

Федеральное агентство по образованию
Федеральное государственное образовательное учреждение высшего и
профессионального образования
Сибирский федеральный университет
Институт естественных и гуманитарных наук

М.И. Гладышев, В.И. Колмаков, Н.Н. Сущик, О.П. Дубовская,
Е.С. Кравчук, О.В. Барсукова, О.Н. Кормилец, М.Ю. Трусова

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БИОФИЗИКА ВОДНЫХ СИСТЕМ
(КОНСПЕКТ ЛЕКЦИОННОГО КУРСА)

Красноярск 2007

Лекция 1. Введение: предмет и задачи экологической биофизики

В.И.Вернадский (1978) писал в 20-е годы, что человек как масштаб явлений бесконечно мал по сравнению с живой природой и легко подходит к свойствам ее элементов - организмов, но лишь путем трудной и долгой абстракции мы можем подняться до понимания свойств их совокупности - живого вещества. Таким образом, осознание необходимости системного подхода в экологии произошло уже давно, фактически с момента зарождения ее как самостоятельной науки, отличающейся от ботаники и зоологии. Но если теоретико-философские представления о целостности экологических систем, их интегральном функционировании, достаточно развиты, то в области практических исследований дела обстоят менее успешно. Как измерить интегральные функции экосистем, изучить их в воспроизводимом эксперименте и формализовать прогностических и оптимизационных математических моделях?

Для достижения подобных целей необходима специальная аппаратура, работающая с объектами, масштабы которых существенно больше масштабов индивидуального человеческого восприятия и методы практической абстракции: физическое и математическое моделирование. Именно это и является областью биофизики экосистем, как научной дисциплины, изучающей *физические процессы, происходящие в живых надорганизменных системах и физические явления, вызванные функционированием данных систем, и разрабатывающей на этой основе методы изучения надорганизменных систем*. Как же экологическая биофизика соотносится с экологией вообще и с гидроэкологией (гидробиологией) в частности? Поскольку объектами исследований экологической биофизики являются живые надорганизменные системы, то очевидно, что экологическая биофизика является составной частью экологии (гидробиологии), дополняющей классические биологические методы исследований (наблюдение, сравнительный анализ и др.) физическими подходами, заключающимися в аппаратурных измерениях изучаемых явлений, активных экспериментах в контролируемых условиях и математическом описании изучаемых объектов и явлений.

Таким образом, задачи и предмет экологической биофизики состоят в следующем.

1. Изучение физических процессов, являющихся отражением интегральных свойств экосистем и создание соответствующих методов мониторинга (по образному выражению академика И.И.Гительсона - "макроскопов").

2. Осуществление практической абстракции - физическое (создание экспериментальных экосистем) и математическое моделирование.

3. Изучение роли живых организмов в физических процессах экосистемного масштаба. (В отличие от традиционной биофизики, изучающей физические процессы в живых организмах, клетках, биомолекулах).

Представления об экологической биофизике были заложены в начале 70-х годов академиками И.А.Тесковым и И.И.Гительзоном, работавшими в отделе биофизики Института физики им. Л.В.Киренского Сибирского Отделения АН СССР (г. Красноярск). Логическим развитием работ по управлению популяциями микроорганизмов были исследования сообществ как одноклеточных, так и многоклеточных организмов в управляемых экспериментальных условиях. Венцом данного направления явилось создание в конце семидесятые годы замкнутой экологической системы жизнеобеспечения человека (ЗЭС - СЖО). Эта система была предназначена для обеспечения жизнедеятельности человека в условиях длительного космического полета и была поддержана руководителем космической программы СССР - академиком С.П.Королевым. В системе последнего поколения "Биос-3" (герметичном объеме около 300 м³) замкнутость по массе достигла 90 % (практически полное замыкание по газу и воде, вне круговорота - мясной рацион и твердые отходы). Экипажи из двух или трех испытателей жили в системе в течение 4-6 месяцев. За счет функционирования специально подобранных биотических звеньев (продуценты - консументы - редуценты) обеспечивался не только круговорот веществ, но и поддерживался постоянный газовый состав атмосферы. Таким образом, была создана первая (и до сих пор - единственная) в мире действующая модель биосферы Земли, включающая человека. Необходимо подчеркнуть, что популяции и сообщества, обеспечивающие круговорот, подбирались специальным образом, на основании точного расчета и знания их кинетических характеристик, полученных из ранее проведенных экспериментов по управляемому биосинтезу. Спустя 20 лет, в начале 90-х ученые США попытались создать аналогичную систему - "Биосферу-2", но эксперимент закончился неудачей: самоорганизации круговорота не произошло, резко изменился газовый состав воздуха и экипаж совершил аварийный выход из системы. Сопоставление двух систем является наглядным практическим подтверждением правильности эколого-биофизического подхода, согласно которому все эксперименты идут в строго контролируемых условиях, известен видовой состав основных звеньев, количественно измерены их кинетические характеристики, рассчитан коэффициент замыкания для данного объема и т.п.

Следует также отметить, что термин "экологическая биофизика" был введен И.А.Терсковым и И.И.Гительзоном за два десятка лет до моды, возникшей на слово "экология", которое сейчас широко, порой - излишне, используется и в прессе, и в официальных документах. Наряду с академиками И.А.Терсковым и И.И.Гительзоном большой вклад в становление экологической биофизики вне-

сли и другие выдающиеся ученые. Среди них один из главных создателей теории и практики создания замкнутых экологических систем проф. Б.Г.Ковров, один из основателей биоспектрофотометрии проф. Ф.Я.Сидько, основатель оригинального раздела математической экологии проф. Н.С.Абросов и другие.

Завершая краткое рассмотрение предметной и исторической связи экологической биофизики с другими разделами биологии, интересно провести некоторую аналогию с первым, состоявшимся более двухсот лет назад переходом естествоиспытателей в иной, несоизмеримый с человеком и его непосредственным восприятием масштаб изучаемых объектов. Это было проникновение в мир микроорганизмов. Оно состоялось благодаря изобретению специальной аппаратуры - микроскопов и проведению особых химико-биологических экспериментов. Следует отметить, что первоначально новая наука развивалась без участия представителей классической биологии. У ее истоков стояли шлифовальщик стекол (по современным понятиям - физик-оптик) А.Левенгук, химик Л.Пастер, врач Р.Кох. Более ста лет биологи отказывались от изучения новых объектов, К.Линней не включил микробов в свою систему классификации видов и отнес их к миру Хаоса. И лишь после длительного латентного периода возникла наука, именуемая микробиологией, без которой просто немыслима современная система представления о живой форме материи.

Таким образом, нет ничего удивительного, что многие процессы и явления, присущие надорганизменным системам, первыми увидели и исследовали не биологи (экологи), а именно физики, создавшие биофизические "макроскопы". Тем не менее, методы и подходы экологической биофизики, в частности - в области исследования водных систем, уже воспринимаются биологами (гидробиологами), и наряду с поколениями биофизиков-физиков новое поколение биофизиков-биологов, будет хорошо ориентироваться как в классической биологии, так и в гидрофизике, физическом и математическом моделировании.

Лекция 2. Общие принципы и понятия экологии, используемые в экологической биофизике

В современной экологии существуют два основных подхода: "популяционный" и "экосистемный". В рамках первого подхода внимание исследователей сосредоточено на изучении особей того или иного вида, их взаимоотношений между собой, окружающей средой и другими видами. В рамках "экосистемного" или "функционального" направления изучаются интегральные процессы превращения вещества и энергии в результате взаимодействий абиотических и биотических компонентов надорганизменных систем. "Экосистемно-функциональный" подход в своей крайней форме утверждает, что трансформа-

ция энергии и циркуляция веществ, осуществляемые биологическими объектами важнее для исследования, чем сами объекты. Наряду с различием в подходах, существуют и разночтения в понимании терминов "популяция", "экосистема", "биогеоценоз" и ряда других.

Мы предварительно обсудим данные термины, используемые при изложении основ экологической биофизики. Прежде всего отметим, что "экосистема" и "биогеоценоз" будут использоваться как синонимы. Близкое значение этих понятий отмечали и крупнейшие зарубежные экологи (Одум, 1975), и сам автор термина "биогеоценоз" В.Н.Сукачев (1960). Основное различие состоит в том, что биогеоценоз имеет относительно четкие геоморфологические или гидрофизические границы, тогда как экосистемой могут называться системы любого ранга - от небольшого участка прибрежной полосы до Мирового Океана. Поэтому употребление термина "экосистема", как менее строгого и более универсального часто оказывается удобным и оправданным при общетеоретических рассуждениях. Следует также отметить, что более ранний и менее определенный термин В.И.Вернадского "живое вещество" по сути также весьма близок к понятию "экосистема".

Экосистемы (биогеоценозы) являются надорганизменными системами, поэтому их теоретический анализ логично проводить в терминах общей теории систем. Почему возникает необходимость в системном подходе и чем системы отличаются от "несистем"? Классический научный подход (называемый также аналитическим, физикалистским) характеризуется тем, что изучаются свойства отдельных элементов объекта, а затем из комбинации этих свойств дедуктивно выводятся свойства целого объекта. Совершенно очевидно, что для познания и практического использования многих объектов и явлений материального мира такой подход был и остается вполне адекватным и достаточным. Вместе с тем в ходе развития науки постепенно выявились объекты, которые не познавались традиционным способом. Например, по образному замечанию выдающегося нейрофизиолога, автора теории функциональных систем академика П.К.Анохина (1978), число возможных взаимодействий между клетками мозга выражается даже не астрономическим, а гораздо большим числом. То же самое можно сказать и о связях между организмами и абиотическими факторами в экосистеме.

Необходимость в *системном подходе* возникает тогда, когда невозможно получить адекватные знания об объекте на основании рассмотрения всех комбинаций взаимодействия между его элементами и когда невозможно создать модель объекта, которая была бы существенно меньше его самого. Следовательно, системы, также как и "несистемы", являются реальными объектами материального мира, и с этой точки зрения между ними нет материальных разли-

чий. *Специфика систем лежит не в их природе, а в их отношении к познающему субъекту, то есть в форме получаемого о них знания и в способе представления этого знания.* Такие знания базируются на представлениях об основных свойствах систем: целостности, упорядоченности, иерархичности. Рассмотрим эти категории на примере надорганизменных систем.

Основополагающее значение имеют работы автора учения о биосфере В.И.Вернадского, автора термина "экосистема" Э.Тенсли и автора учения о биогеоценозе В.Н.Сукачева. Не останавливаясь на различиях концепций (в том числе и терминологических) рассмотрим выявленные ими общие свойства данной системы.

Целостность означает *несводимость свойств системы к сумме свойств составляющих ее элементов.* Это положение четко прослеживается в концепциях надорганизменных систем: "Свойства живого вещества отнюдь не являются теми свойствами, которые мы изучаем при исследовании отдельного организма. В совокупности организмов - живом веществе - проявляются новые свойства, не заметные или не существующие, если мы станем изучать отдельный организм" (Вернадский, 1978, с. 52). "Биогеоценоз со своими закономерностями развития не есть просто сумма его компонентов и закономерностей их развития. Биогеоценоз в целом имеет свою качественную характеристику" (Сукачев, 1960, с. 9). Во-первых, из категории целостности следует, что не система определяется на основе определения элементов, а *определение элементов выводится из определения системы.* То есть при исследовании конкретного объекта как системы прежде всего должна быть определена концепция самой системы, и лишь затем, на основе этой концепции и вследствие ее возможно деление данной системы на элементы. Во-вторых, *элементами системы* могут быть объекты любой природы при том единственном условии, что *для данной системы элементы остаются неделимыми единицами,* причем их неделимость относительна и существует только в рамках данной системы. В третьих, для выдвижения концепции целостной системы необходимо определить ту объективную основу, те *системообразующие связи,* благодаря которым элементы (объекты различной природы) интегрируются в единое целое.

