуокиси углерода снижается при увеличении  $pH$  воды [106, стр 104]. При  $pH=8.5$  количество двуокиси углерода столь незначительно, что

практически может не приниматься во внимание [4, стр. 61]. Уменьшение  $\text{CO}_2$  замедляет фотосинтез, а следовательно и скорость роста фитопланктона.

- Отмечена положительная взаимосвязь содержания ионов водорода и оптической плотности воды на определенных длинах волн [125, стр. 129]. При увеличении оптической плотности уменьшается количество поступающего под воду света, что в условиях дефицита света, так же может являться причиной снижения  $\mu$ .

Эмпирически вывели следующую зависимость:

$$\mu = 1416,9 \cdot e^{-1,4368 \cdot pH} \quad (94)$$

Исходя из предпосылки об экотипах, допускаем следующее предположение, что при среднем значении активной реакции среды  $f(pH)$  будет равняться 1, другими словами никак не влиять на максимальную скорость роста. При увеличении или снижении  $pH$  относительно среднего значения будет происходить соответственное увеличение или уменьшение функции  $f(pH)$ , которую находим по формуле:

$$f(pH) = \frac{\mu}{\mu_{cp}} \quad (95)$$

В данном случае  $f(pH)$  может быть как больше, так и меньше единицы, так как она рассчитана не относительно  $\mu_{max}$ , а относительно  $\mu_{cp}$ .

Этот параметр рассматриваем как физиологический фактор, например, как температура, хотя и с более низким порогом воздействия. Он может служить так называемым маркером при сильном закислении или выщелачивании воды, что в свою очередь ухудшает продуктивность экосистемы. Разработанные функции требуют дополнительных уточнений, но введение даже в таком не строгом виде параметра  $f(pH)$  позволит нам застраховать себя от сбоя модели при экстремальном закислении или выщелачивании водоемов.

После расчета параметра  $P_{вал}$  приступаем к расчету скоростей деструкции органического вещества фито-, зоо- и бактериопланктона согласно формулам (74), (80) и (84) соответственно. Суммируя их, находим общую скорость деструкции органического вещества  $D$  микроскопических членов экосистемы.

По продукционно-деструкционному отношению  $P/D$  судят о способности водной экосистемы к самоочищению. Если это отношение  $<1$ , то система способна к самоочищению и справляется с нагрузками на нее; если  $>1$ , то система в большей степени продуцирует  $OB$ , чем может разложить. Отношение «продукция/деструкция» изменяется внутри суток и по сезонам года [41].

#### 4 Апробация разработанной модели продукционно-деструкционных отношений в водных экосистемах Карельского перешейка

В настоящей главе произвели идентификацию разработанной модели по данным собственных исследований, а так же ее верификацию на независимом материале озер Карельского перешейка, полученном из литературных источников. Кроме того в данной главе была сделана попытка «проиграть» несколько возможных сценариев развития продукционно-деструкционных отношений в различных водоемах. Рассчитан набор динамических и показательных критериев состояния водной экосистемы с помощью фактических и полученных с помощью модели данных.

##### 4.1 Идентификация и верификация модели

Идентификация разработанной модели, так же как и подбор всех необходимых коэффициентов, осуществлялись на натуральных данных собранных в четырех озерах Карельского перешейка в 2010–2012 гг., подробнее в разделе 2.1.1. Единственные «не родные» данные использовавшиеся при идентификации модели – это значения биомассы зоо- и бактериопланктона, которые были взяты из литературных источников. Выбор в пользу идентификации модели на таком небольшом материале был сделан, потому что отбор проб и измерения в этом случае проводились одним человеком по одним и тем же методикам (раздел 2.2) в одной лаборатории, что в свою очередь обеспечивает точность дальнейших расчетов.

Идентификация модели была произведена по 84 сочетаниям необходимых параметров, зафиксированным на разных горизонтах в пределах фотической зоны четырех исследованных озер. Расчеты производились согласно предложенной модели (раздел 3.6). При проведении расчетов были предложены следующие константы полунасыщения для содержания фосфора, аммонийного азота и

поступления солнечной радиации:  $K_{Ph}=0.007$  мг/л,  $K_N=0.030$  мг/л,  $K_I=12.0$  МДж/м<sup>2</sup>·сут; «условный биологический ноль»  $t_0$  был принят равным 5 °С, а константа в уравнении расчета  $\mu_{max} I/S=0.023$  (°С·сут)<sup>-1</sup>. Расчет поступления количества солнечной радиации под воду производился с помощью авторского метода описанного в разделе 2.2.1.1.

На первом этапе рассчитали скорость новообразования органического вещества  $P$  (рисунок 4.1). Затем проверили сходимость фактических и рассчитанных значений согласно следующим критериям:

1) Критерий случайности

$$\delta = \frac{D_{\Delta}}{D}, \quad (96)$$

где  $D$  и  $D_{\Delta}$  – соответственно дисперсия ряда фактических значений параметра и его случайной составляющей, вызванной воздействием элементов случайности [133]. Удовлетворительным принято значение  $\delta < 0.674$ ;

2) Совпадение расчетного значения с фактической величиной считается удовлетворительным, если их разность не превышает по абсолютной величине  $0.674\sigma$  [134], где  $\sigma$  – стандартное отклонение исходного фактического ряда. Этот критерий будет представлен в процентах удовлетворительных значений;

3) Коэффициент корреляции  $r$  рассчитывался в качестве вспомогательного показателя.

При расчете сходимости фактических и рассчитанных значений скорости новообразования органического вещества критерий случайности  $\delta$  оказался равным 0.626, а коэффициент корреляции – 0.76. Так же 71 % модельных расчетов оказались удовлетворительными, так как разность рассчитанных и фактических значений по абсолютной величине не превышала  $0.674\sigma$ . Следовательно, на данном этапе предложенная модель представляется достаточно эффективной.



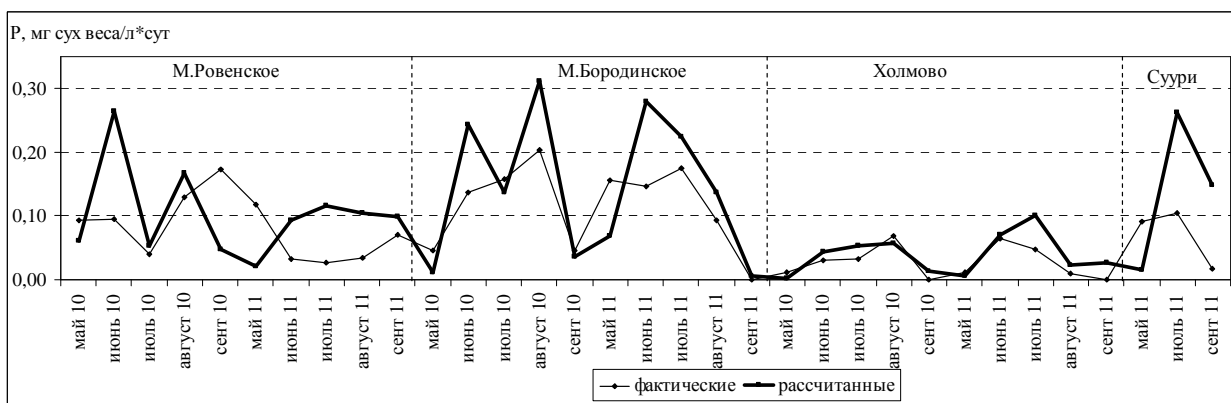


Рисунок 4.1 – Фактические и рассчитанные с помощью предложенной модели значения первичной продукции (мг сух. веса/л\*сут) в поверхностном горизонте четырех исследованных озер в 2010–2011 гг.

На рисунке 4.1 изображены показательные значения, измеренные и рассчитанные для поверхностного горизонта озер. В основную модель были включены такие факторы воздействия, как температура, свет, содержание фосфатов и аммонийного азота и только в случае с оз. М. Ровенское добавили еще один параметр –  $pH$ , что обеспечило лучшую сходимость значений.

На втором этапе рассчитали отношение первичной продукции к деструкции  $OB$  планктонным сообществом  $P/D$  (рисунок 4.2). Здесь сходимость рядов оказалась несколько хуже. Критерий случайности был равен 0.532, что указывает на эффективность предложенного метода, а коэффициент корреляции – 0.53, что говорит о достаточно тесной взаимосвязи двух процессов. По критерию 0.674с 70 % рассчитанных значений оказались удовлетворительными.

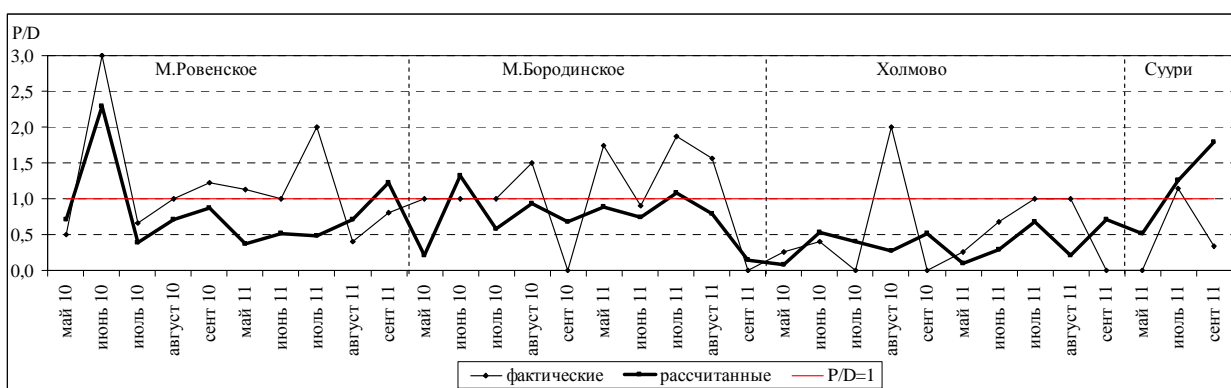


Рисунок 4.2 – Фактические и рассчитанные с помощью предложенной модели значения отношения продуцирования  $OB$  к деструкции в поверхностном горизонте четырех исследованных озер в 2010–2011 гг.

В целом идентификацию полученной модели на натуральных наблюдениях можно считать успешной, что послужило поводом для дальнейшей ее проверки уже на независимых литературных данных – верификации модели.

В рамках верификации модели скорость продуцирования и  $P/D$ -отношение рассчитывались только для поверхностных горизонтов озер, так как по ним имелись более полные данные (рисунки 4.3 и 4.4). Первичная продукция была рассчитана для 22 озер и для разных лет, всего 104 значения. Значение критерия случайности оказалось ниже заданного значения и составило 0.409. Коэффициент корреляции между фактическим и рассчитанным рядами оказался так же высок, как и при идентификации модели на натурном материале, и составил 0.75. А вот процентное соотношение удовлетворительно предсказанных значений оказалось чуть ниже и составило 59 %.

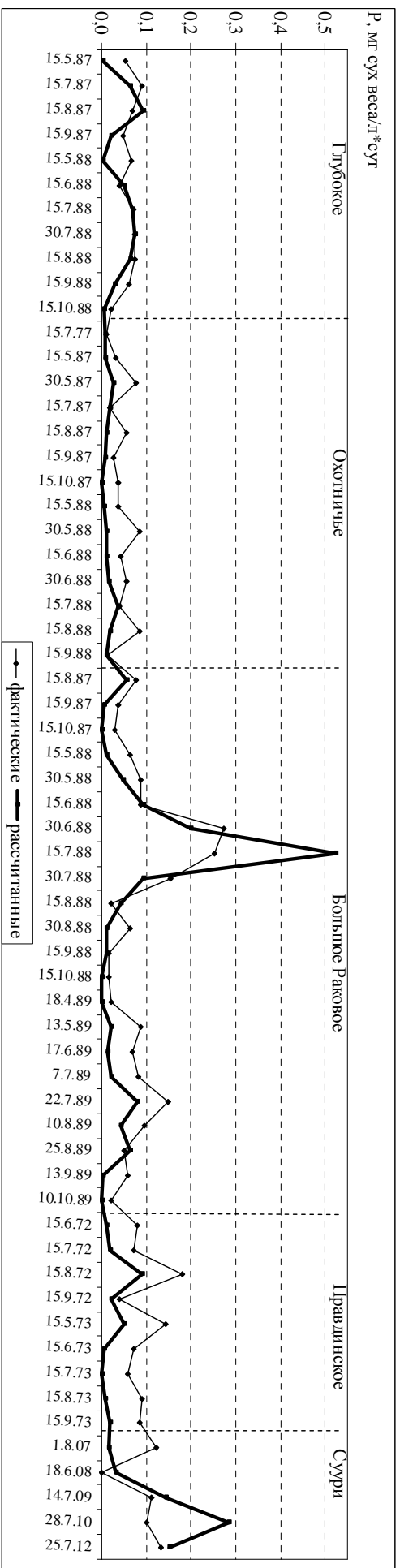
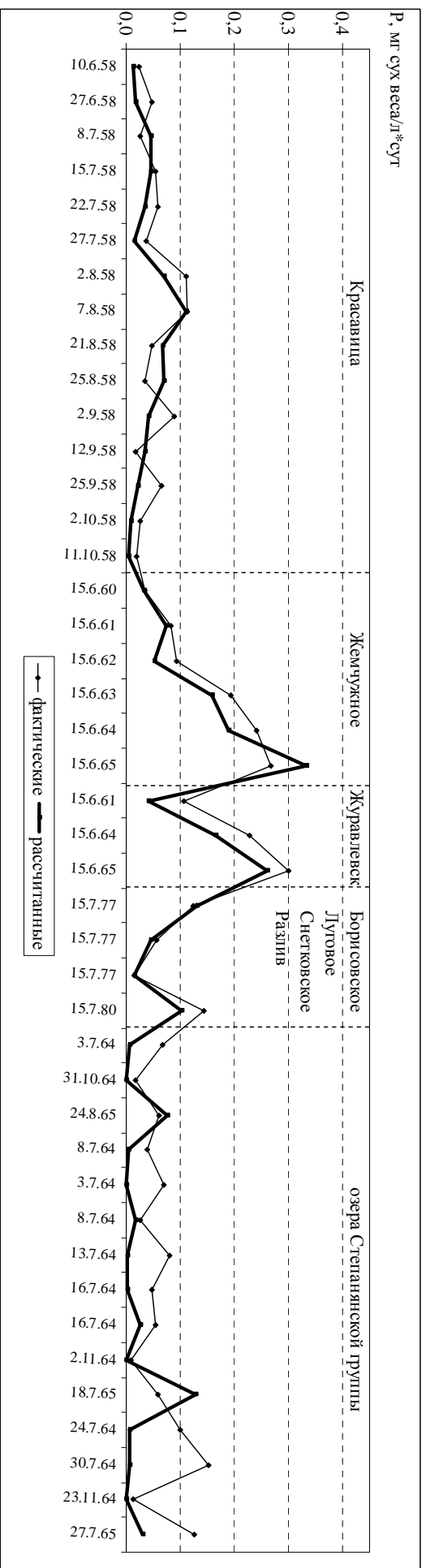


Рисунок 4.3 – Фактические и рассчитанные с помощью модели значения первичной продукции (мг сух.веса/л\*сут) в поверхностном горизонте 22 озер, исследованных в период с 1958 по 2012 гг. (литерагурные данные, кроме оз. Суури)

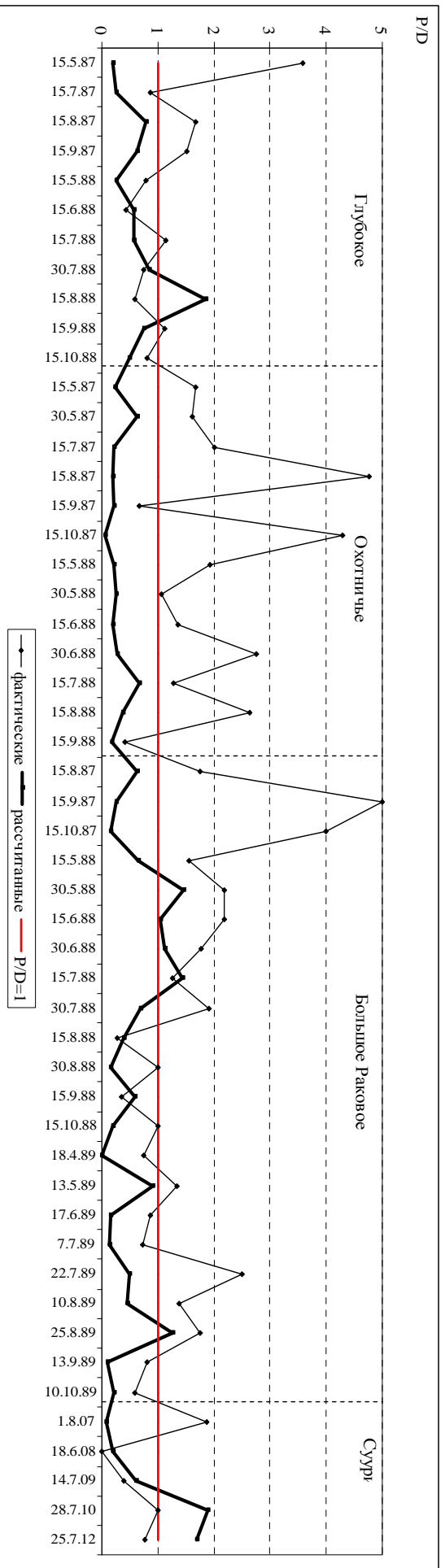
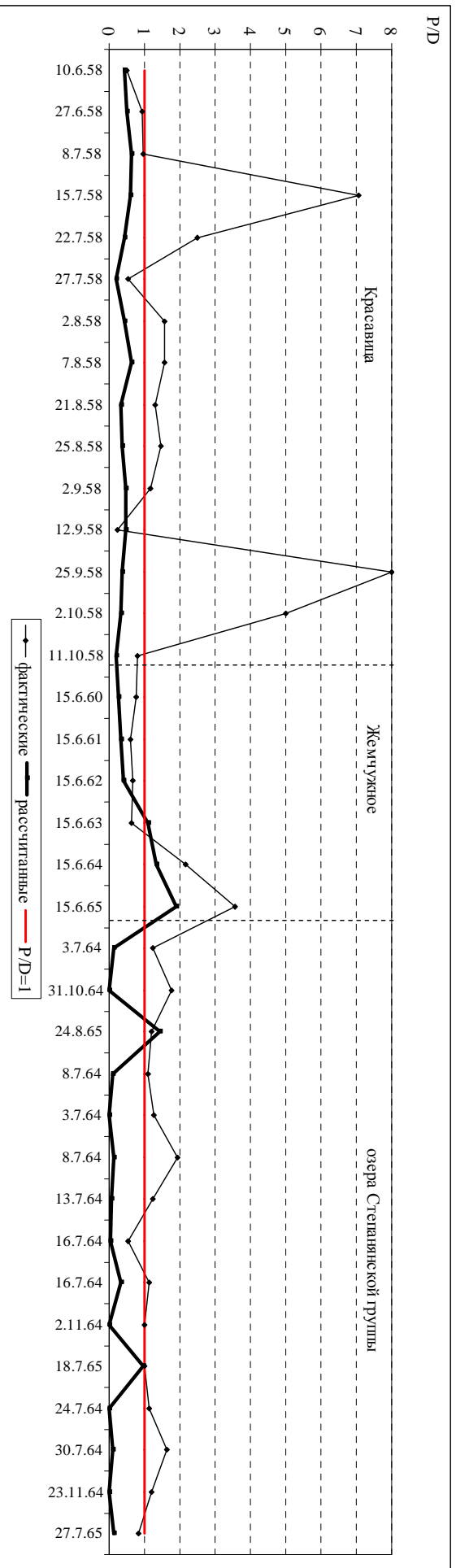


Рисунок 4.4 – Фактические и рассчитанные значения отношений скоростей продольки и деструкции в поверхностном горизонте 15 озер, исследованных в период с 1958 по 2012 гг. (литературные данные, кроме оз. Суурь)

Как видно из рисунков выше в целом модельные расчеты дают несколько заниженные значения по двум рассчитанным показателям. И если скорость продукции  $P$  рассчитана с достаточной точностью, значит, необходимой доработки и улучшений требует расчет общей скорости деструкции планктонным сообществом. Сходимость фактических и прогнозируемых значений в случае расчета  $P/D$ -отношения ниже, что объясняется еще большим числом входящих параметров и сложностью измерения самого параметра  $D$ . Однако, количество удовлетворительных прогнозов составило 57 %, это 50 значений из 87 рассчитанных для 15 озер Карельского перешейка. К сожалению, ни по одному из предложенных критериев метод нельзя назвать эффективным, коэффициент корреляции составил  $-0.005$ , что свидетельствует о полном отсутствии взаимосвязи, а критерий случайности оказался выше необходимого значения  $-0.968$ . Это говорит о том, что влияние внешних и внутренних причин не проявляется, а развитие процесса полностью определяется элементами случайности [133].

В таблице 4.1 представлены сводные значения статистических критериев достоверности значений, полученных с помощью предложенной модели по всем рассчитанным параметрам, при идентификации и верификации модели.

Таблица 4.1 – Сводная таблица статистических оценок разработанной модели продукционно-деструкционных отношений рассчитанной по натурным и литературным данным

Параметр	Кол-во озер	Кол-во значений $n$	Критерий случайности $\delta$	Критерию $0.674\sigma$ удовлетворяют	Коэффициент корреляции $r$
$P_{\text{натур}}$	4	84	0.626	71 %	0.76
$P/D_{\text{натур}}$	4	84	0.532	70 %	0.53
$P_{\text{литер}}$	22	104	0.409	59 %	0.75
$P/D_{\text{литер}}$	15	87	0.968	57 %	$-0.005$

Из таблицы 4.1 видно, что при индивидуальном подборе коэффициентов для конкретной группы озер модель показывает удовлетворительные результаты в 70 % случаях. На независимом материале точность модели несколько снижается, но все же, по мнению автора, остается достаточно

высокой, ведь удовлетворительно спрогнозированные значения составляют больше половины значений. Можно надеяться на увеличение точности модели при индивидуальном подборе коэффициентов для каждого конкретного озера.

Надо отдать должное такой точности модели, ведь входящими параметрами для расчета модели являются достаточно разнообразные данные. Это гидробиологические, гидрохимические, гидрофизические и даже один метеорологический показатель, такой как количество поступающей радиации в день исследования.

