

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
ГОУ ВПО «Иркутский государственный университет»
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ПРИ ИГУ

Е. А. Зилов

**АНАЛИЗ И ПРОГНОЗ ИЗМЕНЕНИЙ
ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ
НА ОСНОВЕ МОДЕЛЬНЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ**

Монография



УДК 504:574.5:396.6(285.2)
ББК 28.082
3-61

*Печатается по решению Ученого совета
Научно-исследовательского института биологии при ИГУ*

Рецензенты: чл.-корр. РАН Г. С. Розенберг
проф., д-р техн. наук С. С. Тимофеева

Зилов Е. А.

3-61 Анализ и прогноз изменений водных экосистем на основе модельных экспериментов : монография / Е. А. Зилов. – Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2010. – 231 с.

ISBN 978-5-9624-0413-4

Монография посвящена разработке методологических подходов к оценке функционирования крупных водных экосистем в условиях внешней нагрузки (на примере оз. Байкал). Приведены результаты натурных опытов с мезокосмами, в которых определялось действие основных аллохтонных веществ на компоненты планктонного сообщества оз. Байкал. Обнаружены значительные различия в реакции подледного и летне-осеннего комплексов планктона на внешние воздействия. Полученные результаты использованы для построения математических моделей возмущений экосистемы оз. Байкал на основе идеологии сложного модельного эксперимента. Предложено в качестве индикатора состояния экосистем использовать такую целевую функцию, как структурная эксэргия, снижающуюся при неблагоприятных изменениях экосистем.

Книга предназначена для экологов, лимнологов, гидробиологов, специалистов в области окружающей среды, докторантов, аспирантов и студентов соответствующих специальностей.

Библиогр. 530 назв. Ил. 51. Табл. 42.

УДК 504:574.5:396.6(285.2)
ББК 28.082

ISBN 978-5-9624-0413-4

© Зилов Е. А., 2010
© ГОУ ВПО «Иркутский государственный университет», 2010

Оглавление

Предисловие	4
Раздел I. Модельный эксперимент в экологии.....	7
Глава 1. Роль и место модельного эксперимента в экологическом прогнозировании	7
Глава 2. Модели экосистем.....	20
Глава 3. Модельные экосистемы.....	30
Раздел II. Аналитическое моделирование водной экосистемы.....	53
Глава 4. Экосистема как сложная термодинамическая система.....	53
Глава 5. Существующие подходы к термодинамическому описанию экосистем.....	57
Глава 6. Экосистема как гиперцикл.....	66
Глава 7. Анализ динамики и устойчивости гиперциклических моделей разной сложности	68
Раздел III. Сложный модельный эксперимент	75
Глава 8. Методология сложного модельного эксперимента.....	75
Глава 9. Получение экспериментальных данных по взаимодействию компонентов планктона оз. Байкал в разные сезоны с основными загрязнителями	81
Глава 10. Модель возмущений экосистемы оз. Байкал и результаты экспериментов с ней.....	124
Раздел IV. Термодинамические целевые функции в экологии.....	137
Глава 11. Приложение термодинамических целевых функций к анализу экосистем	137
Глава 12. Понятие эксэргии.....	140
Глава 13. Поведение эксэргии в математических моделях.....	143
Глава 14. Поведение эксэргии в реальных экосистемах	149
Глава 15. Перспективы использования понятия эксэргии в экологии.....	183
Заключение.....	192
Библиографический список	195

Предисловие

Современная академическая экология, как и 40 лет назад (Margalef, 1973), зачастую оказывается бессильной при решении практических задач прогнозирования, необходимых для управления ресурсопользованием (Kumagai et al., 1999, Кондратьев, 1999). Как писал Р. Петерс, «экология может давать полезные, количественные, общие прогнозы, если ее теории будут: *эмпирическими*, так как лишь эмпиризм позволяет реалистично оценивать неопределенность, связанную с неучтенными факторами; *холистическими и упрощенными*, поскольку сложные или механистические теории показали себя практически непригодными; *практическими*, более связанными с насущными вопросами о природе, нежели с академической схоластикой» (Peters, 1991, p. 304).

Уже сейчас используется около 100 000 химических соединений. Если учесть, что для предсказания поведения в окружающей среде каждого из этих соединений мы должны знать, по крайней мере, 25 характеристик и для прогноза его воздействия на биоту нужно изучить его взаимодействие пусть не с 5 000 000 видов, населяющих планету, а лишь с 25 000 «ключевых» видов, то мы получим количество необходимых исследований $\approx 7,25 \cdot 10^{10}$, что, естественно, совершенно нереально (Jørgensen, 1998). Поэтому очевидно, что широко используемое сейчас биотестирование вряд ли способно решить проблемы экотоксикологической прогностики. Кроме того, нельзя не согласиться с Р. Маргалефом в том, что «к сожалению для биотестирования, эволюция не остановилась и тест-объекты подвержены изменениям при культивировании» (1992, с. 32). Представляется, что математическое моделирование и эксперименты с модельными экосистемами на сегодня едва ли не единственно возможные подходы к предсказанию последствий антропогенных воздействий на экосистемы (Beyers, Odum, 1993, Jørgensen, 1997, 2008).

Автор поставил перед собой цель разработать методологические подходы к оценке функционирования водных экосистем в условиях антропогенной нагрузки (на примере оз. Байкал). Для достижения указанной цели следовало решить следующие задачи:

- проанализировать существующие методы предсказания антропогенных изменений водных экосистем и выбрать наиболее продуктивные из них;
- получить данные о взаимодействии планктонного сообщества оз. Байкал с биогенными элементами и главными загрязнителями озера;
- обеспечить построение математической модели на основе этих экспериментальных данных;
- провести вычислительные эксперименты прогнозного характера с математическими моделями;
- исследовать пригодность различных интегральных показателей для оценки состояния экосистем и анализа их антропогенных изменений по литературным источникам, для математических моделей, результатов натурных экспериментов и полевых наблюдений.

Результаты мы попытались изложить в виде настоящей книги, выносимой на суд читателей. Насколько удачной оказалась попытка – судить читателям. Отзывы и пожелания будем рады получить по e-mail: eugenasilow@hotmail.com.

Исследования были поддержаны рядом грантов РФФИ: «Оценка устойчивости экологических систем с помощью физического, математического и комплексного моделирования (на примере озера Байкал)» (грант РФФИ № 94-04-12360), «Оценка состояния планктонных сообществ открытого Байкала и параметров, характеризующих продуцирование и деструкцию органического вещества» (грант РФФИ № 01-04-97227), «Изучение механизмов функционирования экосистемы озера Байкал» (грант РФФИ № 02-04-49362); грантами: Рособразования по научной отраслевой программе «Развитие научного потенциала высшей школы» «Создание эколого-информационной системы моделирования и прогнозирования состояния планктона озера Байкал», 2005 г.; Национального Центра Экологического Анализа и Синтеза (NCEAS) США, 2005–2006 г. «Массив данных по динамике планктона в озере Байкал за 60 лет: Исследование граней бриллианта Сибири» (ПЛАНКТОН ОЗЕРА БАЙКАЛ) / "The 60-year data set of plankton dynamics in Lake Baikal: Examining facets of the jewel of Siberia" (LAKE BAIKAL PLANKTON); государственным

контрактом «Разработка интегрального индекса для анализа и прогноза состояния экосистем на основе экологических целевых функций и проверка его применимости (на примере оз. Байкал и других водоемов Восточной Сибири)» по Федеральной целевой научно-технической программе «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития науки и техники» на 2002–2006 гг. по мероприятию «Проведение молодыми учеными научных исследований по приоритетным направлениям науки, высоких технологий и образования», 2006 г.

В этом году исполняется 10 лет с тех пор как нас оставила профессор, д-ра биол. наук О. М. Кожова (1931–2000), Заслуженный деятель науки РФ, которой автор сердечно благодарен за обучение. Автор искренне признателен своим наставникам, под влиянием и в ходе совместной работы с которыми писались: раздел IV – профессор С. Э. Йоргенсен, раздел III – профессора Д. И. Стом и В. И. Гурман; благодарен своему первому ученику П. Е. Серикову, по материалам совместной работы с которым написан раздел II. Огромное спасибо коллегам из Научно-исследовательского института биологии и Вычислительного центра Иркутского государственного университета, Иркутского вычислительного центра ВСФ СО РАН, Лимнологического института СО РАН, с кафедры химии окружающей среды Королевской школы фармакологии (Дания), факультета естественных наук Университета Пэ Джэ (Республика Корея), без помощи которых настоящая работа была бы невозможна.

Издание подготовлено при частичной финансовой поддержке программы «Фундаментальные исследования и высшее образование» (проект НОЦ-017 «Байкал») и «Развитие научного потенциала высшей школы (2009–2010 гг.)» (проект РНП.2.2.1.1/5901); аналитической ведомственной целевой программы «Развитие научного потенциала высшей школы (2009–2010 годы)» по теме № 2.1.1/1359; федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (2009–2013 гг.) по государственному контракту № 02.740.11.0018.

Раздел I

МОДЕЛЬНЫЙ ЭКСПЕРИМЕНТ В ЭКОЛОГИИ

Глава 1. Роль и место модельного эксперимента в экологическом прогнозировании

Последние десятилетия отмечены ростом осознания обществом нежелательных последствий научно-технического прогресса (Программа действий..., 1992). Страдают от загрязнения мировые запасы воды, как наиболее необходимого человечеству природного сырья. В первую очередь в «группу экологического риска» попали накопители воды: озера и водохранилища (Kira, 1993, Gleick, 1998, Straškraba, Tundisi, 1999). Предполагается, что объем только бытовых сточных вод к 2025 г. возрастет в 4–5 раз. Вполне понятно беспокойство общественности, но в условиях действительно существующего загрязнения природы зачастую серьезный научный анализ проблем подменяется демагогическим политиканством. Как справедливо отмечала в своей книге Элизабет М. Уилен (Whelan, 1985), риторика заняла место научной оценки и объективного определения риска того или иного мероприятия.

Но как определить грань между необоснованным запретом хозяйственной деятельности и экологической вседозволенностью? Для этого необходим обоснованный экологический прогноз последствий того или иного мероприятия (Bartell et al., 1992). В то же время современная академическая экология, как и 30 лет назад (Margalef, 1973), зачастую оказывается бессильной при решении практических задач прогнозирования, необходимых для управления ресурсопользованием (Kumagai et al., 1999).

«Экология может давать полезные, количественные, общие прогнозы, если ее теории будут:

- эмпирическими, так как лишь эмпиризм позволяет реалистично оценивать неопределенность, связанную с неучтенными факторами,
- холистическими и упрощенными, поскольку сложные или механистические теории показали себя практически непригодными,
- практическими, более связанными с насущными вопросами о природе, нежели с академической схоластикой» (Peters, 1991, p. 304).

В настоящее время существуют две большие группы способов прогнозирования: качественные и количественные.

Первые представляют собой систему логических умозаключений, позволяющих дать оценку вероятности возможных изменений («да – нет») и их направленности («хорошо – плохо»). Таким методом является, например, метод экспертных оценок (Розенберг, 1983).

Естественно, **такой метод не способен удовлетворить компетентные органы, принимающие решения**, когда следует сделать выбор между очевидными экономическими выгодами и гипотетическими экологическими последствиями.

М. П. Федоровым и И. А. Заир-Бек (1985) предлагалось для каждого водного объекта составлять список водопользователей, каждый из которых на основе ГОСТ 17.02.04-77, ГОСТ 17.01.02-80 и др. выдвигает свои требования к качеству воды. Из них отбираются наиболее жесткие, которые и становятся регламентирующими. Однако при таком подходе регламентирующие показатели основаны на системе ПДК, целесообразность применения которой давно стоит под сомнением (Строганов, 1976, Камшилов, 1977).

Т. А. Беляевой, В. С. Буяровым и Т. В. Малининой (1985) предлагалась интегральная оценка качества водной среды, основанная на показателях: 1) запаха, цветности, температуры, количества взвешенных веществ; 2) БПК, рН, содержания в воде кислорода, бихроматной окисляемости, содержания фосфатов, нитратов; 3) хлоридов, сульфатов, кальция, магния, натрия, калия; 4) микробиологических показателей; 5) присутствии слабо-, средне-, сильнотоксичных и особо ядовитых веществ. Схожий подход

предлагался и С. М. Дмитриевской (1998), выделившей 5 классов качества природных вод на основе совместного учета гидрохимических и органолептических характеристик. На наш взгляд, выполнение всех этих многочисленных анализов не обязательно выявит присутствие токсиканта, так как для того чтобы определить содержание какого-либо вещества, надо заранее знать о его присутствии.

Естественно, **обе эти системы не могут давать прогноза качества вод**, они способны только констатировать его текущее состояние или регламентировать его.

Интегральным показателем качества воды как среды для жизнедеятельности гидробионтов служит присутствие или отсутствие тех или иных групп организмов-индикаторов (Зиновьев, 1987, Кухта, 1989, Lake and stream..., 1992). Уже давно разработан ряд шкал сапробности-токсобности (напр., Алексеев, 1984), позволяющих оценить качество вод. Все чаще и чаще используются более сложные, чем основанные на видах-индикаторах, системы. Например, по люминесценции хлорофилла (Маторин и др., 1985, 1987, Васильев и др., 1988, Измestьева, Кузнецов, 1993), морфологическому разнообразию бактериопланктона (Kozhova, Dutova, 1998), его физиологической активности (Kirschner et al., 1999), морфологическому разнообразию фитопланктона (Kozhova et al., 1997), соотношению живых и мертвых особей в зоопланктоне (Измestьева, 1998), соотношению продукционных и деструкционных процессов в пелагиали (Измestьева, Шимараева, 1995, Izmet'eva, Shimaraeva, 1997). Однако, как справедливо отмечалось в работе О. М. Кожовой с соавт. (1985), применение метода биоиндикации зачастую дает противоречивые результаты, кроме того, практически невозможно установление прямолинейной и однозначной зависимости между экологическими параметрами.

Биоиндикация также не дает возможности прогнозировать качество воды, а лишь констатирует факт загрязнения.

Кроме того, надо отметить, что биоиндикация логически вырастает из основного ствола современной экологии – науки, по большей части все еще описательной, основанной на наблюдениях.

«Большая часть экологии состоит в наблюдениях и поиске возможных объяснений наблюдаемых явлений. Эти объяснения

не обязательно неправильны, проблема состоит в том, что уверенность в их правильности невелика. В то же время, эксперимент представляется лучшей альтернативой, поскольку планирование эксперимента предполагает наличие некоего ожидаемого результата и получение или неполучение его подтверждает или отвергает исследуемую гипотезу с большей уверенностью, нежели *post factum* толкование результатов наблюдений» (Hairston, 1991, p. 328). Научная прогностика в экологии вынуждена основываться на экспериментальном подходе (Norton, 1992).

Для прогноза воздействия тех или иных загрязняющих веществ на водоемы часто используют методы биотестирования (лабораторные опыты с культурами гидробионтов). Действительно, представляется вполне естественным, что «определив реакции выбранных организмов на те или иные изменения, можно судить о качестве воды с точки зрения ее пригодности для жизни гидробионтов» (Friedrich et al., 1992, p. 171).

Количество и разнообразие разработанных биотестов становится труднообозримым (Freshwater field tests..., 1994). Уже давно изучается токсическое действие целого ряда поллютантов на водоросли (напр., Silverberg et al., 1977, Stratton, 1984, Algal bioassays..., 1985, Брагинский и др., 1987, Капков, 1988, Замапаева, Рудкова, 1989 и др.), организмы зоопланктона (Effects of pollution..., 1984, Строганов и др., 1987, Брагинский и др., 1987, Метод биотестирования..., 1988 и др.), зообентоса (Williams et al., 1985, Колосова и др., 1987, Крайнюкова и др., 1988), рыб (Effects of pollution..., 1984, Телитченко, Грановская, 1988). Для быстрой оценки токсичности вод предложены различные тесты, основанные на физиологических реакциях гидробионтов: скорости роста бактерий (Потапова, Королевская, 1986, 1987, 1988, О возможностях оценки..., 1987), высших растений (Максимов и др., 1986), интенсивности движения цитоплазмы в клетках водорослей, люминесценции светящихся бактерий (Stom et al., 1986), фильтрационной активности дафний (Губин и др., 1986). Накоплено труднообозримо большое количество данных о величинах максимально переносимых концентраций, вызывающих 50%-ную гибель тест-объектов для разных веществ и разных организмов (Jørgensen et al., 1991).

Это позволило Юджину Кенага (Kenaga, 1986) высказать предположение о возможности детального прогноза экологического действия любого вещества, для которого известны молекулярная масса, растворимость, коэффициенты распределения, токсикологические характеристики и величины бионакопления. Этот вывод, тем не менее, представляется не совсем корректным, так как для прогноза действия лишь одного вещества потребуются многолетние исследования целого коллектива биологов, токсикологов, химиков, физиков и математиков, что представляется совершенно нереальным, если учесть, что загрязнителей самой различной химической природы в природные воды поступает тысячи.

Кроме того, сам по себе подход с использованием только лабораторных культур гидробионтов чреват многими ошибками. Так, для многих загрязнителей показано, что величина их токсического действия тесно связана с температурой, соленостью, содержанием кислорода в воде, присутствием других веществ (Воронова и др., 1976), кроме того, представители различных трофических уровней по-своему реагируют на присутствие токсиканта. Зеленые водоросли (Бейм, 1986), бактерии и грибы, как правило, устойчивее животных, бактерии чувствительнее водорослей (Строганов, 1976 б). Реакция разных систематических групп даже одного трофического уровня также специфична (Christensen, 1984). Например, видовые различия чувствительности водорослей к нефтепродуктам могут достигать 4–5 порядков (Миронов, 1976). В пределах одного вида может сильно отличаться чувствительность к токсиканту взрослых и личиночных стадий (Миронов, 1976, Cairns, 1986). Кроме того, нельзя не согласиться с Р. Маргалевым в том, что «к сожалению, для биотестирования эволюция не остановилась, и тест-объекты подвержены изменениям при культивировании» (1992, с. 32).

В лаборатории «определение скорости реагирования и конечной реакции популяции на действие антропогенных факторов по реакции отдельных особей – задача очень сложная, если вообще выполнимая» (Экологический анализ результативности..., 1986, с. 158). Действительно, с точки зрения эколога, лабораторные культуры организмов безразмерны, значительно отличаются от природных популяций по генетической структуре и, соответст-

венно, по нормам реакции; кроме того, в лабораторных условиях совершенно нельзя учесть многовариантность состояния природной экосистемы (Кожова, 1986), не учитывается изменение взаимодействий между популяциями в сообществе (New perspectives in..., 1984). Не случайно при проверке прогностической силы биотестов в натурном опыте на ручье, продолжавшемся около 3 лет, многие предсказания не оправдались (Kimball, Levin, 1985). То же самое произошло при проверке предсказаний воздействия ПАВ, полученных на индивидуальных культурах, в микро-, мезокосмах и в поле (Belanger, 1994). Именно поэтому интенсивно внедряются в практику экологического прогнозирования многовидовые тест-системы (Cairns, 1986, Biswas, 1991, Herrick, 1991, Imhoff, 1991, Freshwater field tests..., 1994).

Необходимо помнить давно установленный факт, что экосистема как целое зачастую реагирует на внешние воздействия совсем не так, как сумма ее составляющих (van Dyne, 1966, Reichle, Auerbach, 1972). Многочисленные примеры подтверждают это положение. Так, заведомо нетоксичные для отдельных гидробионтов концентрации нефти вызвали значительную перестройку экосистем в силу изменения различных связей в них. Например, интенсивно размножающиеся бактерии конкурировали с фитопланктоном за биогенные элементы, что вызывало падение содержания кислорода в воде (Responses of model..., 1985). При изучении действия хлорфенолов на экосистему морского планктона выяснилось, что концентрация, оказывающая действие на систему, на порядок ниже концентрации, действующей на его компоненты (Kuiper, Hansveit, 1984).

Изучавшая токсичность хлорированных углеводов группа Дж. Лэя с сотрудниками обнаружила также на порядок большую чувствительность зоопланктона в экосистеме, чем в опытах с культурами (Influence of..., 1984, 1985). Нередки примеры токсичности для экосистемы нетоксичных для организмов веществ, таких как пептон (Shikano, Kurihara, 1985).

С другой стороны, можно привести примеры более высокой устойчивости системы, чем ее компонентов, к токсикантам. Так, 75-суточная экспозиция модельной экосистемы сточным водам йодобромного предприятия показала, что в экосистеме для выжи-

вания гидробионтов достаточно тридцатидвухкратного разведения сточных вод, а в опытах с отдельными видами – стократного (Виноградов, 1986). Д. Ларсеном с коллегами (Comparison of single..., 1986), вслед за Л. П. Брагинским (1972) установлена более низкая чувствительность к атразину водорослей в экспериментальных прудах, чем в чистых культурах. В экспериментах с модельными системами гербицид метамитрон не оказывал воздействия на фитопланктон, тогда как в экспериментах с изолированными культурами водорослей проявлял высокую токсичность (Heimbach, 1994).

Обычно разные трофические уровни по-своему реагируют на загрязнение (Брагинский, 1986). Так, в уже упоминавшихся работах, в которых была показана токсичность хлорорганических соединений для зоопланктонов, оказалось, что биомасса и продукция фитопланктона увеличивается при добавлении токсикантов (Influence of..., 1984, 1985). При изучении действия сточных вод Байкальского целлюлозно-бумажного комбината на планктон выяснили, что численность и биомасса водорослей возрастали после внесения разбавленных в 30–60 раз сточных вод (Степанова, Бульон, 1979). Связано это, очевидно, с непрямым действием вносимых веществ.

Как вытекает из сказанного выше, **основным недостатком экологического прогнозирования, основанного на лабораторных биотестах, является то, что предсказывается поведение экосистемы на основе реакции индивидуумов, в лучшем случае, популяции.** Судить о поведении сложной системы, зная (очень приблизительно) вероятное поведение одного-двух компонентов, практически невозможно. Характерной особенностью таких систем является контринтуитивное поведение (Брусиловский, 1987). Отсутствие общей теории сложных систем, низкое качество исходной информации, получаемой экологами, высокая степень естественной изменчивости сообществ, неадекватность реакций популяций изменениям среды и неспецифичность действия антропогенных факторов на сообщества крайне осложняют экологическое прогнозирование (Кожова, Павлов, 1985).

Вместе с тем, накопленный экотоксикологией опыт указывает на определенные закономерности изменения экосистем, при-

сущие различным видам воздействия на гидробиоценозы (Федоров, 1977). Так, внесение токсиканта, специфически угнетающего консументов первого порядка, вызывает повышение численности продуцентов и снижение численности консументов высших порядков (Connell, 1986). Токсическое действие на водоросли наиболее сильно проявляется в условиях оптимальной температуры, освещенности и избытка биогенов (Федоров, 1979). Интересно, что в подавляющем большинстве случаев ответ экосистемы на стресс носит сходный характер. Еще в 1970 г. было показано, что под действием радиоактивного загрязнения, пожара, отравления окислами серы и пестицидами сообщества изменяются в сторону упрощения структуры, утери, частично или полностью, запаса биогенных элементов, изменения Р/В коэффициента (Woodwell, 1970). Позже этот список был дополнен такими признаками, как усиление дыхания сообщества, увеличение коэффициентов Р/В, R/B, первичной продукции, уменьшение размеров организмов, эффективности использования энергии (Виноградов, 1986, Odum, 1985). В ходе процессов деградации экосистем их структура разрушается скорее, чем меняется состав, уровень функционирования падает медленнее, а надежность функционирования снижается вслед за изменением структуры (Федоров, 1982).

Следует указать на то, что ответ экосистемы на возмущение зависит во многом и от степени сложности системы (Камшилов, 1979). Так, например, у М. Вернера с соавторами обогащение микрокосма углеводородами вызывало ингибирование фотосинтеза за счет «выедания» биогенов бактериями (Responses of model..., 1985). У В. А. Брызгалю, Л. С. Косменко, О. В. Неверовой (1984) внесение в воду веществ, содержащихся в стоках целлюлозно-бумажного комбината, стимулировало как фотосинтез водорослей, так и жизнедеятельность бактерий, так как в их системе присутствовал еще и зоопланктон, служивший промежуточным звеном в обороте биогенов между водорослями и бактериями. Скорость детоксикации загрязнителя выше в более сложных системах (коэффициент корреляции скорости разрушения фенола с видовым разнообразием сообщества составлял 0,9) (Камшилов, 1977). В наших экспериментах (Зилов и др., 1990, Исследование

влияния..., 1990) возрастание сложности сообщества в микрокосме делало его более устойчивым.

В последние три десятилетия для анализа и прогноза состояния экосистем широко применяется системный подход (Odum, 1983), т. е. «метод решения проблем, в котором делаются попытки построить копии реальной системы или ситуации с тем, чтобы в результате экспериментов с этой копией-моделью получить некоторое понимание реальности» (Бисвас, 1985, с. 16). О. М. Кожова и Б. К. Павлов (1982, с. 142) писали: «Процесс получения прогностической информации с технической точки зрения сводится к созданию и последующему изучению модели развития экологической системы. ...Общая схема экологического прогнозирования состоит из следующих этапов: определение задачи; сбор информации и выделение элементов, имеющих наибольшую ценность; выявление тенденции (силы и направления) изменения; создание экологической модели; математическое моделирование; прогноз».

С. Э. Йоргенсен указывает на то, что «необходимость применения системного подхода связана с целым рядом обстоятельств:

1. Экологи, наконец, осознали, что мир гораздо сложнее, чем это казалось несколько десятилетий назад.

2. Экология экосистем быстро развилась за последние десятилетия и столкнулась с необходимостью интерпретации, понимания и применения результатов, полученных в других науках, в том числе, в физике.

3. Осознано, что очень многие системы настолько сложны, что никогда не будут изучены во всех деталях.

4. Возникло понимание того, что многие природные системы ирредуцибельны, т. е., что невозможно свести объяснение поведения системы к закону природы, так как в этих системах столько взаимодействующих элементов, что реакция системы никак не может быть оценена без использования моделей.

5. В результате обстоятельств 1–4 развилось моделирование как инструмент исследования. Экологическое моделирование стало самостоятельной научной дисциплиной.

6. Анализ и синтез должны применяться «плечом к плечу». Синтез (например, в форме модели) указывает, какие аналитиче-

ские результаты следует получить, а новые результаты анализа становятся компонентами синтеза.

7. Несколько десятилетий тому назад мы были более оптимистичны, полагая, что вскоре будет построено полное и детальное описание мира (например, «уравнение Вселенной» Эйнштейна). Сейчас мы осознаем, что имеем дело со сложными, нелинейными и, часто, хаотичными системами. Поэтому, когда мы обращаемся к природным системам, мы должны использовать множество моделей для объяснения их поведения» (Jørgensen, 1994 a, p. 11–12).

С этой целью создаются модельные экосистемы – главный объект, с которым работает современная экотоксикология (Luotola, 1986, Pilson, 1990, Beyers, Odum, 1993, Kumagai et al., 1999), или математические модели экосистем, являющиеся на сегодня практически единственным относительно надежным средством долгосрочного экологического прогноза (Федоров, 1982, Rinaldi, 1984, Jørgensen, 1994 a, Håkanson, Peters, 1995, Mathematical modelling..., 1994, Stronge et al., 1998).

Математические модели способны не только давать достоверные ответы, прогнозы, совпадающие с экспертными оценками, но и могут указывать на обстоятельства, недоступные нашей интуиции (Ота, 1980). Моделирование находит успешное практическое применение и далеко не так дорого и трудоемко, как это представляется многим. Естественно, что прогнозы с помощью моделей – не единственно верное средство принятия решений, но дополнительный источник информации, которым не следует пренебрегать, так как зачастую он оказывается наиболее надежным из имеющихся (Бисвас, 1985, Gross, 1986, Jørgensen, 1999).

Естественно, когда математическое моделирование основано на результатах экспериментов с модельными экосистемами, предполагается, что оно становится достовернее (Sanders, 1979, Mauersberger, 1983, Bartell et al., 1992, Jørgensen, 1997 b). Так, А. Г. Дегерменджи предложена единая система прогнозирования, основанная на математических моделях, экспериментах с микрокосмами и полевых наблюдениях, успешно примененная на Красноярском, Кантатском и Кадатском водохранилищах и оз. Шири (Degermendezhy, 1997).

Прежде всего, мы должны четко определить, что мы будем понимать под термином «модель» в дальнейшем изложении. По сей день в экологической литературе этот термин применяется произвольно в самых различных значениях.

Определение модели В. А. Штоффа учитывает и разнообразие моделей, и их способности имитировать и замещать оригинал, и, главное, подчеркивает цель моделирования – дальнейшее познание объекта: «Под моделью понимается такая мысленно представляемая или материально реализованная система, которая, отображая или воспроизводя объект исследования, способна замещать его так, что ее изучение дает нам новую информацию об этом объекте» (1966, с. 19). Наиболее полным определением моделирования кажется следующее: «Под моделированием понимается метод опосредованного практического или теоретического оперирования объектом, при котором исследуется непосредственно не сам интересующий нас объект, а используется вспомогательная искусственная или естественная система (модель), находящаяся в определенном объективном соответствии с познавательным объектом, способная замещать его на определенных этапах познания и дающая при ее исследовании, в конечном счете, информацию о самом моделируемом объекте» (Новик, 1965, цит. по: Меншуткин, 1971).

Уже исходя из определения модели понятно, что основная ее функция в процессе познания, – замещение объекта исследования, – предполагает эксперимент, который мы вынуждены проводить с моделью из-за неосуществимости эксперимента с оригиналом. Если в обычном эксперименте экспериментатор непосредственно или с помощью специального оборудования воздействует на объект исследования и регистрирует его ответ на эти воздействия, то в случае модельного эксперимента все манипуляции проделываются не с реальным объектом, а с его моделью, т. е. между субъектом и объектом познания встает еще один барьер.

Модель в эксперименте играет двоякую роль. С одной стороны, по отношению к изучаемому объекту она выступает как средство экспериментального исследования, но, с другой стороны, эксперимент проводится с моделью, и она в нем выступает как объект исследования. Таким образом, модель является одновре-

менно и объектом изучения, и экспериментальным средством (Штофф, 1966). Это изменяет структуру эксперимента, так как теперь в нем уже три операции (перехода от оригинала к модели – моделирование, экспериментирование с моделью, перенесение полученных результатов на оригинал).

Можно привести множество примеров модельных экспериментов только из области экотоксикологии. Обычная схема модельного эксперимента может реализовываться по-разному, в зависимости от вида модели, выбранного экспериментатором. Сначала создается модель экосистемы (лабораторная или полевая установка, математическая модель), затем экспериментатор по своему усмотрению меняет те или иные условия существования экосистемы: вносит токсичные вещества, повышает концентрацию биогенных элементов, добавляет дополнительные источники питания, увеличивает количество хищников, меняет освещенность, температуру, интенсивность перемешивания воды и т. д. и т. п. В том случае, когда в качестве модельной экосистемы используется математическая имитация ее, необходимые воздействия осуществляются изменением соответствующих коэффициентов или подключением к модели новых блоков.

Следует отметить еще одну схему проведения модельного эксперимента – так называемый *сложный модельный эксперимент* (Зилов, 1990, Зилов, Стом, 1990, 1992, Зилов и др., 1998). Дело в том, что возможны ситуации, когда продолжительные эксперименты с модельными экосистемами затруднительны, а имитационную математическую модель можно построить, только используя данные, полученные в экспериментах с модельными экосистемами. В таком случае эксперимент приобретает следующий вид: сначала изготавливается лабораторная или полевая модельная экосистема, затем на основе данных, полученных в опытах с нею, строится математическая модель, проводятся эксперименты с этой моделью, а затем уже полученные результаты переносятся на исследуемый объект.

В этом случае модель первого порядка (физически подобная модель) служит экспериментальным средством по отношению к изучаемой экосистеме и объектом исследования по отношению к экспериментатору и модели второго порядка (математически по-

добной модели). Модель второго порядка, в свою очередь, служит экспериментальным средством по отношению к модели первого порядка и объекту исследования и объектом исследования по отношению к экспериментатору. Наконец, обе эти модели можно рассматривать как просто усложненную систему экспериментальных средств между экспериментатором и объектом исследования.

Надо отметить возможную сложность и каждого отдельного участка этой схемы: физически подобная модель может быть обширным набором серий микрокосмов, а математически подобная модель состоять из нескольких моделей разных компонентов экосистемы или быть группой моделей экосистемы, объединенных для «модельного штурма» (Брусиловский, Розенберг, 1983).

В экологических работах, особенно посвященных вопросам взаимодействия конкурирующих популяций, отношений «хищник–жертва» такие эксперименты проводятся давно (Gause, 1935). Совмещение физически подобных и знаковых моделей описывается Дж. Смитом следующим образом: «Биологические модели весьма полезны, представляя собой объект, промежуточный между математическими моделями и подлинными экосистемами. Они служат главным образом не для проверки выводов, сделанных на основе математических моделей, а для того, чтобы наметить те явления, которые мог бы объяснить математик» (1975, с. 13), далее: «Математические и биологические модели дополняют друг друга: в отсутствие биологических моделей математический подход становится все более отвлеченным и общим, а тем самым затрудняется его применение. При отсутствии же математического подхода трудно усмотреть общий смысл той или иной конкретной биологической модели» (с. 14).

В экотоксикологии, экотестировании, экологическом прогнозировании состояние дел, к сожалению, таково, что до сих пор справедливы слова В. В. Алексеева: «Приходится констатировать почти полное отсутствие работ, где бы эксперимент строился для проверки теории или же математическая модель создавалась для количественного описания каких-либо экспериментальных результатов» (1980, с. 96).

Можно выделить различные типы эксперимента: прямой эксперимент, модельный эксперимент и сложный модельный экспе-

римент. Включение модели в цепь между экспериментом и объектом делает результаты модельного эксперимента менее убедительными, так как отношения подобия, связывающие модель с объектом исследования, могут послужить источником ошибок. Еще больше вероятность ошибок при проведении сложного модельного эксперимента. Поэтому к данным, полученным в результате экспериментов с моделями экосистем, следует подходить с большой осторожностью, особенно в случае получения результатов, говорящих о возможности усиления антропогенного пресса на экосистемы, так как проверка практикой производственной деятельности оптимистических результатов модельных экспериментов может кончиться катастрофически. Гораздо разумнее принимать во внимание «запрещающие» выводы, а не «разрешающие». В прикладной экологии, как и в медицине, главный принцип – «не навреди» (Costanza et al., 1992). Вместе с тем, особенности моделирования, дающие нам возможность проводить эксперименты на безграничной временной шкале и в масштабах всей биосферы, настолько заманчивы, что и в будущем **следует ожидать роста удельной доли модельных экспериментов в экологическом прогнозировании.**

Глава 2. Модели экосистем

§ 1. Процедура построения и классификация

Математические модели экологических систем широко применяются в современной экологии по причинам, приведенным выше. Еще 30 лет назад А. Х. Гнаук писал: «Сущность исследований озерной гидробиологии состоит в построении математических моделей для описания экологических систем и их свойств» (Gnauck, 1979, S. 6). Прогресс в этой области стал возможным благодаря развитию компьютерных технологий, осознанию обществом опасности загрязнения окружающей среды и существенно улучшению понимания экологических проблем (Jørgensen, 1999). Рассмотрим кратко методику построения математических моделей и виды моделей, используемых в водной экологии. В

основу настоящего ознакомительного обзора положены наиболее исчерпывающие на сегодня сводки М. Страшкрабы и А. Гнаука (1989), Н. И. Дружинина и А. И. Шишкина (1989), С. Э. Йоргенсена (Jørgensen, 1994 a, Jørgensen, Bendoricchio, 2001).

Математическая модель может быть определена как формальное описание экосистемы средствами математики. Она состоит из следующих компонентов:

Переменные, подразделяющиеся на:

- внешние или входные переменные, отражающие воздействие внешних факторов на состояние экосистемы. Частным их случаем являются возмущающие переменные;
- переменные состояния, описывающие состояние экосистемы;
- выходные переменные, характеризующие реакцию экосистемы на внешние воздействия.

Математические уравнения, описывающие процессы, протекающие в экосистеме.

Параметры – коэффициентов этих математических уравнений.

Построение модели, как правило, состоит из следующих этапов:

1. Постановка задачи и определение моделируемой экосистемы. Построение концептуальной диаграммы или блок-схемы моделируемой экосистемы. На этом этапе важно выбрать степень сложности модели, соответствующую поставленной задаче и доступности данных для ее решения.

2. Выбор математического описания моделируемых процессов. Определяется целью, которую ставит перед собой модельер (Beck, 1983, Mauersberger, 1983).

3. Верификация модели (подбор параметров), в ходе которой следует ответить на два вопроса:

- Устойчива ли модель на значительном отрезке времени?
- Реагирует ли она на внешние воздействия так, как предполагалось?

4. Анализ чувствительности. В ходе этой операции становится возможным выделить наиболее чувствительные компоненты модели и наиболее важные из внешних воздействий. На практике он осуществляется путем изменения параметров или входных переменных.

5. Калибровка модели (информационное обеспечение). На этом этапе достигается соответствие динамики компонентов модели экосистемы имеющимся данным о динамике реальной экологической системы. Это наиболее трудоемкий этап работы.

6. Оценка модели. Модель оценивается по ее прогностической способности. Рекомендуется проводить ее, если есть такая возможность, в два этапа:

- Сравнение динамики модели экосистемы с динамикой реальной экосистемы при прежних внешних условиях.
- Сравнение динамики модели экосистемы с динамикой реальной экосистемы в изменившихся внешних условиях.

Естественно, используются данные о поведении экосистемы, полученные после построения модели и получения (еще лучше – опубликования) прогностической информации.

Если модель выдерживает оценку второго уровня, то можно считать, что она достаточно адекватно описывает поведение моделируемой системы и может использоваться как инструмент для ее изучения.

Как уже указывалось, одним из наиболее ответственных и сложных этапов построения модели является ее информационное обеспечение или калибровка. Как признается практически всеми специалистами (см., например: Shugart, 2000, Taubes, 2001), работающими в области математического моделирования, качество исходных данных определяет успех модели (естественно, если выбрано корректное математическое описание процессов). Для успешной калибровки рекомендуется:

- собрать максимум оценок интересующего параметра из литературных источников;
- использовать программы автоматической калибровки моделей;
- вычленить самые важные параметры с помощью анализа чувствительности модели;
- экспериментально оценить наиболее важные параметры, если есть такая возможность;
- проводить повторный анализ чувствительности, а если потребуется, то и несколько раз повторять эту процедуру при разных величинах параметра, по которому калибруется модель.

Классификация моделей, приведенная в табл. 1.1, может считаться «канонической», т. е. общепринятой на сегодня.

Таблица 1.1

Дихотомическая классификация моделей
(по Jørgensen, 1994 а, с изменениями)

Признак	Виды моделей	
Назначение	Исследовательские	Управленческие
Учет случайных факторов	Детерминистские	Стохастические
Математическое описание	Блочные	Матричные
Степень детализации	Редукционистские	Холистические
Учет фактора времени	Статические	Динамические
Пространственная картина	Точечные	С распределенными параметрами
Вид уравнений	Линейные	Нелинейные
Описание процессов	«Черный ящик»	Каузальные
Зависимость от времени	Автономные	Неавтономные

§ 2. Примеры применения

Во-первых, следует определиться – с какой целью строится модель? Как мы видели, они могут быть использованы для исследования экосистем и управления ими. «Исследовательские модели»:

- являются полезными инструментами для **целостного охвата** сложных систем,
- могут использоваться для выявления **системных свойств**,
- обнаруживают **пробелы** в наших знаниях и таким образом могут использоваться для определения приоритетных направлений дальнейших исследований;
- являются достаточно мощными инструментами для проверки **научных гипотез**, поскольку могут имитировать реакции экосистем, что сравнимо с реальными наблюдениями.

С помощью моделей в теоретической экологии был исследован целый ряд принципов поведения экосистем, таких как «максимизации энергии» (Odum, 1983, «минимизации энтропии»

(Mauersberger, 1985), введены такие понятия, как энмергия (Odum, 1983) и асценденция (Ulanovic, 1989, 1995). Использование моделей позволило исследовать процессы сукцессии (Jørgensen, de Bernardi, 1998), самоорганизации экосистем (Jørgensen et al., 1998) и даже «перекинуть мосты» между квантовой механикой, теорией эволюции и экологией (Jørgensen, 1997, The evolution of..., 1998). Много работ было посвящено модельному анализу взаимосвязи между сложностью и устойчивостью (Svirezhev, Logofet, 1995, Rapport, Regier, 1995, Hirata, 1995). Интересно, что именно с помощью моделей было показано, что недостаточная устойчивость систем, состоящих из взаимосвязанных подсистем, может быть преодолена усилением автономности этих подсистем (Siljak, 1979).

Модели, используемые в целях управления, настолько многочисленны, что можно остановиться только на очень немногих примерах, отослав читателей к многочисленным обзорам, посвященным как общим вопросам использования моделей (Jørgensen, Vollenweider, 1988, Дружинин, Шишкин, 1989, Страшкраба, Гнаук, 1989, Jørgensen, 1994 а, 1999, Jørgensen, Bendoricchio, 2001), так и частным, таким как моделирование для изучения эвтрофирования, ацидификации, токсификации, эрозии берегов и т. п. (Jørgensen, Loeffler, 1990, Matsui, 1991, Jørgensen, 1993, de Bernardi, Giussani, 1995).

В дальнейшем рассмотрении будем следовать классификации управленческих моделей, предложенной М. Страшкраба и Х. Г. Тундизи (Straškraba, Tundisi, 1999):

Простые статические расчетные модели на основе алгебраических уравнений или графиков. Можно привести целый ряд примеров успешного применения таких моделей. Таковы численная модель стратификации (Imberger, Patterson, 1990), успешно используемая в Австралии, модель распределения растворенного кислорода и фосфора в стратифицированном озере (Chapra, Canale, 1991), модель распределения кислорода к концу лета в озере (Predicting..., 1992) (обе вполне приложимы к разным озерам США), модели предсказания времени пребывания фосфора в стратифицированном водохранилище (The effects of..., 1995) и азота в мелководном водохранилище (Howart et al., 1996). Авторы

последних двух моделей настаивают на их приложимости ко всем схожим водоемам Северного полушария. Заслуживает упоминания и простая статическая модель, хорошо имитирующая распространение солей из озера в почву (Holzbecher, 1999).

Комплексные динамические модели, обеспечивающие анализ временных аспектов изменения качества воды. Можно отметить, что интенсивно применялись простые модели LAKE (Jørgensen, 1994 a) для имитации изменения концентрации биогенных элементов в мелководных скандинавских озерах. Относительно сложная модель SALMOSED (Short and long..., 1995) имитировала динамику концентрации фосфора в воде и процессы перехода его в осадки и обратно для германских озер. Интересен результат, полученный двумя исследователями, проанализировавшими восемь моделей динамики фосфора в течение 7 лет и установившими, что ошибка прогноза тем больше, чем меньше учитывается обмен с осадками (Canale, Seo, 1996, Seo, Canale, 1996).

Географические информационные системы (ГИС), обеспечивающие программное обеспечение для проблем, требующих пространственного разрешения. В этой группе наиболее известны две большие модели. Первая из них приложима к разным территориям, для которых есть картированные данные и базы данных (Fedra, 1990, Fedra et al., 1991). Вторая по своим возможностям приближается к экспертным системам (A prototype information..., 1994). Можно упомянуть и ГИС, разработанную американскими специалистами для оптимизации работы ферм, занимающихся выращиванием моллюсков в заливе Майсон, штат Майн (GIS description of..., 1999).

Прогностические модели, предсказывающие качество воды, но не предлагающие конкретных мер для улучшения ситуации (Silow, Oh, 2001). Среди этих моделей заслуживает упоминания COMMAS (Bouron, 1991), позволяющая предсказывать динамику целого ряда показателей качества воды. Модель экосистемы Ладожского озера, с одной стороны, имитирует динамику планктона и рыб, с другой – позволяет прогнозировать ее изменения (Математическое моделирование экосистемы..., 1998, Development of Lake..., 2003). Модель, разработанная группой швейцарских уче-

ных, дает возможность предсказывать концентрацию пестицидов в озерах (Application of combined..., 1999).

Оптимизационные или управленческие системы, предусматривающие возможность выбрать лучшее решение для данной ситуации (Зилов, Стом, 1993). Здесь можно привести в качестве примеров модель для предотвращения эвтрофирования мелководных озер, разработанную в Нидерландах (Mathematical modelling..., 1994) и модель оптимального планирования в водосборном бассейне водохранилищ (Theoretical development, 1996), созданную в Китае.

Экспертные системы, подводящие пользователя к решению комплексных проблем управления водными ресурсами и **системы поддержки решения** (Decision Support System – DSS), представляющие собой дальнейшее развитие экспертных систем. Среди них: система анализа политики в водосборном бассейне (Davis et al., 1991), MASAS, служащая для контроля микрозагрязнений (Ulrich et al., 1995), AQUATOOL – для управления водными ресурсами (Andreu et al., 1991). К сожалению, ни одна из существующих систем пока не оправдала возлагавшихся на нее надежд.

Хорошую иллюстрацию того факта, что «чем проще модель, тем шире она может быть применена» (Jørgensen, 1997, p. 484), дает то, что модель, разработанная С. Э. Йоргенсеном еще в 1992 г. (упомянутая выше модель LAKE), была успешно применена к 20 водоемам от внутригородских озер Копенгагена до озер Балатон и Виктория, причем в разных модификациях (точечная, многокамерная, со сложной гидродинамикой, с учетом фиксации азота или без учета, с адсорбцией на взвешенном материале или без, с учетом кругооборота кремния и без, с термоклинном, с колебаниями уровня воды и т. п.) оказалась способной предсказывать динамику экосистем с достаточной точностью. Пример приведен в табл. 1.2.

К настоящему времени, из анализа сводки (Jørgensen et al., 1995), включающей более 450 созданных к середине 90-х гг. моделей, проблемы озер по степени успешности их моделирования (учитывая количество моделей, прошедших верификацию, калибровку и оценку) можно выстроить (в порядке убывания) следующим образом:

Таблица 1.2

Сравнение данных прогноза с измеренными (оз. Глимсё) после прекращения сброса сточных вод в озеро (Jørgensen, 1997)

Года	Прогноз	Измерения
Минимальная прозрачность, см		
1	20	20
2	30	25
3	45	50
Максимальная продукция г С сут ⁻¹ м ⁻³		
1	9,5±0,8	5,5±0,5
2 (весна)	6,0±0,5	11±1,1
2 (лето)	4,5±0,4	3,5±0,4
2 (осень)	2,0±0,2	1,5±0,2
3 (весна)	5,0±0,4	6,2±0,6
Концентрация хлорофилла а весной (максимум) мг·м ⁻³		
1	750±112	800±80
2	520±78	550±55
3	320±48	380±38

Эвтрофирование ≈ Гидродинамика > Закисление ≈ Кислородный баланс > Загрязнение тяжелыми металлами ≈ Загрязнение пестицидами ≈ Заболачивание > Бактериологическое загрязнение > Динамика ихтиофауны.

Таким образом, хотя модели все-таки предпочтительнее использовать как инструменты теоретической экологии, мы можем видеть, что, при наличии достаточной информации, их можно применять и для прогнозирования качества вод.

§ 3. Проблемы и перспективы математического моделирования

Несмотря на достигнутые успехи в математическом моделировании мы, естественно, сталкиваемся с множеством проблем. Даже в относительно благополучной области теоретического моделирования, при использовании модели для проверки научной гипотезы, мы попадаем в ловушку «двойного сомнения» (Jørgensen, 1994 а), заключающуюся в том, что:

1. Модель может быть правильной, как права и гипотеза.
2. Модель неправильна, тогда как гипотеза права.
3. Модель правильна, но ошибочна гипотеза.
4. Модель неправильна и гипотеза ошибочна.

Чтобы избежать 2-й и 4-й ситуации для проверки гипотез исследователи должны выбирать только очень тщательно подобранные и хорошо проверенные модели, но современный опыт экологического моделирования все еще недостаточен.

При моделировании естественных природных систем мы сталкиваемся с высокой степенью естественной изменчивости сообществ, неадекватностью реакций популяций изменениям среды и неспецифичностью действия антропогенных факторов (Кожова, 1986). Поэтому еще на этапе калибровки модели возникают трудности, связанные с тем, что:

1. Большая часть параметров в экологии количественно не определена, хотя уже имеется сводка, содержащая множество измеренных величин (Jørgensen et al., 1991).

2. Все экологические модели представляют собой упрощение природы. Обычно в модели включаются наиболее важные компоненты и процессы, тогда как второстепенные могут быть учтены при калибровке.

3. Как правило, при моделировании мы имеем дело с агрегированными компонентами, параметры которых являются усредненными величинами для группы видов, трофического уровня и т. п.

4. Экосистемы крайне лабильны, и величины параметров могут меняться в зависимости от условий.

Когда же мы переходим к прогнозированию, то следует иметь в виду, что если рассматривать три важнейшие характеристики прогноза поведения естественной системы: время упреждения, детальность формулировки и надежность, то можно отметить снижение двух любых из них при увеличении третьей. Одним из фундаментальных свойств систем со странным аттрактором (сопоставимым по значимости с невозможностью создания вечного двигателя) являются принципиальная непредсказуемость будущего состояния системы (внутреннее свойство экосистем – независимость их динамики от начального состояния). Эта неопределенность обусловлена также значительными

погрешностями и малочисленностью измерений многих экологических параметров, вынуждающих экологов прогнозировать в качественных терминах. Кроме того, надо учитывать наличие «лакун Свирижева», т. е. неполноты наших знаний о механизмах функционирования экосистем (например, информационной структуры сообществ). В общих чертах можно выделить такие закономерности, затрудняющие прогноз поведения экосистем:

- существуют факторы, которые в основном на динамику не влияют, но иногда оказываются значимыми,
- для каждой фазы динамики определяющими являются свои собственные факторы,
- характер и уровень связей для различных фаз существенно различаются (Брусиловский, 1987),
- закономерность, выявленная в прошлом, далеко не всегда будет проявляться и в будущем (Кожова, Павлов, 1982).

Учитывая отсутствие общей теории сложных систем, можно впасть в уныние. Однако не следует забывать, что, несмотря на перечисленные трудности, созданы и успешно работают десятки моделей, пригодных как для теоретического анализа, так и для решения практических вопросов. Вполне успешной и работоспособной оказалась статическая модель LAKE FOODWEB (Håkanson, Boulion, 2002), опробованная на множестве европейских озер. В настоящее время развиваются и новые направления моделирования, которые, возможно, позволят нам преодолеть проблемы текущего этапа.

Среди этих новых подходов можно отметить:

- Самоорганизующиеся кибернетические модели в экологии (Straskraba, 1989, Kmet, Straskraba, 1989).
- Использование теории катастроф для моделирования экосистем (Loehle, 1989).
- Использование теории хаоса в экологическом моделировании (Kauffman, 1991).
- Объектно-ориентированное моделирование (Bavecto, Lingeman, 1992, Silvert, 1993).
- Модели, базирующиеся на нечеткой логике (Silvert, 2000).
- Индивидуум-ориентированное моделирование (de Angelis, Gross, 1992, Significance of memory..., 1999).

- Искусственные нейронные сети (Lek, Guegan, 2000).
- Модели, использующие эволюционные алгоритмы (Recknagel, Wilson, 2000).
- Модели структурной динамики с использованием целевых функций (Jørgensen, 1997, 2008)
- Гибридные модели (Jørgensen, 2008).

Глава 3. Модельные экосистемы

§ 1. Способы создания

Необходимость изучения экосистем как целого вызвала к жизни разнообразные методы экспериментирования с сообществами. Особенности водных экосистем позволили начать такие работы с ними еще в XIX в. (Бурдин, 1979), и сейчас не будет преувеличением сказать, что именно гидробиология имеет наиболее развитую систему модельных экосистем.

В настоящее время принято (Lalli, 1990), что модельная экосистема должна быть физически ограничена, самодостаточна, содержать более одного трофического уровня, ее размер должен позволять отбирать пробы без серьезного нарушения ее структуры и динамики.

Необходимым условием постановки опытов с модельными биоценозами, как, впрочем, и всякого другого эксперимента, является возможность контролирования условий, в которых он проходит. Такая возможность достигается применением одного из двух подходов: создания долговременных микрокосмов в лабораторных установках из видов, способных культивироваться в искусственной среде (Cooke, 1971, Зилов, Стом, 1989 а, Lasserre, 1990) или изоляции части природного сообщества на менее продолжительное время искусственным ограждением (Greese, Reeve, 1982, Odum, 1984, Зилов, Стом, 1989 б). Последний подход, в свою очередь, может быть подразделен на создание больших наземных емкостей, куда закачивается вода с планктоном из природного водоема, и на изоляцию части природного сообщества прямо в водоеме, обычно с помощью прозрачной пленки (Zeitzschel, 1978, Башарова и др., 1997, 1998).

Вплоть до настоящего времени в ученой среде не сформировано единое мнение о том, как называть те или иные модельные экосистемы. Часть исследователей (например, Beyers, Odum, 1993) настаивают на применении термина «микрокосм» ко всем модельным экосистемам, включая аквариумы, искусственные ручьи, экспериментальные пруды, искусственные рифы и планктонные колонны. Термин «мезокосм» вошел в широкое употребление и завоевал себе популярность после выхода в свет книги «Marine Mesocosms» (Grice, Reeve, 1982). Некоторые авторы настаивают на классификации модельных экосистем по объему. Например: микрокосмы (менее 1 м^3), мезокосмы (между 1 и 10 м^3) и макрокосмы (более 10 м^3) (Lalli, 1990). Более естественным кажется разделить создаваемые исследователями модельные экосистемы по отношению к естественному водоему и абиотическим условиям среды (Зилов, Стом, 1990) следующим образом:

1) системы, представляющие собой изолированные объемы исходной экосистемы и экспонирующиеся в толще воды исходного водоема – мезокосмы;

2) системы, выделенные из природы или созданные искусственно, но абиотические факторы, действующие на нее, контролируются в лаборатории исследователем – микрокосмы;

3) природные или искусственные сообщества, подвергающиеся действию абиотических факторов среды, но не являющиеся частью другой природной экосистемы.

Видно, что последняя группа занимает промежуточное положение между двумя первыми, так как представляет собой, по сути дела, микрокосм, но вынесенный из лаборатории наружу. Связано это, как правило, с размерами экосистемы. Однако и данное выше определение не вполне соответствует природе этого класса модельных экосистем, так как иногда исследователи могут в той или иной степени регулировать внешние воздействия, но в этом случае между такой системой и микрокосмом остается одно существенное различие – значительный объем первой, являющейся, по сути, самостоятельным водоемом, и не столько размещаемым в лаборатории, сколько «заполняющим» ее. Наиболее, на наш взгляд, подходящим собирательным названием этим установкам может быть применяющееся ныне к части их, словосоче-

тание «экспериментальные пруды», которое отражает их самостоятельность (в отличие от мезокосмов – «мешков») и, в случае их размещения в лаборатории, – размеры. К этой же группе, очевидно, следует отнести и естественные пруды, применяющиеся в экотоксикологии.

Показано близкое сходство гидрохимических показателей в **мезокосмах** и окружающей их воде (Takahasi, Whitney, 1977), идентичность заключенного в емкости фитопланктона оставшегося снаружи в течение нескольких недель (Parallel plastic tank..., 1977), некоторое увеличение количества зоопланктона в связи с отсутствием выедания рыбами (Бульон, 1976), сохранение таких важных показателей, как скорость первичного продуцирования, развития копепод (Kuiper, 1984), сохранение качественного развития планктонного сообщества неизменным внутри и снаружи в течение 4 недель (Zeitzschel, 1978), высокая репликабельность результатов для параллельных мезокосмов (Gamble, 1990).

Вопрос о сроках сохранения совпадения развития планктона внутри и снаружи объема, как и вопрос о наиболее репрезентативном объеме – спорные. Наряду с рекомендациями использовать 50-литровые мешки не более 4 суток (К методике постановки..., 1976), 300-литровые – 10 суток, 600-литровые – 18 суток, объемом 1,5 м³ – до месяца (Андрушайтис, 1984), строгой диаграммой зависимости времени соответствия замкнутого сообщества природному от объема системы (Parsons, 1982), были получены данные о том, что в оз. Мичиган в течение 3-недельного эксперимента по исследованию влияния кадмия на планктон изменения планктонного сообщества в 8-литровых бутылках были примерно те же, что и в канадском озере в емкостях объемом 15 м³ (Marshall, Mellinger, 1980), изменения сообщества фитопланктона под действием нефти и металлов в 4-литровых емкостях были схожи с изменениями в емкостях, содержавших 68 м³ морской воды (Menzel, 1977) и, наконец, при сравнении результатов экспериментов в мешках объемом 1,5 и 30 м³ существенных различий в динамике биогенов, фитопланктона, бактерий и зоопланктона между ними не обнаружено (Influence of bag..., 1983). Эти, а также экономические соображения (высокая стоимость больших мешков по сравнению с маленькими) заставляют реко-

мендовать для экотоксикологических экспериментов с планктонными сообществами без рыб в эвтрофных водах емкости объемом 1–2 м³, а в олиготрофных – до 10 м³ (Influence of bag..., 1983).

Микрокосмы, как и мезокосмы, достаточно хорошо имитируют природные экосистемы. Опасения в том, что динамика микрокосма может существенно отличаться от поведения моделируемой экосистемы, далеко не так обоснованы, как это может показаться. Достаточно упомянуть, что в целом ряде работ было продемонстрировано хорошее соответствие микрокосма моделируемой им системе (Oviatt et al., 1977, Livingstone et al., 1985, Herbes, 1986, Population, community..., 1992, Beyers, Odum, 1993, Freshwater field tests..., 1994).

Микрокосмы могут существовать разное время. Как относительно «короткоживущие» можно рассматривать микрокосмы, использованные в опытах И. Ольсена и К. Эстгаарда (Olsen, Ostgaard, 1985) и представляющие бутылки, содержащие по 1,2 л культуры водорослей, дафний в разном количестве, которых вносили на разное время. Наибольшее время существования такого сообщества составляло 4,2 ч.

Подобная методика применялась при работе с микрокосмами объемом 250 мл, время существования которых не превышало 3 ч (Knisely, Geller, 1986). Эти микрокосмы выглядят гигантами по сравнению с пробирками, содержащими по 1 мл среды, в которую помещали чистые культуры бактерии, инфузории и коловраток, хотя эти сообщества существовали в течение суток (Maly, 1969). Также сутки существовали микрокосмы объемом 40 мл, составленные из водорослей, коловраток и дафний (Gilbert, 1985) и объемом 1 л, включающие копепод и личинки рыб (Turner et al., 1985).

В том случае, когда опыты проводятся с сообществами, состоящими из популяций легко культивируемых в лаборатории организмов, время их «жизни» значительно возрастает даже при крайне малых объемах систем. Так, сообщества одного из видов бактерий и инфузорий существовали в 30 мл среды по 10 дней (Habte, Alexander, 1978). В работе В. Н. Максимова, С. П. Поскрякова и Н. П. Тимошенкова (1985) в сосудах объемом по 2,5 л с пресной водой, обогащенной биогенами, в течение недели экспо-

нировались водоросли, инфузории, коловратки, остракоды. Более полутора месяцев существовали сообщества из элодеи, водорослей и головастиков лягушки в аквариумах объемом 30 л (Влияние на пестицида..., 1981). В 200 мл среды в колбах в течение месяца устойчиво функционировало сообщество из бактерий, инфузорий коловраток, олигохет и водорослей (Shikano, Kurihara, 1985). Создаются системы и из большего числа популяций, например десяти видов простейших, бокоплавов, остракод, дафний, бактерий и грибов в 3 л синтетической среды и 200 г кремниевого леса с хитином и целлюлозой (Comparison of single..., 1986).

Выше уже приводился пример создания микрокосма просто перенесением части природного сообщества в лабораторные условия. Таким методом создаются и более «долгоживущие» микрокосмы. Так, система, состоящая из 40 г почвы и 0,5 л речной воды, выдерживалась в анаэробных условиях в темноте в течение 4 недель (Craft, 1985). Аквариумы, в которые вносилось по 55 л прудовой воды и осадок из пруда, будучи заполнены на 1/3 побегами элодеи, обеспечивали существование устойчивого сообщества в течение 27 недель (Southwort et al., 1985). Около 49 недель продолжались опыты с аквариумами, в которых, кроме полусантиметрового слоя песка, помещали по 7 л воды из пруда и сетный планктон (Brockway et al., 1984 a, b).

Во всех рассмотренных выше опытах использовалась обычная посуда: пробирки, колбы, аквариумы. В ряде случаев разрабатывались комплексы емкостей со специальными крышками с гнездами для датчиков. Так, например, в работе (Huckins, Petty, 1984) описан набор блоков для микрокосмов разного назначения объемом от 0,5 до 34 л. Специальные цилиндры с комплексом обслуживающего оборудования предложены для работы с трехфазными изолированными экосистемами, содержащими, кроме воздуха, слои грунта и воды. Подобные системы позволяли сообществу гидробионтов функционировать до 3 месяцев (Responses of model..., 1985). Условия жизни в ручье имитировала установка с ложем длиной 2,44 м, шириной 0,126 м, по которому слоем в 4 см текла вода со скоростью $3 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. При этом насос возвращал воду с нижнего конца вверх. Средние 1,4 м длины этого «ручья» выкладывались стерильной галькой. Затем вносилась природная

вода с водорослями. Продолжительность жизни такого «ручья» – 3–4 недели (Kosinski, Merkle, 1984). Еще сложнее установка, состоявшая из 4 каналов, каждый из которых разделен на 4 камеры по 260 л, что позволяет имитировать речные условия. Опыты в ней продолжались до 80 дней (Malanchuk, Kollig, 1985, Namala, Kollig, 1985).

Среди рассмотренных микрокосмов в пяти использовались разные фазы (вода и грунт), в остальных изучаемое сообщество находилось в одной фазе. Устойчивость системы возрастает, если систему разбить на сообщающиеся компартменты. Шагом в этом направлении явилась система из пелагического и бентосного сообществ. Бентос помещался в ящичке $19,5 \times 9 \times 24 \text{ см}^3$, через который прокачивали воду со скоростью $1,4 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ из окружающей его «планктонной фазы» объемом 150 л. Если во всех рассмотренных микрокосмах контролировались температура и освещение, то в этой можно варьировать скорость водообмена с бентосом и интенсивность перемешивания «пелагиали» микрокосма при помощи специальной мешалки. Время существования такой системы измеряется уже годами (The importance of..., 1977).

Если в системах Вернера, Коллига, Переца проходит хотя и медленный, но постоянный водообмен со средой (время пребывания воды в микрокосме колебалось от 4 до 37 суток), то в описываемых ниже системах водообмен замкнут на себя. Они состоят из отдельных емкостей для каждого трофического уровня, между которыми происходит непрерывная циркуляция воды, переносящая пищу и растворимые вещества.

