
УДК 504.4.062.2+504.052+004.942

ВЛИЯНИЕ РЕЖИМА ВНУТРИГОДОВОЙ ДИНАМИКИ ПОСТУПЛЕНИЯ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ НА ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМЫ ПРОТОЧНОГО ВОДОЕМА

В.Ю. Третьяков (доцент^{1,2}), П.И. Болдырева (студентка²)

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, 199034, Санкт-Петербург,
Университетская наб. д.7

E-mail: v_yu_tretyakov@mail.ru

² Российский государственный гидрометеорологический университет,
195196, г. Санкт-Петербург, Малоохтинский проспект, д. 98

E-mails: v_yu_tretyakov@mail.ru, apolinariybold@gmail.com

Рассматриваются результаты моделирования функционирования экосистемы абстрактного проточного водоёма в условиях отсутствия антропогенного эвтрофирования. Параметры водоёма и внешние экологические факторы имитируют условия, характерные для российской части водосборного бассейна Финского залива. Сравниваются результаты функционирования водной экосистемы при различных типах внутригодовой динамики содержания биогенных элементов и органического вещества в поступающем в водоём речном стоке, характерных для четырёх групп рек российской части водосборного бассейна Финского залива.

Ключевые слова: моделирование функционирования водной экосистемы, внутригодовая динамика биогенных элементов в речном стоке.

Введение

В целях сохранения благоприятной окружающей среды необходима разработка нормативов антропогенного воздействия на её компоненты. Для определения экологически обоснованных норм антропогенного воздействия на водные экосистемы используются методы компьютерного моделирования. Проблемой водных экосистем является их эвтрофирование - повышение биологической продуктивности водных объектов в результате накопления в воде биогенных элементов (ГОСТ 17.1.1.01-77. Охрана природы. Гидросфера. Использование и охрана вод. Основные термины и определения (с Изменениями 1 и 2). Электронный фонд правовой и нормативно-технической документации. <http://docs.cntd.ru/>). Существует медленный естественный процесс старения экосистем водоемов, которое происходит в несколько стадий: олиготрофная, мезотрофная, эвтрофная. Однако больших масштабов достигло

антропогенное эвтрофирование. Например, эвтрофирование является приоритетной проблемой Балтийского моря.

Поступление биогенных элементов в экосистему состоит из антропогенной и природной составляющей, каждая из которых имеет собственную динамику. Природная динамика поступления биогенных элементов зависит от ландшафтного строения водосбора и особенностей внутригодовых циклов функционирования его экосистем. Водные экосистемы приспособлены именно к природной внутригодовой динамике поступления биогенных элементов. Очевидно, что при определении норм антропогенного воздействия на водные экосистемы необходим учёт природной внутригодовой динамики содержания биогенных элементов в поступающем речном стоке.

Объектом исследования данной работы являлась экосистема абстрактного проточного водоема с параметрами, характерными для российской части водосборного бассейна Финского залива России. Предметом исследования послужило функционирование водной экосистемы при различных природных динамиках содержания биогенных элементов в поступающем речном стоке. Цель работы заключалась в определении влияния различных динамик поступления биогенных элементов на функционирование экосистемы проточного водоема.

1. Водные экосистемы

Термин «экосистема» подразумевает локализованную в пространстве и динамичную во времени совокупность совместно обитающих и входящих в сообщества различных организмов, и условий их существования, находящихся в закономерной связи между собой и образующих систему взаимообусловленных биотических и абиотических процессов [1]. В результате взаимодействия организмов между собой и окружающей их средой внутри экосистемы организуются потоки вещества, энергии и информации.

Методологической основой экологических исследований служит системный подход, ориентированный на раскрытие целостности объекта и обеспечивающих её механизмов, на выявление многообразных связей сложного объекта и сведение их в единую теоретическую картину. В первую очередь при системном анализе выполняется выделение из системы отдельных структурных элементов, таких как живые и косные компоненты, среди живых - трофических уровней, видов, возрастных и/или половых групп, взаимодействие которых определяет поведение всей системы. Другой важный элемент системного анализа - установление особенностей процессов, в которых участвуют

компоненты экосистемы: размножения и роста, взаимодействий типа хищничества, конкуренции и т.д. [2].

Система в общем смысле представляет собой множество отдельных единиц – компонентов, находящихся в связи друг с другом, образующих единство. Между компонентами существуют связи и отношения, имеющие определённую устойчивость – структуру. Функционирование системы заключается в закономерной смене её различных взаимосвязанных состояний. Среди наиболее общих и важных особенностей водных экосистем необходимо отметить следующие («Динамические модели в биологии» // Информационная система кафедры биофизики МГУ. М.: МГУ, 2009 [Электронный ресурс]: <http://dmb.biophys.msu.ru/>):

- сложность внутреннего строения;
- многофакторность воздействий внешней среды;
- незамкнутость (вещественная, энергетическая, информационная);
- нелинейность структурно-функциональных связей;
- существенная неоднородность и гетерогенность;
- высокая скорость биотического круговорота;
- трофические сети во многих сообществах включают большое количество всеядных организмов;
- при отсутствии экстремальных условий численность популяций и сообществ организмов регулируется либо ограничением ресурсов, либо прессом хищников;
- структурная и функциональная стабильность экосистем обеспечивается за счёт сложных регуляторных процессов, среди которых огромное значение имеют положительные и отрицательные обратные связи;
- «буферный» характер реакции природных систем на воздействия.

1.1. Компоненты водных экосистем

В соответствии с системным подходом водные экосистемы можно разделить на два блока взаимосвязанных компонентов: абиотических и биотических. Биотические компоненты водных экосистем функционально не отличаются от соответствующих компонентов наземных экосистем. В биологическом сообществе присутствуют три главные группы организмов – продуценты, консументы и редуценты.

Продуцентов разделяют на два вида: а) укореняющиеся или крупные плавающие растения, обычно обитающие только на мелководье (макрофиты), б) мелкие плавающие растения, называемые фитопланктоном, которые распространены в толще воды на

глубине проникновения света. Фитопланктон играет большую роль в обеспечении экосистемы пищей, чем прикрепленные растения.

Основными продуцентами в водных экосистемах являются одноклеточные водоросли – фитопланктон. Фитопланктон представлен большим разнообразием видов, но основную роль играют диатомовые и сине-зелёные водоросли. Диатомовые водоросли имеют кремниевый скелет и для их развития помимо обычных биогенных элементов – азота и фосфора, требуется ещё и кремний. Сине-зелёные водоросли играют большую роль в функционировании водоемов, они очень быстро размножаются при достаточно высокой температуре воды, обладая, при некоторых условиях, свойством усвоения азота из растворенного в воде воздуха. Некоторые сине-зелёные водоросли имеют газовые вакуоли, что позволяет им совершать суточные вертикальные миграции, обеспечивая эффективное использование световых и биогенных ресурсов [3].

К следующему блоку водных экосистем – консументам относятся животные: личинки насекомых, ракообразные, рыбы. Первичные консументы, растительноядные, питаются непосредственно живыми растениями или растительными остатками и подразделяются на два типа: зоопланктон (животный планктон) и зообентос (донные формы). Вторичные консументы, плотоядные, такие, как хищные ракообразные, насекомые и рыбы, питаются первичными консументами или другими вторичными консументами (становясь при этом третичными консументами). Еще один важный тип консументов – детритофаги, которые существуют за счет поедания оседающего органического детрита, представляющего собой остатки отмерших организмов планктона, их фекалий и псевдофекалий (пищевых отбросов). Детритофаги занимают положение, пограничное с редуцентами. При этом многие виды консументов используют детритофагию как дополнительный источник питания.

Третьим из компонентов водной экосистемы являются редуценты. Водные бактерии, жгутиковые и грибы распространены в пресноводных экосистемах повсеместно, но особенно они обильны на дне, на границе между водой и илом, где накапливаются мертвые растения и животные. При благоприятных температурных условиях разложение в водной массе идет быстро; мертвые организмы сохраняются недолго и вскоре расчлениваются на части, потребляемые животными-детритофагами и микроорганизмами, а содержащиеся в них питательные вещества высвобождаются для нового использования при фотосинтезе.

Абиотические компоненты экосистемы включают в себя основные неорганические и органические соединения (вода, углекислота, кислород, соединения кальция, азотные и

фосфорные соли, аминокислоты, гуминовые кислоты и так далее), а также различные виды энергии и излучений (тепловое, световое, ультрафиолетовое, радиационное).

Водная экосистема характеризуется тем, что для её существования необходимо поступление энергии. С точки зрения термодинамики водная экологическая система – это всегда открытая система. Источником энергии для водных экосистем, является энергия солнечной радиации, которая необходима для фотосинтеза. Не исключено использование в водных экосистемах энергии химических реакций (хемосинтез), например, формирование гидротермальных экосистем.

Часть необходимых для фотосинтеза биогенных элементов находится в растворе и непосредственно доступна организмам, большее количество их заключено в продуктах разложения, особенно в донных отложениях, а также в самих организмах. Скорость перехода питательных веществ в раствор, поступление солнечной энергии, а также температурные циклы, длина дня и другие климатические режимы – важнейшие факторы, регулирующие интенсивность функционирования экосистемы [4].

1.2. Структура водных экосистем

Любые сообщества организмов или тем более экосистемы имеют внутреннюю структуру, которая может быть охарактеризована числом входящих в них видов организмов, их численностью, степенью их доминирования, различного вида взаимоотношениями, особенно трофическими, конкурентными, симбиотическими. Структура экосистем и сообществ организмов может меняться во времени и пространстве и под влиянием различных факторов среды, в том числе и антропогенных.

Живые организмы, представленные особями и видами, существуют благодаря взаимодействиям между собой и внешней средой. Видовое разнообразие зависит от количества доступных ресурсов, ширины экологических ниш, степени перекрывания ниш. Доступность ресурсов, конкуренция и хищничество во многом определяют структуру сообществ.

Антропогенное воздействие приводит к изменению структуры экосистемы, исчезновению наиболее специализированных видов, сокращению трофических связей, упрощению трофических сетей, высвобождению ресурсов, экологических ниш.

Для количественной оценки сложности структуры сообществ живых организмов используют индекс разнообразия, наибольшее распространение получил информационный индекс Шеннона, в котором информация рассматривается как мера разнообразия:

$$H = -\sum N_i/N \lg_2 (N_i/N), \quad (1)$$

где H - индекс разнообразия, бит/экз.; N_i - численность каждого i -го вида; N -общая численность всех видов.

Индекс учитывает количество информации о численности видов и видовом составе организмов, доминирование видов. Более высокая величина индекса соответствует более сложной организации системы. Использование индекса Шеннона для оценки разнообразия экосистем в целом основано на количественной оценке числа компонентов в них и силе взаимодействия между компонентами. Разнообразие представляет собой некую оценку способности системы к взаимодействиям между элементами внутри неё.

Отмечается зависимость между количеством звеньев в трофической сети и числом видов, которая описывается с помощью функции:

$$L = \gamma \times n_s, \quad (2)$$

где n_s - число видов в сообществе, L – число звеньев в трофической цепи, γ - коэффициент пропорциональности [5].

В сообществах с большим разнообразием образуются более сложные трофические связи. Разнообразие сообществ донных и планктонных животных зависит от воздействия факторов внешней среды: количества взвешенных в воде органических частиц, сульфатов и минеральных веществ в донных отложениях, размеров частиц грунта, скорости течения воды, температуры [6]. В водоемах или участках рек, не подверженных загрязнению, в сообществах гидробионтов среди доминирующих видов преобладают стенобионтные, а в условиях загрязнения - эврибионтные. Разнообразие сообществ животных резко уменьшается, когда отношение стено- и эврибионтных видов оказывается менее 60%.

Поскольку разнообразие сообществ донных животных и средняя масса особей в них связаны между собой функциональной зависимостью, а с массой животных в свою очередь функционально связаны такие важнейшие характеристики сообществ, как скорость обмена, продукция, потоки энергии, естественно, что изменения разнообразия и сложности структуры сообществ будут приводить к изменениям этих характеристик.

1.3. Основные положения теории функционирования водных экосистем

Существование экосистемы, как системы открытой, возможно лишь при поступлении извне энергии, главным образом в виде солнечной энергии или, например, в виде энергии химических соединений. Функционирование экосистемы есть взаимодействие потоков энергии, вещества и информации, обеспечивающее её стабильность в конкретных условиях.

Теория биологической продуктивности, созданная Г.Г. Винбергом и его последователями [7], позволила количественно выразить многие процессы, протекающие в водных экосистемах, установить количественные закономерности роста, размножения, метаболизма, питания гидробионтов и влияния разных факторов среды на эти процессы, выявить общие закономерности структуры и функционирования сообществ организмов.

Особенность биотического баланса экосистем, в отличие от систем неживой природы, заключается в том, что органическое вещество может создаваться (продуцироваться) и утилизироваться в самой экосистеме.

Итогом многолетней работы Г.Г. Винберга и его последователей является расчет биотических балансов экосистем разных по типу, географическому положению и продуктивности водоемов, выделение закономерностей. А.Ф. Алимовым [7] была составлена обобщенная схема потоков энергии в водных экосистемах, приведенная в таблице 1.