#### 4.2 Временная изменчивость продукционно-деструкционных отношений в водных экосистемах по результатам моделирования

##### *Внутригодовые изменения P/D-отношения.*

Сначала проанализируем модельные значения, рассчитанные по собственным натурным наблюдениям (рисунок 4.5)

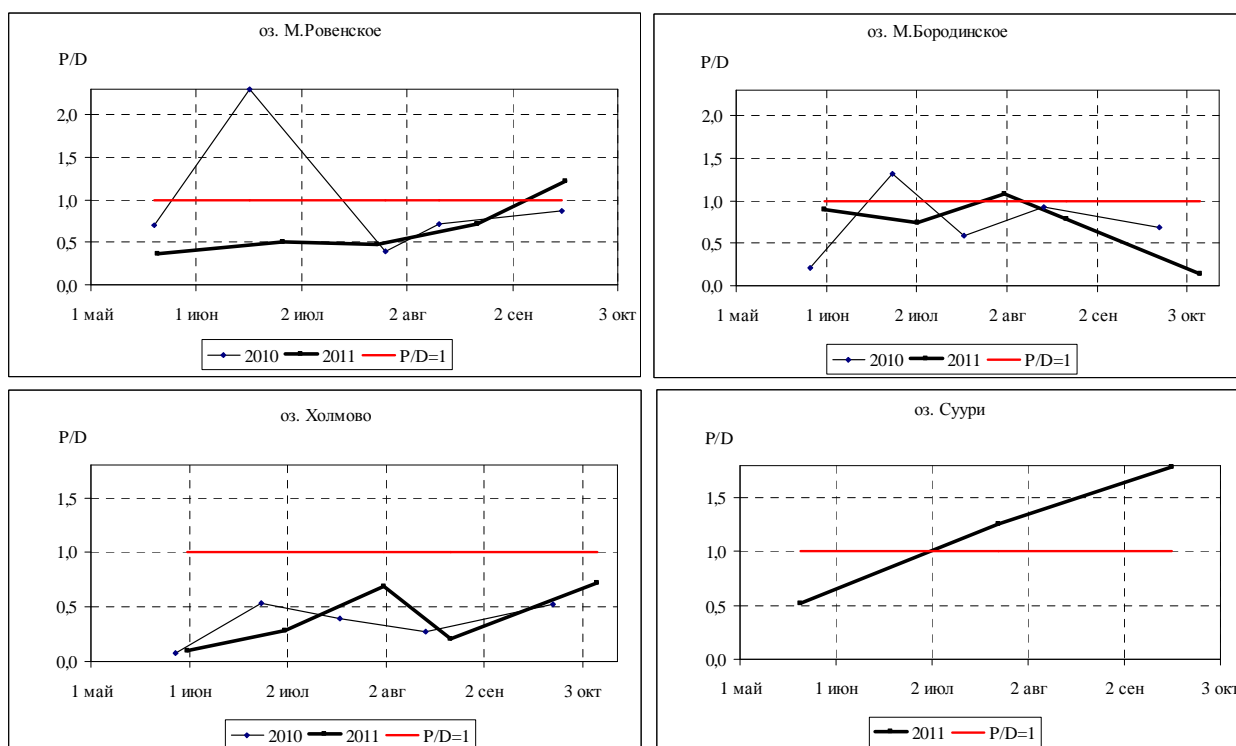


Рисунок 4.5 – Внутригодовые изменения P/D-отношений в поверхностном горизонте исследованных озер по результатам моделирования, 2010–2011 гг.

Как видно из рисунка выше отношение скорости продуцирования к деструкции органического вещества может сильно изменяться в течение года. В трех озерах: М. Ровенское, М. Бородинское и Суури в каждый год исследования можно отметить по одному пику этого параметра, когда  $P/D \geq 1$ . Все остальные месяцы в году деструкция в этих озерах преобладала над продукцией.

В оз. Холмово за два года исследований отношение  $P/D$  не превысило значения 0.71. Другими словами за все время исследования скорость деструкции была больше скорости разложения в этом озере в 2 и более раза. Этот вывод хорошо согласуется с проведенной ранее типизацией озер по значениям *III* (раздел 2.1.1, стр. 57), когда оз. Холмово было отнесено к певично-олиготрофному по классификации Г. Г. Винберга и к олиготрофному типу по классификациям Лайкенса и С. П. Китаева.

Отметим, что в трех озерах, М. Ровенское, М. Бородинское и Холмово в 2010 году наибольшее значение  $P/D$ -отношения было зафиксировано примерно в начале лета (середина июня). Вероятнее всего это связано с резким увеличением скорости продуцирования в этот период за счет относительно сильного прогрева воды, так на диаграмме температуры воздуха (рисунок 2.6) видим, что конец мая был достаточно теплым, температура держалась в районе 17 °С.

В 2011 году в оз. М. Ровенское и оз. Суури наибольшие значения  $P/D$ -отношения были зафиксированы только в конце вегетационного сезона – 17 сентября. Это не редкость, встречается, что в течение вегетационного сезона можем наблюдать два пика продукционной активности, в середине лета и в начале–середине осени. Например, как в оз. Холмово в 2011 году. Возможно, из-за недостатка количества натуральных наблюдений (съемка оз. Суури проводилась в этом году только три раза) летний пик в этих озерах был пропущен и на рисунке виден лишь осенний.

Отметим так же некоторую схожесть в характере изменений кривых  $P/D$ -отношений в 2010 году в озерах М. Ровенское, М. Бородинское и Холмово; в 2011 году – в озерах М. Ровенское и Суури и отдельно в озерах М. Бородинское

и Холмово. Из чего можем сделать вывод, что внутригодовые изменения продукционно-деструкционных отношений зависят больше от метеорологических факторов, таких как температура воздуха, освещенность, количество ливневых осадков, тогда как общий уровень продуктивности озера зависит от его месторасположения и характера водосбора.

Предоставим также примеры расчетов внутригодовых изменений  $P/D$ -модели по литературным данным (рисунок 4.6). Анализировать изменения модели в этом случае сложнее, из-за отсутствия данных по метеорологическим условиям и другим важным изменениям в этих озерах и на их водосборах.

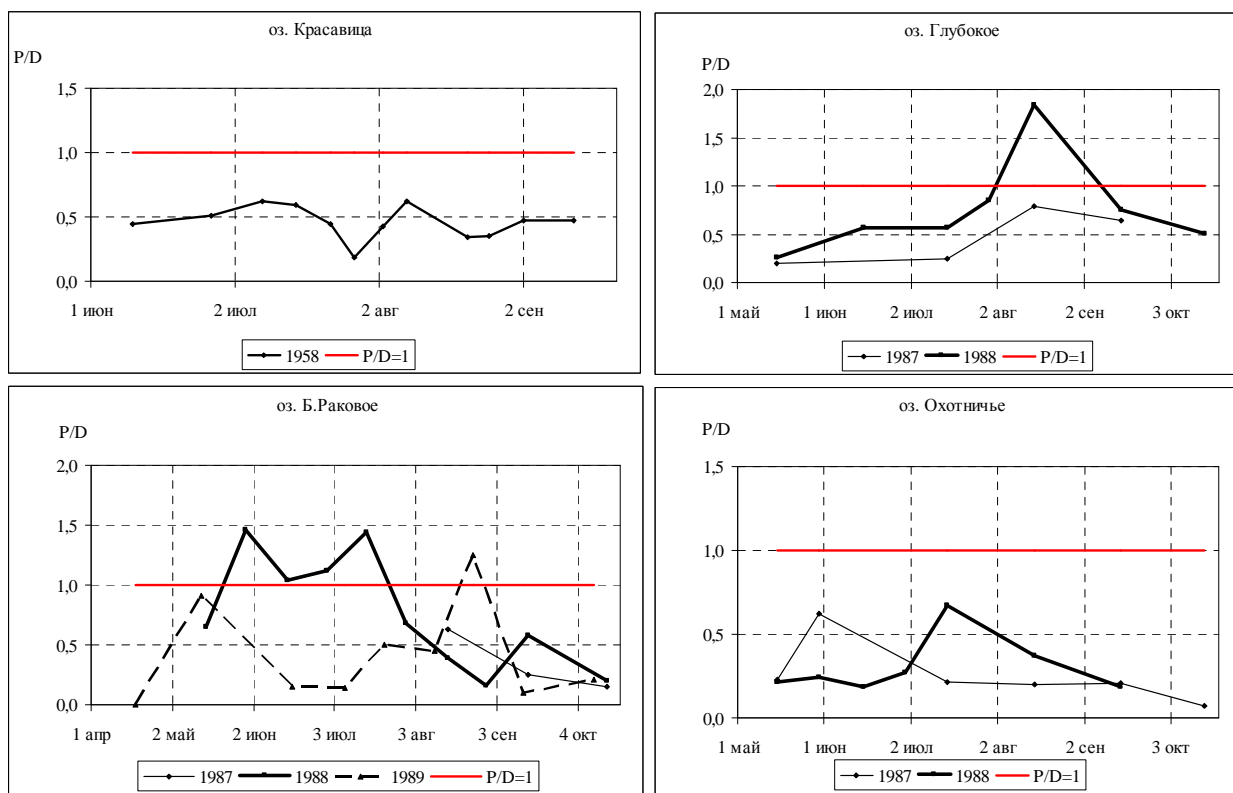


Рисунок 4.6 – Внутригодовые изменения  $P/D$ -отношений в четырех озерах Карельского перешейка по результатам моделирования

Из рисунка видно, что существуют озера с 3 пиками  $P/D$ -отношения в течение года – оз. Красавица в 1958 г. и оз. Б. Раковое в 1988 и 1989 гг. Отметим так же оз. Охотничье, в котором на протяжении двух лет  $P/D$ -отношение не превышало 1, как и в оз. Холмово. По индексу трофического состояния [18] это оз. Охотничье было отнесено к мезотрофному типу, а авторы



статьи [116] об этом озере относят его скорее к олиготрофному типу по значениям биомассы фитопланктона.

*Межгодовые изменения  $P/D$ -отношения.*

Такой параметр, как отношение скорости продуцирования к деструкции может быть показателем и в межгодовом аспекте. Ниже представлена межгодовая изменчивость данного параметра, рассчитанного с помощью модели, как по литературным данным (оз. Жемчужное, 1960–1965 гг. [7]), так и по данным собственных исследований (оз. Суури, 2007–2012 гг.). Данные для расчета  $P/D$  в этих озерах собраны один раз в год примерно в одно и то же время, в середине лета.

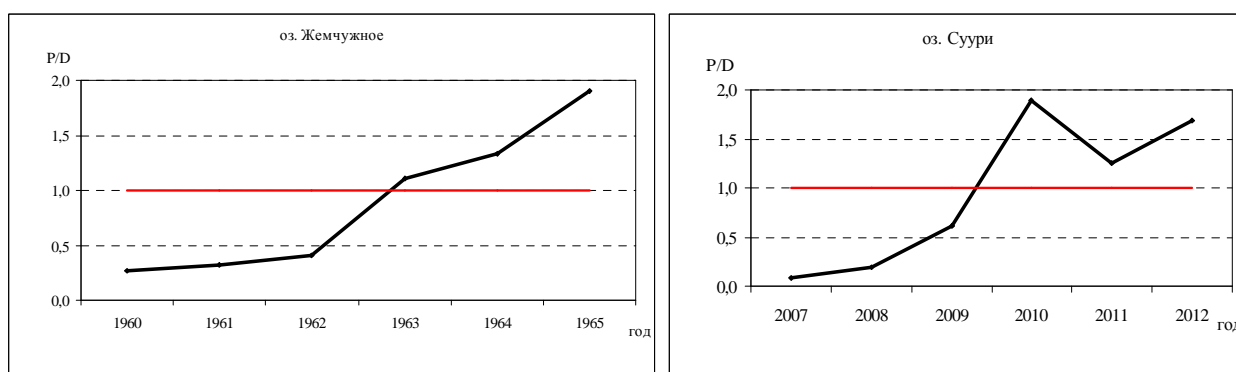


Рисунок 4.7 – Межгодовые изменения  $P/D$ -отношения по результатам модельных расчетов в озерах Жемчужное [7] и Суури, в периоды 1960–1965 и 2007–2012 гг. соответственно

Не трудно заметить из рисунка выше, что, как в 60-х годах прошлого столетия, так и в начале настоящего, существует уверенный тренд на увеличение значений  $P/D$ -отношения в обоих водоемах. Это говорит нам о том, что либо увеличивается скорость продукции за счет увеличения нагрузки на систему, либо снижается скорость деструкции органического вещества, что связано с функциональными характеристиками планктонного сообщества. Ухудшение жизнедеятельности фито-, зоо- и бактериопланктона и как следствие снижение скорости разложения органического вещества, может быть либо при загрязнении воды химикатами или тяжелыми металлами, но на водосборах этих озер не зафиксировано подобной деятельности человека, либо при снижении самой продуктивности озера, но тогда бы и скорость деструкции

тоже снижалась. Остается первый вариант – увеличение биогенной нагрузки за счет заселения водосборов озер и активной хозяйственной деятельности. Так же подобному тренду на увеличение продуктивности озер способствует постепенное потепление климата на нашей планете. Таким образом, данный параметр оказывается достаточно чувствительным как к локальным, так и глобальным процессам, происходящим на планете.

Пик в оз. Суури в 2010 году отнесем на счет аномально теплого лета и других метеорологических факторов.

### 4.3 Модельные эксперименты и их специфика

*Эксперимент № 1.* Убедившись в том, что модель работает, решили продолжить ее исследование. Было интересно проследить изменение  $P/D$ -отношения в озерах разной трофности в разнообразных экологических ситуациях.

В качестве двух экспериментальных объектов были приняты гипотетические олиготрофное и эвтрофное озера с наиболее различающимися значениями исходных параметров (приложение А.10). В этой таблице заданы естественные условия для каждого озера – ситуация № 1 в каждом сценарии, с которых и начинались все изменения.

Все расчеты были сделаны для поверхностного горизонта  $\approx 0.1$  м, для 1 июля. Предположим, что в этот день на небе было ясно и суммарная радиация составила  $22.11 \text{ МДж/м}^2 \cdot \text{сут.}$

Для каждого из четырех гипотетических сценариев рассчитали по пять вариантов изменения ключевых параметров, таким образом, что ситуация № 1 соответствует заданию параметров в естественных условиях, а ситуация № 5 соответствует заданию экстремальных значений параметров. В эксперимент вошли расчеты по 2 озерам, 4 сценариям, по 5 типам воздействия в каждой. Всего было рассчитано 40  $P/D$ -отношений Сводная таблица изменений

входящих в модель параметров представлена ниже, после описания каждого сценария.

*Сценарий № 1.* Наиболее распространенный – увеличение биогенной нагрузки на озеро за счет увеличения населения и, как следствие, хозяйственной деятельности на водосборе озера. Максимальные содержания фосфора и азота увеличились в 5 раз от изначально заявленного для каждого типа озера – до 0.025 и 0.255 мгP<sub>PO4</sub>/л соответственно.

*Сценарий № 2.* Произошло искусственное повышение температуры в водоемах, вызванное сбросом воды, охлаждающей агрегаты ТЭС и АЭС. Экстремальные условия (ситуация № 5) увеличены на 3–4 градуса относительно естественных (ситуация № 1). Произошло нагревание воды максимально до 31 и 32 °С в олиготрофном и эвтрофном озерах соответственно. За шаг данного воздействия было принято 2 °С.

*Сценарий № 3.* После распашки прилегающих территорий и ливневых осадков в озеро хлынул большой поток взвешенных частиц. Следствием оказалось резкое ухудшение прозрачности воды и увеличение ее мутности, что соответственно снизило поступление солнечной радиации. Снижение прозрачности для олиготрофного озера задали в геометрической прогрессии (от 4.0 м до 0.25 м), а для эвтрофного – в арифметической (от 1.0 м до 0.15 м). Увеличение мутности для обоих озер задали в геометрической прогрессии с основанием 2.

*Сценарий № 4.* Произошло резкое закисление водоема после продолжительных «кислотных» осадков. Уменьшение активной реакции среды происходило по арифметической прогрессии в обоих случаях с шагом 0.3.

Ниже в таблице 4.2 представлены значения входящих в модель параметров, заданные для четырех сценариев для пяти ситуаций в каждом.

Таблица 4.2 – Сводная таблица изменений входящих в модель параметров в олиго- и эвтрофном озерах при развитии описанных сценариев, по пять ступеней интенсивности в каждом – ситуации

№ сценария	Характер изменения параметра	Олиготрофное озеро					Эвтрофное озеро				
		№ ситуации									
		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
1	$Ph \uparrow$	0.005	0.01	0.015	0.02	0.025	0.051	0.102	0.153	0.204	0.255
	$N \uparrow$	0.025	0.05	0.075	0.1	0.125	0.3	0.6	0.9	1.2	1.5
2	$T \uparrow$	23.0	25.0	27.0	29.0	31.0	24.0	26.0	28.0	30.0	32.0
3	$SD \uparrow$	4.0	2.0	1.0	0.5	0.25	1.0	0.75	0.5	0.25	0.15
	Мутность $\downarrow$	0.5	1.1	2.2	4.3	8.6	2	4	8	16	32
4	$pH \downarrow$	5.6	5.3	5.0	4.7	4.4	7.2	6.9	6.6	6.3	6.0

Автору известно, что в такой чувствительной системе как малое озеро, малейшее изменение одного простого параметра влечет скорейшее изменение других согласно закону внутреннего динамического равновесия. Например, при резком ухудшении прозрачности за счет стока с распаханых полей, так же резко повысится и содержание биогенных элементов в озере. Было интересно оценить влияние изменения каждого параметра на продукционно-деструкционные отношения в отдельности (рисунок 4.8 и 4.9). Поэтому приняли еще одно допущение – за сутки после инцидента изменение остальных параметров считали не существенным.

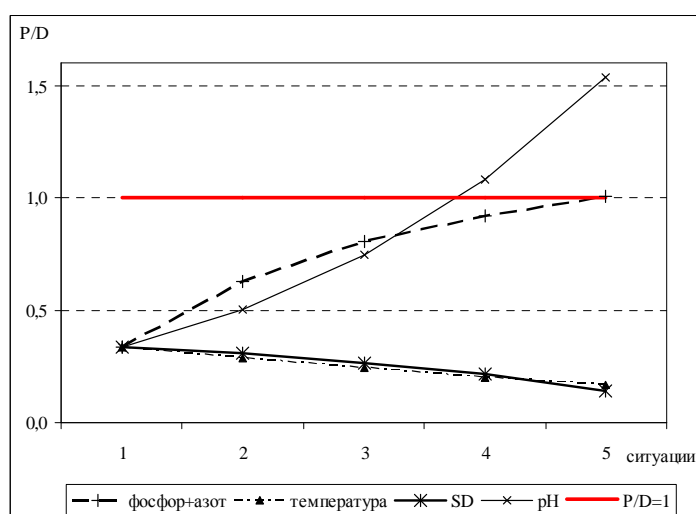


Рисунок 4.8 – Изменение  $P/D$ -отношения при реализации 4-х сценариев в поверхностном горизонте олиготрофного озера

Как видно из рисунка выше не все локальные экологические катастрофы приводят к увеличению продукционных свойств водоема. Есть и такие, которые снижают продуктивность экосистемы. Например, ухудшение прозрачности воды или увеличение ее температуры. В первом случае все происходит достаточно логично: с увеличением количества взвешенных частиц в озере, увеличивается мутность и уменьшается прозрачность воды; как следствие в воду поступает меньшее количество солнечной радиации, что уменьшает скорость фотосинтеза и скорость роста клеток. В данной ситуации наблюдаем, как свет становится главным лимитирующим фактором *III*.

В случае с температурой результат оказался более неожиданным. Ведь априори предполагалось, что при увеличении температуры увеличивается скорость химических реакций и метаболизма, соответственно и рост клеток тоже должен был увеличиваться. Однако, здесь имеем дело с увеличивающейся активностью не только фитопланктона, но зоо- и бактериопланктона, что так же влечет за собой увеличение трат на обмен этих групп. Соответственно в *P/D*-отношении увеличивается не только числитель, но и знаменатель. Причем, знаменатель увеличивается намного больше, как видно из рисунка 4.8.

Как видно из рисунка 4.9 кривые продукционно-деструкционных отношений в эвтрофном озере так же «идут вниз» при развитии сценариев № 2 (температура ↑) и № 3 (*SD* ↓, мутность ↑). Отметим, однако, здесь более резкий характер снижения при ухудшении оптических свойств воды. Так при максимальном изменении этого параметра (ситуация № 5) *P/D*-отношение уменьшается в 2.5 и 3.9 раза, в олиготрофном и эвтрофном озерах соответственно. Это говорит о том, что в обильном флорой и фауной эвтрофном озере такой фактор как доступность солнечной радиации имеет большую силу воздействия на продукционный баланс планктонного сообщества, чем в олиготрофном водоеме, так как часто оказывается в недостатке. Например, шведские ученые достоверно показали, что именно недостаточная освещенность является основным фактором, ограничивающим продуктивность множества небольших озер, вода в которых окрашена в

желтоватые или коричневатые цвета органическим веществом (гуминовыми кислотами), попадающим с суши [159, 161].

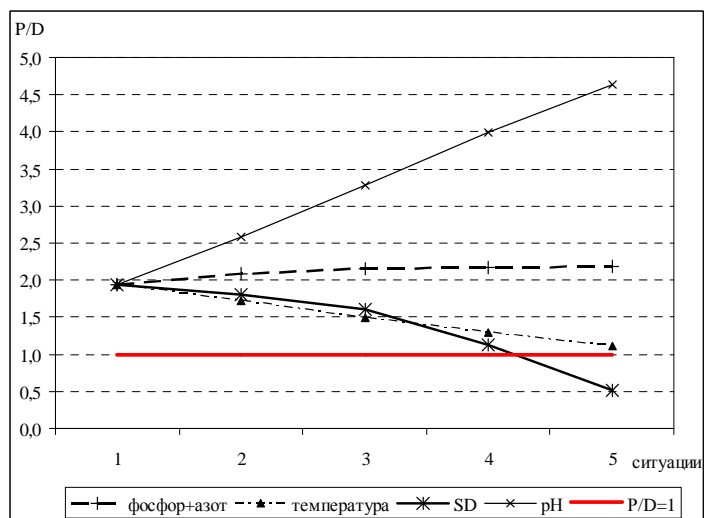


Рисунок 4.9 – Изменение  $P/D$ -отношений в расчетных сценариях в поверхностном горизонте эвтрофного озера

Под влиянием увеличения температуры воды  $P/D$ -отношение снизилось максимально в 2 раза, как в одном, так и в другом озере. Правда в этот момент кривая эвтрофного озера пересекла черту, где  $P/D=1$ , что сдвинуло это озеро ближе к мезотрофному классу [24].

Обсудим теперь наиболее распространенный и интересный сценарий развития событий №1, когда в водоем поступает большое количество биогенных элементов. В обоих озерах эта ситуация приводит к увеличению продукционно-деструкционного соотношений за счет увеличения скорости прироста фитопланктона. Однако в этих двух случаях характер кривых сильно различается. Так в наиболее критической ситуации, когда содержание минерального фосфора и азота превышает изначальное содержание в воде озера в 5 раз (ситуация № 5 на рисунках 4.8 и 4.9)  $P/D$ -отношение увеличилось в 3.0 и 1.1 раза, в олиготрофном и эвтрофном озере соответственно. Как и в случае с прозрачностью, напрашивается логичный вывод о том, что недостаток или избыток биогенных элементов оказывает более сильное влияние на продукционно-деструкционный баланс в олиготрофном озере, чем в эвтрофном.

При сильном или умеренном закислении озера так же наблюдается увеличение значения  $P/D$ -отношений в обоих озерах. В олиготрофном озере при максимальном уменьшении  $pH$  воды  $P/D$ -отношение даже становится  $>1$ , что сдвигает его к более высокому классу по шкале трофности. Здесь отклик  $P/D$ -баланса даже сильнее, чем при избытке биогенных элементов. Автор решил, не относится к результатам по этому параметру лишком серьезно. Отметим, что включение  $pH$  в модель находится еще на начальном этапе разработки и требует дополнительных исследований.