Микрокосм Рингельберга состоит из столитровой емкости для автотрофов, заселенной смесью водорослей, сосуда объемом 75 л для дафний и 56-литрового вместилища для сообщества редуцентов (Ringelberg, 1977). Миниатюрна, по сравнению с описанной, установка Керстинг, в которую входят два полулитровых сосуда для дафний и бактерий и 6-литровый – для хлореллы, термостатированные в аквариуме (Kersting, 1979, 1995). Все эти установки из нескольких компартментов могли устойчиво существовать годами, требуя только постоянного перекачивания воды по кругу.

Последний рассматриваемый тип модельных экосистем – **экспериментальные пруды**. Объемы систем, применяемых в качестве экспериментальных прудов, как правило, довольно велики. Это водоемы объемом 15–16 м³, 20–25 м³, 35–37 м³, 70–470 м³, 700–1100 м³ (Population, community..., 1992, Ecosystem level testing..., 1992). Иногда они могут быть меньшего размера – порядка 2 м³ (Effects of sediment..., 1993, Freshwater community responses..., 1993). В этом случае эти установки к экспериментальным прудам можно отнести по способу экспонирования.

Иногда для моделирования пресноводных систем создают сложные установки (Алексеев, Сапожников, 1979, Бурдин, 1980, Plumley, Davies, 1980, Santschi, 1985, Herbes, 1986). Примером может служить «ЭТЭКОС» (экспериментальная экосистема), разработанная в МГУ и включающая, кроме собственно резервуара с водой (36 м³), оборудование для поддержания определенного светового режима, заданных температурных градиентов, времени циркуляции воды, автоматической регистрации качества водной среды и состояния популяций гидробионтов. Чтобы не создавалось впечатление, что экспериментальные пруды – непременно сложные системы, по стоимости близкие к физическим установкам, укажем, что пресноводные водоемы довольно хорошо имитируются обычными прудами, бассейнами, металлическими резервуарами (Филенко, Лебедева, 1984).

Какие показатели обычно используют в качестве «выходов» физических моделей экосистем? Ниже приводятся результаты анализа ряда литературных источников (Lund, 1975, Бульон, 1976, Taub, 1976, Oviatt et al., 1977, The importance of..., 1977, Ringelberg, 1977, Plumley, Davies, 1980, О возможности использования..., 1982, Моделирование экосистемы..., 1983, Brockway et al., 1984 a, b, Kersting, 1984, Kosinski, Merkle, 1984, Craft, 1985, Hamala, Kollig, 1985, Kuiper, 1985, Malanchuk, Kollig, 1985, Shikano, Kurihara, 1985, Sanders, 1985, Responses of model..., 1985, Гутельмахер, 1986, Влияние тяжелых металлов..., 1986, Comparison of single..., 1986, Lalli, 1990, Beyers, Odum, 1993, Freshwater field tests..., 1994). Это гидрохимические параметры: рН, концентрации растворенного кислорода, нитратного, нитритного, аммонийного и органического азота, неорганического и

органического растворенного и общего фосфора, кремния, растворенного органического вещества, гидробиологические показатели: концентрации АТФ, хлорофилла *a*, численность микроорганизмов, простейших, численность и видовой состав водорослей, беспозвоночных, различные индексы видового разнообразия, общая биомасса, первичная продукция, определяемая кислородным или радиоуглеродным методами, дыхание сообщества. К сожалению, большинство авторов не приводят доверительных интервалов для средних величин, а ограничиваются констатацией незначимости различий, однако имеющиеся данные позволяют оценить репрезентативность получаемых на физических моделях результатов. Коэффициенты вариации в параллельных опытах равны (%): редокспотенциал – 1,1–6,6, концентрации органического фосфора – 8, растворенного кислорода – 10–12, АТФ – 12, индекс видового разнообразия – 12,5–14,0. Выше приведенных коэффициенты вариации концентраций нитритного азота (2,5–21,4 %), фосфатного фосфора (4,9–56,4 %), хлорофилла *a* (26–29 %), числа видов (9,3–30 %), биомассы (10–24 %), продукции (26,6–66,3 %). Ряд показателей отличается особенно высокой вариабельностью, что связано, по-видимому, как с ошибками определения, разбросом значений для проб из одного мезокосма, так и с действительными различиями между модельными системами. Это концентрация нитратного (коэффициент вариации 2,9–76,3 %), аммонийного (4,2–87 %) и органического (20,6–86,2 %) азота, численность водорослей общая (12,4–94,8 %) и отдельных групп (26–93 %), численность простейших (61,3–123 %), коловраток (57,3–111 %). Несмотря на большие величины коэффициентов вариации, различия между приводимыми в работах данными для разных вариантов опытов обычно достоверны с уровнем значимости 0,05, а иногда 0,01, количество повторностей может достигать 36, но обычно составляет 3–8. Качественные показатели, такие как доминирующие виды и время их смены в параллельных опытах, практически идентичны. По чувствительности среди показателей следует выделить: скорость первичного продуцирования, изменяющуюся при внесении в модельную экосистему токсиканта гораздо быстрее концентрации хлорофилла *a*; численность и биомассу фитопланктона; численность микроорганизмов, также отвечавших на за-

грязнение воды раньше других компонентов сообщества. Вместе с тем, интегральные показатели, например биомасса и первичная продукция, далеко не полно отражают состояние экосистемы. Так, после прекращения внесения в модельную экосистему атразиина величина первичной продукции возвращалась к исходным значениям, тогда как структура сообщества не восстанавливалась (Hamala, Kollig, 1985), биомасса водорослей в модельной экосистеме изменялась циклически, хотя доминировать могли разные виды (Ringelberg, 1977). Очевидно, что при моделировании следует учитывать поддающиеся приборному контролю чувствительные и в то же время мало подверженные случайным колебаниям показатели: окислительно-восстановительный потенциал, содержание растворенного кислорода, концентрацию АТФ, хлорофилла *a*, величину первичной продукции, биомассу. Одновременно следует определять доминантные виды планктона и бентоса, так как трудоемкий полный анализ состава сообщества дает мало для понимания происходящих в модельной системе процессов из-за большого разброса значений (Зилов, Стом, 1989, Зилов, Сериков, 1993).

§ 2. Примеры применения

Эксперименты с модельными экосистемами проводятся для решения вопросов: оптимизации использования биологических ресурсов гидросферы, охраны водной среды от загрязнения, общей гидробиологии (Guanguo, 1990). Модельные экосистемы, описанные в достаточно полных и глубоких обзорах других авторов (Zeitzschel, 1978, Бурдин, 1979, Алексеев, 1980, de Koch, Kuiper, 1981, Kuiper, 1981, 1985, Sanders, 1985, Luotola, 1986, Brockmann, 1990, Pilson, 1990, Takahashi, 1990, Beyers, Odum, 1993, Freshwater field tests..., 1994), мы, по возможности, затрагивать не будем, а остановимся лишь на наиболее интересных примерах работы с такими системами. Упомянем лишь наиболее, с нашей точки зрения, интересные публикации, демонстрирующие многообразие задач, решаемых с помощью модельных экосистем, не затрагивая такие области их применения, как инженерная экология, культивирование водорослей, аквакультура, очистка сточных вод и т. п.

Начало применению **мезокосмов** было положено в конце 50-х гг. нашего столетия. Первая работа подобного рода выполнена на оз. Седлице в Чехословакии. В 1957–58 гг. Штепанек и Зелинка исследовали фитопланктон, помещая в озеро сразу по 8 пластиковых цилиндров длиной 10 м и диаметром 2 м, снабженных на концах металлическими кольцами. Цилиндры устанавливались на дно озера, причем в каждой серии опыта четыре цилиндра были закрыты снизу, а в четырех сохраняли контакт с бентосом. Результаты этой работы опубликованы в 1961 г. в Праге в Сборнике Высшей школы химической технологии на чешском языке и поэтому остались не замечены международной научной общественностью (Banse, 1982).

Как продолжение работ по сооружению наземных планктонных башен канадские ученые сделали плавающую установку, представляющую собой наполовину поднимающийся над водой 2,5-метровый цилиндр, переходящий под водой в полиэтиленовый шар диаметром более 6 м (Strickland, Terhune, 1961). Такие шары позволили выполнить классическую работу по исследованию цветения фитопланктона (Banse, 1982).

В другой работе, выполненной американскими учеными, оттачивались от исследований Томасом экологии планктона в тонких трубках из плексигласа, опущенных в озеро до разной глубины (Banse, 1982). Развивая эту идею, Голдман (Goldman, 1962) заменил плексигласовые трубки полиэтиленовыми колонками диаметром 0,58 и 1,16 м, длиной около 10 м, открытыми с обеих сторон и подвешиваемыми в толще воды с помощью поплавков. Эти трубы служили для изучения процессов эвтрофикации в водоеме.

Воздействие атразина на перифтон и фитопланктон оз. Св. Георгия (Канада) был изучен в долговременных (100–300 сут) экспериментах с крупными мезокосмами ($5 \times 5 \times 5 \text{ м}^3$). Они показали, что поддержание концентрации атразина $100 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ приводит к некоторому снижению содержания кислорода, повышению прозрачности, концентрации карбонатов, нитратов на 30–40-й день опыта, но к 329 сут все гидрохимические показатели приходят в норму. Что касается содержания хлорофилла *a*, то заметное его снижение начинается с 54 сут опыта, но до конца опыта остается

ниже контроля. Интересно, что в опыте сине-зеленые водоросли практически исчезли из сообщества экспериментального мезокосма, тогда как зеленые и диатомовые водоросли продолжали существовать, и сколько-нибудь существенного влияния на их развитие внесенного атразина не отмечалось (Herman et al., 1986).

Американские токсикологи прослеживали динамику изменения планктонного сообщества канадского озера под действием солей кадмия в полиэтиленовых мешках объемом 15 м³ и оз. Мичиган в емкостях объемом 8 л (Marchall, Mellinger, 1980). На том же озере Мичиган 4000-литровые полиэтиленовые мешки применялись для изучения влияния добавок биогенов на развитие фитопланктона (Shelske, Stoermer, 1971). Перестройка озерного планктона при обогащении воды биогенами, повышение ее минерализации и кислотности наблюдались в опытах на канадском озере, где по 4 месяца стояли мезокосмы объемом 15–16 м³ (Collins, Lane, 1984). Взаимодействие фосфатов с фитопланктоном в мезокосмах объемами 40, 520 и 1000 л, установленных в озере на 12–18 дней, прослеживали с помощью радиоактивного фосфора. При внесении в природное сообщество смеси органических веществ отмечалось возрастание фосфатазной активности и концентрации хлорофилла (Auclair et al., 1985).

В Советском Союзе влияние избытка биогенных элементов на фитопланктон изучалось на озерах Иссык-Куль и Онежском в 7-дневных опытах в 30-литровых полиэтиленовых мешках (Никулина, 1985). Действие биогенных добавок на бактерио-, фито- и протозойный планктон прослеживали в опытах продолжительностью 20 дней (емкости объемом 200 л) на оз. Кирума Латвийской ССР (Влияние различных концентраций..., 1984). Было исследовано влияние биогенных элементов на зоопланктон в 50-литровых полиэтиленовых мешках на Рыбинском и Учинском водохранилищах (Карташева, Лебедева, 1984).

С помощью метода изолированных объемов канадские ученые показали несостоятельность представлений о том, что обогащение витаминами (по крайней мере, биотином, В₁₂ и тиамином) может вызвать цветение фитопланктона. Так, в начале опыта в изолированных системах было зарегистрировано 32 вида зеленых водорослей, 21 – диатомовых, 16 – сине-зеленых и 9 – относилось

к прочим систематическим группам. После внесения витаминов ($4 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ биотина, $7\text{--}45 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1} \text{ B}_{12}$, $99\text{--}196 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ тиамина в разных сочетаниях еженедельно) и 6 недель экспозиции наиболее существенные изменения были обнаружены лишь для четырех видов водорослей, что указывает на несущественность влияния витаминов для водорослей в мезотрофных озерах. Впрочем, нельзя исключить возможность того, что развитие водорослей могло лимитироваться каким-нибудь другим фактором, неучтенным авторами. Опыты проводились в пятнадцати 10-метровых полиэтиленовых цилиндрах диаметром 1 м в течение 6 недель (Smith et al., 1984).

Метод изолированных объемов применяется и для изучения пищевых взаимосвязей в пресноводных экосистемах.

Еще в начале 70-х гг. в Англии были использованы полиэтиленовые мешки объемом $0,5 \text{ м}^3$, часть которых заполнялась водой, профильтрованной через сетку с диаметром отверстий 125 мкм и не содержащей крупного растительного планктона, часть — водой, содержащей природное сообщество, а в третью группу мешков было внесено избыточное количество зоопланктона. Через 4 сут все виды планктонных водорослей и инфузорий в присутствии избытка зоопланктона были подавлены. Особенно сильно страдали водоросли с мелкими клетками, в первую очередь жгутиконосцы, нанопланктон и крупные диатомеи. Развитие десмидиевых, динофлагеллят и золотистых водорослей не претерпевало существенных изменений, в то время как развитие крупных зеленых водорослей стимулировалось, что, по-видимому, связано с их желатиновыми оболочками и активизацией деления клеток после прохождения пищеварительного тракта зоопланктонов (Porter, 1973).

Итальянскими гидробиологами показано, что внесение в мешки дафний ($10 \text{ экз} \cdot \text{л}^{-1}$) к концу 8-дневной экспозиции в 2 раза снижает содержание взвешенного органического вещества (особенно фракций 1–25 мкм), водорослей с размером клеток меньше 25 мкм, а добавка в каждый мешок 5 мальков-планктофагов вызывает существенное повышение содержания взвешенного органического вещества и снижает давление фитофагов на водоросли. Различные виды водорослей по-разному реагировали как на за-

ключение в мешок, так и на последующие воздействия. Все это указывает на важность учета такого фактора, как избирательное выедание фитопланктона при прогнозе состояния водоемов (de Bernardi, 1982). В последнее десятилетие мезокосмы активно используются для решения проблем биоманипуляции (de Bernardi, Giussani, 1995).

«Днем рождения» **микрокосмов** для гидробиологии можно считать 27 марта 1857 г., когда Роберт Уорингтон представил Королевскому Институту труд, озаглавленный «Об аквариуме». В нем, в частности, рассматривалось взаимодействие продуцентов, консументов и декомпозеров (растения, рыбы и моллюски), обеспечивающее устойчивое существование сообщества и, таким образом, закладывался холистический подход, характерный для всей последующей «микрокосмологии» (Warington, 1857). До начала 60-х гг. нашего столетия работы с микрокосмами были единичны (напр. Woodruff, 1912, Gause, 1935, Edmonson, Edmonson, 1947, Raymont, Adams, 1958) и посвящены вопросам «чистой» экологии. В 60-е гг. в связи с ростом интереса к экологии, и, особенно, к научным основам охраны окружающей среды происходит настоящий «взрыв» и количество работ с микрокосмами нарастает лавинообразно.

Сейчас с помощью микрокосмов решаются как собственно экологические, так и экотоксикологические задачи. К первым необходимо отнести, прежде всего, изучение пищевых и других связей в водных экосистемах, ко вторым – исследование взаимодействия токсикантов с водными экосистемами.

Самые маленькие из рассмотренных нами микрокосмов применялись для изучения отношений хищник–жертва в системах, состоящих из коловраток и парameций, инфузорий и бактерий. Опыты сводились к помещению в одном объеме известных количеств хищника и жертвы и регистрации их численности через определенные интервалы времени. Примерно того же принципа придерживались исследователи, изучавшие выедание различных видов водорослей разными видами дафний, водорослей и разных видов ракового зоопланктона эпишурой, личинок рыб копеподитами, конкуренции за пищу между коловратками и дафниями, влияния молоди карпа на фитопланктон через поедание зоопланк-

тона. В микрокосмах Рингельберга изучена смена доминирующих видов водорослей, колебание видового состава сообщества, закономерности круговорота биогенов на протяжении длительного промежутка времени. Г. Братбак и Т. Тингстад наблюдали конкуренцию диатомей и бактерий за фосфор. В. Н. Максимов с соавторами изучили связи между водорослями, простейшими и биогенами, а Д. Липман и Г. Стефанопулос – «эндогенную контролирующую систему, ответственную за стабильность гомеостатической экосистемы». Исследования К. Т. Переца с соавторами выявили влияние времени водообмена, скорости смены воды в микрокосме, скорости перемешивания «пелагической» и «бентической» систем на поведение заключенных в микрокосм пелагического и бентического сообществ.

Все же наибольшая доля работ приходится на изучение взаимодействия экосистем с токсикантами. Та же группа американских исследователей во главе с К. Т. Перцем (Perez, Morrison, 1983) изучала действие ди(2-этилгексил)фталата в концентрациях 1, 10, 100 мгк·л⁻¹ на поведение микрокосмов в течение 30 дней. При этом опыты проводились и «летом» (18 °C) и «зимой» (1 °C). Авторы показали, что большая часть поллютанта в течение эксперимента распадалась до СО₂. Но часть ди(2-этилгексил)фталата накапливалась в бентосной подсистеме, причем его концентрация превышала таковую в планктоне в 50 раз «зимой», и в 250 раз «летом». Характерно, что этот процесс сопровождался значительным снижением выхода аммиака из бентосной фазы.

Микрокосмы применяют не только для оценки действия индивидуальных веществ, но и для их смесей, например городских сточных вод. Действию последних подвергались микрокосмы Переца в течение 3 месяцев (3 внесения в неделю по 4, 10 и 20 л), а затем в течение 2 месяцев прослеживалась динамика их восстановления (Oviatt et al., 1977).

Действие тяжелых металлов на планктонное сообщество было изучено в ставшей классической работе Фриды Тауб (Taub, 1976). В этой же работе приведены результаты изучения действия пестицидов токсафена и ароклора. Можно отметить, что в экспериментах с микрокосмами из разных поллютантов более всего исследовано действие пестицидов: би(трибутилтин)оксида, дих-

лобенила, параквата, фенофоса, ласагрина, трифлуралина. Группа американских исследователей под руководством Д. Л. Брокуэя показала, что различия между микрокосмами с водой разной жесткости, незначительные в контроле, становятся резкими при действии пентахлорофенола. Теми же авторами было изучено действие атразина (2-хлоро-4-этиламиноизопропиламино-1,2,5-триазин) на микрокосмы. В аквариумах-микрокосмах в течение 7 сут прослеживалось действие атразина в концентрациях от $0,5 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ до $5 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$. С ростом концентрации атразина увеличивалось потребление кислорода (на 25 % при $50 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ атразина, на 40 % при $100 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$, на 90 % при $500 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$). Среди других гидрохимических показателей заметное изменение отмечено лишь в содержании нитратов (в сторону увеличения). Структура сообщества при этом существенно не менялась. Как в опыте, так и в контроле присутствовали зеленые и диатомовые водоросли, доминировали сине-зеленые, жили остракоды, копеподы и аннелиды.

Действие атразина изучалось еще несколькими группами исследователей. Внесение атразина в микрокосмы приводило к снижению связывания C^{14} . Восстановление продуцирования в микрокосмах при внесении 60 и $100 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ атразина начиналось с 10 сут опыта. В микрокосмах, в которых начальная концентрация атразина соответствовала $200 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$, также наблюдалось некоторое восстановление потребления C^{14} , дальнейшее повышение концентрации атразина вызывало подавление фотосинтетической функции в течение всего эксперимента (60 сут). В то же время, внесение атразина в концентрациях 60– $200 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ стимулировало рост концентрации хлорофилла *a*, причем даже более высокие концентрации атразина ($1\text{--}5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) незначительно ингибировали синтез хлорофилла *a*. Концентрации атразина выше $200 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ снижали образование растворенного кислорода в световой фазе и его потребление в темновой. При концентрации атразина $200 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ наблюдалось восстановление функционирования модельных экосистем, при более высоких – процесс был необратим (Comparison of single..., 1986).

В течение 2 недель прослеживалось действие $100 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ атразина на перифитон. После внесения атразина валовая продукция стала быстро уменьшаться, тогда как существенного изменения в

дыхании сообщества не произошло, но наблюдались значительные изменения видового состава – резкое снижение численности зеленых водорослей (15 % от контроля), столь же резкое повышение численности цианобактерий (224 % от контроля), существенных изменений не наблюдалось в концентрации хлорофила *a*. Восстановление отношения P/R происходило лишь через 10 недель, тогда как в структуре сообщества продолжали существовать значительные отличия от контроля. Численность некоторых зеленых водорослей в опыте превышала численность в контроле, тогда как другие продолжали находиться в угнетенном состоянии, а количество сине-зеленых водорослей снизилось до величин, сопоставимых с начальными значениями (Hamala, Kollig, 1985).

В другой работе микрокосмы подвергались в течение нескольких недель действию атразина в концентрациях 0,1, 1,0 и 10,0 мг·л⁻¹, что вызывало снижение фотосинтеза (даже в самых низких дозах) и перестройку сообществ фитопланктона (Kosinski, Merkle, 1984).

Если по токсикологической опасности наиболее приоритетными являются пестициды, то по общему объему первое место среди других загрязнителей занимают нефть и продукты ее переработки. Поэтому не случайно, что исследования с использованием микрокосмов захватывают и такую актуальную тему, как действие нефти на водные экосистемы. Мартин Вернер с соавторами выяснили, что внесение в микрокосм нефти в концентрации 0,37 мл·л⁻¹ вызвало в течение последующих 100 сут повышение потребления кислорода (400 % от контроля в темновом микрокосме), снижение концентрации растворенного в воде кислорода за счет нарушения газообмена из-за нефтяной пленки, падение первичной продукции, увеличение численности гетеротрофных бактерий, потребления биогенных элементов. Таким образом, прямое токсическое действие нефти на фитопланктон может приносить меньше ущерба, чем прерывание диффузии кислорода через поверхностную пленку, уменьшение его количества за счет возрастания гетеротрофной активности и конкуренции бактерий с фитопланктоном за биогенные элементы. При наблюдении динамики фенолов, содержавшихся во вносимой нефти (до 10 %), установлено, что наибольший вклад в разрушение фенольных со-

единений нефти вносят микроорганизмы, но идут и другие процессы деструкции фенолов (Persistence of phenols..., 1985).

Активно ведутся работы и по изучению влияния обогащения органическим веществом на микробиогидроценозы. В уже неоднократно упоминавшейся работе Тауб было показано, что небольшое увеличение содержания органики (внесено $80 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) приводит к несущественному увеличению плотности фитопланктона, тогда как значительное обогащение органикой ($4,0 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$) вызывает установление анаэробных условий в микрокосме. Работа японских исследователей (Shikano, Kurihara, 1985) была посвящена доказательству большей устойчивости к внесению органического вещества микрокосмов, существующих длительное время, по сравнению с микрокосмами, в которых еще не завершился процесс начальной сукцессии (перестройки сообщества, вернее его становления, сразу после заполнения микрокосма).

Моделирование экосистем в **экспериментальных прудах** позволяет вести исследования фундаментального характера, такие как анализ пищевых связей, роли и обмена биогенных элементов (Sheldon et al., 1986, Collins, Lane, 1985, de Bernardi, Giussani, 1995). Вместе с тем, экспериментальные пруды с успехом применяются для изучения изменений экосистем под действием загрязнителей, миграции и деструкции токсикантов в водных биоценозах. Так, установки MERL (Santchi, 1985) использовались для наблюдения за изменением концентрации свинца, кадмия, железа, магния, меди и выявления вклада физических, химических и биологических процессов в процессы их миграции в системе «толща воды – донный осадок» в течение 19 месяцев. Экспериментальные пруды применяли и для изучения процессов биodeградации и фотоокисления бенз(а)антрацена, диметилбензона, диметилбенз(а)антрацена и пентахлорфенола, путей разложения углеводородов при 2-месячной экспозиции.

С использованием этого метода было изучено действие нефти на функционирование пресноводных экосистем. Но чаще всего в экспериментальных прудах моделируют влияние пестицидов на континентальные водоемы. Примером может служить изучение действия атразина на экспериментальные пруды большого размера, наполненные природной водой с планктонными организмами.

В них дополнительно помещали по 3 вида рыб с разными функциями в экосистеме. Изучалось действие атразина в концентрациях 20, 100, 200, 500 мкг·л⁻¹. В экспериментальных прудах снижение первичного продуцирования, измеренного радиоуглеродным методом, отмечалось, начиная с концентрации атразина 100–200 мкг·л⁻¹. После 2-недельного снижения потребление С¹⁴ фитопланктоном возвращалось к контрольному уровню, но через 2 недели вновь падало и возвращалось к уровню контроля лишь через 4 месяца. Подобная картина наблюдалась и при концентрации атразина 500 мкг·л⁻¹. При концентрации атразина 100 мкг·л⁻¹ и выше не наблюдалось изменения концентрации хлорофилла *a* в прудах. При этом установлено, что низкие концентрации атразина стимулируют развитие фитопланктона (на 60 дней с момента внесения интенсивность фотосинтеза в опытных прудах превосходила показатели для контрольных в 2 раза). С другой стороны, высокие концентрации атразина угнетали развитие зоопланктона, тем самым подрывая кормовую базу рыб (Continuous culturing of..., 1980).

При изучении действия триметиллового хлорида на экспериментальные пруды было показано стимулирующее действие низких концентраций токсиканта (0,001–0,01 мг·л⁻¹) на развитие бактерио-, фито- и зоопланктона. Заметное же негативное влияние на видовой состав сообщества регистрировалось лишь в заведомо токсичных концентрациях (Филенко, Лебедева, 1984).

§ 3. Сильные и слабые стороны модельных экосистем

Активное использование в современной гидробиологии метода модельных экосистем уже неоднократно осмысливалось, при этом основной упор делался на то, что это связано с общим сдвигом исследований в область системного подхода. С этим положением нельзя не согласиться, как и с тем, что именно нечеткость границ природных экосистем, обилие переменных и невозможность найти две одинаковые системы в природе в ряде случаев дают значительные преимущества исследованиям с модельными экосистемами по сравнению с наблюдением.

Исследователи, работающие со стандартными культурами гидробионтов, указывают на то, что в этих случаях хорошо известны физиология и биохимия организмов-биотестов, с ними работают во всем мире, и результаты могут быть повторены в любой другой лаборатории. В то же время модельные экосистемы позволяют регистрировать не только прямое токсическое действие загрязнителей, но и изменение взаимодействий между видами, которые очень важны в экосистемах, как «системах». Именно поэтому наблюдаемое несоответствие между результатами, полученными на тест-объектах и непосредственно в водоеме, можно ликвидировать с помощью модельных экосистем. Немаловажно и то, что организмы, избираемые в качестве лабораторных объектов, обычно космополитные, эврибионтные формы, легко культивируемые и часто очень устойчивые к внешним воздействиям, в отличие от специализированных компонентов сложных экосистем.

В случае с **мезокосмами** более частным фактором является стремление исследователей приблизить условия опыта к природным, т. е. изучать гидробионтов в обычной для них среде, изучать популяции разных видов примерно в тех же соотношениях, что и в водоеме. Сюда же следует отнести и те случаи, когда существенное значение для природных популяций играют какие-либо локальные условия. Кроме того, анализируя преимущества метода *in situ*, нельзя не упомянуть недостатки лабораторных опытов, которые весьма ощутимо склоняют исследователей к полевым экспериментам. Среди них можно назвать трудности культивирования в лабораторных условиях многих организмов, ограничения в продолжительности лабораторных экспериментов (48–96 ч). Последнее часто вынуждает применять очень высокие концентрации токсикантов, которые не встречаются на практике. Метод же мезокосмов лишен этих недостатков. Кроме того, он имеет такие преимущества, как гораздо меньшее отношение площади стенок к объему системы. Это делает результаты более достоверными. Большой объем емкостей позволяет увеличить число проб, отбираемых без ущерба для опыта. Метод изолированных объемов дает возможность экспериментировать с организмами нескольких трофических уровней. Кроме того, рассматриваемый метод обладает такими преимуществами лабораторного подхода,

как изоляция изучаемых процессов от различных физических факторов (таких как диффузия, турбулентность) и возможность повторно вводить их механически, т. е. контролировать, хотя бы частично, условия среды. Это вместе со способностью регистрировать не только изменения экосистем под действием загрязнителей, но и их миграцию по пищевым цепям и трансформацию в природных условиях, а также возможностью обнаруживать нарушения биоценозов, опосредованные биотическими связями, наблюдать восстановление экосистем после внесения поллютанта, их повышенной, по сравнению с лабораторными методами иногда в 2000 раз, чувствительностью, делает его одним из самых перспективных направлений экспериментальной гидробиологии.

Парадоксально, но к главным недостаткам метода относятся и такие качества, которые мы только что рассматривали, как его достоинства. Это, во-первых, недостаточная интенсивность перемешивания воды внутри емкости. Отсутствие активных движений воды вызывает оседание фитопланктона на дно мешка. Так, диатомовые водоросли оседали на дно мешка в течение 2–3 недель (van Brockel, 1982). Это затруднение в настоящее время преодолевается принудительным перемешиванием объема мезокосма, например с помощью мешалок, приводимых в действие ветром (A manual of..., 1991).

Другой важной проблемой является поглощение и отражение света в стенках мешка, достигающее в больших установках 50 %. Поэтому большое значение имеет подбор изолирующего материала для изготовления модельных экосистем. Кроме того, исключение части сообщества исключает возможность проникновения туда организмов других видов и нарушает, таким образом, суточную и сезонную смену состава планктона.

Метод **микрокосмов** также выгодно отличается от обычных опытов с лабораторными культурами, которые вызывают много возражений при использовании результатов для прогнозирования воздействия поллютантов на экосистему. Это было хорошо проиллюстрировано на примере изучения токсического действия атразина. Его эффект в микрокосмах был близок к действию атразина в природных условиях и в экспериментальных прудах объемом 470 м³ под открытым небом, существенно отличаясь мень-

шим разбросом данных по действующим и вызывающим 50 % гибель концентрациям для разных видов, от результатов, полученным на тест-культурах (Plumley, Davies, 1980, Larsen, et al., 1986).

Кроме того, микрокосмы сочетают в себе преимущества модельных экосистем (многокомпонентная система с несколькими трофическими уровнями) и лабораторных стандартных культур. Еще в 50-е гг. начались работы по созданию так называемой «микрокосма-белой мыши». Такие микрокосмы состоят из известного набора организмов и применяются в разных лабораториях, демонстрируя сходные реакции на одинаковые воздействия. Например, микрокосм Байерса, состоящий из бактерий (*Pseudomonas spp.*, *Bacillus spp.*, *Flavobacterium spp.*), водорослей (*Chlorella sp.*, *Schizothrix calciocola*, *Scenedesmus sp.*), простейших (*Paramecium bursaria*), коловраток (*Lepadella sp.*, *Philodina sp.*) и ракообразных (*Cipridopsis vidua*) использовался в разное время разными группами со схожими результатами (Cooke, 1971, Kurihara, 1978, Fraleigh, Dibert, 1980). Другой известный стандартный микрокосм – Фриды Тауб (Taub, 1976, 1984) содержит водоросли (*Anabaena sp.*, *Ankistrodesmus sp.*, *Chlamidomonas sp.*, *Chlorella sp.*, *Gomphonema parvulum sp.*, *Navicula sp.*, *Nitzschia kutzingiana*, *Lyngbia sp.*, *Pediastrum sp.*, *Scenedesmus sp.*, *Selenastrum sp.*, *Stigeoclonium sp.*, *Ulothrix sp.*) и животных (*Paramecium aurelia*, *Tetrahymena vorax*, *Didinium nasutum*, *Daphnia magna*, *Cyprinotus incongruens*, *Hyalella sp.*, *Aelosoma sp.*, *Philodina sp.*) и также широко используется в разных лабораториях (Beyers, Odum, 1993).

Успешное применение **экспериментальных прудов** обусловлено сохранением естественного состава сообщества благодаря большему объему системы (Conover, Paranjape, 1977), возможностью длительного (например, в течение 3 лет) прослеживания за состоянием экосистемы (Comparison of single..., 1986), хорошей воспроизводимостью данных для параллельных бассейнов. Впрочем, по этому вопросу в литературе высказаны противоречивые мнения. Так, при изучении действия цинка и хрома на зоопланктон был сделан вывод о том, что объединять данные для разных бассейнов можно лишь на первых стадиях опыта, а затем

50

следует анализировать ситуацию для каждого бассейна отдельно (Карташева, Лебедева, 1984), а при работе с системой MOTIF оказалось, что в течение полугода динамика компонентов экосистем в четырех бассейнах была довольно сходна (Kuiper, 1984).

Если значительное преимущество микрокосмов перед тест-объектами заключается в их сложности, то, как упоминалось выше, от природных систем и экспериментальных прудов их выгодно отличает простота, что представляет существенные удобства экспериментатору, в микрокосме можно выявить роль отдельных групп гидробионтов в деструкции поллютантов. Вместе с тем, наблюдение за состоянием популяций требует часто специального оборудования, контроль за концентрацией загрязнителя затруднен из-за необходимости отбирать очень небольшие объемы проб. Лабораторные условия далеко не всегда позволяют достаточно точно имитировать природные, а сообщество, даже сохраняя качественное подобие естественному биоценозу, обладает отличающимися от него количественными характеристиками. Но опасения в том, что динамика микрокосма может существенно отличаться от поведения моделируемой экосистемы далеко не так обоснованы, как это может показаться. Достаточно упомянуть, что в целом ряде работ было продемонстрировано хорошее соответствие микрокосма моделируемой им системе (Oviatt et al., 1977, Kuiper, 1984, Herbes, 1986, Livingston, 1985).

В последнее время все шире используются маленькие объемы. Например, если микрокосмы Рингельберга имели объем в десятки литров, то Керстинг использует уже емкости объемом 0,5 л. Это связано с тем, что выводы, получаемые на малых микрокосмах, как правило, приближаются к результатам, полученным в больших, в то же время малые микрокосмы более удобны для работы в лабораторных условиях. При этом мелкообъемные микрокосмы в гораздо большем количестве можно соорудить на тех же лабораторных площадях, что приводит к большей статистической достоверности данных. Несостоятельны и опасения многих исследователей в дороговизне микрокосменного подхода. Оказалось, что оценка токсичности вещества с помощью серии биотестов и с помощью микрокосмов сопоставимы по цене. Естественно, что малые микрокосмы еще дешевле. Здесь можно отметить,

что постановка экотоксикологических экспериментов на высоком уровне обходится не дороже обычных опытов с тест-культурами (Kuiper, 1981 с, Perez, Morrison, 1983).

Можно заключить, что экспериментирование с моделями экосистем и модельными экосистемами на сегодня является основным методом прогнозирования антропогенных изменений экологических систем. Аналитические модели успешно используются для теоретического анализа проблем, имитационные, несмотря на объективные трудности моделирования естественной динамики ирредуцибельных природных систем, применяются для управления процессами природопользования. Модельные экосистемы широко используются для натурных и лабораторных экспериментов по оценке взаимодействия компонентов экосистем с загрязняющими веществами. Совмещение этих двух подходов (сложный модельный эксперимент – построение математической модели на основе данных опытов с модельными экспериментами) может компенсировать их слабые места, придав больше реалистичности параметрам экологической модели, получаемым на основе натурных экспериментов и позволив учесть пространственно-временные масштабы процессов реальной экосистемы, недоступные модельным экосистемам.

Раздел II

АНАЛИТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ВОДНОЙ ЭКОСИСТЕМЫ

Глава 4. Экосистема как сложная термодинамическая система

Системой называют совокупность взаимосвязанных элементов, которые могут выступать как единое целое при взаимодействии с внешней, по отношению к системе, средой (Wunsch, 1975, Страшкраба, Гнауек, 1989, Маргалеф, 1992, Реймерс, 1996).

Системы делятся по способу взаимодействия со средой на:

- изолированные системы, которые не обмениваются со средой ни веществом, ни энергией,
- закрытые системы, которые не обмениваются со средой веществом, но обмениваются энергией,
- открытые системы, которые обмениваются со средой и веществом и энергией.

В своей динамике изолированные системы неизбежно приходят к состоянию термодинамического равновесия и не могут самопроизвольно выйти из него. Закрытые и открытые системы функционируют вдали от равновесия. Это обусловлено неравновесными ограничениями, т. е. обменом с внешней средой веществом и энергией. Такие системы могут достигать выделенных неравновесных состояний, называемых стационарными, когда параметры системы остаются постоянными.

Кроме того, системы делятся по характеру протекающих в них процессов на консервативные и диссипативные. Ярче всего различие между ними проявляется при попытке макроскопиче-

ского описания последних, когда для определения мгновенного состояния системы используются такие коллективные переменные, как температура, концентрация, давление, конвективная скорость и т. д. При рассмотрении уравнений, управляющих поведением этих переменных, выясняется следующая их важная особенность: они не инвариантны относительно операции обращения времени. На этой основе можно ожидать, что чередование соответствующих событий в диссипативных системах будет необратимым. Напротив, процессы, протекающие в консервативных системах, обратимы.

Из всех природных объектов биологические системы, несомненно, и функционально, и морфологически являются наиболее сложными и высокоорганизованными (Margalef, 1968). Живые системы совершенно определенно функционируют вдали от равновесия (Margalef, 1980). Биологическая система как целое непрерывно получает потоки энергии и вещества и преобразует их в самые разные отходы, выделяемые во внешнюю среду. Уровни организации живых систем можно представить в виде биологического спектра, где взаимодействие каждого уровня организации жизни со средой обуславливает существование определенных функциональных систем (Одум, 1986).

Доказано (Николис, Пригожин, 1979), что производство энтропии в линейных системах в неравновесном состоянии стремится к минимуму. Однако эта теорема справедлива для систем, удовлетворяющих следующим условиям (Кау, 1984):

1. Локальная приложимость равновесной термодинамики.
2. Потоки могут быть выражены как линейная комбинация потоков, подчиняющихся принципу Онзагера.
3. Потоки независимы от времени.
4. Граничные условия независимы от времени.
5. Система изотермична.
6. Среда изотропна.
7. Система находится в механическом и тепловом равновесии со средой, обмениваясь с ней лишь веществом.

Экологические системы, определенно, не входят в класс систем, для которых эти признаки характерны.

Как писал сам И. Пригожин (Prigogine et al., 1972 a, b, Prigogine, 1980), теорема о минимальном производстве энтропии верна только вблизи равновесия, и за долгие годы было затрачено множество усилий, чтобы расширить эту теорему для систем вдали от равновесия. Каково же было удивление, когда оказалось, что в неравновесных системах термодинамика ведет себя совершенно по-другому, фактически, даже противоположным образом по отношению к предсказаниям теоремы о минимальном производстве энтропии.

Экосистема – это система, включающая все совместно функционирующие организмы на данном участке и взаимодействующая с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенные структуры и круговорот веществ между живой и неживой частями (Одум, 1986).

Экосистемы являются сложными (крупномасштабными) системами и имеют следующие характеристики (Gnauck, 1974, 1982):

- Сложность – большое количество и разнообразие видов связей между подсистемами и самой системой и окружающей средой.

- Целостность – наличие свойств, возникающих в результате взаимодействия подсистем.

- Многомерная устойчивость – наличие нескольких областей устойчивости.

- Управляемость – способность переходить из одного состояния в другое при целенаправленном воздействии.

- Наблюдаемость – возможность получения информации о предыдущем состоянии системы исходя из настоящего состояния.

- Буферность – постепенность перехода из одного состояния в другое.

- Обработка и хранение информации – преобразование информации, получаемой извне и выдача новой информации.

- Гетерогенность – наличие качественных различий между элементами.

К этим характеристикам можно добавить (Маргалев, 1992):

- Отсутствие жесткости. Если компоненты жестко связаны между собой, то это не система, а единичный объект.

- Пластичность, обеспечивающая самотождественность и выживаемость при сбоях.

- Самовоспроизводимость подсистем.

Подавляющее большинство моделей экологии, к сожалению, учитывали лишь взаимодействия между особями различных видов, оставляя без внимания физические ограничения термодинамики (Margalef, 1968, 1980). В последние десятилетия картина начала изменяться, и теперь мы достаточно полно можем описать экосистему как термодинамическую систему (Jørgensen, 1997).

Любая экосистема не может существовать без притока энергии извне. В основном это солнечная энергия. С помощью нее продуценты производят органическое вещество, из которого и строятся. Фаготрофы получают энергию, питаясь продуцентами. Бактерии питаются останками фаготрофов и продуцентов. Таким образом, энергия проходит через всю систему. Какая-то ее часть теряется, а какая-то часть запасается. В идеальном случае количество циркулирующего в экосистеме вещества – величина постоянная.

Необходимым условием существования экосистемы является наличие низкоэнтропийного источника энергии и высокоэнтропийного «сброса» энергии, чем в земных условиях являются солнечное излучение и длинноволновое тепловое излучение (Jørgensen, 1997). Еще в 60-е гг. XX в. было показано, что именно поток энергии от источника до «выброса» создает внутреннюю организацию экосистемы и служит «двигателем» кругооборота вещества (Morowitz, 1968). Высказывалось даже предложение считать экосистемы не вещественными системами, конкурирующими за энергию, а энергетическими, конкурирующими за вещество (Маргалеф, 1992). Энергия в экосистеме затрачивается на самоорганизацию, т. е. возрастание упорядоченности (=снижению уровня энтропии). При этом избыток энтропии сбрасывается в окружающую среду, экосистемы работают как насосы, выкачивающие энтропию вовне, тем самым снижая организованность среды (Wicken, 1980).

Глава 5. Существующие подходы к термодинамическому описанию экосистем

Необходимость рассмотрения биологических систем как открытых термодинамических систем подчеркивалась еще Берталанфи в 1932 г. (von Bertalanffy, 1932, цит. по: Николис, Пригожин, 1979). Многие ученые работают над этой проблемой в различных направлениях. Первые попытки использования термодинамического подхода к моделированию водных экосистем предпринимались еще в начале 1960-х гг. XX в. (Patten, 1961).

В основе **макротермодинамического подхода** (Васнецова, Гладышев, 1989, Гладышев, Кондратьев, 1999) для описания таких биологических объектов, как популяция, сообщество, общество, экосистема лежит метод термодинамических потенциалов Гиббса, расширенный на случай сложных иерархических систем, и представления о локальном равновесии таких систем. Кроме того, построение макротермодинамических моделей экосистем опирается на принцип структурной стабилизации, когда неустойчивость отдельного блока (уровня) стабилизируется блоком, расположенным выше. В терминологии Г. П. Гладышева понятие блока соответствует представлению об иерархичности структуры. Данный подход предполагает определение таких параметров, как химический потенциал каждого компонента, а также обобщенной силы для каждой обобщенной координаты, что затруднено в связи с ограниченным количеством информации о поведении и эволюции экосистем.

В работе Г. Е. Михайловского (1978), основанной на работах Н. И. Кобозева (1966 а, б, 1967, 1968 а, б), проводится анализ устойчивости неравновесных систем к внешним возмущениям на основе таких характеристик системы, как энтропия системы и ее организация. Считается, что энтропия системы складывается из энтропии компонентов системы и энтропии связей, и система наделена организацией в том и только в том случае, если ее внутренние связи увеличивают количество информации системы. Кроме того, считается, что живые организмы обладают отрица-

тельной энтропией. Вводится понятие устойчивости, как диапазона изменений ключевого параметра системы под действием внешних возмущений, внутри которого система сохраняет свои отличительные свойства. Далее рассматриваются на предмет устойчивости закрытые и открытые системы с отрицательной и положительной энтропией компонентов. Автор относит экосистемы к закрытым системам с отрицательной энтропией компонентов и определяет ее организацию через число связей системы и средний модуль коэффициентов корреляции между независимыми параметрами компонентов системы. Далее, принимая среднюю удельную энтропию экосистемы равной единице, автор приводит выражение для определения нормированного значения устойчивости для экосистемы.

И. Аоки (Aoki, 1987, 1988, 1989), моделируя **потоки вещества и энергии в пищевых сетях**, с помощью уравнений:

$$dx/dt = \sum_{\substack{j=0 \\ j \neq i}}^n f_{ij}(t) - \sum_{\substack{j=0 \\ j \neq i}}^n f_{ji}(t) = z_j + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n f_{ij}(t) - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n f_{ji}(t) - y_i,$$

где x_i – переменная состояния, f_{ij} – поток от компонента i к j , а окружающая среда представлена z (вход) и y (выход), показал, что:

1. Поток энтропии через компонент, как и через систему в целом, всегда больше для необратимых процессов, нежели для обратимых.
2. Любое увеличение активности системы влечет за собой увеличение потока энтропии.

Обратимся теперь к **термодинамике необратимых процессов** для открытых систем, разработанной бельгийским ученым И. Пригожиным и его сотрудниками (Prigogine et al., 1972 a, b, Гленсдорф, Пригожин, 1973, Prigogine, 1980, Николис, Пригожин, 1979, 1990).

Биологические системы относятся к классу открытых систем, функционирующих вдали от равновесия. Такие системы нуждаются в постоянном обмене веществом и энергией с окружающей средой. В 1945 г. И. Пригожиным был сформулирован расширенный вариант второго закона термодинамики, применимый как к замкнутым, так и к открытым системам.

Рассмотрим изменение энтропии dS за интервал времени dt . Его можно разбить на сумму двух вкладов:

$$dS = d_i S + d_e S, \quad (1)$$

где $d_i S$ – производство энтропии внутри системы за счет необратимых процессов, $d_e S$ – поток (изменение) энтропии, обусловленный обменом энергией и веществом с внешней средой.

Из второго начала термодинамики следует $d_i S \geq 0$, где $d_i S = 0$ для обратимых процессов, $d_i S > 0$ для необратимых процессов.

$$d_i S / dt = P(S) = \int \sigma(S) dV \geq 0,$$

где $\sigma(S)$ – источник энтропии внутри системы (производство S в единицу времени на единицу объема V) не зависит от объема, поэтому

$$\sigma(S) \geq 0. \quad (2)$$

Для изолированной системы $d_e S = 0$ и $dS \geq 0$ – классическая формулировка второго начала термодинамики. Для открытых систем $d_e S$ не имеет определенного знака и система может уменьшать свою энтропию, если $d_i S < |d_e S|$ и $d_e S < 0$. При достижении такой системой стационарного состояния ($dS = 0$) $d_i S = -d_e S$. Таким образом, если в систему поступает достаточно большой поток «отрицательной энтропии» ($d_e S < 0$), то в системе может поддерживаться упорядоченная конфигурация. Такая ситуация может осуществиться только в неравновесных условиях (иначе $d_i S = d_e S = 0$). Отсюда вытекает принцип: **неравновесность может служить источником упорядоченности** (Николис, Пригожин, 1979).

Можно обозначить полный набор макроскопических переменных системы через $X_1, \dots, X_n$. Эволюция этих переменных во времени будет описываться системой уравнений:

$$\partial X / \partial t = F_i(X_1, \dots, X_n, r, t). \quad (3)$$

Здесь функции F_i могут сколь угодно сложным образом зависеть от переменных X и их пространственных производных и явным образом – от пространственных координат r и времени t .

Можно переписать эти уравнения, введя в них новую идею по поводу того, что эволюция обусловлена соответствующими

неравновесными ограничениями. В общем виде это делается для того, чтобы выразить ту мысль, что на эволюцию влияет изменение некоторых характерных для данной задачи параметров, которые могут быть изменены внешним миром. Эти параметры называются управляющими. Обозначая их посредством λ , запишем уравнение (3) в виде:

$$\partial X_i / \partial t = F_i(\{X\}, \lambda). \quad (4)$$

В силу разнообразия естественных процессов можно ожидать, что структура функций F_i будет специфически зависеть от характера рассматриваемой системы, а также от типа протекающих в ней процессов.

Можно выделить некоторые основные черты, позволяющие приступить к систематическому изучению сложных явлений.

Одним из таких свойств является соответствие решения уравнений (4) равновесию в отсутствие внешних ограничений при любом виде функций F_i . Поскольку равновесие является стационарным состоянием, отсюда следует:

$$F_i(\{X_{eq}\}, \lambda_{eq}) = 0.$$

Эти соотношения налагают определенные ограничения. Например, законы эволюции должны быть таковы, чтобы выполнялось требование положительности температуры или химической концентрации, полученных как решение соответствующих уравнений.

При любом начальном состоянии системы с течением времени в ней установится единственное состояние – равновесие. С другой стороны, такая тенденция подразумевает монотонное возрастание энтропии со временем, или, иными словами, монотонное возрастание разности $\Delta S = S - S_{eq}$ от отрицательных значений до нуля.

Оба эти утверждения выражают тот факт, что равновесие является глобальным асимптотически устойчивым состоянием, а энтропия – функцией Ляпунова, отражающей эту исключительно сильную форму устойчивости.

Можно рассмотреть некоторую систему, эволюционирующую в соответствии с определенными динамическими законами. Пусть за счет какого-то механизма система оказалась в некотором

определенном состоянии X_S , в котором она и остается впоследствии. В диссипативной системе оно может быть либо состоянием термодинамического равновесия, либо стационарным неравновесным состоянием.

На самом деле состояние реальных систем никогда не остается постоянным. Начнем с того, что большинство систем контактирует со сложным и даже непредсказуемым окружением.

Это окружение непрерывно сообщает системе небольшие (реже значительные) количества вещества, импульса или энергии, что делает невозможным контроль любой из переменных состояния со сколь угодно высокой степенью точности. Этот вездесущий факт выражается в том, что мгновенное состояние $X(t)$ системы не совпадает со стационарным состоянием X_S – оно представляет собой некоторое соседнее состояние:

$$X(t) = X_S + x(t). \quad (5)$$

Величина $x(t)$ называется возмущением.

Имеется другая, более фундаментальная, точка зрения на ту же проблему. Большинство систем, с которыми мы имеем дело, состоит из огромного числа взаимодействующих объектов. Для таких систем переменные состояния следует понимать в статистическом смысле. Это означает, что такие переменные представляют собой либо средние значения по мгновенным состояниям на длинном временном интервале, либо, возможно, наиболее вероятные значения, которые могут приниматься этими переменными. Поэтому в действительности регистрация мгновенного состояния показала бы наличие отклонений от таких «стандартных» значений макроскопических переменных состояния. Такие отклонения генерируются системой спонтанно независимо от внешней среды. Эти внутренние отклонения называются флуктуациями. Их влияние по-прежнему можно выразить равенством (5) при том понимании, что $x(t)$ теперь обусловлено внутренней динамикой рассматриваемой системы.

Так объясняются причины, по которым состояние системы будет непрерывно отклоняться от стандартного состояния X_S .

Каким образом система отвечает на такие отклонения? Полный список всех возможных вариантов представлен в виде следующих случаев (Николис, Пригожин, 1990):

Случай 1. Состояние $X(t)$ остается в некоторой окрестности стандартного состояния X_S на всех временах, превышающих некоторое начальное время t_0 . Точнее, при любом наперед заданном $\varepsilon > 0$ всегда найдется такое δ , зависящее в общем случае от ε и t , что при начальном возмущении, не превышающем δ , отклонение $x(t)$ остается меньше ε на всех временах, превышающих t_0 . Состояние X_S устойчиво по Ляпунову.

Во многих случаях нас интересует не ответ какого-то данного состояния на возмущения, но, скорее, ответ целой последовательности состояний, определяющей некоторую траекторию. В этом случае вводится подходящая мера расстояния между стандартной и возмущенной траекториями, после чего используется упомянутое выше определение устойчивости. Это приводит к понятию *орбитальной устойчивости*.

Случай 2. Состояние $X(t)$ стремится к X_S по мере того, как время стремится к бесконечности, или, иными словами, возмущение $x(t)$ со временем стремится к нулю. Тогда состояние X_S является *асимптотически устойчивым*. Это определение можно обобщить на асимптотическую орбитальную устойчивость. Ясно, что асимптотическая устойчивость обязательно подразумевает необратимость, так что это понятие неприменимо к консервативным системам. Такие системы, в лучшем случае, могут быть устойчивыми по Ляпунову. С другой стороны, диссипативные системы могут устранять влияние возмущений, действующих на них, и тем самым восстанавливать стандартное состояние. Это обеспечивает предсказуемость и воспроизводимость такого режима, который называется *аттрактором*. Асимптотическая устойчивость, несомненно, является одним из наиболее ярких проявлений конструктивной роли необратимости в природе.

Случай 3. Состояние $X(t)$ не остается в окрестности X_S . Точнее, для каждой окрестности X_S существует такое начальное возмущение, для которого амплитуда $x(t)$ не может оставаться все время меньше некоторой заранее, но произвольным образом за-

данной величины t_0 . Тогда стандартное состояние X_S неустойчиво. Такая ситуация проявляется в наличии начальной стадии быстрого (обычно экспоненциального) роста возмущения. Все эти свойства легко обобщить и дать определение орбитальной неустойчивости.

Случай 4. Состояние $X(t)$ остается в некоторой окрестности стандартного состояния X_S , если начальные возмущения не превышают некоторого порогового значения, и удаляется от него в случае возмущений, превышающих пороговое. Тогда состояние X_S локально устойчиво, но глобально неустойчиво. С другой стороны, если устойчивость имеет место при любых по амплитуде начальных возмущениях, мы говорим о глобальной устойчивости, причем состояние X_S в таком случае является глобальным аттрактором.

Наиболее полно эти случаи в приложении к водным экосистемам были рассмотрены А. Гнауком (Gnauck, 1974, 1979, 1980, 1982, 1983).

При заданных условиях термодинамическое равновесие соответствует наибольшей степени неупорядоченности. Поэтому сравнительно высокоорганизованные состояния должны быть неравновесными. Хотя для всякого неравновесного процесса по-прежнему справедлив второй закон термодинамики

$$d_i S > 0 \quad (6)$$

(теперь уже со знаком строгого неравенства), для неравновесного состояния $S < S_{max}$.

Это означает, что неравновесные состояния являются более высокоорганизованными, чем равновесные. В неравновесных системах вместо энтропии следует рассматривать производство энтропии

$$P = d_i S / dt > 0.$$

Эта величина в силу (6) положительна для всех необратимых процессов. В число наиболее общих необратимых процессов, дающих вклад в $d_i S$, входят химические реакции, теплоотдача, диффузия, вязкая диссипация и т. д. Для каждого из этих явлений

можно определить соответствующий внутренний поток J_k , отражающий скорость течения процесса, а также движущую силу X_k , отражающую имеющееся неравновесное ограничение. $d_i S$ является квадратичной формой по J_k и X_k . Эта квадратичная форма имеет вид:

$$d_i S / dt = \sum_k J_k X_k. \quad (7)$$

В общем случае потоки J_k являются очень сложными функциями сил. Простая ситуация возникает в случае, когда эта связь линейна:

$$J_k = \sum_l L_{kl} X_k. \quad (8)$$

Здесь L_{kl} – набор феноменологических коэффициентов. В изолированной системе равновесие глобально устойчиво, и это отражается в существовании некоторой функции – энтропии, или, точнее, избыточной энтропии $\Delta S = S - S_{eq}$, обладающей следующими свойствами:

$$\Delta S \leq 0, d\Delta S / dt \geq 0 \text{ (в изолированных системах)}. \quad (9)$$

Величину ΔS называют функцией Ляпунова. В математической литературе показано, что эти соотношения равносильны глобальной устойчивости.

В неизолированной системе, не находящейся в состоянии равновесия, вследствие наличия двух членов в выражении для баланса энтропии ($d_e S$ и $d_i S$) второй закон термодинамики ($d_i S / dt \geq 0$) больше не определяет знак изменения энтропии (то же справедливо и для любой другой функции состояния). Таким образом, универсальной функции Ляпунова не существует, и это порождает проблему устойчивости состояний, далеких от равновесия. Возможность потери устойчивости при определенных условиях открывает путь переходным явлениям, что может привести к внутренней дифференциации и сложному поведению.

Следует, однако, отметить одно исключение – открытые системы вблизи равновесия. Поскольку в этой области феноменологические соотношения линейны и кинетические коэффициенты симметричны, выражаемое равенством (9) производство энтропии

становится положительно определенной квадратичной формой переменных состояния X_k , отражающих внешние ограничения. Более того, можно показать, что любое отклонение от стационарного состояния приводит к развитию таких процессов, что величина $d_i S/dt$ стремится уменьшиться со временем. В этой ситуации производство энтропии играет роль функции Ляпунова, гарантируя глобальную устойчивость стационарных состояний, близких к равновесному.

Необходимо отметить, что, несмотря на отсутствие общего закона, гарантирующего устойчивость состояний, далеких от равновесия, тем не менее можно найти некоторые полезные критерии, позволяющие сделать более слабые выводы типа, например, достаточных условий устойчивости. Один такой критерий дается условием положительности избыточного производства энтропии, вычисленного вблизи неравновесного стационарного состояния. Этот критерий подробно обсуждается в книге П. Гленсфорда и И. Пригожина (1973).

Когда система сильно отклоняется от равновесия, ее переменные удовлетворяют, вообще говоря, уже не линейным, а более точным нелинейным уравнениям. Нелинейность является важной и общей чертой процессов, происходящих вдали от равновесия. С другой стороны, сверхкритическая отдача энтропии возможна лишь при наличии необычной, особой внутренней структуры системы. Это означает, что самоорганизация не является универсальным свойством материи, а существует лишь при особых внутренних и внешних условиях; вместе с тем, это свойство не связано с каким-то особым классом веществ.

Поэтому можно утверждать, что переход к сложному тесно связан с появлением новых ветвей решений в результате бифуркации, происходящей вследствие потери устойчивости стандартного состояния, вызванной нелинейностями и внешними ограничениями в открытой системе.

Подводя итоги, можно сказать, что в природе существует два основных класса необратимых процессов (Николис, Пригожин, 1990):

1. Разрушение структуры вблизи положения равновесия, которое является универсальным свойством систем при произвольных условиях.

2. Возникновение структур вдали от положения равновесия при особых внешних и внутренних условиях, заключающихся в том, что система открыта и обладает нелинейной внутренней динамикой, а ее внешние параметры имеют сверхкритические значения.

И. Пригожин предложил называть пространственные, временные или пространственно-временные структуры, которые могут возникать вдали от равновесия в нелинейной области, когда параметры систем превышают критические значения, *диссипативными структурами*.

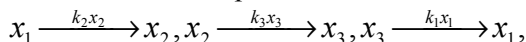
Глава 6. Экосистема как гиперцикл

На основе рассмотренного выше подхода И. Пригожина была создана теория гиперциклов. Гиперциклом называется замкнутая в цикл цепь автокаталитических реакций, в которой каждый последующий компонент является автокатализатором образования себя из предыдущего компонента. Эта теория очень хорошо разработана применительно к химическим и биохимическим процессам (Эйген, Шустер, 1982), процессам самоорганизации систем биомакромолекул (Körpers, 1985). В экологии модели на основе теории гиперциклов также использовались, но применительно к моделированию одного трофического уровня, а именно, фитопланктона, когда разные виды водорослей воздействовали на рост друг друга посредством экзометаболитов (Багоцкий, Вавилин, 1988, 1989).

Автору показалось интересным и естественным применить этот метод к системам, включающим несколько трофических уровней (Зилов, Сериков, 1992, Сериков, Зилов, 1994, Silow, 1999, 2005). Взаимоотношения между компонентами экосистемы мы представили в виде автокаталитических реакций, когда каждый трофический уровень является катализатором для образования собственной биомассы из получаемой пищи.

Разработанная нами идеализированная модель водной экосистемы включала сообщества фитопланктона (x_1), получающего биогенные вещества в результате минерализационной деятельности бактерий, растительного зоопланктона (x_2), питающегося водорослями, бактерий (x_3), получающих пищу от погибших организмов.

Для данной экосистемы эти реакции имеют вид:



где k_i – константы скоростей ($i = 1, 2, 3$).

Найдем уравнения, описывающие динамику системы. Скорости данных реакций вычисляются исходя из закона действия масс (Чанг, 1980), биомассы компонентов в стационарном состоянии брались из (Ащепкова и др., 1978).

Таким образом, получим уравнения, описывающие динамику системы:

$$\begin{aligned} dx_1 / dt &= f(x_1, \mu_1, \phi(x_3)) - g(x_1, \gamma(x_2)), \\ dx_2 / dt &= f(x_2, \mu_2, \phi(x_1)) - m(x_2), \\ dx_3 / dt &= f(x_3, \mu_3, \phi(x_2)) - m(x_3), \end{aligned} \quad (10)$$

где x_i – биомасса, f – функция роста ($m_i \phi x_{i-1} / (x_i + x_{i-1})$) (Jørgensen, 1994)), m – функция смертности (ϕx_i , ϕ – удельная смертность из Jørgensen et al., 1991), g – функция выедания ($x_i - \gamma^* x_i / (x_i + x_{i+1})$) (Jørgensen, 1994)), ϕ – эффективность конверсии энергии и вещества (для фитопланктона – отношение между концентрацией бактерий и доступностью биогенов) с уровня на уровень, γ – эффективность выедания, μ – максимальная скорость роста. Параметры функций рассчитывались исходя из равновесного состояния

$$dx_i / dt = 0.$$

Затем на трофических уровнях продуцентов и консументов выделили: два вида водорослей (x_{11} , x_{12}), конкурирующих за биогенные вещества и два вида зоопланктона (x_{21} , x_{22}), питающихся каждый одним из видов водорослей, получив систему из двух гиперциклов, сопряженных за счет бактериального звена. Соотношения биомасс были взяты

$$0,33 \, x_{11} = x_{12}, 0,1 \, x_{21} = x_{22},$$

что соответствует примерному соотношению между доминантными и субдоминантными видами в планктоне (Uhlmann, 1983).

Уравнения, описывающие динамику такой системы, имеют вид:

$$\begin{aligned} dx_{11} / dt &= f(x_{11}, \mu_{11}, \phi(x_3), \xi(x_{11}, x_{12})) - g(x_{11}, \gamma(x_{21})), \\ dx_{12} / dt &= f(x_{12}, \mu_{12}, \phi(x_3), \xi(x_{12}, x_{11})) - g(x_{12}, \gamma(x_{22})), \\ dx_{21} / dt &= f(x_{21}, \mu_{21}, \phi(x_{11})) - m(x_{21}), \\ dx_{22} / dt &= f(x_{22}, \mu_{22}, \phi(x_{12})) - m(x_{22}), \\ dx_3 / dt &= f(x_3, \mu_3, \phi(x_{21}, x_{22})) - m(x_3), \end{aligned} \quad (11)$$

где ξ – функция конкуренции за биогенные элементы

$$(x_{1i} (1 - x_{1j} / (x_{1i} + x_{1j}))).$$

Все коэффициенты были рассчитаны для равновесного состояния ($dx/dt=0$). Обе модели реализованы в виде программ на C++. Были проведены машинные эксперименты (250 шагов, 1 шаг – 1 год). Ниже приведены результаты анализа поведения этих моделей.