Таблица 1 - Доля отдельных составляющих биотического баланса от величины первичной продукции (%) в экосистемах разных водоемов [7]

Поток энергии через бактерии A_{bac}	84
Поток энергии через зоопланктон A_z	0.18
Продукция зоопланктона P_z	4.2 (1.1 - 17)
Продукция сообществ зообентоса P_b	8 (вдхр.), 0.2 - 7.1 (озера)
Поток энергии через бентос A_b	27 (вдхр.), 1.5 - 16.4 (озера)
Поток энергии через рыб P_f	0.11 (озера, вдхр.), 2 (пруды)
Улов рыб Y_f	0.11 - 0.3 (озера, вдхр.), 0.4 - 2.2 (пруды)

Из приведенной таблицы видно, что компоненты биотического баланса составляют в среднем вполне определенную долю от величины первичной продукции в водоеме.

Вещество, в отличие от энергии, в экосистемах движется по в большей или меньшей степени замкнутым циклам. Например, биогенные элементы как компоненты биомассы организмов после их отмирания поступают в детрит, донные осадки, затем в результате их минерализации возвращаются в водную среду и снова потребляются организмами продуцентами, т.е. неоднократно участвуют в биогеохимическом кругообороте.

В водных экосистемах существуют два вида трофических цепей: пастбищные и детритные. Пастбищная цепь включает фотосинтезирующие растения, которые потребляются нехищными животными, поедаемыми в свою очередь плотоядными животными. Детритная цепь начинается с мертвого органического вещества,

преобразуемого микроорганизмами в формы, доступные детритофагам, которые в свою очередь поедаются хищниками. В результате активности микроорганизмов биогенные элементы возвращаются в круговорот и становятся доступными фотосинтезирующим растениям.

Такие стойкие компоненты организмов, как целлюлоза и хитин разлагаются, как правило, только бактериями. Поэтому в утилизации органических веществ огромное значение имеет так называемая «микробиальная петля», являющаяся одним из элементов структуры обратных связей в экосистемах водоемов [8].

1.4. Биомасса водных экосистем и её динамика

Биомасса - выраженное в единицах массы количество живого вещества, приходящееся на единицу площади или объема местообитания ($\text{г}/\text{м}^2$, $\text{кг}/\text{га}$, $\text{г}/\text{м}^3$ и др.) [9]. Биомасса представляет собой одну из важнейших экологических характеристик популяций, сообществ организмов и экологических систем. С индивидуальной массой организмов связана скорость протекания их жизненных функций - таких, например, как питание, рост, дыхание, метаболизм, продуцирование. Динамика биомассы экосистемы представляет собой колебания биомасс всех видов гидробионтов около средних значений, регуляция численности и биомассы происходит на организменном и популяционном уровнях через соотношение смертности и рождаемости, а также элиминации организмов данного вида организмами других видов или этого же вида при каннибализме.

Динамика биомассы водной экосистемы определяется особенностями её структуры, жизненных циклов отдельных видов, особенностями реакций на изменение условий и биотических связей сообщества. Изменения структурных и функциональных характеристик экосистемы отражают поведение системы в конкретных условиях. Изменения могут быть выражены в вариабельности динамики биомассы. Вариабельность динамики биомассы в течение вегетационного сезона или года может быть оценена средним квадратичным отклонением, коэффициентом вариации или соотношением максимальных и минимальных значений биомассы за эти отрезки времени. Один из способов расчета:

$$\text{ВДБ} = V_{\min}/V_{\max} = St, \quad (3)$$

где ВБД – вариабельность динамики биомассы, V_{\max} , V_{\min} – максимальная и минимальная биомассы за сезон или год соответственно, St – отношение минимальной и максимальной биомасс.

В озерах без значительной антропогенной нагрузки сезонные и многолетние колебания биомассы составляют в среднем около 3. В экосистемах с измененной структурой колебания могут быть более значительными [10].

Существует несколько закономерностей variability: высокая variability динамики характерна для водоемов с высокой изменчивостью температур; соотношение биомасс стенобионтных и эврибионтных организмов также влияют на variability динамики биомассы, в водных экосистемах с преобладанием эврибионтов значения variability выше.

Сложность структуры экосистемы так же влияет на variability динамики биомассы. С увеличением сложности структуры доминирование переходит к стенобионтным видам с К-стратегией, variability уменьшается.

Таким образом, variability динамики биомассы можно рассматривать как одну из важных характеристик сообществ организмов и экосистем, отражающую их поведение в разных условиях. Она связана с особенностями морфологии водоемов, их географическим положением, продуктивностью, структурными характеристиками, в частности разнообразием, которое отражает сложность структуры систем. Variability динамики биомассы возрастает при загрязнении, эвтрофировании, особенно антропогенном, водоемов.

1.5. Продуктивность водных экосистем

Продуктивность водных экосистем, т.е. свойство создавать органическое вещество обычно оценивают по уровню первичной продукции фитопланктона, рассчитываемой чаще всего за год или вегетационный сезон. Первичная продукция экосистемы в целом складывается из первичной продукции планктона, перифитона, макрофитов. В различных водоемах вклад каждой из составляющих в первичную продукцию экосистемы различен [1]. В реках и некоторых озёрах общая первичная продукция определяется в основном продукционными возможностями макрофитов и перифитона, в большинстве озер основная роль в создании первичной продукции принадлежит водорослям фитопланктона.

В целом в мелководных озерах отмечается тенденция увеличения роли макрофитов и перифитона в образовании первичной продукции. В глубоководных озерах первичная продукция создается главным образом за счет фотосинтетической активности фитопланктона. Значение перифитона среди первичных продуцентов зависит от особенностей конкретных водоемов.

Различают валовую первичную продукцию (брутто-продукцию), эффективную и чистую продукцию фотосинтезирующих организмов. Первичная продукция определяет

биопродуктивный потенциал водной экосистемы. Валовая продукция - это вся масса органического вещества, образованного фотосинтезирующими и хемосинтезирующими организмами, которая равна сумме прироста их биомассы и затрат на все энергетические потребности и образование прижизненных экзометаболитов. Эффективная первичная продукция, или продукция фотосинтезирующих организмов - это органическое вещество, образованное ими в течение определенного промежутка времени, с вычетом их собственных энергетических затрат (дыхания). Считается, что обычно в среднем она составляет 80 % валовой продукции. Чистая первичная продукция - это абсолютный прирост новообразованного за счет фотосинтеза органического вещества. Она рассчитывается по валовой первичной продукции, из которой вычитаются затраты на дыхание автотрофных организмов, консументов и редуцентов, то есть массы органического вещества, подвергшегося деструкции.

Так, чистая первичная продукция планктона:

$$P = A - (R_v + R_z + R_b), \quad (4)$$

где P - чистая первичная продукция, A - первичная валовая продукция фитопланктона, R_v - величина суммарных затрат на дыхание водорослей, R_z - величина суммарных затрат на дыхание зоопланктона, R_b - величина суммарных затрат на дыхание бактериопланктона [7].

Суммарная продукция водных экосистем складывается из: а) образованной автотрофными организмами первичной продукции; б) её трансформаций на уровне консументов; в) потерь энергии на каждом трофическом уровне; г) поступления и выноса вещества и энергии с притекающими и вытекающими водными массами. Все эти вместе взятые процессы создают поток энергии, и они должны учитываться при определении биологической продуктивности водных экосистем.

Водоемы замедленного водообмена (лентические: озера, пруды) являются, как правило, водоемами автохтонными, органическое вещество в них в основном производится внутри их экосистем собственными продуцентами - фитопланктоном, фитобентосом, макрофитами, перифитоном. Затем образованное в результате первичного продуцирования органическое вещество используется зоопланктоном, зообентосом, nekтоном. Его минерализация редуцентами приводит к возвращению в водную толщу биогенных элементов в доступной для потребления продуцентами минеральной форме. В общем виде эти взаимосвязи представлены на рисунке 1 [7].

В типичном большом озере основной поток энергии и круговорот вещества совершается в планктонном сообществе экосистемы пелагиали, схема этого круговорота изображена на рисунке 2 [7].

В водотоке, или системе транзитного типа (лотической системе: реке, ручье), планктон не может играть решающую роль просто в силу физических причин – его сносит течением. В глубоких, медленно текущих реках в роли главного продуцента выступает фитобентос – высшая водная растительность. Основными потребителями его продукции выступают зообентос и нектон. На рисунке 3 [7] изображен круговорот веществ в экосистеме транзитного типа.

В мелких быстротекущих водотоках (ручьях и мелководных реках) основное питание их обитатели получают извне (аллохтонные экосистемы). Органическое вещество поступает с берегов, в виде опада листьев, трупов животных, схема круговорота веществ представлена на рисунке 4 [7].

В водных экосистемах каскадного типа (системы водохранилищ, группы сообщающихся меж собой озер, глубокие водотоки), совмещающих лотические и лентические участки, системы кругооборота вещества чередуются. На быстротекущих участках они осуществляются по лотическому типу (с преобладанием транзитного типа аллохтонного питания системы), в заводях и участках с медленным течением – по лентическому типу (автохтонные участки).

1.5. Особенности водных сообществ по сравнению с наземными

Сообщества водных организмов по своим условиям обитания и структурно-функциональным характеристикам имеют ряд ключевых особенностей по сравнению с наземными биогеоценозами, которые в основном заключаются в следующем.

Находящиеся в воде гидробионты подвергаются значительно меньшим колебаниям температуры (обычно в пределах от 2 до 40°), чем обитатели наземных биогеоценозов. Однако для них имеет большое значение содержание кислорода, который часто бывает в дефиците, а временами может вовсе исчезать. В связи с этим существующие классификации экосистем учитывают, в первую очередь, содержание кислорода в водоеме.

Водные организмы находятся в условиях более слабой освещенности, чем наземные, а расположенные на глубинах водоемов (и в подземных водах) совершенно лишены света, и их живые компоненты могут существовать только за счет поступления органических веществ извне. Поэтому в водной экосистеме гораздо сильнее выражена вертикальная дифференциация (стратификация). В связи с вертикальной расчлененностью водной среды типы водных сообществ выделяются по совершенно иному принципу, чем типы биогеоценозов суши. Границы последних в большинстве случаев, как указывает В.

Н. Сукачев [11], совпадают с границами растительных ассоциаций на поверхности земли, в то время как гидробиоценозы выделяются главным образом по их положению в водной толще по вертикали и по принадлежности к относительно замкнутым циркуляционным ячейкам.

Организмы в водоемах биохимически и осмотически более тесно связаны с окружающей средой, чем организмы суши, и зависят от содержания в воде растворённых веществ. Благодаря значительно большей, чем у воздуха, плотности воды, многие водные организмы пребывают в свободно плавающем или парящем состоянии, поскольку вода содержит пространственно-распределенный источник пищи в виде взвешенной массы сестона. Вода создает возможность биохимических связей между сообществами гидробионтов за счет выделения многими организмами в воду кислорода, углекислоты и различных продуктов метаболизма. Эти вещества, токсичные, либо, наоборот, стимулирующие физиологические процессы других организмов, образуют как бы сеть, по которой организмы сообщаются косвенно, не вступая друг с другом в прямой контакт.

Население гидросферы значительно разнообразнее, чем наземное, хотя во внутренних водоемах состав флоры и фауны сильно обеднен по сравнению с морями из-за выпадения многих групп. Основную массу первичных продуцентов составляют взвешенные в воде микроскопические водоросли, в то время как на суше – это почти исключительно крупные растения, с корнями в почве. Несмотря на чрезвычайно мелкие размеры планктонных водорослей, они обладают весьма высоким темпом размножения и могут давать очень высокую первичную продукцию, за счет которой развивается местами богатейшее животное население.

В горизонтальном направлении водные сообщества, как и биогеоценозы суши, также неоднородны. Биотопы определяются преимущественно физическими свойствами среды и группируются по экологическим зонам, на которые делятся водоемы: например, в озерах бенталь подразделяется на литораль (прибрежная зона), сублитораль (до нижней границы распространения высших растений), профундаль. Внутри каждой зоны может быть выделено по несколько биотопов и соответствующих им биоценозов (например, на разных грунтах).

Гидробиоценозы, как и наземные экосистемы, обладают хорошо выраженной изменчивостью во времени. Сезонная (годовая, суточная или иная циклическая) динамика, вызванная изменениями температуры, наблюдается как в ценозах высшей водной растительности, отмирающей с наступлением осени, так и в планктонных сообществах, состоящих из видов с кратким жизненным циклом. В меньшей мере выражены сезонные изменения в бентосе, остающемся в крупных водоемах на зиму в почти полном составе и

количестве, хотя в некоторые периоды его гетеротопные группы (насекомые) покидают водоем.