Сравнив степень отклика  $P/D$ -баланса на изменение тех или иных факторов, отметим, что в каждом из рассмотренных озер факторы, оказывающие наибольшее влияние различны. Так в олиготрофном озере это содержание биогенных элементов, а в эвтрофном озере это доступность солнечной радиации, выраженная через прозрачность и мутность воды. Это не противоречит широко известному принципу Либиха о том, что фактор, находящийся в дефиците, скорее становится лимитирующим. И действительно в олиготрофном прозрачном озере больше всего для развития фитопланктона не хватает питательных веществ, а в богатом «биогенами» эвтрофном озере проблема обычно в нехватке света, в том числе и за счет самозатенения планктонными организмами друг друга. Хотя полученные выводы были широко известны и без предложенной модели, автор считает положительным аргументом в пользу модели то, что на таких тривиальных примерах она показывает себя достаточно адекватно и не противоречит основным принципам экологии. Можем надеяться, что при решении других более сложных натуральных задач она так же покажет надежный результат.

Например, попытаемся объединить четыре предложенных выше сценария в один. Ведь зачастую при изменении одного простого параметра следует изменение и всех остальных. Не вдаваясь в подробности взаимосвязи между параметрами для начала представим себе именно этот гипотетический объединенный сценарий и построим кривые отклика  $P/D$ -баланса (рисунок 4.10).

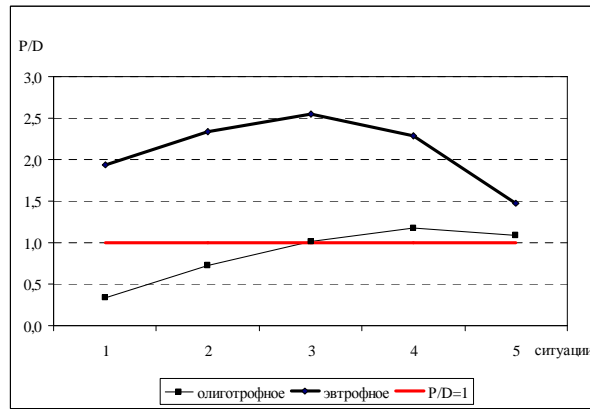


Рисунок 4.10 – Изменение  $P/D$ -отношения в объединенном сценарии в поверхностном горизонте олиготрофного и эвтрофного озер

Из рисунка видно, что кривая, рассчитанная для эвтрофного озера, приблизилась, но не пересекла прямую со значением  $P/D=1$  в 5-ой ситуации. А вот олиготрофное озеро начиная с 3-ей ситуации по значениям  $P/D$ -отношения «перешло» в следующий более трофный класс. Отметим, что в данной гипотетической ситуации показывает эвтрофное озеро является более устойчивым, чем олиготрофное, и при любом сочетании параметров остается в своем трофическом классе, что не противоречит известному факту об увеличении устойчивости водоема с его естественным развитием.

Если же задать изменение входящих параметров согласно взаимосвязи между ними, получим развитие событий более близкое к реальным условиям (рисунок 4.11). Изменения параметров были заданы следующим образом: содержание биогенных элементов  $\uparrow$ , мутность  $\uparrow$ ,  $SD \downarrow$ , температура  $\uparrow$ ,  $pH=pH_{ср}$ .

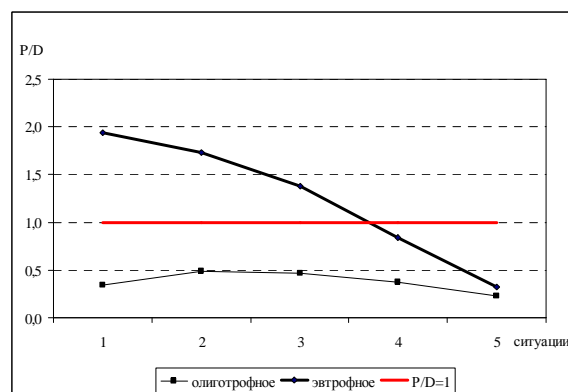


Рисунок 4.11 – Изменение  $P/D$ -отношений в натуральном объединенном сценарии в поверхностном горизонте олиготрофного и эвтрофного озер



Здесь видим, что эвтрофное озеро переходит в более низкий класс трофности, а олиготрофное озеро остается в своем классе. Отметим так же что при расчете предложенной модели, как по натурным, так и по литературным данным, встречались олиготрофные озера не переходящие в более трофный класс. Это оз. Холмово и оз. Охотничье. Тогда как кривая  $P/D$ -баланса в мезотрофных и эвтрофных озерах пересекала красную черту, где  $P/D=1$  от одного до трех раз в год. Напрашивается соответствующий вывод о том, что озера отнесенные к мезо- или эвтрофному типу легче переходят в соседний класс трофности, чем олиготрофные озера. Возможно, это зависит еще и от диапазона изменений внешних факторов, так в олиготрофном озере он уже, соответственно и отклик на их изменение менее заметен.

Так же один из основных выводов состоит в том, что «чистого» эвтрофного класса на самом деле не бывает, и даже в гиперэвтрофном озере в некоторые моменты времени  $P/D < 1$ , а вот «чистый» олиготрофный тип озер встречается. Под словом «чистый» понимаем принадлежность водоема к тому или иному трофическому классу по  $P/D$ -отношению в любой момент его определения.

Возможно, для более точного отнесения озера к тому или иному трофическому типу в модельных расчетах нужно использовать усредненные либо интегрированные значения входящих параметров.

*Эксперимент № 2.* Для оценки гипотетической внутригодовой изменчивости таких параметров как скорость продуцирования органического вещества  $P$  и  $P/D$ -отношение, произвели их расчет с помощью модели для периода открытой воды в озерах с различным уровнем трофности, олиго-, мезо- и эвтрофного типа (рисунки 4.12 и 4.13). Все расчеты произведены для поверхностного горизонта ( $\approx 0.1$  м) центральной части озера для середины месяца в период с мая по октябрь.

Необходимые значения входящих параметров были взяты из литературных источников либо из собственных исследований озер различной трофности. Например, различия между температурой воды в поверхностном

горизонте были заданы следующим образом: с увеличением трофности озера она увеличивалась на 0.5 °С с каждым классом трофности. Так же в эвтрофном озере по сравнению с олиготрофным были заданы более щелочная реакция среды, большие значения мутности, содержания биогенных элементов и биомассы всех представителей планктонного сообщества и меньшее значение прозрачность воды.

Скорость продуцирования, рассчитанная в миллиграммах сухого веса, представляет собой во всех трех случаях, с водоемами различной трофности, одновершинную кривую с пиком в июле (рисунок 4.12). По всей видимости, решающую роль для скорости продуцирования здесь играет температура воды, ведь в июле она была максимальной для каждого озера. Конечно, в естественных условиях нет такой прямой зависимости от температуры воды, иногда встречаются двухвершинные или чашеобразные кривые изменений *ПП*.

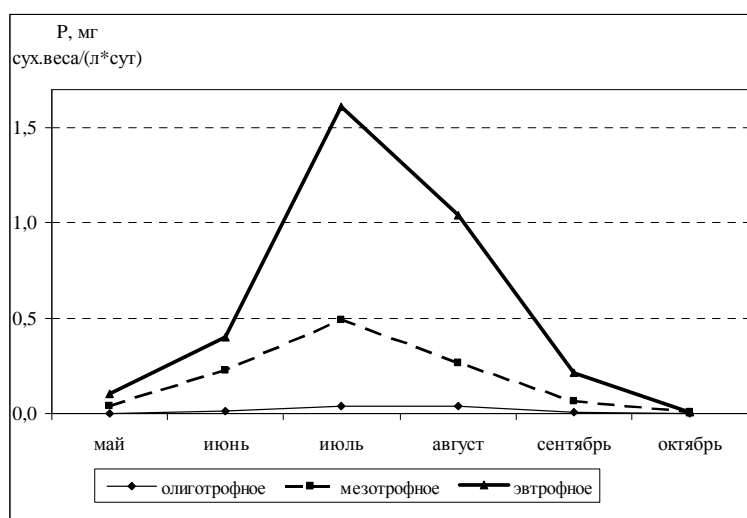


Рисунок 4.12 – Изменение скорости продуцирования в течение периода открытой воды в поверхностном горизонте озер разной трофности

Как видно из рисунка 4.13 кривые изменений *P/D*-отношений в мезотрофном и эвтрофном водоемах неоднократно пересекают прямую со значением 1, в отличие от олиготрофного озера, где  $P/D < 1$  на протяжении всего периода открытой воды. Другими словами в этих двух озерах в течение года *P/D*-баланс может быть как положительным, так и отрицательным.

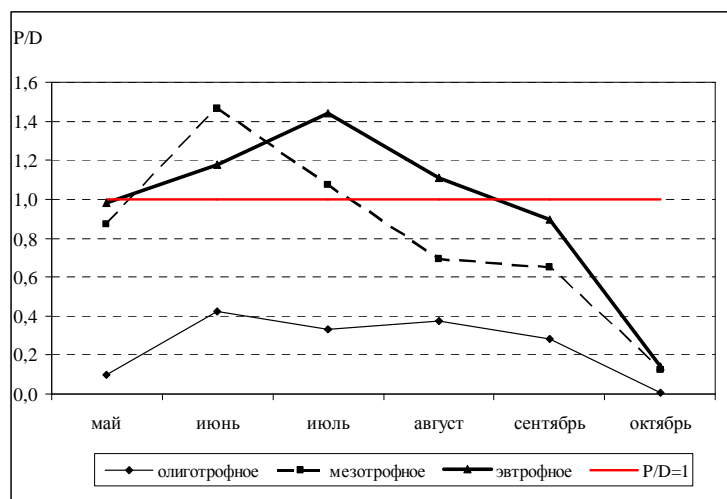


Рисунок 4.13 – Изменение  $P/D$ -отношения в течение периода открытой воды в поверхностном горизонте озер разной трофности

Отменим так же диапазоны изменения этого параметра. Для олиготрофного озера они гораздо уже и составляют 0.4, тогда как в мезотрофном и эвтрофном озерах они составляют примерно 1.2.

В графическом виде изменения  $P/D$ -отношений представляют собой куполообразную одну либо двухвершинную (график олиготрофного озера) кривую с минимумами в конце вегетационного периода.

#### 4.4 Дополнительные показатели, рассчитанные с помощью модели

Кроме подробно описанных выше скорости образования валовой продукции ( $P_{вал}$ ) и ее отношения к деструкции органического вещества планктонным сообществом ( $P_{вал}/D$ ), с помощью предложенной модели можно рассчитать еще несколько динамических и показательных критериев.

##### 4.4.1 Оценка факторов, влияющих на формирование первичной продукции $OB$ (показательные критерии)

Для ресурсных факторов, таких как свет и содержание биогенных элементов, функция  $f(X)$  изменяется в диапазоне от 0 до 1.0. Обратная ей функция  $1/f(X)$  показывает, во сколько раз недостаток света или содержания биогенных элементов уменьшает максимальную удельную скорость роста [43].

Как видно из рисунка 4.14, наибольшее уменьшение скорости роста водорослей в рассмотренных озерах происходит в конце вегетационного сезона за счет недостатка света. Экстремальные значения показателя  $1/f(I)$  следующие: максимум зафиксирован 7 октября 2011 года в озере М. Бородинское, а минимум – 20 мая 2011 года в оз. Суури, их значения равны 14.3 и 1.6 раз, соответственно.

Наибольший недостаток фосфора обычно наблюдался в середине лета, примерно конец июля начало августа, во время «цветения» воды. Наибольшее значение  $1/f(Ph)$  характерно для июля 2010 г. в озерах Малое Ровенское и Малое Бородинское и равно 6.4 раза, а наименьшее – так же в оз. М. Бородинское только в июне 2010 г. – 1.8 раза. Отметим, что содержание в воде фосфатов и скорость фотосинтеза могут иметь достаточную тесную прямую взаимосвязь, коэффициент детерминации может достигать 0.96 даже для небольшого ряда значений [131].

Как оказалось для рассмотренных выше озер содержание в воде минерального азота практически не влияет на удельную скорость роста фитопланктона, а изменение показателя  $1/f(N)$  варьирует в пределах 1.0–1.2 раза.

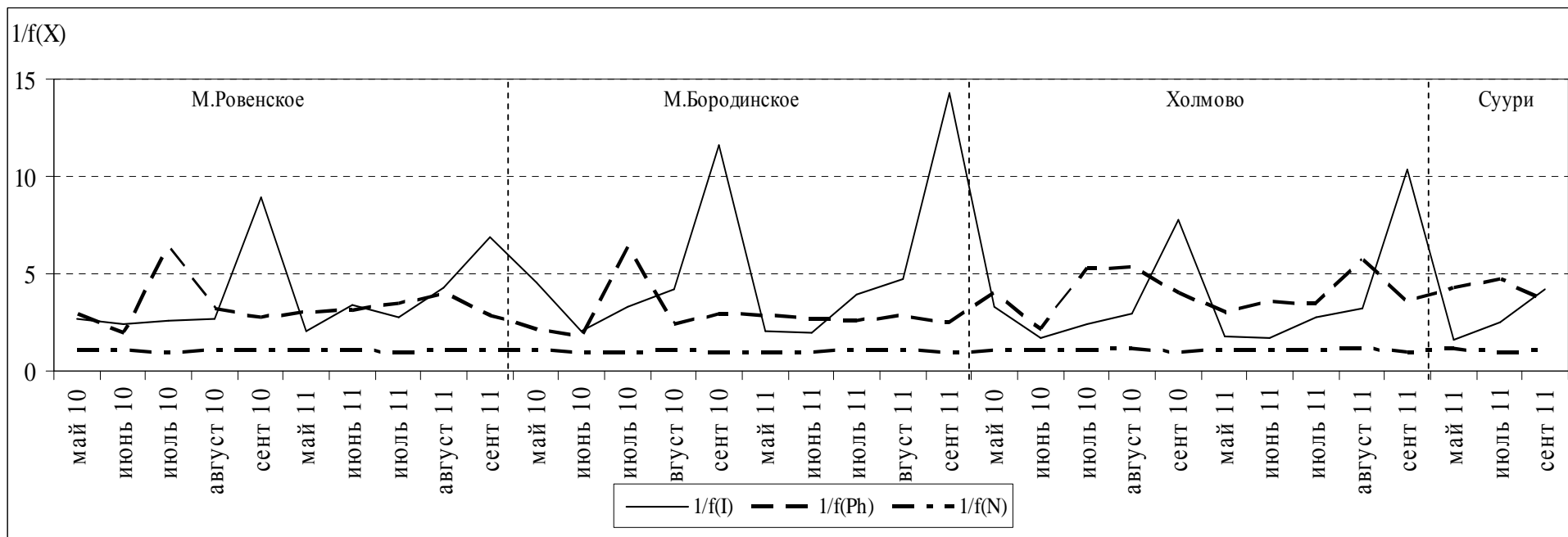


Рисунок 4.14 – Внутригодовые изменения показателей  $1/f(I)$ ,  $1/f(Ph)$ ,  $1/f(N)$ , обозначающих во сколько раз недостаток определенного ресурсного фактора уменьшает удельную скорость роста  $\mu$  в поверхностном горизонте четырех исследованных озер Карельского перешейка

Характерно, что в разные моменты времени лимитирующими оказываются разные факторы. Это говорит о приближенности модели к естественным условиям, ведь можно привести множество подобных примеров *in situ*. Так в середине лета, когда солнечная радиация достигает своего максимума, и происходит «цветение» воды, содержание фосфатов оказывается в минимуме, за счет активного потребления фитопланктоном, соответственно их недостаток и становится лимитирующим фактором. А осенью, в сентябре–октябре, когда за счет конвективного перемешивания, на поверхности оказываются гипolimниальные богатые биогенными веществами воды, продуцирование «затормаживается» за счет недостатка света, так как по сравнению с летним пиком его энергия, приходящаяся на квадратный метр поверхности в единицу времени, уменьшается примерно в 3.5 раза.

Максимально удельная скорость роста фитопланктона, согласно модельным расчетам, была уменьшена в 37.5 раза 7 октября 2011 года в оз. Холмово за счет совместного воздействия факторов. Наименьшее воздействие за счет совместного влияния факторов было зафиксировано 26 июня 2010 г. в оз. Малое Бородинское, когда скорость продуцирования уменьшилась в 3.6 раза.

#### 4.4.2 Оценка динамических критериев состояния водной экосистемы

Динамические критерии относятся так же к группе параметров, которую Ю. Одум характеризовал, как описывающую энергетику сообщества [86]. Например, скорость разложения органического вещества или траты на обмен каждой группой планктонного сообщества ( $R_F$ ,  $R_Z$ ,  $R_B$ ). Можно также рассчитать отношение скорости валовой продукции органического вещества к тратам на обмен каждой из групп планктонного сообщества ( $P_{вал}/R_F$ ,  $P_{вал}/R_Z$ ,  $P_{вал}/R_B$ ). Ниже будут представлены изменения этих показателей в поверхностном горизонте четырех исследованных озер, оз. Малое Ровенское, оз. Малое Бородинское, оз. Холмово и оз. Суури, рассчитанные с помощью

модели для периода с мая по сентябрь 2010–2011 гг., оз. Суури исследовалось только три раза в 2011 г.

Так же ниже рассчитаем отношение скорости чистой продукции к скорости общей деструкции органического вещества планктонным сообществом. Как известно, бóльшая часть энергии, запасенной продуцентами, расходуется на поддержание их жизнедеятельности [85]. Это наводит на мысль о том, что практически при любом сочетании условий  $P_{\text{чист}}/D$  будет меньше единицы, так как  $P_{\text{чист}} < R_F$  почти во всех случаях.

Еще одним информативным критерием является  $P/B$ -коэффициент. Г.Г. Винберг предполагал, что в олиготрофных озерах  $P/B$ -коэффициент имеет меньшую величину, чем в эвтрофных [24]. Проверим эту гипотезу с помощью фактических и рассчитанных с помощью модели значений первичной продукции. Так же интересно рассчитать  $D/B$ -коэффициент, интенсивность разрушения органического вещества планктонным сообществом отнесенную к единице биомассы фитопланктона.

Как видно из рисунка 4.15 наибольшая скорость разложения органического вещества в рассмотренных озерах характерна для зоопланктона. Траты на обмен фито- и бактериопланктона примерно соизмеримы на протяжении двух рассмотренных лет.

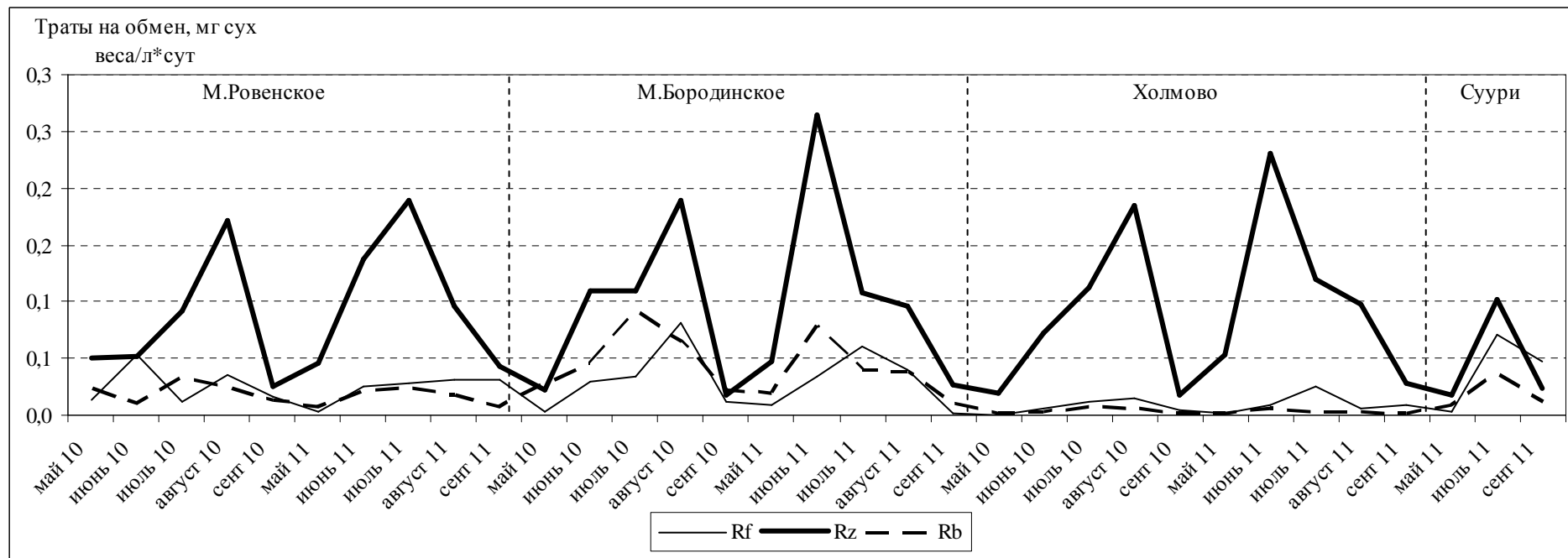


Рисунок 4.15 – Внутригодовые изменения скоростей разложения органического вещества фито-, зоо- и бактериопланктоном в поверхностном горизонте четырех малых озер по результатам моделирования в период с мая по сентябрь 2010–2011 гг., для оз. Суури только в 2011 году



Наибольшее значение трат на обмен зоопланктона было рассчитано для поверхностного горизонта оз. Малое Бородинское 2 июля 2011 г., а наименьшее – в оз. Суури 20 мая 2011 г., 0.265 и 0.017 мг сухого веса/л·сут соответственно. Экстремальные значения этого параметра для фитопланктона составили 0.082 и 0.0005 мг сухого веса/л·сут и были рассчитаны для поверхностного горизонта оз. Малое Бородинское 14 августа 2010 года и оз. Холмово 27 мая того же года. Максимальное значение скорости разложения органического вещества бактериопланктоном, как и в случае с зоопланктоном, было рассчитано для оз. Малое Бородинское 18 июля 2010 г. и составило 0.091 мг сухого веса/л·сут, а минимальное – для оз. Холмово 17 сентября 2011 года и составило 0.001 мг сухого веса/л·сут.

Отметим некоторую взаимосвязь  $R_Z$  и температуры воды. Одновершинный характер кривой этого параметра внутри каждого года так же подтверждает тесноту зависимости с этим фактором. Чего не скажешь о кривых изменения  $R_F$  и  $R_B$ , где отмечаем иногда двухвершинный характер внутригодовых изменений, в начале и в конце лета.

Так же интересно было рассчитать отношение скорости прироста валовой продукции к скорости разложения выделенными планктонными группами (рисунок 4.16). Из этого рисунка видно, что траты на обмен зоопланктона обычно превышают скорость производства продукции фитопланктоном, особенно это заметно на примере олиготрофного озера Холмово. Американскими и шведскими учеными было доказано, что для поддержания существования многих организмов продукции фитопланктона не хватало. Дополнительным источником питания было поступившее с суши органическое вещество, растворенное или взвешенное в форме мелких детритных частиц [160]. Они пишут о том, что взвешенное органическое вещество используется зоопланктоном очень активно и покрывает от 37 до 73 % его пищевых потребностей. По всей видимости, доля в рационе зоопланктона внешних поступлений в олиготрофных водоемах выше, чем в эвтрофных.