Глава 7. Анализ динамики и устойчивости гиперциклических моделей экосистем разной сложности

Был проведен анализ поведения обеих моделей в отсутствие внешних воздействий и для случаев токсификации и эвтрофирования. Для моделирования внешних воздействий уравнения были модифицированы следующим образом. Для системы (10):

$$\begin{aligned} dx_1 / dt &= f(x_1, \mu_1, \phi(x_3)) - g(x_1, \gamma(x_2)) + Nx_1 - Tx_1, \\ dx_2 / dt &= f(x_2, \mu_2, \phi(x_1)) - m(x_2) - Tx_2, \\ dx_3 / dt &= f(x_3, \mu_3, \phi(x_2)) - m(x_3), \end{aligned} \quad (12)$$

где T_i – коэффициенты токсификации, взятые из (Jørgensen et al., 1991), а N – поступление биогенных элементов. Для системы (11):

$$\begin{aligned}
dx_{11} / dt &= f(x_{11}, \mu_{11}, \phi(x_3), \xi(x_{11}, x_{12})) - g(x_{11}, \gamma(x_{21})) + Nx_{11} - T_{11}x_{11}, \\
dx_{12} / dt &= f(x_{12}, \mu_{12}, \phi(x_3), \xi(x_{12}, x_{11})) - g(x_{12}, \gamma(x_{22})) + Nx_{12} - T_{12}x_{12}, \\
dx_{21} / dt &= f(x_{21}, \mu_{21}, \phi(x_{11})) - m(x_{21}) - T_{21}x_{21}, \\
dx_{22} / dt &= f(x_{22}, \mu_{22}, \phi(x_{12})) - m(x_{22}) - T_{22}x_{22}, \\
dx_3 / dt &= f(x_3, \mu_3, \phi(x_{21}, x_{22})) - m(x_3),
\end{aligned} \tag{13}$$

§ 1. Моногиперцикл

Без токсификации и поступления биогенных веществ система остается в стационарном состоянии.

Моделирование эвтрофирования (постоянным поступлением биогенных веществ) вызывает:

- переход в новое стационарное состояние после продолжительных затухающих колебаний биомасс компонентов (при поступлении 10–60 % от наличия в системе), демонстрируя тем самым асимптотическую устойчивость,

- вымирание организмов (при поступлении более 70 % от наличия в системе), т. е. переход в глобально устойчивое состояние ($x_i = 0$ – тривиальное решение системы (12)).

При моделировании токсификации:

- при поступлении токсиканта, вызывающего гибель 10–45 % фитопланктона от наличия в системе фитопланктона, или до 90 % гибели зоопланктона – затухающие колебания биомасс компонентов с переходом в новое стационарное состояние. Система демонстрирует асимптотическую устойчивость,

- вымирание организмов (переход в глобально устойчивое состояние) при поступлении токсиканта, вызывающего гибель 50 % фитопланктона.

При комплексном моделировании наблюдается:

- затухающие колебания биомасс компонентов с переходом в новое стационарное состояние при небольшом поступлении токсикантов и большом поступлении биогенных веществ ($N=50\text{--}90$ % от наличия в системе, $T_1=10\text{--}20$ %, T_2 – до 40 %) и при большом поступлении токсикантов и небольшом поступлении биогенных веществ ($N=10\text{--}40$ % от наличия в системе, T_1 – 20–40 %, T_2 до 80 %) (асимптотическая устойчивость),

- вымирание организмов при большом поступлении токсикантов и большом поступлении биогенных веществ ($N = 50\text{--}100\%$ от наличия в системе, T_1 – более 20 %, T_2 – свыше 40 %) (переход в глобально устойчивое состояние),

- незатухающие колебания биомасс компонентов при небольшом поступлении токсикантов и небольшом поступлении биогенных веществ ($N = 10\text{--}20\%$, $T_1 = 10\text{--}20\%$, T_2 – до 40 %) (рис. 2.1). Система демонстрирует колебательный режим, являясь орбитально устойчивой.

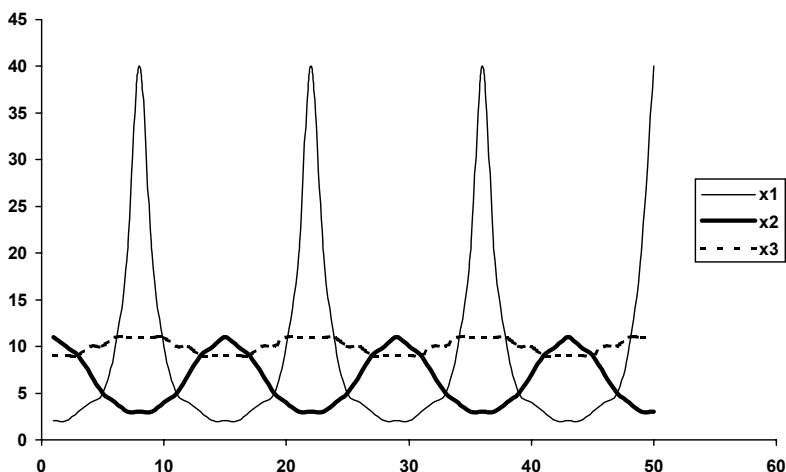


Рис. 2.1. Динамика компонентов моногиперцикла при поступлении биогенных элементов (10 % от наличия в системе) и токсиканта, вызывающего гибель 10 % фитопланктона

По оси абсцисс – время (годы), по оси ординат – биомасса (кДж·м⁻²) фитопланктона (x1), зоопланктона (x2) и бактериопланктона (x3)

§ 2. Сопряженные гиперциклы

Без токсификации и поступления биогенных веществ система совершает незатухающие автоколебания на всем исследованном промежутке времени (рис. 2.2), являясь орбитально устойчивой.

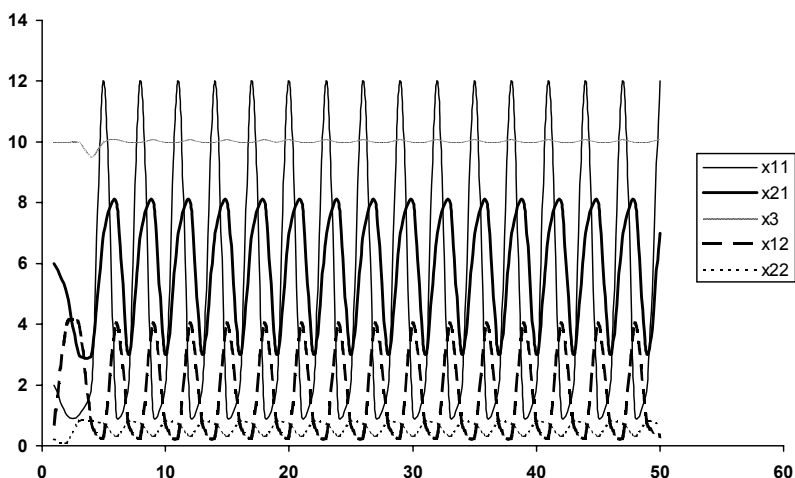


Рис. 2.2. Динамика компонентов сопряженных гиперциклов при отсутствии внешних воздействий

По оси абсцисс – время (годы), по оси ординат – биомасса (кДж·м⁻²) первого и второго видов фитопланктона (x11, x12), первого и второго видов зоопланктона (x21, x22) и бактериопланктона (x3)

Моделирование эвтрофирования (постоянным поступлением биогенных веществ) вызывает:

- незатухающие колебания биомасс компонентов с несколько большей амплитудой, чем в невозмущенном состоянии, при небольшом поступлении (10–20 % от наличия в системе) (орбитальная устойчивость),
- увеличение амплитуды колебаний (в 2–3 раза), что является одним из типичных симптомов «стрессового синдрома» (Rapport, 1992), и вымирание одного вида фитопланктона и сопряженного с ним зоопланктона с переходом других видов фитопланктона и зоопланктона в стационарное состояние (при поступлении более 20 %). Таким образом, система демонстрирует неустойчивость по двум компонентам, а затем – асимптотическую устойчивость по трем остальным.

При моделировании токсификации (считая, что $T_{11} = T_{12}$, $T_{21} = T_{22}$), наблюдается:

- незатухающие колебания биомасс компонентов при не-большом поступлении (T_{1i} не более 1 %, T_{2i} 1–2 %) (орбитальная устойчивость),

- вымирание одного вида фитопланктона и сопряженного с ним зоопланктона с переходом других видов фитопланктона и зоопланктона в стационарное состояние (T_{1i} более 1 %) (неустойчивость по двум компонентам, а затем асимптотическую устойчивость по трем остальным).

При комплексном моделировании наблюдается:

- вымирание одного вида фитопланктона и сопряженного с ним зоопланктона с переходом других видов фитопланктона и зоопланктона в стационарное состояние (N более 1 % от наличия в системе, $T_{1i} > 1$ %, $T_{2i} > 2$ %) (неустойчивость по двум компонентам, а затем асимптотическая устойчивость по трем остальным),

- незатухающие колебания биомасс компонентов при не-большом поступлении ($T_{1i} \leq 1$ %, $T_{2i} \leq 2$ %, N не более 1 % от наличия в системе) с увеличением амплитуды колебаний (орбитальная устойчивость).

Таким образом, более сложная система оказалась менее устойчивой, чем моногиперцикл. Итак, получены модели, описывающие экосистемы, состоящие из трех и пяти агрегированных компонентов, как открытые диссипативные системы. Данные системы являются внутренне устойчивыми. Система, состоящая из трех компонентов, демонстрирует асимптотическую устойчивость при некритических внешних воздействиях. Кроме того, поведение системы при моделировании эвтрофирования хорошо согласуется с общепринятыми взглядами на то, что приток биогенов до какого-то предела стимулирует продукционные процессы в водных экосистемах, но превышение его оказывает фатальное действие.

Одной из характерных особенностей поведения экологических систем является циклический характер изменения биомасс их компонентов. Это наблюдается как в природных экосистемах (Ulanovich, 1983, Murdoch, McCauley, 1985, Кожова и др., 1986, Kozhova, 1987, Максимов, 1989, Goldman et al., 1989, Jassby et al., 1990, Carpenter et al., 1992, Statznere et al., 1994, A long-term..., 1995, Adrian, 1997, Stronge et al., 1998, Livingstone, 1999), так и в

различного типа микрокосмах (The food chain..., 1968; Predator-prey..., 1970, Богучаров, 1981, Beyers, Odum, 1993). Попытки объяснить эти колебания внешними воздействиями (вплоть до цикличности солнечной активности) ни к чему не привели. Приложение моделей Лотка–Вольтерра и моделей потока энергии к системам, состоящим из более чем двух или нечетного количества компонент, демонстрирует снижение амплитуды колебаний и стабилизацию биомасс компонентов на фиксированных уровнях (Limburg, 1985, Complex Ecology, 1995). Обе рассмотренные системы демонстрируют колебательные режимы при определенных внешних воздействиях. Кроме того, в отсутствие внешних воздействий система, состоящая из пяти компонентов, демонстрирует автоколебательный режим.

Другая проблема, до сих пор не решенная с использованием разнообразнейших моделей, – широко известный парадокс планктона – сосуществование двух и более видов в одной экологической нише (Hutchinson, 1961). Для его объяснения исследователи вынуждены искать любые, пусть даже самые незначительные отличия экологических характеристик видов, такие как оптимальная температура, содержание кислорода, скорость роста, потребность в биогенах, продолжительность жизни, продолжительность всплеск развития (Golterman, 1975, Wetzel, 1983, Schwoerbel, 1987, Ebenhoeh, 1988), за исключением случая, когда привлекались несущие емкости (K_1 , K_2) и коэффициенты конкуренции (b_1 , b_2) за ресурс для двух видов с численностями N_1 и N_2 с внешним ограничением $K_1 / b_1 > K_2$ и $K_2 / b_2 > K_1$ (Jørgensen, 1994). В представленной модели внешние ограничения отсутствуют. Система (11), иллюстрирует положение о возможности сосуществования двух видов фитопланктона в одной экологической нише.

Экосистемы, обмениваясь с внешней средой веществом, информацией, энергией и энтропией, являются открытыми системами, функционирующими вдали от равновесия. Кроме того, они являются диссипативными, так как в них протекают необратимые процессы.

Необходимым и достаточным условием существования экосистемы является наличие низкоэнтропийного источника энергии и высокоэнтропийного «сброса» энергии. Термодинамическое описание экологических систем позволяет использовать в их анализе хорошо теоретически разработанные методы, применяющиеся для изучения диссипативных структур.

Приложение модели гиперцикла удовлетворительно объясняет осциллирующее поведение природных систем внутренними причинами, т. е. значительная часть природных циклических процессов – автоколебания, частота и амплитуда которых модифицируется внешними воздействиями (изменениями температурного и светового режима, доступностью питательных веществ и т. п.).

В то же время, следует подчеркнуть, что сложность взаимодействия внутренних и внешних управляющих механизмов такова, что моделирование естественной динамики природных экосистем с высокой точностью все еще выходит за пределы наших возможностей. Рассмотренные модели пока пригодны только для теоретического анализа поведения гипотетических экосистем. Моделирование антропогенной динамики реальных экосистем требует других подходов.

Раздел III

СЛОЖНЫЙ МОДЕЛЬНЫЙ ЭКСПЕРИМЕНТ

Глава 8. Методология сложного модельного эксперимента

Применяемые в настоящее время в экологическом прогнозировании модели, как уже говорилось, можно разделить на 2 класса: физические и математические. И та и другая области моделирования достигли значительных успехов, но настоящего их слияния, на необходимость которого указывают многие, до сих пор не произошло. Нами была предпринята такая попытка, поскольку исследования на стыке этих двух подходов могут дать новые интересные результаты (Зилов, Стом, 1991, Silow, 1995, 1999 a, b, Mathematical models..., 1995, 2001).

§ 1. Имеющиеся примеры построения моделей экосистем по результатам, полученным на модельных экосистемах

В обзорах последних десятилетий настойчиво проводится мысль о необходимости построения математических моделей или, по крайней мере, их идентификации на основе экспериментов с физическими моделями (Banse, 1982, Kuiper, 1984, Parsons, 1990, Jørgensen, 1994 a). Так, в программной статье «Новые перспективы в экотоксикологии» прямо было указано на важность использования для имитационного моделирования данных, полученных в результате «экспериментального манипулирования с природными системами» (New perspectives in..., 1984, p. 375). В. Б. Георги-

евский указывал, что определять параметры подсистем надо по данным функционирования всей экосистемы (Георгиевский, 1982). Э. Халфон рекомендовал проведение «экспериментов *ad hoc* для каждой частной ситуации... Модели больших озер требуют дальнейшего познания специфических процессов, таких как трансформация загрязнителей в пищевой цепи. Эти потребности могут быть удовлетворены лишь с помощью экспериментов в контролируемых условиях, таких как непрерывные культуры, микрокосмы и экспериментальные пруды» (Halfon, 1995).

Каково же сегодняшнее положение в области «смешанного моделирования»? Еще классические работы Г. Ф. Гаузе продемонстрировали пример гармоничного сочетания физического (микрокосмы) и математического моделирования в решении задач теоретической экологии, таких как взаимодействие популяций хищника и жертвы (Gause, 1935). В наше время это направление успешно продолжает развиваться как в работах по теме «хищник–жертва», так и в моделировании процессов питания зоопланктона. Однако при переходе от систем двух взаимодействующих популяций или трофических уровней к более сложным биоценозам мы видим гораздо меньше удачных работ.

Зачастую математическая модель, построенная на базе физической, является лишь приложением одного из статистических методов к результатам экспериментов. В работе Роберта Дуайера и Кеннета Переца применение стандартной регрессионной модели

$$y = Xb + e, \quad (14)$$

в которой y – вектор значений зависимых переменных, b – вектор параметров регрессии, e – вектор ошибок, а X – матрица значений независимых переменных, к микрокосмам, показало, что периодическое изменение скорости вращения мешалки не вызывает ожидаемого синусоидального варьирования биологических параметров, т. е. что «сложные микрокосмы отвечают на воздействия не линейно. Таким образом, нет оснований предполагать, что исходная экосистема залива Наррагансет отвечает линейно» (Dwyer, Perez, 1983, p. 320).

Использование регрессионной статистики в обработке результатов экспериментального эвтрофирования микрокосмов

(White et al., 1986), позволило получить зависимости концентрации хлорофилла a от содержания азота и фосфора:

$$\lg chl a = -1,37 + 1,07 \lg PN \quad (15)$$

$$\lg chl a = -0,14 + 0,87 \lg PP, \quad (16)$$

где $chl a$ – концентрация хлорофилла a , PN – концентрация взвешенного азота, PP – концентрация взвешенного фосфора.

В обзоре Райнера Коха (Koch, 1984) приводится около двух десятков регрессионных уравнений, связывающих показатели концентрации организмами, донными отложениями и острой токсичности для разных веществ. Построение таких моделей на основе опытов с микро- и мезокосмами позволяет решать и «чисто гидробиологические» вопросы, такие как влияние метаболитов отдельных видов водорослей на природное сообщество фитопланктона, так и экотоксикологические вопросы, связанные с эвтрофированием и токсификацией природных вод.

При всей плодотворности применения методов планирования и обработки результатов многофакторных экспериментов регрессионные уравнения, получаемые таким образом, не могут считаться «полноправными» математическими моделями. Кроме того, эти «модели» действительны лишь в узком диапазоне условий, в которых происходит опыт, не могут служить целям прогноза поведения реальных экосистем, так как, кроме прочего, не в состоянии отражать сезонные изменения и пространственную неоднородность объекта моделирования.

Можно привести примеры создания и более сложных математических моделей на базе модельных экосистем. Так, Г. Братбаком и Т. Ф. Тингстадом (Bratbak, Thingstad, 1985) была разработана модель взаимодействия водорослей и бактерий в условиях лимитирования по содержанию фосфора в среде. Параметры этой модели были определены в экспериментах с модельным биоценозом, составленным из вибриона (не идентифицирован) и диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* в питательной среде, содержащей NaNO_3 , Na_2SiO_3 , микроэлементы и витамины. Результаты опытов с математической моделью показали способность бактерий утилизировать значительную часть первичной

продукции и большую вероятность увеличения отношения (биомасса гетеротрофов)/(биомасса автотрофов) в пелагических экосистемах, жестко лимитированных по какому-нибудь биогену.

Ингваром Ольсеном с сотрудниками (Olsen et al., 1985, 1986) создана модель миграции фосфора в системе зоопланктон–фитопланктон. Необходимые для модели данные были получены в опытах с мезокосмами – полиэтиленовыми цилиндрами диаметром 1,5 м и глубиной 4,5 м. Опытные мезокосмы содержали примерно в 4 раза больше зоопланктона, чем контрольные. Анализ результатов моделирования показал, что лимитирующим фактором для зоопланктона может быть содержание фосфора в воде, причем приведены и конкретные концентрации.

Следует упомянуть и работу американских ученых (Liermann, Stephanopoulos, 1985), создавших модель микрокосма, содержащего в литровом объеме бактерий, водоросли, два вида простейших и креветок, но коэффициенты для которой были взяты из литературных источников, а результаты математического моделирования не сопоставлялись с результатами физического.

Модель поведения водной экосистемы при варьировании светового и температурного режимов, построенная на основе экспериментов с микрокосмами, приводится Р. Дж. Байерсом и Г. Т. Одумом (Bayers, Odum, 1993, p. 11–41).

Все упоминавшиеся в этом параграфе работы совершенно не касаются токсического загрязнения среды. Из исследований такого рода можно привести работы Джона Маланчука и Хайнца Коллига (Malanchuk, Kollig 1985), Хриса Стейли и Мэрилин Кэйз (Staley, Case, 1987), в которых сопоставляются результаты математического и физического моделирования, но математические модели не основаны на данных, полученных с помощью физических.

Единственной известной нам работой, выполненной до наших исследований, где математическая модель внешнего воздействия на экосистему была построена по данным экспериментов с микрокосмом, является изучение А. А. Богучаровым (1981) реакции на внешнее воздействие микрокосма, объемом 400 мл, содержащего хлореллу, парameций, тетрахимен и бактерии. Параметры уравнений определялись экспериментально, и полученная модель вполне удовлетворительно описывала динамику содержа-

ния кислорода в среде, как интегральный показатель состояния экосистемы.

Отклик экосистемы на загрязнение вводился в виде изменения удельного фотосинтеза и удельного дыхания. Получены данные о токсичности для такой системы фенола и гербицида симозина.

Построения моделей на основе экспериментов с мезоэкосистемами до нас не предпринималось. Приведенные выше материалы, на наш взгляд, демонстрируют неразработанность вопросов комплексного моделирования в экотоксикологии и, пожалуй, экологии, до проведения наших исследований.

Позже был выполнен ряд сходных работ другими группами исследователей. Так, были построены модели:

- описывающая воздействие разных токсикантов на фитопланктон на основе данных, полученных с помощью мезоэкосистем (Hommen, Rattle, 1994);

- описывающая действие ряда загрязнителей на водные экосистемы на основе данных, полученных в микрокосмах, мезокосмах и экспериментальных прудах (Umoren, 1994);

- описывающая действие хлорбенzenов на экосистему оз. Онтарио на основе данных, полученных на серии модельных экосистем (Halfon, 1995).

§ 2. Методика информационного обеспечения математической модели по экспериментальным данным

При моделировании наиболее сложной и трудоемкой является задача информационного обеспечения, поскольку ее реализация связана с проведением натурных экспериментов, направленных на определение неизвестных параметров. Изложенная ниже технология моделирования уникального объекта на примере оз. Байкал позволяет решить поставленную проблему.

Пусть объект описывается следующей математической моделью (Зилов, 1987, Mathematical modelling, 1991, Mathematical models..., 1995, 2001)

$$dZ / dt = f(t, z, a), \quad (17)$$

где $t \in [t_0, t_f]$ – время,

функции z , характеризующие состояние объекта – кусочно-дифференцируемые,

a – вектор неизвестных параметров. При наличии m реализаций и наблюдаемости части компонент

$$\bar{Z}^j(t) = (\bar{Z}^{1j}(t), \dots, \bar{Z}^{mj}(t)), \quad j = \overline{1, m}.$$

При задании m начальных условий

$$\bar{Z}^i(t_0) = \bar{Z}_0^i, \quad i = \overline{1, m}.$$

надо минимизировать функционал

$$I = \int_{t_0}^{t_f} \left\{ \sum_{i=1}^m \sum_{j \in M_j} \beta_j^i (\bar{Z}^{ij} - Z^{ij})^2 dt + \sum_{i=1}^m \sum_{j \in M_j} \gamma_j^i (\bar{Z}^{ij}(t_k) - Z^{ij}(t_k))^2 \right\}, \quad (18)$$

где i – номер компонента вектора Z ,

j – номер испытания,

M_j – множество номеров компонент вектора Z , наблюдаемых в j -м испытании,

β_j^i, γ_j^i – весовые коэффициенты.

На основе экспериментального материала, приведенного в настоящем разделе ниже, определялись величины отклонений z^i на каждый учитываемый момент времени и коэффициенты системы

$$Z^i = \sum q_{ik} z_k, \quad i, k = \overline{1, 10}, \quad (19)$$

где первоначальные коэффициенты q_{ik} определялись экспертной оценкой, а β и γ принимались равными 1. После минимизации функционала и определения новых q_{ik} система вновь интегрировалась и полученные значения z^i сравнивались с экспериментальными. При наличии существенных расхождений процесс повторялся с новыми β и γ .

Таким образом, для определения коэффициентов взаимовлияния для модели из N компонентов необходимо поставить N серий опытов, в каждой из которых отклоняя на заданную величину один из компонентов, а затем определяя концентрации всех компонентов до конца экспозиции. В нашем случае вносились следующие отклонения:

- добавки сульфата натрия (повышение минерализации),
- добавки нитратного азота и фосфатного фосфора,
- добавки аллохтонной органики (пептон),
- добавки фенольных соединений (пирокатехина),
- добавки нефтепродуктов (водная эмульсия дизельного топлива),
- добавки ионов тяжелых металлов (хлорид кадмия),
- бактериопланктона,
- фитопланктона,
- зоопланктона.

Два последних концентрировались с помощью соответствующих планктонных сетей и вносились в экспериментальные мезокосмы непосредственно из озера.

Использование алгоритмов методов первого и второго порядков, разработанных и реализованных в виде программного комплекса в ИрВИЦ ВСФ СО РАН, позволило решить поставленные задачи и получить матрицы взаимовлияния для подледного и летне-осеннего сезонов (Зилов, 1987, 1991, Зилов, Стом, 1991, Использование мезокосмов для..., 1989, 1998, Silow, 1995, Silow et al., 1993, 2001).

Глава 9. Получение экспериментальных данных по взаимодействию компонентов планктона оз. Байкал в разные сезоны с основными загрязнителями

Ранее на оз. Байкал уже проводились экотоксикологические эксперименты с мезокосмами. Так, влияние разбавленных сточных вод целлюлозно-бумажного комбината на планктон оз. Байкал изучалось в 3-недельных опытах с использованием полиэтиленовых мешков объемом 1800 л (Бульон, 1976). В мешках доминировали диатомовые водоросли (55–84 % численности фитопланктона). Второе место занимали зеленые. Численность и биомасса всех видов водорослей в контроле за 12–20 сут возрас- тала в 3–10 раз, в опыте после внесения разбавленных стоков БЦБК – в 8–20 раз. При измерении первичной продукции планктона радиоуглеродным методом различий между опытом и кон-

тролем не было выявлено. Содержание эпишуры при низкой температуре экспозиции составляло в опыте 12 %, в контроле – 29 % от исходного уровня, хотя в одном из опытов эти величины составляли 135 % и 55 % соответственно.

Поскольку накопленный объем экспериментальных данных труднообозрим – нами поставлено более 400 экспериментов, результаты которых опубликованы (Зилов, 1987, 1991, *Experimental investigation of...*, 1989, 1991, Зилов, Стом, 1991, Действие биогенных элементов..., 1989, 1992, Некоторые перспективы..., 1990), ниже приведены общие закономерности взаимодействия планктонного комплекса с различными загрязнителями, проиллюстрированные наиболее типичными примерами.

§ 1. Методика постановки экспериментов

Использовались полиэтиленовые трубы (толщина полиэтилена 0,1 мм, ГОСТ 10354–82). Открытый верхний край пластиковой шиной плотно прижимался к металлическому ободу равного с трубой диаметра и опускался с лодки или плота на глубину 5–7 м. Так как к противоположному герметизированному концу крепился груз, то труба вытягивалась и свободно повисала в толще воды. Быстрый подъем «одевал» эту систему как чулок на водяной столб (в наших опытах объемом 2 м³). Процедура наполнения мезокосма занимала 2–3 мин и не вызывала шока планктона, неизбежного при пропускании воды с планктоном через узкую горловину воронки, как рекомендовалось А. Г. Андрушайтисом и др. (1984), или закачивании насосом через шланг, как у В. В. Бульона (1976). В верхнюю часть мезокосма вставляли горловину (пластиковую трубу с резиновой пробкой), через которую был пропущен резиновый шланг для отбора проб из середины мезокосма. Отбор проб для определения содержания фитопланктона, бактериопланктона, общей минерализации, фенольных соединений, ионов Cd⁺⁺, нитратного азота и фосфатного фосфора, ХПК и БПК₅ выполнялся через шланг, для определения биомассы зоопланктона все содержимое мезокосма профильтровывалось через сеть Джеди. Ее крепили к горловине мезокосма, после чего его переворачивали и постепенно поднимали. Все определяемые показатели

регистрировали параллельно в озере, контрольных и опытных мезокосмах.

Была разработана методика подледной постановки мезокосмов (Зилов и др., 1989 а, б). Она отличалась от летней тем, что при достаточной толщине льда в нем на расстояние 7–8 м прорубали квадратные «майны» шириной 1,2 м, через которые и производилась установка мезокосмов.

В ходе экспериментов фиксировались освещенность и температура воды на глубине постановки мезокосмов, рН, электропроводность, БПК₅, ХПК, концентрации общего, органического и нитратного азота, общего, органического и фосфатного фосфора, концентрация внесенного токсиканта (фенолов, нефтепродуктов, ионов кадмия), численность микроорганизмов, растущих на РПА:10 (далее – сапрофитов), фенолоокисляющих и нефтеокисляющих бактерий, концентрация хлорофиллов *a*, *b* и *c* в воде озера, контрольных и экспериментальных мезокосмов. Позже обрабатывались фиксированные пробы фитопланктона и зоопланктона, в которых определялись видовой состав и численность.

§ 2. Соответствие условий в мезокосмах условиям в озере

Во время постановки экспериментов снимались некоторые физические характеристики среды в районе постановки мезокосмов – температура воды, прозрачность, освещенность. Такие характеристики, как температура и освещенность практически одинаковы в мезокосме и в озере. Кроме того, все эти величины колеблются около своего среднего значения, поэтому их можно считать постоянными на отрезке 2–3 недели (Зилов, Сериков, 1993).

Такие показатели, как рН, содержание кислорода, перманганатная окисляемость, биохимическое потребление кислорода, содержание углекислоты в мезокосмах и в воде озера практически не отличались (различия на уровне чувствительности метода) в течение 8–12 сут (табл. 3.1, 3.2).

Что касается содержания биогенных элементов (азота и фосфора), то в мезокосмах оно постепенно снижается и к 21-м сут отмечаются существенные отличия (в 5 раз) по концентрации

общего и фосфатного фосфора, тогда как в течение первых одной – двух недель таких различий нет (табл. 3.3).

Таблица 3.1

Некоторые гидрохимические показатели внутри мезокосмов и в воде озера летом (август 1986 г.)

Время с начала опыта, сут	Мезокосмы			Озеро		
	O ₂ , мг·л ⁻¹	БПК ₅ , мг O ₂ ·л ⁻¹	ПО, мг O ₂ ·л ⁻¹	O ₂ , мг·л ⁻¹	БПК ₅ , мг O ₂ ·л ⁻¹	ПО, мг O ₂ ·л ⁻¹
2	9,24	0,54	1,16	9,20	0,78	1,80
3	9,24	1,00	1,08	9,28	0,78	1,59
5	9,24	1,40	1,68	9,08	1,22	1,37
8	9,31	1,59	1,72	9,62	1,25	1,38
12	10,08	1,29	1,42	11,43	1,18	1,31
15	10,32	0,65	0,86	11,00	1,00	1,90

Таблица 3.2

Некоторые гидрохимические показатели внутри мезокосмов и в воде озера в подледный период (март–апрель 1986 г.)

Время с начала опыта, сут	Мезокосмы			Озеро		
	pH	O ₂ , мг·л ⁻¹	ПО, мгO ₂ л ⁻¹	pH	O ₂ , мг·л ⁻¹	ПО, мгO ₂ л ⁻¹
1	7,87	11,11	0,51	7,93	11,90	0,55
2	7,77	11,48	0,65	7,60	12,21	0,64
4	7,97	10,45	0,55	7,97	12,08	0,71
8	7,86	10,58	0,68	7,90	11,01	0,64
12	8,07	10,63	0,65	8,01	11,73	0,73

Таблица 3.3

Динамика содержания биогенных элементов внутри мезокосмов и в воде озера в сезон открытой воды (сентябрь 1988 г.)

Время с начала опыта, сут	Мезокосмы			Озеро		
	Фосфор, мг Р·л ⁻¹		NO ₃ ⁻ , мг N·л ⁻¹	Фосфор, мг Р·л ⁻¹		NO ₃ ⁻ , мг N·л ⁻¹
	PO ₄ ³⁻	общий		PO ₄ ³⁻	общий	
1	0,006	0,012	0,035	0,012	0,014	0,038
2	0,005	0,011	0,032	0,007	0,011	0,033
4	0,005	0,011	0,025	0,008	0,012	0,057
7	0,005	0,009	0,035	0,006	0,010	0,036
14	0,002	0,006	0,034	0,006	0,012	0,037
21	0,001	0,002	0,014	0,005	0,010	0,018

Сопоставление численности сапрофитов в воде озера и в воде мезокосмов показало, что различия по этому показателю значительно выше в летний период (табл. 3.4, 3.5, 3.6), чем в подледный, и время соответствия условий в мезокосме условиям в озере по численности сапрофитов летом меньше, чем в подледный период.

Таблица 3.4

Численность микроорганизмов, растущих на РПА:10 (кл·мл⁻¹),
в мезокосмах и в воде озера летом (июль–август 1988 г.)

Время с начала опыта, сут	Мезокосмы	Озеро
1	194±46	153±34
2	258±130	113±42
4	227±26	80±27
7	133±38	90±19
13	1175±335	373±92
18	3216±917	260±101

Таблица 3.5

Численность микроорганизмов, растущих на РПА:10 (кл·мл⁻¹),
в мезокосмах и в воде озера в подледный сезон (1987 г.)

Время с начала опыта, сут	Март		Апрель	
	Мезокосмы	Озеро	Мезокосмы	Озеро
0	1,7±0,5	1,7±0,5	42±2	42±2
1	0,8±0,1	0,8±0,1	78±7	73±9
2	0,5±0,1	2,5±0,6	64±8	63±10
5	18±4,0	11±2,4	56±2	31±6
8	18±4,0	11±2,2	229±30	120±2
11	19±2,8	33±4,8	274±32	87±8
14	22±2,0	29±2,0	220±53	51±7

Таблица 3.6

Численность микроорганизмов, растущих на РПА:10 (тыс. кл·мл⁻¹),
в мезокосмах и в воде озера в подледный сезон (10–23.03.88)

Экспозиция, сут	Мезокосмы	Озеро
1	0,012	0,023
3	0,244	0,713
7	0,042	0,137
10	0,137	0,038
13	0,067	0,018

Концентрация хлорофиллов в воде мезокосмов изменялась не так резко как в воде озера, но в зимних экспериментах

(табл. 3.7) была ближе к природной, чем в летних (табл. 3.8, 3.9), где можно выделить тенденцию к ее снижению, по сравнению с озерной. Существенных отличий, тем не менее, в течение первых 12 сут опыта не наблюдалось.

Таблица 3.7
Концентрация хлорофилла *a* ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) в воде озера и мезокосмов в подледный сезон 1989 г.

Время с начала опыта, сут	Февраль		Март		Апрель	
	Мезокосм	Озеро	Мезокосм	Озеро	Мезокосм	Озеро
0	0,37	0,37	0,35	0,35	0,48	0,48
3	0,49	0,45	0,94	0,66	0,45	2,33
6	0,45	0,51	0,48	0,61	0,66	0,72
9	0,81	0,79	0,51	0,47	0,62	0,52
12	0,76	0,91	1,17	0,47	0,98	0,58

Таблица 3.8
Концентрация хлорофилла *a* ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) в воде озера и мезокосмов летом 1988 г.

Время с начала опыта, сут	30.07–20.08		8.08–29.08	
	Мезокосм	Озеро	Мезокосм	Озеро
1	0,61	0,51	0,80	0,80
2	0,72	1,00	1,30	0,69
4	0,79	1,16	1,06	1,67
7	0,66	0,91	0,61	1,05
14	0,94	1,45	0,97	0,55
21	0,23	0,18	0,95	1,55

Таблица 3.9
Концентрация хлорофилла *a* ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) в воде озера и мезокосмов в сезон открытой воды 1989 г.

Время с начала опыта, сут	Август		Сентябрь	
	Мезокосм	Озеро	Мезокосм	Озеро
0	1,80	1,80	0,67	0,67
3	1,41	2,17	0,38	0,66
6	0,65	0,79	1,60	2,03
9	0,83	1,64	1,03	1,97
12	0,79	0,77	1,01	1,24

Значения численности водорослей в контрольных мезокосмах не выходили в течение 10–14 сут за пределы колебаний численности этих видов в воде озера в период проведения экспери-

ментов. Хотя соотношение численностей разных видов в мезо-космах менялось незначительно, можно отметить, что изоляция сообщества в мезокосме вызывает некоторое увеличение численности *Cyclotella baicalensis*, *Nitzschia acicularis*, *Fragillaria crotonensis*, *Dinobryon cylindricum*, *Monoraphidium pseudomirabile*. Такие виды водорослей, как *Rhodomonas pusilla*, *Stephanodiscus* spp., *Synedra acuta*, *Asterionella formosa*, *Dinobryon sociale*, *Monoraphidium griffithii*, *Elakatothrix genevensis*, *Anabaena flos-aquae* а также *Ceratoneis* sp., *Cocconeis* sp., *Cymbella* sp. и *Chrysochromulina parva* практически никак не реагировали на изоляцию в течение 10 сут (табл. 3.10–13).

Таблица 3.10

Численность основных представителей фитопланктона (кл·мл⁻¹) в воде озера и мезокосмов в августе 1988 г.

Вид	Исходная численность	Численность через 10 дней	
		в воде озера	в мезокосмах
<i>Rhodomonas pusilla</i>	67,1	0	22,5±10,2
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	2,87	0	0
<i>Glenodinium</i> sp.	1,15	0	0
<i>Cyclotella baicalensis</i>	1,44	0,23	0,16±0,02
<i>Synedra acus</i>	2,01	0	0,06±0,05
<i>Nitzschia acicularis</i>	76,4	17,5	11,0±3,51
<i>Asterionella formosa</i>	0,29	0	0,06±0,05
<i>Dinobryon cylindricum</i>	7,76	0,67	0,61±0,30
<i>Chrysochromulina parva</i>	26,6	284,1	56,9±4,5
<i>Monoraphidium griffithii</i>	2,01	1,46	0,08±0,06
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	11,5	10,4	34,6±13,0
<i>Elakatothrix genevensis</i>	0,86	0,90	0,74±0,38
<i>Koliella longiseta</i>	0	0,23	0,33±0,21
<i>Sphaerocystis schroederi</i>	0	0	1,01±0,8
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	1,15	0	0
<i>Anabaena flos-aquae</i>	24,2	3,71	1,80±1,13
<i>Ceratoneis</i> sp.	0,58	0,23	0,11±0,07
<i>Cocconeis</i> sp.	0,58	0,11	0,53±0,22
<i>Navicula</i> sp.	0	0,34	0,10±0,08
<i>Gomphonema</i> sp.	0,58	0,34	0,24±0,13
<i>Cymbella</i> sp.	0	0,90	0,44±0,21

Таблица 3.11

Численность основных представителей фитопланктона (кл·мл⁻¹) в воде озера и мезокосмов в сентябре 1988 г.

Вид	Исходная численность	Численность через 10 дней	
		в воде озера	в мезокосмах
<i>Rhodomonas pusilla</i>	710,9	464,1	133,5±51,2
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	0	0,23	0
<i>Stephanodiscus</i> spp.	198,6	0	51,7±32,1
<i>Cyclotella baicalensis</i>	0,44	0,23	3,79±1,99
<i>Synedra acus</i>	0	0	0,20±0,09
<i>Nitzschia acicularis</i>	3,63	3,00	6,49±2,13
<i>Asterionella formosa</i>	0	0	0,25±0,07
<i>Fragillaria crotonensis</i>	0	0	1,89±0,95
<i>Dinobryon cylindricum</i>	2,42	0,92	1,47±0,48
<i>Dinobryon sociale</i>	1,76	4,15	9,13±2,95
<i>Chrysochromulina parva</i>	26,6	284,1	56,9±4,5
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0	0,92	1,21±0,40
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	11,5	10,4	34,6±13,0
<i>Elakatothrix genevensis</i>	0,33	0	0,13±0,11
<i>Koliella longiseta</i>	0	1,39	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	0	15,8±13,2
<i>Anabaena flos-aquae</i>	0	0	2,76±1,81
<i>Ceratoneis</i> sp.	0	0	0,35±0,27
<i>Cocconeis</i> sp.	0,22	0,46	1,44±0,09
<i>Navicula</i> sp.	0,55	1,18	0,76±0,40
<i>Cymbella</i> sp.	0	0	0,12±0,09

Более длительная изоляция (до 21 сут) в подледных условиях вызывала исчезновение *Microcystis aeruginosa*, *Aphanothece clathrata*, увеличение численности *Chrysococcus* sp. (например, в опыте 1987 г. с 5,9 до 69 тыс. кл·л⁻¹), *Nitzschia acicularis* (с 15,3 до 59,4 тыс. кл·л⁻¹), *Fragillaria crotonensis*, *Dinobryon cylindricum*, *Monoraphidium pseudomirabile*, мелких жгутиконосцев (с 65 до 578 тыс. кл·л⁻¹), численность других видов водорослей оставалась стабильной (Зилов и др., 1989). В летний период экспозиция в течение 21 сут вызывала заметное понижение численности *Anabaena flos-aquae*, остальные изменения соответствовали тому, что происходило в это время в воде озера.

Таблица 3.12

Численность основных представителей фитопланктона в озере
и контрольных мезокосмах подо льдом в марте 1989 г.

Вид	Исходная	3 сут	6 сут	9 сут
Озеро				
<i>Rhodomonas pusilla</i>	3,1	0,24	0,2	1,3
<i>Glenodinium</i> sp.	0	0	0,6	0
<i>Peridinium baicalense</i>	0	0	0	0,6
<i>Cyclotella minuta</i>	0	0	0	0
<i>Cyclotella baicalensis</i>	0,2	0	0	0
<i>Nitzschia acicularis</i>	0,95	0	0	1,1
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0,5	0,5	0,2	0,2
Контроль				
<i>Rhodomonas pusilla</i>	3,1	0,5	0	1,3
<i>Glenodinium</i> sp.	0	0,3	0	0
<i>Peridinium baicalense</i>	0	0	0	0
<i>Cyclotella minuta</i>	0	0	0,6	0
<i>Cyclotella baicalensis</i>	0,2	0,3	0	0,4
<i>Nitzschia acicularis</i>	0,95	0,5	3,8	27,6
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0,5	1,4	1,5	0,2

Таблица 3.13

Численность основных представителей фитопланктона в озере
и контрольных мезокосмах подо льдом в апреле 1989 г.

Вид	Исходная	3 сут	6 сут	9 сут
Озеро				
<i>Rhodomonas pusilla</i>	0,7	0,9	3,1	4,1
<i>Glenodinium</i> sp.	0	0	0	0,2
<i>Peridinium baicalense</i>	1,3	0	1,6	1,6
<i>Cyclotella baicalensis</i>	0	0	0	0
<i>Nitzschia acicularis</i>	0,4	4,9	6,1	4,7
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0	0,4	0,8	0
Контроль				
<i>Rhodomonas pusilla</i>	0,7	13,1	8,2	5,0
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	0	0,9	3,4	2,4
<i>Glenodinium</i> sp.	0	0	0	0,7
<i>Peridinium baicalense</i>	1,3	0,2	0,2	0
<i>Cyclotella baicalensis</i>	0	0,9	0,2	0,2
<i>Nitzschia acicularis</i>	0,4	103,1	11,6	18,5
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0	0,7	0,9	1,0

В подледных экспериментах численность, биомасса и видовой состав зоопланктона в воде озера и контрольных мезокосмов долгое время сохранялись сходными (табл. 3.14). Так, можно проследить даже переходы науплиальной стадии эпишуры в копеподитную в одно время в мезокосмах и в озере. Можно отметить и сохранение в воде мезокосмов половозрелых стадий циклопа. В летний период значения численностей зоопланктонтов в мезокосмах и в воде озера отличались сильнее, но порядок значений оставался тот же (табл. 3.15). Кроме *Epischura baicalensis* и *Cyclops kolensis*, в мезокосмах регистрировались *Bosmina longirostris*, коловратки (такие виды, как *Synchaeta stylata*, *Keratella cochlearis*, *Filinia longiseta*, *Synchaeta pachypoda*).

Таблица 3.14

Численность зоопланктона (тыс. экз. · м⁻³) в воде озера и мезокосмов в марте 1987 г.

Вид, стадия	Исходная численность	Численность через 21 день	
		в воде озера	в мезокосмах
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, I	0,530±0,350	2,663±1,881	0,553±0,134
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, II	5,540±0,600	11,556±7,447	3,653±0,384
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, III	8,230±0,820	16,765±6,871	10,078±2,332
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, IV	2,740±0,340	10,217±0,153	15,504±2,537
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, V	0,780±0,230	4,498±1,901	7,840±2,304
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, VI	0,090±0,020	0,925±0,159	1,733±0,898
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., I	0,008±0,001	0,083±0,046	0,101±0,087
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., II	0,005±0,002	0,008±0,005	0,028±0,020
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., III	0,011±0,003	0,025±0,016	0,028±0,020
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., IV	0,077±0,023	0,046±0,038	0,086±0,014
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., V	1,090±0,175	1,406±0,726	2,884±1,685
<i>Epischura baicalensis</i> , ♂	0,035±0,008	0,051±0,033	0,066±0,014
<i>Epischura baicalensis</i> , ♀	0,139±0,031	0,281±0,165	0,514±0,220
<i>Cyclops kolensis</i> , nauplii	0,209±0,032	0,348±0,117	0,384±0,096
<i>Cyclops kolensis</i> , cop.	0,003±0,006	0,007±0,006	0,021±0,006
<i>Cyclops kolensis</i>	0,007±0,004	—	0,051±0,006
<i>Kellicottia longispina</i>	0,034±0,010	0,013±0,011	0,077±0,067
<i>Keratella quadrata</i>	0,018±0,007	0,013±0,007	0,075±0,060
<i>Notholca grandis</i>	0,013±0,006	0,018±0,017	0,022±0,008
<i>Synchaeta pachypoda</i>	0,007±0,052	0,011±0,007	0,008±0,006

Таблица 3.15

Численность зоопланктона (тыс. экз.·м⁻³) в воде озера и мезокосмов в августе 1989 г.

Дата	<i>Epischura baicalensis</i>		<i>Cyclops kolensis</i>		Коловратки	
	в озере	в мезокосмах	в озере	в мезокосмах	в озере	в мезокосмах
20.08	0,080	0,080	0,075	0,075	0,084	0,084
24.08	0,163	0,060	0,418	0,099	0,156	0,057
26.08	0,020	0,019	0,180	0,087	0,134	0,129
29.08	0,005	0,008	0,120	0,065	0,077	0,032

Только в подледный период отмечались *Notcholca intermedia*, а *Daphnia longispina*, *Synchaeta grandis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Asplanchna priodonta*, *A. herricki* и *Conochilus unicornis* – только в летне-осенний период.

Исходя из полученных данных можно заключить, что:

- физические характеристики среды одинаковы в мезокосмах и в озере. Кроме того, их можно считать постоянными на отрезке 2–3 недели;
- гидрохимические показатели остаются практически одинаковыми в течение 8–12 дней;
- численность сапрофитов, в мезокосмах начинает превышать озерную после 8 (летом) – 15 (зимой) сут экспозиции;
- концентрации хлорофиллов *a*, *b*, *c* в воде мезокосмов достоверно не отличались от озерных в течение 12 сут (в подледный период дольше);
- численность разных видов водорослей была примерно одинаковой в течение 10–14 сут;
- численность, биомасса и видовой состав зоопланктона в подледный период долгое время сохранялись сходными, в период открытой воды значения численности зоопланктонтов начинали отличаться раньше, но порядок значений оставался тот же.

Таким образом, оптимальными сроками для постановки экспериментов с мезокосмами на Байкале являются: летом – 7, в подледный период – 14 сут. В течение этого времени показатели состояния планктона в контрольных мезокосмах достоверно не отличались и даже были менее вариабельны, чем в водоеме в районе постановки экспериментов. Объем мезокосмов в 2 м³ оказался вполне приемлемым для работы на олиготрофном оз. Байкал (Зилов, Серилов, 1993).

§ 3. Результаты экспериментов

Сульфат натрия

Особый интерес представляет действие сульфатов, вымывание которых из почв сельскохозяйственных районов ведет к росту минерализации байкальской воды на протяжении последнего столетия (Вотинцев, 1978). Другой источник поступления сульфат-ионов в водоем – промышленные сточные воды (Kozhova et al., 1998; Kozhova, Silow, 1998, 2001, Silow, 2000). В целом, ежегодное поступление сульфатов в результате хозяйственной деятельности составляет $226 \cdot 10^3$ т (Опыт и проблемы..., 1995). В наших экспериментах внесение сульфата натрия ($10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) не оказывало существенного действия на компоненты планктонного сообщества. Отмечались (рис. 3.1, 3.2): незначительное уменьшение биомассы зоопланктона (и летом, и подо льдом), увеличение биомассы фитопланктона (также незначительное), по-видимому, вызванное снижением биомассы зоопланктона, незначительное изменение численности сапрофитов (табл. 3.16–3.18).

Таблица 3.16
Изменение численности микроорганизмов ($\text{кл} \cdot \text{мл}^{-1}$) в мезокосмах в подводных экспериментах (24.03–06.04.87) с добавкой сульфата натрия

Экспозиция, сут	Растущих на РПА:10	
	контроль	опыт
0	42±1,9	42±1,9
1	78±6,9	60±6,6
2	66±7,8	227±67
5	56±1,7	159±55
8	229±30	256±54
11	274±32	456±56
14	220±53	446±36

Таблица 3.17
Изменение численности микроорганизмов ($\text{тыс. кл} \cdot \text{мл}^{-1}$) в мезокосмах в (5–17.09.89) с добавкой сульфата натрия ($10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$)

Экспозиция, сут	Растущих на РПА:10	
	контроль	опыт
0	0,054	0,054
3	0,067	0,095
7	0,042	1,493
9	0,096	0,290
12	0,820	0,255

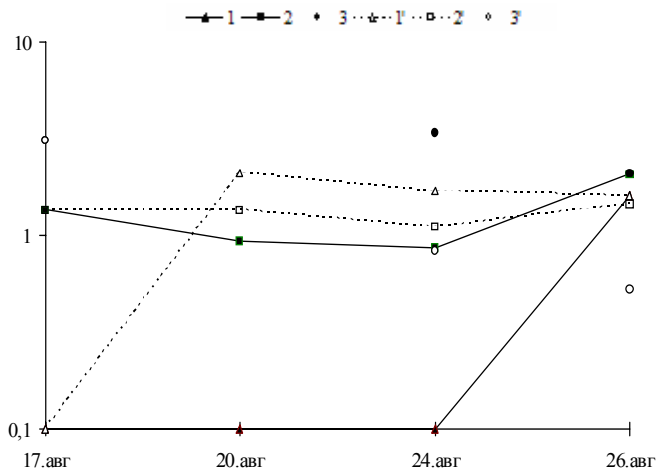


Рис. 3.1. Изменение показателей состояния планктона при внесении добавок сульфата натрия (10 мг·л⁻¹) в летне-осенний период 1989 г. 1 — численность сапрофитов (10³ кл·мл⁻¹), 2 — концентрации хлорофилла а (мкг·л⁻¹), 3 — зоопланктона (мг·л⁻¹) в контрольных мезокосмах, 1', 2', 3' — в экспериментальных

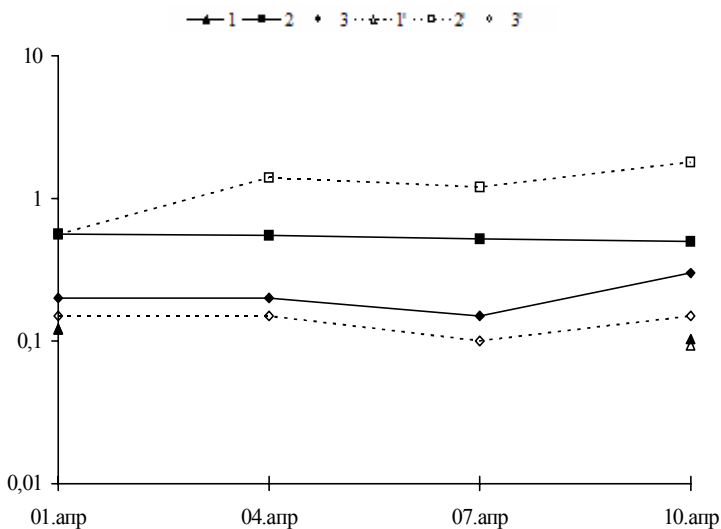


Рис. 3.2. Изменение показателей состояния планктона при внесении добавок сульфата натрия (10 мг·л⁻¹) в подледный период 1989 г. Обозначения — см. рис. 3.1.

Таблица 3.18

Концентрация хлорофиллов ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) в мезокосмах летом (5–14.09.89) с добавкой сульфата натрия ($10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$)

Экспозиция, сут	Хлорофилл а		Хлорофилл b		Хлорофилл с	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
0	0,88	0,88	0,05	0,05	0,33	0,33
3	1,19	1,50	0,24	0,05	0,04	0,61
7	1,12	1,54	0,02	0,12	0,63	0,23
9	2,02	2,06	0	0,59	0	0

Можно отметить некоторый рост численности *Rhodomonas pusilla*, *Aulacoseira skwottzowii*, *Nitzschia acicularis*, *Dinobryon sociale*, *Monoraphidium pseudomirabile*, снижение численности *Cyclotella baicalensis* (табл. 3.19). Видовой состав зоопланктона практически не менялся (табл. 3.20).

Таблица 3.19

Численность основных представителей фитопланктона ($\text{кл.} \cdot \text{мл}^{-1}$) в мезокосмах летом (5–17.09.89) с добавкой сульфата натрия ($10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$)

Вид	0 сут	3 сут	7 сут	9 сут	12 сут
Контроль					
<i>Rhodomonas pusilla</i>	20,7	96,7	8,5	2,0	10,0
<i>Cryptomonas gracilis</i>	0,7	0	0	0,6	0,4
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	0,3	0,4	0,7	0,6	0,4
<i>Aulacoseira skwottzowii</i>	0	0	0	0	0
<i>Cyclotella baicalensis</i>	7,8	34,6	28,2	26,1	14,8
<i>Synedra acus</i>	0	0	0,7	0	0
<i>Nitzschia acicularis</i>	0	5,5	7,0	4,6	10,1
<i>Asterionella formosa</i>	2,0	0,9	12,0	8,7	40,2
<i>Dinobryon sociale</i>	52,4	163,2	375,2	326	287
<i>Dinobryon divergens</i>	1,7	20,0	0	0	0
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	6,7	20,0	15,5	3,7	1,7
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0,3	0	0	1,0	0
Эксперимент					
<i>Rhodomonas pusilla</i>	20,7	5,8	4,5	3,5	42,3
<i>Cryptomonas gracilis</i>	0,7	0	0	0	0
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	0,3	0,2	0,4	0,5	1,1
<i>Aulacoseira skwottzowii</i>	0	0	0	0,8	11,4

<i>Buð</i>	0 сут	3 сут	7 сут	9 сут	12 сут
<i>Cyclotella baicalensis</i>	7,8	13,5	9,8	0,4	0
<i>Synedra acus</i>	0	0,2	0	0,4	0
<i>Nitzschia acicularis</i>	0	0,7	0	4,6	40,0
<i>Asterionella formosa</i>	2,0	3,6	9,8	9,1	57,1
<i>Dinobryon sociale</i>	52,4	58,0	328	315	357
<i>Dinobryon divergens</i>	1,7	1,5	0	0	0
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	6,7	4,2	2,0	4,1	13,7
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0,3	0	0	0,4	3,4

Таблица 3.20

Численность (тыс. экз.·м³) зоопланктона в мезокосмах после 21 дня экспозиции с с добавкой сульфата натрия в подледный сезон 1987 г.

Вид, стадия	Исходная	Через 21 сут	
		в контроле	в эксперименте
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, II	2,7±1,7	0,1±0,1	0,5±0,4
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, III	12,3±6,2	1,7±0,8	3,9±0,5
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, IV	14,6±7,0	2,6±2,2	7,0±2,7
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, V	10,1±5,2	2,0±1,9	6,0±3,3
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, VI	5,1±2,9	1,4±1,3	5,2±1,8
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., I	0,2±0,1	0,1±0,1	0,4±0,04
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., II	0,05±0,03	0,01±0,00	0,09±0,02
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., III	0	0	0
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., IV	0,06±0,03	0	0
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., V	0,23±0,12	0,004±0,001	0
<i>Epischura baicalensis</i> , ♂	0,10±0,07	0,01±0,01	0
<i>Epischura baicalensis</i> , ♀	0,38±0,22	0,09±0,02	0,16±0,14
<i>Cyclops kolensis</i> , nauplii	0,10±0,07	0,05±0,02	0,16±0,11
<i>Cyclops kolensis</i> , cop.	0,005±0,003	0,004±0,001	0
<i>Cyclops kolensis</i>	0	0	0
<i>Kellicottia longispina</i>	0,045±0,028	0	0
<i>Notholca grandis</i>	0,005±0,002	0,013±0,004	0
<i>Filinia terminalis</i>	0,020±0,018	0	0
<i>Synchaeta pachypoda</i>	0	0	0,013±0,004
<i>Synchaeta</i> sp.	0,045±0,028	0,008±0,002	0,03±0,01
<i>Collotheca</i> sp.	0,015±0,013	0	0

Пептон

Поступление аллохтонного органического вещества, которого в Байкал ежегодно поступает $140 \cdot 10^3$ т с водами Селенги и $4\text{--}6 \cdot 10^3$ т со стоками БЦБК (Kozhova et al., 1998; Kozhova, Silow, 1998, 2001, Silow, 2000), моделировалось внесением пептона ($10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$). Как и следовало ожидать, внесение пептона (табл. 3.21, рис. 3.3, 3.4) стимулировало развитие сапрофитов. В летний период уже на 3-й день эксперимента их численность превышала таковую в контроле в 100 раз, в подледный период такое соотношение достигалось позже. Затем их численность стабилизировалась, очевидно, в связи с исчерпанием источника питания.

Содержание хлорофиллов менялось незначительно летом (табл. 3.22) и возрастало в подледный сезон (табл. 3.23). В подледном фитопланктоне (табл. 3.24) можно отметить некоторое возрастание доли *Nitzschia acicularis*, снижение численности *Koiliella longiseta*. В летнем фитопланктоне (табл. 3.25) снижается численность *Rhodomonas pusilla*, но при этом растет численность *Gymnodinium coeruleum*, *Cyclotella baicalensis*, *Monoraphidium pseudomirabile*. При этом летом отмечалось снижение биомассы зоопланктона (рис. 3.3).

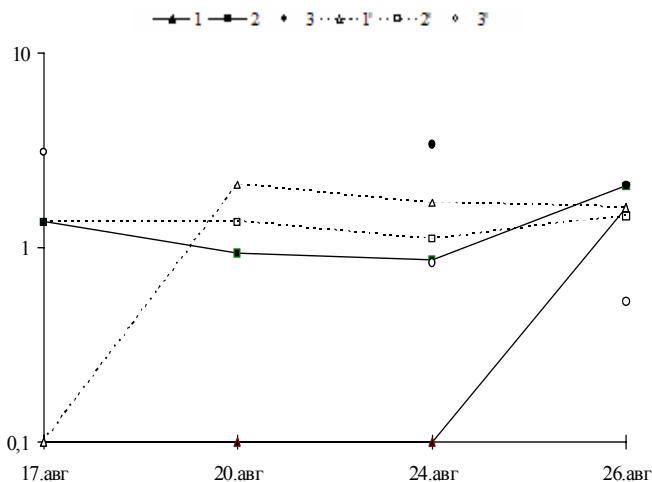


Рис. 3.3. Изменение показателей состояния планктона при внесении добавок пептона ($10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) в летне-осенний период 1989 г. Обозначения — см. рис. 3.1.

Таблица 3.21

Изменение численности микроорганизмов, растущих на РПА:10
(тыс. кл.мл⁻¹), в мезокосмах в подледных экспериментах (27.03–08.04.89)
с добавкой пептона (10 мг·л⁻¹)

Экспозиция	Контроль	Опыт
0	0,018	0,018
3	0,035	0,205
6	0,150	0,230
9	0,040	12,78
12	0,062	15,42

Таблица 3.22

Концентрация хлорофиллов (мкг·л⁻¹) в мезокосмах летом
(17.08–26.08.89) с добавкой пептона (10,0 мг·л⁻¹)

Экспозиция, сут	Хлорофилл а		Хлорофилл b		Хлорофилл с	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
0	1,35	1,35	0,04	0,04	0,29	0,29
3	0,94	1,35	0,08	0,19	0,19	0,18
6	0,86	1,11	0,14	0,01	0,08	0,36
9	2,08	1,45	0,40	0,55	0,76	0,49

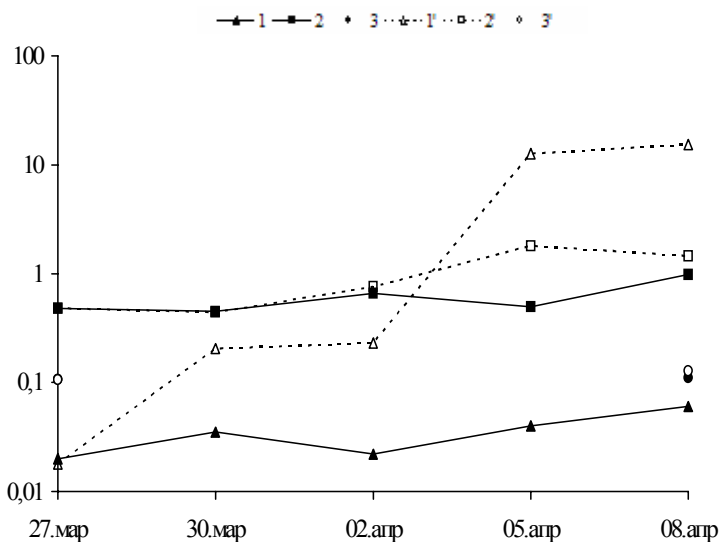


Рис. 3.4. Изменение показателей состояния планктона при внесении добавок пептона (10 мг·л⁻¹) в подледный период 1989 г. Обозначения — см. рис. 3.1

Таблица 3.23

Концентрация хлорофиллов ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) в мезокосмах в подледных экспериментах (27.03–8.04.89) с добавкой пептона ($10,0 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$)

Экспозиция, сут	Хлорофилл а		Хлорофилл b		Хлорофилл с	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
0	0,48	0,48	0,09	0,09	0,07	0,07
3	0,45	0,44	0,03	0	0,10	0
6	0,66	0,76	0,13	0,14	0,09	0,17
9	0,62	1,84	0,11	0,51	0,22	0,21
12	0,98	1,45	0,18	0,37	0,16	0,27

Таблица 3.24

Численность ($\text{кл} \cdot \text{мл}^{-1}$) основных представителей фитопланктона в мезокосмах в подледных экспериментах с добавкой пептона, $10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ (28.03–8.04.89)

Вид	3 сут	6 сут	9 сут	12 сут
Контроль				
<i>Rhodomonas pusilla</i>	5,2	6,9	13,4	29,9
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	0	0	0	0,4
<i>Glenodinium</i> sp.	0,2	0	0,4	0
<i>Aulacoseira baicalensis</i>	0	0	2,9	0
<i>Cyclotella minuta</i>	0	0,5	0	0
<i>Cyclotella baicalensis</i>	0	0	0	0,4
<i>Nitzschia acicularis</i>	11,1	1,0	12,8	157,4
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0,4	0	0,2	1,2
<i>Koliella longiseta</i>	0,4	0,7	0,2	7,9
Эксперимент				
<i>Rhodomonas pusilla</i>	9,1	17,7	7,6	15,7
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	0	0,2	1,7	0,2
<i>Glenodinium</i> sp.	0,2	0,2	0,3	0
<i>Peridinium baicalense</i>	0	0	0,3	0
<i>Aulacoseira baicalensis</i>	0	1,2	0,8	0
<i>Cyclotella minuta</i>	0	0,2	0	0
<i>Cyclotella baicalensis</i>	0	0	0,3	0,7
<i>Nitzschia acicularis</i>	12,8	10,2	5,6	252
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0,7	1,9	0,8	1,0
<i>Koliella longiseta</i>	1,0	0,7	0	0,3

Таблица 3.25

Численность основных представителей фитопланктона (кл·мл⁻¹) в мезо-
космах летом (17–26.08.89) с добавкой пептона (10,0 мг·л⁻¹)

Вид	0 сут	3 сут	6 сут	9 сут
Контроль				
<i>Rhodomonas pusilla</i>	0	10,15	68,8	160,6
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	9,8	10,15	19,9	2,7
<i>Aulacoseira skwartzowii</i>	0,5	2	0	0
<i>Cyclotella baicalensis</i>	8,2	13,9	52,2	4,7
<i>Synedra acus</i>	0,9	1,3	0,9	1,7
<i>Nitzschia acicularis</i>	0,35	0,7	0,6	0,3
<i>Asterionella formosa</i>	0	0,2	0	1,3
<i>Dinobryon sociale</i>	3,9	10,4	141,8	30,1
<i>Dinobryon divergens</i>	1,1	2,4	22,1	13,4
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	4,6	2	1,8	2,3
<i>Monoraphidium griffithii</i>	1,1	0,5	2,1	1,8
Эксперимент				
<i>Rhodomonas pusilla</i>	0	18,8	246	60,1
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	9,8	18,8	8,5	23,5
<i>Aulacoseira skwartzowii</i>	0,5	0,4	2,8	0,6
<i>Cyclotella baicalensis</i>	8,2	4,1	18,8	23,7
<i>Synedra acus</i>	0,9	0,2	3,5	1,8
<i>Nitzschia acicularis</i>	0,35	0,5	1,1	0,8
<i>Asterionella formosa</i>	0	0	0,3	1,4
<i>Dinobryon sociale</i>	3,9	1,7	138,4	29,6
<i>Dinobryon divergens</i>	1,1	0,7	17,4	10,6
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	4,6	0,9	7,8	6,3
<i>Monoraphidium griffithii</i>	1,1	1,5	1,3	0,9

Нитрат и фосфат натрия

В настоящее время для оз. Байкал становится вполне реальной опасность эвтрофирования (Опыт и проблемы..., 1995). Нитраты поступают в озеро как с осадками, так и с водами притоков (в соотношении ~ 1:4), фосфаты также попадают в Байкал из воздуха и рек (~ 4:1) (Kozhova et al., 1998).