Межгодовые (или многолетние) изменения в водоемах выражены не менее, если не более ярко, чем в биогеоценозах, и, в основном, происходят в результате тех же причин: изменения климатических условий и деятельности человека. В гидробиоценозах постоянно происходят также изменения соотношений биомасс и численностей видов, причины которых часто не удастся установить. Эти ненаправленные изменения колебательного типа называют флуктуациями, в противоположность сукцессиям – направленным изменениям в течение ряда лет. Сукцессии часто наблюдаются в гидробиоценозах и представляют собой продолжающийся процесс постепенного приспособления сообществ гидробионтов к сильно изменившимся абиотическим условиям. Мы наблюдаем их при различных естественных изменениях режима водоемов, а в еще большем масштабе – при возникновении новых водоемов или водохранилищ (на затопляемой, например, вследствие сооружения плотины, долине реки).

2. Озерные экосистемы России

В России свыше 2.5 млн. озер, общая площадь составляет 0.35млн. км². В основном (более 95 %) это небольшие водоёмы площадью менее 1 км²; крупных озёр сравнительно мало: около 140 имеют площадь более 100 км² и только 9 - более 1 тыс. км² [12].

Озера размещены очень неравномерно. Особенно много их в Вилуйской котловине, на Западно-Сибирской низменности и на северо-западе Восточно-Европейской равнины — в Карелии. Все эти районы находятся в условиях избыточного увлажнения. К югу, в зоне степей и полупустынь с их засушливым климатом, число озер резко уменьшается, и многие озера имеют соленую или солоноватую воду.

Различаются озера и по происхождению котловин. Озера тектонического происхождения располагаются в прогибах и провалах земной коры. Крупнейшее тектоническое озеро Байкал располагается в грабене и поэтому достигает глубины 1637 м. Ледниково-тектонические озерные котловины возникли в результате обработки ледником тектонических понижений земной коры: Имандра, Ладожское, Онежское. На Камчатке и Курилах озера главным образом вулканического происхождения. На северо-западе Восточно-Европейской равнины происхождение озерных котловин связано с материковыми оледенениями. Многие котловины располагаются между моренными холмами: Селигер, Валдайское. В результате обвалов в горных долинах возникли завальные озера: Сарезское на Памире, Рица на Кавказе. Небольшие по площади озера

возникают над карстовыми провалами. На юге Западной Сибири множество блюдцеобразных озёр, возникших в результате просадки рыхлых пород. При таянии льда в районах распространения многолетней мерзлоты также образуются блюдцеобразные неглубокие озера. Озера-старицы располагаются на поймах равнинных рек. По берегам Черного и Азовского морей находятся озера-лиманы.

В России на долю озёр, без Каспийского моря, приходится 2 % всей площади. Для сравнения разных частей страны используют такой показатель, как озёрность. Наличие озёр на водосборе количественно характеризуется отношением суммарной площади озёр к общей площади региона. Это отношение называется коэффициентом озёрности [13] и выражается в процентах. Озёрным краем (12.6 %) обычно называют Карелию и Северо-Западный регион Европейской России. Много озёр (более 10 %) в дельтах Волги, Лены, Терека. Большая озёрность (5-10 %) в тундре и лесотундре.

На территории России выделено девять озерных районов:

- Северо-Западный озерный район, озер ледникового происхождения;
- Азово-Черноморский — лиманов, связанных с деятельностью моря;
- Северо-Кавказский — озер ледниковых и карстовых;
- Прикаспийский — озер с образованием самосадочной соли;
- Западно-Сибирский — суффозионных и горько-солёных озёр;
- Алтайский — озер моренного типа (Телецкое, Маркаколь);
- Забайкальский — останцовых озёр;
- Нижнеамурский — озер сбросовых впадин, имеющих гидрологическую связь с рекой Амур;
- Якутский — озер термокарстового происхождения;
- Камчатский озерный район — озер вулканического происхождения (Кроноцкое, Курильское).

В Озёрном крае около 200 тыс. водоёмов общей площадью более 50 тыс. км². Размеры их самые разнообразные — от крупнейших озёр Европы до мелких озерков площадью в несколько сотен квадратных метров.

Ещё один регион России, богатый озёрами, - это Западная Сибирь. Особенно много их в тундре: озёрность составляет 8.3 %. Общее число водоёмов приближается к 100 тысячам, но почти все они неглубокие и имеют площадь менее 1 км². В зоне вечной мерзлоты распространены термокарстовые озёра, возникшие при оседании грунта в областях развития многолетнемерзлых горных пород вследствие таяния подземных пластов. Суровой сибирской зимой толщина льда на озёрах достигает 2 м, а мелкие озёра промерзают до дна.

Богат озёрами полуостров Ямал. Весной низинная тундра более чем на половину покрыта водой. К осени площадь озёр сокращается, а некоторые исчезают совсем. То же самое происходит на Тазовском и Гыданском полуостровах. Нередко берега озёр сильно заболочены.

Одним из озёрных районов Восточной Сибири является плато Путорана. Озёра этого региона в основном ледникового происхождения, они разнообразны по форме и величине. Отдельные крупные озёра расположены в затопленных ледниковых долинах и имеют удлинённую форму - вытянуты в широтном направлении (соответственно направлению движения ледников). Длина их иногда достигает 100 км, ширина - от 1 до 20 км. Крупнейшими озёрами ледникового происхождения считаются Лама, Кета, Хантайское, Пясино.

На северо-востоке Сибири больше всего озёр расположено на Яно-Индигорской и Колымской низменностях (озёрность – 8.4 %). Большинство из них термокарстовые, но есть и пойменные.

Для полуострова Камчатка характерны озёра вулканического происхождения. Это либо заполненные водой кратеры потухших вулканов, либо водоёмы, возникшие в понижениях застывшей лавы. Наиболее крупные из них Кроноцкое и Курильское. На рисунке 5 приведена карта озёрности регионов России [12]. В таблице 2 приведены характеристики озёр различных регионов России [14].

Таблица 2 – Характеристика озёр регионов России [14]

Район	Градация площадей зеркала озера, км ²						Общая площадь, км ²	Общее кол-во, шт.
	менее 1	1 - 10	10 - 50	50 - 100	100 - 1000	более 1000		
Кольский полуостров, кол-во	106311	763	58	10	4	-	8195	107146
%	99.2	0.7	0.1	0	0	-		
Карелия и Северо-Запад Европейской территории, кол-во	80396	1883	179	21	21	3	50107	82503
%	97.5	2.3	0.2	0	0	0		

Продолжение таблицы 2 – Характеристика озёр регионов России [14]

Район	Градация площадей зеркала озера, км ²						Общая площадь, км ²	Общее кол-во, шт.
	менее 1	1 - 10	10 - 50	50 - 100	100 - 1000	более 1000		

Север Европейской территории, кол-во	231330	1019	60	5	5	-	13756	232419
%	99.4	0.4	0.2	0	0	-		
Центральный район Европейской территории, кол-во	35517	272	35	5	3	4	17329	35836
%	99.1	0.8	0.1	0	0	0		
Среднее и южное Приуралье, кол-во	6633	132	9	-	2	2	4182	6778
%	97.9	2	0.1	-	0	0		
Юг Европейской территории, кол-во	25883	465	71	20	16	4	20947	26456
%	98.2	1.5	0.3	0	0	0		
Прикаспийская низменность, кол-во	10713	557	24	6	5	-	3864	11305
%	94.9	4.9	0.2	0	0	-		
Кавказ, кол-во	2089	52	18	1	2	1	2760	2163
%	96.6	2.5	0.9	0	0	0		
Западно-Сибирская низменность, кол-во	777612	10005	369	41	15	-	87754	788042
%	98.8	1.2	0	0	0	-		
Алтай и Кузнецкий бассейн, кол-во	16981	158	7	1	2	2	8743	17151
%	99.1	0.9	0	0	0	0		
Западные и Восточные Саяны, кол-во	14160	128	14	3	1	1	7227	14307
%	99	0.9	0.1	0	0	0		
Забайкалье, кол-во	46919	184	19	7	5	1	35647	47135
%	99.6	0.4	0	0	0	0		
Средняя Сибирь, кол-во	316860	2919	74	15	7	-	28108	319872
%	99.1	0.9	0	0	0	-		

Продолжение таблицы 2 – Характеристика озёр регионов России [14]

Район	Градации площадей зеркала озера, км ²						Общая площадь, км ²	Общее кол-во, шт.
	менее 1	1 - 10	10 - 50	50 - 100	100 - 1000	более 1000		
Северо-Сибирская низменность и северные склоны плато	315124	3590	111	11	12	1	38487	318849

Путорана, кол-во								
%	98.8	1.1	0.1	0	0	0		
Северо-Восточная Сибирь, кол-во	585396	9224	458	28	12	-	67863	595118
%	98.4	1.5	0.1	0	0	-		
Дальний восток, кол-во	62876	175	25	3	8	1	9758	63088
%	99.7	0.3	0	0	0	0		
Камчатка, кол-во	40658	175	19	3	2	-	2772	40857
%	99.6	0.4	0	0	0	-		
Острова Северного Ледовитого и Тихого океана, кол-во	40777	323	28	2	2	-	3517	41132
%	99.2	0.8	0	0	0	-		
Россия	2716235	32024	1578	182	124	20	411016	2750157
%	98.8	1.15	0.05	0	0	0		

2.1. Озёрные экосистемы Севера-Запада России

Северо-Западный озёрный район, в литературе он известен как Озёрный край, охватывает территорию Кольского полуострова, Карелию, Ленинградскую, Псковскую, Новгородскую области [15]. Обилие озёр Северо-Западного региона тесно связано с четвертичным оледенением, а происхождение котловин - с аккумулятивной и эрозионной деятельностью ледника. Характерно, что граница этого района довольно близко совпадает с границей последнего оледенения. Наряду с озёрами ледникового происхождения распространены также и тектонические озера. К этому типу относится большинство озёр Карелии и Кольского полуострова, развитых в трещинах и сбросах твердокаменных пород и имеющих характерную ориентировку (форма их вытянута в направлении основных разломов земной коры). Котловины озёр тектонического происхождения в последующем были в значительной мере переформированы эрозионной деятельностью ледника, что особенно наглядно видно на примере северных берегов Ладожского и Онежского озёр. Среди болот и болотных массивов здесь часто встречаются многочисленные озёра вторичного происхождения, образовавшиеся в процессе развития болот. Такого рода вторичных озёр на территории данного региона много, особенно среди болот Ловатской низменности (Полистовский болотный массив и др.). В местах неглубокого залегания легкорастворимых горных пород (известняков) встречаются карстовые озёра. К ним

относятся многие озера Валдайской возвышенности, озёра Обонежья (между озерами Онежским и Белым), бассейна Онеги и др. Некоторые из них периодически исчезают [15].

На территории Карелии насчитывается свыше 61 тыс. озер, преобладают озера с площадью меньше 1 км², насчитывается около 20 озер с площадью более 100 км². Согласно литературным оценкам коэффициент озёрности для Карелии составляет около 21 %, с учётом площадей Онежского и Ладожского озёр, расположенных в границах республики, или 12%, без учета этих озёр.

Специфика гидрографии региона определяется особенностями всего комплекса природных условий, в первую очередь геологического строения, рельефа и климата, а также географическим положением региона. Многие озёра своим происхождением обязаны тектоническим подвижкам земной коры, но большинство – выпахивающему и аккумулярующему воздействию ледников. Первые – более глубокие, имеют обычно вытянутую форму, высокие скалистые, нередко обрывистые, берега и мало островов. Конфигурация озёр ледникового происхождения значительно разнообразнее – их отличает обилие островов, заливов, проливов и относительно небольшая глубина. Однако, очень часто озера имеют смешанное происхождение.

В Карелии сформировалась очень развитая гидрографическая сеть. Она представлена преимущественно либо небольшими реками, либо короткими протоками, которые соединяют многочисленные озера, образуя озёрно-речные системы. По современным данным, общее число рек (включая Карельский перешеек) составляет 26.7 тыс. Суммарная их протяженность – 83 тыс. км. Преобладают водотоки длиной менее 10 км. Их количество 25.3 тыс. (95 %), общая протяженность – 52.3 тыс. км (63 %). Только 30 рек имеют длину более 100 км и относятся к классу средних.

В средний по водности год сток рек Карелии составляет 57 км³. Непосредственно на ее территории формируется 49.7 км³ (так называемый местный сток). Остальные воды (13 %) поступают из сопредельных регионов (в основном из Финляндии и Архангельской области). Около 55 % речного стока с территории республики поступает в Белое море, 25 % - в Онежское озеро и 20 % – в Ладожское [16].

В общей сложности на территории республики находится более 73 тыс. водоемов различного генезиса и размера площадью более 0.1 га (площадь, дешифрируемая на большинстве снимков Карелии). Общая площадь водного покрытия составляет около 36 тыс. км², в том числе естественными водоемами – около 34 тыс. км² (с учетом включенных в водохранилища). Без учета Ладоги и Онеги общая площадь водного покрытия составляет около 19 тыс. км². Общие ресурсы лимнических вод – около 900 км³. Естественных озер, площадью более 1 га, в республике более 28 тыс., в том числе более 20

га – около 5990, а более 1 кв. км – 1668. Около 45 тыс. водоемов имеют площади от 0.1 до 1 га. Доля естественных водоемов составляет более 99% [17].

Кроме того, в пределах республики находится около 40 % акватории Ладожского и 80 % – Онежского озера, являющихся крупнейшими пресноводными водоемами Европы [18].