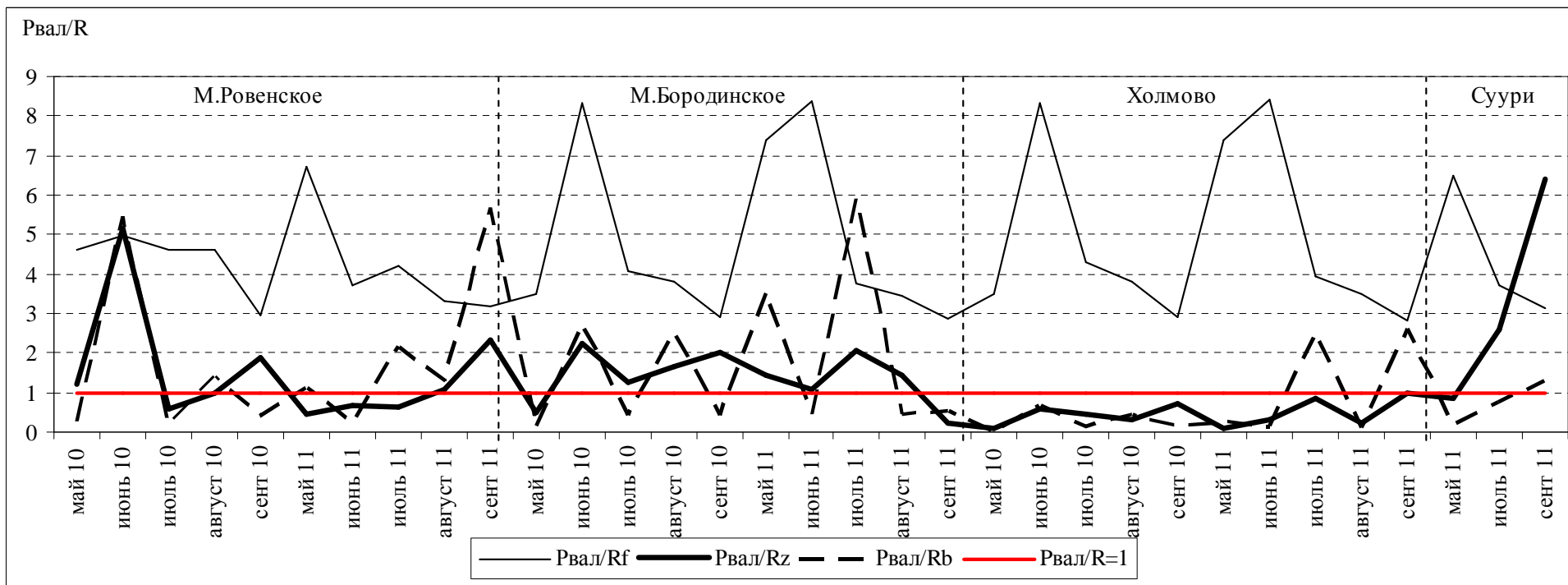


Рисунок 4.16 – Внутригодовые изменения  $P_{val}/R$  отношений, рассчитанные отдельно для фито-, зоо- и бактериопланктона в поверхностном горизонте четырех малых озер с помощью предложенной модели в период с мая по сентябрь 2010–2011 гг., для оз. Суури только в 2011 году

Судя по рисунку 4.16 траты на обмен фитопланктона всегда меньше валовой продукции, что в естественных условиях, конечно, бывает не всегда. Например, при недостатке света или питания большая часть продукции может идти на нужды обмена клеток фитопланктона [24]. Следовательно, видим, что в вопросе деструкции *ОВ* фитопланктоном модель требует дополнительных улучшений и доработок для более адекватного отражения действительности.

Возможно при описании скорости деструкции *ОВ* бактериями модель так же требует доработок, так как в ее рамках говорим только о бактериях, ассоциированных с детритом, а это примерно половина от всего бактериопланктона озера. Так же как и зоопланктон бактерии используют в своем рационе «подпитку» с водосбора, растворенное вещество восполняет около 60–76 % их пищевых потребностей [160].

В качестве завершающего эксперимента над моделью, рассчитали отношение чистой первичной продукции фитопланктона к общей деструкции органического вещества планктонным сообществом озера (рисунок 4.17).

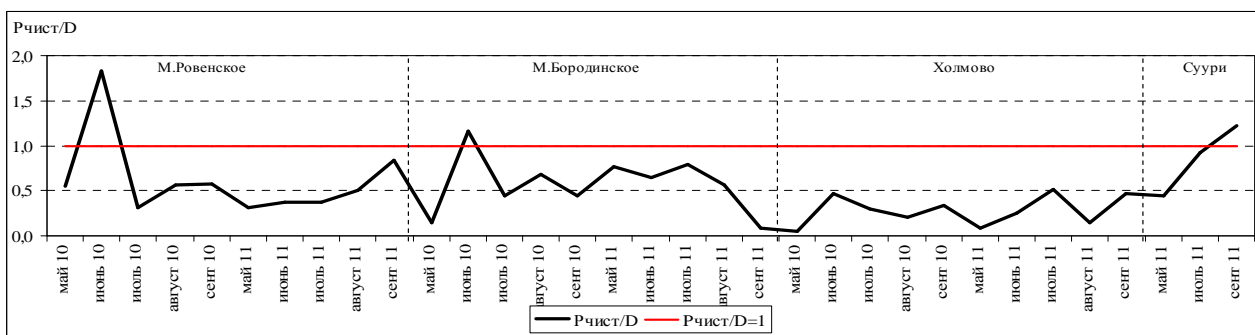


Рисунок 4.17 – Внутригодовые изменения  $P_{чист}/D$  отношений в поверхностном горизонте четырех малых озер по результатам моделирования, май–сентябрь 2010–2011 гг., для оз. Суури только в 2011 году

Как видно из рисунка выше практически во всех случаях  $P_{чист}/D$  отношение было меньше 1. Значит, скорость разложения планктонным сообществом почти всегда превышала скорость чистого прироста биомассы фитопланктона. В каждом озере, кроме оз. Холмово, отмечено только по одному дню когда рассчитанное значение продукционно-деструкционного отношения были больше 1. Эти расчеты были сделаны для оз. Малое Ровенское

16 июня 2010 г., оз. М. Бородинское 23 июня 2010 г., и оз. Суури 17 сентября 2011 г. и были равны 1.83, 1.16 и 1.22 соответственно.

В последнее время стало появляться все больше статей, в которых достоверно подтверждается, что «подкормка» со стороны суши абсолютно необходима для поддержания экосистем небольших озер. Ведь получается, что продукции фитопланктона не хватает для обеспечения органикой даже на уровне планктонных организмов, не говоря уже о других уровнях трофической цепи. Приятно осознавать, что разработанная модель прошла и эту «проверку» и показала результат достаточно адекватный для озерной экосистемы и не противоречащий натурным наблюдениям.

Ради «чистоты» эксперимента  $P/B$  и  $D/B$  коэффициенты были рассчитаны по независимому материалу, полученному из литературных источников, для водоемов, содержание фито- зоо- и бактериопланктона в которых было доподлинно известно. Расчет был произведен как по фактическим, так и по модельным значениям скорости продуцирования и деструкции органического вещества в 12 озерах Карельского перешейка,  $n=61$  значение.

Расчет показал, что  $P/B$ -коэффициент, рассчитанный с помощью модели, в среднем был завышен в 8 раз по сравнению с рассчитанным по фактическим данным, а вот  $D/B$ -коэффициент оказался более точным. Коэффициент корреляции между фактическими и модельными значениями этого показателя составил 0.65 при заданном количестве значений.

Согласно расчетам по фактическим данным суточный  $P/B$ -коэффициент изменялся в диапазоне от 0 до 2.0, а  $D/B$ -коэффициент – от 0 до 4.0 сут<sup>-1</sup>. Отметим, что, так же для фактических значений  $P/B$ , гипотеза о соответствии более низкого трофического статуса наименьшему значению этого коэффициента подтвердилась. Коэффициент корреляции между усредненными для рассмотренных водоемов, скоростью продуцирования органического вещества и  $P/B$  показателем, оказался равным 0.36 ( $n=12$ ).

#### 4.5 Оценка устойчивости экосистем малых озер к антропогенному эвтрофированию

Для того что бы оценить вклад антропогенной составляющей в процесс эвтрофирования водоемов первоочередной задачей является оценка степени трофности водоема. Ключевым здесь становится понятие «уровень».

История антропогенного воздействия на озера, проявляющегося в разных формах на водосборе и в озере, насчитывает не одно столетие [38], а способы определения уровня эвтрофирования достаточно многочисленны и разнообразны (раздел 2.1.1). Несмотря на то что эффект антропогенного эвтрофирования впервые был отмечен в конце позапрошлого столетия, интенсивное изучение этого процесса началось лишь в 60–70-е годы прошлого столетия [49]. Основным показателем для определения степени эвтрофикации, считается, скорость новообразования органического вещества. Так если водоем определен как олиготрофный, то вероятнее всего антропогенного воздействия он не испытывает, а если как эвтрофный, то причиной этому могут быть как естественные изменения, так и антропогенное воздействие. Еще раз подчеркнем, что речь идет именно о малых водоемах, с площадью зеркала менее 10 км<sup>2</sup>.

Другими словами, проблема разделения антропогенной и природной составляющих актуальна в основном для мезо- и эвтрофных озер. И здесь вопрос определения «темпов» выходит на первый план. Для того чтобы рассматривать изменение скорости продуцирования водоема в глобальном временном масштабе (около 2000 лет) необходимо найти оптимальный шаг этих изменений. Он не должен быть слишком маленьким (суточные и месячные значения), но, в тоже время, должен отражать характерные временные особенности рассматриваемого параметра. Таким показателем было предложено считать интегральную скорость продукции органического вещества в поверхностном горизонте водоема за вегетационный период ( $\approx$  с мая по сентябрь) каждого года ( $\int P$ , мг сух.веса/л-вег.сезон). Известно, что клетки

фитопланктона могут продуцировать и в период ледостава, но вклад их в годовую продукцию будем считать несущественным.

Этот показатель был рассчитан для восьми озер (по 4 озерам имелись собственные данные, а по четырем другим – взяты сезонные значения *III* из литературных источников [51; 116]) по фактическим и модельным значениям в разные годы исследований. Значения  $\int P$  представлены в таблице 4.3.

Таблица 4.3 – Фактические и модельные значения показателя  $\int P$  для озер Карельского перешейка по собственным и литературным данным

озеро	год	фактические $\int P$ , мг сух.веса/ л·вег.сезон	расчетные $\int P$ , мг сух.веса/ л·вег.сезон	Отношение большого значения $\int P$ к меньшему, раз
Красавица	1958	6.8	5.2	1
Глубокое	1987	11.7	6.4	2
Глубокое	1988	11.8	6.8	2
Охотничье	1987	6.6	2.2	3
Охотничье	1988	7.2	2.3	3
Б.Раковое_ст4	1987	6.9	4.1	2
Б.Раковое_ст4	1988	15.8	15.7	1
Б.Раковое_ст4	1989	12.3	4.4	3
М.Ровенское	2010	14.2	17.4	1
М.Ровенское	2011	7.4	11.7	2
М.Бородинское	2010	16.8	21.6	1
М.Бородинское	2011	16.6	20.7	1
Холмово	2010	4.2	4.7	1
Холмово	2011	3.9	6.2	2
Суури	2011	10.7	21.4	2

Отметим межгодовую стабильность параметра  $\int P$  для большинства рассмотренных озер, характерную как для фактических, так и модельных значений, что внушает доверие его точности.

Как видно из таблицы 4.3 (последний столбец), различия между значениями фактического и модельного рядов оказались меньше в тех озерах, для которых располагали непосредственными натурными данными за 2010–2011 гг. (максимально в 2 раза). Для озер, описанных в литературных

источниках, характерное различие значений фактического и модельного рядов – максимально в 3 раза. Это легко объяснить меньшей точностью входных значений и тем, что настройка модели производилась по собственным данным. Для натуральных исследований рассчитанные с помощью модели значения оказались немного завышенными, а для исследований других авторов они оказались в основном заниженными по сравнению с фактическими данными.

В рамках рассмотренных исследований максимальное фактическое значение скорости интегральной продукции было характерно для оз. Малое Бородинское в 2010 году, и составило 16.8 мг сух.веса/л·вег.сезон, а минимальное – для оз. Холмово в 2011 г., 3.9 мг сух.веса/л·вег.сезон. Различие по обсуждаемому показателю между этими озерами составляет 4.3 раза. Необходимо отметить, что озеро Холмово относится к типу олиготрофных, а оз. Малое Бородинское к мезотрофным водоемам по нескольким рассмотренным классификациям (см. раздел 2.1.1).

Предположим, что оба эти озера с экстремальными значениями рассмотренного параметра не испытывают на себе антропогенного влияния. На самом деле в случае с олиготрофным озером это предположение является верным, а в случае с эвтрофным водоемом – не всегда. Будем считать, что антропогенное воздействие на второе озеро по сравнению с естественным эвтрофированием настолько мало, что им можно пренебречь. Если принять еще одно предположение о том, что согласно палеолимнологическим исследованиям озера появились на всей Восточно-Европейской равнине примерно 9–8 тыс. лет назад [49], то можем достаточно грубо рассчитать, с помощью линейной зависимости, ускорение с которым нарастало естественное эвтрофирование водоемов. Оно составило 0.0004 и 0.002 мг сух.веса/л·год<sup>2</sup>, для олиго- и эвтрофного озера соответственно. Конечно, подобные расчеты довольно грубы, но для приблизительного представления о темпах естественного эвтрофирования оказываются полезными.

Антропогенное воздействие, если оно есть, в отличие от природных условий чаще увеличивает трофность водоема. Наибольший интерес

представляет расчет (с помощью таблицы 4.3) темпов эвтрофирования в те годы, в которые есть тренд на увеличение скорости *III*. Расчет произвели как по фактическим, так и по модельным значениям. Значения ускорения эвтрофирования для озер Глубокое, Охотничье, Большое Раковое и Холмово варьировали от 0.06 до 11.64 мг сух.веса/л-год<sup>2</sup>. Наибольшее увеличение темпа характерно для оз. Большое Раковое в период с 1987 по 1988 гг., а наименьшее – для оз. Глубокое в тот же период. Эти данные хорошо согласуются с тем, что авторы исследования относят мелководное оз. Большое Раковое к эвтрофному, а оз. Глубокое – к мезотрофному типу. Вопрос о том, какое ускорение процесса интегрального продуцирования считать надежным маркером антропогенного воздействия остается открытым, требующим дополнительных исследований. И ведь не всегда оно является катастрофическим, зачастую это постепенное воздействие, которое очень трудно выделить из естественного процесса старения озера.

Первостепенной задачей при определении антропогенного вклада в процесс эвтрофирования озер считаем определение устойчивости водной экосистемы к заданной трофической нагрузке.

Для решения этой задачи предлагаем рассчитать интегральный показатель самоочищения водоема –  $[P/D]$ . Так же как при определении трофности, скорость продуцирования, а в данном случае и скорость деструкции органического вещества, интегрируем по времени для вегетационного периода (примерно с мая по сентябрь–октябрь), когда процесс новообразования органического вещества наиболее активен.

Принимаем, что любая озерная экосистема, являющаяся устойчивой, – не подвержена негативному антропогенному воздействию. По мере естественного развития от олиготрофии к эвтрофии идет усложнение такой экосистемы и ее устойчивость возрастает [49]. Если же негативное антропогенное воздействие присутствует, то система очень скоро становится неустойчивой. Так с помощью показателя  $[P/D]$  решаем сразу две задачи: определяем, справляется ли



экосистема с нагрузкой, т.е. ее устойчивость к внешним факторам и присутствует ли как фактор антропогенное воздействие.

Обычно годовые значения этого параметра интерпретируют следующим образом. Состоянию сбалансированности экосистемы соответствует значение  $P/D=1$ , при  $P/D>1$  в озере происходит накопление органического вещества и ухудшение качества воды, при  $P/D<1$  озеро обеднено органическим веществом автохтонного происхождения и характеризуется слабой биопродуктивностью [49]. Так же по этому показателю судят о трофности озерной экосистемы. В олиготрофных озерах баланс органического вещества часто отрицательный, т.е.  $P/D<1$ , а для мезотрофных и эвтрофных водоемов характерно отношение  $P/D\approx 1$  [6].

Следуя подобным интерпретациям, построили графики значений  $[P/D]$ , рассчитанных как по фактическим, так и по модельным данным для 8 рассмотренных выше озер (рисунок 4.18).

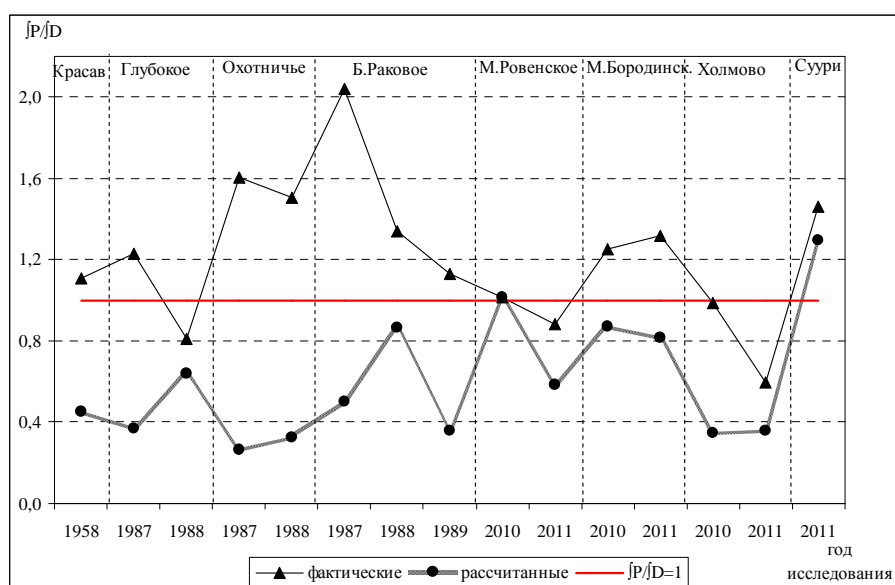


Рисунок 4.18 – Значения показателя  $[P/D]$  рассчитанные по литературным и модельным данным в малых озерах Карельского перешейка

Наименьшее значение рассмотренного параметра, рассчитанного по модельным и фактическим данным, было характерно для оз. Охотничье в 1987–1988 гг. и Холмово в 2010–2011 гг., наибольшее – для оз. Большое Раковое в 1987 г.

Исходя из всего выше сказанного, будем считать, что чем ближе интегральный показатель самоочищения к верхнему экстремальному значению – 2, тем менее устойчивой является изучаемая экосистема и вклад антропогенной составляющей в ее развитие – наиболее существенен. И, наоборот – при стремлении этого показателя к нулю. Таким образом, наименее устойчивым и наиболее подверженным антропогенному воздействию является оз. Б. Раковое, а наиболее устойчивой показана экосистема оз. Холмово.

Действительно, оз. Б.Раковое, хоть и граничит с государственным природным заказником «Раковые озёра», тем не менее, испытывает на себе достаточно внешних воздействий. Это и понижение уровня (наибольшая глубина не превышает 1 метра) ввиду мелиоративных мероприятий, сенокосение, пастьба и прогон скота вне земель личных хозяйств, разведение костров, проезд автотранспорта к берегу озера и сброс сточных вод. Кроме того это озеро является местообитанием птиц на пролёте во время весенней и осенней миграции и во время гнездования. Авторы исследования этого водоема [116] относят его к эвтрофному типу.

Озеро Холмово наоборот – более глубокий (до 5.5 м) водоем с прозрачными водами, находится на небольшой возвышенности (5 метров над уровнем моря) в лесу, берег частично представлен скальными выходами и не представляет особого интереса в сельскохозяйственном смысле. По классификации Г. Г. Винберга [24] этот водоем относится к первично-олиготрофному типу. По той же классификации Охотничье озеро можно отнести к тому же типу, да и авторы статьи про это озера так же относят его к олиготрофному типу по биомассе фитопланктона [116].

Отметим, что расчеты, произведенные по модельным данным, оказались в целом более заниженными, чем расчеты, сделанные по фактическим данным, особенно это характерно для озер, исследованных в 1958–1987 гг. По натурным расчетам почти во всех рассмотренных озерах, пять из восьми, происходит накопление органического вещества и ухудшение качества воды – оз. Красавица, Охотничье, Большое Раковое, Малое Бородинское и Суури.

Согласно же модельным расчетам подобная ситуация наблюдается только в одном из рассмотренных озер – оз. Суури. Так в оз. Холмово значения  $[P/D]$  рассчитанное по натурным данным равно 1 и в этом случае водоем должен быть отнесен к мезотрофному типу, хотя по всем классификациям является олиготрофным, что как раз и подтвердили модельные расчеты. Подобные случаи с другими озерами, например, с оз. Охотничьем и оз. Красавица, позволили считать модельные расчеты объективно более верными, чем расчеты, произведенные по фактическим значениям. В дальнейшем будем работать именно с модельными расчетами показателя  $[P/D]$ , так как они оказались более достоверными.

Однако, автор поставил перед собой задачу более детально разобраться в интерпретации показателя  $[P/D]$ . И выбор в пользу вегетационного периода вместо годового был сделан не случайно. За год органическое вещество проходит все этапы своего превращения от образования до разложения и накопления. «Озерный год» начинается весной, примерно в середине или конце апреля для наших широт, когда происходит вскрытие льда на озерах. Условно его можно разделить на две примерно равные части: вегетационный сезон (май–октябрь), когда органическое вещество активно продуцируется и разлагается и период (ноябрь–апрель) когда процессы продуцирования и поступления  $OB$  замедляются и происходит практически только деструкция  $OB$ .

Представим себе такую идеальную гипотетическую ситуацию, что скорость продуцирования и скорость поступления  $OB$  в водоем за вегетационный период в сумме ( $P_{общ}$ ) равны скорости разложения этого вещества планктонным сообществом, тогда  $[P_{общ}/D]=1$ . Другими словами накопления и запаса  $OB$  на зимнее время в водоеме не происходит. Если озерная экосистема ежегодно за вегетационный период производит и получает органического вещества в два раза больше, чем может за этот же период разложить ( $[P_{общ}/D]=2$ ), то задачи по его разложению переходят уже во вторую половину «озерного» года, когда вода будет скована льдом и ее температура сильно понизится. Понятно, что в этот более холодный период система не

успеет справиться с разложением того же объема вещества, которое было разрушено в период открытой воды. В условиях ограничения поступления кислорода из воздуха и резкого снижения биомассы фитопланктона, в придонных слоях водоема, где органическое вещество аккумулируется, может образоваться аноксия и неблагоприятные условия для выживания гидробионтов. Такую систему нельзя назвать устойчивой, а, следовательно, она испытывает на себе антропогенное воздействие либо какое-то глобальное изменение природного характера. Вероятность второго события очень мала, и в большинстве случаев можем говорить об антропогенном вмешательстве. Особенно, если завышенные значения будут повторяться ежегодно. Возможно, более достоверно об антропогенном вмешательстве можно говорить, когда интегральные значения показателя  $[P_{общ}]/D > 3$ .

В процесс деструкции *ОВ* сознательно не включаем бентос и рыб, так как предполагаем, что вклад их в общую скорость разложения *ОВ* достаточно мал согласно закону трофической пирамиды [85].

Зная возможные соотношения автохтонного и аллохтонного органического вещества в водоеме [125] (таблица 4.4), предположим, что и интегральные скорости, соответственно образования и поступления *ОВ* соотносятся в той же пропорции. Отняв поправку на поступление аллохтонного *ОВ*, рассчитали отношение интегральной скорости образования автохтонного *ОВ* к интегральной скорости деструкции за вегетационный сезон в восьми озерах Карельского перешейка по модельным данным. А так же рассчитали условные границы, при которых достигается 100, 200 и 300 % насыщение воды органическим веществом за вегетационный период относительно предполагаемой скорости разложения *ОВ* (рисунки 4.19, 4.20 и 4.21). Расчет был сделан для трех групп озер, различающихся по степени гумозности, которую определяли по значению цветности воды [69].