Внесение минеральных форм азота (до 1,7 мг·л⁻¹) и фосфора (до 0,3 мг·л⁻¹) не вызывало существенных отклонений гидрохимических параметров в мезокосмах до 3 недель. При раздельном

внесении нитратного азота и фосфатного фосфора в мезокосм их переход в другие формы шел со скоростью на порядок меньшей, чем при совместном внесении (Influence of biogenous..., 1991). Внесенные добавки нитрата и фосфата (от 17 мкг $N \cdot л^{-1}$ и 3,2 мкг $P \cdot л^{-1}$) уже через 3 недели не регистрировались в воде мезокосмов (табл. 3.25)

Таблица 3.25

Содержание нитратного азота (мг $N \cdot л^{-1}$) и фосфатного фосфора (мг $P \cdot л^{-1}$) в мезокосмах в сезон открытой воды при внесении нитрата (17 мкг $N \cdot л^{-1}$) и фосфата (3,2 мкг $P \cdot л^{-1}$) натрия (1–21.09.88)

Сут	Озеро	Контроль	N	P	N+P
Содержание азота					
1	0,038	0,035	0,062	0,046	0,084
2	0,033	0,032	0,046	0,027	0,044
4	0,057	0,025	0,051	0,023	0,040
7	0,036	0,035	0,054	0,024	0,050
14	0,037	0,034	0,040	0,022	0,029
21	0,018	0,014	0,027	0,019	0,026
Содержание фосфора					
1	0,012	0,006	0,006	0,015	0,016
2	0,007	0,005	0,006	0,015	0,015
4	0,008	0,005	0,005	0,010	0,011
7	0,006	0,005	0,004	0,005	0,007
14	0,006	0,002	0,002	0,001	0,003
21	0,005	0,000	0,001	0,001	0,001

Высокие концентрации (2,2 мг $N \cdot л^{-1}$ и 0,5 мг $P \cdot л^{-1}$) нитратно-го и фосфатного ионов в зимних экспериментах в полиэтиленовых мезокосмах оказывали стимулирующее действие на сапрофитов (табл. 3.26). В летних экспериментах также отмечено увеличение численности микроорганизмов, растущих на РПА:10 при раздельном и совместном внесении нитрата и фосфата натрия (табл. 3.27, 3.28).

Внесение нитратного азота (в концентрациях от 0,017 до 0,168 мг $N \cdot л^{-1}$) и фосфатного фосфора (в концентрациях от 0,003 до 0,032 мг $P \cdot л^{-1}$) раздельно практически не оказывало воздействия на содержание хлорофиллов (табл. 3.29). Совместное внесение нитрата и фосфата вызывало рост концентрации хлорофилла

a в летних экспериментах (табл. 3.30, 3.31). В подледных экспериментах те же концентрации не вызывали роста концентрации хлорофиллов (табл. 3.32).

Таблица 3.26
Численность микроорганизмов, растущих на РПА:10 (кл·мл⁻¹), в мезокосмах в подледных экспериментах (24.03–06.04.87) с совместной добавкой нитрата (2,2 мг N·л⁻¹) и фосфата (0,5 мг P·л⁻¹) натрия

Экспозиция, сут	Контроль	Опыт
0	42±1,9	42±1,9
1	78±6,9	140±7,0
2	66±7,8	132±1,4
5	56±1,7	121±16
8	229±30	227±42
11	274±32	278±16
14	220±53	400±52

Таблица 3.27
Изменение численности микроорганизмов, растущих на РПА:10 (кл·мл⁻¹), в мезокосмах (30.07–16.08.88) с добавкой нитрата натрия (мкг N·л⁻¹)

Экспозиция	Контроль	17	50	168
1	194±46	255±34	160±	191±50
2	258±130	187±80	190±57	203±42
4	227±26	283±70	193±60	239±78
7	133±38	349±22	299±98	201±18
13	1175±335	4138±1596	1332±440	1850±723
18	3216±917	4853±1220	1875±470	2905±654

Таблица 3.28
Численность микроорганизмов, растущих на РПА:10 (тыс. кл·мл⁻¹), в мезокосмах с добавкой нитрата натрия и фосфата натрия

01–21.09.88, 17 мкг N·л ⁻¹ , 3,2 мкг P·л ⁻¹					04–16.09.89, 0,1 мг N·л ⁻¹ , 0,01 мг P·л ⁻¹		
Сут	0	N	P	N+P	Сут	0	N+P
0	0,29	0,29	0,29	0,29	0	0,05	0,05
1	2,83	2,77	2,79	1,21	3	0,12	0,29
4	0,77	1,73	1,68	2,55	6	0,43	0,24
7	2,99	2,79	3,86	2,27	9	0,25	1,67
14	2,57	2,12	3,21	5,06	12	0,08	0,62
21	2,77	1,21	1,18	4,49			

Таблица 3.29

Концентрация хлорофилла *a* (мкг·л⁻¹) в мезокосмах летом 1988 г. с до-
бавкой нитрата и фосфата натрия

Сутки	Озеро	Кон- троль	Внесено		
			17 мкг N·л ⁻¹	50 мкг N·л ⁻¹	168 мкг N·л ⁻¹
30.07.88– 21.08.88					
1	0,51	0,61	0,68	0,66	0,66
2	1,00	0,72	0,78	0,83	0,78
4	1,16	0,79	0,84	0,90	0,88
7	0,91	0,66	0,76	0,63	0,84
14	1,45	0,94	0,94	1,11	1,08
21	0,18	0,23	0,38	0,31	0,26
8– 29.08.88	Озеро	Кон- троль	3,2 мкг P·л ⁻¹	9 мкг P·л ⁻¹	32 мкг P·л ⁻¹
1	0,80	0,80	0,88	0,97	1,04
2	0,69	1,30	1,23	1,04	0,84
4	1,68	1,06	1,15	1,15	1,15
7	1,05	0,61	0,66	0,64	0,60
14	0,55	0,20	0,25	0,23	0,33
21	1,55	0,95	0,89	0,96	0,72

Таблица 3.30

Концентрация хлорофилла *a* (мкг·л⁻¹) в мезокосмах летом 1988 г. с до-
бавкой нитрата и фосфата натрия

Сутки	Озеро	Кон- троль	Внесено		
			168 мкг N·л ⁻¹	32 мкг P·л ⁻¹	168 мкг N·л ⁻¹ и 32 мкг P·л ⁻¹
24.08– 13.09.88					
1	0,99	0,97	0,83	0,84	0,68
2	0,84	0,91	0,70	1,20	1,36
4	1,22	1,52	1,18	1,54	1,32
7	1,49	1,09	0,80	1,30	2,11
14	1,09	0,50	0,78	0,87	1,89
21	1,13	0,93	1,19	1,07	1,78
1– 21.09.88	Озеро	Кон- троль	17 мкг N·л ⁻¹	3,2 мкг P·л ⁻¹	17 мкг N·л ⁻¹ и 3,2 мкг P·л ⁻¹
1	1,12	1,10	1,25	1,29	0,99
2	0,85	0,81	0,72	1,20	0,86
4	0,57	0,72	0,56	0,90	0,92
7	1,39	0,36	0,43	0,35	0,33
14	1,69	0,85	0,77	0,81	1,36
21	1,02	0,66	1,07	0,77	0,87

Таблица 3.31

Концентрация хлорофиллов (мкг·л⁻¹) в мезокосмах летом (4–16.09.89) с совместной добавкой нитрата (0,1 мг N·л⁻¹) и фосфата (0,01 мг P·л⁻¹) натрия

Экспозиция, сут	Хлорофилл а		Хлорофилл b		Хлорофилл c	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
0	0,67	0,67	0,10	0,10	0	0
3	0,38	0,83	0	0	0	0
6	1,60	6,17	0,08	0,21	0,42	1,43
9	1,03	4,17	0,05	0,22	0,03	1,44
12	1,01	1,31	0,02	0	0,36	0,35

Таблица 3.32

Концентрация хлорофиллов (мкг·л⁻¹) в мезокосмах подо льдом (6–18.03.89) с совместной добавкой нитрата (0,1 мг N·л⁻¹) и фосфата (0,01 мг P·л⁻¹) натрия

Экспозиция, сут	Хлорофилл а		Хлорофилл b		Хлорофилл c	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
0	0,76	0,76	0,18	0,18	0,02	0,02
1	0,76	1,49	0,35	0,41	0,21	0,38
3	1,28	1,97	0,25	0,32	0,43	0,49
6	1,72	1,12	0,40	0,34	0,36	0,16
9	1,08	2,20	0,29	0,72	0,32	0,42
12	1,12	1,15	0,24	0,28	0,06	0,01

На внесение добавок биогенных элементов представители летнего комплекса фитопланктона реагировали по-разному. В летних экспериментах численность *Rhodomonas pusilla* существенно возрастала при внесении фосфата натрия в концентрациях 0,009–0,32 мг P·л⁻¹, и при совместном внесении фосфата и нитрата натрия. Численность *Gymnodinium coeruleum* также возрастала при внесении фосфата в концентрациях 0,009–0,32 мг P·л⁻¹. Численность *Stephanodiscus* spp. возрастала при совместном внесении нитрата и фосфата. *Cyclotella baicalensis* отвечала ростом численности на внесение фосфата, нитрата в низких концентрациях (0,017 мг N·л⁻¹), совместное внесение нитрата и фосфата и в низких, и в высоких концентрациях. *Nitzschia acicularis* отвечала рос-

том численности на внесение нитрата и фосфата и отдельно и вместе. *Monoraphidium pseudomirabile* стимулировался совместным внесением нитрата и фосфата, внесение одного фосфата в концентрациях выше 0,009 мг Р·л⁻¹ вызывало снижение его численности (табл. 3.33–36).

Таблица 3.33
Численность основных представителей фитопланктона (кл·мл⁻¹) в мезокосмах летом (8–29.08.88) с добавкой фосфата натрия

Вид	0 сут	Через 21 сут с добавкой (мкг Р·л ⁻¹)			
		0	3,2	9,0	32,0
<i>Rhodomonas pusilla</i>	50,4	0	0	41,3	12,8
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	3,6	2,3	2,9	7,6	23,0
<i>Stephanodiscus</i> spp.	0	1,9	0	0,2	4,7
<i>Cyclotella baicalensis</i>	3,4	3,6	7,6	9,8	15,2
<i>Synedra acus</i>	240	0	0	590	0,4
<i>Nitzschia acicularis</i>	26,2	0,2	1,7	39,8	42,0
<i>Dinobryon cylindricum</i>	1,0	2,3	4,1	0,4	2,2
<i>Dinobryon sociale</i>	0	0,9	4,1	1,1	10,9
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	0,2	3,0	4,0	2,8	0
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0,2	0,9	0	0	0
<i>Microcystis</i> sp.	21,2	5,3	0	13,3	0
<i>Anabaena flos-aquae</i>	3,6	0,5	5,1	23,6	26,6

Таблица 3.34
Численность основных представителей фитопланктона (кл·мл⁻¹) в мезокосмах летом (1–21.09.88) с добавкой нитрата (17 мкг N·л⁻¹) и фосфата (3,2 мкг Р·л⁻¹) натрия

Вид	0 сут	Через 21 сут с добавкой			
		0	N	P	N+P
<i>Rhodomonas pusilla</i>	1,2	1,8	7,7	1,1	241,1
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	0,6	8,3	2,7	2,6	3,9
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	0	0,2	0	0	4,9
<i>Cyclotella baicalensis</i>	3,1	1,9	30,7	7,3	7,0
<i>Synedra acus</i>	0,2	1,3	0	0	0
<i>Nitzschia acicularis</i>	6,2	0,7	11,7	8,8	7,8
<i>Asterionella formosa</i>	0	5,4	0	42,3	0,7
<i>Dinobryon cylindricum</i>	1,4	0	0	0	0
<i>Dinobryon sociale</i>	4,3	5,0	3,2	18,6	525,7
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	5,7	232,9	414,0	20,8	1272,4
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0,2	14,2	0	0	4,1
<i>Anabaena flos-aquae</i>	1,9	0	0	0	0

Таблица 3.35

Численность основных представителей фитопланктона (кл·мл⁻¹) в мезо-
космах летом (11–18.09.88) с добавкой нитрата (1,7 мг N·л⁻¹) и фосфата
(0,32 мг P·л⁻¹) натрия

Вид	0 сут	Через 7 сут с добавкой			
		0	N	P	N+P
<i>Rhodomonas pusilla</i>	464,1	133,5	44,5	381,1	586,4
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	198,6	12,8	33,1	1,0	52,1
<i>Cyclotella baicalensis</i>	0,4	3,8	2,2	6,1	6,7
<i>Synedra acus</i>	0	0,2	0,2	0,1	0,6
<i>Nitzschia acicularis</i>	3,3	6,5	7,9	22,7	41,6
<i>Asterionella formosa</i>	0	0,2	1,0	1,5	1,6
<i>Dinobryon cylindricum</i>	0,9	1,5	0,8	2,1	0,9
<i>Dinobryon sociale</i>	4,2	9,2	5,6	6,4	3,0
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	11,5	34,6	42,2	23,1	179,2
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0,9	1,2	0,8	1,8	0,7

Таблица 3.36

Численность основных представителей фитопланктона (кл·мл⁻¹) в мезо-
космах летом (4–16.09.89) с добавкой нитрата (0,10 мг N·л⁻¹) и фосфата
(0,01 мг P·л⁻¹) натрия

Вид	0 сут	6 сут	12 сут
Контроль			
<i>Rhodomonas pusilla</i>	154,4	410,1	389,6
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	0,95	0,9	6,6
<i>Cyclotella baicalensis</i>	3,34	20,6	13,9
<i>Synedra acus</i>	0	0,2	0,2
<i>Nitzschia acicularis</i>	0	4,3	2,6
<i>Asterionella formosa</i>	1,6	2,02	6,8
<i>Dinobryon sociale</i>	7,25	37,7	169,1
<i>Dinobryon divergens</i>	5,2	3,4	29,4
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	1,05	4,04	8,4
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0,6	2,9	1,6
Эксперимент			
<i>Rhodomonas pusilla</i>	154,4	668,5	222,0
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	0,95	1,09	2,6
<i>Cyclotella baicalensis</i>	3,34	17,4	32,3
<i>Synedra acus</i>	0	0	0,56
<i>Nitzschia acicularis</i>	0	2,4	16,9
<i>Asterionella formosa</i>	1,6	0,7	21,4
<i>Dinobryon sociale</i>	7,25	45,1	163,9
<i>Dinobryon divergens</i>	5,2	131,8	384,4
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	1,05	2,7	18,9
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0,6	0,9	6,0

В подледных экспериментах (табл. 3.37) совместное внесение нитрата и фосфата натрия стимулировало развитие таких водорослей, как *Nitzschia acicularis*, *Rhodomonas pusilla*, (мезосапробы), *Chrysococcus* sp., *Cryptomonas* sp. и мелкие жгутиконосцы стимулировались внесением биогенов, тогда как *Gymnodinium coeruleum* и *Cyclotella minuta* угнетались (см.: Зилов и др., 1989, 1992, Influence of biogenous..., 1991).

Таблица 3.37

Численность основных представителей фитопланктона (кл·мл⁻¹) в мезокосмах в подледных экспериментах с совместной добавкой нитрата (2,2 мг N·л⁻¹) и фосфата (0,5 мг P·л⁻¹) натрия

Вид	Контроль		Опыт	
	1 сут	14 сут	1 сут	14 сут
1987 г.				
<i>Rhodomonas pusilla</i>	13,1	114,5	2,7	130,8
<i>Cryptomonas</i> sp.	0	1,4	1,0	4,2
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	1,9	0	0,7	0
<i>Cyclotella minuta</i>	0	0	0	0,2
<i>Nitzschia acicularis</i>	11,2	72,0	5,0	118,0
<i>Synedra acus</i>	0	0	0	0,2
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	0,7	1,0	0	0,5
<i>Ankistrodesmus genevensis</i>	1,9	2,1	0,7	3,7
<i>Anabaena</i> sp.	7,1	9,3	6,4	6,2
1988 г.				
<i>Rhodomonas pusilla</i>	23,6	18,4	25,6	71,3
<i>Chroomonas</i> sp.	2,5	3,2	1,4	8,9
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	5,7	3,1	3,7	0,7
<i>Cyclotella minuta</i>	0,1	0	0,1	0
<i>Nitzschia acicularis</i>	15,3	59,4	9,9	200,8
<i>Chrysococcus</i> sp.	5,9	55,2	16,0	90,4
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	0	0	0,1	0

Связано это, вероятно, не только с разницей температур, но и с тем, что характерный для олиготрофных водоемов фитопланктон угнетается биогенными элементами. Похоже, что байкальский фитопланктон в подледных экспериментах ведет себя как фитопланктон олиготрофного водоема, а в летних – как эвтрофного. В экспериментах с мезокосмами, проведенных группой бразильских исследователей, летний и зимний фитопланктон также отвечали на внесение биогенных элементов по-разному (Addition of phosphate..., 1997, Henry et al., 1997). Для олиготрофной и эвтрофной частей оз. Бива были показаны схожие закономерности (Ishida,

Mitamura, 1986, Biological responses to..., 1997). Такие же результаты для Байкала были получены и другой группой исследователей (Измествьева и др., 1993). В экспериментах с более реалистичными концентрациями ($0,1 \text{ мг N} \cdot \text{л}^{-1}$ и $0,01 \text{ мг P} \cdot \text{л}^{-1}$) подавление подледного фитопланктона отчетливо выражено (рис. 3.5, 3.6). Различия в реакции летнего и зимне-весеннего планктонных комплексов очевидны: летом под действием добавок происходит бурное развитие фитопланктона (через неделю после начала эксперимента его биомасса в опыте в 10 раз больше, чем в контроле), сопровождающееся увеличением численности сапрофитов, к 10 сут опыта «выедается» фосфатный фосфор и на 12 сут биомассы фитопланктона в опыте и контроле вновь сближаются. В подледный период эти же добавки вызывают медленное снижение биомассы фитопланктона.

На зоопланктоне внесение добавок нитрата и фосфата практически никак не сказывается (табл. 3.38, 3.39).

Таблица 3.38

Численность (тыс. экз. $\cdot \text{м}^3$) зоопланктона в мезокосмах после 21 дня экспозиции с совместной добавкой нитрата ($2,2 \text{ мг N} \cdot \text{л}^{-1}$) и фосфата ($0,5 \text{ мг P} \cdot \text{л}^{-1}$) натрия в подледный сезон 1987 г.

Вид, стадия	Исходная	Через 21 сут	
		в контроле	в эксперименте
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, II	$2,7 \pm 1,7$	$0,1 \pm 0,1$	$0,16 \pm 0,08$
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, III	$12,3 \pm 6,2$	$1,7 \pm 0,8$	$2,4 \pm 0,5$
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, IV	$14,6 \pm 7,0$	$2,6 \pm 2,2$	$4,6 \pm 0,2$
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, V	$10,1 \pm 5,2$	$2,0 \pm 1,9$	$3,4 \pm 1,0$
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, VI	$5,1 \pm 2,9$	$1,4 \pm 1,3$	$3,8 \pm 0,9$
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., I	$0,2 \pm 0,1$	$0,1 \pm 0,1$	$0,6 \pm 0,1$
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., II	$0,05 \pm 0,03$	$0,01 \pm 0,00$	$0,16 \pm 0,08$
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., III	0	0	$0,01 \pm 0,006$
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., IV	$0,06 \pm 0,03$	0	$0,01 \pm 0,006$
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., V	$0,23 \pm 0,12$	$0,004 \pm 0,001$	0
<i>Epischura baicalensis</i> , >	$0,10 \pm 0,07$	$0,01 \pm 0,01$	0
<i>Epischura baicalensis</i> , +	$0,38 \pm 0,22$	$0,09 \pm 0,02$	$0,08 \pm 0,06$
<i>Cyclops kolensis</i> , nauplii	$0,10 \pm 0,07$	$0,05 \pm 0,02$	$0,18 \pm 0,03$
<i>Cyclops kolensis</i> , cop.	$0,005 \pm 0,003$	$0,004 \pm 0,001$	0
<i>Cyclops kolensis</i>	0	0	0
<i>Kellicottia longispina</i>	$0,045 \pm 0,028$	0	0
<i>Notholca grandis</i>	$0,005 \pm 0,002$	$0,013 \pm 0,004$	$0,013 \pm 0,005$
<i>Filinia terminalis</i>	$0,020 \pm 0,018$	0	0
<i>Synchaeta pachypoda</i>	0	0	$0,013 \pm 0,005$
<i>Synchaeta</i> sp.	$0,045 \pm 0,028$	$0,008 \pm 0,002$	$0,013 \pm 0,005$
<i>Collotheca</i> sp.	$0,015 \pm 0,013$	0	0

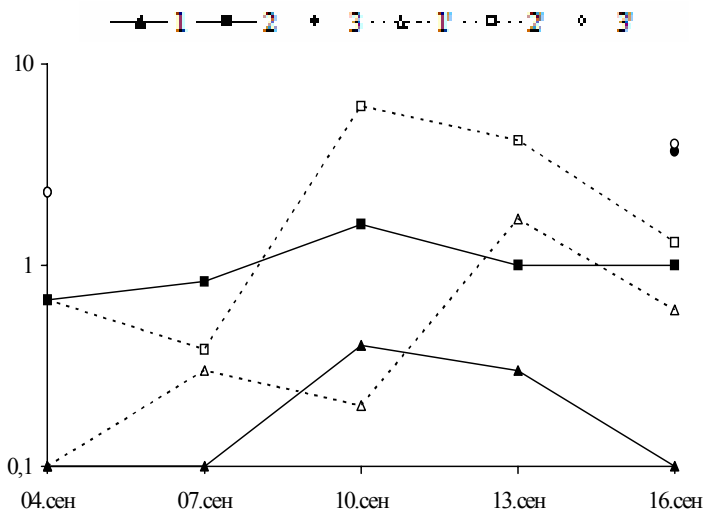


Рис. 3.5. Изменение показателей состояния планктона при внесении добавок нитратного азота ($0,1 \text{ мг N} \cdot \text{л}^{-1}$) и фосфатного фосфора ($0,01 \text{ мг P} \cdot \text{л}^{-1}$) осенью 1989 г. Обозначения – см. рис. 3.1

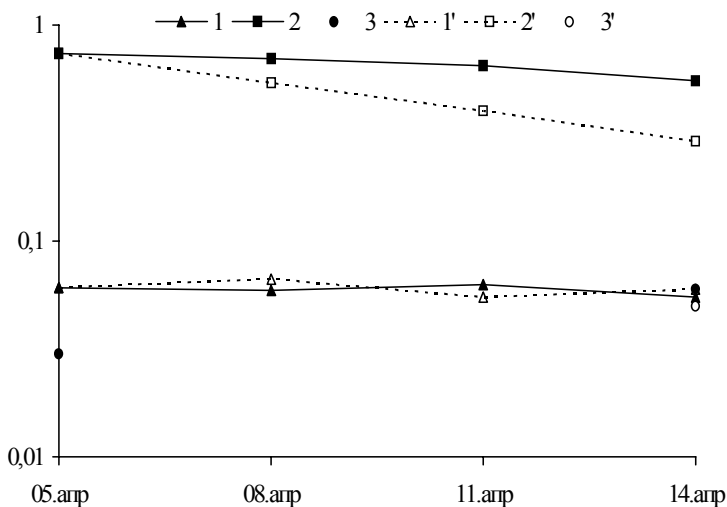


Рис. 3.6. Изменение показателей состояния планктона при внесении добавок нитратного азота ($0,1 \text{ мг N} \cdot \text{л}^{-1}$) и фосфатного фосфора ($0,01 \text{ мг P} \cdot \text{л}^{-1}$) весной 1989 г. Обозначения – см. рис. 3.1

Таблица 3.39

Численность зоопланктона (тыс. экз.·м⁻³) в мезокосмах летом после 21 сут инкубации с нитратом и фосфатом натрия

Вид	Контроль	Внесено		
	30.07.88– 21.08.88	17 мкг N·л ⁻¹	50 мкг N·л ⁻¹	168 мкг N·л ⁻¹
<i>Epischura baicalensis</i>	6,50	17,20±10,5	8,50	0,34±0,24
<i>Cyclops kolensis</i>	0,20	0,37±0,22	1,80	0,10
<i>Paracyclops fibriatus</i>	0	0,20	0	0
<i>Harpacticella inopinata</i>	2,50	0,57±0,43	0,30	1,70±0,20
<i>Keratella quadrata</i>	0,30	0,93±0,36	1,20	0,33
<i>Filinia terminalis</i>	0,56	1,60±0,80	5,10	0
<i>Kellicottia longispina</i>	0,46	0,63±0,06	3,10	0,08
<i>Asplanchna priodonta</i>	0,03	0,25	0,40	0,02
<i>Euchlanis dilatata</i>	0,16	0	0,20	0,07±0,02
	8– 29.08.88	3,2 мкг P·л ⁻¹	9 мкг P·л ⁻¹	32 мкг P·л ⁻¹
<i>Epischura baicalensis</i>	15,0±0,9	26,7±14,7	12,7±0,5	20,8±20,0
<i>Cyclops kolensis</i>	2,90±0,50	3,40	6,0±5,3	0,70±0,10
<i>Harpacticella inopinata</i>	0,90±0,30	1,20	1,20±0,40	0,50±0,10
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	0,20	0	0
<i>Bosmina longirostris</i>	0,50	0,60	0,50±0,10	0
<i>Keratella quadrata</i>	0,72±0,44	0,60±0,50	0,32±0,07	0,25
<i>Keratella cochlearis</i>	0	0	0	0,10
<i>Filinia terminalis</i>	0,97±0,65	0,57±0,12	0,47±0,02	0,30±0,15
<i>Kellicottia longispina</i>	0,62±0,17	0,87±0,02	0,25	0,47±0,07
<i>Asplanchna priodonta</i>	0,72±0,07	0,60±0,50	0,27±0,17	0,22±0,20
<i>Euchlanis dilatata</i>	0,35	0,50	0,20	0,20
	1– 21.09.88	17 мкг N·л ⁻¹	3,2 мкг P·л ⁻¹	17 мкг N·л ⁻¹ и 3,2 мкг P·л ⁻¹
<i>Epischura baicalensis</i>	15,5±4,50	4,40	17,7±9,9	17,9±16,3
<i>Cyclops kolensis</i>	15,9±4,7	9,90	18,4±4,2	46,6±40
<i>Harpacticella inopinata</i>	1,60	0,60	0,75±0,25	3,7±3,4
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	0	0	0,12±0,08
<i>Bosmina longirostris</i>	1,3±0,7	0,8	2,1±0,1	4,0±1,5
<i>Keratella quadrata</i>	1,38±0,82	0,93	2,8±0,0	3,65±2,60
<i>Keratella cochlearis</i>	0	0,01	0,07±0,03	0,50±0,30
<i>Filinia terminalis</i>	9,26±0,14	0,13	0,4±0,2	0,4±0,2
<i>Kellicottia longispina</i>	1,12±0,88	0,73	1,7±0,6	1,40±0,76
<i>Asplanchna priodonta</i>	1,0	0,03	0,44±0,18	0

Дизельное топливо

Ежегодное поступление нефтепродуктов в оз. Байкал составляет $13 \cdot 10^3$ т (Опыт и проблемы..., 1995). Из них 92 % приходится на поступление с водами притоков, 5 % – из района БАМ, 3 % – от водного транспорта (Kozhova et al., 1998). В качестве модельного нефтепродукта было избрано дизельное топливо. При внесении дизельного топлива в концентрации $2,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$, что приблизительно в 10 раз превышает содержание его в воде Южного Байкала (от 0,05 до $0,75 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$), отмечено интенсивное развитие сапрофитов (и в весенний период, и летом), угнетение зоопланктона (также в оба периода), большая чувствительность байкальской эпишуры, чем циклопа (табл. 3.40), угнетение весеннего фитопланктона. Летний фитопланктон на внесение дизельного топлива не реагировал. Летний комплекс был более активен метаболически – после 7 сут экспозиции нефтепродукты не регистрировались в воде мезокосмов. В подледный период за 7 сут элиминировалась только половина внесенных нефтепродуктов (рис. 3.7, 3.8).

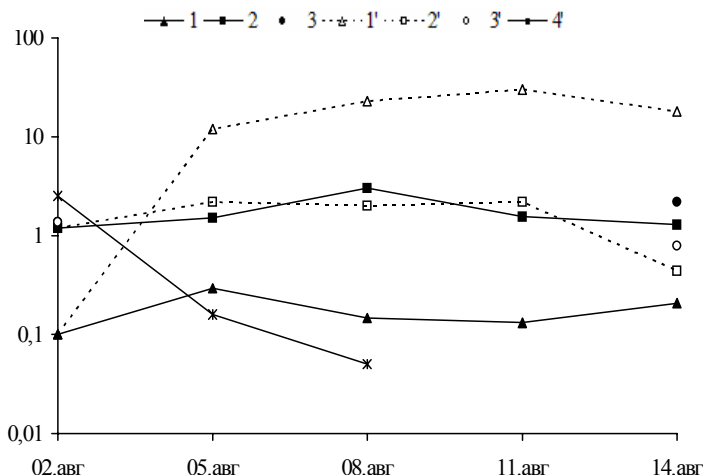


Рис. 3.7. Изменение показателей состояния планктона при внесении добавки дизельного топлива ($2,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) в летне-осенний период 1988 г.

1 – численность сапрофитов ($10^3 \text{ кл} \cdot \text{мл}^{-1}$), 2 – концентрация хлорофилла а ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$), 3 – зоопланктона ($\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$) в контрольных мезокосмах, 1', 2', 3', – в экспериментальных, 4 – концентрация добавок ($\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$)

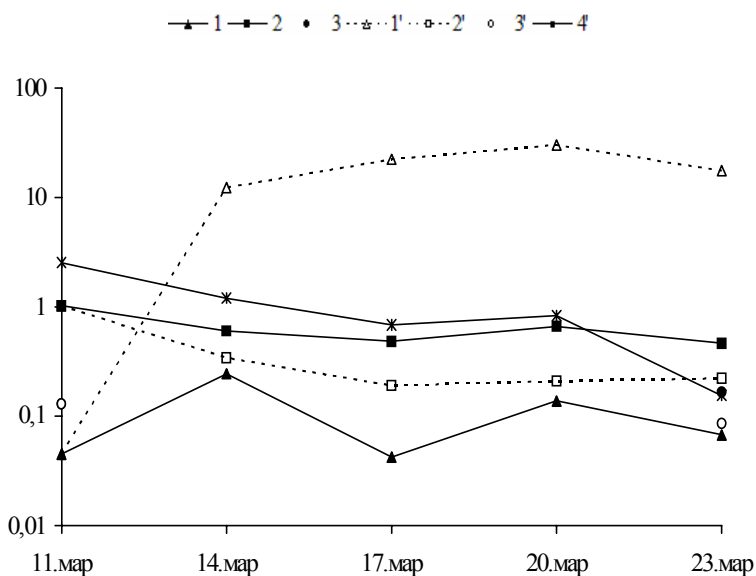


Рис. 3.8. Изменение показателей состояния планктона при внесении добавки дизельного топлива ($2,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) в подледный период 1988 г. Обозначения – см. рис. 3.7

Таблица 3.40
Численность (N, тыс. экз. $\cdot \text{м}^{-3}$) и биомасса (B, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) зоопланктона в мезо-космах при внесении дизельного топлива ($2,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) 25.07–4.08.

Таксон	Исходная		В контроле		В эксперименте	
	B	N	B	N	B	N
<i>Epischura baicalensis</i>	52,00	4,28	67,06	7,66	32,38	1,51
<i>Cyclops baicalensis</i>	49,40	4,49	51,77	9,04	57,28	10,26
Rotatoria	1,66	3,00	0,09	0,15	0,48	0,80
Сумма	103,06	11,77	118,92	16,85	90,84	12,91
% мертвых особей	—	39	—	26,7	—	34,1

Пирокатехин

В результате хозяйственной деятельности в Байкал ежегодно поступает 200 т фенольных соединений (Опыт и проблемы..., 1995). В качестве модельного соединения был выбран характерный представитель этой группы – пирокатехин.

На рис. 3.9, 3.10 видно, что летом элиминация пирокатехина протекает существенно быстрее, чем подо льдом. По-видимому, здесь сказывается не только температура воды (10–12 °С в августе и 0,8–1,5 °С в апреле), но и состав биоценоза.

Сапрофиты летом отвечали на внесение пирокатехина вспышкой численности (рис. 3.9, табл. 3.41), тогда как весенняя реакция была очень слабой (рис. 3.10). Внесение пирокатехина (0,01–10 мг·л⁻¹) стимулировало развитие микроорганизмов, растущих на РПА:10. Максимум их содержания наблюдался на 8–11-е сут эксперимента. Затем наступал спад (табл. 3.42).

Таблица 3.41

Численность микроорганизмов, растущих на РПА:10 и на среде Путилиной (тыс. кл·мл⁻¹), в мезокосмах (18–30.08.89) с добавкой пирокатехина (0,5 мг·л⁻¹)

Экспозиция, сут	Контроль	Эксперимент
0	0,247	0,247
3	0,243	1,773
5	0,275	9,321
9	0,027	8,360
11	0,246	3,413

Таблица 3.42

Изменение численности микроорганизмов (кл·мл⁻¹) в мезокосмах (2–16.03.87) с добавкой пирокатехина (мг·л⁻¹) в подледный сезон

Экспозиция, сут	Контроль	0,01	1,0	10,0
0	1,7±0,5	1,7±0,5	1,7±0,5	1,7±0,5
1	0,8±0,1	44±1,7	42±2,1	170±10
2	0,5±0,1	29±11,8	88±28	229±61
5	18±4,0	318±67	516±53	792±123
8	18±4,0	1099±325	1456±202	1340±72
11	19±2,8	956±288	1340±72	1929±184
14	22±2,0	662±91	656±83	989±80

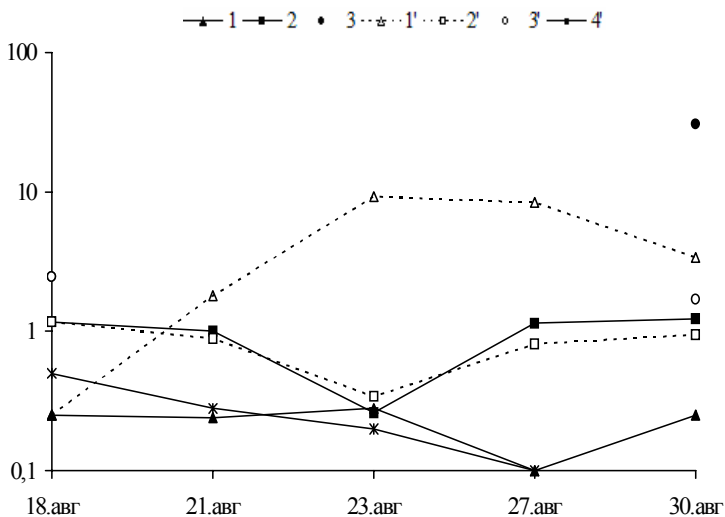


Рис. 3.9. Изменение показателей состояния планктона при внесении добавки пирокатехина ($0,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) в летне-осенний период 1989 г. Обозначения – см. рис. 3.7

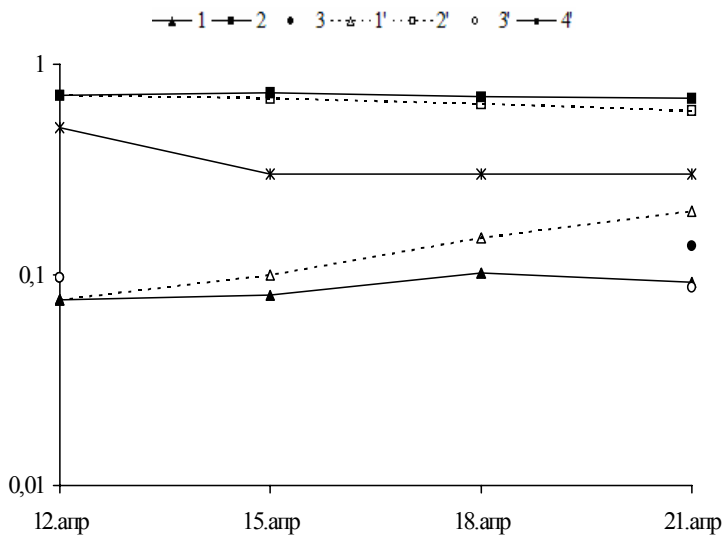


Рис. 3.10. Изменение показателей состояния планктона при внесении добавки пирокатехина ($0,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) в подледный период 1989 г. Обозначения – см. рис. 3.7

Фитопланктон незначительно реагировал на данную ($0,5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) концентрацию пирокатехина (рис. 3.9, 3.10). Хотя внесение больших добавок пирокатехина ($10,0 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) приводило к снижению биомассы и летнего фитопланктона (на 20–25 % от контроля), было отмечено различие реакций летнего и весеннего комплексов планктона, выражающееся в большей устойчивости первого (табл. 3.43–45).

Таблица 3.43
Концентрация хлорофилла *a* ($\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$) в мезокосмах летом с добавкой пирокатехина

Даты эксперимента	В озере		Исходная концентрация пирокатехина, $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$	Концентрация хлорофилла
	исходная	конечная		
27.08–6.09.88	0,91	1,03	0	1,16
			0,05	1,29
			0,50	1,18
			5,00	1,02
15–20.09.88	0,89	0,78	0	0,89
			0,1	1,02
			1,0	0,92
			10,0	0,71

Таблица 3.44
Концентрация хлорофиллов ($\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$) в мезокосмах летом (17.08–26.08.89) с добавкой пирокатехина ($0,5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$)

Экспозиция, сут	Хлорофилл <i>a</i>		Хлорофилл <i>b</i>		Хлорофилл <i>c</i>	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
0	1,17	1,17	0,21	0,21	0,03	0,03
3	1,03	0,89	0,10	0,17	0,02	0
5	0,26	0,34	0	0	0	0
9	1,14	0,81	0,02	0,24	0,15	0,13
11	1,23	0,95	0,31	0,25	0,20	0,18

При этом в видовом составе существенно возрастала доля *Nitzschia acicularis*, которая, являясь космополитной формой (*Aulacoseira baicalensis* и..., 1997), легче байкальских видов переносила токсификацию (табл. 3.46–49). Резистентными по отношению к добавкам пирокатехина показали себя и виды родов *Dinobryon*, *Monoraphidium*, *Microcystis*, *Anabaena*.

Таблица 3.45

Показатели состояния планктона в мезокосмах при внесении пирокатехина в подледный сезон 1989 г.

Показатель	Дата		
	04.04.89 (Исх.)	09.04.89 (5-е сут)	15.04 (11-е сут)
Контрольные мезокосмы			
Численность микроорганизмов, растущих на РПА:10, кл·мл ⁻¹	37	656	1554
Биомасса фитопланктона, мг·м ⁻³	358,4	286,0	687,4
Добавка пирокатехина 0,1 мг·л ⁻¹			
Численность микроорганизмов, растущих на РПА:10, кл·мл ⁻¹	37	730	15792
Биомасса фитопланктона, мг·м ⁻³	358,4	241	538
Концентрация пирокатехина, мг·л ⁻¹	0,1	0,24	0,05
Добавка пирокатехина 1,0 мг·л ⁻¹			
Численность микроорганизмов, растущих на РПА:10, кл·мл ⁻¹	37	1456	5351
Биомасса фитопланктона, мг·м ⁻³	358,4	182	132
Концентрация пирокатехина, мг·л ⁻¹	1,0	0,79	0,49
Добавка пирокатехина 10,0 мг·л ⁻¹			
Численность микроорганизмов, растущих на РПА:10, кл·мл ⁻¹	37	1057	59
Биомасса фитопланктона, мг·м ⁻³	358,4	125	408,2
Концентрация пирокатехина, мг·л ⁻¹	10,0	9,77	5,62

Таблица 3.46

Численность основных представителей фитопланктона (кл·мл⁻¹) в мезокосмах в подледный сезон (24.03–6.04.88) после 12 сут инкубации с пирокатехином

Вид	0 сут	Через 12 сут, с добавкой пирокатехина, мг·л ⁻¹			
		0	0,05	0,50	5,00
<i>Rhodomonas pusilla</i>	76,3	0	120,7	37,5	0
<i>Cryptomonas reflexa</i>	51,2	0,3	0	0,5	0,3
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	0	0	0	0	0,2
<i>Peridinium baicalense</i>	0	8,8	11,8	9,0	2,1
<i>Nitzschia acicularis</i>	2,3	11,2	11,0	14,4	19,5
<i>Elakatothrix genevensis</i>	1,3	0,7	0,8	2,5	4,4
<i>Microcystis sp.</i>	106,5	0	1717,9	29,2	369,9
<i>Anabaena sp.</i>	0	0	0	0	73,9

Таблица 3.47

Численность основных представителей фитопланктона (кл·мл⁻¹)
в мезокосмах летом (18–30.08.89) с добавкой пирокатехина (0,5 мг·л⁻¹)

Вид	0 сут	3 сут	6 сут	9 сут	12 сут
Контроль					
<i>Rhodomonas pusilla</i>	157,7	0	0	408	416
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	19,5	9,8	7	10,6	7,8
<i>Cyclotella baicalensis</i>	9,8	6,4	4,6	8,9	5,9
<i>Synedra acus</i>	0,2	0	0,5	0	0,2
<i>Nitzschia acicularis</i>	0,4	0	0,5	0	0
<i>Asterionella formosa</i>	0	0	0	0	0
<i>Dinobryon sociale</i>	8,9	43,7	43,8	248	171
<i>Dinobryon divergens</i>	2,3	7,2	6,5	57	19,3
<i>Chrysochromulina parva</i>	45,1	0	0	214	0
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	6,2	3,3	1,6	0,3	0
<i>Monoraphidium griffithii</i>	1,2	0,7	0,9	0,6	0,2
Эксперимент					
<i>Rhodomonas pusilla</i>	157,7	0	0	393	338
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	19,5	7,7	7,3	1,6	7,8
<i>Cyclotella baicalensis</i>	9,8	23,9	7,7	0	5,8
<i>Synedra acus</i>	0,2	0	0,3	0	0,2
<i>Nitzschia acicularis</i>	0,4	1,05	0,1	1,7	0,7
<i>Asterionella formosa</i>	0	0	0	0	0,5
<i>Dinobryon sociale</i>	8,9	23,6	26,9	60,0	158
<i>Dinobryon divergens</i>	2,3	5,9	5,0	11,9	19,1
<i>Chrysochromulina parva</i>	45,1	0	0	214	0
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	6,2	8,8	9,6	15,2	0
<i>Monoraphidium griffithii</i>	1,2	4,6	2,2	1,6	1,4

Таблица 3.48

Численность основных представителей фитопланктона (кл·мл⁻¹) в мезо-
космах летом (15.09–20.09.88) с добавкой пирокатехина

Вид	0 сут	Через 5 сут с добавкой (мг·л ⁻¹)			
		0	0,1	1,0	10,0
<i>Rhodomonas pusilla</i>	39,5	48,0	115,4	4,8	15,5
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	0,3	0	0,7	0,04	0
<i>Cyclotella baicalensis</i>	1,2	2,6	3,5	1,9	1,1
<i>Nitzschia acicularis</i>	3,3	3,2	8,2	3,5	5,4
<i>Asterionella formosa</i>	0,6	0,1	0,1	0,02	0
<i>Dinobryon cylindricum</i>	2,1	4,9	1,1	0,2	1,1
<i>Dinobryon sociale</i>	4,7	4,2	5,9	2,3	3,5
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	5,7	27,5	28,5	16,2	9,1
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0	1,4	6,1	1,1	0,9

Таблица 3.49

Численность основных представителей фитопланктона (кл·мл⁻¹) в мезо-космах летом (27.08–6.09.88) с добавкой пирокатехина

Вид	0 сут	Через 10 сут с добавкой (мг·л ⁻¹)			
		0	0,05	0,50	5,00
<i>Rhodomonas pusilla</i>	0	7,3	6,0	45,1	13,1
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	0,5	0,1	0	0	0
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	3,4	2,6	1,7	0	0
<i>Cyclotella baicalensis</i>	4,7	9,6	15,0	36,6	8,2
<i>Synedra acus</i>	0	0,1	0	0	0
<i>Nitzschia acicularis</i>	2,5	8,6	7,3	22,4	8,2
<i>Asterionella formosa</i>	0,3	1,4	1,9	0	0,2
<i>Dinobryon cylindricum</i>	2,8	9,4	7,0	16,3	2,3
<i>Dinobryon sociale</i>	3,9	4,9	8,4	0,3	3,7
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	1,9	9,0	8,3	16,2	7,3
<i>Monoraphidium griffithii</i>	0,3	0,1	0,5	0,5	0,3
<i>Anabaena flos-aquae</i>	5,2	5,1	4,8	2,1	1,0

Биомасса зоопланктона через 21 сут после внесения пирокатехина (весна 1987 г.) составляла 22 ± 7 % (при внесении $0,1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) и 48 ± 23 % (при внесении $0,01 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) от контроля (табл. 3.50), хотя численность таких видов, как *Synchaeta pachypoida* даже при внесении $10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ была в 3–4 раза выше, чем в контроле (табл. 3.51). Можно отметить и большую чувствительность байкальской эпишуры, чем циклопа, к внесению даже $0,01 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ пирокатехина и в подледный сезон (табл. 3.50), и в сезон открытой воды (табл. 3.52).

Таблица 3.50

Численность (тыс. экз.·м³) зоопланктона в мезокосмах после 21 дня экспозиции с пирокатехином в подледный сезон 1987 г.

Вид, стадия	Внесено пирокатехина, мг·л ⁻¹		
	0	0,01	0,1
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, I	$0,6 \pm 0,1$	$1,8 \pm 1,2$	$0,3 \pm 0,2$
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, II	$3,7 \pm 0,4$	$8,5 \pm 1,3$	$1,1 \pm 0,7$
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, III	$10,1 \pm 2,3$	$10,5 \pm 0,5$	$1,8 \pm 0,9$
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, IV	$15,5 \pm 2,5$	$7,2 \pm 4,0$	$2,2 \pm 0,7$
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, V	$7,8 \pm 2,3$	$5,2 \pm 4,7$	$1,3 \pm 0,4$
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, VI	$1,7 \pm 0,9$	$1,1 \pm 0,5$	$0,3 \pm 0,1$
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., I	$0,1 \pm 0,1$	0	$0,01 \pm 0,01$
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., II	$0,03 \pm 0,02$	$0,01 \pm 0,01$	$0,02 \pm 0,01$

Окончание табл. 3.50

Вид, стадия	Внесено пирокатехина, мг·л ⁻¹		
	0	0,01	0,1
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., III	0,03±0,02	0	0
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., IV	0,09±0,01	0	0,01±0,01
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., V	2,9±1,7	0,8±0,5	0,7±0,4
<i>Epischura baicalensis</i> , >	0,07±0,01	0,05±0,01	0,06±0,02
<i>Epischura baicalensis</i> , +	0,5±0,2	0,2±0,1	0,1±0,04
<i>Cyclops kolensis</i> , nauplii	0,4±0,1	0,4±0,02	0,02±0,02
<i>Cyclops kolensis</i> , cop.	0,02±0,01	0,05±0,01	0,02±0,02
<i>Cyclops kolensis</i>	0,05±0,01	0,02±0,02	0,01±0,01
<i>Kellicottia longispina</i>	0,08±0,07	0,04±0,01	0
<i>Keratella quadrata</i>	0,08±0,06	0	0
<i>Notholca grandis</i>	0,02±0,01	0	0
<i>Synchaeta pachypoda</i>	0,01±0,01	0,04±0,01	0

Таблица 3.51

Численность *Synchaeta pachypoda* в мезокосмах с внесением пирокатехина (06–15.04.88)

Сут	0	0,1	1,0	10,0
0	9,1	9,1	9,1	9,1
3	34,3	50,5	44	106,5
7	35,3	25,8	10,5	60
9	32	36	25,3	96

Таблица 3.52

Численность (N, тыс. экз·м⁻³) и биомасса (B, мг·м⁻³) зоопланктона в мезокосмах при внесении пирокатехина (0,01 мг·л⁻¹) 12–21.08.90

Таксон	Исходная		В контроле		В эксперименте	
	B	N	B	N	B	N
<i>Epischura baicalensis</i>	37,90	3,60	19,95	1,65	13,8	0,75
<i>Cyclops baicalensis</i>	5,60	0,95	15,90	1,5	31,15	3,91
Rotatoria	2,09	0,25	1,83	1,05	0,24	0,45
Сумма	45,6	4,80	37,70	4,2	45,2	5,1
% мертвых особей	—	40	—	3,4	—	12,3

Хлорид кадмия

Кадмий в поверхностных водах озера определяется в концентрациях выше, чем, например, концентрации свинца, кобальта, цинка или меди – до 60 мкг·л⁻¹ (Тяжелые металлы в..., 1995), попадая в Байкал с водами притоков. Мы использовали добавки хлорида кадмия (10 мкг Cd²⁺·л⁻¹).

Видно (рис. 3.11, 3.12), что скорость элиминации кадмия летом существенно выше, чем весной. Это может быть связано как с разницей температур (влияющей на скорость связывания кадмия в виде карбоната), так и с составом сообщества. Известно, что кадмий связывается фитопланктоном (Jackson, 1991). В подледных экспериментах кадмий угнетающе действовал на сапрофитную микрофлору (табл. 3.53), и весной и летом – на фито- (табл. 3.54) и зоопланктон (табл. 3.55), к концу эксперимента в летний сезон возрастала численность сапрофитов, очевидно, развивающихся за счет погибших планктонтов (рис. 3.11). Относительно устойчивой к внесению хлорида кадмия показала себя только *Nitzschia acicularis*, тогда как численность других представителей фитопланктона существенно снижалась (табл. 3.56, 3.57).

Таблица 3.53

Численность микроорганизмов, растущих на РПА:10 (кл·мл⁻¹), в мезокосмах в подледных экспериментах с добавкой хлорида кадмия (10 мкг Cd·л⁻¹)

24.03–06.04.87			21.03–02.04.89		
Экспозиция, сут	контроль	опыт	экспозиция, сут	контроль	опыт
0	42±1,9	42±1,9	0	49±27	49±27
1	78±6,9	189±39	3	27±15	29±0,5
2	66±7,8	49±9,9	6	23±6	54±13
5	56±1,7	13±2,8	9	90±22	66±11
8	229±30	60±13	12	107±9	159±21
11	274±32	157±12			
14	220±53	82±8,7			

Таблица 3.54

Концентрация хлорофиллов (мкг·л⁻¹) в мезокосмах в подледных экспериментах (21.03–2.04.89) с добавкой хлорида кадмия (0,01 мг Cd·л⁻¹)

Экспозиция, сут	Хлорофилл а		Хлорофилл b		Хлорофилл c	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
0	0,61	0,61	0,11	0,11	0,15	0,15
3	0,56	0,59	0,17	0,16	0,13	0,18
6	0,67	0,42	0,14	0,10	0,20	0,25
9	0,42	0,30	0,06	0	0,12	0,06
12	0,87	0,48	0,24	0,19	0,08	0,11

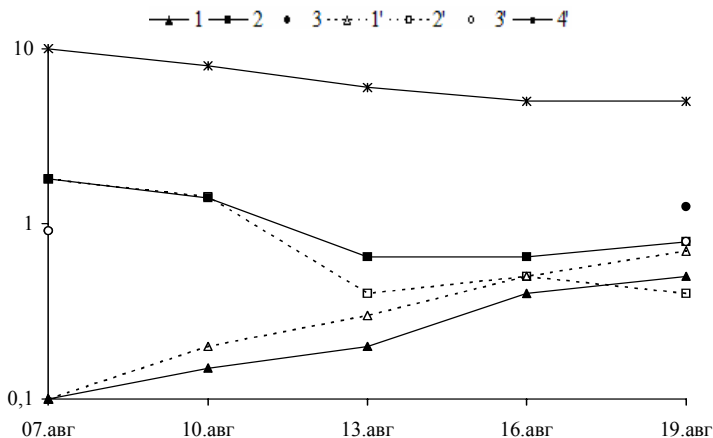


Рис. 3.11. Изменение показателей состояния планктона при внесении добавки хлорида кадмия ($0,01 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) в летне-осенний период 1989 г. Обозначения – см. рис. 3.7, ионы кадмия – в $\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$

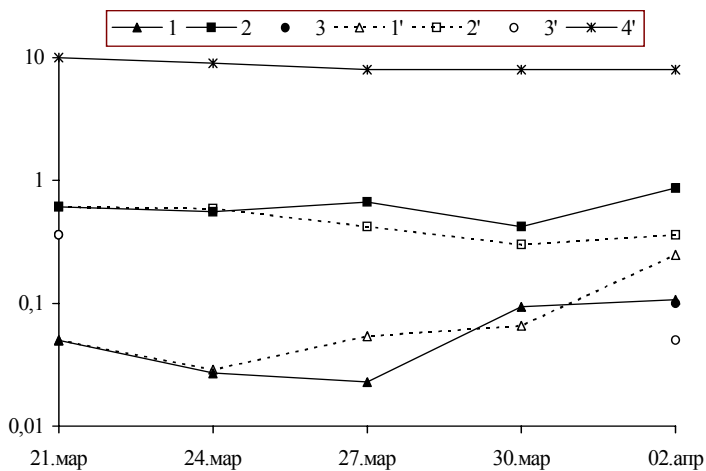


Рис. 3.12. Изменение показателей состояния планктона при внесении добавки хлорида кадмия ($0,01 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) в подледный период 1989 г. Обозначения – см. рис. 3.7, ионы кадмия – в $\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$

Таблица 3.55

Численность (тыс. экз.·м³) зоопланктона в мезокосмах после 21 дня экспозиции с добавкой хлорида кадмия (10 мкг Cd·л⁻¹) в подледный сезон 1987 г.

Вид, стадия	Исходная	Через 21 сут	
		В контроле	В эксперименте
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, II	2,7±1,7	0,1±0,1	0,3±0,2
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, III	12,3±6,2	1,7±0,8	4,3±0,8
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, IV	14,6±7,0	2,6±2,2	4,3±0,5
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, V	10,1±5,2	2,0±1,9	2,8±1,3
<i>Epischura baicalensis</i> , nauplii, VI	5,1±2,9	1,4±1,3	2,2±1,8
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., I	0,2±0,1	0,1±0,1	0,2±0,01
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., II	0,05±0,03	0,01±0,00	0,03±0,01
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., III	0	0	0
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., IV	0,06±0,03	0	0
<i>Epischura baicalensis</i> , cop., V	0,23±0,12	0,004±0,001	0
<i>Epischura baicalensis</i> , >	0,10±0,07	0,01±0,01	0
<i>Epischura baicalensis</i> , +	0,38±0,22	0,09±0,02	0,06±0,04
<i>Cyclops kolensis</i> , nauplii	0,10±0,07	0,05±0,02	0,25±0,09
<i>Cyclops kolensis</i> , cop.	0,005±0,003	0,004±0,001	0
<i>Cyclops kolensis</i>	0	0	0,009±0,003
<i>Kellicottia longispina</i>	0,045±0,028	0	0
<i>Notholca grandis</i>	0,005±0,002	0,013±0,004	0
<i>Filinia terminalis</i>	0,020±0,018	0	0
<i>Synchaeta pachypoida</i>	0,045±0,028	0,008±0,002	0,008±0,003
<i>Collotheca</i> sp.	0,015±0,013	0	0

Таблица 3.56

Численность (кл.·мл⁻¹) основных представителей фитопланктона в мезокосмах в подледных экспериментах с добавкой хлорида кадмия, 10 мкг Cd·л⁻¹ (1987 г.)

Вид	1 сут	2 сут	5 сут	7 сут	14 сут
Контроль					
<i>Rhodomonas pusilla</i>	13,1	14,8	15,3	7,3	114,5
<i>Cryptomonas</i> sp.	0	0	0	0,3	1,3
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	1,9	0,6	0	0,3	0
<i>Gymnodinium baicalense</i>	1,0	0	0	0	0
<i>Cyclotella minuta</i>	0	0,3	0,3	0	0
<i>Nitzschia acicularis</i>	11,2	2,1	4,9	9,9	72,0
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	0,7	0,3	0,6	0,8	1,0
<i>Elakatothrix genevensis</i>	1,9	1,2	2,8	1,7	2,1
<i>Anabaena</i> sp.	7,1	6,3	3,7	5,1	9,3

Окончание табл. 3.56

Вид	1 сут	2 сут	5 сут	7 сут	14 сут
Эксперимент					
<i>Rhodomonas pusilla</i>	3,7	0	0	0	0
<i>Cryptomonas</i> sp.	0,7	0	1,5	0,7	0
<i>Cyclotella minuta</i>	0	0,2	0,4	0	0
<i>Nitzschia acicularis</i>	5,5	2,3	4,0	8,5	1,6
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	0,7	0	0,4	0	0,3
<i>Elakatothrix genevensis</i>	2,4	1,2	1,7	1,1	1,3
<i>Anabaena</i> sp.	1,7	4,6	3,3	2,3	0

Таблица 3.57

Численность (кл.·мл⁻¹) основных представителей фитопланктона в мезо-космах в подледных экспериментах с добавкой хлорида кадмия, 10 мкг Cd·л⁻¹ (21.03–2.04.89 г.)

Вид	3 сут	6 сут	9 сут	12 сут
Контроль				
<i>Rhodomonas pusilla</i>	16,9	0,2	9,5	22,6
<i>Gymnodinium coeruleum</i>	0	0	0,6	0,4
<i>Peridinium baicalense</i>	0,4	0	0,6	0,9
<i>Aulacoseira baicalensis</i>	0	0,9	0	0
<i>Cyclotella minuta</i>	0,2	0	0	0
<i>Nitzschia acicularis</i>	0,2	0,2	0	0,9
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	0,2	0,4	0	0,2
Эксперимент				
<i>Rhodomonas pusilla</i>	1,9	0,25	0,7	0,2
<i>Peridinium baicalense</i>	0	0	0,2	0,2
<i>Cyclotella minuta</i>	0,25	0	0,2	0
<i>Nitzschia acicularis</i>	1,5	1,0	0,7	0,9
<i>Monoraphidium pseudomirabile</i>	0,25	0	0	0
<i>Koliella longiseta</i>	0,25	0	0,7	0,2

В результате проведенных натурных экспериментов установлена целесообразная продолжительность экспериментов с мезо-космами объемом 2 м³ 7–10 сут (летом) и 10–14 сут (в подледный период) на оз. Байкал.

Подледные экотоксикологические эксперименты с мезокосмами имеют целый ряд преимуществ перед летними. Показатели в мезокосмах дольше сохраняют соответствие фоновым, отсутствие штормов, качки и надежная опора (лед) значительно облегчают постановку опытов. Длительность ледового сезона, толстый лед, интенсивное подледное развитие планктона придают особую перспективность таким работам на оз. Байкал.

Внесение сульфата натрия ($10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) не вызывает существенных изменений планктонного сообщества, хотя можно отметить увеличение концентрации фитопланктона, снижение численности сапрофитных микроорганизмов и зоопланктона в подледный сезон. Внесение пептона ($10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) вызывает развитие сапрофитов (летом более интенсивное, чем весной), рост биомассы весеннего фитопланктона. Добавка минеральных форм азота и фосфора ($0,003\text{--}0,5 \text{ мг Р} \cdot \text{л}^{-1}$ и $0,017\text{--}2,2 \text{ мг N} \cdot \text{л}^{-1}$) практически не влияла в наших опытах на зоопланктон и микроорганизмы, стимулировала летний фитопланктон. При внесении дизельного топлива в концентрации $2,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ отмечено интенсивное развитие сапрофитов (и в весенний период, и летом), угнетение зоопланктона (также в оба периода), угнетение весеннего фитопланктона. Летний фитопланктон на внесение дизельного топлива не реагировал. При токсификации пирокатехином в натуральных экспериментах происходило угнетение зоопланктона (при $0,01 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$), весеннего фитопланктона (при $0,1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$), концентрации ниже $1,0 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ приводили к повышению биомассы летнего фитопланктона. Развитие сапрофитной микрофлоры стимулировалось внесением пирокатехина. Хлорид кадмия ($0,01 \text{ мг Cd} \cdot \text{л}^{-1}$) в подледных экспериментах угнетающе действовал на сапрофитную микрофлору, и весной и летом – на фито- и зоопланктон.