По определению В.Н.Сукачева "... биогеоценозом мы называем всякий конкретный участок земной поверхности, на протяжении которого сохраняется определенная система взаимодействия всех компонентов живой (растительность, животный мир и мир микроорганизмов) и мертвой природы (литосферы, атмосферы и гидросферы), т. е., иными словами, сохраняется однородной система превращения вещества и энергии и обмена ими с соседними биогеоценозами и другими телами природы" (с. 5). Очевидно, что элементами такой системы являются тела и вещества как живой, так и неживой природы. Это цен-

тральное положение концепции Э. Тенсли (Tansley, 1935): "В экосистеме организмы и неорганические факторы одинаково являются компонентами, которые находятся в относительно стабильном динамическом равновесии" (с. 306). Понятно, что *системообразующей связью* между элементами данной системы является *обмен веществом и энергией*.

Упорядоченность элементов экосистемы как результат ее функционирования. "Большей частью термин "система" употребляется там, где речь идет о чем-то собранном вместе, упорядоченном, организованном, но, как правило, не упоминается критерий, по которому компоненты собраны, упорядочены, организованы" (Анохин, 1978, с. 53). Согласно представлениям П.К.Анохина, фактором, упорядочивающим структуру системы, ее функционирование, является *результат деятельности системы*, который оказывает на систему влияние по принципу обратной связи, избавляет ее элементы от избыточных степеней свободы, детерминирует взаимодействие элементов системы. Не может быть понятия системы без ее полезного результата. Действительно, понимание системы как множества любых элементов, между которыми возможны какие угодно взаимодействия, не приводящие к некоторому результату, описываемому достаточно компактно, гносеологически бессмысленно, так как такая "система" в принципе не может быть исследована и познана. Мы не имеем полного знания о всех особенностях структуры и функционирования системы, взаимосвязях всех элементов, но результат должен быть вполне предсказуемым и носить конкретный характер. Таким образом, *вся деятельность системы и ее изменения должны быть представлены в терминах результата*.

По мнению В.Н.Сукачева, почва как компонент биогеоценоза является и суммарным результатом взаимодействия всех его компонентов, т.е. почва в известном смысле - итог процессов, происходящих в биогеоценозе. Для водных экосистем аналогичным результатом можно назвать комплекс растворенных и взвешенных в воде веществ (химическое качество природных вод) и донные отложения. Кроме того, результатом функционирования как наземных, так и водных экосистем, кроме почвы и качества воды, является присущий им комплекс организмов - живое вещество или видовой состав экосистемы (понятие "видовой состав экосистемы" будет обсуждаться ниже).

Очевидно, что состав среды (почвы, воды) и организмов, складывающийся в результате функционирования экосистемы, влияет на само функционирование, изменяет его и вследствие этого сам подвергается соответствующим изменениям. Поэтому представления В.Н.Сукачева о результате функционирования биогеоценоза согласуются с концепцией П.К.Анохина об упорядочивающем результате функционирования системы. Конкретному типу почвы всегда соответ-

ствуется растительность, но и тип почвы складывается в результате взаимодействия организмов и среды. Аналогично можно провести и для водных систем.

Иерархичность экосистемы. Иерархичность системы выражается в том, что каждый ее элемент является системой, а она сама - элементом системы высшего уровня. Однако это не означает, что материальный мир представляет собой линейную последовательность подсистем и надсистем, вложенных одна в другую. Один и тот же объект, обладающий многоплановой качественной спецификой, может иметь с окружающим материальным миром разносторонние системообразующие связи, т.е. *одновременно быть элементом разных систем, не соподчиненных иерархически*. "Мы можем говорить о некотором множестве элементов как о системе лишь относительно определенных свойств и отношений этих элементов" (Садовский, 1974, с. 185).

Согласно концепциям В. И. Вернадского и В. Н. Сукачева, биогеоценозы как подсистемы являются элементами биосферы, представляющей по отношению к ним иерархически высшую надсистему. Аналогично понимал экосистемы Э.Тенсли, называя их основными единицами природы на поверхности Земли. В настоящее время эти взгляды разделяют практически все экологи.

В то же время вопрос об элементах экосистемы нельзя назвать решенным. Широкое распространение имеет следующая схема линейной иерархии биологических систем: ... → клетка → организм → популяция → экосистема

То есть считается, что популяции - это элементы экосистем. В связи с этим кратко рассмотрим популяцию как биологическую систему.

Популяция как надорганизменная система В настоящее время существует два подхода к определению популяции: 1) "генетический" и 2) "экологический". Определим их основные особенности.

1. "Популяция - это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственное экологическое гиперпространство" (Яблоков, 1987, с. 150). Под системообразующей связью, интегрирующей совокупность особей в единое целое подразумевается *обмен генами в процессе полового размножения*, а под элементом системы - особь, как *носитель определенного генотипа*.

2. "Популяция есть население, образующее относительно простые или иерархически сложные скопления, функционирующие как звено цепи питания, регулирующие свою продуктивность в соответствии с продуктивностью других звеньев этой цепи и продуцирующие видоспецифическое живое вещество" (Межжерин, 1975). Здесь понятие популяции основано на ее трофике, т.е. пола-

гается, что целостной системой популяцию делают в первую очередь схожие трофические функции ее особей.

Группа особей одного вида действительно имеет сходную трофическую функцию, сходную морфологию особей и т.п. Однако, общность питания и строения - это не реальные связи, интегрирующие особей в единое целое, а лишь признаки принадлежности их к одному виду. Спектр питания популяции - это именно *сумма* конкретных трофических функций (отнюдь не идентичных) ее особей. "Нет ни одного вида животных, у которых возрастные группы не обладали бы разными спектрами питания, Очень часто существенно различаются в питании половые группы" (Яблоков, 1988, с. 92). В то же время в природе широко распространена конкуренция за ресурсы питания, т.е. спектры питания разных видов организмов перекрываются. И если системообразующая связь между особями популяции - это питание одним видом пищи, то, во-первых, точно такая же связь существует в экосистеме между особями разных видов, во-вторых, подобная связь отсутствует между особями одного вида, но разного возраста, стадии или пола. Таким образом, наиболее обоснованным с биологической точки зрения и с позиций общей теории систем выглядит положение, что *системообразующей связью популяции является обмен генами между ее особями, происходящий в процессе полового размножения*. Функционирование популяции как целостной системы, обладающей только ей присущими качествами, проявляется в эволюционном процессе.

Определение популяции как реальной системы, основанной на генетических связях, отнюдь не отрицает возможности *выделения* ее в конкретных исследованиях на основе экологических и морфологических признаков ее особей. При *выделении* популяции ведущими критериями могут оказаться именно экологические и фенетические, а не генетические признаки. Это не противоречит одно другому: пренебрежение как теоретическими определениями, так и практическими критериями выделения объекта, абсолютизация одного из них одинаково вредны для процесса познания.

Понятно, что элементом популяции является особь. *Основным свойством особей как элементов популяции является наличие у них определенных генотипов, различных по составу генов*. Очевидно, что это свойство особи не зависит от ее возрастной стадии и трофической функции.

Соподчиненность экосистемы и популяции. Как отмечалось выше, экосистема - это система интегрированная на основе обмена веществом и энергией между ее элементами. С данной точки зрения популяция не является неделимым элементом экосистемы. Подрост (торчки) древесных растений поедаются копытными животными, взрослые деревья - насекомыми. Мальки многих рыб являются планктофагами, тогда как взрослые особи - бентофаги или хищники.

Во всех примерах особи составляют *единую* популяцию, но функционируют в качестве *разных элементов экосистемы* (биогеоценоза). Особь является как элементом популяции, так и элементом экосистемы, но благодаря разным, объективно присущим ей сторонам качества, поэтому *понятия особи в популяции и экосистеме отражают разные системообразующие свойства данных объектов*.

Если в популяции основным свойством особи является качество ее гено-типа, вклад в эволюционный процесс, то в экосистеме - вклад в процессы пре-вращения вещества и энергии. Как для минералов, так и для организмов имеют значение масса, состав и энергия живого вещества. Таким образом, реальным элементом экосистемы, наряду с телами и веществами неживой природы, явля-ется не популяция, а *особь, характеризующаяся как живое вещество*. Видовой со-став экосистемы - это состав живого вещества. Таким образом, представляется неверной постановка вопроса об иерархической подчиненности популяции эко-системе. Популяция и экосистема - это системы не разного *уровня*, а разного *типа* интеграции и не могут быть объединены в линейную систему иерархии. В. Н. Сукачев (1964) отмечал, что ставить биогеоценоз в общий ряд биологических явлений (... клеточный → организменный → популяционный → ...) не следует, "...биогеоценотический уровень изучения явлений природы не относится к серии биологических уровней, это уровень особого порядка".

Структура природы оказывается в конечном итоге предельно простой: она определяется **двумя системами интеграции** - видовой и биогеоценотической. Схему уровней организации природы, предлагаемую С.С.Шварцем; можно представить следующим образом:

Видовая (биологическая) система интеграции ...клетка → организм → популяция → вид
↓
Биогеоценотическая система интеграции биогеоценоз

Мы разделяем взгляды С.С.Шварца, за исключением одного пункта: ре-альным элементом биогеоценоза является не популяция, а особь, благодаря на-личию у нее, кроме специфических биологических (генетико-эволюционных) свойств, также и свойств геохимических, свойств живого вещества. Для иллю-страции концепции, используемой в данном курсе экологической биофизики, предлагается следующая схема:

Биологический тип интеграции ...клетка → особь → популяция → вид
(генотип)
↑↓
Биогеохимический тип интеграции особь → ? → экосистема → биосфера
(живое вещество)

Необходимо подчеркнуть, что понятие особи как элемента экосистемы до конца не ясно как в теоретическом, так и в практическом плане. Например, агрегаты бактериальных клеток или микроводорослей в водоеме, муравейник, совместно охотящаяся пара млекопитающих, приносящая добычу детенышам и т.п., т.е. группы организмов, выполняющих "геохимическую работу" как единое целое, видимо, могут являться неделимыми единицами экосистемы. Что касается популяции, то в качестве неделимого элемента, обладающего только ему присущей целостной функцией (специфической эволюционной судьбой), она выступает в отношении вида. В экосистеме неделимость популяции и целостность ее функции "исчезают". Однако это "исчезновение" популяции в рамках биогеохимической системы интеграции следует понимать лишь в том смысле, что она не является элементом экосистемы. Экосистема выступает по отношению к популяции не как надсистема, а как *среда*.