Таблица 4.4 – Возможное процентное соотношение содержания аллохтонного и автохтонного *ОВ* в воде [85], соответствующие им значения цветности воды и типы гумозности озера [69]

Процентное соотношение <i>ОВ</i>		Цветность, °Pt- Со	Содержание <i>ОВ</i>
Аллохтонное <i>ОВ</i> , %	Автохтонное <i>ОВ</i> , %		
38.8	61.2	<80	олиго и мезогумозные
56.0	44.0	80–160	мезополиогумозные
75.2	24.8	>160	полиогумозные

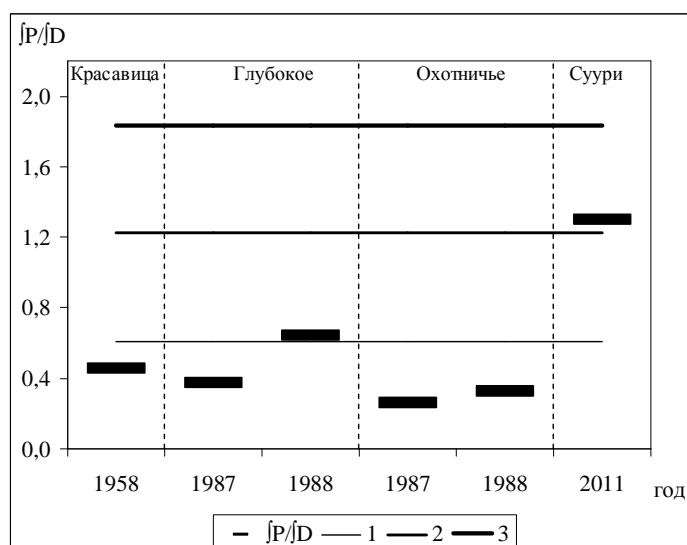


Рисунок 4.19 – Значения показателя  $[P]/D$  в олиго- и мезогумозных озерах с границами кратности насыщения автохтонным органическим веществом относительно скорости его деструкции в вегетационный период

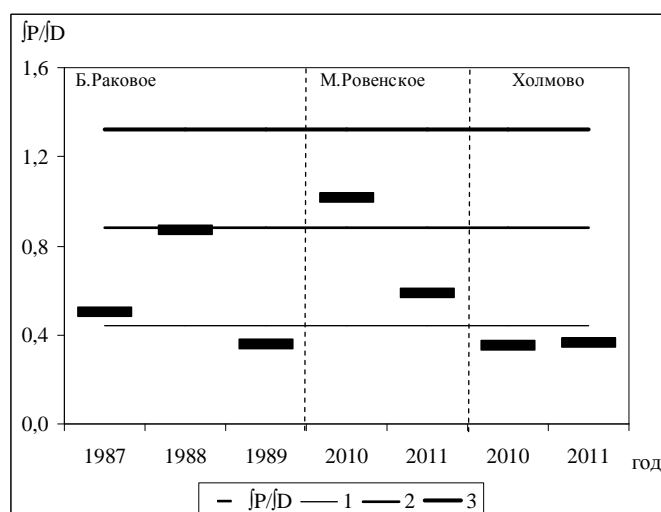


Рисунок 4.20 – Значения показателя  $[P]/D$  в мезополигумозных озерах с границами кратности насыщения автохтонным органическим веществом относительно скорости его деструкции в вегетационный период

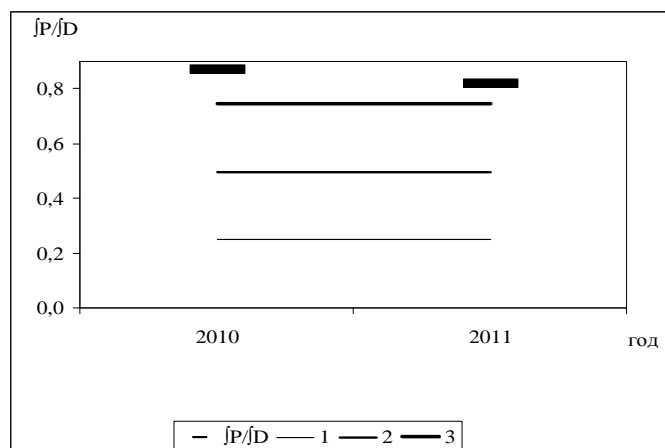


Рисунок 4.21 – Значения показателя  $\int P/D$  в полигуозном оз. М. Бородинское с границами кратности насыщения автохтонным органическим веществом относительно скорости его деструкции в вегетационный период

Как видно из рисунков выше, предел трехкратного увеличения скорости продукции по сравнению со скоростью деструкции в вегетационный период «преодолело» только одно из восьми рассмотренных озер. Это оз. Малое Бородинское в 2010–2011 гг. Озера, в которых не происходит накопления органического вещества и где за период открытой воды органическое вещество производится примерно с той же скоростью, с которой утилизируется планктонным сообществом, – Красавица, Глубокое, Охотничье, Холмово. Скорость продуцирования в озерах Б. Раковое, Суури и Малое Ровенское в разные годы оказалась примерно в 2 раза больше скорости деструкции за рассмотренный период.

Установление границ органической нагрузки на озеро, при которой его еще можно называть устойчивым, а, следовательно, не подозревать антропогенного воздействия на процесс развития водоема еще предстоит уточнить. На данном этапе «злокачественным» приемом трехкратное и более превышение скорости продуцирования органического вещества над скоростью его утилизации планктонным сообществом, проинтегрированные за период открытой воды в водоеме.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Значение исследований процессов образования и разрушения органического вещества в водоемах трудно переоценить. Их история насчитывает уже более 150 лет. Новый виток развития – моделирование этих процессов был бы невозможен без основополагающих исследований прошлых лет, которые обеспечили специалистов теоретической базой для новых открытий.

Результат выполненной работы можно представить в виде следующих обобщенных выводов:

1. Проведено исследование состава и свойств водных экосистем четырех озер Карельского перешейка в 2010–2011 гг. Обобщен литературный материал по 40 озерам Карельского перешейка, которые были исследованы в период 1958–2012 гг. Создана база данных по элементам режимов, показателям химического и биологического состава и физических свойств воды малых озер Карельского перешейка. Введен ряд определений:

- *P/D*-отношение – отношение скорости продуцирования органического вещества фитопланктоном к скорости его разрушения планктонным сообществом за определенный период во всем водоеме или его части;

- *P/D*-баланс – результат анализа *P/D*-отношения. Например, отрицательным *P/D*-баланс будет считаться, когда  $P/D < 1$  за определенный период времени;

- *P/D*-режим – закономерное проявление во времени (и пространстве) изменений элементов продукционно-деструкционных отношений (*P*, *D*, *P/D*)

Внутригодовые и межгодовые изменения продукционно-деструкционных отношений в большей степени зависят от метеорологических факторов, тогда как общий уровень продуктивности озера зависит от физико-географических условий и характера водосбора;

2. Разработана модель продукционно-деструкционного баланса для планктонного сообщества озерной экосистемы в период открытой воды. Эта

модель была идентифицирована на натуральных данных и прошла верификацию по данным из литературных источников. На этапе идентификации модель  $P/D$ -отношения оказалась эффективной согласно следующим статистическим критериям: критерий случайности, критерий  $0.674\sigma$  и коэффициент корреляции. Около 70 % значений были предсказаны с удовлетворительной точностью. На этапе верификации эффективным, согласно тем же статистическим критериям, оказался только расчет скорости продуцирования  $OB$  ( $P_{вал}$ ).

3. На основе экспериментов с моделью получены новые знания о формировании продукционно-деструкционных отношений в водоемах различной трофности. В олиготрофных водоемах выявлена характерная особенность  $P/D$ -баланса, суть он является отрицательным при всех заданных сочетаниях факторов, на примере оз. Холмово, Охотничье и Красавица. Диапазон изменения  $P/D$ -баланса в этих озерах был значительно уже, чем в мезо- и эвтрофных водоемах. Постоянное положительное значение  $P/D$ -баланса в течение года не встречалось ни в мезо- ни в эвтрофных водоемах, для них характерна одно-, двух- или трехвершинная кривая, которая неоднократно пересекает прямую  $P/D=1$  в течение вегетационного сезона;

4. На основе представленной модели предложен комплекс критериев оценки состояния озерной экосистемы:  $P_{вал}/R_F$ ,  $P_{вал}/R_Z$ ,  $P_{вал}/R_B$ ,  $P_{чист}/D$ ,  $P/B$ ,  $D/B$ . Их характерной особенностью является принадлежность к группе динамических критериев, характеризующих скорости массообмена в водной экосистеме. Анализ изменения показателей скоростей обменных процессов выявил, что для сохранения трофического состояния и  $P/D$ -режима водной экосистеме необходимо поступление аллохтонного органического вещества с водосбора;

5. По результатам моделирования выявлено, что в олиготрофном озере основным фактором, лимитирующим первичную продукцию является недостаток биогенных элементов, а в эвтрофном озере – недостаток освещенности водной толщи. Это удалось установить на основе расчета показательных функций, отражающих влияние факторов среды на продуцирование  $OB$  в экосистеме, таких как  $1/f(I)$ ,  $1/f(P)$ ,  $1/f(N)$ , которые показывают во сколько раз недостаток того или



иною ресурса снижает удельную скорость роста фитопланктона. К такому же выводу пришли при проведении специальных экспериментов по изолированному воздействию факторов среды в олиго- и эвтрофном озерах;

6. Кроме экологического мониторинга модель может быть использована и в геоэкологических изысканиях, так как  $P/D$ -отношение является хорошим маркером устойчивости экосистемы, как к естественным, так и антропогенным изменениям окружающей среды, приводящим к «злокачественному увеличению первичной продукции»;

7. Предложена новая шкала интерпретации отношений продукционных и деструкционных процессов, основанная на кратности скорости производства органического вещества скорости его разрушения, проинтегрированных для периода открытой воды в каждый год исследования. «Злокачественным» рекомендовано считать 3-х кратное превышение интегральной продукции над интегральной деструкцией, в котором обычно не малую роль играет антропогенное воздействие на водную экосистему.

## Список сокращений и условных обозначений

<i>A</i>	скорость фотосинтеза фитопланктона, мгО <sub>2</sub> /л·сут
<i>D</i>	скорость деструкции планктонным сообществом, мгО <sub>2</sub> /л·сут, мгсух.веса/л·сут
<i>B</i>	биомасса фитопланктона
<i>A/B</i>	удельная скорость фотосинтеза, сут <sup>-1</sup>
<i>P</i>	скорость роста фитопланктона, кал/л·сут или мгсух.веса/л·сут;
<i>μ, P/B</i>	удельная скорость роста/биосинтеза, сут <sup>-1</sup>
<i>OB</i>	органическое вещество
<i>r, D/B</i>	удельная скорость деструкции OB, сут <sup>-1</sup>
<i>ПП</i>	первичная продукция
<i>лк</i>	люкс, единица измерения освещенности
<i>ФАР</i>	фотосинтетически активная радиация
<i>SD</i>	прозрачность воды, м
<i>I</i>	освещенность
<i>pH</i>	активная реакция среды
<i>ΣA</i>	скорость фотосинтеза фитопланктона под 1м <sup>2</sup> , мгО <sub>2</sub> /м <sup>2</sup> ·сут
<i>ΣΣA</i>	скорость продуцирования OB, рассчитанная для всего объема фотической зоны озера за вегетационный период, кгО <sub>2</sub>
<i>ΣΣD</i>	скорость деструкции OB, рассчитанная для всего объема фотической зоны озера за вегетационный период, кгО <sub>2</sub>
<i>A<sub>max</sub></i>	скорость фотосинтеза фитопланктона на глубине с оптимальными световыми условиями, мгО <sub>2</sub> /л·сут
<i>D<sub>λ</sub></i>	оптическая плотность воды
<i>η</i>	коэффициент ослабления/экстинкции света в воде, м <sup>-1</sup>
<i>ЗВ</i>	загрязняющие вещества
<i>P/D</i>	отношение скорости продуцирования к скорости деструкции OB

$PЦ$	реакционные центры фотосинтеза, это молекулярный комплекс в котором происходят первичные процессы фотосинтеза
$AЧ$	ассимиляционное число, мгС/мгChl·ч
$САЧ$	суточное ассимиляционное число мгС/мгChl·сут
$K_N, K_P, K_I$	константы полунасыщения факторов, воздействующих на <i>ПП</i>
$N$	азот
$Ph$	фосфор
$Si$	кремний
$C$	углерод
$CO_2$	углекислый газ
$TM$	тяжелые металлы
↓	снижение значения заданного параметра
↑	увеличение значения заданного параметра
$P_{вал}$	валовая (общая) продукция
$P_{чист}$	чистая продукция
$\int P$	скорость роста фитопланктона, проинтегрированная для периода открытой воды, мг сух.веса/л·вег.сезон
$\int P/D$	продукционно-деструкционное отношение, проинтегрированное для периода открытой воды

### Список литературы:

- 1 Абакумов, В. А. Продукционные аспекты биомониторинга пресноводных экосистем / В. А. Абакумов // Продукционно–гидробиологические исследования водных экосистем: Тр. Зоол. ин–та АН СССР, Т. 165. – 1987. – С. 51–61.
- 2 Абакумов, В. А. Гидробиологический мониторинг пресноводных экосистем и пути его совершенствования / В. А. Абакумов, Л. М. Сущеня // Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Труды международного симпозиума. – 1991. – С. 41–51.
- 3 Адаменко, В. Н. Радиационный режим и оптические свойства озер / В. Н. Адаменко, К. Я. Кондратьев, Д. В. Поздняков, Л. В. Чехин. – Л.: Гидрометеиздат, 1991. – 250 с.
- 4 Алекин, О. А. Химический анализ вод суши / О. А. Алекин. – Л.: Гидрометеиздат, 1954. – 200 с.
- 5 Алекин, О. А. Руководство по химическому анализу вод суши / О. А. Алекин, А. Д. Семенов, Б. А. Скопинцев. – Л., 1973. – 269 с.
- 6 Алимов, А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию / А. Ф. Алимов. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 152 с.
- 7 Балашова, Т. И. Влияние минеральных удобрений на гидрохимический режим и первичную продукцию малых озер Карельского перешейка (1961–1965) / Т. И. Балашова // Изв. ГосНИОРХ. – 1972. – Т. 79. – С. 4–29.
- 8 Баранов, С. А. О зависимости продуктивности водорослевых культиваторов от глубины из рабочей зоны / С. А. Баранов // Материалы Всесоюз. совещ. по культивированию живых кормов. – М., 1970. – С. 246–263.
- 9 Баранов, С. А. Соотношение прозрачности воды, биомассы и продукции планктонных водорослей / С. А. Баранов // Гидробиол. журн. – 1979. – Т. 15. – №4. – С. 18–25.
- 10 Баранов, С. А. Первичная продукция водоемов, как функция концентрации фитопланктона и прозрачности воды / С. А. Баранов // Вод. Ресурсы. – 1980. – №2. – С. 137–157.

- 11 Баранов, С. А. Интенсивность пелагического фотосинтеза и рыбопродуктивность водоемов в условиях различной прозрачности, освещенности, цветности и температуры воды / С. А. Баранов // IV съезд ВГБО. – 1981. – Т. 1. – С. 100–101.
- 12 Баснакьян, И. А. Математическое описание основных кинетических закономерностей процесса культивирования микроорганизмов / И. А. Баснакьян, В. В. Бирюков, Ю. М. Крылов // Итоги науки и техники, микробиология, Т. 5. – М.: ВИНТИ, 1976. – С. 5–75.
- 13 Бейли, Н. Математика в биологии и медицине / Н. Бейли. – М.: Мир, 1970. – 326 с.
- 14 Белянин, В. Н. Светозависимый рост низших фототрофов (в управляемых условиях) / В. Н. Белянин. – Новосибирск: Наука, 1984. – 94 с.
- 15 Белянин, В. Н. Рост и продуктивность микроводорослей при освещении их светом различного спектрального состава / В. Н. Белянин, И. А. Терсков, Ф. Я. Сидько // Управляемый биосинтез. – М.: Наука, 1966. – С. 158–165.
- 16 Бульон, В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов / В. В. Бульон. – Л.: Наука, 1983. – 150 с.
- 17 Бульон, В. В. Первичная продукция и трофическая классификация водоемов / В. В. Бульон // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – С. 147–157.
- 18 Бульон, В. В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах / В. В. Бульон. – СПб.: Наука, 1994. – 222 с.
- 19 Бикбулатов, Э. С. Химический состав органического вещества фитопланктона / Э. С. Бикбулатов // Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. – Л.: Наука, 1979. – С. 151–158.
- 20 Биологическая продуктивность северных озер. Озера Кривое и Круглое: Тр. Зоол. ин-та, т. LVI. – Л.: Наука, 1975. – 228 с.
- 21 Биология океана. В 2 т. Т. 1. Биологическая структура океана / под ред. М. Е. Виноградова. – М.: Наука, 1977. – 398 с.
- 22 Биология океана. В 2 т. Т. 2. Биологическая продуктивность океана / под ред. М. Е. Виноградова. – М.: Наука, 1977. – 399 с.

- 23 Винберг, Г. Г. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества / Г. Г. Винберг // Тр. Лимнол. ст. в Косине. – 1934. – Сообщ. 1, 18. – С. 5–24.
- 24 Винберг, Г. Г. Первичная продукция водоемов / Г. Г. Винберг. – Минск, 1960. – 329 с.
- 25 Винберг, Г. Г. Гидробиология пресных вод / Г. Г. Винберг // Развитие биологии в СССР. – М., 1967. – С. 307–322.
- 26 Винберг, Г. Г. Биологическая продуктивность водоемов / Г. Г. Винберг // Экология. – 1983. – № 3. – С. 3–12.
- 27 Винберг, Г. Г. Температурный коэффициент Вант–Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии / Г. Г. Винберг // Журн. общ. биол. – 1983а. – Т. 44. – №1. – С. 31–42.
- 28 Винберг, Г. Г. Некоторые итоги практики применения продукционно–гидробиологических методов / Г. Г. Винберг // Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. – С. 3–18.
- 29 Винберг, Г. Г. Зависимость скорости онтогенетического развития от температуры / Г. Г. Винберг; под ред. А. Ф. Алимова // Тр. Зоол. ин–та АН СССР, Т. 165. – Л.: Наука, 1987. – С. 5–34.
- 30 Винберг, Г. Г. Биологическая продуктивность континентальных вод СССР / Г. Г. Винберг, О. Н. Бауэр // Бюл. Моск. о–ва испыт. природы. Отд. биол., Т. 76. – №3 – С. 34–45.
- 31 Винберг, Г. Г. Проблемы первичной продукции водоемов / Г. Г. Винберг, О. И. Кобеленц–Мишке // Экология водных организмов. – М.: Наука. 1966. – С.50–62.
- 32 Винберг, Г. Г. Суточные колебания количества растворенного кислорода как метод измерения величины первичной продукции водоемов / Г. Г. Винберг, Л. И. Яровицина // Тр. Лимнол. ст. в Косине. – 1939. – 22. – С. 128–143.

- 33 Влияние климатических изменений и эвтрофирования на динамику планктонных популяций мезотрофного озера / отв. ред. И.С. Трифонова. – СПб.: НИИ химии СПбГУ, 2003. – 125 с.
- 34 Волкова, Л. А. Гидробиологическая характеристика озер различных ландшафтов Северо–Запада СССР / Л. А. Волкова, В. Г. Драбкова, Г. И. Летанская и др. // Озера различных ландшафтов Северо–Запада СССР, Ч. 2. – Л., 1969. – С. 139–247.
- 35 Воякина, Е. Ю. Фитопланктон внутренних водоемов Валаамского архипелага и прилегающей акватории Ладожского озера : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.18 / Воякина Екатерина Юрьевна. – СПб., 2007. – 22 с.
- 36 Гутельмахер, Б. Л. Метаболизм планктона, как единого целого: Трофометаболические взаимодействия зоо– и фитопланктона / Б. Л. Гутельмахер // Тр. Зоол. ин–та АН СССР, Т. 133. – Л.: Наука, 1986. – 155 с.
- 37 Гутельмахер, Б. Л. Понимание комплексности гидробиологических исследований / Б. Л. Гутельмахер // Продукционно–гидробиологические исследования водных экосистем: Тр. Зоол. ин–та АН СССР, Т. 165. – 1987. – С. 61–68.
- 38 Давыдова, Н. Н. Донные отложения озер как показатель антропогенного воздействия / Н. Н. Давыдова, О. Ф. Якушко // Общие закономерности возникновения и развития озер: Методы изучения истории озер. – Л., 1986. – С. 205–212.
- 39 Дажо, Р. Основы экологии / Р. Дажо. – М.: Прогресс, 1975. – 415 с.
- 40 Дмитриев, В. В. Моделирование круговорота вещества в водных экосистемах умеренных широт : дис. ... канд. геогр. наук : 11.00.11 / Дмитриев Василий Васильевич. – Л., 1987. – 286 с.
- 41 Дмитриев, В. В. Диагностика и моделирование водных экосистем / В. В. Дмитриев. – СПб., 1995. – 215 с.
- 42 Дмитриев, В. В. Эколого–географическая оценка состояния внутренних водоемов : автореф. дис. ... д–ра геогр. наук : 11.00.11 / Дмитриев Василий Васильевич. – СПб., 2000. – 52 с.

- 43 Дмитриев, В. В. Влияние различных экологических факторов на интенсивность первичного биосинтеза / В. В. Дмитриев, В. Ю. Третьяков // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. Геология и география. – 1987. – № 27. – Вып. 4. – С. 104–107.
- 44 Дмитриев, В. В. Состояние водных объектов Северо–Западного Приладожья и оценка их устойчивости к антропогенному эвтрофированию / В. В. Дмитриев, О. Н. Мандрыка, А. Н. Огурцов, Т. М. Потапова // Длительные изменения и современное состояние ландшафтов Приладожья: сб. науч. тр. / СПбГУ. – СПб., 1995. – 101 с.
- 45 Дмитриев, В. В. Методические указания по учебно–производственной практике «Экологическое состояние водных объектов» : учебно-метод. пособие / В. В. Дмитриев, В. Е. Панов, Г. В. Пряхина. – СПб.: ВВМ, 2010. – 116 с.
- 46 Дмитриев, В. В. Оценка экологического состояния качества воды, трофности и устойчивости водных объектов Карельского Приладожья по материалам летних наблюдений 2007–2010 гг. / В. В. Дмитриев, В. Е. Панов, Г. Ф. Шарафутдинова, Н. Н. Огородникова, Е. Н. Оверченко, Н. Е. Котова // Международная конференция «География в системе наук о земле: современные проблемы науки и образования» : [посвящ. 165–летию создания РГО и 85–летию организации географического факультета в СПбГУ: материалы]. – СПб.: СПбГУ, 2011. – С. 172–181.
- 47 Дмитриев, В. В. Экологическое состояние водных объектов Карельского приладожья по результатам экспедиционных исследований 2011 года и его сравнение с ретроспективными данными / В. В. Дмитриев, В. Е. Панов, Г. Ф. Шарафутдинова, С. Н. Бурцев, О. Н. Боброва, О. А. Буршева, А. А. Евдокимов, Г. С. Зезюльчик, В. В. Кашина // Международная конференция «Современные проблемы географии и геоэкологии» : [посвящ. 90–летию почетного профессора СПбГУ, д.г.н. А.Г. Исаченко: материалы]. – СПб.: СПбГУ, 2012. – С. 201–214.
- 48 Добрынский, В. А. Математическое моделирование круговорота азота в пресноводных экосистемах / В. А. Добрынский, И. В. Рогаль // Гидробиологический журнал, Т. 33. – 1997. – № 6. – 88 с.