Космополитные формы фитопланктона (такие как *Rhodomonas pusilla*, *Nitzschia acicularis*, *Dinobryon sociale*, *Monoraphidium pseudomirabile*, виды родов *Chrysococcus* sp., *Cryptomonas* sp., *Microcystis*, *Anabaena*), как правило, стимулировались внесением добавок загрязнителей, кроме хлорида кадмия. Относительно устойчивой к внесению хлорида кадмия показала себя только *Nitzschia acicularis*, тогда как численность других представителей фитопланктона существенно снижалась. Эндемичная копепода

Epischura baicalensis оказалась чувствительнее к токсическим добавкам, чем космополитная копепода *Cyclops kolensis*.

Таким образом, в натурных экспериментах с мезокосмами на оз. Байкал показана существенно большая чувствительность подледного сообщества планктона, по сравнению с планктоном сезона открытой воды, к действию химических загрязнителей, причем как питательных веществ (биогенные элементы), так и токсикантов.

Глава 10. Модель возмущений экосистемы оз. Байкал и результаты экспериментов с ней

Как уже упоминалось в первом разделе, моделирование естественной динамики экосистем промежуточного (между прудом и Мировым океаном) уровня затруднено тем, что:

- существуют факторы, которые в основном на динамику не влияют, но иногда оказываются значимыми,
- для каждой фазы динамики определяющими являются свои собственные факторы,
- характер и уровень связей для различных фаз существенно различаются,
- многие закономерности со временем разрушаются.

Если мы рассмотрим естественную динамику компонентов экосистемы пелагиали оз. Байкал, то увидим, что величины биомасс всех компонентов непрерывно колеблются. По-видимому, частота и амплитуда этих колебаний зависят не только от внутренних механизмов взаимодействия компонентов (как на рис. 2.2), но и от внешних факторов, как природных (например, метеорологических), так и антропогенных (как на рис. 2.1). Видимо, именно поэтому все многочисленные попытки построить имитационную модель динамики компонентов экосистемы оз. Байкал были малоудачны (см. обзоры: Брусиловский, 1987, Зилов, 1989, 2006 б, Mathematical models..., 1995). Не случайно вот уже больше 20 лет не предпринималось ни одной попытки построения имитационной модели естественной динамики экосистемы озера.

Именно поэтому было решено ограничиться построением модели антропогенных возмущений экосистемы озера. Суть под-

хода состоит в том, что естественная динамика рассматривается как некая прямая («нулевое» состояние), а в расчет принимаются лишь отклонения от этого состояния с положительным (увеличение) или отрицательным (уменьшение) знаком (Гурман и др., 1986, К оценке устойчивости..., 1986, Mathematical modelling..., 1991, Silow, 1995, 1999 a, b, Silow et al., 2001).

В первую очередь надо было выбрать компоненты, которые следовало включить в модель. Поскольку в оз. Байкал, в отличие от небольших озер, основные потоки энергии и кругооборот вещества имеют место в пелагиали, из биологических компонентов были взяты фито-, зоо- и бактериопланктон. Гидрохимические компоненты были представлены в модели суммарной минерализацией вод, концентрациями биогенных элементов (нитратный азот и фосфатный фосфор), растворенное органическое вещество (измеряемое как ХПК). Кроме того, учтены главные токсичные вещества, попадающие в озеро, главным образом, в результате хозяйственной деятельности: нефтепродукты, фенольные соединения, ионы тяжелых металлов.

В качестве исходной модели рассматривалась следующая (Mathematical modelling..., 1991):

$$dR/dt = Q(R - R^*) + u + r, \quad (20)$$

где R – вектор состояния экосистемы (биомассы и концентрации компонентов),

R^* – вектор невозмущенного состояния экосистемы (среднее за много лет значение этого компонента для данного времени года),

u – вектор внешних воздействий (поступление загрязнений),

r – вектор переноса компонентов (миграции, перенос течениями и диффузия между ячейками),

Q – матрица взаимовлияний компонентов экосистемы (каждый элемент q_{ij} показывает изменения компонента i в единицу времени при отклонении компонента j на единицу, диагональные элементы q_{ii} отражают динамику возвращения i -го компонента в исходное состояние после отклонения, это скорости самовосстановления биологических компонентов и константы скоростей распада загрязнителей).

Была принята следующая схема разбиения водного тела на камеры. По глубине было выделено три слоя, различающихся по физическим и биологическим показателям:

- 0–50 м (трофогенный, хорошо освещенный слой со значительными годовыми перепадами температур, фито-, зоо-, бактериопланктон),
- 50–250 м (очень слабо освещенный слой, перемешивание, течения, меньшие перепады температур, зоо- и бактериопланктон),
- 250 м – дно (постоянные температурные условия, полная темнота, бактериопланктон). По горизонтали 2 верхних слоя были разделены на 10 камер каждый, нижний слой рассматривался как одна камера.

Использование вектора некоего невозмущенного состояния экосистемы предполагает, что мы знаем это невозмущенное состояние (Брусиловский, 1987, Михайловский, 1988). Поскольку это не так, модель (20) была заменена моделью, выраженной в терминах отклонений (Mathematical models..., 1995, Silow et al., 2000):

$$dZ_j / dt = \sum_{j=1}^N Q_{ij} Z_j + U_i, \quad (21)$$

где Z – вектор отклонений показателей состояния,

N – число показателей,

U – вектор управления.

С учетом гидрологического блока мы получаем:

$$dZ_k^i / dt = \sum_{j=1}^N Q_{ij} Z_k^i + (1/V_k) [\sum_{l \in L} \{P_{lk} Z_l^i - P_{lk} Z_k^i + D_{kl} (Z_l^i - Z_k^i)\}] + U_k^i, \quad (22)$$

где L – агрегат соседних камер,

P, D – матрицы турбулентности и диффузии, рассчитанные Е. А. Цветовой,

V – вектор объемов камер.

Выбор уравнения (22) обусловлен еще и тем, какие задачи планировалось решать, используя данную модель. К ним относятся такие как управление, нормирование антропогенных воздействий с учетом экологической безопасности и стабильности, требующие многократных расчетов, и, следовательно, большого времени счета.

После определения компонентов матрицы Q в первую очередь был проведен анализ устойчивости модели. Она оказалась внутренне устойчива.

Сценарии модельных экспериментов выбирались на основе доступных опубликованных данных (Проблемы регионального мониторинга..., 1983, Совершенствование регионального мониторинга..., 1985, Мониторинг состояния озера..., 1987, Мониторинг и оценка состояния..., 1991, Опыт и проблемы..., 1995, Kozhova, Izmet'seva, 1998, Kozhova, Silow, 1998 a, b, 2001, Kozhova et al., 1998, Silow, 2000).

Для современного уровня хозяйственной активности были приняты следующие величины поступления химических веществ в озеро (см. табл. 3.58).

Таблица 3.58

Поступление аллохтонных веществ ($\text{т} \cdot \text{год}^{-1}$) в озеро Байкал в результате хозяйственной деятельности

Вещество	С водами притоков	С атмосферными осадками и смывом с берегов	Со сточными водами БЦБК
Сульфаты	$200 \cdot 10^3$	—	$26 \cdot 10^3$
Нитраты	23	6	—
Фосфаты	0,5	2	—
Органическое вещество	$160 \cdot 10^3$	—	$8 \cdot 10^3$
Фенольные соединения	160	40	2
Нефтепродукты	$10,2 \cdot 10^3$	$3,2 \cdot 10^3$	—
Ионы кадмия	1,5	—	0,3

Сначала были проведены эксперименты для односезонных (период открытой воды и подледный) точечных моделей (без учета гидрологии) с шагом в один день. Были проанализированы ответы модели на токсификацию и эвтрофирование. Сравнивались воздействие разового стартового внесения токсикантов и биогенных веществ и их хронического действия. Подледное сообщество оказалось значительно чувствительнее летнего и к токсификации, и к эвтрофированию (рис. 3.13) и медленнее возвращалось к исходному состоянию, чем летнее (табл. 3.59, 3.60). Оно также медленнее переходило в новое стационарное состояние, чем летнее при хроническом поступлении загрязнений (табл. 3.61, 3.62).

Таблица 3.59

Максимальное отклонение компонентов ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) в ответ на разовое поступление фенольных соединений ($100 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$)

Компоненты	Подледное сообщество		Летнее сообщество	
	от	до	от	до
Биогены	-1,52	0,46	-1,80	0,25
Фитопланктон	-4,12	1,21	-1,19	2,68
Зоопланктон	-1,11	1,85	-0,51	0,48
Возвращение к исходному состоянию через (сут)	34		23	

Таблица 3.60

Максимальное отклонение компонентов ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) в ответ на разовое поступление биогенных соединений ($10 \text{ мкг Р} \cdot \text{л}^{-1}$ и $40 \text{ мкг N} \cdot \text{л}^{-1}$)

Компоненты	Подледное сообщество		Летнее сообщество	
	от	до	от	до
Фенолы	0,00	1,39	0,00	2,95
Фитопланктон	-23,63	8,61	-6,69	24,63
Зоопланктон	-9,95	21,69	-1,55	3,68
Возвращение к исходному состоянию через (сут)	36		24	

Таблица 3.61

Отклонение компонентов ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) в ответ на хроническое поступление фенольных соединений ($100 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$)

Компоненты	Подледное сообщество	Летнее сообщество
Биогены	-1,56	-1,29
Фенолы	98,27	68,45
Фитопланктон	-3,16	1,07
Зоопланктон	0,63	-0,16
Переходит в новое стационарное состояние через (сут)	45	34

Таблица 3.62

Отклонение компонентов ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) в ответ на хроническое поступление биогенных соединений ($10 \text{ мкг Р} \cdot \text{л}^{-1}$ и $40 \text{ мкг N} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$)

Компоненты	Подледное сообщество	Летнее сообщество
Биогены	38,07	42,10
Фенолы	0,00	1,81
Фитопланктон	-20,30	17,34
Зоопланктон	11,57	2,26
Переходит в новое стационарное состояние через (сут)	43	29

На рис. 3.14 и 3.15 приведены результаты моделирования при поступлении всех загрязнителей в летне-осенний (все пути поступления загрязнителей) и зимне-весенний (поступление с водами притоков) периоды. Очень заметна меньшая устойчивость сообщества в подледный период, особенно при обращении к фазовым портретам (рис. 3.14, Б и 3.15, Б).

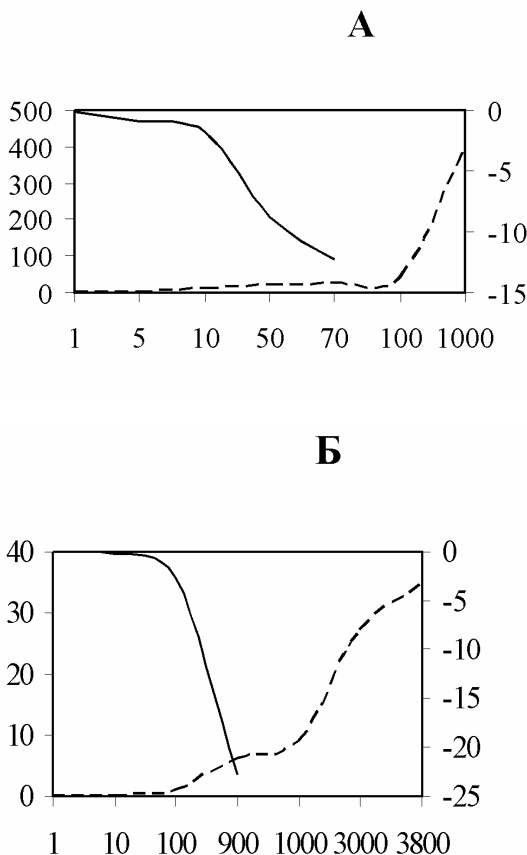


Рис. 3.13. Действие (А) смеси нитрата и фосфата натрия ($[4N+1P]$ $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$) и (Б) фенольных соединений на общую биомассу планктона ($\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$) подо льдом (правая шкала) и летом (левая шкала, пунктир)

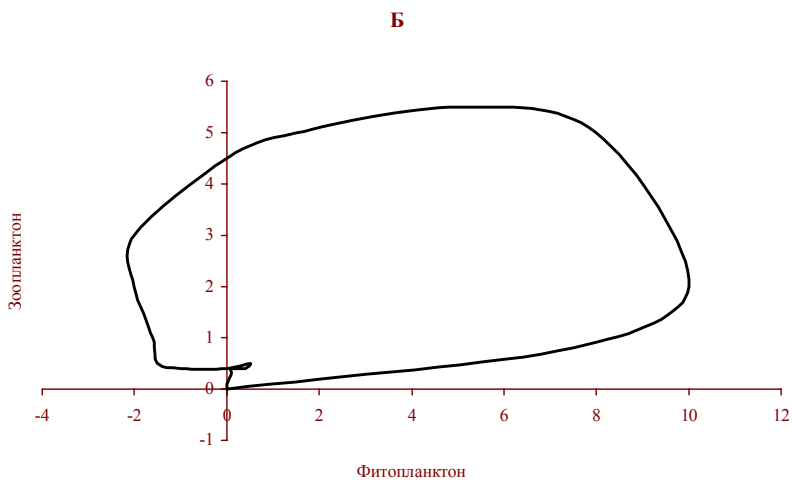
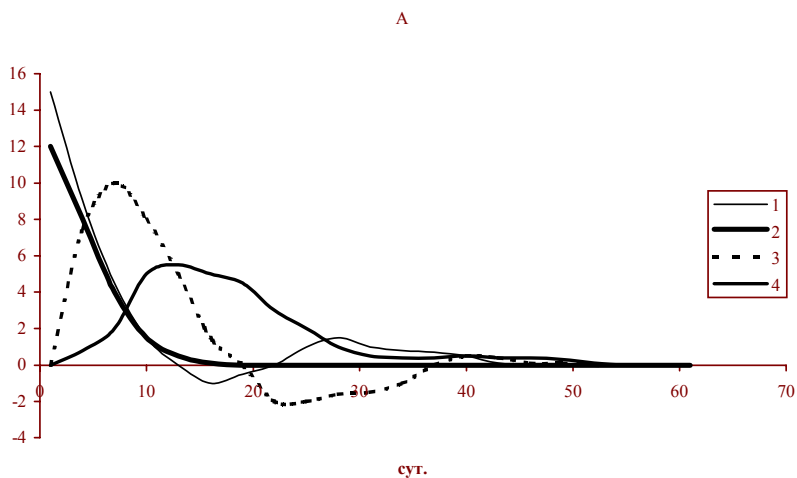


Рис. 3.14. Динамика отклонений ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) ряда показателей состояния экосистемы в летне-осенний период (А). 1 – суммарная концентрация нитратного азота и фосфатного фосфора, 2 – концентрация фенольных соединений, 3 – концентрация фитопланктона, 4 – концентрация зоопланктона. Б – фазовый портрет

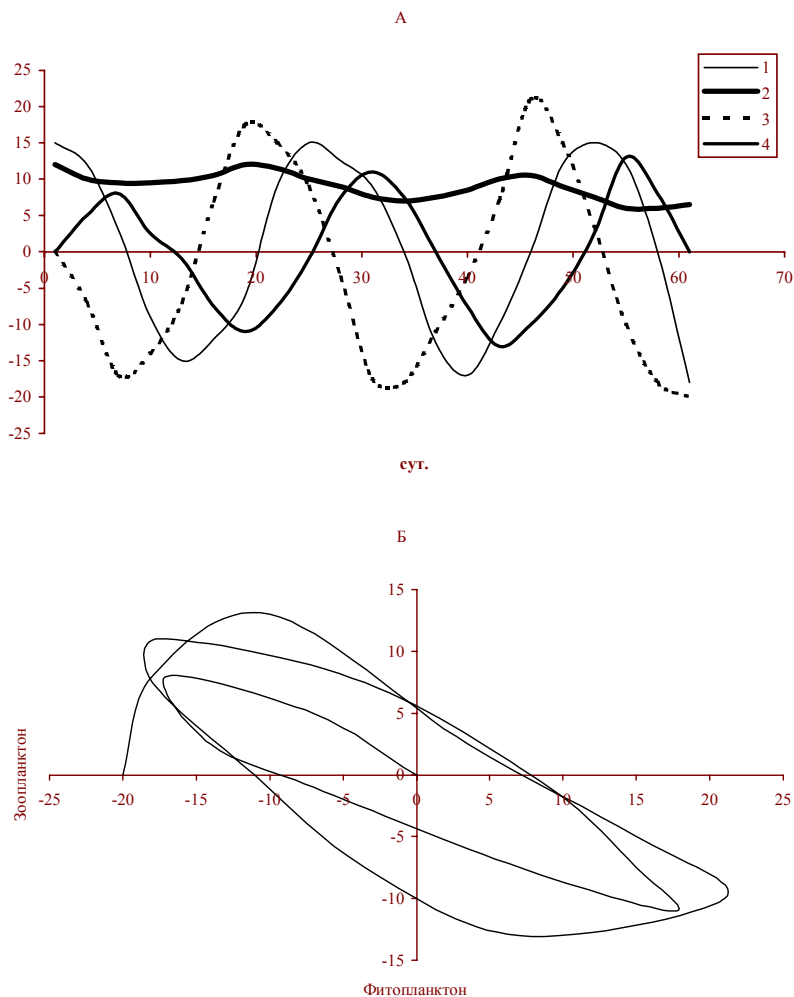


Рис. 3.15. Динамика отклонений ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) ряда показателей состояния экосистемы в зимне-весенний период (А) и фазовый портрет системы (Б).
 1 – суммарная концентрация нитратного азота и фосфатного фосфора,
 2 – концентрация фенольных соединений, 3 – концентрация фитопланктона,
 4 – концентрация зоопланктона

Видно, что система стремится к асимптотической устойчивости в летний период и демонстрирует орбитальную неустойчивость в подледный период. Это еще раз подтверждает высказанное выше предположение о большей чувствительности подледного планктонного комплекса к возмущающим воздействиям.

Приведем несколько примеров работы модели с подключенным гидрологическим блоком. Так, при поступлении загрязнителей только с атмосферными осадками мы получаем следующую картину в поверхностном слое (рис. 3.16). Видно, что со второго года отклонения концентраций биогенных элементов и бактериопланктона начинают отмечаться и в самых глубинных слоях (250 м – дно) (рис. 3.17). При моделировании поступления загрязняющих веществ только с водами р. Селенги уже на второй год моделирования начинают отмечаться отклонения от невозмущенного состояния даже на Северном Байкале (рис. 3.18).

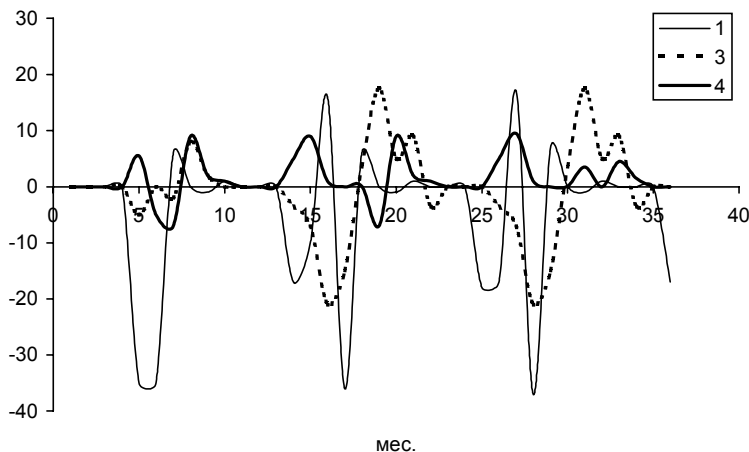


Рис. 3.16. Динамика отклонений ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) ряда показателей состояния в поверхностном слое при поступлении загрязнителей с атмосферными осадками. 1 – суммарная концентрация нитратного азота и фосфатного фосфора, 3 – концентрация фитопланктона, 4 – концентрация зоопланктона

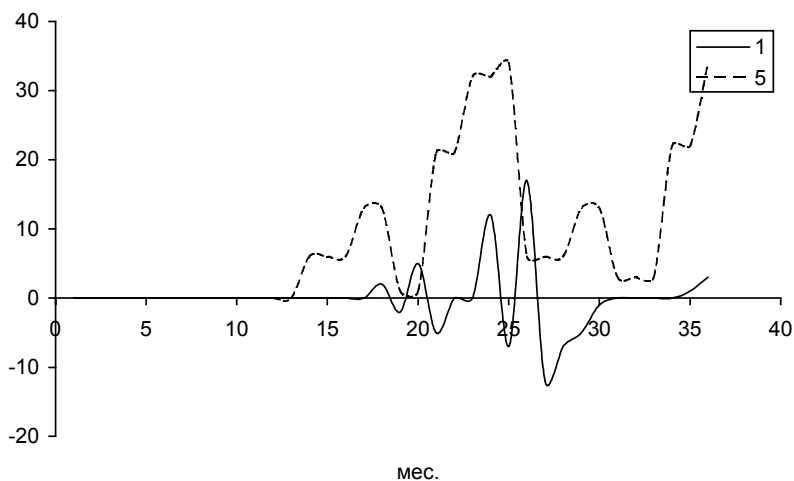


Рис. 3.17. Динамика отклонений ряда показателей состояния ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) в придонном слое при поступлении загрязнителей с атмосферными осадками. 1 – суммарная концентрация нитратного азота и фосфатного фосфора, 5 – бактериопланктон

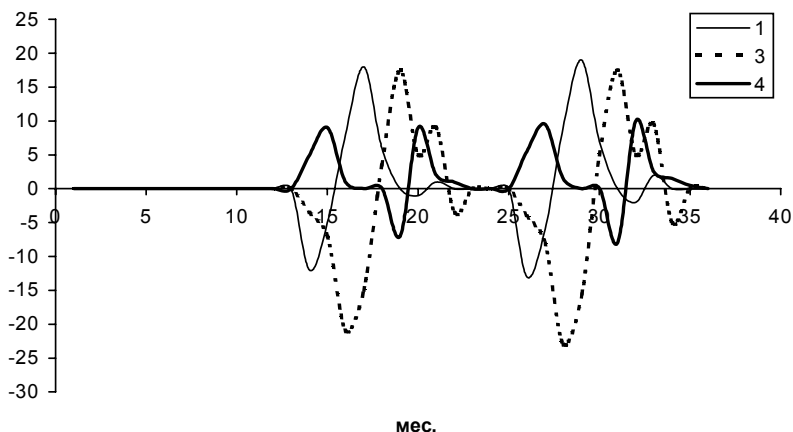


Рис. 3.18. Динамика отклонений ряда показателей состояния ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) в поверхностном слое (Северный Байкал) при поступлении загрязнителей с водами р. Селенги: 1 – суммарная концентрация нитратного азота и фосфатного фосфора, 3 – концентрация фитопланктона, 4 – концентрация зоопланктона

При комплексном моделировании поступления загрязнителей с атмосферными осадками, водами притоков и промышленными стоками, массированным поступлением загрязнителей при таянии льда мы получаем следующую картину (рис. 3.19). Видно, что экосистема оз. Байкал практически функционирует уже на другом уровне, отличном от невозмущенного, хотя и характеризующемся пока орбитальной устойчивостью (рис. 3.20).

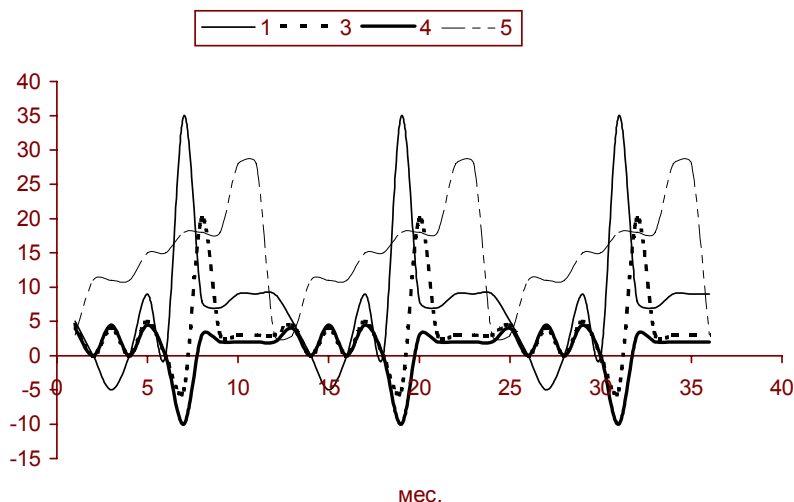


Рис. 3.19. Динамика отклонений ряда показателей состояния в поверхностном слое при поступлении загрязнителей с водами притоков, атмосферными осадками, при таянии льда: 1 – суммарная концентрация нитратного азота и фосфатного фосфора, 3 – концентрация фитопланктона, 4 – концентрация зоопланктона, 5 – бактериопланктон

Заслуживает внимание то, что тенденции, выявляемые моделью возмущений, находят подтверждение при анализе трендов ряда гидрохимических показателей по материалам наблюдений Государственного комитета по охране природы Иркутской области (1985–1992), микробиологических показателей (Максимова, Максимов, 1989) (см. табл. 3.59). Кроме того, отмечается и тенденция к повышению биомассы фитопланктона в летний период (Кожова, 1998, Измestьева, Кожова, 1998, Сезонная динамика массовых..., 2006, Тенденции изменений температурного..., 2006;

Sixty years of..., 2008; Climate change and..., 2008, 2009; Potential effects of ..., 2008) и некоторое изменение соотношения численностей эндемичных и космополитных форм копепод, кладоцер и коловраток в озере (Пислегина и др., 2004; Пислегина, Зилов, 2004; Izmet'eva, Silow, 2004, 2005). В целом, результаты как натурных экспериментов, так и математического моделирования (Silow, 1997, 1999, 2001, Зилов, 2006, а, б, в) еще раз подтверждают, что для экосистемы оз. Байкал равно нежелательны и токсические, и питательные вещества.

Таблица 3.63

Результаты представления многолетней динамики ряда параметров состояния экосистемы оз. Байкал $a+b \cdot x$ (x – время, год), $г \cdot м^{-3}$

Показатель	a	b
Содержание фенольных соединений	$6,90 \cdot 10^{-4}$	$7,3 \cdot 10^{-5}$
Содержание нефтепродуктов	$7,46 \cdot 10^{-3}$	$3,8 \cdot 10^{-3}$
Биомасса микроорганизмов	0,21	0,013
Содержание нитратного азота	0,02	$3,8 \cdot 10^{-6}$
Содержание фосфора	0,01	$1,3 \cdot 10^{-3}$

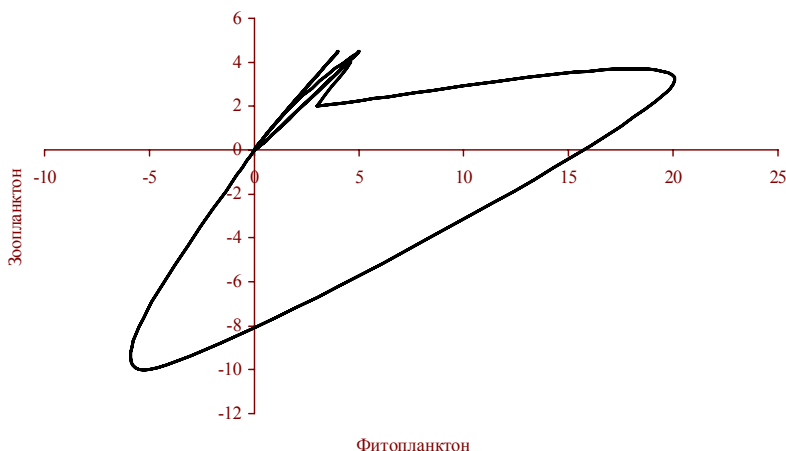


Рис. 3.20. Фазовый портрет системы (поверхностный слой, Северный Байкал) при поступлении загрязнителей с водами притоков, атмосферными осадками, при таянии льда

Таким образом, приложение методологии сложного модельного эксперимента к прогнозу возмущений экосистемы оз. Байкал дало простую, но основанную на надежной информационной базе модель. Результаты ее работы демонстрируют большую устойчивость летнего планктонного комплекса, чем подледного, качественное сходство реакции экосистемы планктона на эвтрофирование и токсификацию, способность сообщества справляться с разовыми повышениями концентраций загрязняющих веществ без необратимых последствий, но неизбежность перестройки сообщества при хроническом поступлении загрязняющих веществ.

Раздел IV

ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЕ ЦЕЛЕВЫЕ ФУНКЦИИ В ЭКОЛОГИИ

Глава 11. Приложение термодинамических целевых функций к анализу экосистем

§ 1. Максимизация потока энергии

Титанами экологической мысли давно уже высказывалась идея, что экологические системы развиваются в направлении увеличения потока энергии через них (Вернадский, 1926, 1928, 1933, 1978, 1987, 1988, Morowitz, 1968, Margalef, 1968, 1974, Камшилов, 1979, Маргалеф, 1992). Естественно, поток энергии характеризует настоящее состояние экосистемы и определяет ее дальнейшее развитие.

Г. Т. Одум создал так называемый «энергетический язык», который полезен тем, что позволяет подробно и наглядно описать экосистему диаграммой потоков энергии (Odum, 1971, 1972). Энергия – движущая сила экосистем. В свое время еще А. Лотка (Lotka, 1922) сформулировал **принцип максимальной мощности**. Он предполагает, что «удачливой» системой становится та, которая сможет развить в себе способность максимизировать **поток полезной энергии**. Г. Т. Одум использовал этот принцип для объяснения многих аспектов структуры и функционирования экосистем (Odum, Pinkerton, 1955). Наиболее удачливыми системами, согласно этому принципу, являются те, что быстрее всех удаляются от термодинамического равновесия.

Из концепции максимизации потока полезной энергии органически вытекает введенное Г. Т. Одумом понятие **энмергии**, или

воплощенной энергии (Odum, 1983). Эта величина количественно отражает объем энергии, потребной для создания единицы биомассы на разных трофических уровнях. Согласно законам термодинамики, каждый трофический уровень способен использовать ~ 10 % от энергии нижнего трофического уровня. Наглядно это можно представить так, как это сделано на табл. 4.1.

Таблица 4.1

Соотношение энергетических единиц (кДж·м⁻²)
для разных трофических уровней

	Солнечная радиация	I трофиче- ский уровень	II трофиче- ский уровень	III трофиче- ский уровень
Поток энергии	1000	100	10	1
Солнечный эквивалент	1000	1000	1000	1000
Энмергия	1	10	100	1000

В то же время необходимо помнить, что **поток энергии в экосистеме невозможен без вещества и информации**, и чем выше уровень информации, тем выше степень использования вещества и энергии для дальнейшего удаления экосистемы от термодинамического равновесия. **«Жизнь отдает предпочтение информации перед потоком энергии»** (Маргалеф, 1992, с. 38). Максимальный поток энергии, как и предложенный на его основе показатель – энмергия (Odum, 1983), далеко не всегда отражает уровень организованности экосистемы. Кроме того, расчет энмергии достаточно сложен, так как ее величина определяется трофическим уровнем, к которому принадлежит тот или иной организм, что требует детального анализа рационов всех компонентов экосистемы и очень трудно выполнимо для всеядных, детритоядных организмов и редуцентов.

§ 2. Минимизация внутренней энтропии

«Информация – это то, что характеризует и отличает одну определенную структуру элементов среди огромного числа возможных структур. ...Любая **мера информации** есть мера «уникальности» по отношению к числу возможных состояний и пото-

138

му она **связана с энтропией**» (Маргалеф, 1992, с. 18). **Энтропия, или мера беспорядка, измеряется как энергия, которую нельзя получить в первоначальной форме.** Р. Маргалеф определяет жизнь как «очень эффективный путь перевода возрастающей энтропии в полезную информацию» (Маргалеф, 1992, с. 21).

Любая система, и экосистема в том числе, спонтанно движется в направлении увеличения беспорядка, т. е. энтропии, согласно второму закону термодинамики. Из этого следует, что экосистема может поддерживать свою организованность тогда и *только* тогда, когда она увеличивает содержание энтропии, т. е. меру беспорядка в окружающей среде.

Снижение уровня энтропии соответствует увеличению количества информации и, соответственно, уменьшение содержания информации в системе влечет за собой рост энтропии. Э. Шредингер сформулировал связь между порядком и энтропией как

$$S = k \ln(1 / D) = k \ln(Or),$$

где S – энтропия,

k – константа Больцмана,

D – количественная мера атомарного беспорядка.

Отсюда $1/D$ может быть определено как порядок (Or). Таким образом, отрицательная энтропия – мера порядка.

Много процессов, протекающих в экосистемах, такие как транспорт вещества и энергии, вызываемые диффузией, действием внешних сил или труднообозримым числом биогеохимических процессов необратимы и, следовательно, производят энтропию. Жизненные процессы катаболизма (дыхание, брожение и т. п.) в экосистемах направлены на достижение термодинамического равновесия и производят энтропию. Отсюда следует, что для поддержания порядка система должна быть способна «сбрасывать» излишки энтропии в окружающую среду. То есть необходимым условием существования экосистемы является наличие источника низкоэнтропийной энергии (солнечная радиация) и «слива» высокоэнтропийной энергии (тепловое излучение).

Несмотря на то, что способность экосистемы генерировать отрицательную энтропию, увеличивать концентрацию информации или степень своей организованности, очевидно, может слу-

жить мерой здоровья экосистемы, практическое использование принципа минимизации энтропии в экологии затруднено сложностью измерения энтропии.

Глава 12. Понятие эксэргии

Хотя сама концепция здоровья экосистемы сейчас подвергается критике (Suter, 1993), необходимость иметь измеряемый параметр, отражающий состояние экосистемы как целого и дающий возможность оценивать степень урона экосистеме от того или иного внешнего воздействия, признается большинством экологов (Bartell et al., 1992; Costanza et al., 1992, Evans et al., 1997, Costanza, Jørgensen, 2002).

Было бы естественно использовать для этих целей одну из так называемых целевых функций. Среди других функций одна, а именно эксэргия, имеет такие преимущества, как хорошее теоретическое обоснование в термодинамике, связь с теорией информации и высокую степень корреляции с другими целевыми функциями при относительной простоте ее расчета (Jørgensen, 1997). Впервые использованная в экологическом моделировании в конце 70-х гг. (Mejer, Jørgensen, 1979), ныне эксэргия используется для расчета параметров моделей экосистем и создания моделей, способных предсказывать изменения видового состава экосистем (Jørgensen, 1992 b, 1992 c; Jørgensen, Nielsen, 1994).

Эксэргия определяется как расстояние между текущим состоянием системы и ее состоянием в термодинамическом равновесии с окружающей средой, измеренное в единицах информации и/или энергии, т. е. эксэргия – величина отклонения системы от равновесного состояния. Она указывает на количество работы, затраченной на создание данной системы из первичных компонентов (в случае экосистемы – из молекул исходных веществ), и информации, использованной при этом (рис. 4.1). Эксэргия, отнесенная к общей биомассе (**структурная эксэргия**), отражает способность экосистемы усваивать поток энергии извне, служа одновременно индикатором степени развития экосистемы,

ее сложности и уровня эволюционного развития организмов, из которых она состоит.

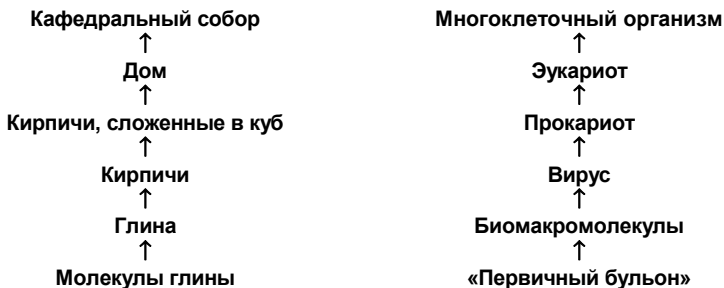


Рис. 4.1. Схема, иллюстрирующая рост эксэргии с увеличением уровня организации

Эксэргия рассчитывается по формуле (Mejer, Jørgensen, 1978):

$$Ex = RT \sum [c_i \ln(c_i / c_{i,eq}) + (c_i - c_{i,eq})], \quad (23)$$

где Ex – эксэргия,

R – газовая константа,

T – абсолютная температура,

c_i – концентрация в экосистеме компонента i ,

$c_{i,eq}$ – концентрация того же компонента в условиях термодинамического равновесия с окружающей средой. Проблема состоит в нахождении этой величины для каждого из значимых компонентов. Проще всего находится эта величина для детрита из классического соотношения:

$$\mu_1 = \mu_1^{eq} + RT \ln c_1 / c_1^{eq}, \quad (24)$$

где μ – химический потенциал.

c_i^{eq} может быть найдено, если рассчитать вероятность P_i^{eq} обнаружения компонента i в состоянии термодинамического равновесия. Взяв c_0 за концентрацию преобладающего неорганического компонента, мы можем записать:

$$P_i = c_i^{eq} / \sum_{i=0}^N c_i^{eq}, \quad (25)$$

затем, учитывая, что $c_0 \gg c_i$

$$P_i \approx c_i^{eq} / c_0^{eq}, \quad (26)$$

Из (24) и (26) следует:

$$P_i = [c_i / c_0^{eq}] \exp[-(\mu_i - \mu_1^{eq}) / RT]. \quad (27)$$

(26) может быть переписано как

$$c_i^{eq} = P_i c_0^{eq}. \quad (28)$$

Из (23) и (28) следует:

$$Ex = RT \sum_{i=1}^N [c_i \ln(c_i / P_i c_{0,eq}) + (c_i - P_i c_{0,eq})]. \quad (29)$$

Учитывая, что $P_i \ll c_i$, $P_i \ll P_0$, $1/P_i \gg c_i$, $1/P_i \gg c_0^{eq}$,

$$Ex \approx -RT \sum [c_i \ln(P_i)]. \quad (30)$$

Теперь можно рассчитывать величину эксэргии для любых компонентов экосистемы, для которых известна биомасса, приблизительное число типов клеток и значащих последовательностей ДНК.

Например, для зеленых одноклеточных водорослей это будет

$$Ex / RT = 25,2 \cdot 10^5 c_i.$$

Тогда, отнеся общую величину эксэргии к таковой для детрита ($7,34 \cdot 10^5$), мы избавимся от многочисленных нулей и получим пересчетный коэффициент f_i , который для зеленых одноклеточных водорослей будет составлять 3,4, для дрожжей – 6,4, олигохет – 35, коловраток – 30, копепоид – 44 и т. д. Соответствующие коэффициенты уже рассчитаны для многих систематических групп организмов и опубликованы (Jørgensen, 1994 b, 1995, 1998). Тогда общая эксэргия экосистемы может быть рассчитана по уравнению:

$$Ex / RT = \sum_{i=1}^N c_i f_i. \quad (31)$$

Основные закономерности поведения эксэргии экосистем при внешних воздействиях были описаны в экспериментах с мо-

делями водоемов и водотоков (моделировались эвтрофирование и токсификация) (Jørgensen, 1992 с, 1995, 1997 b, 2002; Jørgensen, Nielsen, 1994; Jørgensen, de Bernardi, 1998; Jørgensen et al., 1995 a, 1998 b, 2002; Improved calibration of..., 2002; Optimization of exergy..., 2001; Ludovisi, Poletti, 2003).

Глава 13. Поведение эксэргии в математических моделях

§ 1. Статическая размерная модель

Известно, что «характерный для вида предельный размер определяет его биологические параметры – скорость роста массы и численности, продолжительность жизни, экологические характеристики, связанные с пространством и временем» (Мусатов, 1994, с. 100). Если принять, что размер организма служит грубым указателем принадлежности его к определенному трофическому уровню, то можно записать (Silow, 1999):

$$R_j / P_j = (L_j / L_i)^k, \quad (32)$$

где R_j – рацион трофического уровня j ,
 P_j – продукция трофического уровня j ,
 L_j – размеры «хищников»,
 L_i – размеры «жертв»,
 k – эффективность конверсии размеров.

Уравнение (32) выражает постоянство отношений размеров организмов трофических уровней «хищников» (L_j) и «жертв» (L_i), связанное с эффективностью использования для продукции j -го уровня (P) потребленной им продукции уровня i -рациона j -го уровня (R_j) через величину k , которую Уве Боргманн (Borgmann, 1982) назвал эффективностью конверсии размеров. Величина k отсюда определяется как

$$k = \lg(R_j / P_j) / \lg(L_j / L_i). \quad (33)$$

Предположив, что для разных трофических уровней продукция пропорциональна размерам организмов, составляющих эти уровни, можно, введя константу c , записать

$$P_j = cL_j^{-k}. \quad (34)$$

Очевидно, это будет справедливо и для отношения продукции к биомассе

$$P_j / B_j = aL_j^{-n}, \quad (35)$$

где a и n – некоторые коэффициенты,

B – биомасса.

Из (34) и (35) можно выразить биомассу как

$$B_j = ca^{-1}L_j^{n-k}. \quad (36)$$

Учитывая, что в реальной экосистеме организмы одного трофического уровня имеют разные размеры, колеблющиеся между какими-то пределами x и y и введя функцию

$$f(L) = mL^h, \quad (37)$$

где m и h – константы, мы можем рассчитать биомассу трофического уровня как

$$B_{xy} = \int_{L_x}^{L_y} f(L)dL = m(L_y^{h+1} - L_x^{h+1})/(h+1), \quad (38)$$

Сравнивая (38) с (36), можно убедиться, что $h+1 = n-k$. Тогда, введя

$$b = m(n-k)^{-1}, \quad (39)$$

можно записать

$$B_{xy} = b(L_y^{n-k} - L_x^{n-k}). \quad (40)$$

Для того чтобы продемонстрировать значение полученных уравнений, рассчитаем наши величины b , n и k для конкретной экосистемы пелагиали оз. Байкал. Исходные данные для расчетов взяты нами из литературы (Ащепкова и др., 1978, Афанасьева, 1977, Старилов, 1977, Kozhova, Izmet'seva, 1998).

Используя рационы, продукции, биомассы и размеры в таких системах «хищник–жертва», «фитопланктон–эпишура», «эпишура–макрогектопус», «макрогектопус–голомянка», «голомянка–нерпа», мы получили

$$\begin{aligned}k &= 0,61 \pm 0,3, \\n &= 0,56 \pm 0,12, \\b &= -34,96 \pm 7,79.\end{aligned}$$

Используя статическую размерную модель (32–40), построили гипотетическую размерную структуру экосистемы оз. Байкал (табл. 4.2).

Видно, что полученные нами биомассы существенно не отличаются от реальных и сохраняют те же пропорции для разных трофических уровней. Если мы теперь предположим присутствие в нашей экосистеме некоего токсиканта, действие которого заключается в том, что для получения того же прироста биомассы «хищнику» требуется проглотить в 1,5 раза большую массу «жертв», n в модели останется прежним, k станет 0,77. Примером такого токсиканта можно считать дизельное топливо, которое в наших лабораторных экспериментах вызывало в концентрации $0,05 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ увеличение фильтрационной активности зоопланктона в 1,5 раза при сохранении биомассы (Зилов и др., 1990, Исследование влияния токсикантов..., 1990, Поглощение..., 1993).

Для вычисления b нам следует ввести ограничение, считая тотальную биомассу экосистемы постоянной. Тогда, с новыми n и k из уравнения (40) мы получаем $b = -8,06$, что позволяет нам рассчитать биомассы компонентов экосистемы (см. табл. 4.2).

Таблица 4.2

Размерная структура модели экосистемы

Lg (длина), мм		Компоненты экосистемы	Биомасса, $\text{кДж} \cdot \text{м}^{-2}$	
от	до		в норме	в присутствии токсиканта
-2	-1	Фитопланктон	$20,0 \pm 4,2$	$33,9 \pm 6,7$
-1	0,5	Растительноядный зоопланктон	$26,4 \pm 5,0$	$28,0 \pm 5,4$
0,5	1,4	Хищный зоопланктон	$13,8 \pm 2,5$	$9,2 \pm 1,7$
1,4	2,7	Рыбы	$17,2 \pm 3,3$	$7,9 \pm 1,7$
2,7	3,2	Нерпа	$4,2 \pm 0,8$	$2,5 \pm 0,4$

Она отличается от реальной гораздо сильнее, чем рассчитанная для «нормы», причем видно, что наибольшее снижение биомассы имело место в высших трофических условиях, тогда как биомасса водорослей даже возросла.

Теперь мы можем рассчитать изменения эксэргии для статической размерной модели экосистемы пелагиали оз. Байкал (табл. 4.3). Видно, что общая эксэргия системы значительно упала. В целом, изменения эксэргии для всех компонентов в общем, таковы же, что и для биомасс, но при этом рост эксэргии для фитопланктона совершенно ничтожен по сравнению с падением эксэргии за счет хищного зоопланктона, рыб и нерпы, тогда как рост биомассы фитопланктона вполне сопоставим с падением биомасс более высокоорганизованных гидробионтов.

Таблица 4.3

Изменения эксэргии в присутствии токсиканта

Компонент экосистемы	Эксэргия, 10^3 кДж·м ⁻²		ΔEx	Отношение $\Delta Ex/Ex_1$
	в отсутствие токсиканта, Ex_1	с токсикантом, Ex_2		
Фитопланктон	0,07±0,01	0,12±0,02	0,05	0,71
Растительноядный зоопланктон	3,9±0,7	3,9±0,7	0	0
Хищный зоопланктон	4,0±0,7	2,6±0,5	-1,4	-0,35
Рыбы	5,9±1,1	2,7±0,6	-3,2	-0,54
Нерпа	1,7±0,3	1,0±0,2	-0,7	-0,41
Общая	12,8±2,3	7,6±1,5	-5,2	-0,24

§ 3. Динамика эксэргии в экспериментах с моделью возмущений

В экспериментах с точечной моделью возмущений были получены следующие результаты по динамике отклонений эксэргии при поступлении аллохтонных веществ на современном уровне (см. рис. 3.13, 3.14).

Различия в поведении подледного и летнего комплексов, очевидно, сказываются на динамике отклонений эксэргии (рис. 4.2, 4.3). Бросается в глаза меньшая стабильность зимнего комплекса по сравнению с летним, амплитуда колебаний эксэргии

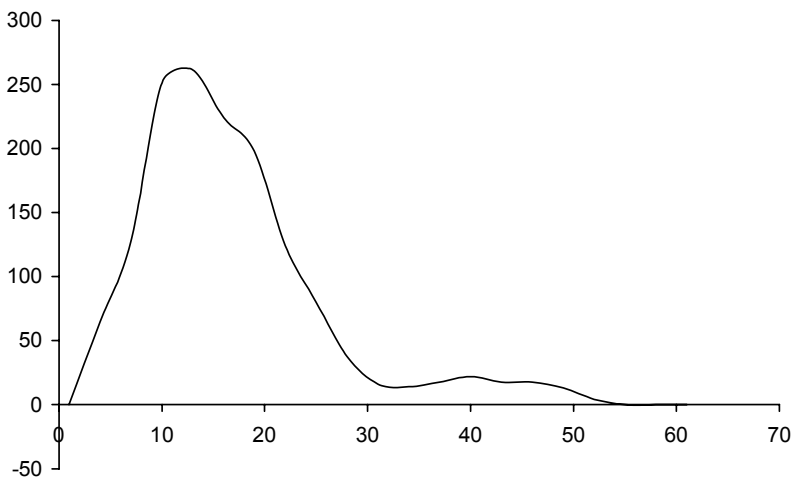


Рис. 4.2. Динамика отклонений ($\text{кДж} \cdot \text{л}^{-1}$) величины эксэргии в летне-осенний период при моделировании токсификации и эвтрофирования на точечной модели (по оси ординат – сут)

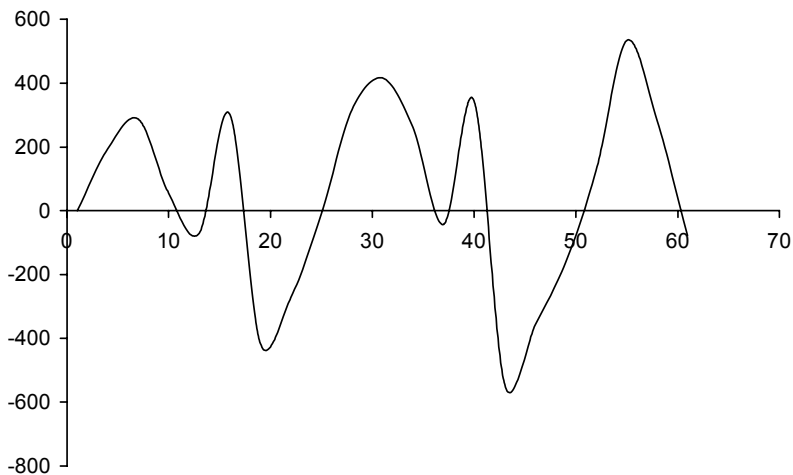


Рис. 4.3. Динамика отклонений ($\text{кДж} \cdot \text{л}^{-1}$) величины эксэргии в подледный период при моделировании токсификации и эвтрофирования на точечной модели (по оси ординат – сут)

первого в 4 раза превышает таковую для второго. В ответ на возмущение эксэргия летнего комплекса повысилась, а после того как планктон справился с ним, вернулась в состояние, схожее с начальным. У подледного же комплекса эксэргия постоянно флюктуирует и амплитуда этих колебаний растет.

При этом часто отклонения эксэргии уходят в отрицательную область. К сожалению, в рассмотренных случаях, невозможно рассчитать изменения структурной эксэргии, поскольку мы имеем дело не с чистыми эксэргиями и биомассами, а с их отклонениями.

Тем не менее, был проведен расчет динамики отклонения биомассы и эксэргии для камерной модели возмущений. Видно (рис. 4.4), что, несмотря на увеличение в среднем биомассы (среднегодовое $\Delta B = 19,5 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) и абсолютной величины эксэргии (среднегодовое $\Delta Ex = 103 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$), относительное или удельное изменение эксэргии ($\Delta Ex / \Delta B$) составляет $-4,1$, что позволяет говорить о неблагоприятных, в целом, изменениях экосистемы пелагиали моделируемого оз. Байкал.

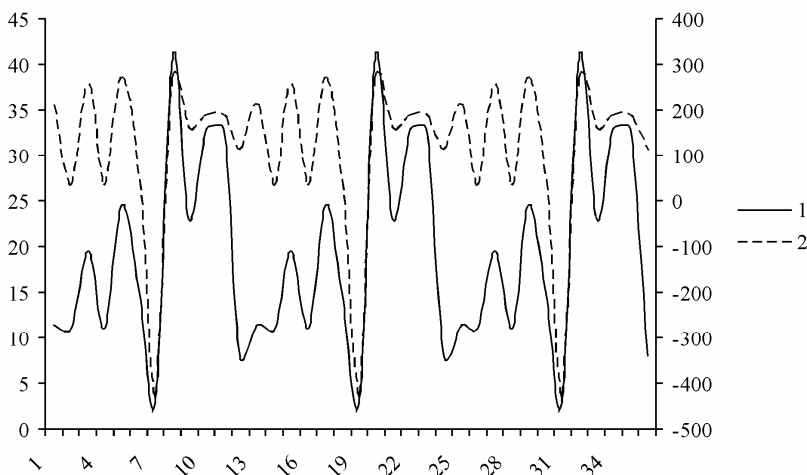


Рис. 4.4. Динамика отклонений ($\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$): 1 – общей биомассы планктона (левая шкала), 2 – величины эксэргии (правая шкала) для пелагиали Северного Байкала при поступлении загрязнений на современном уровне (по оси ординат – мес.)

Глава 14. Поведение эксэргии в реальных экосистемах

§ 1. Динамика эксэргии в модельных экосистемах под действием внешних возмущающих воздействий

Связь количества эксэргии в экосистеме с трофическим статусом водоема была показана Й. Саломонсенем (Salomonsen, 1992). Автору показалось интересным проследить поведение эксэргии в реальных экосистемах – микро- и мезокосмах и экспериментальных прудах. В общей сложности рассмотрены результаты 50 экспериментальных исследований по литературным источникам (более 300 названий). Были рассчитаны изменения биомассы, общей и структурной эксэргии для 28 пресноводных и 22 морских экосистем, (21 олиго-, 14 мезо- и 15 эвтрофных водоемов и водотоков) (Silow, 1997, 1998, 1999). Краткое описание рассмотренных систем приведено в табл. 4.4–4.6.

Объемы экспериментальных систем варьировали от 3,8 л до 1300 м³, продолжительность экспериментов – от 4 сут до 16 мес. В большинстве случаев количество повторностей составляло 2–3, варьируя от 1 до 6.

Таблица 4.4

Характеристики рассмотренных опытов с экспериментальными прудами

Источник	Объем прудов, м ³	Повторности	Продолжительность эксперимента, сут
Ecosystem level testing..., 1992	1100	3	365
Boyle, 1980	744	4	56
Population, community..., 1992	700	3	125
Hurlbert et al., 1972	32	3	90
Effects of chronic..., 1984	15	2	420
Elmgren, Frithsen, 1982	13	3	232
Hoagland et al, 1993	5,5	2	30
Effects of sediment..., 1993	5,5	2	8

Таблица 4.5

Характеристики рассмотренных экспериментов с микрокосмами

Источник	Пресный/ Морской	Объем, л	Повтор- ности	Экспозиция, сут
Fate and effects..., 1990	Морской	8000	1	400
Notini et al., 1989	Морской	4200	1	365
Effects of perturbations..., 1979	Морской	750	2	55
Environmental assessment of..., 1983, 1991	Морской	140	5	30
Oviatt et al., 1977, 1979	Морской	140	3	170
Influence of size..., 1991	Морской	35	5	30
Influence of size..., 1991	Морской	9,1	5	30
Kersting, 1984	Пресный	7	1	365
Taub, 1984	Пресный	3,8	6	70
Lynch et al., 1985	Пресный ручей		2	365

Часть модельных экосистем, названных авторами «мезокосмами» (Population, community..., 1992, Ecosystem level testing..., 1992, Freshwater community responses..., 1993, Effects of sediment..., 1993), являлись, по сути дела, экспериментальными прудами и приведены в табл. 4.4. Среди микрокосмов были изолированные системы (Taub, 1984), системы, разделенные на компартменты с рециркуляцией (Kersting, 1984), проточные системы (Oviatt et al., 1977, Effects of perturbations..., 1979, Lynch et al., 1985, Fate and effects..., 1990).

Мезокосмы были представлены и мешками, изолированными как от атмосферы, так и от донных осадков (Havens, 1992, 1994 a, 1994 b), и мешками, открытыми воздуху (Takahashi et al., 1977, Grice et al, 1977, Davies , Gamble, 1979, Kuiper, 1977, 1981 a, b, 1983, Kuiper , Hansveit, 1984 a, 1984 b), и цилиндрами, открытыми в атмосферу и укрепленными на донных осадках (Influence of..., 1982, The effect of..., 1983, Influence of size..., 1984, Cuker, 1987, Effects of permethrin..., 1988, Responses of zooplankton..., 1990, Impact of hexazinone..., 1993, Testing the microbial..., 1994).

Таблица 4.6

Характеристики рассмотренных экспериментов с мезокосмами

Источник	Пресный/ Морской	Объем, м ³	Число повторно- стей	Экспози- ция, сут
Takahashi et al., 1977	Морской	1300	1	72
Impact of hexazinone..., 1993 a, b	Пресный	120	3	77
Davies, Gamble, 1979	Морской	95	1	40
Cuker, 1987	Пресный	10	3	26
Responses of zooplankton..., 1990	Пресный	7,6	3	35
Baretta-Bekker et al., 1994	Морской	6	2	21
Effects of permethrin..., 1988	Пресный	3	1	30
Havens, DeCosta, 1987	Пресный	2	2	75
The effect of..., 1983	Пресный	2	2	57
Havens, Heath, 1989	Пресный	2	2	35
Kuiper, 1981 b	Морской	1,5	2	77
Kuiper, 1983	Морской	1,5	1	30
Kuiper, 1981 a	Морской	1,4	2	44
Kuiper, 1977	Морской	1,4	2	30
Lay, 1987	Пресный	1	2	44
Influence of size..., 1984	Пресный	0,2	2	44
Influence of benzene..., 1985 b	Пресный	0,2	2	26
Long-term effects..., 1985	Пресный	0,2	2	22
Havens, 1994 a	Пресный	0,1	1	4
Influence of..., 1982	Пресный	0,1	2	24
Havens, 1994 b	Пресный	0,1	4	14
Havens, 1992	Пресный	0,06	3	10

Для подсчета экзэргии необходимо знать, как минимум, реакцию двух трофических уровней на внешнее воздействие. В большинстве работ были представлены результаты только по фито- и зоопланктону. В некоторых работах, наряду с ними, учитывался и бактериопланктон (Oviatt et al., 1977, Influence of..., 1982, Environmental assessment of..., 1983, Kuiper, 1981 a, 1983, Kuiper, Hansveit, 1984 a, 1984 b, Havens, 1994 b, Testing the microbial..., 1994) или рыбы (Effects of sediment..., 1993). Наиболее полные исследования пелагических сообществ включали регистрацию динамики бактерио-, фито-, зоопланктона и популяций рыб

(Controlled ecosystem pollution..., 1977, Beers et al., 1977, The use of..., 1977, Koeller et al., 1977, Takahashi et al., 1977, Thomas et al., 1977). В некоторых экспериментах было представлено только сообщество бентоса (Lynch et al., 1985, Notini et al., 1989, Fate and effects..., 1990). Лишь очень немногие экспериментальные исследования охватывали все сообщество, включающее фито- и зоопланктон, бентосных беспозвоночных (Elmgren, Frithsen, 1982) и рыб (Boyle, 1980, Population, community..., 1992, Ecosystem level testing..., 1992). Наиболее полная работа охватывала бактерий, фитопланктон, зоопланктон, фитобентос, перифитон, зообентос и рыб (Effects of chronic..., 1984).

Для расчета эксэргии необходимо располагать значениями биомасс компонентов изучаемой системы. К сожалению, биомасса бактерий была приведена лишь в одной работе (Testing the microbial..., 1994), биомасса фитопланктона – в трех (Testing the microbial..., 1994, Havens, 1992, 1994 a), зоопланктона – в четырех (Effects of perturbations..., 1979, Testing the microbial..., 1994, Havens, 1992, 1994 a). Концентрация зоопланктона практически всегда приводилась в виде числа особей в единице объема, фитопланктона – в концентрации хлорофилла *a*, иногда в числе клеток на единицу объема (Hurlbert et al., 1972, Influence of..., 1982, Influence of size..., 1984, 1985 a, 1985 b, Ecosystem level testing..., 1992), или как «биообъем» (Havens, Heath, 1989, Havens, 1994 a). Бентосные беспозвоночные исчислялись как число особей на единицу площади. Во всех этих случаях величины пересчитывались в ми сухого веса на кубический метр (для бентоса – на квадратный метр) на основе данных, приведенных в литературе, в частности, в капитальном справочнике экологических и экотоксикологических параметров (Jørgensen et al., 1991).

Прежде чем перейти непосредственно к результатам, необходимо указать на наиболее возможные источники вероятных ошибок оценок эксэргии. Это: недостаточное количество повторностей в экспериментах, недостаточное количество учитываемых компонентов экосистем (главным образом, фито- и зоопланктон), ошибки в расчете биомасс, основывавшемся на содержании хлорофилла *a*, числе зоопланктонтов и т. п., и, конечно же, ошибки, вытекающие из самого расчета эксэргии, поскольку мы до сих

пор не знаем точного числа информационных последовательностей ДНК и числа типов клеток для большинства организмов (мы знаем лишь приблизительную разницу между ними). Но, хотя представленные оценки и приблизительны, они, тем не менее, могут дать нам представление об изменениях эксэргии и структурной эксэргии под действием различных химических добавок.

Внесение биогенов давало следующие результаты (рис. 4.5). При внесении фосфатов возросли биомасса и эксэргия озерного планктона, тогда как структурная эксэргия практически не изменилась (The effect of..., 1983, Cuker, 1987), поскольку биомассы всех компонентов выросли в одинаковой пропорции.

Схожие результаты были получены и другими группами (Testing the microbial..., 1994, Effects of perturbations..., 1979, On the season..., 1979), изучавшими действие биогенов на водные сообщества.

При внесении пестицидов в модельные экосистемы наблюдалось падение структурной эксэргии, иногда сопровождавшееся ростом биомассы и эксэргии (рис. 4.6).

В остальных случаях наблюдалась схожая картина (Hurlbert et al., 1972, Havens, 1994 a, Impact of hexazinone..., 1993 a, 1993 b, Effects of permethrin..., 1988, Kersting, 1984, Population, community..., 1992, Ecosystem level testing..., 1992, Freshwater community responses..., 1993, Influence of..., 1982, Kuiper, Hansveit, 1984 a, b, Influence of size..., 1984, Long-term effects..., 1985).

Нефтепродукты в малых концентрациях не влияли на изучаемые показатели, но при возрастании концентраций угнетали структурную эксэргию (Effects of chronic..., 1984, Elmgren, Frithsen, 1982).

Такие результаты были получены для многих других органических веществ (Kuiper, 1983, Influence of benzene..., 1985, Taub, 1984, Lynch et al., 1985, Fate and effects..., 1990, Notini et al., 1989).

Добавки тяжелых металлов в большинстве случаев вызывали гибель зоопланктона и, хотя это сопровождалось ростом биомассы фитопланктона, конечный результат был плачевен (рис. 4.7).