Итак, экосистемы и популяции представляют собой надорганизменные системы разного типа, несводимые одна к другой. Их изучение имеет объективно различные конечные цели, выражаемые в терминах результата функционирования этих систем. Итогом исследования экосистемы должен быть прогноз (с целью управления и оптимизации) химического состава биотопа (почвы или воды) и состава живого вещества в зависимости от внешних воздействий: погодных условий, внешних потоков вещества и энергии (в том числе - антропогенных загрязнений). Что касается состава живого вещества, то есть видового состава экосистемы, то "вид" в экологической биофизике - это группа особей, имеющих одинаковые кинетические характеристики взаимодействия с веществом экосистемы. Как правило, внутри каждой популяции существует несколько таких групп. Кроме того, биологическое время функционирования популяций обычно длиннее астрономического времени функционирования экосистемы, т.е. за один вегетационный сезон (основная временная единица экосистемы) популяция не успевает осуществить несколько циклов обмена генами, поэтому микроэволюционный процесс на этом масштабе времени не срабатывает и, соответственно, не учитывается при изучении и моделировании функционирования экосистемы. Поэтому при дальнейшем изложении основ экологической биофизики мы будем иметь дело не с генетическими эволюционирующими популяциями, а с биогеохимическими "видами" - живым веществом.

Лекция 3. Биофизические методы мониторинга: Зондирование полей биолюминисценции в морях и полей флюоресценции в пресных водах.

Жизнедеятельность сообществ и отдельных организмов вносит возмущения в физические поля: электрическое, световое и др. Сигналы, генерируемые

биологическими объектами, могут быть зарегистрированы соответствующей физической аппаратурой и служить основой для изучения функционирования надорганизменных систем. Наиболее широко используемые для этой цели явления - биолюминесценция и флюоресценция. Прежде чем перейти к рассмотрению особенностей каждого из явлений, отметим их общие свойства.

Оптическое поле, создаваемое живыми излучателями, не может быть описано только физическими законами, характерными для гидрооптического поля, например, геометрическими законами ослабления. Например, в океане можно наблюдать такое явление, когда биолюминесцентная вспышка одного животного возбуждает излучение другого, и свет распространяется на многие километры без затухания. Поэтому представляется возможным говорить о существовании *биофизических полей*: поля биолюминесценции и флюоресценции, для которых характерны свои эколого-биофизические законы.

Второй характерной особенностью биолюминесценции и флюоресценции как экологических явлений является то обстоятельство, что для их изучения, как правило, не может быть использована стандартная гидрофизическая (гидрооптическая) аппаратура. *Для исследования биофизических полей требуется создание специальной аппаратуры с особыми параметрами пространственно-временного разрешения и чувствительности.*

Природа биолюминесценции и характеристика светящихся организмов. Светящиеся организмы обитают только на суше и в море, в пресных водах и соленых озерах их нет (хотя нельзя исключать, что где-нибудь в глубинах неисследованных соленых озер они когда-нибудь будут найдены). Поэтому, с точки зрения экологической биофизики водных систем, биолюминесценция - чисто морское явление, обнаруживаемое при солёности от 10 ‰ и выше (знак ‰ "промилле" означает количество граммов солей в 1000 г раствора). Поэтому, например, в Балтийском море, солёность которого около 2 - 8 ‰, биолюминесценция отсутствует (за исключением более соленых глубинных слоев).

Биолюминесценция - это разновидность хемилюминесцентной реакции, т.е. реакции испускания оптического излучения за счет расходования энергии химических связей. Характерной особенностью биолюминесценции, выделяющей ее в ряду прочих хемилюминесцентных реакций, является обязательное участие в них *специфических ферментов - люцифераз*. У большинства морских организмов биолюминесцентная реакция протекает в две стадии. На первой стадии за счет расхода энергетических эквивалентов клетки, таких как АТФ или НАД·Н образуется (восстанавливается) субстрат ферментативной реакции, LH_2 . У бактерий субстратом является флавиномононуклеотид (ФМН) и альдегид, у других организмов - *люциферин*. На второй стадии происходит ферментативное окисление субстрата *кислородом*. В результате реакции образуется квант света,

ln. Характер свечения зависит от вида люциферазы, который является специфичным у разных видов организмов.

Различают внутриклеточное и внеклеточное свечение. При внутриклеточном свечении молекулярные фермент-субстратные системы локализованы внутри клеток. У многоклеточных животных свечение обеспечивается специальными клетками - *фотоцидами*. Иногда свечение многоклеточных организмов происходит за счет светящихся симбиотических бактерий. Внеклеточное свечение встречается у некоторых ракообразных. Они выбрасывают из специальных желез струи люциферина и люциферазы в окружающую среду, где при их смешении возникает свечение.

В настоящее время известно значительное количество видов светящихся бактерий. Среди них род *Photobacterium*, представители р. *Vibrio* и др. В отличие от всех остальных светящихся организмов *бактерии излучают свет непрерывно*. При высоких концентрациях бактерий в морской воде возникает так называемое "молочное свечение". Светящиеся бактерии могут расти и в анаэробных условиях, но светятся только при наличии в среде кислорода. Большинство светящихся бактерий являются симбионтами обитающими в кишечниках рыб, кальмаров и др., их пребывание в свободном состоянии в морской воде носит временный характер. Как считается, излучение света бактериями является своеобразной приманкой, обеспечивающей им возможность попасть из воды в кишечник хозяина. Хотя, как отмечалось, численность светящиеся бактерии в морской воде может быть высокой, в целом их вклад в формирование биолюминесцентного поля океана относительно невелик.

Основной вклад в биолюминесценцию пелагиали морей и океанов вносят одноклеточные панцирные жгутиконосцы - динофлагелляты, которые, как известно, одновременно относятся и к простейшим животным, и к водорослям (*Dinophyceae* или *Peridineae*). Среди них наиболее известны ночесветки - виды р. *Noctiluca*, широко распространенные во многих морях, в том числе - в Черном. В открытом океане доминируют виды р. *Pyrocystis*, которые, в отличие от ночесветок, утративших хлорофилл, способны к фотосинтезу.

Второй по значимости группой организмов, формирующих биолюминесцентное поле океана, являются ракообразные: ракушковые (*Ostracoda*), веслоногие (*Copepoda*) и *Euphauseacea*. Особенно большой численности могут достигать остракоды, среди них - представители рода *Cypridina*. Люминесцентные вспышки ракообразных длятся от 0.15 до 3 с, латентный период между вспышками может продолжаться около 0.05 - 0.20 с. Как считается, люминесценция животных этой группы, как и других многоклеточных, может иметь сигнальное значение, служить для привлечения добычи и защиты от хищников.

Кроме перечисленных групп животных, биолюминесценция характерна для представителей радиолярий, кишечнорастворимых, кольчатых червей, моллюсков, некоторых иглокожих (за исключением морских ежей) и др. Также в настоящее время известно более 300 видов светящихся рыб, причем только около 50 видов светятся за счет симбиотических бактерий. Световая реакция живых организмов наступает в ответ на какое-либо раздражение: механическое, световое, ультразвуковое. Спектр биолюминесценции зависит от вида организма, однако у большинства из них основной максимум излучения находится в диапазоне длин волн 470 - 480 нм, то есть соответствует максимуму пропускания морской воды. Биомасса светящихся организмов может достигать 80% биомассы планктона, поэтому биолюминесценция является весьма информативной характеристикой морских сообществ, для изучения которой могут быть применены биофизические приборы.

Аппаратура для измерения морской биолюминесценции. Особенности аппаратуры и методов исследования биолюминесцентного поля связаны с тремя его основными свойствами: а) Импульсный характер излучения, который, в отличие от медленно изменяющегося астрономического света, требует высокого быстродействия аппаратуры; б) необходимость отделения световых сигналов живых организмов от астрономического фона; в) необходимость искусственного раздражения организмов для стимулирования биолюминесценции.

На основе перечисленных принципов были созданы разнообразные приборы для вертикального и горизонтального зондирования биолюминесцентного поля океана - погружаемые и буксируемые *батифотометры*. В России наиболее широко применялся комплекс вертикального зондирования "Ромашка". При погружении комплекса с борта судна на кабель-тросе осуществляется непрерывная запись сигнала биолюминесценции в воде, протекающей через рабочую камеру, где происходит механическое возбуждение организмов за счет повышенной турбулентности. Вертикальный профиль сигнала биолюминесценции в реальном времени отображается на мониторе, и по команде оператора, на горизонте, представляющем интерес, срабатывает один из шести батометров, входящих в комплекс, и берется реперная гидробиологическая проба. Весьма перспективной для мониторинга является также аппаратура типа "Факел". Его отличие от "Ромашки" заключается в том, что в рабочей камере расположены сразу три фотоприемника, распределенные по ее длине.

Изучение пространственно-временного распределения планктона по биолюминесценции. Первоначально внедрение биофизических зондов (в том числе - фотометров) в практику гидробиологических исследований было вызвано необходимостью получения точной картины пространственно-временного распределения биомассы гидробионтов. Как известно, гидробиологические ме-

тоды сбора планктона весьма трудоемки и имеют чрезвычайно малую разрешающую способность в пространстве и времени. Это неизбежно приводит к ошибочным представлениям об однородном распределении и плавном изменении биомассы планктона в океанах.

Переход к отбору "точечных" батометрических проб несколько уточнил информацию о распределении планктона, но не смог кардинально ее улучшить. Интервалы между батометрическими точками в пространстве и времени по-прежнему оставались чрезвычайно большими, а самих "точек" бралось чрезвычайно мало. Как известно, камеральная обработка проб планктона производится визуально, под микроскопом, занимает много времени и требует весьма высокой квалификации и длительной подготовки специалиста, который должен в совершенстве знать систематику водорослей или животных. Один исследователь может обработать примерно сотню рутинных камеральных проб в год. По такому количеству точек невозможно уловить ни микромасштабную (метры и минуты), ни макромасштабную (акватории морей и океанов, месяцы) динамику изменчивости планктона. Очевидно, что батифотометры, способные регистрировать характеристики биолюминесцентного поля в непрерывном режиме, со скоростью движения судна или опускаемого троса, способны снять многие ограничения в изучении пространственно-временной структуры пелагических экосистем.

На первом этапе применения биофизических зондов необходимо было найти количественную зависимость между интенсивностью биолюминесценции и биомассой планктонных организмов. Очевидно, что коэффициенты пересчета определяются видовым составом планктона, поэтому их следует определять для каждого района и сезона. Тем не менее, видовой состав - довольно крупномасштабная и инерционная характеристика, поэтому число районов, в которых необходимо определять значения коэффициентов, сравнительно невелико. В конечном итоге, необходимые зависимости были получены. В результате появилась возможность по сигналу биолюминесценции определять биомассу.

Зондирование биолюминесцентного поля позволяет выявить точную картину распределения планктона в океане и исследовать зависимость этого распределения от факторов среды. На основании полученных данных можно сделать вывод, что для распределения планктона в океане характерна *пространственно-временная гетерогенность* различного масштаба. Неоднородности в распределении планктона зависят от гидрофизических и гидрохимических условий.