- 49 Драбкова, В. Г. Восстановление экосистем малых озер / В. Г. Драбкова, М. Я. Прыткова, О. Ф. Якушко. – СПб., 1994. – 143 с.
- 50 Дудоров, П. Биоэнергетические и другие соображения, важные в изучении влияния качества вод на рост рыбы/ П. Дудоров // 2-ой сов.-амер. симпоз. «Влияние загрязняющих веществ на гидробионтов и экосистемы водоемов»: материалы. – Л., 1979. – С. 57–71.
- 51 Жадин, В. И. О применение радиоуглеродного и кислородного методов при изучении первичной продукции оз. Красавица / В. И. Жадин, Т. В. Жарова, Н. Г. Озерецковская // Первичная продукция морей и внутренних вод. – Минск: Мин. высш., ср. спец. и проф. образ. БССР, 1961. – С. 195–203.
- 52 Замараева, Т. В. Изучение зависимости скорости роста одноклеточных водорослей от температуры, кислотности среды и концентрации тяжелых металлов / Т. В. Замараева, А. А. Рудкова // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л., 1989. – т.12.
- 53 Зенкевич, Л. А. Материалы по питанию рыб Баренцева моря / Л. А. Зенкевич // Докл. первой сессии океанограф. ин-та. – 1931. – № 4. – С. 1–2.
- 54 Иванова, Е. А. Избранные главы альгологии: конспект лекций / Е. А. Иванова, В. И. Колмаков, Е. С. Кравчук, О. В. Барсукова, М. Ю. Трусова. – Красноярск, 2007. – 115 с.
- 55 Ивлева, И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных / И. В. Ивлева. – Киев: Наукова думка, 1981. – 232 с.
- 56 Иерусалимский, Н. Д. Количественная зависимость между концентрацией продуктов обмена и скоростью роста микроорганизмов / Н. Д. Иерусалимский, М. В. Неронова. – ДАН СССР, 1965. – Т. 161. – № 6. – 1467 с.
- 57 Иконников, В. Ф. Зависимость световых условий в водоемах от содержания в воде хлорофилла и сестона / В. Ф. Иконников // Общие основы изучения водных экосистем. – Л.: Наука, 1979. – С. 199–206.
- 58 Йоргенсен, С. Э. Управление озерными экосистемами / С. Э. Йоргенсен. – М.: Агропромиздат, 1985.

- 59 Картографическая информация [Электронный ресурс]: карта Ленинградской области. URL: <http://www.oblmap.ru/> (дата обращения 13.05.2012).
- 60 Китаев, С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон / С. П. Китаев. – М., 1984. – 207 с.
- 61 Климат Новгорода / под ред. Ц. А. Швер. – Л.: Гидрометеиздат, 1985. – 168 с.
- 62 Кондратьев, К. Я. Актинометрия / К. Я. Кондратьев. – Л.: Гидрометеиздат, 1965. – 692 с.
- 63 Константинов, А. С. Общая гидробиология / А. С. Константинов. – М.: Высшая школа, 1986. – 472 с.
- 64 Куценко, С. А. Основы токсикологии / С. А. Куценко. – СПб.: Фолиант, 2004. – 716 с.
- 65 Левич, А. П. Потребности планктонных водорослей в субстратных и энергетических ресурсах среды: концепция и измерения / А. П. Левич, Н. Г. Булгаков // Успехи современной биологии, 1997. – Т. 117. – № 1. – С.107–121.
- 66 Левич, А. П. Теоретическая и экспериментальная экология фитопланктона: управление структурой и функциями сообществ / А. П. Левич, В. Н. Максимов, Н. Г. Булгаков. – М.: НИЛ, 1997а. – 192 с.
- 67 Левич, А. П. Теоретические и методические основы технологии регионального контроля природной среды по данным экологического мониторинга / А. П. Левич, Н. Г. Булгаков, В. Н. Максимов. – М.: НИА–Природа, 2004. – 271 с.
- 68 Леменовский, Д. А. Соединения металлов в живой природе / Д. А. Леменовский // Сорос. образ. журн. – 1997. – №9. – С. 48–53.
- 69 Лозовик, П. А. Гидрохимическая характеристика малых озер Карелии / П. А. Лозовик, А. В. Сабылина, В. Н. Коваленко, М. И. Басов, Н. С. Харкевич // Всесоюзное совещание «Антропогенные изменения экосистем малых озер» : [материалы]. – Л., 1991. – С. 34–37.
- 70 Ляпунов, А. А. Об изучении балансовых соотношений в биогеоценозе (попытка математического анализа) / А. А. Ляпунов // Журн. общ. биол. – 1968. – Т. 296. – вып. 6. – С. 25–32.

- 71 Ляхин, Ю. И. Лабораторные работы по гидрохимии и охране окружающей среды / Ю. И. Ляхин, Ю. А. Чудинова. – Л., 1982.
- 72 Математические модели в экологии. Библиографический указатель отечественных работ / под ред. А. Д. Базыкина / ВИНТИ. – М., 1981. – 224 с.
- 73 Меншуткин, В. В. Имитационное моделирование водных экологических систем / В. В. Меншуткин. – СПб.: Наука, 1993. – 158 с.
- 74 Меншуткин, В. В. Искусство моделирования (экология, физиология, эволюция) / В. В. Меншуткин. – Петрозаводск – Санкт–Петербург, 2010. – 416 с.
- 75 Меншуткин, В. В. Гидрофизика и экология озер / В. В. Меншуткин, К. В. Показеева, Н. Н. Филатов // Экология, Т. 2. – М.: МГУ, 2004. – 280 с.
- 76 Меняющийся мир: географический подход к изучению. Советско–американский проект / под ред. Дж. Р. Матер, Г. В. Сдасюк. – М., 1991. – 391 с.
- 77 Метеорологические данные [Электронный ресурс]: архив станций Лесогорский и Сосново. URL: [http://rp5.ru/archive.php?wmo\\_id=22806&lang=ru](http://rp5.ru/archive.php?wmo_id=22806&lang=ru) (дата обращения 13.07.2011).
- 78 Методы определения продукции водных животных. Методическое руководство и материалы / под ред. Г. Г. Винберга. – Минск: Высшая школа, 1968. – 248 с.
- 79 Модели водных экосистем [Электронный ресурс]: Динамические модели в биологии / Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова; сост. Ризниченко Г.Ю. URL: <http://www.dmb.biophys.msu.ru/registry?article=98> (дата обращения 23.11.2010).
- 80 Моделирование процессов переноса и трансформации вещества в море / под ред. Ю. Н. Сергеева. – Л.: Ленинградский университет, 1979. – 292 с.
- 81 Морозова–Водяницкая, Н. В. Фитопланктон Черного моря. Ч. 2. / Н. В. Морозова–Водяницкая // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1954. – № 8. – С. 11–99.
- 82 Морозова–Водяницкая, Н. В. Фитопланктон в Черном море и его количественное развитие / Н. В. Морозова–Водяницкая // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1957. – № 9. – С. 3–13.

- 83 Никулина, В. Н. Особенности биологической продуктивности и потока энергии в сообществе двух северных озер / В. Н. Никулина, А. Ф. Алимов, В. В. Бульон, М. Б. Иванова, Н. П. Финогенова // 11 съезд ВГБО «Биологич. процессы в морских и континентальных водоемах» : [тез. докл.]. – Кишинев, 1970. – С. 14–15.
- 84 Никулина, В. Н. Фотосинтетическая активность отдельных видов водорослей озера Кривого / В. Н. Никулина, Б. Л. Гутельмахер // Экология. – 1974. – № 4. – С. 101–104.
- 85 Нинбург, Е. А. Введение в общую экологию (подходы и методы) / Е. А. Нинбург. – М., 2005. – 138 с.
- 86 Одум, Ю. П. Основы экологии / Ю. П. Одум; под ред. Н. П. Наумова. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
- 87 Одум, Ю. П. Экология / Ю. П. Одум; под ред. В. Е. Соколова. – М.: Мир, 1986. – 329 с.
- 88 Озерецковская, Н. Г. Сравнительно–методическое изучение первичной продукции водоемов Приладожья / Н. Г. Озерецковская, Т. В. Жарова, Н. В. Рождественская, Н. Ф. Смирнова // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. – Л., 1976. – С. 44–58.
- 89 Пархоменко, М. М. Кинетика биологических реакций / М. М. Пархоменко // Биофизика. – 1968. – № 1. – С. 48–85.
- 90 Петров, Б. М. Основные гидрооптические характеристики, методы их определения и некоторые результаты их измерений в естественных условиях / Б. М. Петров // Первичная продукция морей и внутренних вод. – Минск: Мин. высш., ср. спец. и проф. образов. БССР, 1961. – С. 281–288.
- 91 Пешеходько, В. М. Прижизненное выделение органических веществ морскими макрофитами в нормальных и экстремальных условиях / В. М. Пешеходько, Э. А. Титлянов // Взаимодействие между водой и живым веществом, Т. 2. – М., 1979. – С. 70–75.
- 92 Покатилова, Т. Н. Использование пиранометра для измерения энергии подводной солнечной радиации / Т. Н. Покатилова // Методические вопросы изуче-

ния первичной продукции планктона внутренних водоемов. – СПб.: Гидрометеоздат, 1993. – С. 139–146.

93 Практикум по информационным технологиям / под ред. В. С. Тикунова и С. А. Куролапа. – Воронеж, 2008. – 265 с.

94 Пырина, И. Л. Зависимость первичной продукции от состава фитопланктона / И. Л. Пырина // Первичная продукция морей и внутренних вод. – Минск: Мин. высш., ср. спец. и проф. образов. БССР, 1961. – С. 308–313.

95 Пырина, И. Л. Зависимость фотосинтеза фитопланктона от его биомассы и содержания хлорофилла / И. Л. Пырина // Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. – Л.: Наука, 1967. – С. 94–103.

96 Пырина, И. Л. Определение первичной продукции фитопланктона по максимальному фотосинтезу, суммарной солнечной радиации и прозрачности воды / И. Л. Пырина // Гидробиол. журн. – 1979. – Т. 15. – № 6, С. 109–113.

97 Пырина, И. Л. Определение подводной фотосинтетически активной радиации / И. Л. Пырина // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. – СПб.: Гидрометеоздат, 1993. – С. 132–138.

98 Рабинович, Е. Фотосинтез, Т. 3. / Е. Рабинович. – М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1959. – 936 с.

99 Ризниченко, Г. Ю. Математические модели биологических продукционных процессов : учебное пособие / Г. Ю. Ризниченко, А. Б. Рубин. – М.: Изд-во МГУ, 1993. – 302 с.

100 Рожнова, Т. А. Почвенный покров Карельского перешейка / Т. А. Рожнова. – М.–Л., 1963. – 183 с.

101 Розенберг, Г. С. Модели в фитоценологии / Г. С. Розенберг. – М.: Наука, 1984. – 265 с.

102 Романовский, Ю. М. Математическая биофизика / Ю. М. Романовский, Н. В. Степанова, Д. С. Чернавский. – М.: Наука, Главная редакция физико–математической литературы, 1984. – 304 с.

103 Россолимо, Л. Л. Задачи и установки лимнологии как науки / Л. Л. Россолимо // Тр. Лимнол. ст. в Косине. – 1934. – № 17. – С. 5–20.

- 104 Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана. – М.: ВНИИРО, 2003. – 202 с.
- 105 Саркисян, А. С. Численный анализ и прогноз морских течений / А. С. Саркисян. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 182 с.
- 106 Семенов, А. Д. Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши / А. Д. Семенов. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 541 с.
- 107 Сергеев, Ю. Н. Проблема математического моделирования многокомпонентной физико-биологической системы моря / Ю. Н. Сергеев // Вестник ЛГУ. – 1972. – сер.7. – №24. – С.115–125.
- 108 Сивко, Т. Н. Санитарная и гидрохимическая характеристика реки / Т. Н. Сивко // Биологические процессы на загрязненном участке реки (на примере верхнего Днепра). – Минск, 1973. – С. 12–32.
- 109 Справочник гидрохимика: рыбное хозяйство / А. И. Агатова, Н. В. Аржанова, С. С. Владимирский, В. Л. Зубаревич, Н. В. Мордасова, Н. А. Налетова, Н. И. Торгунова. – М.: Агропромиздат, 1991. – 224 с.
- 110 Степанова, А. Б. Гидрохимические особенности малых озер о. Валаам / А. Б. Степанова, Г. Ф. Шарафутдинова, Е. Ю. Воякина // Ученые записки РГГМУ. – СПб.: РГГМУ, 2010. – № 12. – С. 97–109.
- 111 Страшкраба, М., Гнаук А. Пресноводные экосистемы. Математическое моделирование : [пер. с англ.] / М. Страшкраба, А. Гнаук. – М.: Мир, 1989. – 376 с.
- 112 Сушня, Л. М. Влияние зоопланктонных организмов на интенсивность фотосинтеза прудового и озерного планктона / Л. М. Сушня // Тр. Биол. ст. на оз. Нарочь. – 1958. – №1. – С. 223–240.
- 113 Трифонова, И. С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер карельского перешейка / И. С. Трифонова. – Л.: Наука, 1979. – 168 с.
- 114 Трифонова, И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона / И. С. Трифонова. – Л.: Наука, 1990. – 184 с.

- 115 Трифонова, И. С. Влияние климатических изменений и эвтрофирования на динамику планктонных популяций мезотрофного озера / И. С. Трифонова. – СПб., 2003. – 123 с.
- 116 Трифонова, И. С. Содержание хлорофилла и интенсивность фотосинтеза фитопланктона / И. С. Трифонова, А. Л. Петрова // Экология зарастающего озера и проблема его восстановления. – СПб.: Наука, 1999. – С. 133–142.
- 117 Умнова, Л. П. Сравнение результатов определения первичной продукции планктона прямым и косвенным методами / Л. П. Умнова // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер / АН СССР. – 1979. – 186 с
- 118 Федеров, В. Д. Экология / В. Д. Федеров, Т. Г. Гильманов. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – 464 с.
- 119 Филенко, Р. А. Особенности увлажнения земель Карельского перешейка / Р. А. Филенко // Северо–Запад, Вып.1. – Л., 1959. – С.49–62.
- 120 Финенко, З. З. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды / З. З. Финенко, Л. А. Ланкская // Экологическая физиология планктонных водорослей. – Киев: Наукова думка, 1971.
- 121 Финенко, З. З. Пигменты в морских одноклеточных водорослях и интенсивность фотосинтеза / З. З. Финенко, Д. К. Акинина, Л. М. Сергеева, Г. П. Берсенева, В. С. Тен // Экологическая физиология морских планктонных водорослей. – Киев: Наукова думка, 1971.
- 122 Фурсова, П. В. Математическое моделирование в экологии сообществ : обзор литературы / П. В. Фурсова, А. П. Левич // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов (обзорная информация ВИНТИ). – 2002. – № 9. – 98 с.
- 123 Хайлов, К. М. Экологический метаболизм в море / К. М. Хайлов. – Киев: Наукова думка, 1971. – 252 с.
- 124 Харкевич, Н. С. Характеристика органических веществ вод Южной Карелии / Н. С. Харкевич // Тр. Карел. отд. ГосНИОРХ. – 1968. – Т. 5. – Вып. 1. – С. 59–65.
- 125 Хатчинсон, Д. Э. Лимнология / Д. Э. Хатчинсон. – М.: Прогресс, 1969. – 591 с.

- 126 Хендерсон-Селлерс, Б. Инженерная лимнология / Б. Хендерсон-Селлерс ; под ред. К. Я. Кондратьева. – Л.: Гидрометеиздат, 1987. – 335 с.
- 127 Хирсанов, Н. И. Управление эвтрофированием водоемов / Н. И. Хирсанов, Г. К. Осипов – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – 278 с.
- 128 Шарафутдинова, Г. Ф. Влияние освещенности на продуцирование органического вещества в озерах о. Валаам / Г. Ф. Шарафутдинова // XIV Съезда РГО, 11–14 дек. 2010 г. : материалы. – СПб. – электронная публикация.
- 129 Шарафутдинова, Г. Ф. Влияние освещенности на продуцирование органического вещества в малых озерах / Г. Ф. Шарафутдинова // Международная конференция «География в системе наук о земле: современные проблемы науки и образования» : [посвящ. 165–летию создания РГО и 85–летию организации географического факультета в СПбГУ: материалы]. – СПб.: СПбГУ, 2011. – С. 257–264.
- 130 Шарафутдинова, Г. Ф. Влияние биогенных элементов на первичную продукцию малых озер Карельского перешейка / Г. Ф. Шарафутдинова // Международная конференция «Современные проблемы географии и геоэкологии» : [посвящ. 90–летию почетного профессора СПбГУ, д.г.н. А.Г. Исаченко: материалы]. – СПб.: СПбГУ, 2012. – С. 223–233.
- 131 Шарафутдинова, Г. Ф. Мониторинговые наблюдения первичной продукции фитопланктона в озерах Карельского перешейка / Г. Ф. Шарафутдинова // Международная молодежная конференция «Науки о Земле и цивилизация» : сб. науч. тр. – СПб.: РГПУ им. А.И. Герцена, 2012. – С. 242–246.
- 132 Шарафутдинова, Г. Ф. Первичная продукция, как важный параметр мониторинга поверхностных вод, на примере озер Карельского перешейка / Г. Ф. Шарафутдинова // Известия РГПУ им. А.И. Герцена. – СПб.: РГПУ им. А.И. Герцена, 2012. – №153(2). – С. 129–134.
- 133 Шелутко, В. А. Численные методы в гидрологии / В. А. Шелутко – Л.: Гидрометеиздат, 1991. – 238 с.
- 134 Шелутко, В. А. Методы обработки и анализа гидрологической информации : учебно-метод. пособие / В. А. Шелутко. – СПб., 2007. – 192 с.



- 135 Шифрин, К. С. Введение в оптику океана / К. С. Шифрин. – Л.: Гидрометеоиздат, 1983. – 277 с.
- 136 Яндекс карты [Электронный ресурс]: карта Карельского перешейка. URL: <http://maps.yandex.ru/?ll=29.856191%2C60.617892&spn=4.982300%2C2.140972&z=8&l=sat%2Cskl> (дата обращения 12.05.2012).
- 137 Antia N. J. a.o. Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere. – *Limnol. And Oceanogr.*, 1963, 7, 36–41.
- 138 Armitage K. B., House H.B. A limnological reconnaissance in the area of Me-Murdo Sound, Antarctica. *Limnol. Oceanog.*, 1962, 7: 36–41.
- 139 Arst H., Erm A., Kangro K., Noges T., Noges P. Comparision of spectral and broad-band models for computing photosynthetically absorbed radiation in turbid waters / *Bor. env. res.*, Helsinki, 2006, 11, 55–65.
- 140 Clarke G.L. Dynamic of production in a marine area. *Ecol. Monographs*, 1946, 16, p. 321–335.
- 141 Cushing D.H. Production of carbon in the sea. *Nature*, 1957, 179, 876.
- 142 Dieneen C. F. An ecological study of a Minnesota pound. *Amer. Midland Naturalist*, 1953, 50, p. 349–376.
- 143 Dillon F. J., Rigler F.H. A simple method of predicting the capacity of a lake for development based on lake trophic status. – *J. Fish. Res. Board Canada*, 1975, v. 32, N 9, p. 1519–1531.
- 144 Edmondson W.T. Changes in Lake Washington following an increase in the nutrient income. – *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1961, v. 14, pt 1, p. 167–175.
- 145 Eppley R W. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull. Nat. Ocean. Atmos. Adm.* vol. 70:1063–85, 1972.
- 146 Eppley R W., Coatsworth J.L., Solozzano L. Studies of nitrate reductase in marine phytoplankton. *Limnol. And Oceanogr.*, 1969, 14, № 2.
- 147 Erm A., Arst H., Noges P., Noges T., Reinart A. and Sipelgas L. Temporal Variations in Bio-Optical Properties of Four North Estonian Lakes in 1999–2000 / *Geophysica*, Helsinki, 2002, 38 (1–2), 89–111.

- 148 Fogg G.T., Nalewajko C., Watt W.D. Extracellular products of phytoplankton photosynthesis // Proc. Roy. Soc. London. 1965. Vol. 162, N 989, p. 456–470.
- 149 Fogg G.E. The ecological significance of extracellular products of phytoplankton photosynthesis. Bot. Mar. 1983, 26: 3–14.
- 150 Gerloff G.C., Fitzgerald G.P., Skoog F. The mineral nutrition of *Microcystis aeruginosa*. Amer. J. Bot., 1952, 39, 26–32.
- 151 Gilmartin M. The primary production of a British Columbia fiord. – J. Fish. Res. Board Canada, 1964, 21, 505–538.
- 152 Goldman J. C., Carpenter E.J.. A kinetic approach to the effect of temperature on algal growth. Limnol. Oceanogr., 1974, vol. 19: 756–766.
- 153 Grant B.R. The action of light on nitrate and nitrite assimilation by the marine chlorophyte, *Dunaliella tertiolecta* (Butcher) – J. Gen. Microbiol., 1967, 48.
- 154 Hellebust I.A. Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton // Limnol. and Oceanogr. 1965. Vol. 10, N 2, p. 154–168.
- 155 Hellebust J.A. Light: plants. – In: Marine ecology. Vol. 1, pt. 1. Ed. by O. Kinne. 1970, p. 125–158.
- 156 Hobbie J.E. Carbon 14 measurements of primary production in two arctic Alaskan lakes. – Verh. Int. Verein. Limnol., 1964. v. 15, pt 1, p. 360–364.
- 157 Hutchinson, G. E. Marginalia—Eutrophication. American Scientist, 1973, 61, p. 269–279.
- 158 Jahn T.L. Effects of hydrogen ion concentration on growth of *Euglena gracilis*. Biol. Bull., 1931, 61. 387.
- 159 Jan Karlsson, Pär Byström, Jenny Ask, Per Ask, Lennart Persson, Mats Jansson. Light limitation of nutrient-poor lake ecosystems // Nature. 2009. V. 460. P. 506–509.
- 160 Jonathan J. Cole, Stephen R. Carpenter, Michael L. Pace, Matthew C. Van de Bogert, James L. Kitchell, James R. Hodgson. Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon // Ecology Letters. 2006. V. 9. № 5. P. 558–568.
- 161 Jonathan J. Cole Ecology: Production in pristine lakes // Nature. 2009. V. 460. P. 463–464.