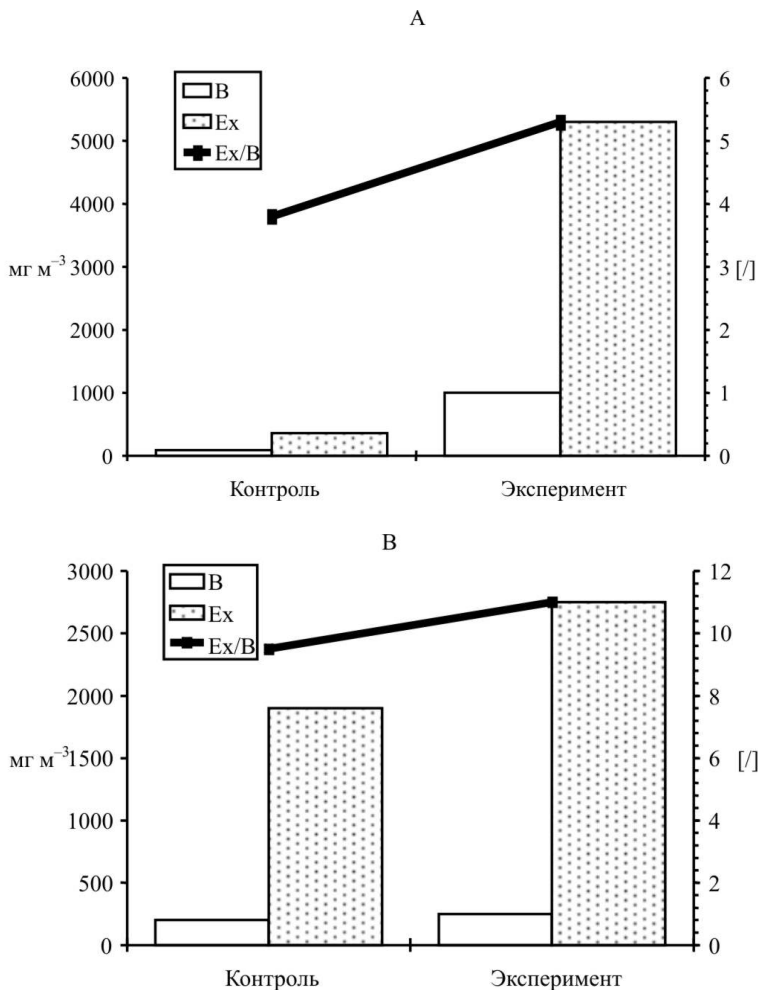


Рис. 4.5. Воздействие добавок фосфатов на биомассу (B), эксэргию (Ex) (левая шкала), и структурную эксэргию (Ex/B) (правая шкала) озерного планктона: А – исходно внесено $0,1 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ (Costa et al., 1983), В – постоянное внесение $0,1 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1} \text{ сут}^{-1}$ (Cuker, 1987)

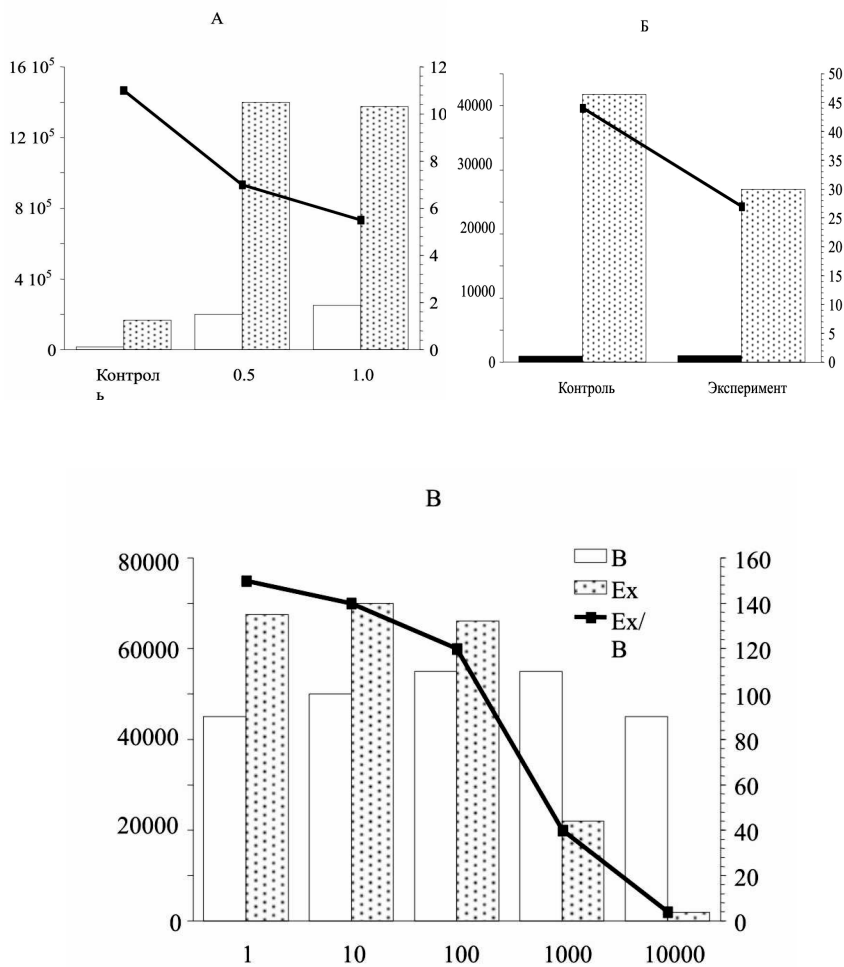


Рис. 4.6. Воздействие пестицидов на биомассу, эксергию (мг·м⁻³, левая шкала) и структурную эксергию (правая шкала): А – диметиламиновая соль 2,4-дихлорофеноксикусусной кислоты, мг·л⁻¹ (по: Boyle, 1980), Б – 20 нМ Кепон (по: Influence of size..., 1991), В – Бифентрин (по: Effects of sediment..., 1993)

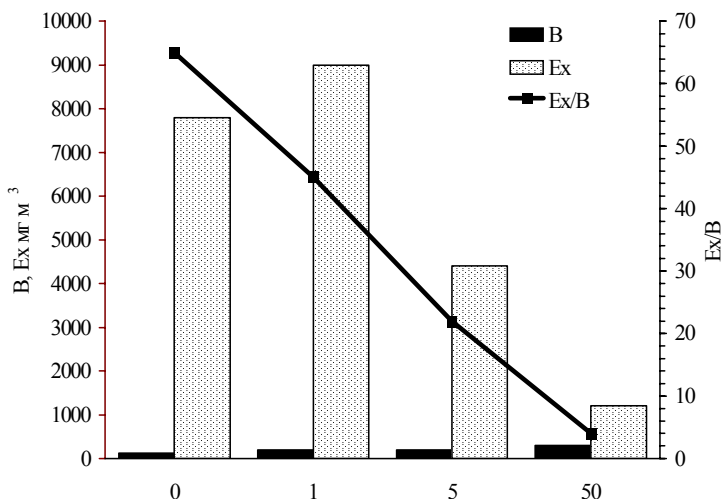


Рис. 4.7. Воздействие добавок кадмия (мкг·л⁻¹) на биомассу и эксергию морского планктона (левая шкала) и структурную эксергию (правая шкала) (по: Kuiper, 1981)

Сходным образом действовала и ртуть, тогда как медь в краткосрочных экспериментах снижала биомассу фитопланктона и, как следствие этого, пропорционально снижалась биомасса зоопланктона (Havens, 1994 a, 1994 b).

Экспериментальное закисление водных экосистем до pH 4,5 вызывало иногда некоторое повышение (рис. 4.8, a, b) или понижение общей биомассы (рис. 4.8, c, d). Общая эксергия оставалась на том же уровне (рис. 4.8, a), слабо (рис. 4.8, b, c) или существенно (рис. 4.8, d) снижалась. Во всех случаях структурная эксергия снижалась существенно.

Таким образом, показано, что в случае добавок веществ, которые могут быть переработаны экосистемой, обычно не наблюдается снижения структурной эксергии. Это отмечено в экспериментах с биогенами. Некоторые органические вещества (Дурсбан, 2,4-дихлорфенокси-лимонная кислота, нитрофуровая кислота) стимулировали рост биомассы водорослей, сопровождавшийся увеличением биомассы зоопланктона. В результате структурная эксергия оставалась на прежнем уровне.

Если вносимые вещества снижали интенсивность процессов первичного продуцирования путем ингибирования физиологической активности фитопланктона (перметрин, атразин, хлорфенолы, ионы меди в низких концентрациях), то ухудшение кормовой базы зоопланктона вызывало соответствующее снижение его биомассы, а структурная эксэргия оставалась на прежнем уровне или возрастала. Внесение арсената, например, вызвало элиминацию главного первичного продуцента в экосистеме – фукуса, но он был заменен нитчатыми водорослями, и структурная эксэргия экосистемы осталась на прежнем уровне.

В ряде случаев внесенное вещество было токсично для некоторых групп консументов. Снижение их биомассы компенсировалось возрастанием биомассы других животных. Например, кладоцеры заменялись копеподами при добавлении карбарила, и остракодами при внесении стрептомицина, ракообразные, черви и насекомые заменились коловратками и рыбами под действием эсфенвалерата, насекомые и ракообразные были заменены моллюсками и червями при внесении трихлорогваякола. Эти примеры можно рассматривать как случаи адаптации экосистем к внешним воздействиям, что отражалось в сохранении или даже увеличении содержания структурной эксэргии.

Во всех случаях, рассмотренных выше, не наблюдалось понижения уровня структурной эксэргии, т. е. способность экосистем к усвоению внешних ресурсов оставалась на прежнем уровне, несмотря на воздействия извне. Структурные изменения в экосистемах всегда были направлены на поддержание постоянства существующего уровня структурной эксэргии.

Если внесенные вещества были очень токсичны или трудно метаболизируемы, например кепон, ионы кадмия, ртути, неорганические кислоты, или вещества вносились в очень высоких концентрациях (медь, бифентрин, хлорорганические соединения, бензолы, нефть), наблюдалось снижение структурной эксэргии. Часто это указывало на существенную деградацию экосистемы, исчезновение важных компонентов или целых трофических уровней. Иногда это отмечалось при внесении токсикантов в сублетальных концентрациях.

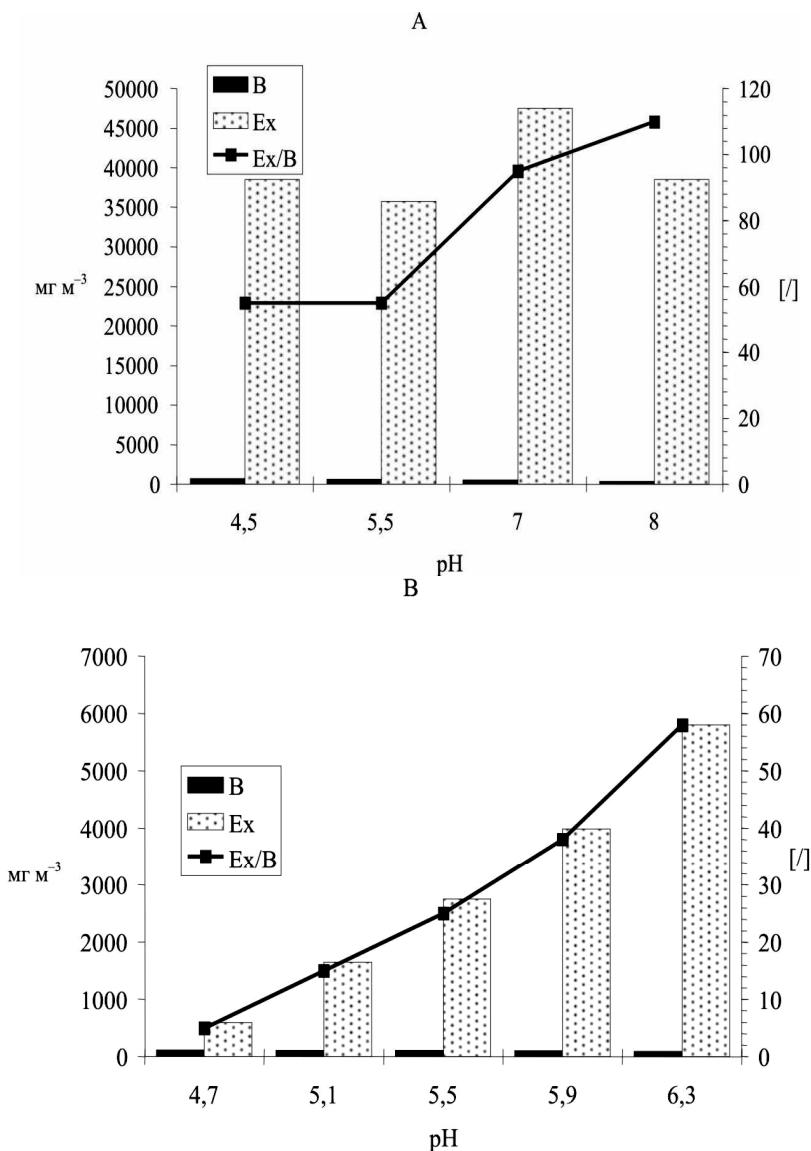
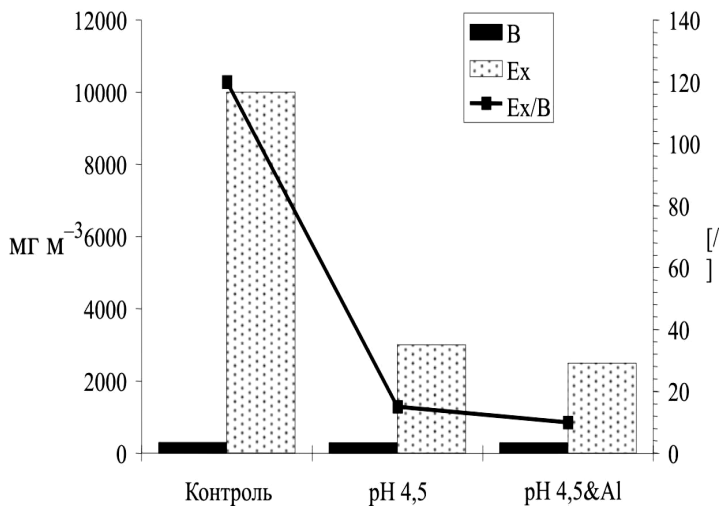
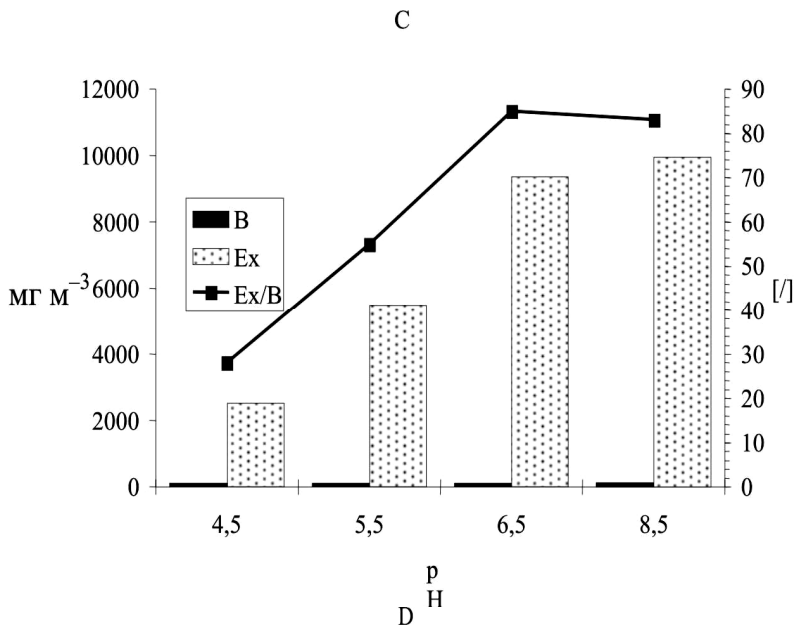


Рис. 4.8. Воздействие закисления на биомассу, эксэргию (левая шкала) и
 Легенда – см. рис. 26. А – по: Havens, De Costa (1987), В – по: Barmuta et al.



структурную эксэргию (правая шкала) озерного планктона.
(1990), C – по: Havens (1992), D – по: Havens, Heath (1989)

§ 2. Динамика эксэргии в экспериментах с мезокосмами на оз. Байкал

Полученные результаты натолкнули автора на мысль рассчитать величины общей биомассы, эксэргии и структурной эксэргии для опытных и контрольных мезокосмов (Зилов, 2000, Silow, 2001), данные экспериментов с которыми на оз. Байкал приводились в третьем разделе.

Из данных, приведенных на рис. 4.9, следует, что, хотя сульфат натрия в низких концентрациях практически не действует на летний планктон, структурная эксэргия подледного все-таки снижается. Еще более интересные, как нам кажется, данные представлены на рис. 4.10. Несмотря на сильнейший прирост биомассы при внесении пептона в подледный период, структурная эксэргия падает. Летом картина схожая, а низкую биомассу в эксперименте можно объяснить тем, что пептон, благодаря большей метаболической активности летнего планктона к концу экспозиции уже выведен.

Внесение биогенных элементов (рис. 4.11) практически никак не отразилось на исследуемых нами показателях. Можно отметить очень небольшое снижение биомассы зимой и повышение ее летом. Эксэргия и структурная эксэргия также никак не отреагировали, чего и следовало ожидать, основываясь на литературных данных, обчитывавшихся выше (Testing the microbial..., 1994, Cuker, 1987, Costa et al., 1987, Effects of perturbations..., 1979, On the season..., 1979).

Добавка $2,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ дизельного топлива (рис. 4.12) летом вызвала существенный прирост биомассы, незначительное уменьшение эксэргии и катастрофическое падение структурной эксэргии. Зимой картина еще выразительнее – на фоне взрывообразного наращивания биомассы происходит деградация структурной эксэргии.

Добавка пирокатехина ($0,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$), видимо, слишком незначительна для того, чтобы подледное сообщество отреагировало на нее так же бурно, как на внесение нефтепродуктов, но качественно картина не отличается от летней – снижение всех рассматриваемых показателей (рис. 4.13). Внесение хлорида кадмия ($10 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) сильнее повлияло на зимнее сообщество, чем на летнее (рис. 4.14), но структурная эксэргия летнего сообщества тоже существенно снизилась.

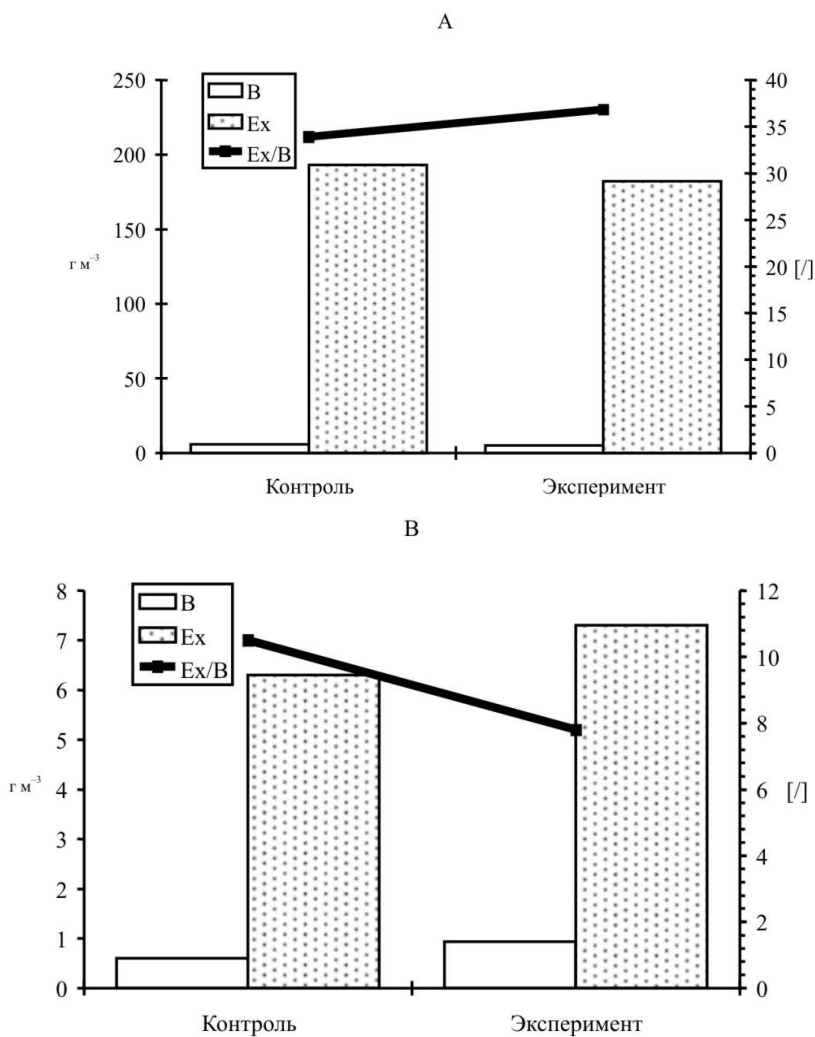


Рис. 4.9. Изменение общей биомассы, эксэргии (левая шкала) и структурной эксэргии (правая шкала) байкальского планктона при внесении сульфата натрия ($10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) летом (А) и в подледный период (В)

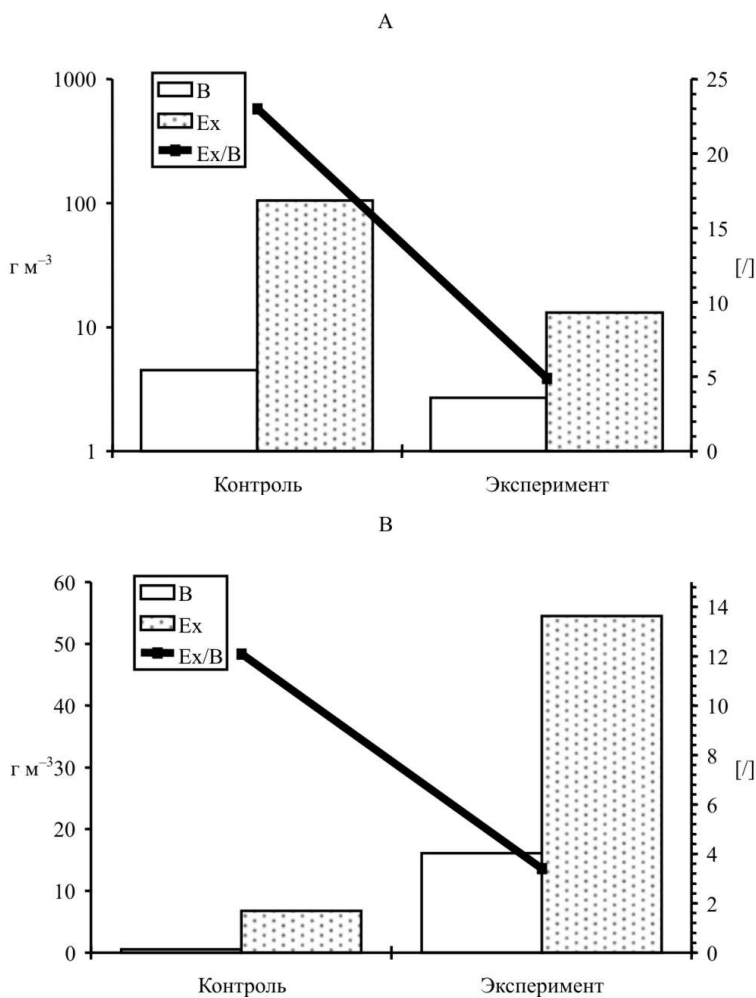


Рис. 4.10. Изменения биомассы, эксэргии (левая шкала) и структурной эксэргии (правая шкала) байкальского планктона при внесении $10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ пептона. А – в период открытой воды, В – в подледный период

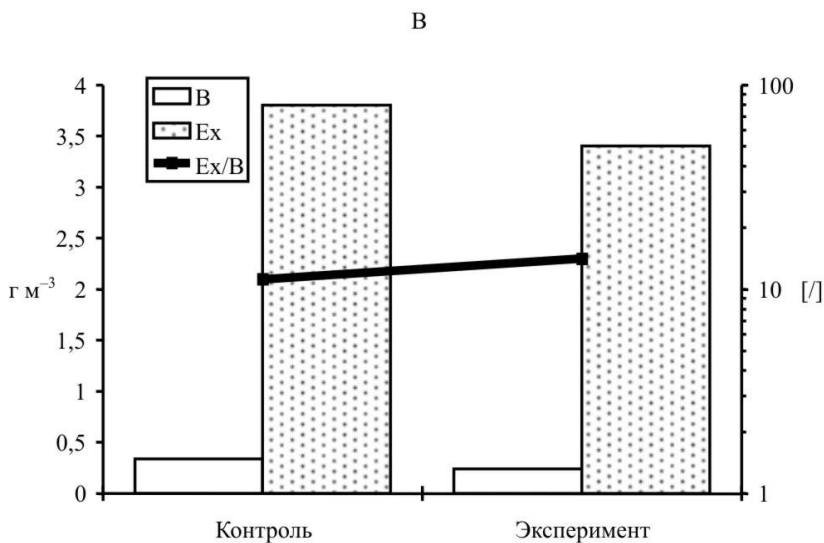
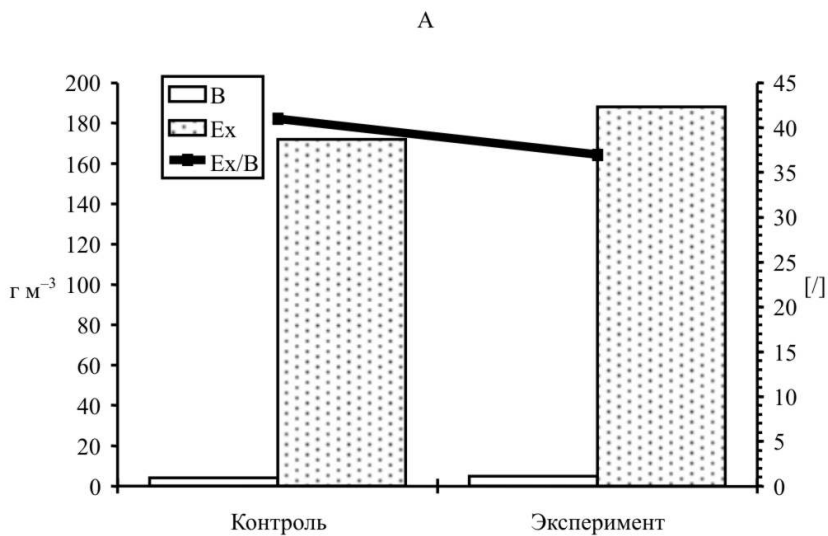


Рис. 4.11. Изменения биомассы, эксэргии (левая шкала) и структурной эксэргии (правая шкала) байкальского планктона при внесении $0,1 \text{ мг N} \cdot \text{л}^{-1}$ и $0,01 \text{ мг P} \cdot \text{л}^{-1}$. А – в период открытой воды, В – в подледный период

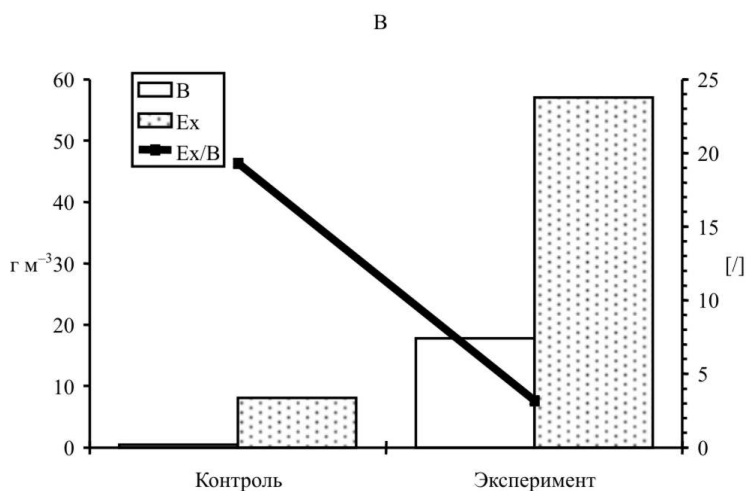
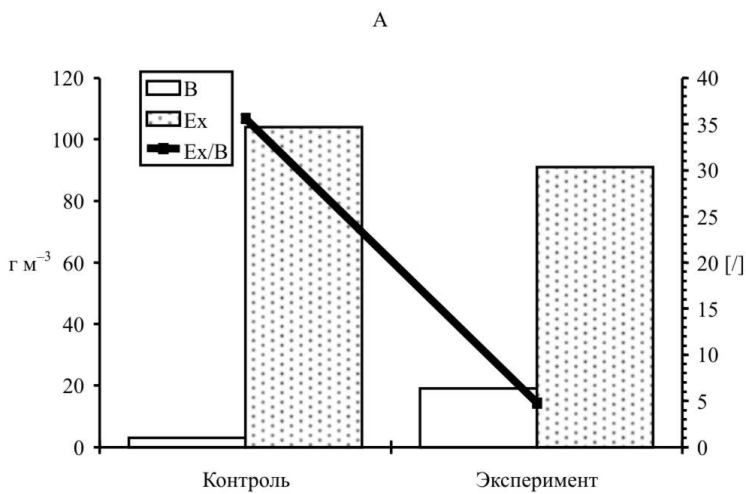


Рис. 4.12. Изменения биомассы, эксэргии (левая шкала) и структурной эксэргии (правая шкала) байкальского планктона при внесении $2,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ дизельного топлива.

А – в период открытой воды, В – в подледный период

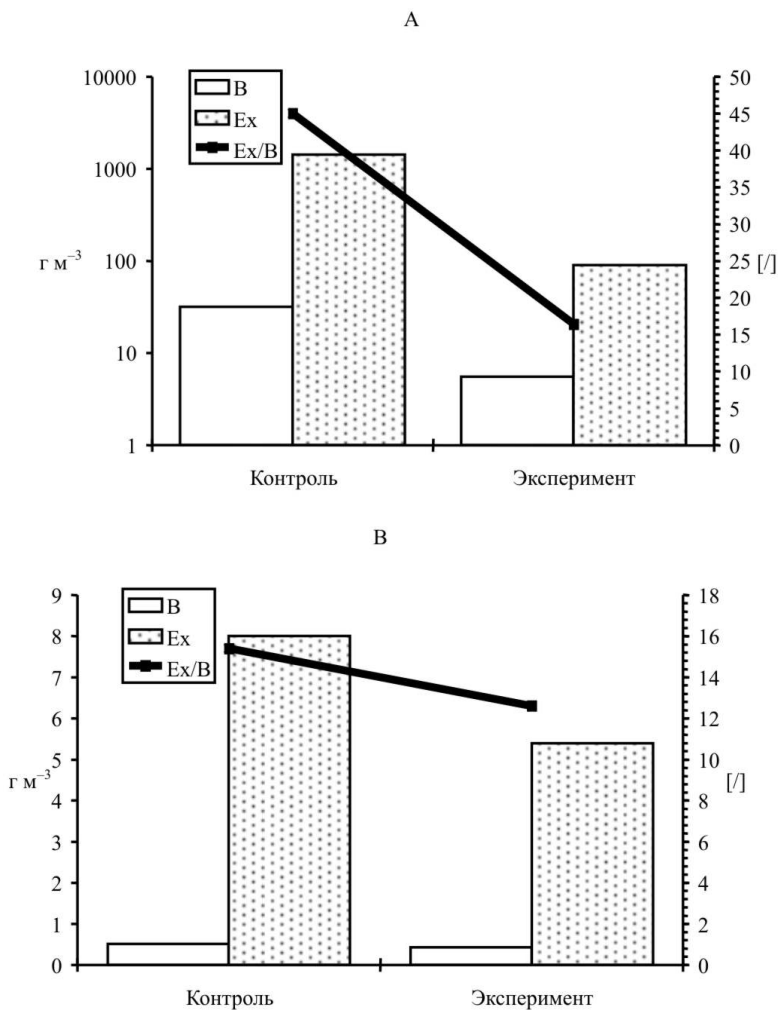


Рис. 4.13. Изменения биомассы, эксэргии (левая шкала) и структурной эксэргии (правая шкала) байкальского планктона при внесении $0,5\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ пирокатехина.

А – в период открытой воды, В – в подледный период

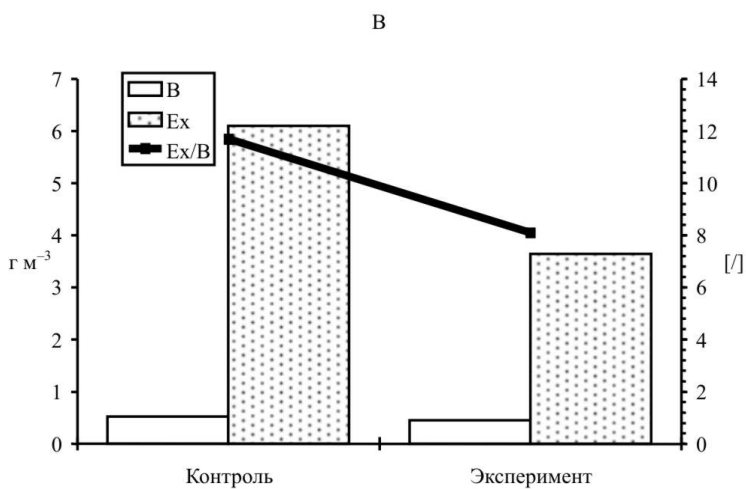
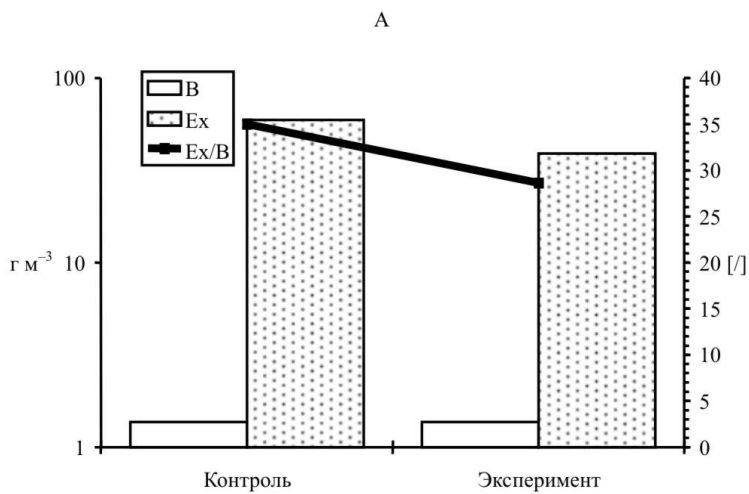


Рис. 4.14. Изменения биомассы, эксэргии (левая шкала) и структурной эксэргии (правая шкала) байкальского планктона при внесении $10 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ кадмия в виде хлорида.

А – в период открытой воды, В – в подледный период

§ 3. Изменения эксэргии в лабораторных экспериментах

Нами также было поставлено несколько серий экспериментов с микрокосмами в лабораторных условиях (Silow, Oh, 2002, 2004).

Эксперименты выполнялись в стеклянных цилиндрических сосудах (объем – 1 л), в которых помещались *Chlorella vulgaris* ($0,5 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$) и *Daphnia magna* (по 10 взрослых особей). Микрокосмы находились в термостатированном боксе (20°C) при 16 ч освещения в сутки. Экспозиция в каждом эксперименте равнялась 7 сут. Численность дафний и концентрация водорослей определялась ежедневно методом прямого счета. В опытах использовали три вещества – фенол, как представитель органических неконсервативных токсикантов, хлорид кобальта, как представитель неорганических консервативных токсикантов и сульфат меди как широко используемый фитоцид.

Результаты, полученные в экспериментах с микрокосмами (частью представленные на рис. 4.15–4.17), демонстрируют снижение структурной эксэргии, пропорциональное стартовым концентрациям токсикантов. Примечательно, что биомасса модельного сообщества и его эксэргия далеко не так однозначно реагируют на стресс.

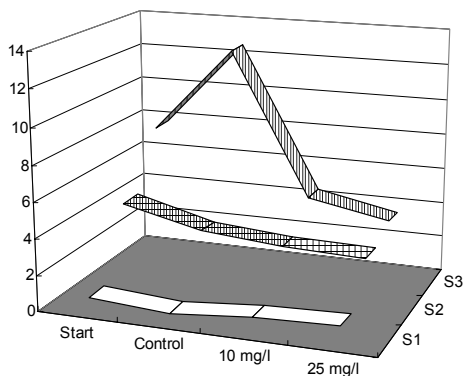


Рис. 4.15. Изменения общей биомассы – $S1(\text{г} \cdot \text{л}^{-1})$, эксэргии – $S2$, и структурной эксэргии – $S3$ в микрокосмах при добавлении фенола

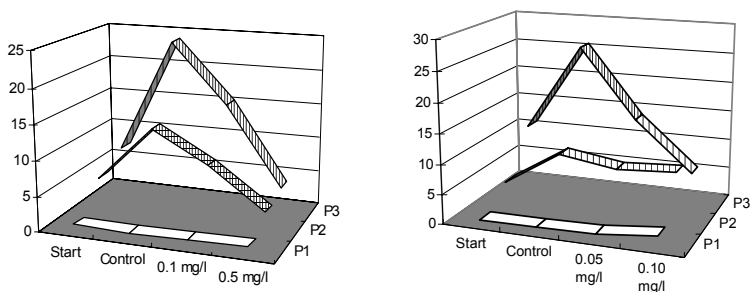


Рис. 4.16. Изменения общей биомассы – $S1(\text{г} \cdot \text{л}^{-1})$, эксэргии – $S2$, и структурной эксэргии – $S3$ в микрокосмах при добавлении CoCl_2

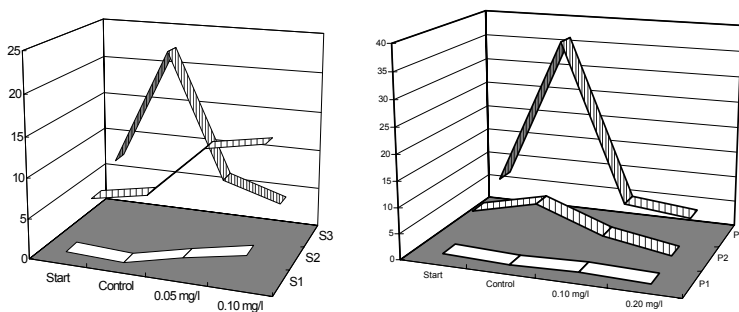


Рис. 4.17. Изменения общей биомассы – $S1(\text{г} \cdot \text{л}^{-1})$, эксэргии – $S2$, и структурной эксэргии – $S3$ в микрокосмах при добавлении CuSO_4

§ 4. Сравнение величины эксэргии для бентоса чистого и загрязненного участков Байкала

Как было показано выше, структурная эксэргия хорошо продемонстрировала себя в качестве индекса здоровья экосистемы при работе с модельными экосистемами и математическими моделями экосистем. Для того чтобы оценить пригодность приложения структурной эксэргии к реальным природным экосисте-

мам, был проведен расчет эксэргии и структурной эксэргии для бентосных сообществ оз. Байкал в заведомо нарушенном районе (районе сброса очищенных сточных вод Байкальского целлюлозно-бумажного комбината) и фонового района по опубликованным данным Научно-исследовательского института биологии (Кожова и др., 1998).

Результаты расчетов приведены на рис. 4.18–4.23. Видно, что для всех глубин и грунтов, различия в биомассе незначительны, а иногда биомасса в загрязненном районе и превышает таковую в фоновом. Структурная эксэргия значительно ниже в районе сброса сточных вод, что говорит о существенных нарушениях структуры и функционирования донных сообществ. Это было ранее показано с помощью множества других показателей, с которыми, следовательно, предлагаемый нами показатель не вступает в противоречие.

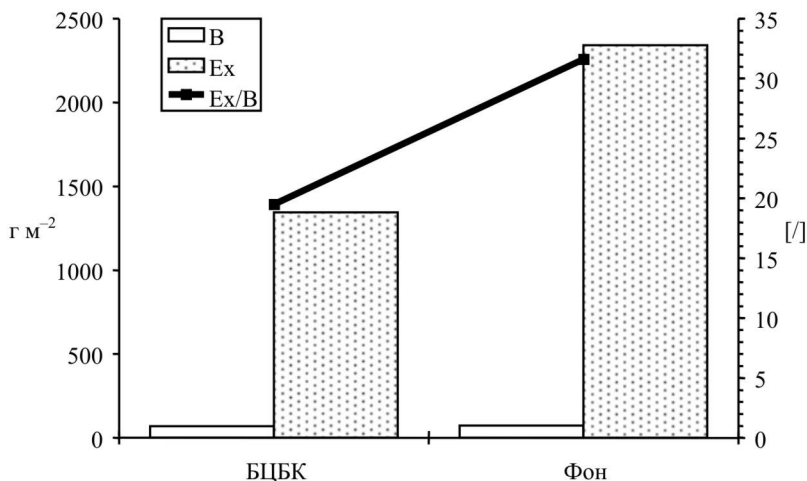


Рис. 4.18. Показатели состояния сообщества бентоса в районе сброса очищенных сточных вод БЦБК и в фоновом районе (заиленный песок, 0–20 м)

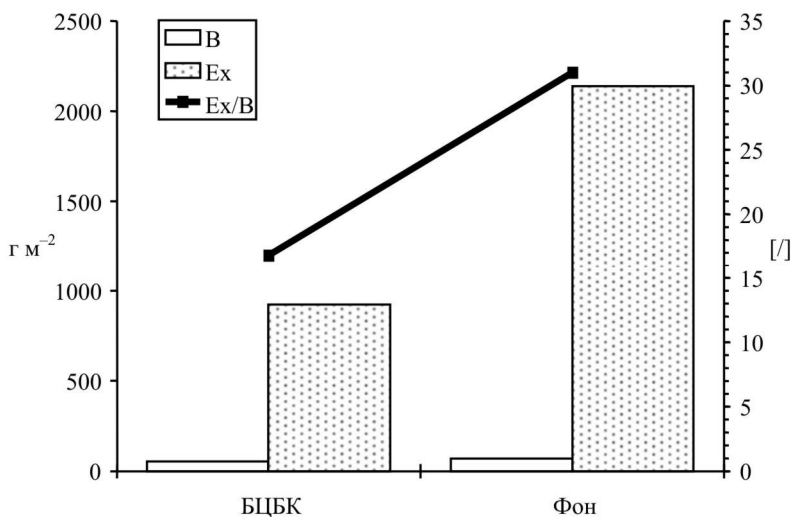


Рис. 4.19. Показатели состояния сообщества бентоса в районе сброса очищенных сточных вод БЦБК и в фоновом районе (заиленный песок, 20–50 м)

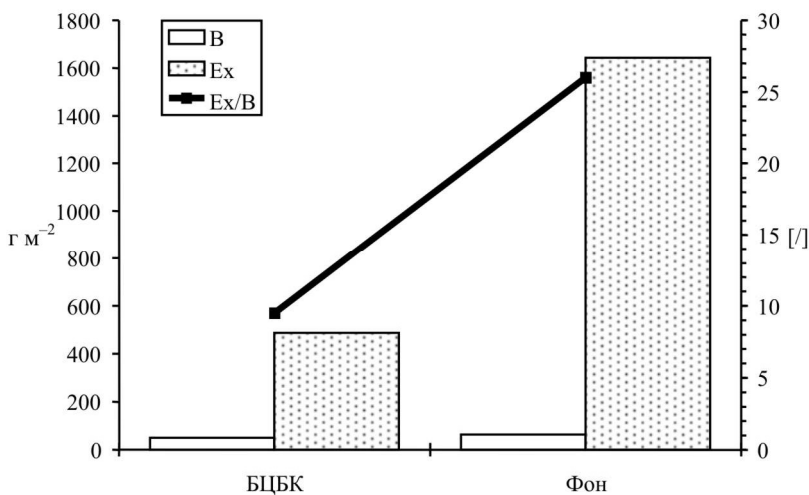


Рис.4.20. Показатели состояния сообщества бентоса в районе сброса очищенных сточных вод БЦБК и в фоновом районе (заиленный песок, 50–70 м)

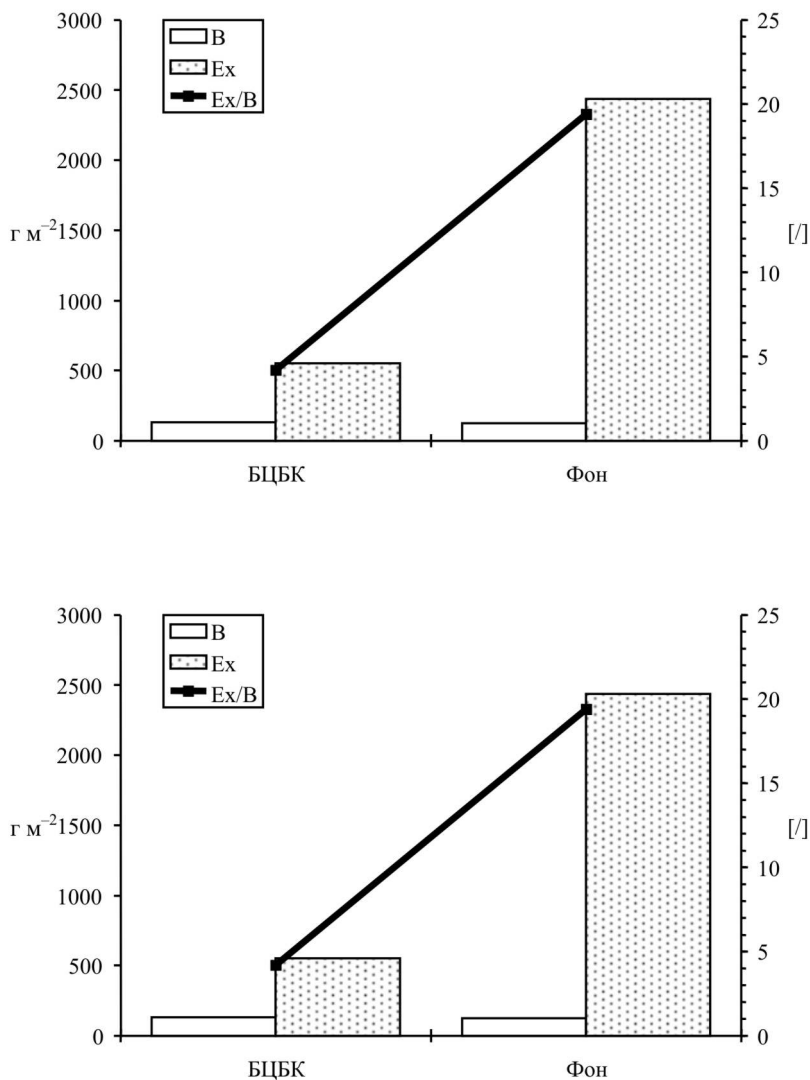


Рис. 4.21. Показатели состояния сообщества бентоса в районе сброса очищенных сточных вод БЦБК (ил) и в фоновом районе (песок, 0–20 м)

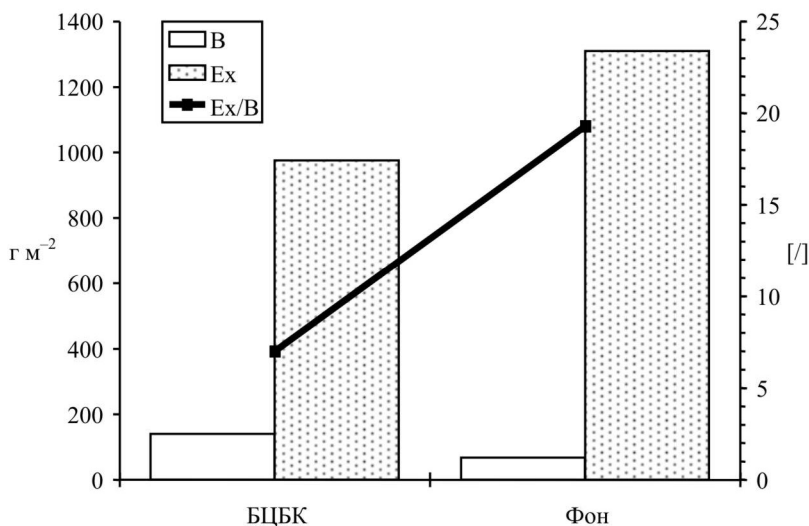


Рис. 4.22. Показатели состояния сообщества бентоса в районе сброса очищенных сточных вод БЦБК и в фоновом районе (ил, 20–50 м)

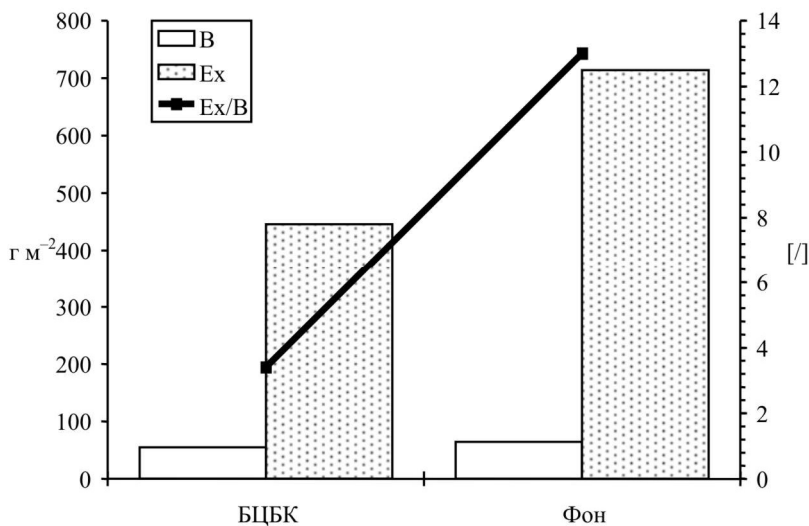


Рис. 4.23. Показатели состояния сообщества бентоса в районе сброса очищенных сточных вод БЦБК и в фоновом районе (ил, 50–70 м)

§ 5. Расчет эксэргии для планктона оз. Байкал¹

Для оценки пригодности приложения структурной эксэргии к реальным природным экосистемам был проведен расчет структурной эксэргии для планктонного сообщества пелагиали Южного Байкала в верхнем трофогенном слое 0–50 м за период 1990–2002 гг. Расчет выполнялся на основании данных ГИС «Планктон» НИИ биологии при ИГУ (База состояния планктона..., 2005).

Внутривидовая динамика байкальского планктона систематически и наиболее подробно изучается с середины 40-х гг. прошлого века и до сегодняшнего времени НИИ биологии при ИГУ на пелагической стационарной станции (точка № 1), расположенной против пос. Большие Коты на расстоянии 2,7 км от берега над глубиной 800 м (51°52′ с. ш., 105°05′ в. д.). Район постоянной станции № 1 является фоновым для Южного Байкала (Кожова, Бейм, 1993; Измestьева, Кожова, 1998). Проводимые в данном районе исследования позволили сформулировать важнейшие экологические закономерности функционирования пелагиали Байкала и оценить продуктивность главных биотических компонентов пелагиали.

На пелагической постоянной станции № 1 отбор проб выполняется каждые 7–10 дней. Наблюдения с периодичностью один раз в 7–10 дней позволяют получить данные, характеризующие численности популяций разных видов фито- и зоопланктона на всех фазах их жизненных циклов.

Оценка численности планктона в Байкале, выраженная в числе клеток или особей в 1 м³ или под 1 м² в слое водной толщи с периодичностью меньшей, чем периодичность возобновления популяции, дает оценку сезонных изменений численности, а при многолетних наблюдениях позволяет оценить тенденцию изменения среднего уровня, вокруг которого колеблется численность популяции.

Применение одного и того же орудия лова позволяет исключить влияние уловистости орудия на результаты оценки числен-

¹ Данный параграф написан в соавторстве с А. В. Мокрым.

ности. Проведение постоянных наблюдений на одном и том же участке ареала популяции на одной станции позволяет исключить влияние пространственной неоднородности (пятнистости) в распределении планктона на результаты оценки численности.

Полученные данные вносятся в ГИС «Планктон» в раздел «Точка № 1», объем его на настоящий момент – 2 530 564 записей.

Методы отбора и анализа проб:

1. Зоопланктон отбирается планктонной сетью Джеди (диаметр входного отверстия 37,5 см, ячея 0,099 мм), пробы фиксируются формалином, учет зоопланктонтов ведется визуально с использованием светового микроскопа.

2. Фитопланктон отбирается батометром объемом 10 л, пробы фиксируются раствором Утермёлля, учет водорослей ведется визуально с использованием светового микроскопа.

3. Бактериопланктон отбирается стерильным батометром Сорокина, общая численность бактерий определяется по А. С. Разумову на мембранных фильтрах марки «Сынпор» с размером пор 0,2 мкм. После высушивания и окрашивания фильтров 5 % раствором эритрозина подсчет бактерий проводится под микроскопом с иммерсионным объективом с увеличением в 1350 раз. Количество сапрофитных бактерий учитывали на РПА:10 глубинным посевом при температуре 18 °С через 7 сут.

4. Концентрация хлорофилла определяется по стандартной методике, первичная и бактериальная продукция – с помощью ¹⁴С-метода.

5. Температура воды на разных глубинах измеряется ртутным термометром.

6. Прозрачность определяется по белому диску Секки.

В то же время, с середины 40-х гг. прошлого века и до сегодняшнего времени, НИИ биологии при ИГУ проводятся регулярные отборы проб планктона по всей акватории оз. Байкал. Кругобайкальские экспедиции проводятся во второй половине августа – первой половине сентября по 69 фиксированным пелагическим станциям, привязанным к 23 разрезам в Южном, Среднем и Северном Байкале. Методика отбора проб идентична применяющейся на точке № 1. Такие съемки позволяют выявить закономерно-

сти макромасштабного распределения планктона и тенденции его межгодовой динамики.

На разрезе станции располагаются: в 1,5–3 км от западного берега, в центральной части озера и 1,5–3 км от восточного берега. По срокам экспедиции проводятся в период развития летних форм фитопланктона, роста летней генерации эпишуры и годового максимума биомассы всего зоопланктона (Кожов, 1962). Результаты экспедиций заносятся в гидробиологическую информационную систему НИИ биологии при ИГУ в раздел «Кругобайкальская экспедиция». Всего в разделе на настоящий момент 1 241 052 записей.

В настоящее время база включает следующие данные:

- абиотические факторы:
- температура;
- прозрачность;
- биотические параметры;
- структурные биологические показатели;
- численность видов фитопланктона (учитывается 256 форм);
- численность видов зоопланктона (учитывается 193 формы);
- общая численность микроорганизмов;
- численность сапрофитной микрофлоры;
- функциональные показатели:
- концентрация хлорофилла a ;
- первичная продукция фитопланктона;
- бактериальная продукция.

Район постоянной станции № 1 является фоновым для Южного Байкала (Кожова, Бейм, 1993; Измestьева, Кожова, 1998). Таким образом, рассчитав значения структурной эксэргии для не подверженного антропогенному влиянию района, мы получим диапазон естественной ее изменчивости.

Среднегодовые значения структурной эксэргии за период 1990–2002 гг. изменялись в пределах от $11,8 \pm 1,7$ (1994 г.) до $22,0 \pm 1,6$ (2002 г.) со среднемноголетним, равным $17,1 \pm 0,4$ (табл. 4.7). На рис. 4.24 видно, что все среднегодовые значения структурной эксэргии не выходят за пределы «среднемноголетнее $\pm$ среднее квадратическое отклонение (δ)». Таким образом, среднегодовые

значения структурной экскергии в период 1990–2002 гг. колебались вокруг своего среднемноголетнего значения, не испытывая каких-либо направленных изменений, что, в свою очередь, говорит об отсутствии неблагоприятных изменений в планктонном сообществе фонового района пелагиали Южного Байкала.

За тот же период значения биомасс фито- и зоопланктона изменялись следующим образом (рис. 4.25).

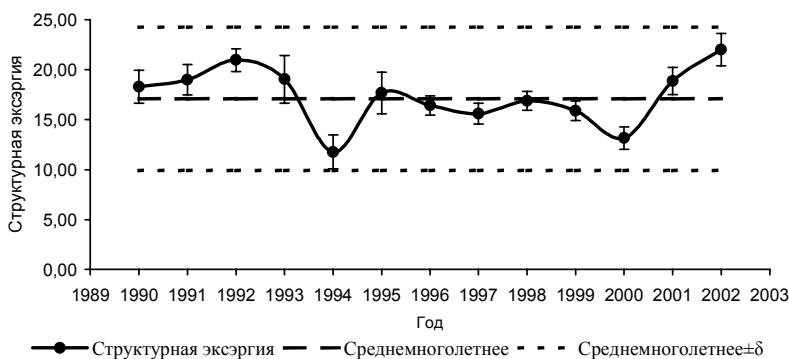


Рис. 4.24. Многолетняя динамика структурной экскергии в слое 0–50 м на пелагической станции № 1 (Южный Байкал), 1990–2002 гг.

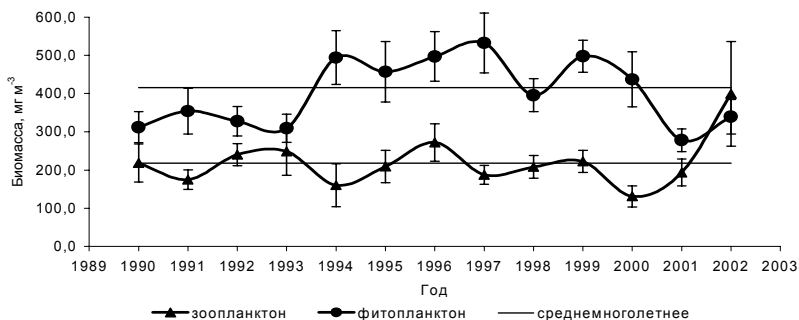


Рис. 4.25. Многолетняя динамика биомасс фито- и зоопланктона в слое 0–50 м на пелагической станции № 1 (Южный Байкал), 1990–2002 гг.

Таблица 4.7

Среднегодовые значения структурной эксэргии в слое 0–50 м на пелагической станции № 1 (Южный Байкал), 1990–2002 гг.

Год	Структурная эксэргия	Год	Структурная эксэргия
1990*	18,3±1,7	1997	15,6±1,0
1991	19,0±1,5	1998	16,9±0,9
1992	21,0±1,1	1999	15,9±1,0
1993	19,1±2,4	2000	13,2±1,1
1994	11,8±1,7	2001	18,9±1,4
1995	17,7±2,1	2002	22,0±1,6
1996	16,4±1,0	1990–2002	17,1±0,4

Примечание: * – данные за июнь–декабрь.

Таблица 4.8

Внутригодовые максимальные и минимальные значения структурной эксэргии в слое 0–50 м на пелагической станции № 1 (Южный Байкал), 1990–2002 гг.

Год	Структурная эксэргия			
	минимум	месяц	максимум	месяц
1990*	8,6	7	32,0	6
1991	9,0	4	34,0	6
1992	11,7	6	32,4	11
1993	4,9	12	30,4	5
1994	4,3	4	29,3	8
1995	5,2	5	33,3	3
1996	8,4	3	24,7	10
1997	4,7	5	27,1	10
1998	4,7	5	29,0	7
1999	5,7	5	31,7	9
2000	4,4	4	27,0	10
2001	7,8	3	29,8	8
2002	7,8	5	40,8	9
1990–2002	4,3		40,8	

Примечание: * – данные за июнь–декабрь.

При анализе внутригодовых изменений структурной эксэргии за 1990–2002 гг. были выявлены максимальные и минимальные ее значения (табл. 4.8). Наименьшее значение структурной эксэргии, равное 4,3, зарегистрировано в 1994 г., наибольшее, равное 40,8, – в 2002 г.

За весь рассматриваемый период годовой минимум значений структурной эксэргии в слое 0–50 м на пелагической станции № 1 в 23 % случаев приходился на апрель и в 38 % – на май (т. е. на конец подледного – начало переходного периодов). Всего же на биологическую весну (февраль–июнь) приходилось 85 % случаев минимума структурной эксэргии. Годовой максимум значений структурной эксэргии в слое 0–50 м на пелагической станции № 1 в 70 % случаев приходился на летне-осенний период. В экспериментах с математическими моделями, а также в экспериментах с мезокосмами на озере Байкал (см. выше) показана существенно большая чувствительность весеннего сообщества планктона, по сравнению с летне-осенним планктоном, к действию химических загрязнителей, причем как питательных веществ (биогенные элементы), так и токсикантов (Зилов, 2004 а, б, 2006). Приведенные выше данные также свидетельствуют о меньшей устойчивости весеннего комплекса видов байкальского планктона. Следовательно, поступление загрязнителей в Байкал биологической весной с гораздо большей вероятностью может вызвать неблагоприятные сдвиги в экосистеме озера (см. также Silow, 2005 а, б, Зилов, Мокрый, 2006; Мокрый, Зилов, 2006).

По значениям биомассы зоопланктона и концентрации хлорофилла *a*, была рассчитана сезонная динамика структурной эксэргии в слое 0–50 м на пелагической станции № 1 для 1999 г. по имеющимся данным биомасс зоо- и фитопланктона, причем сырая биомасса каждого вида фитопланктона вычислялась путем умножения его численности (числа клеток) на объем клетки данного вида, принимая удельный вес равным единице.

При анализе сезонной динамики структурной эксэргии в 1999 г. обращает на себя внимание тот факт, что в период вскрытия озера ото льда, в переходный к лету период (май–июнь), значения структурной эксэргии почти втрое меньше по сравнению с другими периодами (рис. 4.26). Этот факт наглядно свидетельствует о меньшей устойчивости весеннего сообщества планктона.

Интересен также тот факт, что минимальные показатели структурной эксэргии наблюдаются не биологической зимой, в период годового минимума биомасс зоо- и фитопланктона (Ко-

жов, 1962), а биологической весной. Интерпретация этого явления может стать задачей будущих исследований.

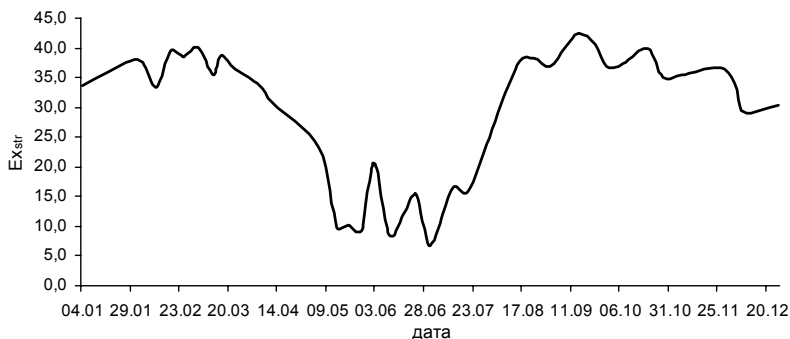


Рис. 4.26. Динамика структурной эксэргии в слое 0–50 м на пелагической станции № 1 (Южный Байкал), 1999 г.

В ходе выполнения данной работы у авторов возникла идея сравнить полученные результаты с районом Байкала, подверженным антропогенному влиянию. Расчет структурной эксэргии для района воздействия сточных вод Байкальского целлюлозно-бумажного комбината выполнялся на основе данных среднегодовых биомасс зоо- и фитопланктона Байкальского института экологической токсикологии (ИЭТ) (Святенко, 2005). К сожалению, в ряду наблюдений ИЭТ пробел с 1991 по 1997 гг.

Среднегодовые значения структурной эксэргии в районе г. Байкальска за период 1987–1991 и 1998–2003 гг. изменялись в пределах от 15,6 (1990 г.) до 29,4 (2002 г.) (рис. 4.27). Таким образом, среднегодовые значения структурной эксэргии и размах ее варьирования (13,8 против 10,2) в районе г. Байкальска выше таковых в фоновом районе (на пелагической станции № 1).

Сравнивая среднегодовые значения структурной эксэргии для района г. Байкальска и для пелагической станции № 1 за аналогичные периоды (1998–2002) отбора проб, имеем существенные отличия как по абсолютным, так и по среднемноголетним значениям (рис. 4.28).

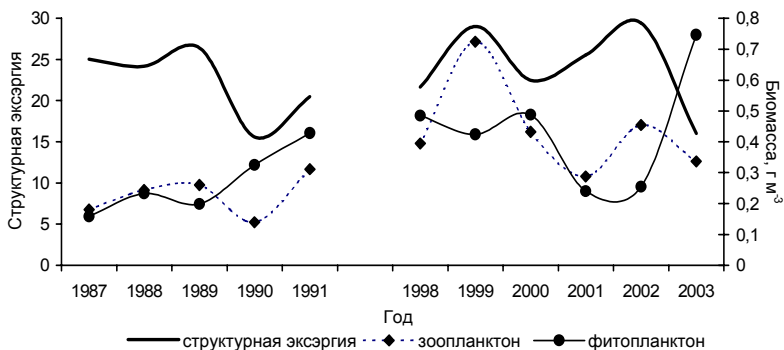


Рис. 4.27. Многолетняя динамика структурной эксергии, биомасс фито- и зоопланктона в слое 0–50 м в районе г. Байкальска, 1987–1991 и 1998–2003 гг.