Наиболее часто наблюдается связь биолюминесценции с градиентом температуры воды. Водные массы различной температуры, как известно, имеют разную плотность. Именно этим обусловлено возникновение в пелагиали особых физических структур, например, термоклина. Именно в зоне термоклина,

где кроме резкого градиента температуры наблюдаются градиенты концентраций биогенных элементов и др., часто расположен и максимум биолюминесценции, т.е., максимум биомассы планктона. Перемещение водных масс с различной температурой (плотностью) характеризует процесс образования внутренних волн, когда происходит периодический подъем к поверхности и опускание более холодных глубинных слоев. Имеются участки океана, например, вблизи берегов Перу, где происходит постоянный подъем холодных глубинных слоев, называемый *апвеллингом*. Поскольку глубинные воды богаты биогенными элементами, в районах их выхода на поверхность наблюдается высокая продукция и биомасса фитопланктона и зоопланктона.

Наряду с гидрофизическими неоднородностями, вызванными перемещениями водных масс различной температуры и плотности, гетерогенные структуры в поверхностном слое океана могут формироваться под действием ветра. На поверхности морей (а также крупных озер) часто возникает явление, называемое циркуляцией (или вихрями) Ленгмюра. При этом вода движется по замкнутым траекториям, образуя упорядоченные ячейки. На поверхности возникают зоны дивергенции (расхождения) и конвергенции (схождения) потоков воды. Ширина пенных полос в океане обычно от одного до нескольких метров, расстояние между ними - от 2 до 300 м (в озерах ширина полос - несколько десятков сантиметров, расстояние между ними - от 2 до 25 м). В зонах конвергенции скапливаются не только органические вещества (пена), но и планктонные организмы, отчетливо прослеживающиеся в структуре биолюминесцентного поля.

Наряду с неоднородностями распределения планктона, формирующимися в результате воздействия гидрофизических факторов, существуют и чисто экологические (биологические) причины образования скоплений гидробионтов. В олиготрофных районах океана, где концентрации элементов питания в среднем чрезвычайно низки, жизнь может существовать только в виде скоплений. Образование скопления может происходить следующим образом. В области появления локального пятна повышенных концентраций биогенных элементов (например, за счет энтропии из глубинных слоев) развивается фитопланктон. Высокие концентрации микроводорослей, в свою очередь, обуславливают скопление и быстрый рост зоопланктона. Зоопланктон, поедая микроводоросли, обеспечивает тем самым рециркуляцию биогенных элементов. Выделяемые метаболиты способствуют росту бактерий, также осуществляющих процесс быстрой минерализации биогенов. Рециркуляция биогенных элементов способствует дальнейшему росту фитопланктона. Если скорость круговорота минеральных элементов и роста организмов выше скорости размывания образовавшегося

скопления, то планктонное "облако" может существовать длительное время и *самоподдерживаться за счет экологического круговорота.*

Таким образом, *в продуктивных районах океана формирование пространственных неоднородностей в биолюминесцентном поле (распределении планктона) связано с гидрофизическими факторами, тогда как в олиготрофных районах неоднородности в основном обусловлены биологическими механизмами.* В настоящее время биофизические зонды выполняют две взаимосвязанных функции: 1) *визуализация пространственного распределения планктона для прицельного отбора гидробиологических проб и изучения неоднородностей;* 2) *уточненная оценка биомассы планктона и ее пространственно-временного распределения.*

Первая функция зондов заключается в том, что если ранее океанологи на станциях отбирали пробы фактически наугад, на стандартных "круглых" горизонтах, то теперь, получив за считанные минуты профиль биолюминесценции, специалисты выбирают на его основе наиболее интересные точки для отбора батометрических проб. Что же касается изучения неоднородностей в распределении планктона, то ранее, до применения биофизических зондов, их просто не видели из-за низкого пространственно-временного разрешения гидробиологических методов. В настоящее время неоднородности стали доступны для наблюдения и изучения. Очевидно, что более высокое пространственно-временное разрешение биофизических методов имеет решающее значение и для выполнения их второй функции по уточнению биомассы планктона и в локальном, и в глобальном масштабах. Так, в относительно короткие сроки была создана карта интенсивности биолюминесценции Мирового океана, отражающая глобальное распределение биомассы планктона.

Лекция 4. Интерпретация кривых вертикального распределения сигналов флюоресценции и биолюминесценции в терминах интегральных функциональных характеристик экосистемы. Интерпретация распределения сигнала флюоресценции

Несомненно, информация о распределении биомассы гидробионтов, весьма важна для изучения состояния экосистем и контроля качества природной среды. Но биомасса является статической характеристикой, а как известно на основании учета только статических характеристик нельзя получить адекватных знаний об экосистеме. Для понимания процессов функционирования экосистем и прогноза их состояния необходимо уметь определять *кинетические характеристики*, т. е., скорости изменения биомассы гидробионтов и концентрации веществ. К кинетическим характеристикам относятся скорости роста, смертности,

фотосинтеза, деградации поллютантов и т.д. Важнейшими кинетическими характеристиками являются продукция (A) и деструкция (R) и их соотношение (A/R), определяющее трофический статус водоема: евтрофный ($A/R > 1$), мезотрофный ($A/R \approx 1$) или олиготрофный ($A/R < 1$).

Измерения интегральной продукции и деструкции в пелагических экосистемах производится методом светлых и темных склянок в кислородной или радиоуглеродной модификации. В отношении пространственно-временного разрешения этот метод обладает теми же недостатками, что и батометрические пробы. Поэтому важно было выяснить возможности применения биофизических зондов для определения кинетических характеристик водных экосистем.

Как выяснилось в результате многолетних исследований академика И.И.Гительсона с сотрудниками, *форма кривой вертикального распределения биолюминесценции зависит от продуктивности района*. Можно выделить 5 основных типов вертикального распределения интенсивности биолюминесцентного поля.

1. *Равномерное (нестратифицированное) вертикальное распределение* интенсивности биолюминесцентного поля характерно для олиготрофных районов. Как правило, интенсивность биолюминесценции таких районов низка.

2. *Распределение интенсивности биолюминесценции с максимумом на поверхности* наблюдается в прибрежных продуктивных районах, где ветры и течения, неоднократно сменяющие направления в течение суток, обеспечивают быстрое перемешивание всех слоев. В то же время солнечная радиация, поверхностный сток биогенных элементов и относительно высокая мутность воды создают предпосылки для интенсивного развития фитопланктона именно на поверхности. Биолюминесцентные сигналы фитопланктона и формируют поверхностный максимум.

3. *Распределение с одним подповерхностным максимумом* наблюдается в высокопродуктивных (евтрофных) районах океана, в зонах апвеллингов, то есть подъемов глубинных вод, богатых биогенными элементами. Как правило, максимум расположен на глубине 5 - 30 м в зоне термоклина и резкого изменения концентрации биогенных элементов. Такое расположение максимума жизнедеятельности планктонного сообщества, индикатором которого является биолюминесценция, объясняется тем, что ниже этой зоны интенсивность развития фитопланктона сдерживается недостатком света, а выше - недостатком биогенных элементов.

4. *Двухмаксимумное вертикальное распределение интенсивности биолюминесценции* характерно для мезотрофных районов. Верхний максимум расположен на горизонте 20 - 50 м, нижний - на глубине 60 - 100 м. Верхний макси-

мум биоллюминесценции совпадает с максимумом фотосинтетической продуктивности.

5. *Многомаксимумное вертикальное распределение интенсивности биоллюминесцентного поля* типично для районов со сложной гидрологией, т.е. с несколькими термоклинами или взаимопроникновением водных масс различного состава. Например, третий максимум на глубине 300 м характерен для районов Атлантики, в которые проникают ответвления течения Гольфстрим со своим планктонным населением.

Найденные закономерности позволяют в течение нескольких минут, по форме кривой вертикального распределения поля биоллюминесценции, определять трофический статус района. *В данном случае уже неважно, насколько сигналы зондирующей аппаратуры коррелируют с биомассой, важна сама форма кривой, регистрируемая биофизическим зондом.* Таким образом, профиль вертикального распределения интенсивности биоллюминесцентного поля является специфической эколого-биофизической характеристикой, несущей информацию не только о распределении отдельных групп организмов, но и об интегральном функционировании пелагической экосистемы.

Интерпретация распределения сигнала флюоресценции. При гидробиологических исследованиях экосистем внутренних водоемов возникают те же проблемы пространственно-временного разрешения применяемых методов, что и в океанах. Биоллюминесценция в слабосоленых и пресных водах отсутствует. Основным объектом для эколого-биофизического зондирования является поле флюоресценции хлорофилла. К настоящему времени наиболее широкое распространение получили *контактные* методы регистрации флюоресценции.

Флюоресценция хлорофилла - это разновидность фотоллюминесценции, то есть свечения веществ, источником энергии возбуждения которого являются поглощенные кванты света. При поглощении молекулой кванта света ее электрон (\bar{e}) из основного (невозбужденного) синглетного состояния, S^0 , переходит на энергетический более высокий (возбужденный) синглетный уровень S^* . Синглет-синглетный переход происходит без обращения спина электрона. Хлорофилл поглощает свет в синей и красной области. Как с синего, так и с красного возбужденного уровней электрон может отправиться в электрон-транспортную цепь (ЭТЦ) и участвовать в первичных фотохимических реакциях фотосинтеза. Второй путь для электрона - вернуться на основной уровень, отдав энергию в виде тепла и *флюоресценции*. При этом электрон с синего возбужденного уровня не может непосредственно вернуться на S^0 , он переходит сначала на красный уровень, рассеивая часть энергии в виде тепла. Флюоресценция происходит только при возвращении электрона с более низкого красного возбужденного уровня, поэтому *флюоресценция хлорофилла проявляется*

только в виде красного света. Это обстоятельство является чрезвычайно важным для создания регистрирующей аппаратуры.

Поскольку все синглет-синглетные переходы осуществляются без изменения спина электрона, флюоресценция происходит очень быстро: время жизни молекулы в возбужденном состоянии S^* составляет порядка 10^{-8} - 10^{-9} с. Этим флюоресценция отличается от *фосфоресценции* - разновидности фотолюминесценции, при которой молекула излучает квант света при возвращении электрона с триплетного уровня, происходящем с изменением спина.

Для изучения флюоресценции фитопланктона создаются специальные приборы - *флюориметры*. Принцип действия флюориметров состоит в следующем. Кювета, содержащая пробу воды с исследуемыми микроводорослями, для возбуждения флюоресценции облучается через соответствующие светофильтры коротковолновым светом (сине-зеленая область). Перед регистрирующим устройством стоит красный светофильтр, который отсекает возбуждающий свет и пропускает только флюоресценцию. В зависимости от конструкции, флюориметры могут использоваться: *а)* в бортовом (лабораторном) варианте для точечных измерений; *б)* в бортовом варианте с проточной кюветой для непрерывной регистрации на ходу судна горизонтального распределения флюоресценции; *в)* в погружаемом варианте для регистрации вертикального распределения флюоресценции.