- 162 Jorgensen S.E. Handbook on environmental data and ecological parameters. Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt: Pergamon Press, 1979. 1162 p.
- 163 Juday C. The annual energy budget of an inland lake. *Ecology*, 1940, 21, p. 438–450.
- 164 Ketchum B. H. The absorption of phosphate and nitrate by illuminated cultures of *Nitxschia closterium*. – *Amer. J. Bot.*, 1939, 26, № 4.
- 165 Kiefer, D.A. and Cullen, J.J. Phytoplankton growth and light absorption as regulated by light, temperature, and nutrients. – *Polar Research*, 1991, 10, 163–172.
- 166 Kiefer, D.A. and Mitchell, B.G. A simple, steady state description of phytoplankton growth based on absorption cross section and quantum efficiency. *Limnol. Oceanogr.* 1983. 28: 770–776.
- 167 Kuenzler E.J., Perras J.P. Phosphatases of marine algae. – *Biol. Bull.*, 1965, 128, № 2.
- 168 Kuenzler E.J., Ketchum B. H. Rate of phosphorus uptake by *Phaeodactylum tri-cornutum*. – *Biol. Bull.*, 1962, 123, № 1.
- 169 Laws, E.A., Bannister, T.T. Nutrient and light-limited growth of *Thalassiosira fluviatilis* in continuous culture, with implications for phytoplankton growth in the ocean. *Limnol. Oceanogr.* 1980. 25: 457–473.
- 170 Lehman J.T., Botkin D.B., Likens G.E. The assumptions and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamic. *Limnol. Oceanogr.*, 1975, vol. 20 (3): 313–364.
- 171 Lindemann R.L. The trophic-dinamic aspect of ecology. *Ecology*, 1942, v. 23, N. 4, p. 399–418.
- 172 Lund J. W. C. Studies on *Asterionella formosa* Hass. — *J. Ecology*, 1950, vol. 38, N 1, p. 1–14.
- 173 Macfadyen F. The meaning of productivity in biological systems. *J. Animal. Ecol.*, 1948, 17, p.75–79.
- 174 Macfadyen F. Biologische Produktivität. *Arch. Hydrobiol*, 1950, 43 (цитировано по ссылке).

- 175 Maegawa M. Measurement of photosynthesis and productivity of the cultivated *Monostroma* population // *La mer*. 1980. Vol. 18, № 3.
- 176 McCree, K. J. A rational approach to light measurements in plant ecology. *Commentaries in Plant Science* No. 5, October 1973. *Current Advances in Plant Science* 3(4): 39–43.
- 177 Michalski M.F.P., Nicolls K.H., Johnson M.G. Phosphorus removal and water quality improvements in Gravenhurst Bay, Ontario. – *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1975, v. 19, pt 1, p. 644–659.
- 178 Monod J. *Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes*. Paris, Hermann et Cil., 1942. (цитировано по ссылкам).
- 179 Nalewajko C. Photosynthesis and excretion in various planktonic algae // *Limnol. and Oceanogr.* 1966. Vol.11, N 1, p.63–78.
- 180 Odum H.T. Trophic structure and productivity of Silver Spring. Florida. *Ecol. Monographs*, 1957, 27, p. 55–112.
- 181 Osterlind S. Growth conditions of the alga *Scenedesmus quadricauda*. *Symb. Botanicae Upsalienses*, 1949, 10, 3, 1–141.
- 182 Park Th. Some observations on the history and scope population ecology. *Ecol. Monographs*, 1946, 16, p. 313–320.
- 183 Parsons, T. R., K. Stephens, and M. Takahashi The fertilization of Great Central Lake. I. Effect of primary production – *Fish. Bull.*, 1972. vol. 70(1)., p. 13–48.
- 184 Platt T., Gallegos C.L., Harrison W.G. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton // *J. Mar. Res.* – 1980. – 38, №4. – P. 687 – 701.
- 185 Provasoli, L. Organic regulation in phytoplankton fertility. – In: *The Sea*, 2, M.N. Hill (Ed.), 1963.
- 186 Ricker E.E. Production and utilization of fish populations. *Ecol. Monographs*, 1946, 16, p. 373–391.
- 187 Riley G.A., Stommel H., Bumpus D.F. Quantitative ecology of plankton of the Western North Atlantic // *Bull. Bindham Oceanogr. Collection*, 1948, v.11, N3, pp. 1–74.

- 188 Rodhe, W. Standard correlations between pelagic photosynthesis and light. Mem. 1st. Ital. Idrobiol., 1965, 18 Suppl., p. 365–381.
- 189 Ryther, J. H. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. Limnol. & Oceanogr., 1956, 1: 61–70.
- 190 Sakshaug, E., K. Anderaen, and D. A. Kiefer. A steady state description of growth and light absorption in the marine planktonic diatom *Skeletonema costatum*. Limnol. Oceanogr. 1989, 34: 198–205.
- 191 Samnel S., Shan P.M., Fogg G.E. Liberation of extracellular products of photosynthesis tropical phytoplankton // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1969. Vol.51, N 4, p.122–140.
- 192 Serruya C, Serruya S., Pollinger U. Wind, phosphorus release and division rate of *Peridinium* in lake Kinneret. – Verh. Int. Ver. Limnol., 1978, vol. 20, N 2, p. 1096–1102.
- 193 Smith, T.M., J.R. Miller, and G.L. Russell,: Seasonal oceanic heat transports computed from an atmospheric model and ocean temperature climatology. Dynam. Atmos. Oceans, 1989, 14, 77–92.
- 194 Steemann–Nielsen E. The use of radio–active carbon ( $C^{14}$ ) for measuring organic production in the sea // J. Cons. 1952 Vol. 18, N 1–3. P.117–140.
- 195 Steemann–Nielsen E. On detrimental effects of high light intensities on the photosynthetic mechanism. Physiol. Plantarum, 1952a, 5. 334–344.
- 196 Steemann–Nielsen E. The production of antibiotics by plankton algae and its effect upon bacterial activities in the sea. Deep–Sea Res., Suppl., 1955, 3, 281–286.
- 197 Steemann–Nielsen E. Investigations of the rate of primary production at two Danish light ships in the transition area between the North Sea and the Baltic. – Skr. Danm. fisk. Havinders, 1964, 4, 31–77.
- 198 Talling J.F. The photosynthetic activity of plankton in East African lakes. – Int. Rev. ges. Hydrobiol., 1965, v.50, N 1, p. 1–32.
- 199 Teal J.M. Community metabolism in a temperate cold spring. Ecol. Monographs, 1957, 27, p. 283–302.

- 200 Teft L., Taylor W. R., McCarthy J. J. Uptake and release of phosphorus by phytoplankton in the Chesapeake Bay estuary, USA. – *Mar. Biol.*, 1975, vol. 33, N 1, p. 21–32.
- 201 Tilman D. Resource competition and community structure. New Jersey: Princeton, 1982. 290 p.
- 202 Ukeles R. The effect of temperature on the growth and survival of several marine algae species. *Biol. Bull.*, 1961, vol. 120, p. 255–264.
- 203 Williams, P. J. Le B. and Robinson, C Seasonal Differences in the Control of Productivity in the Rhone Outfall Region of the Gulf of Lions. *CEC Water Pollution Reports*, 1990, 20, 145–154.
- 204 Zsolnay A. Total labile carbon in the euphotic zone of the Baltic Sea as measured by BOD. – *Mar. Biol.*, 1975, v. 29, N 2, p. 125–128.

Приложение А. Данные натуральных наблюдений

Таблица А.1 – Средние значения лимнологических параметров для поверхностного и придонного горизонта оз. М. Ровенское, М. Бородинское и Холмово (с мая по сентябрь 2010–2011 гг) и оз. Суури (летние месяцы 2009–2012 гг.)

Параметры	М.Ровенское		М.Бородин.		Холмово		Суури	
	пов	дно	пов	дно	пов	дно	пов	дно
Площадь зеркала, км <sup>2</sup>	0.01		0.02		0.05		0.50	
Глубина, м	3.7		3.1		5.5		5.0	
Прозрачность, м	1.0		0.7		1.8		1.7	
Температура, °С	19.7	6.0	18.4	7.7	18.1	6.1	17.3	10.8
<i>pH</i>	6.4	5.9	6.3	5.9	5.9	5.8	6.6	6.14
Удельная электр-ть, мкСм/см	36.1	59.6	44.8	56.9	20.2	32.5	79.9	80.9
<i>O</i> <sub>2</sub> , %	90	2	67	4	85	5	80	1.8
Лабильная органика, мгО/л	26.0	49.8	36.9	49.5	17.1	23.8	8.0	–
<i>CO</i> <sub>2</sub> , мг/л	8.1	39.6	7.0	33.4	8.4	39.6	–	–
Цветность, °Pt-Со шкалы	173	281	247	302	121	227	66	139
Мутность, мг/л	0.9	5.9	0.8	4.0	0.3	4.7	0.52	6.46
мг <i>P</i> <sub>PO4</sub> /л	0.003	0.010	0.005	0.010	0.003	0.006	0.002	0.004
мг <i>N</i> <sub>NH4</sub> /л	1.08	1.37	1.07	1.3	0.60	0.92	0.75	0.88
мг <i>N</i> <sub>NO2</sub> /л	0.004	0.006	0.004	0.005	0.003	0.004	0.004	0.004
мг <i>N</i> <sub>NO3</sub> /л	0.14	0.09	0.10	0.09	0.10	0.10	0.18	0.16
мг <i>Si</i> /л	4.0	5.2	4.4	6.2	2.6	4.3	1.9	2.66
мг <i>Fe</i> <sub>общ</sub> /л	0.47	1.10	0.55	0.84	0.27	0.88	0.50	–

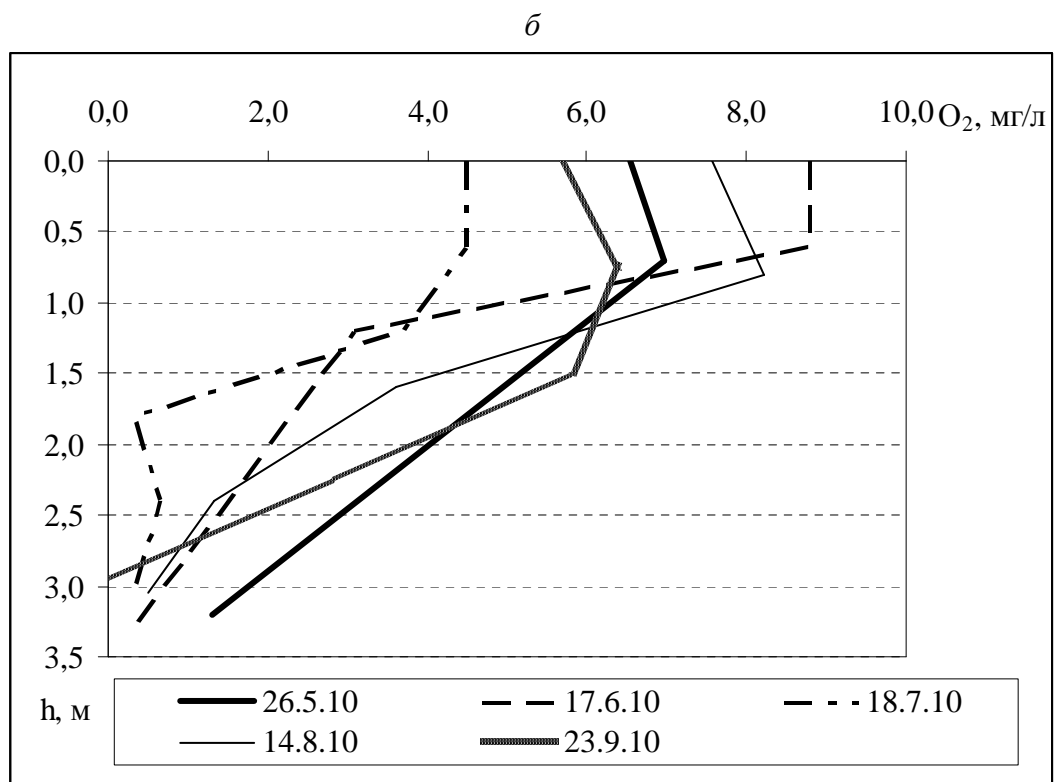
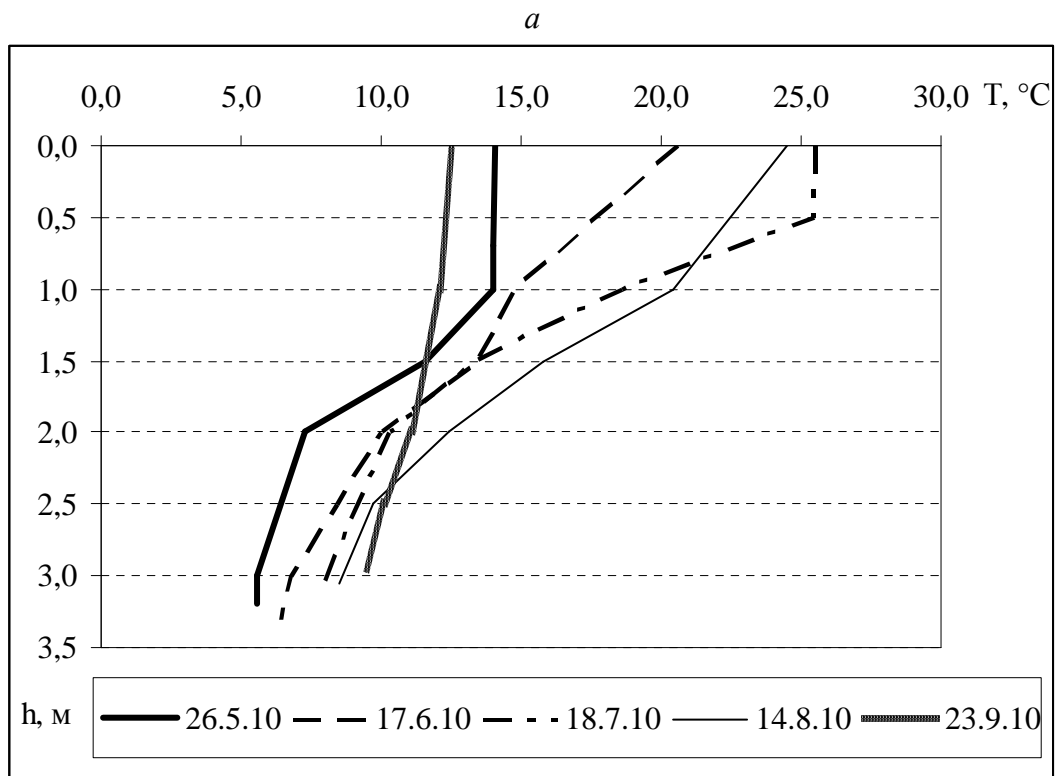


Рисунок А.2 – Температурная (а) и кислородная (б) стратификации в оз. Малое Бородинское, май–сентябрь 2010 года



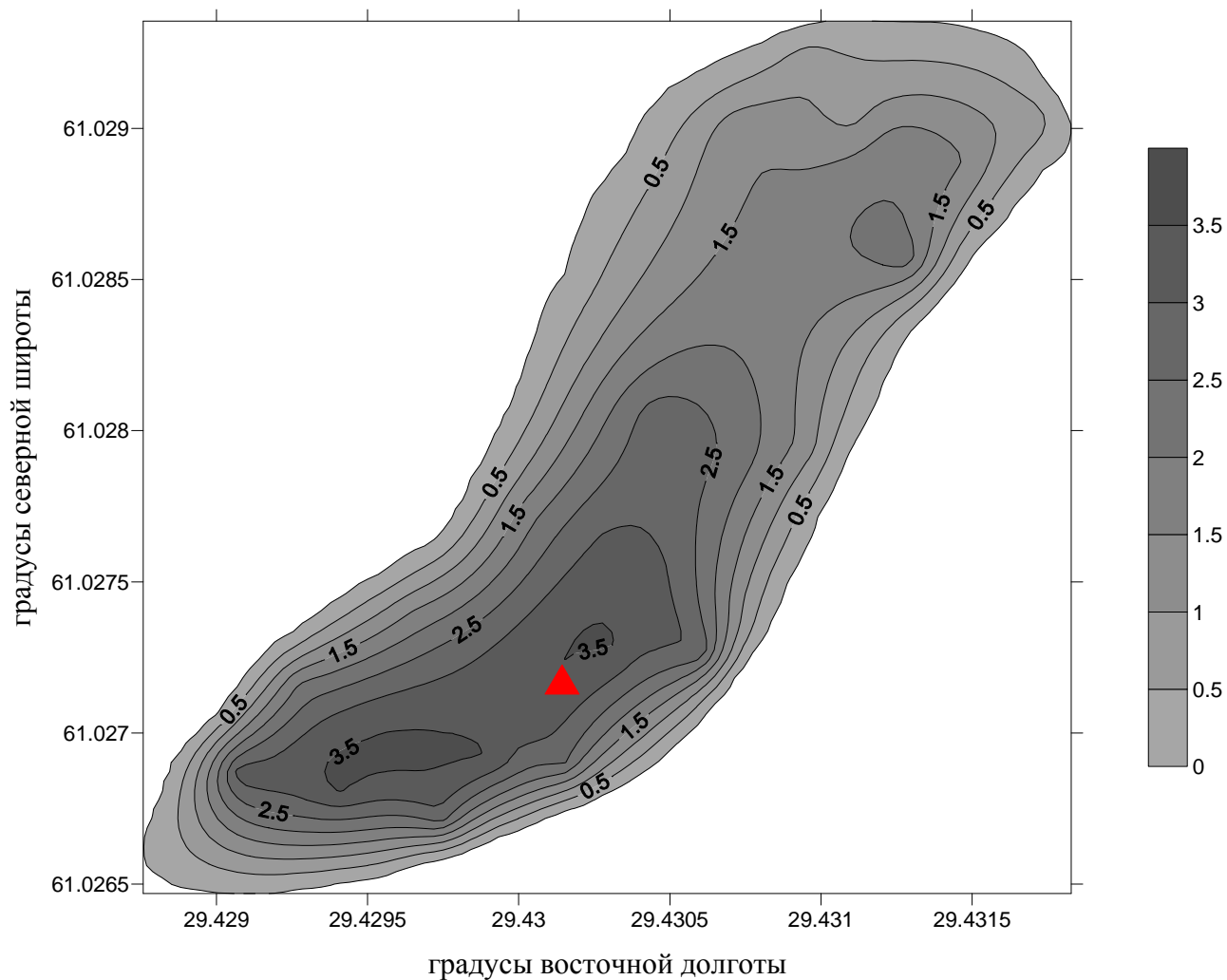


Рисунок А.3 – Изобаты оз. Малое Бородинское, съемка произведена в 2010 г.

*Примечание: красным треугольником отмечено место ежемесячного (май–сентябрь) отбора проб*

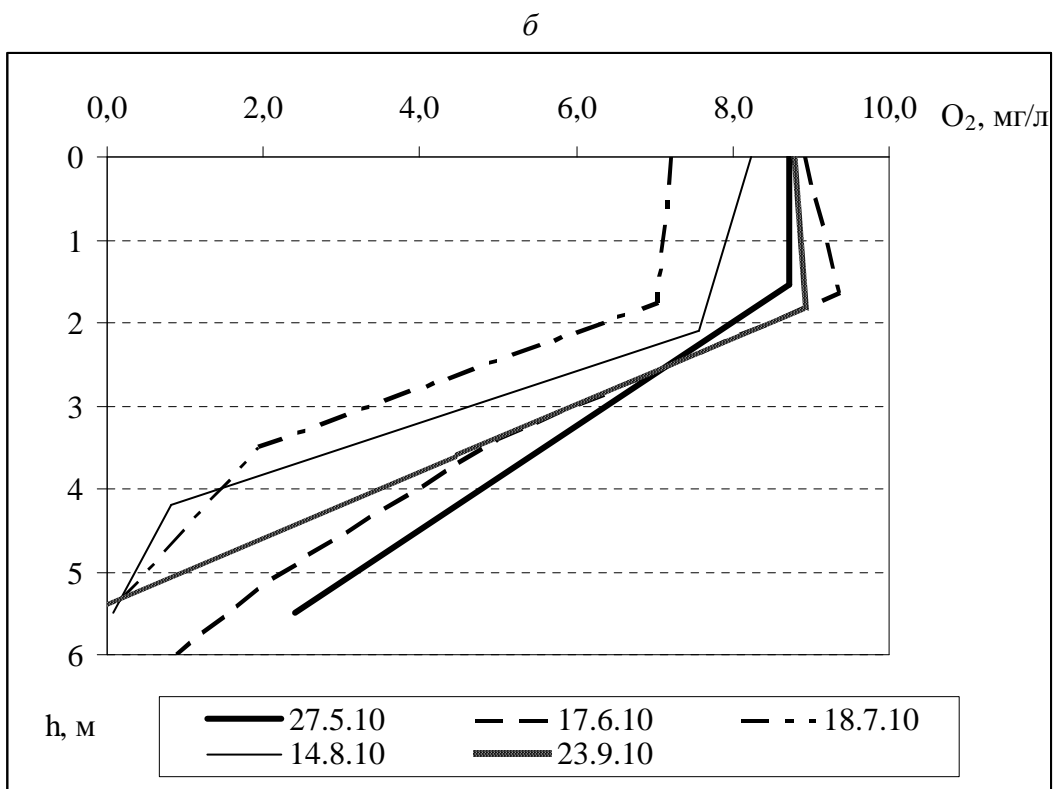
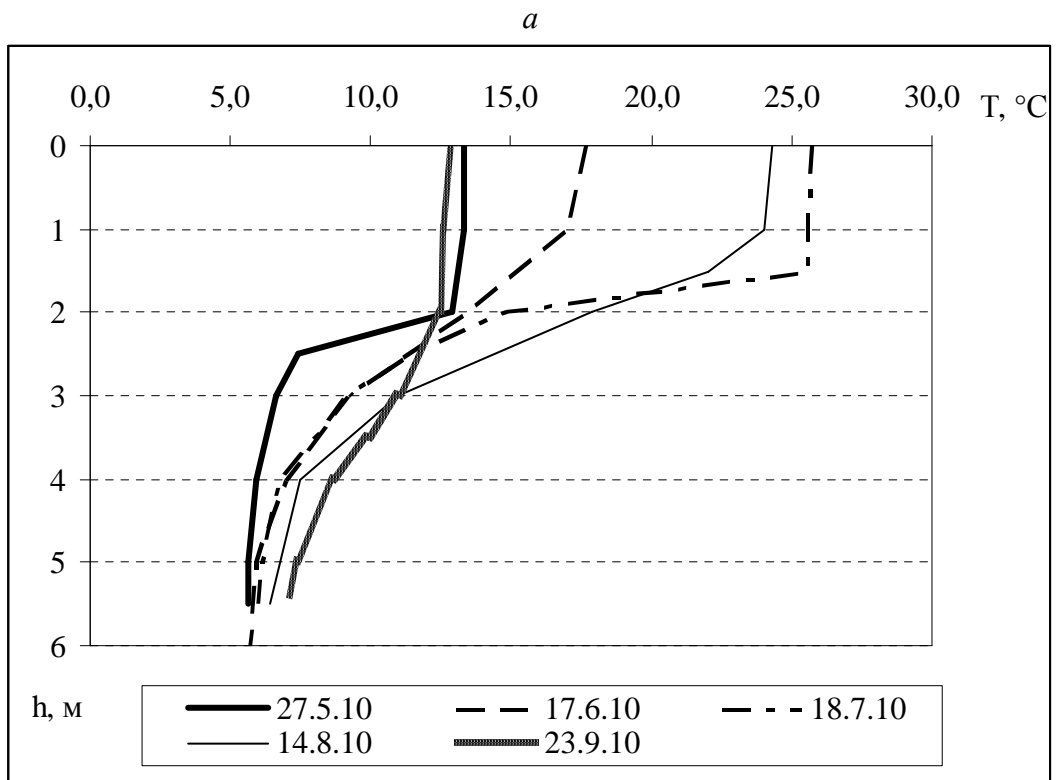