Через территорию Мурманской области проходит водораздел между бассейнами Северного Ледовитого и Атлантического океанов. Большая часть территории относится к водосбору Северного Ледовитого океана, Белого и Баренцева морей и лишь небольшая часть – к бассейну Балтийского моря.

Для области характерна густая речная сеть, общая протяженность 50 тыс. км. Многие реки берут начало из крупных озер, и несмотря на небольшую длину, несут большие объемы воды. Для рек Мурманской области характерно смешанное снегово-дождевое питание, талые воды составляют около 60% годового речного стока, дождевые – около 25% и на долю подземных вод приходится около 15. На всех реках наблюдается весеннее половодье, связанное с таянием снега, на некоторых реках оно смещено на лето и сильно затянуто [19]. Поверхность области сильно заболочена, особенно большой заболоченностью отличается побережье Белого моря, где болота занимают более половины поверхности.

Большое количество озер данной территории обусловлено геологическим строением, историей, рельефом, низким испарением. По происхождению выделяют два типа озер ледниковые и ледниково-тектонические. Ледниково-тектоническое происхождение имеют наиболее крупные водные объекты, образованные в трещинах и сбросах твердых пород, имеют характерную ориентацию – вытянутость вдоль разломов земной коры. Данные водоемы располагаются цепочками, соединяются между собой водотоками.

Среди озёр ледникового происхождения широко распространены запрудные, образованные за счет преграждения мореной русел ледникового стока, такие водоемы вытянуты, имеют глубину 4-6 метров. Водоемы ледникового происхождения типичны для горных массивов, чаще всего они располагаются в цирках, карах, глубоких долинах. Также встречаются в области речные, старичные озёра и болотные. В весенне-летний период за счет снеготаяния в области возникает большое количество небольших временных озёрец, занимающих многочисленные понижения [20]. По данным Института озераведения РАН на территории Мурманской области находится более 117 тыс. водоемов, площадь водного покрытия составляет 11072 км². Озер с площадью более 1 га в области около 32 тыс., в том числе более 20 га – 4039, более 1км² – 1189. Средняя

озёрность для Мурманской области составляет 8,1%, с наибольшим значением озёрности на западной части области. Самым крупным озером Мурманской области является Имандра (площадь водного зеркала 812 км²). Оно расположено в ледниково-тектонической котловине в юго-западной части полуострова.

Почти вся территория Ленинградской области, за исключением её крайней юго-восточной части, относится к бассейну Балтийского моря, небольшой район, расположенный к юго-востоку от водораздельной Вепсовской возвышенности, относится к бассейну р. Волга – Каспийского моря. Речная сеть густая и разветвленная. Общая протяжённость всех рек в Ленинградской области составляет около 50 тыс. км (Электронный справочник «Озера России» Лимнологического института: <http://www.limno.org.ru/win/rlake.php>).

Основное питание рек Ленинградской области снеговое, дождевое, а также за счет подземных вод. Для всех рек характерно весеннее половодье с резким повышением уровня воды, связанное с таянием снега. Меженный период наблюдается летом и зимой, когда реки питаются главным образом подземными водами. Осенью, а также иногда при длительных дождях летом на реках области наблюдаются паводки со значительным подъемом уровня воды.

Ленинградская область, территория которой в период последнего четвертичного оледенения полностью находилась в зоне ледникового покрытия, отличается большим количеством озёр. Значительная часть озёр имеет ледниковое происхождение, но наиболее крупные озера, Ладожское и Онежское, имеют ледниково-тектоническое происхождение. К ледниковым относятся озёра, образовавшиеся во впадинах, выпаханных ледником (среди них Рощинские озёра), или в областях распространения зандрового и холмисто-моренного рельефа, на месте захоронения огромных глыб льда, откалывавшихся от ледника при его отступании, и перекрытых толстым слоем моренного материала [21].

Широкое распространение имеют подпрудные озёра, образованные при подпруживании талых ледниковых вод моренными грядами и холмами. Встречаются узкие, вытянутые в длину ложбинные озёра, возникшие по основным руслам стока ледниковых вод и имеющие характерную ориентацию с северо-запада на юго-восток, в направлении движения ледника. Обычно они имеют значительные глубины, таких озёр много в центральной части Карельского перешейка. Остаточные озера образовались на месте приледниковых водоемов, их котловины залегают на слабоволнистых моренных и озерно-ледниковых равнинах. Многие озера соединены узкими протоками, образуя озерно-речную сеть.

В общей сложности на территории области находится более 6 800 водоемов различного генезиса и размера площадью более 0.1 га (площадь, дешифрируемая на большинстве снимков Ленинградской области). Доля естественных водоемов существенно превышает 90%. При этом естественных озёр, площадью более 1 га, в области около 3 130, в том числе более 20 га – 882, а более 1 кв. км - 262. Более 3 350 водоемов имеют площади от 0.1 до 1 га. Общая площадь водного покрытия Ленинградской области составляет около 12 100 км². Самым крупным озером является Ладожское, первое по площади водного зеркала озеро Европы, в пределах Ленинградской области находится около 55% его акватории. Северо-восточная часть области доходит до побережья второго по площади водного зеркала озера Европы - Онежского, однако Ленинградской области принадлежит лишь около 1.6% его акватории [22].

Большая часть территории Новгородской и Псковской областей относится к бассейну Балтийского моря, и лишь крайняя восточная часть Новгородской области – к бассейну Волги - Каспийского моря. Большая часть рек области образовалась в послеледниковый период, имеет относительно небольшой возраст (8-9 тысяч лет) и ещё не успела выработать глубоких и широких долин. Речная сеть густая и разветвленная. Направление течения преимущественно на северо-запад и север.

Для рек Новгородской и Псковской областей характерно смешанное питание с преобладанием снегового: половину годового стока дают талые снеговые, другую половину — дожди и грунтовые воды (снеговые — 50-60%, дождевые — 20-30 %, грунтовые — 10- 20%). На всех реках наблюдается весеннее половодье, связанное с таянием снега, с резким повышением уровня воды до 1-6 метров. Отмечаются два максимума уровня - весной и осенью и два минимума — зимой и летом. Летом меженный уровень периодически нарушается паводками [23].

Территории Новгородской и Псковской областей в период четвертичного оледенения находились на окраине ледника, поэтому они характеризуются большим количеством озёр, прежде всего ледникового происхождения. Водоёмы расположены среди холмов, камов, озов, в понижениях. Как и на территории Ленинградской области, часть озёр образовалась на месте захоронения отколовшихся от ледника огромных глыб льда.

На юге Псковской области встречаются узкие, вытянутые в длину ложбинные озёра, возникшие по основным руслам стока ледниковых вод. Обычно такие озёра имеют значительные глубины, часто они расположены по руслам основных рек области. Часто озёра соединены протоками, образуя озёрно-речные системы. Карстовые озера

относительно широко распространены на карбоновом плато в восточной части Новгородской области.

По данным Института озероведения РАН на территории Новгородской области находится более 2500 водоемов с общей площадью 1704 км². Озёр с площадью более 1 га в области около 1600, в том числе более 20 га – 331, а более 1 км² – 91. Более 800 водоемов имеют площади от 0.1 до 1 га. Общие ресурсы лимнических вод – около 6.3 км³ (3.3 км³ – средний объём озера Ильмень). В среднем по области озёрность составляет чуть более 1 %.

На территории Псковской области расположено 3 432 малых озера общей площадью 1 138.68 км². Озёр с площадью более 1 га в области более 2300, в том числе более 20 га – 614, а более 1 км² – 204. Более 1300 водоемов имеют площади от 0.1 до 1 га. Общая площадь водного покрытия области составляет около 3124 кв. км, в том числе естественными озерами – 3060 км². Общие ресурсы лимнических вод – около 18 км² (14 куб. км² содержится в Чудско-Псковском озере). В среднем по области озёрность составляет около 2 % [24].

В таблице 3 приведены характеристики водоемов Северо-Западного озерного района согласно Электронному справочнику «Озера России».

Таблица 3 - Характеристика озер Северо-Запада России («Озера России»)

Градации площади, км ²	>100	50-100	10 - 50	5 - 10	1 - 5	0,2 - 1	0,05 - 0,2	0,01-0,05	<0,01
Кол-во водоемов	Мурманская область								
	8	9	69	125	984	2280	8150	19900	85000
Площадь водного покрытия, км ²	3582	666	1378	855	1972	1165	789	464	201
Кол-во водоемов	Республика Карелия								
	21	16	148	199	1292	4340	7400	15000	45000
Площадь водного покрытия, км ²	24734	1047	2950	1401	2640	1885	790	390	195
Кол-во водоемов	Ленинградская область								
	4	2	22	37	213	680	980	1500	3350
Площадь водного покрытия, км ²	10310	154	465	260	462	302	102	40,6	7,1

Продолжение таблицы 3 - Характеристика озер Северо-Запада России («Озера России»)

Градации площади, км ²	>100	50-100	10 - 50	5 - 10	1 - 5	0,2 - 1	0,05 - 0,2	0,01-0,05	<0,01
Кол-во водоемов	Новгородская область								
	1		7	11	78	270	600	750	800
Площадь водного покрытия, км ²	1090		158	79,5	165	129	59,8	18,5	4
Кол-во водоемов	Псковская область								
	1	2	9	33	171	460	700	1150	1300
Площадь водного покрытия, км ²	1985	110	142	229	353	204	69,6	26,8	6

3. Моделирование в экологии

3.1. Теоретические основы моделирования

Моделирование является универсальным методом научного познания. Главной особенностью данного метода является опосредованность познания, использование объектов-заместителей. Под моделированием понимается процесс построения, изучения, применения моделей. Процесс моделирования предполагает построение умозаключения по аналогии и конструирование научных гипотез. Моделирование как метод исследования сложных объектов, явлений и процессов путем их упрощенного имитирования (натурного, логического, математического) основывается на теории подобия с объектом-аналогом.

Моделирование – метод опосредованного практического и теоретического оперирования объектом, при котором исследуется непосредственно не сам объект, а искусственная или естественная система, соответствующая свойствам реального объекта [28]. Под моделью подразумевается реализованная система, отражающая, воспроизводящая объект исследования, способная заменить его таким образом, что изучение дает новую информацию. Моделирование, как инструмент познания, обладает рядом особенностей:

- дает возможность изучить процесс до его осуществления, дает возможность прогнозировать негативные последствия какого-либо процесса;
- позволяет более целостно изучить процесс, так как выявляются не только элементы процесса, но связи между ними;
- ввиду того, что при моделировании могут вводиться допущения и упрощения, становится возможным применять количественные методы анализа [25].

Главной задачей при моделировании является создание модели достаточной полноты. Для этого необходимо учесть все существующие факторы, влияющие на рассматриваемое явление, учесть возможность появления неизвестных факторов, чтобы в случае необходимости дополнить модель необходимым элементом.

По способу построения выделяют два класса моделей: материальные и идеальные. Материальные модели по своей физической природе сходны с оригиналом, могут сохранять геометрическое подобие с оригиналом (макеты, тренажеры), подобие протекания физических процессов с оригиналом (гидрологическая модель течения реки). Материальные модели чаще всего используются в технических целях. Схема видов моделей приведена на рисунке 6.

Более подходящими для экологического моделирования являются идеальные модели, представляющие собой описание оригинала в словесной форме или посредством символов и операций над ними, отражающих исследуемые особенности оригинала. Идеальные модели подразделяются на концептуальные и математические.

Концептуальные модели разделяются на вербальные и графические (схематические). Вербальные модели – это формализованный вариант традиционного естественно-научного описания в виде текста, таблиц и иллюстраций. Схематические модели разрабатываются в виде различного рода схем, рисунков, графиков и фотографий, основные их достоинства – наглядность, информативность и простота построения.

Вербальные и схематические модели в то же время являются неотъемлемой частью предварительного этапа качественного анализа математического моделирования. Суть математического моделирования заключается в том, что с помощью математических символов строится абстрактное упрощенное подобие изучаемой системы. Далее, меняя значение отдельных параметров, исследуют поведение данной искусственной системы и её конечное состояние. Математическое моделирование – это математическое описание оригинала, отражающее его целостность, структуру, динамику, функционирование и взаимосвязи оригинала, внешних и внутренних факторов воздействия [26].

Математические модели реальных систем, достаточно полно отражающие их структуру и взаимосвязи между элементами, обычно бывают настолько сложными, что требуют использования численных компьютерных методов решения систем уравнений. В этом случае чаще всего используется имитационное моделирование.

3.2. Основные этапы моделирования

Процесс моделирования включает четыре этапа: качественный анализ, математическая реализация, верификация, изучение модели.

Качественный анализ является основой любого объектного моделирования, на его основе формируются задачи, выбирается вид модели, определяется соответствие модели требованиям. На данном этапе определяются основные факторы, величины и взаимосвязи между ними, которые будут учитываться в модели. Обычно результатом описания системы служит схема её функционирования, указывающая основные компоненты системы и связи между ними. Наиболее существенная и сложная часть работы на этом этапе состоит в нахождении количественных выражений взаимосвязей между компонентами системы, ранее описанными словесно. Трудность заключается в том, что обычно информация об этих связях недостаточна и не существует какой-либо общей методики нахождения конкретного выражения этих связей.