Необходимость применения флюоресцентных зондов в гидробиологии вызвана необходимостью получения точной картины пространственно-временного распределения фитопланктона. Поэтому на первом этапе решается задача, аналогичная задаче начального этапа биолюминесцентных исследований: определение количественной связи между интенсивностью флюоресценции ($I_{\text{фл}}$) и концентрацией хлорофилла a фитопланктона ($C_{\text{хл}}$). На удельный выход флюоресценции, $R = I_{\text{фл}} / C_{\text{хл}}$, влияет множество факторов: видовой состав фитопланктона, условия среды обитания (температура, рН и др.), наличие токсического загрязнения. Наиболее существенным фактором является смена видового состава. Как известно, у водорослей различных отделов, кроме основного пигмента, хлорофилла a , в фотосинтезе участвуют и другие пигменты - сборщики энергии: хлорофиллы b и c , фикобилины, каратиноиды, имеющие иные максимумы поглощения. В связи с этим определения коэффициентов регрессионных зависимостей (калибровка флюориметров) должны производиться для каждого изучаемого водоема и сезона. Однако, *изменения видового состава фитопланктона, существенно влияющее на удельный выход флюоресценции,* могут происходить достаточно быстро, особенно в небольших водоемах, где доминанты меняются каждые три-пять дней. Данные факторы приводят к необ-

ходимости постоянной калибровки флюориметров, что снижает пространственно-временное разрешение при зондировании поля флюоресценции.

Перечисленные недостатки флюоресцентного метода были преодолены группой сотрудников Красноярского Госуниверситета под руководством В.М.Гольда. В 1983 г. ими был разработан способ *дифференциальной флюоресцентной оценки концентрации хлорофилла по основным отделам водорослей*. Для этого используются флюориметры с переменной длиной волны возбуждающего света, действующего на основные пигменты-сборщики энергии, характерные для каждой группы водорослей. В большинстве озер и водохранилищ доминируют водоросли трех отделов: 1) сине-зеленые (*Cyanophyta*), 2) диатомовые (*Bacillariophyta*) и 3) зеленые (*Chlorophyta*). Для этих отделов наиболее эффективными в возбуждении флюоресценции являются, соответственно, следующие области спектра: 1) зеленая, с максимумом на длине волны $\lambda = 540$ нм, 2) сине-зеленая, $\lambda = 510$ нм и 3) синяя, $\lambda = 410$ нм.

При дифференциальном способе калибровка флюориметра сводится к определению удельных выходов флюоресценции хлорофилла, R , у чистых культур зеленых ($R^{\text{зел}}$), диатомовых ($R^{\text{диат}}$) и сине-зеленых ($R^{\text{с-з}}$) водорослей при возбуждении тремя участками спектра. Возможна калибровка и непосредственно на водоеме, при явном доминировании одного из отделов. Полученные численные значения подставляются в систему из трех линейных уравнений:

$$\begin{cases} I_{\text{фл}}(410) = R_{410}^{\text{зел}} \cdot C_{\text{хл}}^{\text{зел}} + R_{410}^{\text{диат}} \cdot C_{\text{хл}}^{\text{диат}} + R_{410}^{\text{с-з}} \cdot C_{\text{хл}}^{\text{с-з}} \\ I_{\text{фл}}(510) = R_{510}^{\text{зел}} \cdot C_{\text{хл}}^{\text{зел}} + R_{510}^{\text{диат}} \cdot C_{\text{хл}}^{\text{диат}} + R_{510}^{\text{с-з}} \cdot C_{\text{хл}}^{\text{с-з}} \\ I_{\text{фл}}(540) = R_{540}^{\text{зел}} \cdot C_{\text{хл}}^{\text{зел}} + R_{540}^{\text{диат}} \cdot C_{\text{хл}}^{\text{диат}} + R_{540}^{\text{с-з}} \cdot C_{\text{хл}}^{\text{с-з}} \end{cases} \quad (1.1)$$

При рабочем использовании метода в пробе природного фитопланктона измеряются интенсивности флюоресценции на трех длинах волн (трех светофильтрах): $I_{\text{фл}}(410)$, $I_{\text{фл}}(510)$ и $I_{\text{фл}}(540)$. Затем, путем решения системы уравнений (1.1), находятся концентрации хлорофилла зеленых ($C_{\text{хл}}^{\text{зел}}$), диатомовых ($C_{\text{хл}}^{\text{диат}}$) и сине-зеленых ($C_{\text{хл}}^{\text{с-з}}$) водорослей. Поскольку соотношения хлорофилл/биомасса относительно постоянны внутри каждого отдела, концентрация хлорофилла легко пересчитывается в биомассу. Таким образом, современные методы зондирования флюоресцентного поля позволяют получать информацию о биомассе (концентрации хлорофилла a) и видовом составе фитопланктона с очень высоким по сравнению со стандартными гидробиологическими методами пространственно-временным разрешением.

Наряду с определением концентрации хлорофилла фитопланктона, изучение флюоресценции может дать информацию и об активности фотосинтетиче-

ского аппарата водорослей, т.е., о *потенциальной скорости фотосинтеза (первичной продукции)*. Для этого используются так называемые *индукционные переходы флюоресценции*. Если активную культуру микроводорослей (или лист высших растений) выдержать некоторое время в темноте, а затем подвергнуть освещению, флюоресценция вначале резко увеличится до максимального значения, $I_{\text{макс}}$, а затем спадет до некоторого стационарного уровня, $I_{\text{ст}}$. Индукционные переходы флюоресценции наблюдаются только в живых культурах, при наличии функционирующего фотосинтетического аппарата и могут служить мерой активности фотосинтеза.

На практике измеряют величину максимального уровня флюоресценции, искусственно блокируя электрон-транспортную цепь. Чаще всего блокировка осуществляется путем добавления в пробу специального ингибитора, который останавливает транспорт электрона по ЭТЦ. Обычно в качестве ингибитора фотосинтетического транспорта электронов используются гербициды: *диурон* (номенклатурное название 3-(3,4-дихлорфенил)-1,1-диметилмочевина, английская аббревиатура DCMU) или *симазин* (2-хлор-4,6-бис-(этиламино)-1,3,5-триазин). Величина разности между максимальным уровнем флюоресценции при добавлении ингибитора и ее стационарным значением $\Delta I = I_{\text{макс(ингиб)}} - I_{\text{ст}}$, является достаточно надежной мерой активности фотосинтетического аппарата. При полевых исследованиях потенциальную величину фотосинтеза (первичной продукции) фитопланктона удобно определять по соотношению $\Delta I / I_{\text{ст}}$.

Флюоресцентные зонды могут решать задачу визуализации пространственного распределения фитопланктона для прицельного отбора гидробиологических проб и уточнения картины пространственно-временного распределения фитопланктона. Однако данных об использовании флюориметров в режиме непрерывной регистрации во внутренних водоемах сравнительно мало. Гораздо чаще публикуются сведения о точечных измерениях. Но даже точечный режим эксплуатации флюоресцентных приборов позволяет существенно увеличить пространственно-временное разрешение гидробиологических съемок.

Тем не менее, вертикальное зондирование флюоресцентного поля в пресных водах, подобно вертикальному зондированию биолюминесцентного поля в океане, открыло существенные возможности для оперативного мониторинга важнейших *кинетических* характеристик водных экосистем. В ходе совместных работ сотрудников Института гидробиологии Национальной Академии Наук Украины под руководством Л.А.Сиренко и сотрудников ИБФ СО РАН под руководством Ф.Я. Сидько установлено, что *форма кривой вертикального распределения сигнала флюоресценции позволяет оценить соотношение продукции и деструкции в водной экосистеме*. При нестратифицированном распределении или распределении с придонным максимумом, продукция в водоеме приблизи-

тельно равна деструкции, т.е. $A/R \approx 1$. При стратифицированном распределении с поверхностным или приповерхностным максимумом продукция превышает деструкцию: $A/R > 1$. В данном случае биофизические зонды в экспрессном режиме, в течение нескольких минут, позволяют оценить важнейшую функциональную характеристику экосистемы, на определение которой стандартными методами уходит от нескольких часов до суток. Особенности вертикальных профилей распределения флюоресценции имеют надежное физиологическое объяснение. Для эффективного продуцирования фитопланктон, регулируя свою плавучесть, должен располагаться на горизонте с оптимальной освещенностью. В результате получается стратифицированное распределение с максимумом вблизи поверхности. Если же фототаксис микроводорослей нарушен в результате, например, токсического антропогенного загрязнения, или же штормовые условия не позволяют клеткам водорослей удержаться на оптимальном горизонте, имеет место нестратифицированное распределение и неэффективное продуцирование.

Лекция 5. Понятие о статистическом спектральном анализе

Непрерывное горизонтальное зондирование флюоресцентного поля, кроме количественного уточнения статической характеристики - биомассы фитопланктона, также дает важную информацию о функционировании водных экосистем. Один из наиболее интересных результатов в этой области был получен при исследованиях оз. Байкал группой специалистов Лимнологического института СО РАН и сотрудников ИБФ СО РАН под руководством Л.А.Левина. Регистрация флюоресценции в поверхностном слое (2.5 м) и температуры воды производилась на трассах протяженностью в несколько десятков километров. Как установлено, основной причиной формирования и поддержания неоднородностей распределения поля флюоресценции (т.е., концентрации хлорофилла и биомассы фитопланктона) являются гидрофизические характеристики среды. Казалось бы, и неоднородности флюоресценции гидрофизических параметров должны совпадать во времени и пространстве. В действительности же, такие совпадения наблюдались только в продуктивных районах апвеллингов, резких поднятий дна и др. В олиготрофных районах "пятна" фитопланктона и гидрофизических параметров среды, как правило, разнесены в пространстве.

Для изучения вопросов возможной связанности пространственных неоднородностей поля флюоресценции и поля температуры (как основной характеристики гидрофизических параметров водных масс) был применен наиболее информативный и адекватный современный метод изучения рядов данных: ста-

статистический спектральный анализ, называемый также анализом спектров мощности.

Пусть у нас имеется ряд данных, временной или пространственный, когда значение какого-либо параметра, x , измеряется в течение длительного времени (например, многолетние данные об изменениях температуры воды) или на значительном пространстве (например, многокилометровая горизонтальная запись сигнала биолюминесценции или флюоресценции). Требование к ряду данных - его *длина*, т.е. в нем должно быть *порядка тысячи измерений* величины x . Второе условие для ряда данных состоит в том, что величина x меняется во времени t (или в пространстве), но не зависит от него. Таким образом, *ряд данных - это случайная, недетерминированная функция x независимой переменной t* . Случайный процесс может быть адекватно описан с помощью младших моментов распределения вероятностей: среднего значения, дисперсии, ковариационной функции и спектра мощности.