Структурная эксергия		
Год	Точка №1	г. Байкальск
1998	16,9	21,6
1999	15,9	29,0
2000	13,2	22,5
2001	18,9	25,5
2002	22,0	29,4
1998–2002	17,4	25,6

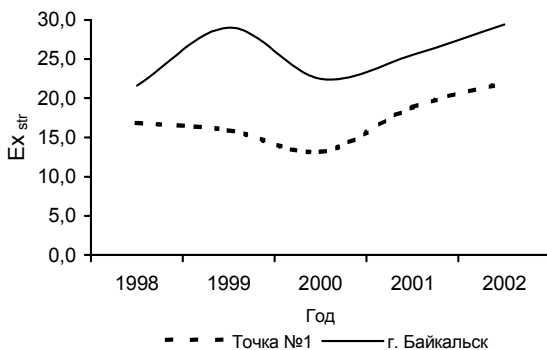


Рис. 4.28. Многолетняя динамика структурной эксергии в слое 0–50 м, пелагаль Южного Байкала, 1998–2002 гг.

Основываясь на значениях структурной эксэргии в районе г. Байкальска, можно сделать вывод о том, что планктонное сообщество пелагиали в районе воздействия сточных вод Байкальского целлюлозно-бумажного комбината функционирует на уровне, отличном от невозмущенного состояния.

Конечно, пока рано говорить об однозначной трактовке данного факта. Для более обоснованного суждения необходимо наличие более длительного непрерывного ряда наблюдений в районе воздействия БЦБК, возможно также, что в уточнении нуждается сам показатель.

Именно в это время (во второй половине августа – первой половине сентября) и проводится упомянутая выше Кругобайкальская экспедиция. Было построено пространственное распределение структурной эксэргии по акватории Байкала для 2000, 2001, 2002 и 2003 гг. Построение полей распределения осуществлено с помощью программы Surfer 7.0 (рис. 4.29).

Значения структурной эксэргии для планктонного сообщества различных котловин озера сильно отличаются друг от друга и максимальные значения приходятся на Северную котловину, что, видимо, вызвано различием экологических условий (в том числе меньшими антропогенными нагрузками), в которых развивается планктон. Таким образом, эксэргия, рассчитанная для стационарной станции «Точка № 1», показательна для Южного Байкала, для других котловин нужны дополнительные исследования.

Исходя из этих материалов представляется, что структурную эксэргию можно использовать для оценки состояния экосистемы и ее изменений при разных воздействиях. Она может отражать степень адаптированности экосистемы, уменьшаясь при снижении биомассы важных для экосистемы компонентов.

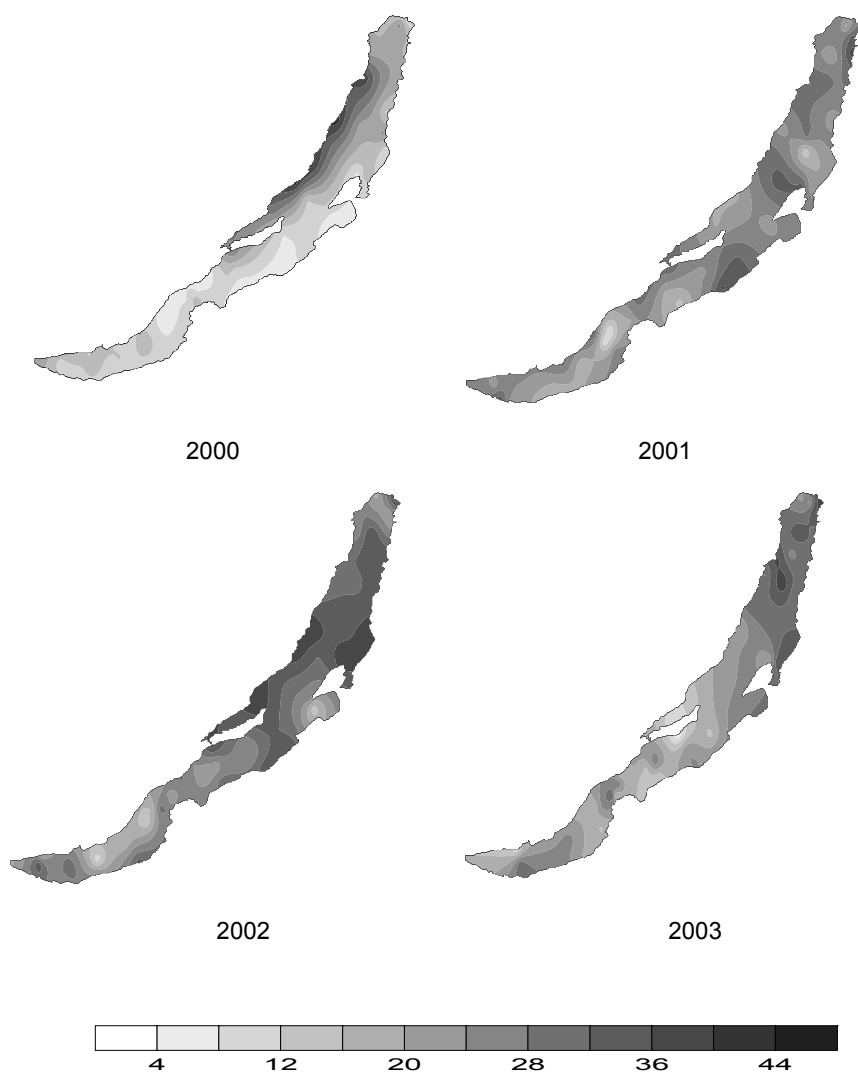


Рис. 4.29. Пространственное распределение структурной эксэргии, оз. Байкал, слой 0–50 м, август–сентябрь, 2000–2003 гг.

Глава 15. Перспективы использования понятия эксэргии в экологии

Как уже указывалось выше, современная экология нуждается в некоем интегральном показателе, пригодном служить индикатором здоровья экосистемы, чем-то вроде пульса, кровяного давления или температуры на организменном уровне. Как пишут Х. Фрид и М. Добсон: «Здоровье экосистемы – ценный термин, поскольку он понятен и администраторам, и широкой общественности» (Frid, Dobson, 2002, p. 235). Сначала следует определиться – что же следует понимать под здоровьем экосистемы?

Пять аксиом экологического менеджмента (Haskell et al., 1992) могут служить каркасом определения здоровья экосистемы:

- **Аксиома динамизма.** Природа в большей степени система процессов, чем собрание объектов. Экосистемы постоянно изменяются (развиваются и стареют).
- **Аксиома взаимосвязанности.** Все процессы связаны со всеми остальными.
- **Аксиома иерархичности.** Процессы разворачиваются в системах внутри подсистем, отличающихся временными и пространственными масштабами организации.
- **Аксиома созидательности.** Автономные процессы природы созидательны. Двигателем этой созидательной деятельности служит энергия, текущая через системы, которые, в свою очередь, организованы в большие системы, обеспечивающие устойчивость, достаточную для самоорганизации и самовоспроизводства.
- **Аксиома дифференциальной хрупкости.** Экологические системы чрезвычайно вариабельны по степени устойчивости к внешним воздействиям.

Р. Норрис и М. Томас (Norris, Thomas, 1999) считают, что здоровая экосистема характеризуется:

- отсутствием стресса, определяемым по установленным индикаторам;
- способностью противостоять стрессу и возвращаться к исходному состоянию;
- отсутствием известных факторов риска, таких как промышленные выбросы.

Сразу же бросается в глаза некоторая противоречивость и непоследовательность такого определения – во-первых, система не подвергается стрессовым воздействиям, в том числе, промышленным выбросам, во-вторых, она способна им сопротивляться и «возвращаться к исходному состоянию».

Приведем еще пару определений здоровья экосистемы:

«Определяя здоровье как отсутствие болезни, мы сосредотачиваемся на неспособности, определяя же здоровье, как меру возможности восстановления экосистемы после нарушения, мы сосредотачиваемся на способностях» (Rapport, 1992, p. 149).

«Биологическая система (индивидуум или экосистема) может считаться здоровой, если ее наследственный потенциал реализован, состояние стабильно, способность к самовосстановлению после возмущения сохранена и для ее существования достаточно минимальной внешней поддержки» (Karr, 1992, p. 229).

Видно, что способность к сопротивлению внешним воздействиям и восстановлению структуры и функций в обоих определениях – ключевая характеристика. Поэтому в качестве рабочего определения здоровья экосистемы можно принять следующее, основывающееся на популярной ныне концепции сбалансированности (sustainability), которая является функцией активности, организации и эластичности (Frid, Dobson, 2002):

«Экосистема здорова, если она стабильна и сбалансирована, т. е., если она активна и поддерживает свою организацию и автономность длительное время и эластична к стрессовым воздействиям» (Haskell et al., 1992, p. 9).

Стюарт Пимм определил, что экосистема стабильна, если и только если все переменные состояния возвращаются к первоначальным значениям после возмущения (Pimm, 1984, p. 322).

В качестве признаков неблагоприятных изменений в экосистемах могут быть укорочение пищевых цепей, снижение уровня организации, разнообразия, повышение продуктивности, главным образом, в основании пищевой цепи (Haskell et al., 1992).

Здоровая система должна проявлять определенные фундаментальные свойства самоорганизующейся сложной системы (Rapport, 1992). Такие свойства еще в 1950 г. Людвиг фон Берталанффи определил как прогрессивную интеграцию, прогрессив-

ную дифференциацию, прогрессивную механизацию и прогрессивную централизацию (von Bertalanffy, 1950). Эти критерии следует признать необходимыми, но все-таки недостаточными условиями для определения здоровья экосистем.

На первый взгляд, очевидно, что для оценки здоровья экосистемы следует избрать какие-то измеряемые параметры, отражающие состояние экосистемы, и установить допустимые пределы их изменчивости, внутри которых систему можно считать здоровой. За последние 50 лет было предложено множество таких показателей, но возникло и множество проблем, связанных с их применением. Во-первых, у каждой экосистемы свои границы изменчивости, т. е. к каждой экосистеме следует подходить индивидуально. Вторую проблему представляют процессы сукцессии: при изменении условий прежняя экосистема сменяется новой, адаптированной к новым условиям, следовательно, показатели здоровья экосистемы должны быть достаточно динамичны, чтобы изменяться вслед за изменениями экосистемы. Наконец, практически каждый исследователь выбирает собственный показатель в зависимости от своих вкусов и опыта.

Еще в конце 80-х гг. был предложен ряд граничных условий, которым должны соответствовать критерии здоровья экосистемы (Schaeffer et al., 1988):

1. Критерии здоровья экосистемы не могут быть связаны с присутствием, отсутствием или состоянием отдельных видов.
2. Критерии здоровья экосистемы не должны зависеть от списка большого числа видов, входящих в сообщество.
3. Критерии здоровья должны отражать наши знания о нормальной сукцессии или ожидаемых последовательных изменениях, которые нормально происходят в экосистемах.
4. Оптимальные критерии здоровья экосистемы должны выражаться одним числом и изменяться систематизируемым и различным образом.
5. Критерии здоровья экосистемы должны иметь определенную шкалу изменений.
6. Критерии здоровья экосистемы должны реагировать на изменения значений наблюдаемых величин, но не должны иметь

разрывов непрерывности, даже если значения изменяются в течение десятилетий.

7. Критерии здоровья экосистемы должны иметь известные статистические свойства.

8. Критерии здоровья экосистемы должны быть пригодны для иерархического использования в экосистемах.

9. Критерии здоровья экосистем должны быть безразмерны или укладываться в принятые размерности.

10. Критерии здоровья экосистем должны быть нечувствительны к числу наблюдений, для их определения должно хватать некоторого минимума наблюдений.

Представляется, что первые два пункта могут быть сведены в один, пункт 3 – очевидное элементарное положение, пункты 4, 5, 6, 7, 9 также могут быть сведены в один, 8-й пункт, мягко говоря, загадочен, поэтому условия можно переформулировать следующим образом:

- критерии здоровья экосистем не должны зависеть от состояния отдельных видов;
- критерии здоровья экосистем должны иметь числовое, желательно лишенное размерности, выражение:
- критерии здоровья экосистем должны быть приложимы к экосистемам разного иерархического уровня организации;
- критерии здоровья экосистем должны быть определяемы по минимальному числу наблюдений.

Кроме того, выбранный индикатор состояния здоровья экосистемы должен быть теоретически обоснован (Haskell et al., 1992).

Применяемые критерии оценки здоровья экосистем все еще далеки от того, чтобы считаться объектами исследования точной науки. В ходе развития экосистемы наблюдается большой разброс как структурных, так и функциональных свойств. При значительных стрессовых воздействиях наблюдается однонаправленная деградация экосистемы, проявляющаяся в виде «стрессового синдрома» (Rapport, 1983; Rapport et al., 1985; Rapport, 1989 a, b):

- снижение уровня первичной продуктивности (исключая случаи сильного эвтрофирования),
- уменьшение запаса биогенных веществ,
- снижение разнообразия,

- доминирование видов с коротким жизненным циклом,
- увеличение амплитуды колебаний численности ключевых видов,
- ретроградия биотической структуры (процесс, обратный сукцессии, при котором специализированные виды замещаются поливалентными формами).

Иногда можно заметить первые симптомы стресса до того, как произойдут серьезные нарушения экосистемы. Так, при закислении северных озер исчезновение чувствительных видов предшествует поддающемуся измерению изменению свойств экосистемы, таким как скорость оборота биогенов, первичной продукции и т. д. (Assessing the potential..., 1990).

В последнее время стала популярной концепция порогового воздействия. Пороговым критерием экосистемы может считаться любое условие (как внутреннее, так и внешнее по отношению к экосистеме) при превышении которого возрастает риск для поддержания экосистемы (Schaeffer, Cox, 1992).

Группой исследователей из Иллинойса (The environmental..., 1985, 1988, 1990) выделены следующие критические для поддержания экосистемы и доступные, по их мнению, для измерения показатели (курсив наш. – Е. З.):

- наличие местообитания, достаточного для *желательного* разнообразия и воспроизводства организмов;
- фенотипическое и генотипическое разнообразие организмов;
- *крепкие* пищевые цепи, поддерживающие *желательную* биоту;
- *адекватный* для *желательных* организмов запас биогенов;
- *адекватная* для поддержания экосистемы *оборачиваемость* биогенов;
- *адекватный* для поддержания трофической структуры *поток* энергии;
- механизмы обратной связи для подавления нежелательных колебаний показателей;
- способность противостоять токсическим воздействиям.

Сразу бросаются в глаза следующие недостатки предложенных критериев. Во-первых, какое разнообразие, какая биота и какие организмы являются желательными? Во-вторых, как опре-

делить достаточность скорости оборота биогенов и величины потока энергии для экосистемы? В-третьих, как измерять механизмы обратной связи? Чем измеряется крепость пищевых связей? Список можно и продолжить, но – *sapienti sat*. Единственные измеряемые показатели здесь – степень разнообразия и сопротивляемость токсикантам.

Г. Е. Михайловский (1988, 1992) применительно к планктону предлагает измерять организованность биоценоза как $R = \sigma\varphi$, т. е. произведение величин сложности биоценоза и его жесткости. Сложность рассчитывается как $\sigma = 2Nn^{-2}$, где N – число достоверно выявленных корреляционных связей, n – число групп планктонтов. Жесткость – $\varphi = |\bar{\rho}| - \rho_0$, т. е. средний модуль достоверно выявленных корреляционных связей за вычетом порога доверительности. Условие устойчивости сообщества: $\varphi\sqrt{nC} < 1$, где $C = \frac{2N}{n(n-1)}$. Очевидно, что проведение корреляционного

анализа для достаточно сложного сообщества – занятие весьма трудоемкое и требующее наличия достаточно длинных рядов наблюдений.

Робертом Улановичем (Ulanowicz, 1980, 1983, 1989, 1992, 1995, Ulanowicz, Norden, 1990) предложена и активно развивается концепция асценденции (*ascendency* (амер.) = *ascendancy* (англ.) – господство, преобладание), являющейся одновременно мерой активности и уровня организованности экосистемы. Рассчитывается асценденция (A) как произведение суммы потоков (T) вещества или энергии, или информации на «среднюю взаимную информацию» (I):

$$A = T \times I.$$

Используемые величины рассчитываются следующим образом:

$$T = \sum_{i=0}^n \sum_{j=0}^{n+1} T_{ij}, \quad i, j = 1, 2, 3, \dots, n,$$

$$I = \sum_{i=0}^n \sum_{j=0}^{n+1} (T_{ij} / T) \ln [T_{ij} T / \{ \sum_{k=1}^{n+1} T_{ik} \times \sum_{m=0}^n T_{mj} \}],$$

где T_{ij} – поток некоего измеряемого продукта от компонента i к компоненту j . Внешний источник принимается нулевым компонентом, а отток продукта вовне экосистемы обозначается как $n+1$. В качестве индикатора здоровья экосистемы Р. Уланович предлагает использовать величину, названную им «пределами асценденции» (scope for ascendancy (S)), рассчитываемую как разницу между входным и выходным потоками системы:

$$S = \sum_{i=0}^n \sum_{j=1}^n (T_{ij} / 2) \ln [T_{ij} / \{ \sum_{k=0}^n T_{kj} \}^2] - \\ - \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^{n+1} (T_{ij} / 2) \ln [T_{ij} T / \{ \sum_{k=1}^{n+1} T_{ik} \}^2].$$

Достаточно взглянуть на эту формулу, и недостатки предлагаемого Р. Улановичем показателя становятся очевидны. Кроме громоздкости вычислений, легко обходимой ныне благодаря всеобщей компьютеризации, к слабым сторонам метода следует отнести то, что оценка здоровья экосистемы возможна лишь в том случае, если нам детально известна трофическая структура экосистемы и величины абсолютно всех потоков информации, вещества или энергии между составляющими, а также на входе и выходе экосистемы. Как справедливо написал Дж. Карр: «Много экологических концепций (эластичность, сопротивляемость, асценденция) предлагается в качестве индикаторов состояния экосистем, хотя практическое применение этих показателей ограничено из-за трудностей их оперативного измерения в реальном мире» (Карр, 1992, р. 230). Он же указал, что такие критерии, как активность (измеряемая как продуктивность), организация, упругость, взятые по одиночке, недостаточны для определения здоровья экосистемы. Так, высокая продуктивность и упругость характерны для экосистем, подвергающимся интенсивному воздействию в виде поступления аллохтонной органики или биогенных элементов (Karr, 1999).

Самим Дж. Карром (Karr, 1981; Karr, Dudley, 1981; Karr et al., 1985; Karr, 1991) предложен Индекс Биологической Целостности (ИБЦ), рассчитываемый как сумма пределов изменчивости 12 характеристик сообщества рыб:

- обилие видов и их относительная численность (общее количество видов: численность ряда чувствительных к загрязнению видов; доля стенобионтных видов);

- трофическая структура (доли всеядных, насекомоядных, хищных видов; общая численность на один отлов);

- плотность рыб;

- состояние популяций (доли гибридных форм, больных особей, особей со злокачественными новообразованиями, поврежденными плавниками, аномалиями скелета и т. п.).

На основании ИБЦ был разработан Прогностический Индекс Биологической Целостности (ПИБЦ), рассчитываемый по регрессионным уравнениям, связывающим ИБЦ с характером донных грунтов (долевое отношение площадей песок/ил, глинистых участков), средней шириной рек, долей площади заводей и т. п. Кроме того, широкое применение нашел и Макробентосный Биотический Индекс, основанный на тех же принципах, что и ИБЦ. Все три индекса официально приняты во многих штатах США.

Г. Г. Миничевой (1990, 1998) разработан и успешно использован метод оценки и прогноза состояния донных сообществ, основанный на определении удельной фотосинтетической поверхности.

К сожалению, индексы и Дж. Карра и Г. Г. Миничевой ориентированы на оценку состояния экосистемы по состоянию одной из составляющих ее подсистем: сообщества рыб, зообентоса или фитобентоса. Индексы Дж. Карра, кроме того, нарушают и первое граничное условие для показателей состояния экосистем, так как зависят от состояния популяций отдельных («желательных» по Д. Шефферу) видов.

Роберт Костанца (Costanza, 1992) предложил показатель, названный им индексом общего здоровья системы («overall system Health Index», *HI*). Он рассчитывается как

$$HI = V \times O \times R,$$

где *V* – «бодрость» (*vigor* (амер.) = *vigour* (англ.)) экосистемы, «мера активности системы, метаболизма, или первичной продукции» (именно так, см.: Costanza, 1992, p. 249),

O – индекс организации системы, варьирующий от 0 до 1 и отражающий разнообразие и связанность (diversity and connectivity) системы,

R – индекс эластичности системы, также варьирующий между 0 и 1.

Оценку используемых в формуле параметров Р. Костанца предлагает производить следующим образом:

- «бодрость» – прямыми измерениями валовой первичной продукции, чистой первичной продукции, продуктивности экосистемы, метаболизма,

- индекс организации системы – анализом пищевых сетей,

- эластичность системы – математическим моделированием.

Понятно, что такая оценка степени здоровья экосистемы – занятие очень трудоемкое, дорогостоящее и длительное. Кроме того, моделирование, используемое для оценки эластичности системы, вносит существенную степень неопределенности.

Если мы сравним с перечисленными мерами состояния экосистемы использующуюся в данной работе структурную эксэргию, то легко увидим, что:

- во-первых, ее расчет относительно прост,

- во-вторых, для его осуществления вполне достаточно данных, снимаемых в ходе обычного мониторинга,

- в-третьих, она имеет неплохое теоретическое обоснование и полностью соответствует критериям индекса здоровья экосистемы, перечисленным выше.

Таким образом, данный показатель уже сейчас можно использовать в качестве индекса состояния экологической системы и степени его антропогенного изменения.

Естественно, он не лишен недостатков, среди которых главные – высокая степень приблизительности оценки, неспособность реагировать на замену, например, одного вида другим, таксономически близким, но он имеет такие важные преимущества, как простота расчета и работоспособность. Уже сейчас можно с полной ответственностью заявить, что если мы отмечаем снижение структурной эксэргии для какой-либо экосистемы – это сигнал экологического бедствия, и мы должны немедленно принимать экстренные меры.

Заключение

В настоящее время стало уже общим местом положение о том, что для анализа и прогноза последствий того или иного внешнего воздействия на экосистему необходимо проведение модельных экспериментов, поскольку

- биоиндикация не дает возможности прогнозировать качество воды, а лишь констатирует факт загрязнения,
- основным недостатком экологического прогнозирования, основанного на лабораторных биотестах, является то, что предсказывается поведение экосистемы на основе реакции индивидуумов, в лучшем случае – популяции.

Вместе с тем, включение модели в цепь между экспериментом и объектом делает результаты модельного эксперимента менее убедительными, так как отношения подобия, связывающие модель с объектом исследования, могут послужить источником ошибок. Еще больше вероятность ошибок при проведении сложного модельного эксперимента. Поэтому к данным, полученным в результате экспериментов с моделями экосистем, следует подходить с большой осторожностью, особенно в случае получения результатов, говорящих о возможности усиления антропогенного пресса на экосистемы, так как проверка практикой производственной деятельности оптимистических результатов модельных экспериментов может кончиться катастрофически. Гораздо разумнее принимать во внимание «запрещающие» выводы, а не «разрешающие», т. е. в экологии, как и в медицине, главный принцип – «не навреди» (Costanza et al., 1992). Вместе с тем, особенности моделирования, дающие нам возможность проводить эксперименты на безграничной временной шкале и в масштабах всей биосферы, настолько заманчивы, что и в будущем следует ожидать роста удельной доли модельных экспериментов в экологическом прогнозировании.

Математические модели предпочтительнее использовать как инструменты теоретической экологии, но мы видели, что при наличии достаточной информации их можно применять и для прогнозирования качества вод. Созданы и успешно работают десятки

моделей, пригодных как для теоретического анализа, так и для решения практических вопросов.

Рассмотренная во втором разделе аналитическая модель водной экосистемы, в принципе, может быть использована для анализа автоколебательных процессов в экосистемах, «парадокса Хатчинсона», проблем устойчивости систем разной сложности. Естественно, эта модель имеет множество недостатков – идеализированное представление экосистемы, произвольность выбора ряда коэффициентов, полное игнорирование пространственных факторов и т. д., и т. п. Вместе с тем, эта модель имеет существенные резервы для развития: возможность ввода новых пищевых цепей, циклов, увеличения числа трофических уровней, включения дополнительных обратных связей.

Модельные экосистемы имеют свои сильные и слабые стороны. Тем не менее, все более широкое их использование в современной экспериментальной водной экологии указывает на то, что их привлекательные качества все же заставляют исследователей работать с мезо-, микрокосмами и экспериментальными прудами, учитывая их недостатки при экстраполяции результатов на реальные ситуации. Совмещение преимуществ модельных экосистем с возможностями математических моделей, выполненное на основе методологии сложного модельного эксперимента, в настоящей работе демонстрирует перспективность такого подхода. Кроме того, проведение в 90-х гг. целого ряда схожих работ разными группами исследователей говорит в пользу сложного модельного эксперимента (Johnson et al., 1991, Hommen, Rattle, 1994, Umorin, 1994, Halfon, 1995).

К результатам, полученным в ходе вычислительных экспериментов, следует, естественно, подходить с осторожностью, памятуя о возможности возрастания вероятности ошибок за счет наложения недостатков обоих подходов. Вместе с тем, от них нельзя отмахнуться, поскольку они достаточно убедительно утверждают губительность современного состояния дел в байкальском регионе для озера.

Структурная эксэргия хорошо продемонстрировала себя в качестве индекса здоровья экосистемы при работе с модельными экосистемами и математическими моделями экосистем (Зилов,

2000, Silow, 2001). Мало того, проведенный расчет эксэргии и структурной эксэргии для бентосных сообществ оз. Байкал в районе сброса очищенных сточных вод Байкальского целлюлозно-бумажного комбината и фоновой района показал, что для всех глубин и грунтов структурная эксэргия ниже в районе сброса сточных вод. Это говорит о хорошем соответствии данного показателя другим, ранее применявшимся для анализа экологической ситуации в данном районе.

Таким образом, данный показатель уже сейчас можно использовать в качестве индекса состояния экологической системы и степени его антропогенного изменения, и после нашей работы другие группы исследователей стали успешно применять его как к результатам экспериментов (Xu et al., 1999), так и к природным экосистемам (Ху, Тао, 1999, Kim, Jørgensen, 1999). Можно рекомендовать его и к использованию для экологического мониторинга (Silow, Oh, 2002).

По мере того как мы будем приумножать наши знания живой природы, точность оценки эксэргии будет возрастать, но уже сейчас можно с полной ответственностью заявить, что если мы отмечаем снижение структурной эксэргии для какой-либо экосистемы – это сигнал экологического бедствия, и мы должны немедленно принимать экстренные меры.

Естественно, он не лишен недостатков, среди которых главные – высокая степень приближенности оценки, неспособность реагировать на замену, например, одного вида другим, таксономически близким, но он имеет такие важные преимущества, как простота расчета и работоспособность.

Библиографический список

Aulacoseira baicalensis и *Nitzschia acicularis* (Bacillariophyta) в планктоне оз. Байкал / Г. И. Поповская, Е. А. Зилов, Д. И. Стом, О. А. Бархатова / Бот. журн. – 1997. – Т. 82, № 5. – С. 33–38.

Алексеев В. А. Основа биоиндикации качества поверхностных вод на уровне организмов // Водные ресурсы. – 1984. – № 2. – С. 107–121.

Алексеев В. В. Теоретические и экспериментальные исследования экологических систем // Итоги науки и техники. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. – М., 1980. – Т. 5. – С. 58–104.

Алексеев В. В. Экспериментальная система «ЭТЭКОС» / В. В. Алексеев, В. В. Сапожников // Природа. – 1979. – № 10. – С. 70–75.

Андрушайтис А. Г. Опыт проведения экотоксикологического эксперимента в Рижском заливе. Техническая методика // Экспериментальная водная токсикология. – Рига, 1984. – Вып. 9. – С. 78–88.

Афанасьева Э. Л. Биология байкальской эпишуры / Э. Л. Афанасьева. – Новосибирск : Наука, 1977. – 144 с.

Ащепкова Л. Я. Энергетическая модель пелагического сообщества оз. Байкал / Л. Я. Ащепкова, В. И. Гурман, О. М. Кожова // Модели природных систем. – Новосибирск, 1978. – С. 66–75.

Багоцкий С. В. Приложение модели гиперцикла для анализа структуры и динамики сообществ фитопланктона / С. В. Багоцкий, В. А. Вавилин // Биофизика. – 1989. – Т. 5. – С. 877–882.

Багоцкий С. В. Различные механизмы упрощения водных экосистем при росте поступления органических загрязнений и биогенных элементов / С. В. Багоцкий, В. А. Вавилин // Математическое моделирование сложных биологических систем. – М., 1988. – С. 128–133.

База состояния планктона озера Байкал (База данных «ПЛАНКТОН»), № 2005620028 Россия. Свидетельство / Л. Р. Измestyeva, Е. В. Пешкова; ГОУ ВПО «Иркутский государственный университет» № 2004620262; Заявл. 30.11.04; Оpubл. 21.01.2005.

Башарова Н. И. Анализ эффекта добавки биогенных элементов на некоторых зоопланктонах Братского водохранилища с использованием мезокосмов / Н. И. Башарова, Е. А. Зилов, Д. И. Стом // Человек–Среда–Вселенная : материалы Междунар. науч.-практ. конф. – Иркутск, 1997. – С. 40.

Башарова Н. И. Изучение влияния биогенных элементов на зоопланктон Братского водохранилища с помощью мезокосмов / Н. И. Башарова, Е. А. Зилов, Д. И. Стом // Водные ресурсы. – 1998. – Т. 25, № 6. – С. 655–657.

Бейм А. М. Использование токсикометрических данных в прогнозах антропогенного изменения водных экосистем // Прогнозирование экологических процессов. – Новосибирск, 1986. – С. 74–78.

Бейм А. М. Экспериментальное обоснование допустимого содержания химических компонентов в очищенных сточных водах Байкальского целлюлозно-бумажного комбината // Охрана природы от загрязнений промышленными выбросами предприятий целлюлозно-бумажной промышленности. – Л., 1983. – С. 6–22.

Беляева Т. А. Интегральная оценка качества водной среды / Т. А. Беляева, В. С. Буяров, Т. В. Малинина // Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды. – Л., 1985. – Вып. 8. – С. 19–23.

Бисвас А. К. Математическое моделирование и принятие решений в управлении водными ресурсами // Системный подход к управлению водными ресурсами. – М., 1985. – С. 12–24.

Брагинский Л. П. Некоторые закономерности и механизмы реагирования пресноводной экосистемы на воздействие пестицидов и ПАВ // Экспериментальная водная токсикология. – 1986. – Вып. 11. – С. 7–22.

Брагинский Л. П. Пестициды и жизнь водоемов / Л. П. Брагинский. – Киев : Наукова думка, 1972. – 227 с.

Брагинский Л. П. Пресноводный планктон в токсической среде / Л. П. Брагинский, И. М. Величко, Э. П. Щербань. – Киев : Наукова думка, 1987. – 180 с.

Брусиловский П. М. Коллективы предикторов в экологическом прогнозировании / П. М. Брусиловский. – Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1987. – 104 с.

Брусиловский П. М. Модельный штурм при исследовании экологических систем / П. М. Брусиловский, Г. С. Розенберг // Журн. общей биологии. – 1983. – № 2. – С. 254–261.

Брызгало В. А. Биогенные элементы как лимитирующий фактор развития фитопланктона / В. А. Брызгало, Л. С. Косменко, О. М. Неверова // Гидрохимические материалы. – Ростов н/Д, 1984. – Т. 89. – С. 40–50.

Бульон В. В. Методика экспериментальной оценки влияния очищенных стоков целлюлозного завода на планктон озера Байкал // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. – Л., 1976. – С. 58–65.

Бурдин К. С. Использование искусственных микроэкосистем для решения теоретических и прикладных задач экологии // Человек и биосфера. – М., 1980. – Вып. 4. – С. 124–144.

Бурдин К. С. Разработка стандартных лабораторных и полевых экосистемных исследований для определения влияния загрязнения на морскую среду // Человек и биосфера. – М., 1979. – Вып. 3. – С. 66–74.

Васильев И. Р. Метод биотестирования природных вод по замедленной флуоресценции микроводорослей / И. Р. Васильев, Д. Н. Маторин, П. С. Венедиктов // Методы биотестирования вод. – Черногоровка, 1988. – С. 17–18.

Васнецова А. Л. Экологическая биофизическая химия / А. Л. Васнецова, Г. П. Гладышев. – М. : Наука, 1989. – 136 с.

Вернадский В. И. Биогеохимическая энергия в земной коре / В. И. Вернадский. – Л. : Архив АН, 1933. – 67 с.

Вернадский В. И. Биосфера / В. И. Вернадский. – Л. : Научн.-техн. изд-во, 1926. – 146 с.

Вернадский В. И. Живое вещество / В. И. Вернадский. – М. : Наука, 1978. – 358 с.

Вернадский В. И. Философские мысли натуралиста / В. И. Вернадский. – М. : Наука, 1988. – 520 с.

Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружение / В. И. Вернадский. – М. : Наука, 1987. – 339 с.

Вернадский В. И. Эволюция видов и живое вещество // Природа. – 1928. – № 3. – С. 227–250.

Виноградов А. К. Токсичность высокоминерализованных сточных вод для морских гидробионтов / А. К. Виноградов. – Киев : Наукова думка, 1986. – 160 с.

Влияние на пестицида ласангрин вверху водна микроекосистема. Динамика на стресекта / П. Попов [и др.] ; Пловдивски университет // Паисий хилендарски : научни трудове. – 1981. – Т. 19, Кн. 4. – С. 407–423.

Влияние различных концентраций биогенных элементов на структуру микропланктона в контролируемых экосистемах / Р. А. Либа [и др.] // Экспериментальная водная токсикология. – Рига, 1984. – Вып. 9. – С. 171–183.

Влияние тяжелых металлов на планктон в экспериментальных экосистемах in situ / З. К. Сейсума [и др.]. – Рига : Зинатне, 1986. – 256 с.

Воронова Л. Д. Загрязнение водоемов пестицидами / Л. Д. Воронова, Г. В. Попова, И. Г. Пушкарь // Итоги науки и техники. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. – М., 1976. – Т. 3. – С. 48–80.

Вотинцев К. К. Гидрохимия // Проблемы Байкала. – Новосибирск, 1978. – С. 124–144.

Гленсдорф П. Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций / П. Гленсдорф, И. Пригожин ; пер. с англ. – М. : Мир, 1973. – 326 с.

Гурман В. И. Комплексная оценка и прогноз действия антропогенных факторов на озеро Байкал / В. И. Гурман, Н. Ф. Кашина, Е. А. Зилов // Симп. спец. стран – членов СЭВ : тез. докл. – Черногоровка, 1986. – С. 39–40.

Гутельмахер Б. Л. Метаболизм планктона как единого целого: трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона / Б. Л. Гутельмахер. – Л. : Наука, 1986. – 155 с.

Действие биогенных элементов на компоненты планктонного сообщества оз. Байкал / Е. А. Зилов [и др.] ; НИИ биологии при Иркут. ун-те. – Иркутск, 1989. – 12 с. – Деп. в ВИНТИ № 8136–В89 от 12.12.89.

Дмитриевская С. М. О комплексном показателе степени загрязнения вод суши // Экол. вестн. Подмоск. в. – 1998. – № 3–4. – С. 57–61.

Дружинин Н. И. Математическое моделирование и прогнозирование загрязнения поверхностных вод суши / Н. И. Дружинин, А. И. Шишкин. – Л. : Гидрометеиздат, 1989. – 390 с.

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. – С. 101–112.

Зилов Е. А. Возможность использования целевых функций для оценки «здоровья» водных экологических систем : эксэргия // Сиб. экол. журнал. – 2006а. – № 3. – С. 269–284.

Зилов Е. А. Анализ и прогноз антропогенной динамики водной экосистемы (на примере озера Байкал) // IX Съезд Гидробиологического Общества РАН : тез. докл. – Тольятти, 2006в. – Т. 1. – С. 176.

Зилов Е. А. Возможность использования целевых функций для оценки состояния водных экосистем // Проблемы гидроэкологии на рубеже веков. – СПб., 2000. – С. 61–62.

Зилов Е. А. Изменение интенсивности питания байкальского зоопланктона под действием загрязнителей / Е. А. Зилов, Д. И. Зубков, А. И. Спивак // Рациональное использование и охрана водных ресурсов от загрязнения. – Харьков, 1990. – С. 66.

Зилов Е. А. Информационное обеспечение математической модели экосистемы озера Байкал с помощью мезокосмов // 6-й Съезд Всесоюзного Гидробиологического общества : тез. докл. – Мурманск, 1991. – Т. 1. – С. 183–184.

Зилов Е. А. Использование гиперциклов для описания автоколебательных процессов в моделях экосистем / Е. А. Зилов, П. Е. Сериков // Математические проблемы экологии. – Новосибирск, 1992. – С. 55–59.

Зилов Е. А. Использование мезокосмов для моделирования водных экосистем / Е. А. Зилов, Д. И. Стом // Биол. науки. – 1989. – № 2. – С. 101–109.

Зилов Е. А. Использование сложного модельного эксперимента для оценки качества вод оз. Байкал / Е. А. Зилов, Д. И. Стом, О. А. Бархатова // Третий междунар. конгресс : тез. докл. «Вода: Экология и Технология». – М., 1998. – С. 94.

Зилов Е. А. Использование физического, математического и комплексного моделирования в прогнозировании поведения водных экосистем под действием антропогенных факторов / Е. А. Зилов, Д. И. Стом // Мониторинг состояния озера Байкал. – Л. : Гидрометеиздат, 1991. – С. 233–238.

Зилов Е. А. Использование эксэргии для оценки здоровья водных экологических систем // Экосистемы и природные ресурсы горных стран. – Новосибирск : Наука, 2004б. – С. 22–40.

Зилов Е. А. К методике экотоксикологических работ с изолированными объемами: подледный эксперимент / Е. А. Зилов, А. Р. Рудых, Д. И. Стом // Биология внутренних вод. – Л., 1989. – Т. 84. – С. 56–59.

Зилов Е. А. Математические модели экосистемы озера Байкал / Е. А. Зилов. – Киев, 1989. – 32 с. – Деп. в ВИНТИ № 5098–В 89 от 01.08.89.

Зилов Е. А. Математическое моделирование экосистемы озера Байкал: вчера, сегодня, завтра // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2006б. – Т. 8, № 3. – С. 58–64.

Зилов Е. А. Методические особенности работы с мезокосмами на олиготрофных водоемах / Е. А. Зилов, П. Е. Сериков // Оценка продуктивности фитопланктона. – Новосибирск : Наука, 1993. – С. 54–60.

Зилов Е. А. Микрокосмы и их применение в экспериментальной гидробиологии / Е. А. Зилов, Д. И. Стом // Успехи современной биологии. – 1989. – Т. 107, вып. 1. – С. 150–157.

Зилов Е. А. Моделирование взаимодействия водных экосистем с загрязняющими веществами на основе комплексных полевых и лабораторных экспериментов // XXIX Всесоюз. гидрохим. совещ. : тез. докл. – Ростов н/Д, 1987. – С. 155–156.

Зилов Е. А. Модельные экосистемы и модели экосистем в гидробиологии / Е. А. Зилов, Д. И. Стом. – Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та, 1992. – 72 с.

Зилов Е. А. Модельный эксперимент в водной токсикозологии / Е. А. Зилов, Д. И. Стом // Гидробиол. журн. – 1990. – Т. 26, № 1. – С. 68–73.

Зилов Е. А. Модельный эксперимент в водной экотоксикологии (на примере оз. Байкал) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.18 / Е. А. Зилов ; Ин-т гидробиологии АН УССР. – Киев, 1990. – 26 с.

Зилов Е. А. Некоторые аспекты информационного обеспечения эколого-экономических моделей / Е. А. Зилов, Д. И. Стом // География и природные ресурсы. – 1993. – № 4. – С. 115–118.

Зилов Е. А. Подледный экотоксикологический эксперимент на Байкале / Е. А. Зилов, А. Р. Рудых, Д. И. Стом // Гидробиол. журн. – 1989. – Т. 25, № 4. – С. 94–95.

Зилов Е. А. Экологическое моделирование в оценке функционирования водных экосистем в условиях антропогенной нагрузки (на примере оз. Байкал) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2004а. – 43 с.

Зилов Е. А. Эксэргия – физическая, биологическая и экологическая функция: возможность ее использования в качестве экоиндикатора на примере внутригодовой и межгодовой динамики планктонного сообщества в Южном Байкале / Е. А. Зилов, А. В. Мокрый // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. – СПб., 2006. – С. 59–60.

Зиновьев В. П. Экспресс-методы определения качества природных вод по зообентосу // Методы биоиндикации и биотестирования природных вод. – 1987. – Вып. 1. – С. 127–134.

Измestьева Л. Р. Влияние биогенных элементов на продукцию байкальского литорального фитопланктона / Л. Р. Измestьева, Н. В. Дубинчук, Н. И. Лопатина // Оценка продуктивности фитопланктона. – Новосибирск, 1993. – С. 48–54.

Измestьева Л. Р. Зоопланктон пелагиали Южного Байкала в районе антропогенного воздействия // Проблемы сохранения разнообразия. – Новосибирск, 1998. – С. 58–60.

Измestьева Л. Р. Многолетние изменения содержания хлорофилла *a* в пелагиали Южного Байкала в период прямой температурной стратификации / Л. Р. Измestьева, С. В. Шимараева // Экосистемы и природные ресурсы горных стран. – Новосибирск : Наука, 2004. – С. 157–161

Измestьева Л. Р. Опыт организации гидробиологического мониторинга / Л. Р. Измestьева, О. М. Кожова // Методология оценки состояния экосистем. – Новосибирск, 1998. – С. 95–110.

Измestьева Л. Р. Опыт организации гидробиологического мониторинга и создания ГИС / Л. Р. Измestьева, О. М. Кожова // Методология оценки состояния экосистем. – Ростов н/Д : ЦВВР, 2000. – С. 96–105.

Измestьева Л. Р. Опыт пространственного зондирования фитопланктона с применением погружного импульсного флуориметра /

Л. Р. Измestьева, И. Ю. Кузнецов // Оценка продуктивности фитопланктона. – Новосибирск, 1993. – С. 61–70.

Измestьева Л. Р. Сопряженность продукционно-деструкционных показателей в системе мониторинга толщи вод / Л. Р. Измestьева, С. В. Шимараева // Проблемы экологии. – Новосибирск, 1995. – Т. 2. – С. 43–46.

Использование мезокосмов для информационного обеспечения математических моделей водных экосистем / Е. А. Зилов [и др.] // Экологические исследования Байкала и байкальского региона. – Иркутск : Изд-во ун-та, 1992. – Т. 2. – С. 86–90.

Исследование влияния токсикантов на компоненты планктона озера Байкал с применением радиоуглеродного метода / А. И. Спивак [и др.] // Биология внутренних вод. – 1990. – № 88. – С. 17–20.

К методике постановки факторных экспериментов в полиэтиленовых мешках / Е. С. Гельфанд [и др.] // Биологические науки. – 1976. – № 1. – С. 122–127.

К оценке устойчивости отдельных элементов экосистемы оз. Байкал / Н. Ф. Кашина, В. И. Гурман, Е. А. Зилов, Д. И. Стом // Биоиндикация и биотестирование природных вод : тез. докл. Всесоюзн. Конф. – Ростов н/Д, 1986. – С. 58.

Камшилов М. М. Эволюция биосферы / М. М. Камшилов. – М. : Наука, 1979. – 256 с.

Камшилов М. М. Экспериментально-биоценологический подход к борьбе с загрязнениями водоемов // Водные ресурсы. – 1977. – № 5. – С. 143–149.

Капков В. И. Метод определения хронической токсичности сточных вод с использованием зеленых водорослей // Методы биотестирования вод. – Черноголовка, 1988. – С. 89–94.

Карташева Н. В. Методические особенности проведения эксперимента с природным сообществом зоопланктона в изолированных объемах / Н. В. Карташева, Л. И. Лебедева // Экспериментальная водная токсикология. – Рига, 1984. – Вып. 9. – С. 162–170.

Кобозев Н. И. О физико-химическом моделировании процессов информации и мышления. I. Термодинамика процессов информации // Журнал физической химии. – 1966а. – Т. 40, № 2. – С. 281–294.

Кобозев Н. И. О физико-химическом моделировании процессов информации и мышления. II. Термодинамика процессов мышления // Журнал физической химии. – 1966б. – Т. 40, № 4. – С. 784–794.

Кобозев Н. И. О физико-химическом моделировании процессов информации и мышления. III. Системные процессы и типы их отображения // Журн. физ. химии. – 1967. – Т. 41, № 7. – С. 1723–1730.

Кобозев Н. И. О физико-химическом моделировании процессов информации и мышления. IV. Термодинамика процессов мышления на системном уровне // Журн. физ. химии. – 1968а. – Т. 42, № 1. – С. 281–294.

Кобозев Н. И. О физико-химическом моделировании процессов информации и мышления. V. Об истолковании отрицательной энтропии // Журн. физ. химии. – 1968б. – Т. 42, № 5. – С. 1045–1051.

Кожов М. М. Биология озера Байкал / М. М. Кожов. – М. : Изд-во АН СССР, 1962. – 316 с.

Кожова О. М. Гидробиологическому мониторингу Байкала – 50 лет // Проблемы сохранения биоразнообразия. – Новосибирск, 1998. – С. 8–12.

Кожова О. М. Принципы гидробиологического мониторинга и биоиндикации / О. М. Кожова, А. М. Бейм, Б. К. Павлов // Комплексные исследования экосистем бассейна реки Енисей. – Красноярск, 1985. – С. 3–13.

Кожова О. М. Прогноз состояния водных экосистем и приемы экологической оценки действия антропогенных факторов // Прогнозирование экологических процессов. – Новосибирск, 1986. – С. 27–34.

Кожова О. М. Сообщества макрозообентоса Южного Байкала в районе антропогенного воздействия / О. М. Кожова, Л. С. Кравцова, И. В. Верхотурова // Проблемы сохранения биоразнообразия. – Новосибирск, 1998. – С. 64–66.

Кожова О. М. Экологические принципы оценки устойчивости сообществ / О. М. Кожова, Б. К. Павлов // Комплексный глобальный мониторинг состояния биосферы. – Ташкент, 1986. – С. 98–99.

Кожова О. М. Экологический мониторинг Байкала / О. М. Кожова, А. М. Бейм. – М. : Экология, 1993. – 352 с.

Кожова О. М. Экологическое прогнозирование и состояние планктона Байкала / О. М. Кожова, Б. К. Павлов // Изменчивость природных явлений во времени. – Новосибирск : Наука, 1982. – С. 141–152.

Колосова Л. В. Использование для токсикологических исследований прудовика обыкновенного / Л. В. Колосова, О. П. Данильченко, Н. С. Бузинова // Методы биоиндикации и биотестирования природных вод. – 1987. – Вып. 1. – С. 98–103.

Кондратьев К. Я. Экодинамика и геополитика / К. Я. Кондратьев, В. К. Донченко. – СПб. : РФФИ, 1999. – Т. 1: Глобальные проблемы. – 1054 с.

Крайнюкова А. Н. Метод биотестирования по реакции двустворчатых моллюсков / А. Н. Крайнюкова, А. В. Рязанов, В. В. Емельяненко // Методы биотестирования вод. – Черноголовка, 1988. – С. 89–94.

Кухта А. Е. Методические вопросы использования коловраток как объектов мониторинга // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л., 1989. – Т. 12. – С. 176–186.

Максимов А. А. Природные циклы / А. А. Максимов. – Л. : Наука, 1989. – 236 с.

Максимов В. Н. Исследование сукцессии в микрокосмах / В. Н. Максимов, С. П. Поскряков, Н. П. Тимошенко // Экологические последствия загрязнения океана. – Л., 1985. – С. 220–225.

Максимов В. Н. Экспериментальное изучение реакции проростков *Fagopyrum esculentum* на загрязнение водной среды детергентами / В. Н. Максимов, Х. Нагель, С. А. Остроумов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л., 1986. – Т. 9. – С. 87–97.

Максимова Э. А. Микробиология вод Байкала / Э. А. Максимова, В. Н. Максимов. – Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та, 1989. – 168 с.

Маргалев Р. Облик биосферы / Р. Маргалев. – М. : Наука, 1992. – 214 с.

Математическое моделирование экосистемы Ладожского озера / В. В. Меншуткин [и др.]. – СПб : Препринт СПЭМИ, 1998. – 76 с.

Маторин Д. Н. Использование люминесцентных методов для исследования состояния фотосинтетического аппарата и его реакции на воздействие факторов внешней среды / Д. Н. Маторин, П. С. Венедиктов, А. Б. Рубин // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л., 1985. – С. 102–116.

Межгодовая динамика планктонных копепод озера Байкал / О. М. Кожова [и др.] // Гидробиол. журн. – 1986. – Т. 22, № 6. – С. 17–26.

Меншуткин В. В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных / В. В. Меншуткин. – Л. : Наука, 1971. – 196 с.

Метод биотестирования водной среды с использованием коловратки / А. О. Гроздов [и др.] // Методы биотестирования вод. – Черноголовка, 1988. – С. 47–50.

Миничева Г. Г. Использование показателей поверхности бентосных водорослей для экспресс-диагностики трофо-сапробионтного состояния прибрежных экосистем // Альгология. – 1998. – Т. 8, № 3. – С. 61–67.

Миничева Г. Г. Прогнозирование структуры фитобентоса с помощью показателей поверхности водорослей // Бот. журн. – 1990. – Т. 75, № 11. – С. 1682–1690.

Миронов О. Г. Загрязнение нефтью // Итоги науки и техники. Общ. экология. Биоценология. Гидробиология. – М., 1976. – Т. 3. – С. 81–109.

Михайловский Г. Е. Жизнь и ее организация в пелагиали Мирового океана / Г. Е. Михайловский. – М. : Наука, 1992. – 270 с.

Михайловский Г. Е. Описание и оценка состояния планктонных сообществ / Г. Е. Михайловский. – М. : Наука, 1988. – 214 с.

Михайловский Г. Е. Термодинамические аспекты системного подхода в экологии // Человек и биосфера. – М., 1978. – С. 103–122.

Моделирование экосистемы на основе одноклеточных организмов / Г. Н. Фиштейн [и др.] // Человек и биосфера. – М., 1983. – Вып. 7. – С. 172–198.

Мокрый А. В. Использование структурной эксэргии в качестве интегрального показателя состояния экосистемы / А. В. Мокрый, Е. А. Зилов // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2006. – Т. 8, № 3. – С. 93–98.

Мониторинг и оценка состояния Байкала и Прибайкалья / под ред. Ю. А. Израэля, Ю. А. Анохина. – Л. : Гидрометеиздат, 1991. – 238 с.

Мониторинг состояния озера Байкал / под ред. Ю. А. Израэля, Ю. А. Анохина. – Л. : Гидрометеиздат, 1987. – 260 с.

Мусатов А. П. Пространственно-временная структура водных экосистем / А. П. Мусатов. – М. : Наука, 1994. – 118 с.

Некоторые перспективы оценки влияния продуктов техногенеза на экосистему оз. Байкал / Д. И. Стом [и др.] // Геохимия техногенных процессов. – М. : Наука, 1990. – С. 117–123.

Николис Г. Познавание сложного. Введение / Г. Николис, И. Пригожин ; пер. с англ. – М. : Мир, 1990. – 344 с.

Николис Г. Самоорганизация в неравновесных системах / Г. Николис, И. Пригожин ; пер. с англ. – М. : Мир, 1979. – 512 с.

Никулина В. Н. Методы биологических испытаний в гидробиологических исследованиях / В. Н. Никулина // Экология. – 1985. – № 3. – С. 55–63.

О возможности использования лабораторных морских экосистем в водной токсикологии / В. И. Белецкий [и др.] // Биол. науки. – 1982. – № 2. – С. 65–70.

О возможностях оценки качества природных вод по гетеротрофной активности микроорганизмов / В. А. Брызгало [и др.] // Методы биоиндикации и биотестирования природных вод. – 1987. – Вып. 1. – С. 118–126.

Одум Ю. Экология : в 2 т. / Ю. Одум ; пер. с англ. Ю. М. Фролова ; под ред. В. Е. Соколова. – М. : Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.

Опыт и проблемы химического мониторинга Байкала / Г. И. Галазий [и др.] // Проблемы экологии. – Т. 2. – Новосибирск, 1995. – С. 18–27.

Ота К. Экология и системный анализ // Канкё дзёхо касаку. – 1980. – Т. 9, № 1. – С. 28–36 (Яп.).

Пислегина Е. В. Временная изменчивость численности и биомассы вида-эдификатора байкальского зоопланктона *Epischura baicalensis* Sars /

Е. В. Пислегина, Б. К. Павлов, Е. А. Зилов // Экосистемы и природные ресурсы горных стран. – Новосибирск : Наука, 2004. – С. 123–127.

Пислегина Е. В. Динамика доминирующих видов зоопланктона озера Байкал 1982–2002 гг. (по данным НИИ биологии) / Е. В. Пислегина, Е. А. Зилов // Научные основы сохранения водосборных бассейнов: междисциплинарные подходы к управлению природными ресурсами : тез. междунар. конф. (Улан-Удэ (Россия) – Улан-Батор (Монголия)), 1–8 сент. 2004 г. – Улан-Удэ, 2004. – Т. 1. – С. 173–175.

Поглощение живых и мертвых микроорганизмов байкальской эпишурой / Д. И. Стом [и др.] // Гидробиол. журн. – 1993. – Т. 29, № 4. – С. 35–49.

Потапова Н. А. Биотестирование токсичности вод на основе учета ростовой реакции бактериальных культур / Н. А. Потапова, Т. В. Королевская // Методы биоиндикации и биотестирования природных вод. – 1987. – Вып. 1. – С. 103–109.

Потапова Н. А. Метод биотестирования загрязненных вод с помощью культур водных микроорганизмов / Н. А. Потапова, Т. В. Королевская // Методы биотестирования вод. – Черноголовка, 1988. – С. 17–18.

Потапова Н. А. Ростовая реакция водных бактерий как биологический тест на токсичность водной среды / Н. А. Потапова, Т. В. Королевская // Гидробиол. журн. – 1986. – Т. 22, № 2. – С. 46–49.

Применение метода регистрации замедленной флуоресценции для биотестирования загрязненности природных вод гербицидами и фитотоксическими веществами / Д. Н. Маторин [и др.] // Методы биоиндикации и биотестирования природных вод. – 1987. – Вып. 1. – С. 18–25.

Проблемы регионального мониторинга состояния озера Байкал / под ред. Ю. А. Израэля [и др.]. – Л. : Гидрометеиздат, 1983. – 206 с.

Программа действий. Повестка дня на XXI век и другие документы конференции в Рио-де-Жанейро. – Женева : За наше общее будущее, 1992. – 70 с.

Реймерс Н. Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы) / Н. Ф. Реймерс. – М. : Россия молодая, 1996. – 367 с.

Розенберг Г. С. Математические модели экологического прогнозирования // Человек и биосфера. – М., 1983. – Вып. 8. – С. 86–108.

Святенко Г. С. Тенденции изменения состояния байкальского фитопланктона в районе антропогенного воздействия : дис. ... канд. биол. наук / Г. С. Святенко. – Иркутск, 2005. – 130 с.

Сезонная динамика массовых родов фитопланктона в озере Байкал / Л. Р. Измestьева [и др.] // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2006. – Т. 8, № 3. – С. 191–196.

Сериков П. Е. Аналитическое моделирование водной экосистемы на основе методов неравновесной термодинамики / П. Е. Сериков, Е. А. Зилов // Оценка состояния водных и наземных экологических систем. – Новосибирск : Наука, 1994. – С. 82–88.

Смит Дж. М. Модели в экологии / Дж. М. Смит ; пер. с англ. – М. : Мир, 1976. – 184 с.

Совершенствование регионального мониторинга состояния озера Байкал / под ред. Ю. А. Израэля [и др.]. – Л. : Гидрометеиздат, 1985. – 295 с.

Стариков Г. В. Голомянки Байкала / Г. В. Стариков. – Новосибирск : Наука, 1977. – 104 с.

Степанова Л. А. Опыт изучения влияния загрязнений на планктон методом изолированных объемов воды / Л. А. Степанова, В. В. Бульон // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. – Л., 1979. – С. 5–20.

Страшкраба М. Пресноводные экосистемы. Математическое моделирование / М. Страшкраба, А. Гнаук ; пер. с англ. В. А. Пучкина ; под ред. В. И. Беляева. – М. : Мир, 1989. – 376 с.

Строганов Н. С. Метод биотестирования качества вод с использованием дафний / Н. С. Строганов, Е. Ф. Исакова, Л. В. Колосова // Методы биоиндикации и биотестирования природных вод. – 1987. – Вып. 1. – С. 5–12.

Строганов Н. С. Сравнительная чувствительность гидробионтов к токсикантам // Итоги науки и техники. Общ. экология. Биоценология. Гидробиология. – М., 1976б. – Т. 3. – С. 151–176.

Строганов Н. С. Токсическое загрязнение водоемов и деградация водных экосистем // Итоги науки и техники. Общ. экология. Биоценология. Гидробиология. – М., 1976а. – Т. 3. – С. 5–47.

Телитченко М. М. Метод кислотных эритрограмм как тест-реакция на токсичность воды / М. М. Телитченко, Л. А. Грановская // Методы биотестирования вод. – Черногловка, 1988. – С. 69–73.

Тенденции изменений температурного режима озера Байкал и индекс Североатлантических колебаний (NAO) / Л. Р. Измestьева [и др.] // IX Съезд Гидробиологического Общества РАН : тез. докл. – Тольятти, 2006. – Т. 1. – С. 189.

Тяжелые металлы в поверхностных водах Байкала / В. В. Элиас [и др.] // Проблемы экологии. – Т. 2. – Новосибирск, 1995. – С. 28–33.

Федоров В. Д. К стратегии экологического прогноза // Биол. науки. – 1982. – № 7. – С. 5–20.

Федоров В. Д. Проблема оценки нормы и патологии состояния экосистем // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. – Л., 1977. – С. 6–12.

Федоров В. Д. Результаты изучения фитопланктона и гидробиологический контроль качества вод // О методах изучения фитопланктона и его активности. – М., 1979. – С. 154–158.

Федоров М. П. Методические основы определения антропогенного воздействия на водную систему / М. П. Федоров, И. П. Заир-Бек // Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды. – Л., 1985. – Вып. 8. – С. 3–7.

Филенко О. Ф. Изолированные пресноводные экосистемы и их применение для индикации экологических нарушений / О. Ф. Филенко, Г. Д. Лебедева // Биол. индикация в антропоэкологии. – Л., 1984. – С. 132–136.

Чанг Р. Физическая химия с приложениями к биологическим системам / Р. Чанг. – М.: Мир, 1980. – 662 с.

Штофф В. А. Моделирование и философия / В. А. Штофф. – Л.: Наука, 1966. – 302 с.

Эйген М. Гиперцикл / М. Эйген, П. Шустер; пер. с англ. – М.: Мир, 1982. – 270 с.

Экологический анализ результативности мониторинга озера Байкал / О. М. Кожова [и др.] // Изучение загрязнения окружающей среды и его влияния на биосферу. – М., 1986. – С. 158–166.

A long-term study of the Hellingsee (1975–1992) / R. Adrian [et al.] // Archive of Hydrobiology. – 1995. – Vol. 133, N 3. – P. 315–337.

A manual of Marine Experimental Ecosystems / L. Guanguo [et al.]. – Halifax: Dalhouse University, 1991. – 178 p.

A prototype information system / D. C. L. Lam [et al.] // Journal of Biological System. – 1994. – Vol. 2. – P. 499–517.

Addition of phosphate and ammonia and their effects on primary productivity by phytoplankton of lake Dom Helvecio in experiments using large enclosures / R. Henry [et al.] // Limnological Studies of the Rio Doce Valley Lakes, Brazil. – Sao Paulo, 1997. – P. 391–398.

Adrian R. Calanoid-cyclopoid interactions: evidence from an 11-year field study in a eutrophic lake // Freshwater Biology. – 1997. – Vol. 38. – P. 315–325.

Algal bio-assays: their significance in monitoring water quality with respect to nutrients and toxicants / P. Couture [et al.]. – 1985. – Vol. 47, N 2. – P. 128–158.

An outdoor model simulating a Baltic Sea littoral ecosystem / M. Notini [et al.] // Oikos. – 1977. – Vol. 28. – P. 2–9.

Andreu J. AQUATOOL, a computer assisted support system for water resources research management including conjunctive use / J. Andreu, J. Capilla, E. Sanchis // Decision Support Systems. – Berlin, 1991. – P. 1–26.

Aoki I. Ecological study of lakes from an entropy viewpoint // Ecological Modelling. – 1989. – Vol. 49. – P. 81–87.

Aoki I. Entropy balance in lake Biwa // Ecological Modelling. – 1987. – Vol. 37. – P. 235–248.

Aoki I. Entropy laws in ecological networks at steady state // Ecological Modelling. – 1988. – Vol. 42. – P. 289–303.

Application of combined physical-chemical lake model / G.-H. Goudsmit [et al.] // Sustainable Lake Management. – Copenhagen, 1999. – P. 373–376.

Assessing the potential extent of damage to inland lakes in Eastern Canada due to acidic deposition / C. K. Minns [et al.] // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1990. – Vol. 47. – P. 821–830.

Auclair J. C. Total dissolved phosphorus / J. C. Auclair, P. Brassard, P. Couture // Water Resources. – 1985. – Vol. 19. – P. 1447–1453.

Bance K. Experimental marine ecosystem enclosures in a historical perspective // Marine Mesocosms. – N. Y., 1982. – P. 11–24.

Bartell M. S. Ecological Risk Estimation / M. S. Bartell, R. H. Gardner, R. V. O'Neil. – Boca Raton [etc.] : Lewis Publishers, 1992. – 252 p.

Baveco J. M. An object-oriented tool / J. M. Baveco, R. Lingeman // Ecological Modelling. – 1992. – Vol. 61. – P. 267–286.

Beck M. B. A procedure for modelling // Mathematical Modelling of Water Quality. – Chichester, 1983. – P. 11–41.

Beers J. R. Controlled ecosystem pollution experiment : effect of mercury on enclosed water columns. IV. Zooplankton population dynamics and production / J. R. Beers, M. R. Reeve, G. D. Grice // Marine Science Communications. – 1977. – Vol. 3. – P. 355–394.

Belanger S. E. Review of Experimental microcosm, mesocosm, and field tests used to evaluate the potential hazard of surfactants to aquatic life and the relation to single species data // Freshwater Field Tests. – Boca Raton : Lewis Publishers, 1994. – P. 287–314.