Второй этап моделирования – математическая реализация логической структуры модели. Производится построение теоретических концепций с применением строгого математического аппарата, позволяющего представить происходящие в системе процессы в виде формул, отражающих зависимости интенсивностей процессов от значений компонент системы и внешних факторов. Имитационные кибернетические модели отражают представления исследователя о взаимосвязях в системе и способах их реализации. Наилучшие результаты эти модели дают при составлении прогноза изменений в системе. В имитационной модели можно очень полно отразить особенности реальной системы, взаимосвязи между её отдельными частями. Модели могут быть представлены в аналитической форме (системе аналитических уравнений) или в виде логической схемы компьютерной программы [27].

Верификация подразумевает проверку соответствия модели оригиналу. Необходимо убедиться, что модель адекватно отражает особенности оригинала, для этого выполняется эмпирическая проверка – сравнение полученных данных с результатами наблюдений за оригиналом. При отсутствии эмпирических данных проводится теоретическая верификация – по теоретическим представлениям определяется область применения и прогностические возможности модели. Также необходимо проверить чувствительность модели, проверить изменения результатов решения системы уравнений при варьировании значений параметров и изменениях видов связей между переменными. Данная процедура позволяет оценить качество модели с точки зрения ее внутренней структуры и определить те взаимосвязи, формализация которых нуждается в уточнении.

Четвертый этап заключается в изучении результатов моделирования, интерпретации полученной информации и перенесении выводов на объект-оригинал. Основной целью этапа является выявление новых закономерностей и исследование возможностей оптимизации структуры и управления поведением моделируемой системы,

так же как и определение рамок пригодности модели для прогнозирования состояния моделируемой системы.

3.3. Актуальность применения моделирования в экологии

Изучаемые геоэкологией надорганизменные системы (популяции, биоценозы, экосистемы, биосфера) чрезвычайно сложны. В них существует большое количество взаимосвязей, сила которых непрерывно меняется, кроме того они могут быть непостоянны. Одни и те же внешние воздействия нередко приводят к различным, а иногда и к противоположным результатам. Это зависит от состояния, в котором находилась система в момент воздействия. Предвидеть ответные реакции системы на действие конкретных факторов можно только с помощью сложного анализа существующих в ней взаимоотношений и закономерностей. Уникальность природных систем, вовлекаемых в крупномасштабные проекты преобразования природы, сильно ограничивает возможности активного экспериментирования с ними. Поэтому широкое распространение в экологии получило моделирование, особенно при изучении и прогнозировании взаимовлияния антропогенной деятельности и окружающей природной среды.

Первыми системами, которые изучались с помощью количественных методов, были системы «хищник – жертва». Американец А. Лотка в 1925 году и итальянец В. Вольтерра в 1926 году создали математические модели роста отдельной популяции и динамики популяций, связанных отношениями конкуренции и хищничества. Исследование систем «хищник – жертва» показало, что типичной для популяции жертв эволюцией является увеличение рождаемости, а для популяции хищников – совершенствование способов ловли жертвы.

В дальнейшем метод математического моделирования применялся в экологии все шире, что обуславливалось его большими потенциальными возможностями. Моделирование дает предварительное объяснение и предсказание поведения экосистем в условиях, когда теоретический уровень исследований природной среды недостаточно высок. В этом аспекте моделирование всегда будет дополнять теоретические построения, так как разрыв между практическим воздействием на природу и теоретическим осмыслением последствий такого воздействия сохраняется, и все качественно новые варианты перестройки отдельных экосистем и биосферы в целом обязательно должны моделироваться.

Имитационное моделирование широко используется при исследовании экосистем, то есть там, где учитывается множество разнохарактерных структурных компонентов экосистемы и многофункциональное их поведение. При этом для построения

удовлетворительной модели в виде структурной схемы не нужно необъятного количества информации об огромном множестве переменных.

Имитационное моделирование является единственным научно-обоснованным способом решения задач, выходящих за рамки возможного натурального эксперимента, и позволяет во много раз сократить сроки и стоимость исследований, число занятых специалистов, повысить обоснованность принимаемых решений. При проведении имитационных расчетов вариации характеристик изучаемых процессов и внешних воздействий выражаются различными комбинациями входных величин и параметров. После этого задача сводится к анализу соотношений между входом и выходом модели. Итогом обычно являются количественные оценки естественного развития процесса или последствий антропогенных воздействий.

Человечество осуществляет преобразование биосферы на больших территориях и акваториях и во всё увеличивающихся масштабах. В связи с этим моделирование целесообразно использовать и для выбора стратегий экологически обоснованного природопользования отдельных территорий и акваторий, не исключая его использования для определения стратегии использования биосферы в целом. Своеобразие современного периода моделирования и состоит в том, что до недавнего времени цели и средства преобразования окружающей среды, как правило, не зависели от результатов моделирования, а ныне стала учитываться обратная связь от моделирования к целям и средствам преобразования, и моделирование предмета преобразования стало рассматриваться в единстве с моделированием целей и средств преобразования.

Сознательный выбор путей преобразования природы требует применения различных видов моделирования и типов моделей. Все виды моделирования, направленные на познание природы, находят применение при преобразовании биосферы. Применение различных типов моделей и видов моделирования способствует, с одной стороны, повышению теоретического статуса науки и синтезу знаний, а с другой, обеспечивает столь необходимую в наше время координацию преобразовательной и познавательной сторон человеческой деятельности.

Для оптимизации взаимоотношений общества с природной средой необходим такой вид моделирования, который дал бы возможность учесть огромное количество взаимосвязанных переменных и позволил бы объединить данные многих дисциплин. К тому же необходимо не просто суммирование отдельных процессов, но и учёт взаимодействий между ними. Осуществить это позволяет компьютерное имитационное моделирование. Оно дает количественный прогноз отдаленных последствий принятия

различных альтернативных решений. Изучение поведения модели помогает найти эффективные пути к достижению оптимального результата природопользования.

Если модель как средство познания используется для получения прогноза функционирования какого-либо процесса, то модель как средство преобразования необходима, прежде всего, для управления процессом. Прогноз, который в данном случае используется, носит характер нормативного. Соответственно моделирование такого рода может быть названо нормативным [28].

Намечается тенденция к построению всё более комплексных моделей для всё больших по размерам регионов. Дело в том, что критерий оптимизации системы каких-либо ресурсов зависит от стратегии использования ресурсов вообще и многих других факторов, связанных с преобразовательной деятельностью человека. В последние десятилетия предприняты попытки рассмотрения с помощью компьютерного моделирования состояния и тенденций глобального развития системы взаимоотношений общества с природной средой.

3.4. Имитационное моделирование водных объектов

Для сохранения запасов чистой воды, предотвращения их чрезмерного загрязнения, сохранения биоресурсов необходимо оценивать и прогнозировать последствия антропогенного воздействия на водные объекты. Достижение этой цели невозможно без построения моделей экосистем водных объектов. Водоем рассматривается как единая система, оценивается взаимодействие всех элементов по степени их значимости, согласно системному подходу в экологии.

Из-за эмпиричности закономерностей природных процессов, неопределенности и недостаточной изученности многих протекающих в водных экосистемах процессов использование традиционного пути построения математических моделей с записью системы дифференциальных уравнений имеет ряд трудностей. Тем не менее имитационные модели обычно формулируются в виде систем обыкновенных дифференциальных уравнений или уравнений в частных производных. При этом в зависимости от постановки задачи и используемого математического аппарата различают три класса имитационных моделей в плане отражения пространственной структуры экосистемы: точечные, блочные и непрерывные. Если, исходя из условий задачи и специфики водоема, можно не учитывать неоднородность характеристик компонентов и параметров экосистемы по глубине и акватории водоема, то модель называется точечной, и пространственная структура отсутствует. В общем случае пространственной неоднородностью водной экосистемы пренебрегать нельзя. В связи с этим вводится понятие ячейки, т.е. такого объема воды, в котором распределение всех характеристик

экосистемы полагается равномерным и может быть заменено средними величинами. Взаимное расположение ячеек определяет структуру водной экосистемы: вертикальная или пространственная структура, последняя в свою очередь может быть блочной или непрерывной. Непрерывные имитационные модели водных экосистем базируются на идеях, развитых в теории сплошных сред, а точнее на тех разделах этой теории, которые посвящены изучению движения многокомпонентных неконсервативных смесей [29].

В следующих ситуациях рекомендуется использовать методы имитационного моделирования:

1. Если аналитические методы имеются, но математические процедуры трудно реализуемы, сложны и трудоемки;
2. Когда кроме оценки влияния параметров сложной системы желательно осуществить наблюдение за поведением отдельных компонентов этой системы в течение определенного периода времени;
3. Когда имитационный подход оказывается единственным способом исследования сложной системы из-за невозможности наблюдения явлений в реальной обстановке;
4. Когда необходимо контролировать протекание процессов в сложной системе путем замедления или ускорения явлений в ходе имитации;
5. При подготовке специалистов и освоении новой техники, когда компьютерная имитация обеспечивает возможность приобретения необходимых навыков в эксплуатации новой техники;
6. Когда изучаются новые ситуации в сложных системах, о которых мало что известно. В этом случае имитация служит для проверки новых стратегий и правил принятия решений перед проведением экспериментов на реальной системе;
7. Когда основное значение имеет последовательность событий в проектируемой сложной системе, и модель используется для предсказания узких мест в функционировании системы и других трудностей, связанных с добавлением в систему новых элементов [30].

Необходимо отметить, что при моделировании экосистемы каждого конкретного водоема далеко не всегда проводятся экспериментальные исследования, большинство функциональных зависимостей интенсивностей обменных процессов, полученных различными авторами в разные годы и для разных водоемов, либо считаются универсальными, если они не противоречат друг другу, либо одной из них отдается предпочтение на основании интуитивных соображений.

По мере развития вычислительной техники все большее распространение получают компьютерные имитационные модели. Данные модели представляют собой программный продукт, многократно упрощающий расчеты, избавляющий от значительной части рутинной работы.

Прогнозирование состояния изучаемого водного объекта является составной частью экологического мониторинга состояния окружающей среды. Оно требует учёта специфических особенностей функционирования природного объекта.

В решении данной проблемы может помочь применение инструмента компьютерного имитационного моделирования. Стоит отметить, что разработчик компьютерной модели не может учесть все возможные области применения своего продукта, поэтому целесообразно создавать подобные программные продукты с возможностью гибкой настройки модели самим исследователем. Таким образом достигается адаптация модели к конкретному объекту исследования.

4. Модель проточного водоема «ЭкоТокс»

Модель абстрактного проточного водоема, типичного для Северо-Западного региона России, была создана В.Ю. Третьяковым на основе на имитационной двухблочной модели пролива Бьеркезунд [31], которая, в свою очередь, является развитием имитационной модели экосистемы озера Ильмень и его поймы [29]. Модель «ЭкоТокс» предназначена для имитации функционирования водных экосистем непроточных и проточных водоёмов с постоянным или переменным уровнем. Модель может быть трансформирована для имитации экосистем морских эстуариев. Модель имитирует антропогенное воздействие на функционирование экосистемы в результате поступления биогенных элементов и/или токсических веществ.

Модель представляет собой систему из 103 нелинейных дифференциальных уравнений. Искомые функциями решаемой системы уравнений являются: несколько групп фитопланктона и зоопланктона; рыбы прошлолетки и сеголетки; олигохеты и моллюски; детрит, минеральная взвесь, взвешенное органическое вещество; растворенные органические углерод, азот, фосфор (C, N, P); совокупное вещество растворенной органики без C, N, P; растворенные азот аммония, нитритов, нитратов; фосфор фосфатов; растворенные кислород и углерод углекислого газа, а также содержание токсических веществ в воде и в организмах гидробионтов.

Внешними экологическими факторами, обуславливающими поведение экосистемы, служат внутригодовые динамики: температуры воды верхнего и нижнего слоя,

интенсивности фотосинтетически активной солнечной радиации, атмосферного давления, скорости ветра; значений концентраций субстанций в поступающем речном стоке (планктона, детрита, органического вещества, минеральных форм азота и фосфора, взвеси, растворенных кислорода и углекислого газа); сроки и особенности нереста рыб и другие факторы. В модели параметризованы основные эколого-физиологические и физико-механические процессы.

В модели вводится ряд допущений:

- объём водной массы экосистемы и уровень в водоёме изменяются в продолжение года согласно внутригодовой изменчивости стока речных вод, характерной для Северо-Западного региона России;

- между слоями происходит водообмен, интенсивность которого рассчитывается в зависимости от величины турбулентной диффузии;

- с атмосферой происходит газообмен кислородом и углекислым газом; взвешенные субстанции осаждаются на дно.