Только для чисто случайного ряда соседние величины независимы. В общем случае, они в той или иной степени скоррелированы между собой. То есть, если из ряда данных выбрать значения, стоящие через интервал u , они будут в некоторой степени связаны, эта связь описывается автоковариационной функцией:

$$C(u) = \frac{1}{N} \sum_{t=1}^{N-u} (x_t - \bar{x})(x_{t+u} - \bar{x}) \quad (1.2)$$

где N - число значений в ряду, \bar{x} - среднее значение ряда:

$$\bar{x} = \frac{1}{N} \sum_{t=1}^N x_t \quad (1.3)$$

Автоковариационная функция показывает, насколько упорядочены (скоррелированы) колебания с шагом (частотой) u и какова их мощность, т.е. вклад в общую дисперсию ряда. Очевидно, что при нулевом сдвиге, $u = 0$, автоковариационная функция представляет собой дисперсию ряда:

$$C(0) = \frac{1}{N} \sum_{t=1}^N (x_t - \bar{x})^2 \quad (1.4)$$

Предположим, что ряд состоит из смеси нескольких косинусоидальных волн с частотами f_i и амплитудами a_i (рис. 1-21а). Например, если непрерывно в течение нескольких лет записывать скорость фотосинтеза в экосистеме, выяснится, что временной ряд колебаний фотосинтеза будет характеризоваться двумя ведущими частотами (смесью двух волн): суточной, связанной с изменениями освещенности, и годовой, связанной с сезонами. В этом случае дисперсия определяется следующим образом:

$$C(0) = \sum_i \frac{1}{2} \cdot a_i^2 \quad (1.5)$$

То есть, дисперсия ряда $x(t)$ разлагается на компоненты со средней дисперсией, или мощностью $\frac{a_i^2}{2}$, соответствующие различным частотам (сдвигам) f_i . Спектр имеет два пика, соответствующих двум ведущим частотам ряда: более мощный низкочастотный пик и небольшой высокочастотный. Если мы не знаем, из смеси волн каких частот состоит исследуемый ряд, и есть ли в нем вообще ведущие (по мощности) частоты, его можно разложить на компоненты, интегрируемые по *непрерывной* области частот:

$$C(0) = \int_{-\infty}^{\infty} \Gamma(f) df \quad (1.6)$$

где $\Gamma(f)$ - спектр мощности случайного процесса, представляющий собой Фурье-преобразование автоковариационной функции. Если в исследуемом ряду есть упорядоченная составляющая (повторяющиеся колебания), то на спектре мощности на данной частоте (величине сдвига) образуется локальный максимум. Величина (мощность) локального максимума показывает вклад данной составляющей в общую дисперсию ряда. Очевидно, что применение спектрального анализа возможно только при получении данных в цифровой форме.

При спектральном анализе рядов данных непрерывной горизонтальной регистрации полей флюоресценции и температуры в олиготрофных районах Байкала было обнаружено, что на спектрах мощности как температуры, так и флюоресценции присутствуют характерные главные максимумы, λ_1 и λ_2 . Однако, эти максимумы флюоресценции температуры имеют разную длину волны (частоту). То есть "пятна" пониженной температуры имеют размеры порядка 5 км, а соответствующие им пятна скоплений фитопланктона - около 2 км. Кроме того, общий угол наклона спектра температуры характерен для "пассивной примеси", размываемой по законам турбулентной диффузии. Спектр флюоресценции, напротив, имеет меньший угол наклона, то есть пятно фитопланктона, в отличие от пассивной примеси, способно к активному самоподдержанию.

Результаты спектрального анализа имеют следующее надежное объяснение. За счет внутренних волн происходят энтузии более холодных глубинных вод к поверхности. Эти воды содержат высокие концентрации биогенных элементов, и в местах возникновения энтузий начинает развиваться фитопланктон. Затем происходит развитие сообщества за счет бактерио- и зоопланктона, и возникает экологический круговорот, способствующий самоподдержанию скопления планктона в течение 3-15 суток. Поскольку температурное "пятно" при этом размывается, его связь со скоплениями планктона не может быть обнару-

жена при точечных измерениях и простой статистической обработке. То есть, неоднородности поля флюоресценции необязательно коррелируют с регистрируемыми одновременно факторами среды, но содержат информацию о состоявшихся в прошлом гидрологических событиях. Это позволило авторам исследования употребить такое понятие как "память экосистемы" и начать попытки практического использования обнаруженного явления.

Подчеркнем, что лишь благодаря непрерывному зондированию биофизического поля и адекватному компьютерному анализу полученных данных удалось зарегистрировать и объяснить процесс, пространственно-временной масштаб которого (десятки километров и недели) выходит за рамки непосредственного человеческого восприятия. Именно биофизический "макроскоп" (зонд + компьютер) позволил "увидеть" явление экосистемного масштаба: возникновение энтропии, зарождение самоподдерживающегося сообщества планктона при одновременном размывании температурного пятна. Таким образом, результаты зондирования биофизических полей подтверждают одну из основополагающих идей В.И.Вернадского: природные экосистемы необходимо изучать в том пространственно-временном масштабе, в котором функционируют они, а не в том масштабе, в котором функционирует человек.

Лекция 6. Математическое моделирование: Статистические и динамические модели. Простейшая динамическая модель на примере хемостата

Наиболее эффективным инструментом изучения сложных систем является математическое моделирование. Математическая модель представляет собой *формализацию* знаний об объекте, т.е., запись его структуры и функции на математическом языке. В результате создаются широкие возможности для мысленных экспериментов с объектами с использованием разнообразных средств математики. Математическое моделирование в экологии зародилось достаточно давно, еще в начале 20-го века. Приблизительно к концу 60-х годов сформировалась особая область знаний - математическая экология, которую можно сравнить (если не по достижениям, то по роли, которую она призвана играть) с теоретической физикой. Мы остановимся на тех ее разделах, которые непосредственно связаны с другими составляющими экологической биофизики водных систем: аппаратными наблюдениями и экспериментами.

Существует довольно большое количество вариантов эколого-математических моделей, различающихся по ряду признаков. Однако, математические модели, предназначенные для прогноза состояния водных экосистем и оптимизации качества воды можно условно разделить на две основные группы: *статистические* и *динамические*.

Статистические модели основаны на *аппроксимации временных рядов*. Это означает, что если имеется достаточно длинный, около 10 лет и больше, ряд наблюдений за водоемом, включающий биотические и абиотические компоненты, между ними могут быть установлены *статистические зависимости*: корреляционные, регрессионные и др. Отсюда вытекает *первое ограничение применимости статистических моделей*: по существующим в математической статистике правилам, данные, полученные путем аппроксимации, *не могут быть экстраполированы*, т.е., перенесены на другую область значений, которая не включалась в регрессионный анализ. Поэтому с формальной точки зрения статистические модели не предназначены для прогноза состояния экосистемы на следующие годы. Более того, очевидно, что и пространственная экстраполяция статистической модели, т.е. перенос численных значений коэффициентов регрессионных уравнений, например, с оз. Байкал на оз. Виктория, является абсолютно бессмысленным.

Поскольку с развитием вычислительной техники и методов мультивариантной статистики создание статистических моделей существенно упростилось, они получили достаточно широкое распространение. Предполагается, что когда в распоряжении гидробиологов окажутся достаточно длинные (пригодные для мультивариантной статистической обработки) временные ряды по тому или иному водоему, это приведет к успеху в моделировании и прогнозировании состояния водной экосистемы.

Однако, в наземной экологии уже имеется относительно большой опыт анализа весьма длинных временных рядов. Специальный раздел экологической науки - дендрохронология, имеет дело с анализом радиального клеточного роста клеток ксилемы (древесины) в годичных кольцах деревьев. При этом обрабатываются ряды длиной в сто и более лет, которых в гидробиологии пока не существует в связи с отсутствием данных наблюдений, и на получении которых основаны ожидания сторонников статистических моделей. Некоторые важные закономерности, связанные с дендрохронологическим анализом установлены академиком Е.А.Вагановым с сотрудниками. Определено *второе ограничение применимости статистических моделей*: *если в течение вегетационного сезона происходит смена лимитирующего фактора, то корреляция роста с параметрами среды отсутствует*. То есть, имея даже весьма длинный временной ряд, пригодный для обработки любыми методами мультивариантной статистики, в общем случае невозможно определить из него основные механизмы влияния абиотических факторов на биоту.

Напротив, модель, основанная на зависимости скорости роста клеток от главных лимитирующих факторов (температуры, влажности), которые измеряются в специальных экспериментах, не связанных с анализом временных рядов,

весьма надежно описывает прирост древесины для любых вариантов погодных условий (холодная или теплая весна, засуха в начале или середине лета, и т.д.). Сходные закономерности обнаружены Е.А.Вагановым и при анализе слоистых структур (годовых колец) чешуи рыб. Более того, подобные модели предсказывают рост одних и тех же видов деревьев *в любом географическом местопребывании*, поскольку физиологические закономерности клеточного роста у одного вида достаточно стабильны. Этот тип моделей, существенно отличающийся от статистических, называется динамическим.

Между тем, при определенных условиях применение статистических моделей является обоснованным и успешным. Во-первых, они могут эффективно использоваться на начальном этапе изучения экосистем, для анализа первичных наблюдений и выдвижения гипотез. Во-вторых, если на изученном водоеме сохраняются неизменными внешние условия, или остается постоянной траектория и скорость изменений (такое состояние системы обозначается термином "гомеорезис"), статистическая модель может быть использована для прогноза.

Итак, статистические модели могут успешно применяться для конкретных водоемов при неизменных или гомеорезисных внешних условиях. *Динамические модели основаны на характеристиках, полученных в независимых от анализа рядов наблюдений экспериментах и являющихся универсальными биологическими (химическими, физическими) закономерностями.* Такие модели, в отличие от статистических, в принципе могут предсказать *никогда не наблюдавшуюся ранее ситуацию*. Понятно, что прогностическая сила и гносеологическая ценность динамических моделей во многих случаях существенно выше, чем статистических. Поэтому мы будем рассматривать именно динамические модели.

Эколого-математические модели могут быть классифицированы и по принципам их пространственной организации. Существуют две разновидности моделей: *непрерывные* и *камерные (точечные)*. Непрерывные модели чаще всего создаются для речных систем (водотоков). В этих моделях учитывается непрерывное изменение концентраций веществ и организмов в пространстве. Для водоемов обычно строятся камерные модели. При этом изучаемый водоем разбивается на ряд камер, в каждой камере концентрация веществ и организмов полагается распределенной равномерно (одинаковой в каждой точке). Для каждой камеры записывается своя система *точечных* уравнений. У камерных (точечных) моделей нет очевидных преимуществ перед непрерывными. Однако, чаще применяются именно камерные модели. Во-первых, это связано с тем, что в гидробиологии также принято сходное описание водоема по отдельным точкам (станциям). Во-вторых, камерная модель, если это необходимо, может быть сколь угодно подробной и приближаться к непрерывной модели.

Лекция 7. Основные понятия: вектор состояния, параметры, константы. Уравнение роста в динамической модели

Рассмотрим точечную динамическую модель простейшей живой надорганизменной системы: проточного культиватора микроорганизмов. Подобные модели имеют строгое экспериментальное подтверждение в системах непрерывного культивирования и успешно применяются для прогноза и управления свойствами микроорганизмов и культуральной среды.

Пусть в культиваторе существует один вид микроорганизмов с биомассой x ($\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$). В культиватор объемом V (л) поступает питательная среда со скоростью протока F ($\text{л}\cdot\text{ч}^{-1}$). С такой же скоростью среда вытекает из культиватора. Для дальнейших расчетов удобно пользоваться удельной скоростью протока

$$D = \frac{V}{F} \text{ (ч}^{-1}\text{)}.$$

Концентрацию питательного субстрата в поступающей в культиватор среде обозначим S^0 ($\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$). В результате питания микроорганизмов в культиваторе устанавливается некоторая фоновая концентрация питательного субстрата, S ($\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$). Перед нами стоит задача дать прогноз состояния этой простейшей экологической системы. Микроорганизмы и субстрат распределены в культиваторе равномерно, это дает основания построить точечную модель.