Bernardi de R. Biomanipulation in Lakes and Reservoirs Management / R. de Bernardi, G. Giussani (eds.). – Shiga : ILEC & UNEP, 1995. – 211 p.

Bernardi de R. Selective feeding of zooplankton with special reference to blue-green algae in enclosure experiments / R. de Bernardi, G. Giussani, E. L. Pedretti // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. – 1982. – V. 40. – P. 113–128.

Bertalanffy von L. The theory of open systems in physics and biology // Science. – 1950. – Vol. 111. – P. 23–29.

Beyers R. J. Ecological Microcosms / R. J. Beyers, H. T. Odum. – N. Y. : Springer-Verlag, 1993. – 557 p.

Biological responses to typhoon-induced mixing in two morphologically distinct basins of lake Biwa / J. J. Frenette [et al.] // ANSWER' 97. – Nanjing, 1997. – P. 25.

Biswas A. K. Effective monitoring of lake waters // Guidelines of Lake Management. – 1991. – Vol. 2. – P. 83–96.

Bouron T. A. Communication and environment model for multi-agent systems // Modelling and Simulation. – Copenhagen, 1991. – P. 220–225.

Boyle T. R. Effects of the aquatic herbicide 2,4-DMA on the ecology of experimental ponds // Environmental Pollution. – 1980. – Vol. 21. – P. 35–49.

Brockmann U. N. Pelagic Mesocosms: Process studies // Enclosed Experimental Marine Ecosystems. – N. Y., 1990. – P. 81–108.

Brockway D. L. Fate and effects of atrazine in small aquatic microcosms / D. L. Brockway, P. D. Smith, F. E. Stancil // Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology. – 1984. – Vol. 32. – P. 345–353.

Brockway D. L. Fate and effects of pentachlorophenol in hard- and soft-water microcosms / D. L. Brockway, P. D. Smith, F. E. Stancil // Chemosphere. – 1984. – Vol. 13, N 12. – P. 1363–1377.

Broeckel von K. Sedimentation of phytoplankton cells within controlled experimental ecosystems following launching, and implications for further enclosure studies // Marine Mesocosms. – N. Y., 1982. – P. 251–259.

Cairns J. The case for direct measurements of environmental response to hazardous materials // Water Resources Bulletin. – 1986. – Vol. 22, N 5. – P. 841–842.

Canale R. P. Stochastic analyses / R. P. Canale, D. I. Seo // Water Resources. – 1996. – Vol. 30. – P. 95–102.

Carpenter S. Global change and freshwater ecosystems / S. Carpenter, S. Fisher, N. Grimm, J. Kitchell // Annual Review of Ecological Systems. – 1992. – Vol. 23. – P. 119–139.

Chapra S. C. Long-term phenological model / S. C. Chapra, R. P. Canale // Water Resources. – 1991. – Vol. 25. – P. 707–715.

Christensen E. R. Aquatic ecotoxicology // Schweiz. Zeitschrift fuer Hydrobiologie. – 1984. – Vol. 46, N 1. – P. 100–108.

Climate change and phytoplankton community structure in lake Baikal / M. V. Moore [et al.] // Lake-Climate Change Conference at L. Tahoe September, 2008. – 2008.

Climate Change and the World's "Sacred Sea"—Lake Baikal, Siberia / M. V. Moore [et al.] // BioScience. – 2009. – Vol. 59, N 5. – P. 405–417.

Collins T. M. Plankton of acid-stressed lake / T. M. Collins, P. A. Lane // Verh. Internat. Verein. Limnol. – 1984. – Vol. 22. – P. 395–400.

Comparison of single-species, microcosm and experimental pond responses to atrazine exposure / D. P. Larsen [et al.] // *Environmental Toxicology and Chemistry*. – 1986. – Vol. 5. – P. 179–190.

Connel D. Ecotoxicology – a new approach to understanding hazardous chemicals in the environment // *Search*. – 1986. – Vol. 17, N 1–2. – P. 27–31.

Conover R. J. Comments on the use of a deep tank in planktonological researches / R. J. Conover, M. A. Paranjape // *Helgolaender Wissenschaftliche Meeresunters.* – 1977. – Vol. 30, N 1/4. – P. 105–117.

Continuous culturing of natural phytoplankton communities in the Experimental Lakes Area / F. de Noyelles [et al.] // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1980. – Vol. 37. – P. 424–433.

Controlled ecosystem pollution experiment: effect of mercury on enclosed water columns. II. Marine bacterioplankton / F. Azam [et al.] // *Marine Science Communications*. – 1977a. – Vol. 3. – P. 313–329.

Controlled ecosystem pollution experiment: effect of mercury on enclosed water columns. I. Manipulation of experimental enclosures / M. Takahasi [et al.] // *Marine Science Communications*. – 1977b. – Vol. 3. – P. 291–312.

Cooke G. D. Aquatic laboratory microecosystems and communities // *The Structure and Function of Fresh-Water Microbial Communities*. – Charlottesville, 1971. – P. 47–85.

Costanza R. Ecosystem Health: New Goals for Environmental Management / R. Costanza, B. G. Norton, B. D. Haskell (eds.). – Washington : Island Press, 1992. – 269 p.

Costanza R. Toward an operational definition of ecosystem health // *Ecosystem Health*. – Washington, 1992. – P. 239–256.

Craft D. Predicting water quality data in an unfilled reservoirs using microcosms sediment-water simulation // *Environ. Geochem. Health*. – 1985. – Vol. 7, N 4. – P. 134–140.

Cuiker B. E. Field experiment on the influences of suspended clay and P on the plankton of a small lake // *Limnology and Oceanography*. – 1987. – Vol. 32. – P. 840–847.

Davies J. M. Experiments with large enclosed ecosystems / J. M. Davies, J. C. Gamble // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. – 1979. – Vol. 286. – P. 523–544.

DeAngelis D. L. Individual-Based Models and Approaches in Ecology / D. L. DeAngelis, L. J. Gross. – N. Y. : Chapman Hall, 1992. – 356 p.

Degermendzhy A. G. Prognostication of water quality and condition of ecosystems in Siberian reservoirs and Yenissei River: Biophysical approach // *Abstracts of ANSWER'97*. – 1997. – P. 28.

Development of Lake Ladoga ecosystem models: modelling of the phytoplankton succession in the eutrophication process / L. A. Rukhovets [et al.] // *Ecological Modelling*. – 2003. – Vol. 165. – P. 49–77.

Dyne van G. M. Ecosystems, System Ecology and Systems Ecologists / G. M. van Dyne. – Oak Ridge: Oak Ridge Nat. Lab., 1966. – 40 p.

Ebenhoeh H. W. Coexistence of an unlimited number of algal species in a model system // Theoretical Population Biology. – 1988. – Vol. 34. – P. 130–144.

Ecosystem-level testing of a synthetic pyrethroid insecticide in aquatic mesocosms / E. C. Webber [et al.] // Environmental Toxicology and Chemistry. – 1992. – Vol. 11. – P. 87–105.

Edmonson W. T. Measurements of production in fertilised salt water / W. T. Edmonson, Y. H. Edmonson // Journal of Marine Researches. – 1947. – Vol. 6, N 3. – P. 228–246.

Effects of chronic exposure to coal-derived oil on freshwater ecosystems : II. Experimental ponds / J. M. Giddings [et al.] // Environmental Toxicology and Chemistry. – 1984. – Vol. 3. – P. 465–488.

Effects of permethrin on phytoplankton and zooplankton in an enclosure ecosystem in a pond / M. Yasuno [et al.] // Hydrobiologia. – 1988. – Vol. 59. – P. 247–258.

Effects of perturbations on estuarine microcosms / D. R. Heinle [et al.] // Marsh-Estuarine Systems Simulation. – Columbia : University of South Carolina Press, 1979. – P. 119–141.

Effects of pollution on freshwater organisms / G. L. Phipps [et al.] // Journal of Water Pollution Control Federation. – 1984. – Vol. 56, N 6. – P. 725–758.

Effects of sediment – bound bifenthrin on gizzard shad and plankton in experimental tank mesocosms / R. W. Drenner [et al.] // Environmental Toxicology and Chemistry. – 1993. – Vol. 12. – P. 1297–1306.

Elmgren R. The use of experimental ecosystems for evaluating the environmental impact of pollutants : a comparison of an oil spill in the Baltic sea and two long-term, low-level oil addition experiments in mesocosms / R. Elmgren, J. B. Frithsen // Marine Mesocosms : Biological and Chemical Research in Experimental Ecosystems. – N. Y. ; Berlin ; Heidelberg : Springer-Verlag, 1982. – P. 153–165.

Environmental assessment of a phthalate ester, di (2-ethylhexyl) phthalate, derived from a marine microcosm / K. T. Perez [et al.] // Aquatic Toxicology and Hazard Assessment: Sixth Symposium. – Baltimor : ASTM, 1983. – P. 180–191.

Evans M. S. Research and monitoring strategies for the long-term protection of lakes in an increasing developed world / M. S. Evans, R. D. Robarts, M. T. Arts // ANSWER'97. – Nanjing, 1997. – P. 48.

Experimental investigation of lake Baikal eutrophication and toxification in situ / E. A. Silow [et al.] // Proc. of the First Vereschagin's Conference. – Listvyanka, 1989. – P. 45.

Fate and effects of pulp mill chlorophenolic 4,5,6-trichloroguaiacol in a model brackish water ecosystem / A. Rosemarin [et al.] // The Science of the Total Environment. – 1990. – Vol. 92. – P. 69–89.

Fedra K. Interactive environmental software // Informatik fuer den Umweltschutz. – Wien, 1990. – P. 735–744.

Fedra K. Models, GIS and Expert Systems / K. Fedra, E. Weigkricht, L. Winkelbauer // Computer Applications for Environmental Impact Analysis. – Wien, 1991. – P. 13–22.

Fraleigh P. C. Inorganic carbon limitation during ecological succession in aquatic microcosms / P. C. Fraleigh, P. C. Dibert // Microcosms in Ecological Research. – Washington, 1980. – P. 369–401.

Freshwater community responses to mixtures of agricultural pesticides : effects of atrazine and bifenthrin / K. D. Hoagland [et al.] // Environmental Toxicology and Chemistry – 1993. – Vol. 12. – P. 627–637.

Freshwater Field Tests for Hazard Assessment of Chemicals / Hill I. R. (ed.) [et al.]. – Boca Raton : Lewis Publishers, 1994. – 561 p.

Frid C. Ecology of Aquatic Management / C. Frid, M. Dobson. – L. ; N. Y. ; Toronto : Pearson Education Ltd, 2002. – 274 p.

Friedrich G. The use of biological material / G. Friedrich, D. Chapman, A. Beim // Water Quality Assessments: A Guide to the use of Biota, Sediments and Water in Environmental Monitoring. – L. : Chapman & Hill, 1992. – P. 171–238.

Gamble J. C. Mesocosms : statistical and experimental design considerations // Enclosed Experimental Marine Ecosystems: A Review and Recommendations. – N. Y., 1990. – P. 188–196.

Gause G. F. Verificaciones Experimentales de la Theorie Mathematique de la Lutte pour la Vie / G. F. Gause. – Paris : Hermann et C^{ie}, 1935. – 61 p.

Gearing J. N. The role of aquatic microcosms in ecotoxicological research // Ecotoxicology : Problems and Approaches. – N. Y. ; Berlin ; Heidelberg ; L. ; Paris ; Tokyo : Springer-Verlag, 1989. – P. 411–472.

Gilbert J. J. Competition between rotifers and daphnia // Ecology. – 1985. – Vol. 66, N 6. – P. 1943–1950.

GIS description of intertidal areas / W. R. Congleton [et al.] // Ecological Modelling. – 1999. – Vol. 116. – P. 63–75.

Gleick P. H. Water in crisis: paths to sustainable water use // Ecological Applications. – 1998. – Vol. 8. – P. 571–579.

Gnauck A. H. Gleichgewicht und Stabilitaets limnischer Oekosysteme // Hercynia N. F. – 1980. – Bd. 16. – S. 88–101.

Gnauck A. H. Grundlagen der Stabilitätsanalyse limnischer Oekosysteme // Acta Hydrochimica et Hydrobiologica. – 1979. – Bd. 7, Hf. 1. – S. 5–25.

Gnauck A. H. Stochastische Modelle // Ingenieuroekologie. – Jena, 1983. – S. 191–199.

Gnauck A. H. Strukturelle und funktionelle Aenderungen in aquatischen Oekosystemen // Kongress- und Tagungsberichte Martin-Luther-Univ. Halle. – Wittenberg, 1982. – S. 335–344.

Gnauck A. H. Zur mathematischen Modellierung eines limnischen Oekosystemen // Acta Hydrochimica et Hydrobiologica. – 1974. – Bd. 2. – S. 499–504.

Goldman C. R. A method of studying nutrient limiting factors in situ in water columns isolated by polyethylene film // Limnology and Oceanography. – 1962. – Vol. 7. – P. 99–101.

Goldman C. R. Interannual fluctuations in primary production : two subalpine lakes / C. R. Goldman, A. Jassby, T. Powell // Limnology and Oceanography. – 1989. – Vol. 34, N 2. – P. 310–323.

Golterman H. L. Physiological Limnology / H. L. Golterman. – Amsterdam : Elsevier, 1975. – 490 p.

Grice G. D. Marine Mesocosms. Biological and Chemical Research in Experimental Ecosystems / G. D. Grice, M. R. Reeve (eds.). – N. Y. : Springer-Verlag, 1982. – 430 p.

Gross L. J. Ecology : An idiosyncratic overview // Biomathematics. – 1986. – Vol. 17. – P. 3–15.

Guanguo L. Different types of ecosystem experiments // Enclosed Experimental Marine Ecosystems. – N. Y., 1990. – P. 7–20.

Habte M. Protozoan density and the coexistence of protozoan predators and bacterial prey / M. Habte, M. Alexander // Ecology. – 1978. – Vol. 59, N 1. – P. 140–146.

Hairston N. G. Ecological Experiments. Purpose, Design, and Execution / N. G. Hairston. – Cambridge : University Press, 1991. – 370 p.

Håkanson L. Predictive Limnology : Methods for predictive modelling / L. Håkanson, R. H. Peters. – Leiden : Backhuis Publishers, 1995. – 472 p.

Håkanson L. The Lake Foodweb : Modelling predation and abiotic/biotic interactions / L. Håkanson, V. Boulion. – Leiden : Backhuis Publishers, 2002. – 368 p.

Halfon E. Optimal experimental conditions to validate volatilisation models of toxic contaminants // Complex Ecology. – New Jersey, 1995. – P. 279–294.

Hamala J. A. The effects of atrazine on periphyton communities in controlled laboratory ecosystems / J. A. Hamala, H. P. Kollig // Chemosphere. – 1985. – Vol. 14, N 9. – P. 1391–1408.

Haskell B. D. What is ecosystem health and why we worry about it? / B. D. Haskell, B. G. Norton, R. Costanza // Ecosystem health. – Washington, 1992. – P. 3–20.

Havens K. E. Acid and aluminium effects on freshwater zooplankton : an in situ mesocosm study / K. E. Havens, R. T. Heath // Environmental Pollution. – 1989. – Vol. 62. – P. 195–211.

Havens K. E. Acidification effects on the algal-zooplankton interface // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1992. – Vol. 49. – P. 2507–2514.

Havens K. E. An experimental comparison of the effects of two chemical stressors on a freshwater zooplankton assemblage // Environmental Pollution. – 1994a. – Vol. 84. – P. 245–251.

Havens K. E. Freshwater plankton community succession during experimental acidification / K. E. Havens, J. De Costa // Archive of Hydrobiology. – 1987. – Vol. 111. – P. 37–65.

Havens K. E. Structural and functional responses of a freshwater community to acute copper stress // Environmental Pollution. – 1994b. – Vol. 86. – P. 259–266.

Heimbach F. Comparison of the effects of a herbicide (Metamitron) in outdoor pond microcosms and in standardised laboratory tests // Freshwater Field Tests for Hazard Assessment of Chemicals. – Boca Raton, 1994. – P. 339–344.

Henry R. Enrichment experiments and their effects on phytoplankton (biomass and primary productivity) / R. Henry, J. G. Tundisi, M. do Socorro Rodrigues de Ibazez // Limnological Studies of the Rio Doce Valley Lakes, Brazil. – Sao Paulo, 1997. – P. 243–264.

Herbes S. Predictive models and field studies of the fate of complex mixtures // Environmental Hazard Assessment of Effluents. – N. Y., 1986. – P. 172–190.

Herman D. Impact of atrazine on periphyton in freshwater enclosures and some ecological consequences / D. Herman, N. K. Kaushik, H. R. Salmon // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1986. – Vol. 43. – P. 1917–1925.

Hirata H. Information theory and ecological networks // Complex Ecology. – New Jersey, 1995. – P. 623–642.

Holzbecher E. Salinization of groundwater from salt lakes – conceptual and numerical models // Sustainable Lake Management. – Copenhagen, 1999. – P. 359–361.

Hommen U. Application of a plankton simulation model to outdoor-microcosm case studies / U. Hommen, H.-T. Rattle // Freshwater Field Tests for Hazard Assessment of Chemicals. – Boca Raton, 1994. – P. 493–502.

Huckins J. N. Modular containers for microcosms and process model studies on the fate and effects of aquatic contaminants / J. N. Huckins, J. D. Petty // *Chemosphere*. – 1984. – Vol. 13, N 12. – P. 1329–1341.

Hurlbert S. H. Effects of organophosphorous insecticide on the phytoplankton, zooplankton, and insect populations of fresh-water ponds / S. H. Hurlbert, M. S. Mulla, H. R. Wilson // *Ecological Monographs*. – 1972. – Vol. 42. – P. 269–299.

Hutchinson G. The paradox of the plankton // *American Naturalist*. – 1961. – Vol. 95. – P. 137–146.

Imberger J. Physical limnology / J. Imberger, J. C. Patterson // *Advances in Applied Mechanics*. – 1990. – Vol. 27. – P. 303–475.

Imhoff R. R. Toxic substances management principles derived from the experience with water quality management in the Ruhr river Basin / R. R. Imhoff, P. Koppe, E. A. Nusch // *Guidelines of Lake Management*. – 1991. – Vol. 4. – P. 127–160.

Impact of hexazinone and metilsulfuron methyl on the phytoplankton community of a mixed-wood/boreal forest lake / D. G. Thompson [et al.] // *Environmental Toxicology and Chemistry*. – 1993a. – Vol. 12. – P. 1695–1707.

Impact of hexazinone and metilsulfuron methyl on the zooplankton community of a boreal forest lake / D. G. Thompson [et al.] // *Environmental Toxicology and Chemistry*. – 1993b. – Vol. 12. – P. 1709–1717.

Improved calibration of a eutrophic model by use of the size variation due to succession / S. E. Jørgensen [et al.] // *Ecological Modelling*. – 2002. – Vol. 153. – P. 269–277.

Influence of 2,4,6-trichlorophenol and pentachlorophenol on the biota of aquatic systems / W. Schauerte [et al.] // *Chemosphere*. – 1982. – Vol. 11. – P. 71–79.

Influence of bag dimensions on the development of enclosed plankton communities during POSER / J. Kuiper [et al.] // *Marine Ecology : Progress Series*. – 1983. – Vol. 14. – P. 9–17.

Influence of benzene on the phytoplankton and on *Daphnia pulex* in compartments of an experimental pond / J. P. Lay [et al.] // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. – 1985. – Vol. 10. – P. 218–227.

Influence of biogenous elements on components of the lake Baikal plankton community / E. A. Silow [et al.] // *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica*. – 1991. – Vol. 19, N 6. – P. 629–634.

Influence of size on fate and ecological effects of Kepone in physical models / K. T. Perez [et al.] // *Ecological Applications*. – 1991. – Vol. 1. – P. 237–248.

Influence of tetra chloroethylene on the biota of aquatic systems: toxicity to phyto- and zooplankton species in compartments of a natural ponds /

J. P. Lay [et al.] // Archive of Environmental Contamination and Toxicology. – 1984. – Vol. 13. – P. 135–142.

Ishida N. Utilisation of nutrients by natural phytoplankton in enriched lake waters / N. Ishida, O. Mitamura // Japan Journal of Limnology. – 1986. – Vol. 47, N 4. – P. 345–350.

Izmest'eva L. R. Long-term dynamics of the lake Baikal plankton community / L. R. Izmest'eva, E. A. Silow // Management of Lake Basins for their Sustainable Use: Global Experience. – Nairobi, 2005. – P. 154.

Izmest'eva L. R. Long-term dynamics of zooplankton community in the Southern Baikal / L. R. Izmest'eva, E. A. Silow // SIL XXIX Congress, Lahti, Finland, 8–14 August, 2004. – 2004. – P. 233–234.

Izmest'eva L. R. Relationship of production and destruction processes in ecological monitoring in water bodies / L. R. Izmest'eva, S. V. Shimaraeva // Abstracts of ANSWER'97. – Nanjing, 1997. – P. 4.

Jackson J. Heavy metals and other inorganic toxic substances // Guidelines of Lake Management. – 1991. – Vol. 4. – P. 65–80.

Jassby A. Interannual fluctuations in primary production: Castle Lake / A. Jassby, T. Powell, C. Goldman // Limnology and Oceanography. – 1990. – Vol. 35, N 5. – P. 1021–1038.

Jørgensen S. E. Development of models able to account for changes in species composition // Ecological Modelling. – 1992c. – Vol. 62. – P. 195–208.

Jørgensen S. E. Ecosystem as self-organising critical systems / S. E. Jørgensen, H. Mejer, S. N. Nielsen // Ecological Modelling. – 1998. – Vol. 111. – P. 261–268.

Jørgensen S. E. Ecotoxicological research – historical development and perspectives // Ecotoxicology. – John Wiley & Sons, 1998. – P. 3–15.

Jørgensen S. E. Emergy, environ, exergy and ecological modelling / S. E. Jørgensen, S. N. Nielsen, H. Mejer // Ecological Modelling. – 1995a. – Vol. 77. – P. 99–109.

Jørgensen S. E. Exergy and ecological systems analysis // Complex Ecology: the Part-Whole Relation in Ecosystem. – Englewood Cliffs, 1995. – P. 568–584.

Jørgensen S. E. Explanation of ecological rules and observation by application of ecosystem theory and ecological models // Ecological Modelling. – 2002. – Vol. 158. – P. 241–248.

Jørgensen S. E. Explanation of the observed structure of functional feeding groups of aquatic macro-invertebrates by an ecological model and the maximum exergy principle / S. E. Jørgensen, P. Verdonschot, S. Lek // Ecological Modelling. – 2002b. – Vol. 158. – P. 233–240.

Jørgensen S. E. Fundamentals of Ecological Modelling / S. E. Jørgensen. – 2nd ed. – Amsterdam : Elsevier, 1994a. – 628 p.

Jørgensen S. E. Fundamentals of Ecological Modelling / S. E. Jørgensen, G. Bendoricchio. – 3d ed. – Amsterdam : Elsevier, 2001. – 530 p.

Jørgensen S. E. Handbook of Ecological and Environmental Modelling / S. E. Jørgensen, B. Halling-Soerensen, S. N. Nielsen (eds.). – Baton Rouge : Lewis Publishers, 1995b. – 1150 p.

Jørgensen S. E. Handbook of Ecological Parameters and Ecotoxicology / S. E. Jørgensen, S. N. Nielsen, L. A. Jørgensen. – Amsterdam : Elsevier, 1991. – 1263 p.

Jørgensen S. E. Integration of Ecosystem Theories : a Pattern / S. E. Jørgensen. – Doedrecht ; Boston ; L. : Kluwer Academic Publishers, 1992a. – 383 p.

Jørgensen S. E. Integration of Ecosystem Theories : a Pattern / S. E. Jørgensen. – 2nd ed. – Doedrecht ; Boston ; L. : Kluwer Academic Publishers, 1997b. – 400 p.

Jørgensen S. E. Lake Shore Management / S. E. Jørgensen, H. Loeffler (eds.). – Shiga : ILEC&UNEP, 1990. – 174 p.

Jørgensen S. E. Management and modelling of lake acidification // Management of lake acidification. – Shiga : ILEC&UNEP, 1993. – P. 79–104.

Jørgensen S. E. Models of the structural dynamics in lakes and reservoirs / S. E. Jørgensen, S. N. Nielsen // Ecological Modelling. – 1994. – Vol. 74. – P. 39–46.

Jørgensen S. E. Overview of the model types available for development of ecological models // Ecological Modelling. – 2008. – Vol. 215. – P. 3–9.

Jørgensen S. E. Parameters, ecological constraints and exergy // Ecological Modelling. – 1992b. – Vol. 62. – P. 163–170.

Jørgensen S. E. Principles of Lake Management / S. E. Jørgensen, R. A. Vollenweider (eds.). – Shiga : ILEC&UNEP, 1988. – 199 p.

Jørgensen S. E. Recent development of ecological modelling with particular emphasis on models of lakes and reservoirs // Korean Journal of Limnology. – 1997a. – Vol. 30. – P. 481–495.

Jørgensen S. E. Review and comparison of goal functions in system ecology // Vie Milieu. – 1994b. – Vol. 44. – P. 11–20.

Jørgensen S. E. State-of-the-art of lake modelling // Sustainable Lake Management. – Copenhagen, 1999. – P. 310–315.

Jørgensen S. E. The use of structural dynamic models to explain succession / S. E. Jørgensen, R. de Bernardi // Hydrobiologia. – 1998. – Vol. 379. – P. 147–158.

Kalbe L. Limnische Oekologie / L. Kalbe. – Stuttgart ; Leipzig : B. G. Teubner-Verlagsgesellschaft, 1997. – 296 S.

Karr J. R. Assessment of biotic integrity using fish communities // Fisheries. – 1981. – Vol. 6, N 6. – P. 21–27.

Karr J. R. Biological integrity : a long-neglected aspect of water resource management // Ecological Applications. – 1991. – Vol. 1. – P. 165–222.

Karr J. R. Defining and measuring river health // Freshwater Biology. – 1999. – Vol. 41. – P. 221–234.

Karr J. R. Ecological integrity : protecting Earth's life support systems // Ecosystem Health. – Washington, 1992. – P. 223–248.

Karr J. R. Ecological perspective on water quality goals / J. R. Karr, D. R. Dudley // Environmental Management. – 1981. – Vol. 5. – P. 55–68.

Karr J. R. Fish communities of Midwestern rivers: a history of degradation / J. R. Karr, L. A. Toth, D. R. Dudley // BioScience. – 1985. – Vol. 35. – P. 90–95.

Kauffman S. A. Antichaos and adaptation // Scientific American. – 1991. – Vol. 265, No. 2. – P. 64–70.

Kay J. Self-organisation in living systems / J. Kay. – Ontario : University of Waterloo, 1984. – 458 p.

Kersting K. Normalised ecosystem strain: a system parameter for analysis of toxic stress in (micro-)ecosystems // Ecological Bulletin. – 1984. – Vol. 36. – P. 150–153.

Kersting K. Problems induced by the use of acetone as a solvent to dose chloropyrifos in a microecosystem // Environmental Toxicology and Chemistry. – 1995. – Vol. 14, N 6. – P. 1061–1063.

Kim J. K. Exergy, exergy ratio, and specific exergy as measures of ecosystem health of the Nakdong River / J. K. Kim, S. E. Jørgensen // Korean Journal of Limnology. – 1999. – Vol. 32, N 4. – P. 281–287.

Kimball K. D. Limitations of laboratory bioassays : the need for ecosystem-level testing / K. D. Kimball, S. A. Levin // BioScience. – 1985. – Vol. 35, N 3. – P. 165–172.

Kira T. Major environmental problems in world lakes // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. – 1993. – Vol. 52. – P. 1–7.

Kirschner A. K. T. Using the bacterial community as bio-indicator for monitoring / A. K. T. Kirschner, K. Donabaum, M. T. Dokulil // Sustainable Lake Management. – Copenhagen, 1999. – Vol. 1. – P. 700–707.

Kmet T. Global behaviour of a generalised aquatic ecosystem model / T. Kmet, M. Straškraba // Ecological Modelling. – 1989. – Vol. 45. – P. 95–110.

Knisely K. Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton / K. Knisely, W. Geller // Oecologia. – 1986. – Vol. 69. – P. 86–94.

Koch de W. Chr. Possibilities for marine pollution research at the ecosystem level / W. Chr. de Koch, J. Kuiper // *Chemosphere*. – 1981. – Vol. 13, N 1. – P. 75–82.

Köller P. A. Controlled ecosystem pollution experiment: effect of mercury on enclosed water columns. V. Growth of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) / P. A. Köller, G. T. Wallace // *Marine Science Communications*. – 1977. – Vol. 3. – P. 395–406.

Köppers B.-O. Molecular Theory of Evolution. Outline of a Physico-Chemical Theory of the Origin of Life / B.-O. Köppers. – Berlin : Springer-Verlag, 1985. – 450 p.

Kosinski R. J. The effect of four terrestrial herbicides on the productivity of artificial stream algal community / R. J. Kosinski, M. G. Merkle // *Journal of Environmental Quality* – 1984. – Vol. 13, N 1. – P. 75–82.

Kozhova O. M. Economic use and anthropogenic pressure / O. M. Kozhova, B. K. Pavlov, E. A. Silow // *Lake Baikal: Biodiversity and Evolution*. – Leiden : Backhuys Publishers, 1998. – P. 279–292.

Kozhova O. M. Phytoplankton as an index of the lake Khubsugul ecosystem state (Mongolia) / O. M. Kozhova, L. R. Izmet'seva, G. I. Kobanova // *Abstracts of ANSWER'97*. – Nanjing, 1997. – P. 3.

Kozhova O. M. Phytoplankton of lake Baikal: structural and functional characteristics // *Archive of Hydrobiology. Beih. Ergebn. Limnol.* – 1987. – Vol. 25. – P. 19–37.

Kozhova O. M. Principles and Results of Ecological Monitoring of Lake Baikal / O. M. Kozhova, E. A. Silow // *Partnerships for Sustainable Life in Lake Environments*. – 2001. – Vol. 5. – P. 532–536.

Kozhova O. M. The current problems of Lake Baikal ecosystem conservation / O. M. Kozhova, E. A. Silow // *Lakes & Reservoirs: Research and Management*. – 1998. – Vol. 3. – P. 19–33.

Kozhova O. M. The use of morphological diversity of bacteriae for ecological monitoring / O. M. Kozhova, N. V. Dutova // *Abstracts of ANSWER'97*. – Nanjing, 1997. – P. 3.

Kuiper J. An experimental approach in studying the influence of mercury on a North Sea coastal plankton community // *Helgolander Wissenschaftliche Meeresunters.* – 1977. – Vol. 30. – P. 652–665.

Kuiper J. De toepassing van model plankton ecosystem in de ecotoxicologie // *Tijdschr. Watervoorz. en Aflawatertehandel*. – 1981c. – Bd. 17, N 11. – S. 222–227.

Kuiper J. Fate and effects of 3,4-dichloroaniline in marine plankton communities in experimental enclosures / J. Kuiper, A. O. Hansveit // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. – 1984a. – Vol. 8. – P. 34–54.

Kuiper J. Fate and effects of 4-chlorophenol and 2,4-dichlorophenol in marine plankton communities in experimental enclosures / J. Kuiper, A. O. Hansveit // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. – 1984b. – Vol. 8. – P. 15–33.

Kuiper J. Fate and effects of 5-nitrofuronic acid-2 (NFA) on a marine plankton in experimental enclosures // *Aquatic Toxicology and Hazard Assessment: Sixth Symposium, ASTM*. – Baltimor, 1983. – P. 171–179.

Kuiper J. Fate and effects of cadmium in marine plankton communities in experimental enclosures // *Marine Ecology Progress Series*. – 1981b. – Vol. 6. – P. 161–174.

Kuiper J. Fate and effects of mercury in marine plankton communities in experimental enclosures // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. – 1981a. – Vol. 5. – P. 106–134.

Kuiper J. Marine ecotoxicological tests : multispecies and model ecosystem experiments // *Ecotoxicological Testing for the Marine Environment*. – Ghent ; Breden, 1984. – P. 527–588.

Kuiper J. Modelecosystemen in de aquatische ecotoxicologie // *Vakbl. Biol.* – 1985. – Bd. 65, N 13–14. – S. 49–54.

Kumagai M. Aquatic monitoring strategies for the next generation / M. Kumagai, R. Robarts, C. Goulden // *Sustainable Lake Management*. – Copenhagen, 1999. – Vol. 1. – P. 670–676.

Kurihara Y. Studies of 'succession' in a microcosm // *Sci. Rep. Tohoku Univ.* – 1978. – Vol. 37, N 3. – P. 151–160.

Lake and stream indicators for US EPA EMAP / R. M. Hughes [et al.] // *Ecological Indicators*. – Barking, 1992. – P. 305–336.

Lalli C. M. Enclosed Experimental Marine Ecosystems : A Review and Recommendations / C. M. Lalli (ed.). – N. Y. : Springer-Verlag, 1990. – 218 p.

Lasserre P. Marine Microcosms: small-scale controlled ecosystems // *Enclosed Experimental Marine Ecosystems*. – N.Y., 1990. – P. 20–60.

Lay J. P. Effects of trichloroethylene on the population dynamics of phyto- and zooplankton in compartments of natural pond / J. P. Lay, W. Schauerte, W. Klein // *Environmental Pollution*. – 1984. – Vol. 33. – P. 75–91.

Lay J. P. Influence of chemical upon plankton in freshwater systems // *Chemosphere*. – 1981. – Vol. 10, N 6. – P. 575–603.

Lay J. P. Influence of chemicals upon plankton in freshwater systems // *Chemosphere*. – 1987. – Vol. 16. – P. 581–588.

Lek S. Artificial Neuronal Networks / S. Lek, J. Guegan (eds.). – Berlin : Springer Verlag, 2000. – 264 p.

Liepmann D. Development and global sensitivity analysis of a closed ecosystem analysis of a closed ecosystem model / D. Liepmann, G. Stephanopoulos // *Ecological Modelling*. – 1985. – Vol. 30, N 1/2. – P. 13–47.

Limburg K. E. Increasing complexity and energy flow in models of food webs // *Ecological Modelling*. – 1985. – Vol. 29. – P. 5–25.

Livingstone D. M. Ice break-up on Southern Lake Baikal and its relationship to local and regional air temperature oscillations // *Limnology and Oceanography*. – 1999. – Vol. 44, N 6. – P. 1486–1497.

Livingstone R. J. Field Validation of Laboratory-Derived Multispecies Aquatic Test Systems / R. J. Livingstone, R. J. Diaz, D. C. White. – U. S. Env. Prot. Agency : EPA, 1985. – 6 p.

Löhle C. Catastrophe theory in ecology : a critical review and an example of butterfly catastrophe // *Ecological Modelling*. – 1989. – Vol. 49. – P. 125–144.

Long-term effects of 1,2,4-trichlorobenzene on freshwater plankton in an out-door model ecosystems / J. P. Lay [et al.] // *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. – 1985. – Vol. 34. – P. 761–769.

Lotka A. J. Contribution to the energetics of evolution // *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*. – 1922. – Vol. 8. – P. 142–150.

Lubchenco J. The sustainable biosphere initiative : an ecological research agenda // *Ecology*. – 1991. – Vol. 72, N 2. – P. 371–412.

Ludovisi A. Use of thermodynamic indices as ecological indicators of the development state of lake ecosystems: 2. Exergy and specific exergy indices / A. Ludovisi, A. Poletti // *Ecological Modelling*. – 2003. – Vol. 159. – P. 223–238.

Lund J. W. G. The use of large experimental tubes in lakes // *The Effects of Storage on Water Quality*. – Bucks, 1975. – P. 291–311.

Lundgren A. Model ecosystems as a tool in freshwater and marine research // *Archive of Hydrobiology. Supplement*. – 1985. – Vol. 70. – P. 157–196.

Luotola M. Use of laboratory model ecosystems for the evaluation environmental contaminants // *Reviews in Environmental Toxicology* 2. – Amsterdam, 1986. – P. 41–58.

Lynch T. R. Impact of atrazine and hexachlorobiphenil on the structure and function of model stream ecosystems / T. R. Lynch, H. E. Johnson, W. J. Adams // *Environmental Toxicology and Chemistry*. – 1985. – Vol. 4. – P. 399–413.

Malanchuk J. K. Effects of atrazine on aquatic ecosystems / J. K. Malanchuk, H. P. Kollig // *Validation and Predictability of Laboratory Methods*. – Philadelphia, 1985. – P. 212–224.

Maly E. J. A laboratory study of the interaction between the predatory rotifer *Asplanchna* and *Paramecium* // *Ecology*. – 1969. – Vol. 50, N 1. – P. 59–73.

Margalef R. Ecologia / R. Margalef. – Barcelona : Omega, 1974. – 951 p.

Margalef R. Ecological theory and prediction in the study of interaction between man and the rest of the biosphere // *Oekologie und Lebensschutz in internationaler Sicht*. – Freiburg, 1973. – P. 307–353.

Margalef R. La Biosfera Entre la Termodinamica y el Juego / R. Margalef. – Barcelona : Omega, 1980. – 236 p.

Margalef R. Limnologia / R. Margalef. – Barcelona : Omega, 1983. – 1010 p.

Margalef R. Perspectives in Ecological Theory / R. Margalef. – Chicago : University Press, 1968. – 111 p.

Marshall J. S. Dynamics of cadmium stressed plankton community / J. S. Marshall, D. L. Mellinger // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1980. – Vol. 37. – P. 403–414.

Mathematical modelling as a tool for management in eutrophication control of shallow lakes / D. T. van der Molen [et al.] // *Hydrobiologia*. – 1994. – Vol. 275, 276. – P. 479–492.

Mathematical modelling of perturbations of lake Baikal ecosystem and identification of it on the basis of experiments / V. J. Gurman [et al.] // *Computer science for environmental protection*. – N. Y. : Springer-Verlag, 1991. – P. 451–460.

Mathematical models of lake Baikal ecosystem / E. A. Silow [et al.] // *Ecological modelling*. – 1995. – Vol. 82. – P. 27–39.

Matsui S. Toxic Substances Management in Lakes and Reservoirs / S. Matsui (ed.). – Shiga : ILEC&UNEP, 1991. – 170 p.

Mauersberger P. General principles in deterministic water quality modelling // *Mathematical Modelling of Water Quality*. – Chichester, 1983a. – P. 42–115.

Mauersberger P. Moeglichkeiten und Grenzen der Prognose von Veränderungen aquatischer Oekosysteme bei veranderter Inanspruchname // *Sitzungsber. Akad. Wissenschaftliche DDR*. – 1983b. – N 1. – 39 S.

Mauersberger P. Optimal control of biological processes in aquatic ecosystems // *Gerlands. Beitr. Geophys.* – 1985. – Bd. 94. – S. 141–147.

Mejer H. F. Energy and ecological buffer capacity / H. F. Mejer, S. E. Jørgensen // *State of the Art in Ecological Modelling*. – Copenhagen : International Society for Ecological Modelling, 1979. – P. 829–846.

Menzel D. W. Summary of experimental results // *Bulletin of Marine Science*. – 1977. – Vol. 27, N 1. – P. 142–145.

Methods in Ecosystem Science / O. Sala [et al.] (ed). – N. Y. : Springer-Verlag, 2000. – 422 p.

Morowitz H. J. Energy Flow in Biology / H. J. Morowitz. – N. Y. : Academic Press, 1968. – 120 p.

Murdoch W. W. Three distinct types of dynamic behaviour shown by a single planktonic system / W. W. Murdoch, E. McCauley // *Nature*. – 1985. – Vol. 316. – P. 628–630.

New perspectives in Ecotoxicology / S. A. Levin [et al.] // *Environmental Management*. – 1984. – Vol. 8, N 5. – P. 375–442.

Norris R. H. What is river health? / R. H. Norris, M. C. Thomas // *Freshwater Biology*. – 1999. – Vol. 41. – P. 197–209.

Norton B. G. A new paradigm for environmental management // *Ecosystem Health*. – Washington, 1992. – P. 23–41.

Notini M. Enclosure studies on Baltic Sea littoral ecosystems / M. Notini, A. Rosemarin, L. Landner // 1st European Conference on Ecotoxicology. – Odense : Politeknisk Forlag, 1989. – P. 345–361.

Odum E. P. Ecosystem theory // *Encyclopaedia of Environmental Sciences and Engineering*. – 1983. – Vol. 1. – P. 209–219.

Odum E. P. The mesocosm // *BioScience*. – 1984. – Vol. 34, N 9. – P. 558–562.

Odum E. P. Trends expected in stressed ecosystem // *BioScience*. – 1985. – Vol. 35, N 7. – P. 419–422.

Odum H. T. An energy circuit language // *Systems Analysis and Simulation in Ecology*. – 1972. – Vol. 2. – P. 139–211.

Odum H. T. Environment, Power, and Society. – N. Y. : Wiley Interscience, 1971. – 331 p.

Odum H. T. Self-organization, transformity, and information // *Science*. – 1988. – Vol. 242. – P. 1132–1139.

Odum H. T. System Ecology / H. T. Odum. – N. Y. : Wiley Interscience, 1983. – 644 p.

Odum H. T. The optimum efficiency for maximum power output in physical and biological systems / H. T. Odum, R. C. Pinkerton // *American Scientist*. – 1955. – Vol. 43. – P. 331–343.

Olsen G. Estimating release rates of phosphorus from zooplankton / G. Olsen, K. Ostgaard // *Limnology and Oceanography*. – 1985. – Vol. 30, N 4. – P. 844–852.

On the season and nature of perturbations in microcosm experiments / C. A. Oviatt [et al.] // *Marsh-Estuarine Systems Simulation*. – Columbia : University of South Carolina Press, 1979. – P. 143–164.

Optimization of exergy and implications of body sizes of phytoplankton and zooplankton in an aquatic ecosystem model / S. Ray [et al.] // *Ecological Modelling*. – 2001. – Vol. 140. – P. 219–234.

Oviatt C. A. Multivariate analysis of experimental marine ecosystems / C. A. Oviatt, K. T. Perez, S. W. Nixon // *Helgolaender Wissenschaftliche Meeresunters.* – 1977. – Vol. 30, N 1/4. – P. 30–46.

Parallel plastic tank experiments with cultures of marine diatoms / U. N. Brockmann [et al.] // *Helgolaender Wissenschaftliche Meeresunters.* – 1977. – Vol. 30, N 1/4. – P. 201–216.

Parson, T. R. The future of controlled ecosystem enclosure experiments // *Marine Mesocosms.* – N. Y., 1982. – P. 411–418.

Complex Ecology / by ed. B. C. Patten, S. E. Jørgensen. – New Jersey : Prentice Hall, 1995. – 705 p.

Patten B. C. Negentropy flow in communities of plankton // *Limnology and Oceanography.* – 1961. – Vol. 6. – P. 26–30.

Perez K. T. Environmental assessments from simple test systems and a microcosm / K. T. Perez, G. E. Morrison // *Multispecies Toxicity Testing.* – N. Y., 1983. – P. 89–95.

Persistence of phenols in aquatic microcosms receiving chronic inputs of coal-derived oil / G. R. Southworth [et al.] // *Water, Air and Soil Pollution.* – 1985. – Vol. 23. – P. 283–296.

Peters R. H. A Critique for Ecology / R. H. Peters. – Cambridge : University Press, 1991. – 366 p.

Pilson M. E. Q. Application of mesocosms for solving problems in pollution research // *Enclosed Experimental Marine Enclosures.* – N. Y., 1990. – P. 155–168.

Pilson M. E. Q. Marine microcosms in ecological research / M. E. Q. Pilson, S. W. Nixon // *Microcosms in Ecological Researches.* – Washington, 1980. – P. 724–741.

Pimm S. L. The complexity and stability of ecosystems // *Nature.* – 1984. – Vol. 307. – P. 321–326.

Plumley F. G. The effects of a photosynthesis inhibitor atrazine on algae / F. G. Plumley, D. E. Davies // *Estuaries.* – 1980. – Vol. 3, N 4. – P. 271–277.

Population-, community- and ecosystem-level responses of aquatic mesocosms to pulsed doses of a pyrethroid insecticide / J. F. Fairchild [et al.] // *Environmental Toxicology and Chemistry.* – 1992. – Vol. 11. – P. 115–129.

Porter K. G. Selective grazing and differential digestion of algae by zooplankton // *Nature.* – 1973. – Vol. 244, N 5412. – P. 179–180.

Potential effects of contemporary climate change on lake Baikal, Siberia / M. V. Moore [et al.] // *Annual meeting of American Society of Limnology and Oceanography at St. John. (Newfoundland, Canada, June 8–13, 2008).* – 2008.

Predator-prey interactions of *Dictiosphelum* and *Escherichia coli* in continuous culture / H. M. Tsuchiya [et al.] // *Journal of Bacteriology*. – 1970. – Vol. 110. – P. 1147–1153.

Predicting end-of-summer oxygen profile in lakes / L. A. Molot [et al.] // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1992. – Vol. 49. – P. 2363–2372.

Prigogine I. From Being to Becoming : Time and Complexity in the Physical Sciences / I. Prigogine. – San Francisco : W. H. Freeman & Co., 1980. – 272 p.

Prigogine I. Thermodynamics of evolution. I / I. Prigogine, G. Nicolas, A. Babloyantz // *Physics Today*. – 1972. – Vol. 23, N 11. – P. 23–28.

Prototype decision support for analyzing impact of catchment policies / J. R. Davis [et al.] // *J. Water Resour. Plng. Mgmt.* – 1991. – Vol. 117. – P. 399–414.

Rapport D. J. Disturbance and stress effects on ecological systems / D. J. Rapport, H. A. Regier // *Complex Ecology*. – New Jersey, 1995. – P. 397–414.

Rapport D. J. Ecosystem behaviour under stress / D. J. Rapport, H. A. Regier, T. C. Hutchinson // *American Naturalist*. – 1985. – Vol. 125. – P. 617–640.

Rapport D. J. Symptoms of pathology in the Gulf of Bothnia (Baltic Sea) // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1989b. – Vol. 37. – P. 33–49.

Rapport D. J. The stress-response environmental statistical system and its applicability to the Laurentian Lower Great Lakes // *Statistical Journal of the United Nations Economic Commission for Europe*. – 1983. – Vol. 1. – P. 377–405.

Rapport D. J. What constitutes ecosystem health? // *Perspectives in Biology and Medicine*. – 1989a. – Vol. 33. – P. 120–132.

Rapport D. J. What is clinical ecology? // *Ecosystem Health*. – Washington, 1992. – P. 144–156.

Raymont J. E. G. Studies on the mass culture of *Phaeodactylum* / J. E. G. Raymont, M. N. E. Adams // *Limnology and Oceanography*. – 1958. – Vol. 3, N 3. – P. 119–136.

Recknagel F. Elucidation and prediction of aquatic ecosystems by artificial neuronal networks / F. Recknagel, H. Wilson // *Artificial Neuronal Networks*. – Berlin : Springer Verlag, 2000. – P. 143–156.

Regional nitrogen budgets and riverine N&P fluxes / R. W. Howarth [et al.] // *Biogeochemistry*. – 1996. – Vol. 20. – P. 1–65

Reichle D. E. Analysis of ecosystems / D. E. Reichle, S. I. Auerbach // *Challenging Biological Problems*. – Washington, 1972. – P. 260–280.

Responses of model freshwater ecosystems to crude oil / M. D. Werner [et al.] // Water Resources. – 1985. – Vol. 19, N 3. – P. 285–292.

Responses of zooplankton and zoobenthos to experimental acidification in a high-elevation lake (Sierra Nevada, California, U. S. A.) / L. A. Barmuta [et al.] // Freshwater Biology. – 1990. – Vol. 23. – P. 571–586.

Rinaldi S. Analisi dei sistemi e modellistica ambientale // Aqua Aria. – 1984. – N 5. – P. 449–460.

Ringelberg J. Properties of an aquatic micro-ecosystem // Helgollaender Wissenschaftliche Meeresunters. – 1977. – Vol. 30, N 1/4. – P. 134–143.

Salomonsen J. Examination of properties of exergy, power and ascendancy along a eutrophication gradient // Ecological Modelling. – 1992. – Vol. 62. – P. 171–181.

Sanders F. Use of large enclosures for perturbation experiments in lentic ecosystems // Environmental Monitoring and Assessment. – 1985. – Vol. 5. – P. 55–99.

Sanders W. M. Exposure assessment // Aquatic Toxicology. – Philadelphia, 1979. – P. 271–283.

Santschi P. H. The MERL mesocosm approach for studying sediment-water interactions and ecotoxicology // Environmental Technology Letters. – 1985. – Vol. 6. – P. 335–350.

Schaeffer D. J. Ecosystem health. I : Measuring ecosystem health / D. J. Schaeffer, E. E. Herricks, H. W. Kerster // Environmental Management. – 1988. – Vol. 12. – P. 445–455.

Schaeffer D. J. Ecosystem health. V : Use of field bioassessments to select test systems for relevant impact assessments or hazard evaluations : training lands in Tallgrass prairie / D. J. Schaeffer, E. E. Herricks, H. W. Kerster // Environmental Management. – 1990. – Vol. 14. – P. 81–93.

Schaeffer D. J. Establishing ecosystem threshold criteria / D. J. Schaeffer, D. K. Cox // Ecosystem Health. – Washington, 1992. – P. 157–169.

Schelske C. L. Eutrophication, silica depletion and predicted changes in algal quality in lake Michigan / C. L. Schelske, E. F. Stoermer // Science. – 1971. – Vol. 173, N 3995. – P. 423–424.

Schwörbel J. Handbook of Limnology / J. Schwörbel. – N. Y. : J. Wiley & Sons, 1987. – 228 p.

Seo D. I. Deterministic analyses / D. I. Seo, R. P. Canale // Water Resources. – 1996. – Vol. 30. – P. 83–94.

Sheldon R. W. An experimental investigation of a flagellate-ciliate-copepod food chain with some observations relevant to the linear biomass hypothesis / R. W. Sheldon, P. Nival, F. Rassoulzadegan // Limnology and Oceanography. – 1986. – Vol. 31, N 1. – P. 184–188.

Shikano S. Community responses to organic loading in a microcosms / S. Shikano, G. Kurihara // Japan Journal of Ecology. – 1985. – Vol. 35. – P. 297–305.

Short- and long-term control of external and internal phosphorus load / F. Recknagel [et al.] // Water Resources. – 1995. – Vol. 29. – P. 1767–1779.

Shugart H. H. Ecosystem Modeling // Methods in Ecosystem Science. – N. Y., 2000. – 421 p.

Significance of memory properties in prey choice decisions / H. Hirvonen [et al.] // Ecological Modelling. – 1999. – Vol. 115. – P. 177–190.

Siljak D. D. Structure and stability of model ecosystems // Theoretical Systems Ecology. – N. Y., 1979. – P. 151–181.

Silow E. A. Application of hypercycles for lake ecosystems modelling // Sustainable Lake Management. – Copenhagen, 1999. – Vol. 1. – P. 306–308.

Silow E. A. Assessment of Lake Baikal ecosystem health with exergy index // Restoration and Remediation of Aquatic Ecosystems: Tools, Techniques and Mechanisms. – Nanjing : University Publishing House, 2005a. – P. 110.

Silow E. A. Exergy : Preliminary Results of an Experimental Laboratory Verification of its Applicability in Applied Ecology / E. A. Silow, I. H. Oh // Journal of Natural Sciences. – 2002. – Vol. 12. – P. 61–67.

Silow E. A. Exergy index as lake health measure // Management of Lake Basins for their Sustainable Use: Global Experience. – Nairobi, 2005b. – P. 101.

Silow E. A. Experimental approach to the development of a management and conservation strategy for the Lake Baikal ecosystem // Abstracts of International Conference on Ancient Lakes. – Shiga, Japan, 1997. – P. 35.

Silow E. A. Lake Baikal ecosystem management method with the use of disturbances modelling on the basis of field experiments // Sustainable lake management. – Copenhagen, 1999. – Vol. 2. – P. 720–722.

Silow E. A. Mathematical model of ecosystem perturbation // Handbook of environmental and ecological models. – Baton Rouge : Lewis Publishers, 1995. – P. 100–103.

Silow E. A. Prediction of Lake Baikal ecosystem behaviour using an ecosystem disturbance model / E. A. Silow, V. A. Baturin, D. J. Stom // Lakes & Reservoirs: Research and Management. – 2001. – Vol. 6, N 1. – P. 33–36.

Silow E. A. The Biogeochemical Model of the Taechung Reservoir / E. A. Silow, I. H. Oh // Korean Association of Biological Sciences. – 2001. – P. 137.

Silow E. A. The changes of ecosystem goal functions in stressed aquatic communities // The Journal of Lake Science. – 1998. – Vol. 10, Suppl. – P. 435–450.

Silow E. A. The modelling of an aquatic community as hypercycle // The Fifth European Conference on Ecological Modelling. Proceedings. – Pushchino : IBPSS RAN, 2005c. – P. 168–169.

Silow E. A. The possibility of use of ecosystem goal functions as indicators of ecosystem health // Sustainable lake management. – Copenhagen, 1999. – Vol. 1. – P. 545–546.

Silow E. A. The possibility of use of ecosystem goal functions in ecological monitoring / E. A. Silow, I. H. Oh // Ecology in a Changing World. – Seoul, 2002. – P. 251.

Silow E. A. The possibility of use of structural exergy for ecosystem state assessment // Abstracts of International Symposium on A New Strategy for Water Environmental Research. – Nanjing, China, 1997. – P. 5.

Silow E. A. The present state of the Lake Baikal contamination // Ecotechnology in Environmental Protection and Fresh Water Lake Management. – Taejon : Pae Chai University, 2000. – P. 105–110.

Silow E. A. The Use of Exergy in Monitoring of Lake Ecosystems // Korean Association of Biological Sciences. – 2001. – P. 136.

Silow E. A. The use of two lumped models for the analysis of consequences of external influences on the lake Baikal ecosystem // Ecological Modelling. – 1999. – Vol. 121. – P. 103–113.

Silverberg B. A. Effect of tetramethyl lead on freshwater green algae / B. A. Silverberg, P. T. S. Wong, G. H. Chau // Archive of Environmental Contamination and Toxicology. – 1977. – Vol. 5. – P. 305–313.

Silvert W. Fuzzy indices of environmental conditions // Ecological Modelling. – 2000. – Vol. 130. – P. 111–119.

Silvert W. Object-oriented ecosystem modelling // Ecological Modelling. – 1993. – Vol. 68. – P. 91–118.

Sixty years of environmental change in the in the world's largest freshwater lake – Lake Baikal, Siberia / S. E. Hampton [et al.] // Global Change Biology. – 2008. – Vol. 14. – P. 1–12.

Smith D. K. Vitamin enrichment of lake plankton / D. K. Smith, T. Mousseau, F. Briand // Archive of Hydrobiology. – 1984. – Vol. 99. – P. 433–442.

Statzner B. The synthesis of long-term ecological research of the Upper Rhone River / B. Statzner, V. Resh, A. Roux // Freshwater Biology. – 1994. – Vol. 31. – P. 253–263.

Stom D. J. Use of bacterial luminescence for biotesting / D. J. Stom, T. A. Geel, A. E. Balayan // Acta Hydrochimica et Hydrobiologica. – 1986. – Bd. 14, Hf. 3. – S. 283–292.

Straškraba M. Reservoir Water Quality Management / M. Straškraba, J. G. Tundisi. – Shiga : ILEC & UNEP, 1999. – 229 p.

Straškraba M. Simulation models as tools in Ecotechnology // Mathematical Researches. – 1989. – Vol. 25. – P. 196–199.

Stratton G. W. Effects of herbicide atrazine on phototrophic microorganisms // Archive of Environmental Contamination and Toxicology. – 1984. – Vol. 13. – P. 35–42.

Strickland J. D. The study of in situ marine photosynthesis using a large plastic bag / J. D. Strickland, L. D. B. Terhune // Limnology and Oceanography. – 1961. – Vol. 6. – P. 93–96.

Stronge K. Predicting the spring algal biomass in Lough Neagh / K. Stronge, R. Smith, S. Lennox // Freshwater Biology. – 1998. – Vol. 39. – P. 593–600.

Suter G. W. A critique of ecosystem health concepts and indexes // Environmental Toxicology and Chemistry. – 1993. – Vol. 12. – P. 1533–1539.

Svirezhev Y. M. The mathematics of ecosystem stability / Y. M. Svirezhev, D. O. Logofet // Complex Ecology. – New Jersey, 1995. – P. 343–371.

Takahashi M. Pelagic mesocosms: food chain analysis // Enclosed Experimental Marine Enclosures. – N. Y., 1990. – P. 61–80.

Takahasi M. Temperature, salinity and light penetration structures / M. Takahasi, F. A. Whitney // Bulletin of Marine Science. – 1977. – Vol. 27, N 1. – P 8–16.

Taub F. B. Demonstration of pollution effects in aquatic microcosms // International Journal of Environmental Studies. – 1976. – Vol. 10. – P. 23–33.

Taub F. B. Synthetic microcosms as biological models of algal communities // Algae as Ecological Indicators. – L., 1984. – P. 363–394.

Taubes C. H. Modeling Differential Equations in Biology / C. H. Taubes. – New Jersey : Prentice Hall, 2001. – 500 p.

Testing the microbial loop concept by comparing mesocosm data with results from a dynamical simulation model / J. G. Baretta-Bekker [et al.] // Marine Ecology Progress Series. – 1994. – Vol. 106. – P. 187–198.

The effect of phosphorus additions in enclosures on the phytoplankton and zooplankton of an acid lake / J. De Costa [et al.] // Oikos. – 1983. – Vol. 40. – P. 283–294.

The effects of reservoirs on phosphorus concentration / M. Straškraba [et al.] // Internationale Revue gesammte Hydrobiologie. – 1995. – Vol. 80. – P. 403–413.

The environmental audit. I : Concepts / D. J. Schaeffer [et al.] // Environmental Management. – 1985. – Vol. 9. – P. 191–198.

The evolution of the thermodynamic equilibrium in the expanding universe / S. E. Jørgensen [et al.] // Physica scripta. – 1998. – Vol. 58. – P. 543–544.

The food chain in bioregenerative systems / J. F. Drake [et al.] // (NASA SP-165) US Aeronautics and Space Administration. – Washington DC, 1968. – P. 87–95.

The importance of biotic scaling to the experimental simulation / K. T. Perez [et al.] // *Helgolander Wissenschaftliche Meeresunters.* – 1977. – Vol. 30, N 1/4. – P. 144–162.

The use of large volume, transparent, enclosed sea-surface water columns in the study of stress on plankton ecosystems / G. D. Grice [et al.] // *Helgolander Wissenschaftliche Meeresunters.* – 1977. – Vol. 30. – P. 118–133.

Theoretical development / N. B. Chang [et al.] // *Water Resources.* – 1996. – Vol. 30. – P. 2329–2334.

Thomas W. H. Controlled ecosystem pollution experiment : effects of mercury on enclosed water columns. III. Phytoplankton population dynamics and production / W. H. Thomas, D. L. R. Seibert, M. Takahashi // *Marine Science Communications.* – 1977. – Vol. 3. – P. 331–354.

Turner J. T. Zooplankton feeding ecology / J. T. Turner, P. A. Tester, W. F. Hettler // *Marine Biology.* – 1985. – Vol. 90. – P. 1–8.

Ulanowicz R. E. A hypothesis on the development of natural communities // *Journal of Theoretical Biology.* – 1980. – Vol. 85. – P. 223–245.

Ulanowicz R. E. A phenomenology of evolving networks // *System Research.* – 1989. – Vol. 6. – P. 209–217.

Ulanowicz R. E. Ecosystem health and trophic flow networks // *Ecosystem Health.* – Washington, 1992. – P. 190–222.

Ulanowicz R. E. Identifying the structure of cycling in ecosystems // *Mathematical Biosciences.* – 1983. – Vol. 65. – P. 219–237.

Ulanowicz R. E. Network growth and development: Ascendancy // *Complex Ecology.* – New Jersey, 1995. – P. 643–655.

Ulanowicz R. E. Symmetrical overhead in flow networks / R. E. Ulanowicz, J. C. Norden // *International Journal Systems Sciences.* – 1990. – Vol. 21. – P. 429–437.

Ulrich M. MASAS – a user friendly simulation tool for modelling the fate of anthropogenic substances in lakes / M. Ulrich, D. M. Imboden, R. Schwarzenbach // *Environmental Software.* – 1995. – Vol. 10. – P. 177–198.

Umorin P. P. Modelling studies of the applicability of micro- and mesocosm approaches for ecotoxicological investigations // *Freshwater Field Tests for Hazard Assessment of Chemicals.* – Boca Raton, 1995. – P. 539–542.

Warington R. On the aquarium // *Notices Proceedings of Royal Institute.* – 1857. – N 2. – P. 403–408.

Wetzel R. G. Limnology / R. G. Wetzel. – Philadelphia : Saunders Publishing, 1983. – 767 p.

Whelan E. M. Toxic Terror / E. M. Whelan. – Ottawa : Jameson books, 1985. – 368 p.

Wicken J. S. A thermodynamic theory of evolution // Journal of Theoretical Biology. – 1980. – Vol. 87. – P. 9–23.

Williams K. A. Studies on the acute toxicity of pollutants to freshwater macroinvertebrates / K. A. Williams, D. W. J. Green, D. Pascol // Archive of Hydrobiology. – 1985. – Vol. 104, N 4. – P. 461–471.

Woodruff L. L. Observations on the origin and sequence of the protozoan fauna of hay infusion // Journal of Experimental Zoology. – 1912. – Vol. 1. – P. 205–264.

Woodwell G. M. Effects of pollution on the structure and physiology of ecosystems // Science. – 1970. – Vol. 168, N 3930. – P. 429–433.

Wünsch G. Systemtheorie / G. Wünsch. – Leipzig : Akademische Verlagsgesellschaft, 1975. – 288 S.

Xu F.-L. Ecological indicators for assessing freshwater ecosystem health / F.-L. Xu, S. E. Jørgensen, S. Tao // Ecological Modelling. – 1999. – Vol. 116. – P. 77–106.

Xu F.-L. Modelling the effects of ecological engineering on ecosystem health of a shallow eutrophic Chinese lake (Lake Chao) / F.-L. Xu, S. Tao // Ecological Modelling. – 1999. – Vol. 117. – P. 216–240.

Zeitzschel B. Controlled environment experiments in pollution studies // Ocean Management. – 1978. – Vol. 4, N 2/4. – P. 319–344.

Научное издание

Зилов Евгений Анатольевич

**Анализ и прогноз изменений водных экосистем
на основе модельных экспериментов**

ISBN 978-5-9624-0413-4

Редактор М. А. Айзиман
Верстка А. В. Врон
Дизайн обложки: М. Г. Яскин
Корректор Е. С. Казановская

Темплан 2010. Поз. 6.
Подписано в печать 16.03.10. Формат 60х84 1/16
Печать трафаретная. Уч.-изд. л. 9,4. Усл. печ. л. 13,5.
Тираж 200 экз. Заказ 11.

Издательство Иркутского государственного университета
664003, г. Иркутск, бульвар Гагарина, 36