Моделируются следующие процессы в экосистеме: биосинтез фитопланктона, поглощение при этом из воды CO_2 , биогенных элементов и выделение O_2 ; дыхательно-выделительные процессы фито, зоо-, бактериопланктона, бентоса и ихтиофауны, включающие деструкцию тканей организмов при обмене веществ, поглощение O_2 , выделение CO_2 и экскретов; бактериальная деструкция детрита, прирост массы разлагающего детрит бактериопланктона, поступление при этом в воду растворенного органического вещества (РОВ); минерализация РОВ, NH_4 и NO_2 , расходование при этом O_2 ; процессы, связанные с питанием консументов (зоопланктона, бентоса, ихтиофауны); внутригодовое индивидуальное развитие рыб (прошлолеток и сеголеток); отмирание организмов. Имитируется воздействие бентосного сообщества на компоненты водной экосистемы, а также взмучивание донных илов.

Изменение объёма и других параметров водоёма происходит в зависимости от формализованной взаимосвязи между нормированным расходом вытекающей из водоёма реки и отклонением уровня водоёма от среднего значения.

В модели используются значения внешних факторов (температура, солнечная радиация, давление), характерные для Северо-Западного региона России. Значения постоянных коэффициентов, используемых при моделировании, соответствуют значениям этих коэффициентов, принятых при моделировании экосистемы пролива Бьеркезунд.

Пространственно-однородная модель водной экосистемы имеет вид:

$$dc_i/dt = \varphi_i(c_1, c_2, \dots; t, I_0, P_a, W, \dots), \quad i=1, 2, \dots, \quad (5)$$

где $(c_1, c_2, \dots) = (F_{1,2,3}, Z_{1,2}, B, r_{1,2,3}, R_{1,2,3}, \text{Moll}, \text{Olig}, D, C, N, P, \text{NH}_4, \text{NO}_2, \text{NO}_3, \text{PO}_4, \text{CO}_2, \text{O}_2, X, \text{Silt}, \dots)$ – вектор-функции компонентов биоценоза и биотопа водоема, функция φ_i описывает химико-биологические превращения вещества в экосистеме; t – температура воды, I_0 – освещенность на поверхности воды, P_a – атмосферное давление, W – скорость ветра, F – сухая биомасса трёх групп фитопланктона (в мг сух. веса/л), Z – сухая биомасса растительного и хищного зоопланктона (в мг сух. веса/л), r – численность рыб сеголеток, подразделяемых на фитофагов, хищников и бентофагов; R – численность рыб прошлолеток, подразделяемых на фитофагов, хищников и бентофагов; B – суммарный бактериопланктон, осуществляющий ферментативный гидролиз детрита (бактерии-сапротрофы) (в мг сух. веса/л), D – детрит - взвешенное в воде неживое органическое вещество, подверженное активному бактериальному гидролизу (в мг сух. веса/л), C – углерод, входящий в состав растворенных в воде органических веществ (мгС/л), N – азот, входящий в состав растворенных в воде органических веществ (мгN /л), P – фосфор, входящий в состав растворенных в воде органических веществ (мгP /л), NH_4 – аммонийный азот растворенных в воде минеральных веществ (мгN-NH₄ /л), NO_2 – нитритный азот растворенных в воде минеральных веществ (мгN-NO₂ /л), NO_3 – нитратный азот растворенных в воде минеральных веществ (мгN-NO₃ /л), PO_4 – фосфор растворенных в воде минеральных веществ (мгP-PO₄ /л), X – вещество сухого остатка, содержащееся в воде в растворенном состоянии, не включающее в себя углерод, азот и фосфор, но составляющие вместе с ними сухой вес компонентов биоценоза и детрита (мгX /л), CO_2 – углерод, содержащийся в растворенной воде двуокиси углерода (мгC-CO₂/л), O_2 – растворенный в воде молекулярный кислород (мгO/л). Модель включает имитацию динамику компонентов донного блока: численности и среднего веса рыб-бентофагов, прошлолеток и сеголеток; биомасс двусторчатых моллюсков и олигохет (Moll, Olig); органического вещества донных илов (Silt); массы раковин, оставшихся от отмерших моллюсков.

Модель водной экосистемы состоит из функций, описывающих химико-биологические превращения вещества в экосистеме, и функций, описывающих процессы переноса вещества, обусловленные вертикальной диффузией компонентов и гравитационным осаждением взвешенных субстанций.

Используемый метод имитации проточности позволяет учитывать изменения концентраций и биомасс компонентов экосистемы из-за поступления речных вод, оставаясь в рамках точечной или резервуарной модели. Метод наиболее приемлем для водоемов, имеющих небольшую глубину, горизонтальную и вертикальную однородность

водной толщ. Имитация проточности основана на зависимости между осредненными значениями уровня озера и расхода реки:

$$Q = a \times H - b, \quad (6)$$

где Q – расход воды (m^3/c) H – отклонение уровня озера от среднегодового значения (м), a , b – эмпирические коэффициенты.

Для зимнего и безлёдного периодов значения коэффициентов a , b могут быть различны, что связано с различными скоростями течения воды в открытом потоке и в потоке под ледяным покровом.

Внешними задаваемыми параметрами служат среднемесячные значения содержания в поступающем в водоём речном стоке органического углерода, азота аммония, азота нитритов, азота нитратов, фосфора фосфатов, минеральной и органической взвеси, растворенного кислорода и углекислого газа, планктона. Путём интерполяции этих значений рассчитывается внутригодовая динамика среднесуточных концентраций этих субстанций, которая записывается во внешние текстовые файлы данных, используемые при работе модели.

Первичный биосинтез фитопланктона рассчитывается:

$$\text{БИОС}_\Phi = (\mu_\Phi + \Gamma_\Phi) \times \Phi, \quad (7)$$

где $(\mu_\Phi + \Gamma_\Phi)$ – интенсивность валового фотосинтеза (сут^{-1}), Γ_Φ – интенсивность трат на обмен (сут^{-1}), Φ – удельная биомасса фитопланктона (мг. сухого веса/л).

Интенсивность чистого биосинтеза определяются по принципу Митчерлиха:

$$\mu_\Phi = f(t) \times f(I) \times f(B), \quad (8)$$

где $f(t)$ – максимальная скорость биосинтеза, являющаяся функцией от температуры воды, $f(I)$ – функция влияния световых условий на биосинтез, $f(B)$ – функция, отражающая влияние условий минерального питания фитопланктона. При имитации воздействия токсического загрязняющего вещества в формулу 8 добавляется множитель, отражающий это воздействие.

Максимальная интенсивность чистого биосинтеза $f(t) = \mu_F^{\max}$ для отдельных видов фитопланктона вычисляется по следующей формуле [30]:

$$f_{Fi}(t) = (a_{Fi} \ln V_{Fi} + b_{Fi}) * \exp(-a_{Fi} ((t - t_{Fi}^{onm}) / (t_{Fi}^{min} - t_{Fi}^{onm}))^2) \text{ при } t < t_{Fi}^{onm} \quad (9)$$

$$f_{Fi}(t) = (a_{Fi} \ln V_{Fi} + b_{Fi}) * \exp(-a_{Fi} ((t - t_{Fi}) / (t_{Fi}^{max} - t_{Fi}^{onm}))^2) \text{ при } t > t_{Fi}^{onm} \quad (10)$$

где t_{Fi}^{\min} и t_{Fi}^{\max} – граничные значения диапазона термотолерантности; t_{Fi}^{opt} – температурный оптимум; V_{Fi} – средний объем клеток фитопланктонов i – го вида; a_{Fi} , b_{Fi} , α_{Fi} – эмпирические коэффициенты, значения которых приводятся, в частности, в монографии под редакцией Ю.Н. Сергеева (1979) [29].

На рисунке 7 представлена зависимость интенсивности продуцирования органических веществ от температуры для диатомовых, сине-зеленых и остальных водорослей. Температура оказывает большее влияние на скорость роста диатомовых водорослей.

Функция влияния освещенности вычисляется по формуле Стила:

$$f(I) = \frac{I}{I_{\text{опт}}} \times \exp\left(1 - \frac{I}{I_{\text{опт}}}\right), \quad (11)$$

где $I_{\text{опт}}$ – оптимальная освещенность, I – средняя освещенность в водном слое.

На рисунке 8 представлена зависимость интенсивности продуцирования первичной продукции трех таксонов фитопланктона (диатомовые, сине-зеленые и остальные водоросли) от освещенности. Коэффициент лимитации (сомножитель, на который необходимо умножить интенсивность первичного биосинтеза) возрастает при увеличении освещенности до оптимального для данного вида фитопланктонов значения, дальнейшее увеличение освещенности приводит к уменьшению продуктивности.

Функция $f(B)$, отражающая условия минерального питания на интенсивность первичного биосинтеза, определяется по формуле:

(12)

где $f(N), f(P), f(C)$ – функции влияния дефицита содержания в воде минерального азота, фосфора, углерода на интенсивность биосинтеза фитопланктона.

Влияние концентрации биогенных веществ на величину первичной продукции $f(B)$ определяется по модели Михаэлиса – Ментен – Моно:

$$\mu_F = f(P) = \mu_F^{\max} * P / (K_P + P), \quad (13)$$

$$\mu_F = f(N) = \mu_F^{\max} * N_s / (K_N + N_s), \quad (14)$$

$$\mu_F = f(C) = \mu_F^{\max} * Si / (K_{CO_2} + CO_2), \quad (15)$$

где μ_F^{\max} – максимально возможная интенсивность биосинтеза, зависящая от температуры воды и индивидуальных объемов клеток водорослей; P – концентрация в

воде фосфатов; N_s - концентрация суммарного доступного фитопланктону азота, определяемая по формуле $N_s = NH_4 + a(NO_2 + NO_3)$, $a = 1/(1 + (NH_4/NH_{4крит})^4)$; CO_2 - концентрация в воде углерода углекислоты; K_P, K_N, K_{CO_2} - константы "полунасыщения" по фосфору, азоту, углероду, имеющие размерность концентрации и соответствующие такому ее значению, при котором μ_F равна половине от μ_F^{max} ; $NH_{4крит}$ - критическая концентрация аммонийного азота, при которой происходит переключение азотного питания фитопланктона с аммонийного на нитратное и нитритное, «a» - параметр, регулирующий гладкость переключения азотного питания.

Коэффициент лимитации имеет значение от 0 до 1, при 1 лимитация продуцирования первичной продукции отсутствует, при 0 полностью отсутствует продуцирование. На рисунке 9 представлено влияние содержания азота, фосфора и углерода в минеральной форме на продуцирование органического вещества фитопланктоном.

Траты на обмен фитопланктона определяются по выражению:

$$g_{\phi} = \dots \quad (16)$$

где g_{ϕ} – интенсивность трат на обмен.

Интенсивность фильтрации зоопланктеров-фильтраторов зависит от наличия пищи и условий среды: температуры и содержания кислорода. Максимальная интенсивность фильтрации вычисляется по формуле:

$$t_{opt} = \dots \quad (17)$$

где a, b – эмпирические коэффициенты, t – температура воды, t_{opt} – оптимальная температура фильтрации.

Фактическая интенсивность фильтрации рассчитывается с помощью «склеенной функции»: при малых концентрациях потенциальной пищи происходит линейное увеличение интенсивности фильтрации; при достижении некоторого значения концентрации пищи интенсивность фильтрации становится максимальной и далее не растёт; при дальнейшем увеличении концентрации пищи с достижением критического значения концентрации интенсивность фильтрации снижается. Схожим способом моделируется питание хищников: в этом случае речь идёт не о профильтрованном объёме воды, а об «обшаренном» объёме, в котором хищник нашёл свои жертвы.

4.1. Исходные данные для численных экспериментов с моделью

Физические параметры моделируемого абстрактного водоема были приняты типичными для северо-западного региона России [29]. Значения постоянных коэффициентов формализованных процессов соответствуют принятым при моделировании экосистемы пролива Бьеркезунд [31].

Характеристики водообмена, глубины водоема, режима проточности заданы в соответствии с работами, посвященными морфометрии озёр северо-запада России и Ленинградской области [32, 33], а также на основании электронного справочника «Озера России», представленного на официальном сайте Института озероведения.

В качестве данных о содержании биогенных элементов в поступающем речном стоке воде и внутригодовой динамике расхода стока использованы данные, накопленные за длительный период мониторинга химического состава речных вод и уровнем воды на постах Федеральной службы по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, подготовленные Д.Е. Селезевым и обобщенные согласно методике, описанной в [34]. Д.Е. Селезевым были использованы данные по 25 постам, расположенным на реках Асилан-Йоки, Березайке, Важине, Вале, Видлице, Воложке, Волчьей, Голоховке, Кумсе, Кунье, Лососинке, Мшаге, Немине, Пчевже, Пяльме, Святерке, Северке, Селезевке, Синей, Сороти, Тигоде, Тохма-Йоки, Туксе, Унице, Шарье. Перечисленные выше реки были обобщены в 4 группы в соответствии с ландшафтными характеристиками водосборных бассейнов (Карельская, Северная, Центральная, Южная группы). Основопологающим признаком классификации была принята принадлежность к одной ландшафтной провинции. Подразделение рек по группам следующее: Карельская – Асилан-Йоки, Селезёвка, Волчья; Северная – Кумса, Немина, Пяльма, Уница, Тохма-Йоки; Центральная – Березайка, Важина, Валя, Видлица, Воложба, Голоховка, Лососинка, Пчевжа, Святерка, Тигода, Тукса; Южная – Кунья, Северка, Синяя, Сороть, Шарья. Отдельно выделяется река Мшага, чей водосбор отличается неоднородностью пространственных характеристик.