Система характеризуется двумя величинами: биомассой x и концентрацией субстрата S , которые связаны между собой определенным образом и изменяются со временем. Под состоянием системы в момент времени t следует понимать значения x и S в момент времени t . Формализованное состояние системы описывается *вектором состояния* $\bar{Q} = \{x, S\}$. Величины x и S являются *компонентами вектора состояния*, т.е., *зависимыми переменными*, значения которых определяются *происходящими в системе процессами*.

Динамическая точечная модель, рассчитывающая изменения состояния рассматриваемой системы во времени представляет собой систему из двух дифференциальных уравнений, левые части которых содержат производные

компонент вектора состояния по времени: $\frac{dx}{dt}$ и $\frac{dS}{dt}$:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \mu(S) \cdot x - D \cdot x \\ \frac{dS}{dt} = D \cdot (S^0 - S) - \mu(S) \cdot \frac{x}{y} \end{cases} \quad (2.1)$$

То есть, изменения биомассы микроорганизмов происходят в результате их роста, $\mu(S) \cdot x$, где $\mu(S)$ - удельная скорость роста (ч^{-1}), и оттока из культиватора, $-D \cdot x$ (рис. 2-1). Изменения фоновой концентрации субстрата происходят в результате их притока DS^0 , оттока $-DS$, и потребления микроорганизмами $\mu(S) \cdot \frac{x}{y}$, где y - коэффициент урожайности ($\text{мг} \cdot \text{мг}^{-1}$), представляющий соотношение между приростом биомассы и количеством потребленного при этом субстрата.

Кроме компонент, важным элементом рассматриваемой модели являются параметры. *Параметры - это внешние по отношению к системе переменные, которые воздействуют на компоненты вектора состояния, но не зависят от них.* В модели культиватора параметрами являются скорость протока, D , и входная концентрация субстрата, S^0 . Параметры управляют состоянием системы, но сами изменяются по каким-то внешним по отношению к системе законам. При управляемом культивировании параметры задаются экспериментатором.

Следующий важным элементом модели являются константы. *Константы количественно характеризуют взаимодействие между компонентами и влияние параметров.* В модели 2.1 записана биологическая константа - коэффициент урожайности, y . Он характеризует эффективность использования потребляемой пищи на рост организмов. Уравнения роста, $\mu(S)$, также содержат те или иные константы. В экологической биофизике для описания роста планктонных организмов (бактерий, водорослей, мелких беспозвоночных) чаще всего используется уравнение Михаэлиса-Ментен, выведенное в 1913 г. для описания ферментативной кинетики:

$$\mu(S) = \mu_{\max} \frac{S}{K_S + S} \quad (2.2)$$

где μ_{\max} - максимальная удельная скорость роста (ч^{-1}), K_S - константа полунасыщения (константа Михаэлиса, $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$). Все константы, используемые в рассматриваемой модели (y , μ_{\max} , K_S) являются специфическими биологическими характеристиками данного вида, питающегося определенным веществом (живым веществом). Они количественно выражают интегральную скорость биохимических реакций, которая заложена в генотипе организмов. Эти биологические (биохимические) константы, с учетом температурных и др. поправок, могут быть использованы в моделях любого водоема, в котором обитают данные виды. Численные значения констант определяются в специальных лабораторных экспериментах (о них пойдет речь в следующих разделах). Именно спо-

соб определения значений констант отличает динамические модели от статистических.

Теперь, описав основные элементы динамической точечной модели, в строгой форме дадим определение прогноза как цели эколого-математического моделирования: *прогноз - это расчет вектора состояния в зависимости от изменения внешних параметров*. Вторая цель математического моделирования - оптимизация состояния экосистемы (качества воды), тесно связана с прогнозом. В процессе оптимизации на модели подбираются такие значения *управляемых* параметров, которые дают желаемый вектор состояния. Но прежде чем перейти рассмотрению проблем, возникающих при построении прогнозных и оптимизационных моделей природных водоемов, следует рассмотреть еще одну особенность применения математических моделей, связанную с возможностью получения экологических знаний до проведения конкретных инструментальных и экспериментальных измерений на реальных экосистемах.

Математическая модель как инструмент выдвижения и логической проверки гипотез. Математическая экология часто имеет дело с абстрактными моделями, на которых производятся теоретические исследования, т.е., с помощью математического аппарата ставятся мысленные эксперименты. Существует большое число всевозможных разновидностей абстрактных моделей. Все они базируются на фундаментальных законах, таких как, например, закон сохранения вещества и энергии. Эти модели не предназначены для прогноза состояния каких-либо конкретных экосистем. Они рассматривают общие свойства, характерные для всех надорганизменных систем, являющиеся логическим следствием фундаментальных законов. Поэтому, как правило, абстрактные модели не содержат численных значений констант. Более того, сами константы, используемые в таких моделях, являются чисто умозрительными и не предназначены для последующего экспериментального определения.

Остановимся на одной из групп абстрактных эколого-математических моделей. Эти модели, созданные и исследованные Н.С.Абросовым с соавторами, имеют существенное преимущество: обладая всеми свойствами абстрактных моделей, они содержат экспериментально измеряемые коэффициенты. Поэтому теория сосуществования и видовой регуляции сообществ, развитая Н.С.Абросовым на базе этих моделей, доступна для непосредственной экспериментальной проверки, и ее элементы могут быть использованы в некоторых динамических прогностических моделях.

Кроме общих законов сохранения, базовыми принципами для рассматриваемой группы моделей является закон минимума Либиха и толерантности Шелфорда, а также принцип конкурентного исключения Гаузе. В расширенной

форме принцип Гаузе означает, что число видов (m) в экосистеме не может быть больше числа лимитирующих рост факторов (n):

$$m \leq n \quad (2.3)$$

Обычно под n понимается число питательных ресурсов (субстратов). Этот принцип является универсальным экологическим законом. Именно абстрактные математические модели позволили выявить и проанализировать возможные варианты взаимодействий любого числа видов и ресурсов.

Система уравнений типа 2.1, включающая уравнения роста 2.2 не имеет аналитического решения, что не позволяет исследовать их алгебраическими методами. Поэтому при создании теории сосуществования и видовой регуляции была использована кусочно-линейная аппроксимация зависимости скорости роста от концентрации субстрата (рис. 2.3):

$$\mu(S) = \min \{ \mu_{\max}, \beta \cdot S \} \quad (2.4)$$

Коэффициент β , равный тангенсу угла наклона прямой к оси абсцисс, получил наименование коэффициента приспособленности. Данный коэффициент имеет четкий биологический смысл: он отражает скорость и эффективность потребления субстрата на рост. Значения β может быть измерено экспериментально. Если в экосистеме имеется n питательных ресурсов, потребляемых видом i , то данный вид будет характеризоваться вектором приспособленности, включающим коэффициенты приспособленности вида к каждому из ресурсов:

$$\bar{B}_i = \{ \beta_{i1}, \beta_{i2}, \dots, \beta_{in} \} \quad (2.5)$$

Необходимо отметить, что в экологической биофизике важнейшей экспериментальной и теоретической характеристикой вида в экосистеме являются его кинетические биохимические свойства: скорость и эффективность потребления вещества и создания собственной биомассы. Это в полной мере соответствует понятию живого вещества, выдвинутого В.И.Вернадским. Вид в экологической биофизике представляет собой группу особей, имеющих одинаковые кинетические характеристики взаимодействия с веществом экосистемы. Поскольку кинетические характеристики вида (y , K_S , μ_{\max} или β) обусловлены генетически, то данный подход не противоречит биологическому определению вида и дуализму особи, обсуждавшемуся выше. Таким образом, понятие особи (вида) в экологической биофизике имеет строгое количественное обоснование и соответствующую формализацию.

Если экосистема содержит m видов, сообщество характеризуется матрицей приспособленности:

$$\mathbf{B} = \begin{vmatrix} \beta_{11} & \beta_{12} & \dots & \beta_{1n} \\ \beta_{21} & \beta_{22} & \dots & \beta_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \beta_{m1} & \beta_{m2} & \dots & \beta_{mn} \end{vmatrix} \quad (2.6)$$

Строки матрицы представляют вектора приспособленности. Путем математических операций с матрицами приспособленности были найдены основные критерии устойчивого сосуществования сообщества: например, при $m = n$ необходимо, чтобы минимальные элементы каждого столбца матрицы 2.6 принадлежали к различным строкам. Биологически это означает, что каждый вид должен иметь преимущества перед остальными по скорости потребления хотя бы одного субстрата. То есть если, например, в экосистеме имеются два вида и два ресурса питания, то в случае, если первый вид выигрывает у второго в приспособленности к обоим ресурсам ($\beta_{11} > \beta_{21}$ и $\beta_{12} > \beta_{22}$), то первый вид вытеснит второй, хотя, казалось бы, согласно принципу конкурентного исключения они могли бы сосуществовать (два вида - два ресурса). Таким образом, теоретически было определено, как реализуется принцип Гаузе в многовидовой экосистеме.

Приведенные выше рассуждения в основном касались организмов одного трофического уровня. В реальных экосистемах дополнительным лимитирующим фактором, определяющим формирования сообщества являются взаимоотношения "хищник-жертва". В этом случае несколько видов жертв могут устойчиво сосуществовать на одном субстрате, но при условии, что более конкурентоспособная в отношении питательного ресурса жертва сильнее ограничивается (предпочитается) хищником. При этом в устойчивом стационарном состоянии численность менее конкурентоспособной жертвы оказывается выше.

Таким образом, математические модели, как теоретический инструмент, позволяют переходить от анализа простых лабораторных экосистем с ограниченным числом видов и элементов питания к многовидовым природным экосистемам (m видов, n ресурсов) и получать в общем виде ответы на многие вопросы. Выводы, полученные на абстрактных математических моделях являются *гипотезами*. Однако, они выгодно отличаются от интуитивно выдвигаемых гипотез 1) строгой логикой построения, 2) исчерпывающим перебором и проверкой всех возможных вариантов в рамках заданных условий, 3) нетривиальностью выводов. Основная характеристика экосистемы в рассматриваемых моделях Н.С.Абросова с соавторами формализована в виде матрицы приспособленности (2.6), элементы которой являются измеряемыми величинами. Поэтому результаты теоретического анализа, т.е., выдвигаемые гипотезы, могут быть проверены экспериментально.

Лекция 8. Формальная теория сосуществования и регуляции видового состава сообщества. Принцип аутостабилизации и теорема об экологическом квантовании, их значение для поиска лимитирующих рост факторов в природных водоемах

Одной из ключевых задач при исследовании функционирования природных экосистем является поиск лимитирующих факторов. С этой целью в гидро-биологии по данным полевых наблюдений часто осуществляется поиск корреляции между биомассой организмов и концентрациями предполагаемых лимитирующих ресурсов. Например, вычисляется коэффициент корреляции между биомассой фитопланктона и концентрацией биогенных элементов, биомассой бактерий и концентрацией органического вещества, биомассой зоо- и фитопланктона. Если обнаруживается положительная корреляция, считается, что именно этот ресурс лимитирует рост данной группы организмов. Теоретические исследования на математических моделях позволили пересмотреть этот, казалось бы, логичный подход к поиску *плотностнозависимых* лимитирующих рост факторов.