Рисунок А.4 – Температурная (а) и кислородная (б) стратификации в оз. Холмово, май–сентябрь 2010 года

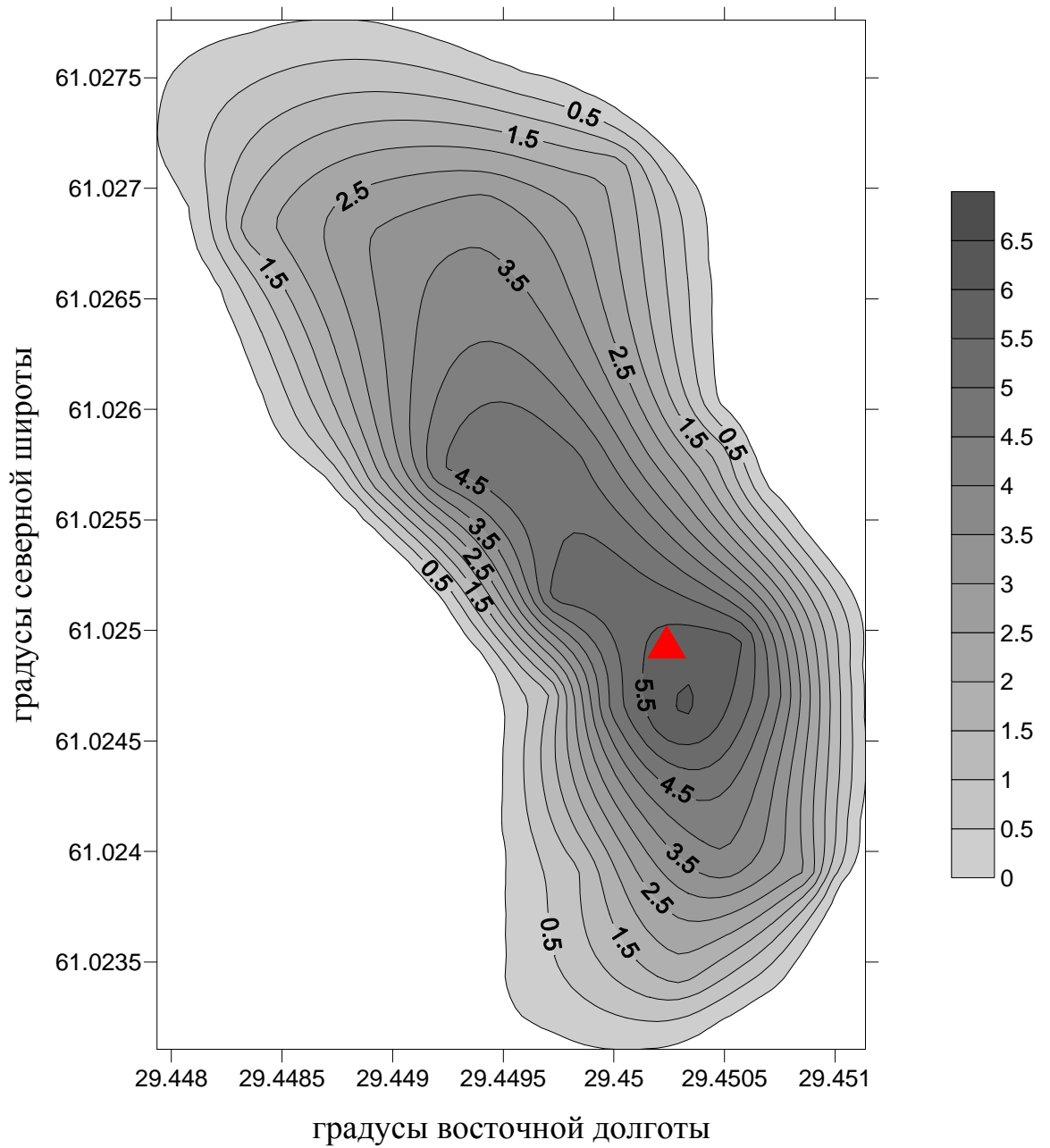


Рисунок А.5 – Изобаты оз. Холмово, съемка произведена в 2010 г.  
 Примечание: то же что и на рисунке 3

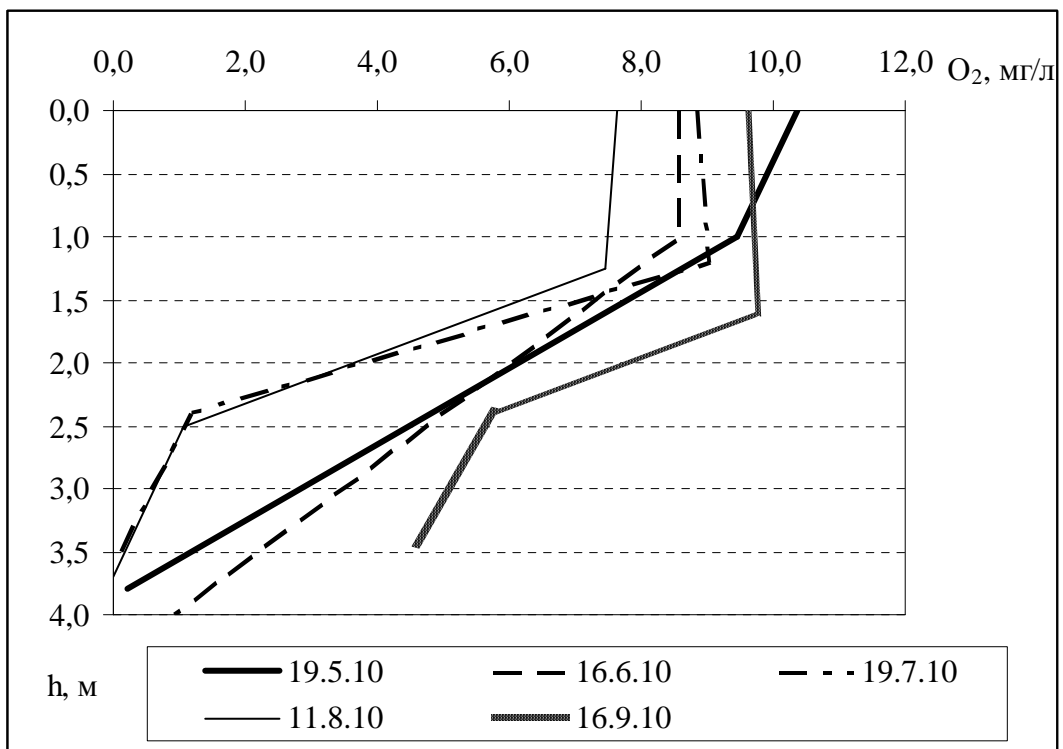
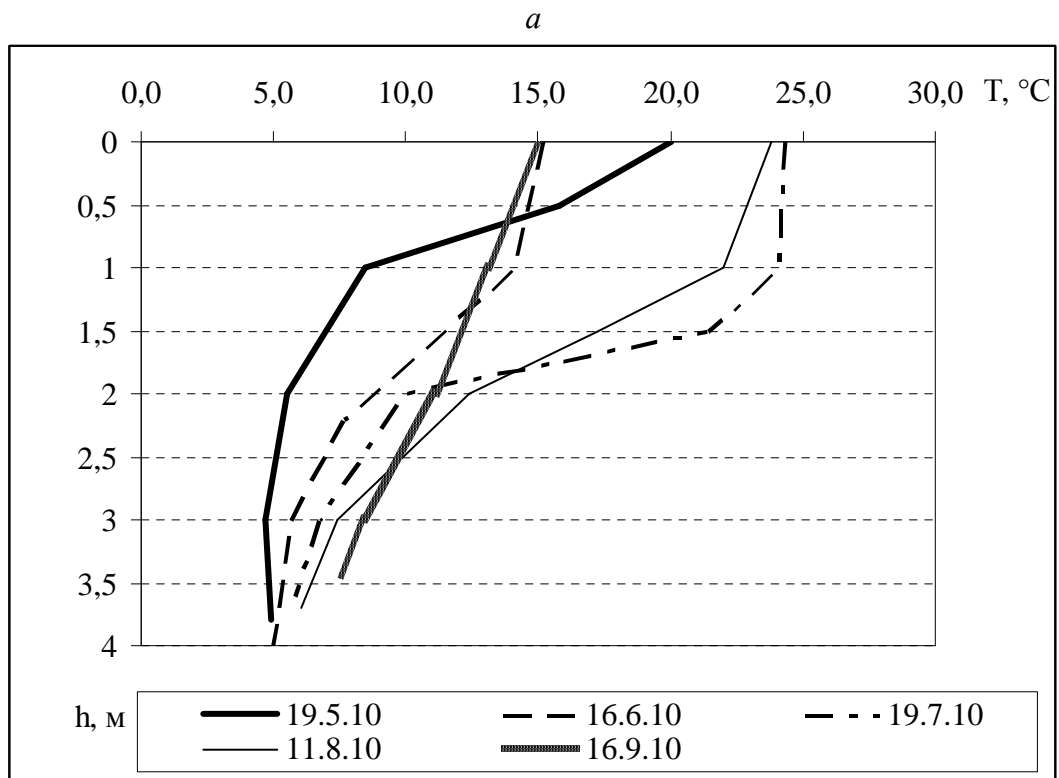


Рисунок А.6 – Температурная (а) и кислородная (б) стратификации в оз. Малое Ровенское, май–сентябрь 2010 года

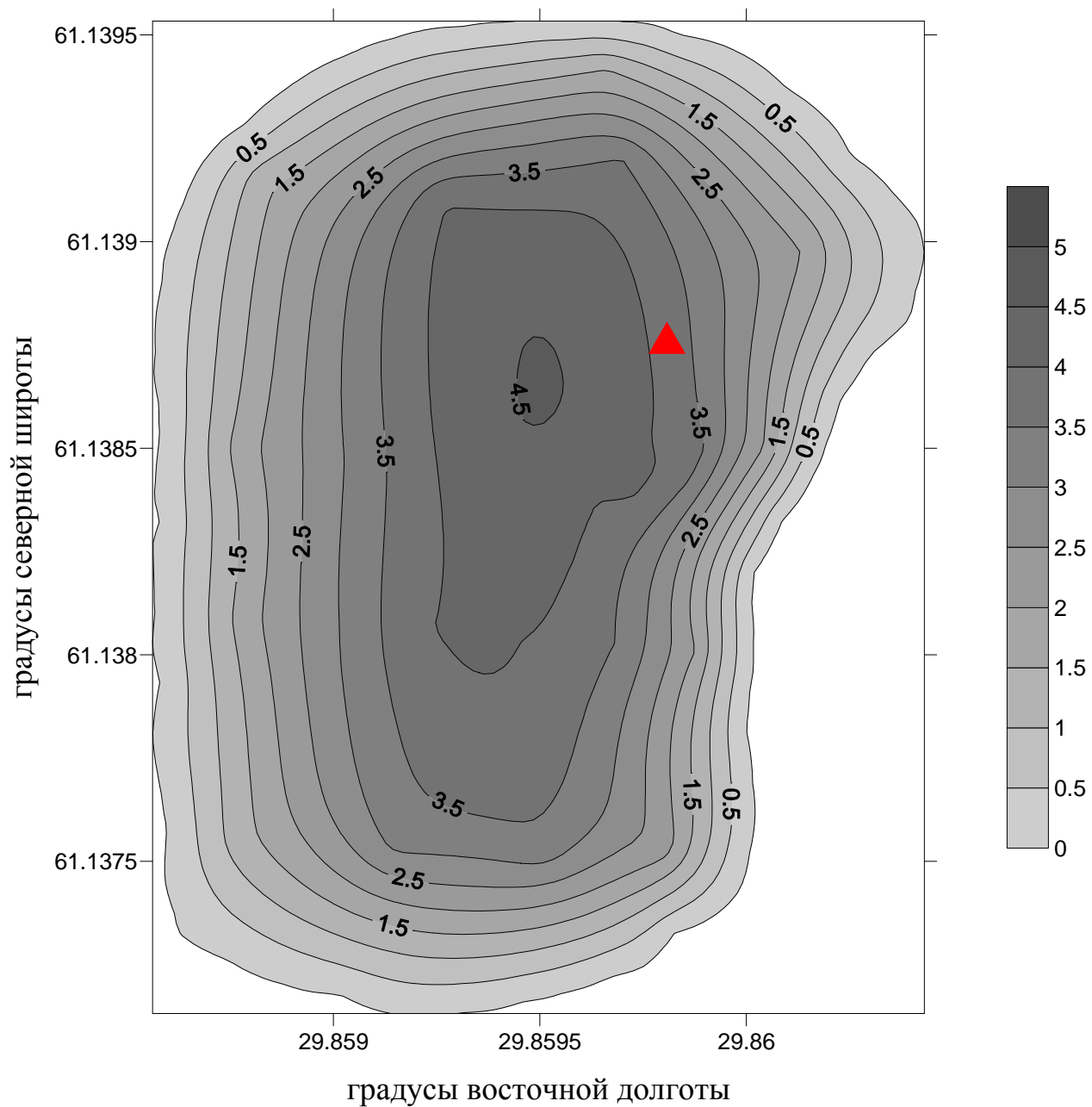


Рисунок А.7 – Изобаты оз. Малое Ровенское, съемка произведена в 2010 г.

*Примечание: то же что и на рисунке 3*

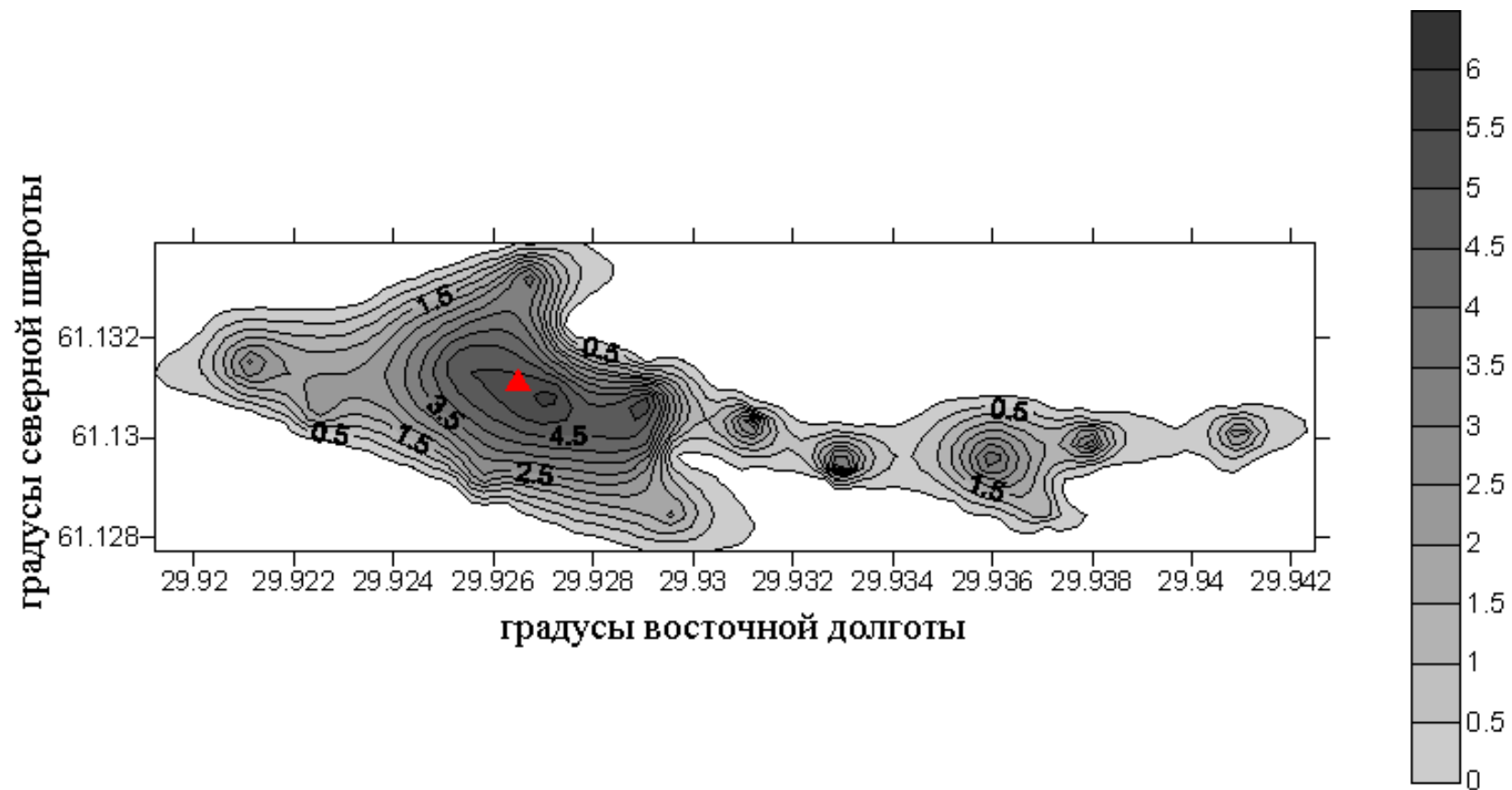


Рисунок А.8 – Изобаты оз. Суури, съемка произведена в 2012 г.

*Примечание: то же что и на рисунке 3*

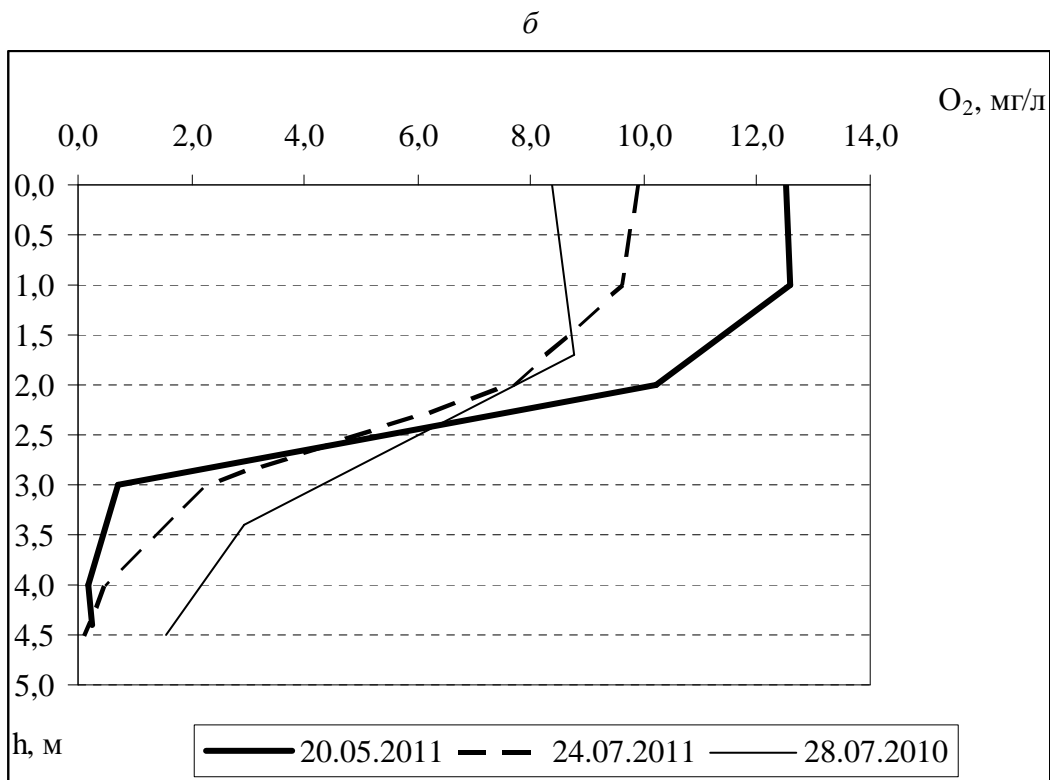
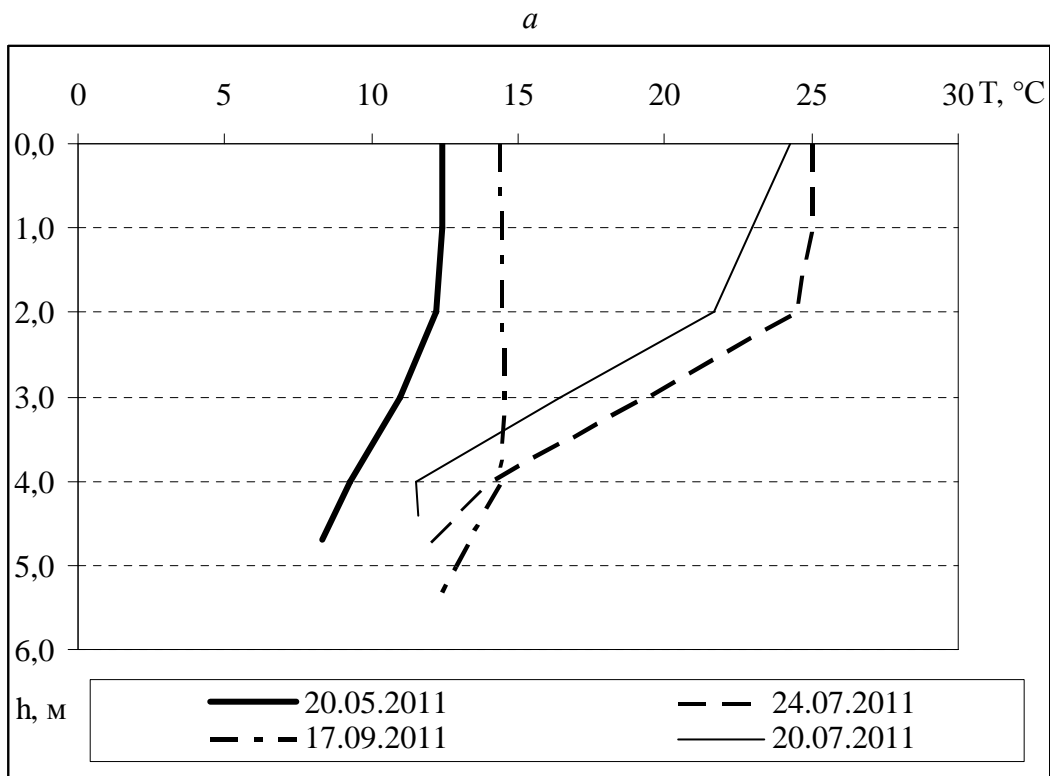


Рисунок А.9 – Температурная (а) и кислородная (б) стратификации в оз. Суури, в различные месяцы 2010 и 2011 гг.

Таблица А.10 – Гипотетические значения лимнологических параметров в поверхностном горизонте олиготрофного и эвтрофного озер 1 июля

параметры/озеро	Олиготрофное	Эвтрофное
$T$ , °C	23.0	24.0
$pH$	5.6	7.2
$SD$ , м	4.0	1.0
Мутность, мг/л	0.54	2.00
мг $P_{PO_4}$ /л	0.005	0.051
мг $N_{NH_4}$ /л	0.025	0.3
$I_{0.1}$ , %	89.74	54.85
$F$ , мг сух. веса/л	0.50	8.00
$Z$ , мг сух. веса/л	0.1	0.6
$B$ , мг сух. веса/л	0.006	0.069