В таблице 4 приведены морфометрические характеристики абстрактного водоёма, использованные при моделировании.

Таблица 4 – Морфометрические характеристики моделируемого водоёма

Характеристика	Значение
Объем, км ³	0.1
Коэффициент условного водообмена	4
Максимальная глубина водоема, м	8

При выполнении модельных экспериментов имитировался внутригодовой ход поступления биогенных элементов в соответствии с выявленными 4 типами динамики содержания биогенов в водах 4-х групп рек. При подготовке исходных данных о внутригодовой динамике концентраций субстанций и расходов стока была выполнена линейная интерполяция обобщенных значений концентраций и расходов, относящихся к основным фазам водного режима. Внутригодовая динамика расхода речных вод приведена на рисунке 10. Внутригодовая динамика содержания биогенных элементов в речных водах приведена на рисунках 11-14.

В качестве исходных данных о содержании ряда компонентов модели в поступающем речном стоке были использованы данные результатов многолетних наблюдений водотоков и водоемов Северо-запада России [35]. Данные о содержании растворенного кислорода в речной воде приняты соответственно ежегоднику «Ресурсы поверхностных вод СССР» (рисунок 15). Содержание углерода растворенного углекислого газа в речном стоке основано на результатах многолетних наблюдений водоёмов Северо-запада России [35] (рисунок 16). Исходные данные для формирования внутригодовой динамики содержания в речном стоке планктона, начальных биомасс двустворчатых моллюсков и олигохет основаны на результатах мониторинга водных объектов Северо-запада России [35].

5. Результаты численных экспериментов с моделью

В ходе работы с моделью были выполнены эксперименты, предназначенные для выявления особенностей функционирования водной экосистемы проточного водоёма в зависимости от типа внутригодовой динамики поступления биогенных элементов с речным стоком. Эти типы соответствовали обобщённым внутригодовым динамикам содержания биогенов для четырёх групп рек российской части бассейна Финского залива: северной, карельской, центральной, южной. Значения остальных параметров модели и динамик внешних экологических факторов оставались неизменными, характерными для Северо-Западного региона России. Результаты экспериментов приведены в графической форме на рисунках 17-20.

На рисунке 17 приведена годовая динамика биомассы сине-зелёных водорослей при различных динамиках поступления в водоём биогенных элементов, соответствующих динамикам в водах 4-х групп рек. Начиная с апреля постепенно возрастает численность сине-зеленых водорослей, доходя до максимума в конце июня. За период активного

увеличения биомассы сине-зелёных водорослей она возрастает в 5 раз. Наибольшая биомасса отмечается при имитации внутригодовой динамики поступления биогенных элементов в соответствии их содержанием в реках центральной и карельской групп. Затем следует сокращение биомассы до начального уровня, что вызвано истощением ресурсов минерального питания. Далее при интенсификации бактериального разложения высвобождаются биогенные элементы в минеральной форме, и начинается вторая вспышка развития биомассы до значений, превышающих 1 мг сух. веса/л.

На рисунке 18 приведена динамика диатомовых водорослей, отмечаются два пика биомассы: весенний и менее интенсивный осенний. Постепенное возрастание биомассы диатомовых водорослей начинается с марта, максимум приходится на начало июня. Биомасса увеличивается с 0.2 мг сух. веса/л до 2.7 мг сух. веса/л. Наибольшее развитие биомассы диатомовых водорослей также происходит при поступлении биогенных элементов из рек карельской и центральной группы. Выраженный осенний пик развития биомассы наблюдается только у диатомовых водорослей, что обусловлено наименьшей оптимальной температурой из трех таксономических групп, и вызван поступлением минеральных веществ при разложении органических остатков. Диатомовые водоросли преобладают по биомассе над сине-зелеными и остальными.

Динамика биомассы группы остальных водорослей приведена на рисунке 19. В июне отмечается резкое увеличение биомассы, с последующим резким снижением, затем происходит шестикратное увеличение биомассы. В период с июля по сентябрь отмечается флуктуация биомассы около значения 0.7-0.8 мг сух. веса/л. В период с сентября по ноябрь биомасса снижается до 0.2 мг сух. веса/л. Наибольшие значения биомассы водорослей 1.2 –1.5 мг сух. веса/л наблюдаются при имитации поступления биогенных элементов из рек центральной группы.

На рисунке 20 представлена динамика биомассы суммарного фитопланктона в водоеме при использовании всех четырёх типов внутригодовых динамик содержания биогенных элементов в поступающих речных водах. Наибольшее развитие биомассы суммарного фитопланктона отмечается при поступлении биогенных элементов из рек карельской и центральной групп. Среднегодовые значения биомассы составляют соответственно 0.833 и 0.830 мг сух. веса/л.

Начиная с марта по конец мая происходит увеличение биомассы суммарного фитопланктона. При поступлении биогенных элементов в соответствии с обобщённой внутригодовой динамикой в реках карельской группы происходит увеличение биомассы от 0.2 мг сух. веса/л до 3.9 мг сух. веса/л. В случае поступления биогенных элементов в соответствии с динамикой их содержания в водах центральной группы рек биомасса

увеличивается от 0.15 до 3.7 мг сух. веса/л. Поступление в проточный водоём биогенных элементов из рек северной и южной групп стимулирует развитие биомассы фитопланктона от 0.15 мг сух. веса/л в марте до 2.8 и 2.7 мг сух. веса/л соответственно в конце мая. Биомасса фитопланктона за этот внутригодовой интервал увеличивается в 22 раза в случае динамики поступления биогенных элементов, характерной для рек карельской и центральной групп, и в 17 раз при динамике поступления биогенов, соответствующей их содержанию в водах рек северной и южной групп.

На рисунке 21 приведена динамика содержания суммарного минерального азота в водах рек различных групп. Видно, что на начало периода интенсивного роста биомассы фитопланктона концентрации суммарного минерального азота в водах рек карельской и центральной групп превышают его концентрации в реках северной и южной групп приблизительно в два раза. Содержание фосфора фосфатов на момент начала активного роста биомассы суммарного фитопланктона во всех группах рек близко. Резкое повышение биомассы фитопланктона в середине июня в случае поступления биогенов в соответствии с динамикой их содержания в реках карельской группы совпадает по времени с повышением концентрации фосфора фосфатов в речном стоке. В водах всех четырех групп рек в октябре отмечается повышение содержания суммарного азота и фосфора фосфатов, что способствует осеннему увеличению биомассы фитопланктона.

На рисунках 22 – 24 представлена динамика зоопланктона при имитации четырех типов внутригодовой динамики содержания в поступающем речном стоке биогенов. На рисунке 22 представлена динамика биомассы растительного зоопланктона. Активный рост его биомассы начинается в конце мая, что связано с максимумом биомассы фитопланктона в этот период. Возрастание биомассы растительного зоопланктона в начале июня вызвано бурным ростом биомассы диатомовых водорослей, достигающей своего максимума к концу мая. Этот пик является максимальным во внутригодовой динамике биомассы растительного зоопланктона, поскольку основу его питания в этот период составляют диатомовые водоросли, которые преобладают по биомассе. Затем вслед за снижением биомассы фитопланктона происходит снижение биомассы растительного зоопланктона почти до исходного значения. В июле начинается второй пик активного роста биомассы сине-зеленых водорослей и группы остальных водорослей, что приводит к росту биомассы растительного зоопланктона. Начиная с конца июля биомасса растительного зоопланктона уменьшается, следующий её рост начинается в сентябре. Осенний максимум биомассы приходится на середину октября. В общих чертах внутригодовая динамика биомассы растительного зоопланктона повторяет

внутригодовую динамику суммарной биомассы фитопланктона с некоторой временной задержкой.

На рисунке 23 представлена динамика биомассы хищного зоопланктона. Выражен краткосрочный пик биомассы в начале июня, связанный с интенсивным ростом продуктивности экосистемы на уровнях продуцентов и первичных консументов (растительноядного зоопланктона). В период с июля по середину сентября значения биомассы хищного зоопланктона колеблются около 0.08 мг сух. веса/л.

На рисунке 24 представлена динамика суммарной биомассы зоопланктона. Видны три максимума биомассы, наибольший приходится на начало июня, следующий наблюдается в конце июня, последняя вспышка развития происходит в октябре. Наиболее интенсивный рост суммарной биомассы зоопланктона отмечается в конце мая, биомасса достигает 1.8 мг сух. веса/л.

На рисунке 25 представлена внутригодовая динамика биомассы бактериопланктона. Видно, что внутригодовая динамика практически совпадает при всех четырёх типах содержания биогенных элементов в поступающих речных водах. Во всех случаях отмечается интенсивный рост биомассы в мае, с последующим резким снижением.

Заключение

Получены общие закономерности внутригодовой динамики биомасс групп фитопланктона (диатомовые, сине-зеленые, остальные), двух групп зоопланктона (растительноядный и хищный), бактериопланктона в экосистеме проточного водоёма при имитации различных типов динамики содержания биогенных элементов в поступающем в водоем речном стоке.

Для внутригодовой динамики фитопланктона характерны два максимума биомассы. Более длителен весенний пик развития, начинающийся в середине марта и заканчивающийся в конце мая. Биомасса в этот период достигает максимальных значений, что связано с наибольшим поступлением биогенных элементов во время половодья. Бурный рост фитопланктона значительно сокращает содержание азота и фосфора в минеральных формах, что приводит к снижению биомассы фитопланктона и бурному росту биомассы бактериопланктона, разлагающего отмершие организмы и высвобождающего элементы минерального питания. В результате этого становится возможным следующий пик развития, по величине меньший, чем весенний.

Рост зоопланктона зависит от количества кормовой базы. Для растительноядного зоопланктона это фитопланктон, бактериопланктон, детрит. Для хищного – растительноядный зоопланктон. Поэтому опосредованное влияние на развитие зоопланктона оказывает содержание биогенных элементов. У биомассы зоопланктона отмечаются два ярко выраженных максимума, следующих за пиками биомассы фитопланктона.

В случае поступления в водоём биогенных элементов в соответствии с динамикой их содержания в реках центральной группы средняя за год суммарная биомасса планктона составляет 1.08 мг сух. веса/л. При этом средняя биомасса фитопланктона равна 0.83 мг сух. веса/л, зоопланктона – 0.20 мг сух. веса/л, бактериопланктона – 0.05 мг сух. веса/л.

Среднегодовые концентрации биогенных элементов в поступающем речном стоке составляют: N-NH₄ – 0.45 мг/л; N-NO₂ – 0.055 мг/л; N-NO₃ – 0.61 мг/л; P-PO₄ – 0.036 мг/л. К началу весеннего роста биомассы фитопланктона концентрация азота нитратов превышает среднее значение в три раза и составляет 0.165 мг/л; содержание азота нитритов превышает среднее в 2.75 раза и составляет 1.76 мг/л, остальные значения биогенных элементов близки к средним значениям.

Средняя годовая биомасса суммарного планктона, включающего фито-, зоо- и бактериопланктон в случае поступления в водоём биогенных элементов из рек карельской группы близка к значению, полученному при имитации поступления биогенных элементов из рек центральной группы и составляет 1.08 мг сух. веса/л. При этом распределение биомассы по группам планктонных организмов практически идентично.

Среднегодовые концентрации биогенных элементов в стоке рек карельской группы составляют: N-NH₄ – 0.068 мг/л; N-NO₂ – 0.098 мг/л; N-NO₃ – 1.15 мг/л; P-PO₄ – 0.048 мг/л. К началу весеннего роста биомассы фитопланктона концентрация N-NO₂ (0.32 мг/л) превышает среднегодовую на 30%, N-NO₃ на 22% и P-PO₄ на 32%. В начале июля концентрации минеральных форм биогенных элементов снижаются до следующих значений: N-NH₄ – 0.025 мг/л; N-NO₂ – 0.005 мг/л; N-NO₃ – 0.22 мг/л; P-PO₄ – 0.06 мг/л, а биомасса фитопланктона снижается до величин, предшествующих периоду весенне-летнего развития.

В эксперименте при поступлении в водоём биогенных элементов со стоком рек северной группы среднегодовая суммарная биомасса планктона составила 0.96 мг сух. веса/л. Средняя биомасса фитопланктона за год равнялась 0.75 мг сух. веса/л, зоопланктона – 0.16 мг сух. веса/л, бактериопланктона – 0.05 мг сух. веса/л.

Среднегодовые концентрации биогенных элементов в стоке рек северной группы равны: N-NH₄ – 0.294 мг/л; N-NO₂ – 0.096 мг/л; N-NO₃ – 0.22 мг/л; P-PO₄ – 0.018 мг/л. К

началу весеннего роста биомассы фитопланктона концентрации азота нитратов, азота аммония и фосфора фосфатов превышают среднегодовые значения.

При имитации поступления биогенных элементов со стоком рек южной группы среднегодовая суммарная биомасса планктона в водоёме составляет 0.97 мг сух. веса/л. Соотношение биомасс фито-, зоо- и бактериопланктона аналогично их соотношению при имитации поступления биогенных элементов со стоком рек северной группы.

Среднегодовое содержание биогенных элементов в водах рек северной группы следующее: N-NH₄ – 0.033 мг/л; N-NO₂ – 0.06 мг/л; N-NO₃ – 0.769 мг/л; P-PO₄ – 0.27 мг/л. В период весеннего роста биомассы фитопланктона концентрации азота нитратов, нитритов, фосфора фосфатов превышают средние значения на 20-40%.

Максимальная средняя концентрация фосфора фосфатов наблюдается в стоке рек карельской группы, группы рек ранжируются по уменьшению содержания фосфора следующим образом: центральная, южная, северная. Величины среднего содержания общего минерального азота по группам рек распределены аналогичным образом.

Ход изменения биомасс компонентов планктона в водной экосистеме при имитации различных динамик поступления биогенных элементов с речным стоком сходен, но различаются абсолютные значения максимумов. Максимальные значения отмечены при имитации стока рек карельской и центральной групп. При имитации внутригодового цикла функционирования экосистемы с поступлением биогенных элементов со стоком рек северной и южной группы среднегодовая биомасса планктона была на 12% меньше.

Выводы

На основании результатов проведенных численных экспериментов с моделью получены следующие выводы:

1. При имитации внутригодовой динамики поступления в водоём биогенных элементов, характерной для четырёх различных групп рек российской части водосбора Финского залива во всех случаях в экосистеме проточного водоёма наблюдался интенсивный весенний рост биомассы фитопланктона, вызываемый повышенным содержанием биогенных элементов в речных водах во время половодья.
2. Для всех четырёх групп рек характерно сокращение содержания биогенных элементов в стоке в начале июня, что приводит к уменьшению биомассы фитопланктона в водоёме. Отмирание организмов фитопланктона при этом приводит к росту биомассы бактериопланктона.

3. В экосистеме водоёма отмечается осеннее увеличение биомассы фитопланктона, что связано с вызванным осенними паводками повышением объёма поступления биогенных элементов с речным стоком.

4. Максимальная среднегодовая суммарная биомасса планктона в экосистеме водоёма отмечена в экспериментах с имитацией поступления биогенов из рек карельской и центральной группы, в которых среднегодовые концентрации общего азота и фосфора также максимальны.

ПРИЛОЖЕНИЯ

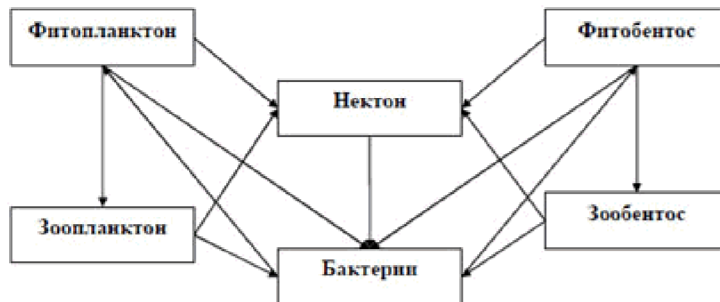


Рисунок 1. Круговорот веществ в идеализированной экосистеме водоёма [7]

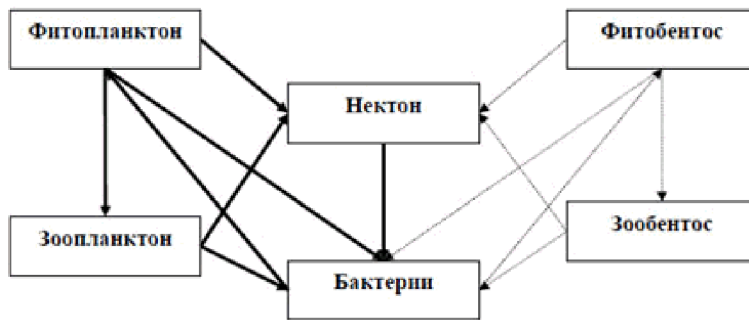


Рисунок 2. Круговорот вещества в идеализированной экосистеме гидробиоценоза циклического типа (лентического). Жирные стрелки – основные потоки вещества, тонкие – второстепенные [7]

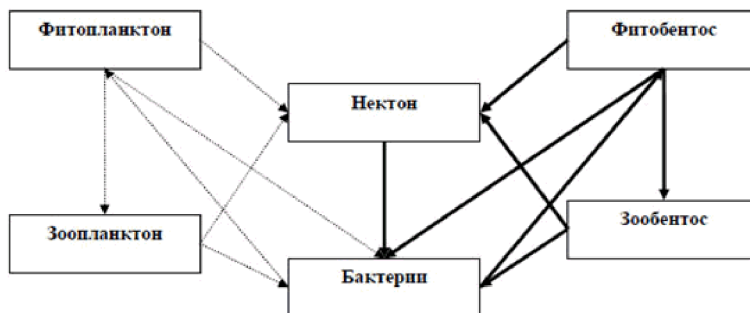


Рисунок 3. Круговорот вещества в идеализированной экосистеме гидробиоценоза транзитного типа (лотического) [7]

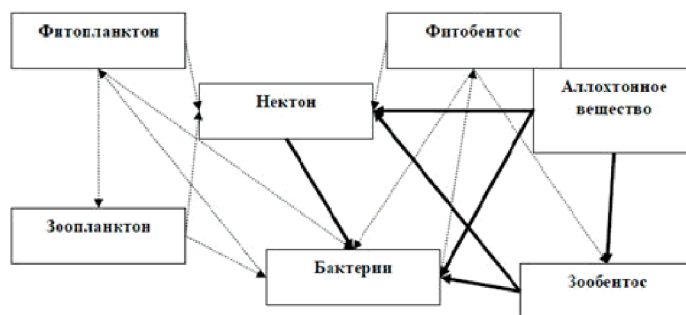


Рисунок 4. Круговорот веществ в идеализированной аллохтонной экосистеме транзитного типа (лотического) [7]



Рисунок 5. Озёрность территории России [12]

Литература

1. Алимов А.Ф., Руховец Л.А., Степанова М.М., под ред. Интегрированное управление водными ресурсами Санкт-Петербурга и Ленинградской области // СПб: Vorey Print, 2001, 419 с.
2. Авдин В.В. Математическое моделирование экосистем: Учебное пособие // Челябинск: Изд-во Южно-Уральского ГУ. 2004. 80 с.
3. Мениуткин В. В., Показаев К.В., Филатов Н.Н. Гидрофизика и экология озер. Том 2. Экология // М.: Физический факультет МГУ. 2004. 280 с.
4. Безматерных Д.М. Водные экосистемы: состав, структура, функционирование и использование: учебное пособие // Барнаул: Изд-во Алтайского ун-та, 2009. 97 с.
5. Warren P. H. Variation in food-web structure: the determinants of connectance // American Naturalist. 1990. Vol. 136, N 5. P. 689-700.
6. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию // Л.: ГМИ, 1989. 152 с.
7. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем // СПб: Наука, 2000. 147 с.

8. *Алимов А.Ф.* Основные положения теории функционирования водных экосистем // Гидробиол. журн., 1990. Т. 26, № 6. С. 3-13.
9. *Дедю И.И.* Экологический энциклопедический словарь // Кишинев: Гл. ред. Молдавской советской энциклопедии, 1989. 406 с.
10. *Беляков В.Н.* Видовой состав, численность и биомасса бентоса // Журн. общ. биологии, 1997. Т. 58, № 5. с. 26-45.
11. *Сукачев В.Н.* Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения // Программа и методика биогеоценологических исследований // М.: Наука, 1966. С. 12-50.
12. Национальный атлас России в 4-х томах. Том 2. Природа. Экология // М.: Роскартография, 2007. 496 с.
13. *Чеботарев А.И.* Гидрологический словарь. Л.: ГМИ, 1978. 308 с.
14. *Доманицкий А. П. и др.* Реки и озера Советского Союза (справочные данные). Л.: ГМИ, 1971. 104 с.
15. *Соколов А.А.* Гидрография СССР. Л.: ГМИ, 1952. 287 с.
16. *Власова Л.И. и др.* Флора и фауна водных экосистем // Инвентаризация биологического разнообразия в приграничных с Финляндией районах Республики Карелия (Оперативно-информационные материалы) / ред. Крутов В.И., Громцев А.Н. // Петрозаводск: Карельский НЦ центр РАН, 1998. 40 с.
17. *Разубаева Ю.С., Потахин М.С.* Изменение гидрографической сети Карелии в результате создания водохранилищ // Водная среда: обучение для устойчивого развития // Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. С. 112-116.
18. *Литвиненко А.В., Богданова М.С., Карпечко В.А., Литвинова И.А., Филатов. Н.Н.* Водные ресурсы Карелии: основные проблемы рационального использования и охраны // Труды Карельского НЦ РАН. № 4. Водные проблемы Севера и пути их решения. 2011. С. 12-20.
19. Каталог озер Мурманской области // М-Л.: Изд-во АН СССР. 1962. 146 с.
20. *Балашов К.Н.* Край 130 тысяч рек и озер // Природа Мурманской области // Мурманск: Кн. изд-во, 1964. С.78-93.
21. *Кириллова В. А., Распопов И. М.* Озера Ленинградской области // Л.: Лениздат, 1971. 152 с.
22. *Сорокин С.М.* Количество и площадь озер Ленинградской области // Научно-технический бюллетень ГосНИОРХ, 1960, № 12, с.10-12.
23. *Филенко Р.А.* Гидрологическая характеристика и районирование // В кн.: Природное районирование Новгородской области / Отв. ред. Н.В.Разумихин // Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. С. 192- 220.

24. Швер Ц.А., Евтеева Л.С., под ред. Климат Пскова // Л: ГМИ, 1983. 178 с.
25. Роговая О.Г. Экологическое моделирование: практика // СПб: ООО «Книжный Дом», 2007. 104 с.
26. Мартыщенко Л.А. Введение в статистическое моделирование технических систем // М.: МО СССР. 1982.
27. Цветкова Л.И., под ред. Экология: Учебник для технических вузов // М., Изд-во АСВ, 1999. 552 с.
28. Горелов А.А. Экология: Конспект лекций // М.: Высшее образование, 2007. 191 с.
29. Сергеев Ю.Н., Кулеш В.П., Дмитриев В.В. и др. Экосистема озера Ильмень и его поймы (под ред. акад. РЭА Ю.Н. Сергеева) // СПб: СПбГУ, 1997. 274 с.
30. Дмитриев В.В. Диагностика и моделирование водных экосистем // СПб: СПбГУ, 1995, 215 с.
31. Третьяков В.Ю., Дмитриев В.В. Исследование возможных сценариев функционирования экосистемы пролива Бьеркезунд на имитационной модели // Экологические и метеорологические проблемы больших городов и промышленных зон. Тез. докл. Всеросс. научной конф. СПб: изд. РГГМУ, 1999. С.151-153.
32. Хорбаладзе М.А. Пространственно-временные закономерности межгодовой изменчивости колебаний уровней воды озер Северо-Запада // автореферат диссертации на соискание степени кандидата географических наук. ИНОЗ РАН, Санкт-Петербург, 1997. 22 с.: ил. РГБ ОД, 9 98-3/1459-1
33. Малозёмова О.В. Морфометрическая характеристика озер в различных ландшафтах востока Ленинградской области // Известия Российского государственного педагогического университета имени А.И. Герцена. № 144: Научный журнал. СПб, 2012. с. 112-121.
34. Третьяков В.Ю., Шелутко В.А., Селезнев Д.Е. Методика формирования ансамблей внешних данных поступления биогенных элементов для моделирования состояния и функционирования водных экосистем. Вестник СПбГУ. Серия 7 (Геология. География). Выпуск 4, 2015 (в печати).
35. Сергеев Ю.Н., Сулин Лю. Модели водных экосистем. Имитации антропогенного эвтрофирования водоемов // СПб: Изд. «ГеоГраф», 2005. 320 с.

**INFLUENCE OF INTRA-ANNUAL DYNAMICS OF BIOGENIC
ELEMENTS INFLOW UPON FUNCTIONING OF AN ABSTRACT
FLOWING WATER RESERVOIR ECOSYSTEM**

V.Yu. Tretyakov (associate professor^{1,2}), **P.I. Boldyreva** (student²)

¹ *St. Petersburg State University, 199034, St. Petersburg, Universitetskaya nab. 7*

E-mails: v_yu_tretyakov@mail.ru;

² *Russian State Hydrometeorological University,*

195196, St. Petersburg, Malookhtinsky prospect, 98

E-mails: v_yu_tretyakov@mail.ru, apolinariybold@gmail.com

Results of computer simulation of functioning of an abstract flowing water reservoir ecosystem under the conditions of anthropogenic eutrophication absence are considered. The reservoir parameters and external ecological factors correspond to conditions of the Russian part of the Finnish Gulf watershed. The results of the ecosystem functioning at four different types of the intra-annual dynamics of biogenic elements and organic matter concentrations in the inflowing river's water are compared. The dynamics characterize four groups of rivers within the Russian part of the Finnish Gulf watershed.

Keywords: simulation of an aquatic ecosystem functioning, intra-annual dynamics of biogenic elements in river run-off.