В модели 2.1. организмы питаются поступающим в систему веществом, которое и является лимитирующим фактором. В результате в экосистеме (культураторе) устанавливается некоторая фоновая концентрация вещества S и фоновая биомасса x . Именно фоновые концентрации и биомассы регистрируются при полевых наблюдениях. Рассмотрим, как связаны друг с другом S и x в стационарном состоянии, т.е., при $\frac{dx}{dt} = 0$ и $\frac{dS}{dt} = 0$ система 2.1 принимает следующий вид:

$$\begin{cases} D \cdot x = \mu(S) \cdot x \\ \mu(S) \cdot \frac{x}{y} = D \cdot (S^0 - S) \end{cases} \quad (2.7)$$

Поскольку в стационарном состоянии удельная скорость роста равна удельной скорости протока, $\mu(S) = D$, то решая второе уравнение системы 2.7 относительно x , получаем:

$$\begin{aligned} \frac{x}{y} &= S^0 - S, \\ x &= y \cdot (S^0 - S) \end{aligned} \quad (2.8)$$

Теперь подставим в равенство $\mu(S) = D$ выражение для удельной скорости роста из уравнения 2.2:

$$\mu_{\max} \frac{S}{K_S + S} = D \quad (2.9)$$

Решим получившееся уравнение 2.9 относительно S :

$$\mu_{\max} \cdot S = D \cdot (K_S + S),$$

$$\mu_{\max} \cdot S - D \cdot S = D \cdot K_S,$$

$$S = \frac{D \cdot K_S}{\mu_{\max} - D} \quad (2.10)$$

Итак, согласно 2.8, в стационарном состоянии фоновая биомасса, x , зависит от коэффициента урожайности и разности между входной и фоновой концентрацией питательного вещества. При этом, согласно 2.10, фоновая концентрация вещества, S , зависит от кинетических характеристик вида организма (K_S , μ_{\max}), который его потребляет, и удельной скорости потока. Следовательно, величины фоновой концентрации S и биомассы x прямо не связаны между собой и *корреляция между ними отсутствует*.

Зависимость стационарных значений S и x от входной концентрации, S^0 , при постоянной скорости потока показана на рис. 2-4. В зоне *I* рост организма лимитируется питательным веществом, и при увеличении входной концентрации S^0 биомасса x растет линейно, тогда как фоновая концентрация S не меняется, вследствие отрицательной обратной связи с биомассой она *аутостабилизирована* на одном уровне, S_a .

Согласно 2.10, величина S_a зависит от кинетических характеристик вида организмов. Очевидно, что корреляции между величинами S и x нет. В зоне *II* (рис. 2-4) произошла смена лимитирующего фактора и увеличение входного потока вещества S^0 в систему уже не вызывает увеличения биомассы, но, естественно, приводит к линейному росту фоновой концентрации S . Очевидно, что и в этом случае не наблюдается корреляции между S и x . Отсюда вытекает *принцип аутостабилизации: фоновая концентрация лимитирующего рост фактора всегда находится на одном и том же уровне, зависящем только от кинетических характеристик организмов*. Уровень биомассы организмов в экосистеме определяется входным потоком вещества (при круговороте - массой вещества внутри экосистемы).

Принцип аутостабилизации был открыт, сформулирован и обоснован теоретически и экспериментально А.Г.Дегерменджи и Н.С.Печуркиным. Он относится также к биомассам хищника и жертвы и вообще ко всем плотностнозависимым контролирующим рост факторам, например, к рН среды. Прямая корреляция ($x \leftrightarrow S$) отсутствует как в системах идеального перемешивания (культуры, водоемы с интенсивным перемешиванием), так и в системах идеального

вытеснения (река), т.е., в обоих крайних случаях. Приведем пример аутостабилизации в водных экосистемах: известно, что в водохранилищах в период "цветения" - интенсивного нарастания биомассы сине-зеленых водорослей, фоновые концентрации минерального фосфора находятся на очень низком уровне, близком к аналитическому нулю и фактически не меняются.

На основе принципа аутостабилизации разработан метод поиска плотностнозависимых лимитирующих рост факторов в сложных природных экосистемах с любым числом видов и субстратов. Метод основан на слежении за входными потоками и фоновыми концентрациями веществ в экосистеме и определении коэффициента чувствительности, равного отношению изменения стационарной фоновой концентраций i -того вещества в экосистеме к изменению его входной концентрации:

$$K_i = \frac{\partial S_i}{\partial S_i^0} \quad (2.11)$$

При строгом лимите $K_i = 0$, т.е. имеет фоновая концентрация, S_i , строго аутостабилизирована и вообще не изменяется при увеличении входных концентраций S_i^0 . При полном отсутствии лимита $K_i = 1$, т.е. фоновая концентрация возрастает пропорционально увеличению входного потока. Однако, в природных экосистемах, включающих большое число видов и лимитирующих факторов, строгая аутостабилизация наблюдается редко, и фоновые концентрации лимитирующих факторов зависят от входных концентраций. В этих случаях значения коэффициента чувствительности лежат в интервале от нуля до единицы: $0 \leq K_i \leq 1$.

Несмотря на то, что большинство значений коэффициентов чувствительности в экосистеме представлены дробными числами, сумма K_i всех плотностнозависимых факторов имеет строго определенное значение. В.А.Адамовичем была доказана следующая теорема:

$$\sum_{i=1}^n K_i = n - m \quad (2.12)$$

где m - число видов, n - число лимитирующих рост плотностнозависимых факторов (ресурсов питания). То есть, *сумма коэффициентов чувствительности для экосистемы всегда есть целое число, равное разности числа лимитирующих факторов и числа сосуществующих популяций*. Или, в другой формулировке, *суммарная изменчивость по всем лимитирующим факторам в точности равна целому числу*.

Теорема Адамовича, или *принцип экологического квантования* является мощным теоретическим основанием, следствия которого ясны еще далеко не

полностью. Однако, уже сейчас он позволяет: 1) оценивать степень полноты знания о числе лимитирующих факторов, определяющих существование исследуемого сообщества; 2) при точном знании числа лимитирующих факторов можно вычислить число сосуществующих популяций, что особенно важно при исследовании морфологически трудно отличимых организмов, например, бактериопланктона; 3) на основании этой теоремы представляется возможным создание специальной автоматизированной системы - "лимитометра" для автоматического поиска лимитирующих веществ. "Лимитометр" особенно перспективен для применения именно в природных экосистемах, т.к. позволяет выявлять лимитирующие факторы при случайных нескоррелированных изменениях входных потоков по всем веществам.

Таким образом, теоретические исследования, выполненные на базе динамических моделей, привели к открытию принципа аутостабилизации, который позволил разработать новую методологию поиска лимитирующих факторов в природных экосистемах. В практику исследований был введен новый экспериментально измеряемый показатель - коэффициент чувствительности. Была изменена интерпретация корреляций между биомассами видов и концентрациями ресурсов питания, регистрируемая при полевых наблюдениях. Очевидно, что подобное взаимодействие теории, лабораторных экспериментов и полевых наблюдений является наиболее продуктивным и перспективным для создания эколого-математических моделей качества воды. Тем не менее, как уже отмечалось, сама математическая модель является *формализацией биологических (экологических) знаний*.

Лекция 9. Формализация понятия "качество воды" в динамических моделях. Выбор вектора состояния. Определение констант. Измерение фоновых концентраций для верификации модели

Состояние водной экосистемы определяется динамикой качества воды. Состояние экосистемы (качество воды) в момент времени t представляет собой координаты точки в многомерном пространстве признаков, или вектор состояния $\bar{Q} = \{q_1, q_2, \dots, q_n\}$, где q_i - компонента вектора состояния, т.е., отдельная измеряемая биологическая, химическая и физическая характеристика водной экосистемы. Качество воды интересует нас не само по себе, а постольку, поскольку от него зависят следующие прогнозируемые нами утилитарные элементы, \bar{U}_i , являющиеся конечной целью прогноза: 1) функционирование данной экосистемы как составной части биосферы (у каждой экосистемы есть специфическая планетарная роль, и человечество с целью самосохранения должно поддерживать экосистемы в "рабочем" состоянии); 2) здоровье населения; 3) эко-

номика; 4) динамика ценных (опасных) веществ; 5) динамика популяций (хозяйственно полезных или вредных, особо охраняемых и т.д.). Ясно, что эти элементы взаимосвязаны, но в принципе, каждый из них может являться конечной целью прогноза, и для каждого может устанавливаться отдельная зависимость от качества воды $\bar{U}_i = f_i(\bar{Q})$. Взаимодействие элементов между собой - задача другого уровня, не сводимая только к состоянию водных экосистем, поэтому мы не будем его рассматривать в рамках данного курса. Важно подчеркнуть, что *прогноз и оптимизация качества воды должны вестись в терминах элементов конечной цели.*

В настоящее время в гидробиологической литературе нет единого мнения по поводу формулировки определения "качество воды". Предполагается, что существует "техническое" (утилитарное) и "экологическое" (объективное) описание качества воды. Однако, многие авторы признают относительность и субъективность любого описания.

Утилитарное ("техническое") определение качества воды зависит от цели, с которой дается прогноз. Например, при засорении решеток водозаборных сооружений "цветущими" водорослями, качество воды с точки зрения потребителя (заказчика прогноза) будет характеризоваться только одной компонентой - численностью "цветущего" вида водорослей. Конечной целью в данном случае является прогноз и оптимизация пространственно-временной динамики одной компоненты. Назовем ее *необходимой компонентой* вектора состояния. Остальные компоненты с точки зрения конечной цели прогноза являются избыточными. Тем не менее, совершенно очевидно, что для расчета и прогноза необходимо знать и уметь предсказывать все параметры и компоненты, влияющие на динамику данного вида водорослей: освещенность, концентрацию биогенных элементов, численность конкурентов и альгофагов, и т.д. Причем включение этих дополнительных компонент в вектор состояния (в определение качества воды) вызвано не утилитарными и субъективными соображениями, а объективно существующими связями, явлениями, законами природы. Назовем их *достаточными компонентами* вектора состояния.

Таким образом, *формализацией качества воды является вектор состояния, содержащий две части (две группы компонент): необходимую и достаточную.* Выбор необходимых компонент вектора состояния субъективен и производится "техническими" специалистами - заказчиками прогноза. Выбор достаточных компонент объективен и производится специалистами-гидробиологами.

Поскольку необходимые компоненты определяются конечной целью прогноза, основной проблемой является выбор достаточных компонент. Понятно, что в экосистеме все компоненты взаимосвязаны между собой, и с формальной

точки зрения идеальная достаточная часть вектора состояния должна включать все компоненты. Но практически это неосуществимо. Во-первых, не все компоненты могут быть измерены. Например реально очень трудно определить все виды микроорганизмов и химических веществ, содержащиеся в воде. Во-вторых, как отмечалось выше, дифференциальные уравнения, из которых состоит динамическая модель, не имеют аналитического решения, и решаются численными методами, при которых неизбежно возникает ошибка интегрирования. Поэтому при увеличении числа компонент (уравнений модели) возрастает ошибка интегрирования и, соответственно, ошибка прогноза. Кроме того, возрастает время счета, которое вполне может превысить прогнозируемый период.

Необходимо опираться на целостную систему представлений об экосистеме водоема, т.е., на весь фундамент гидробиологических знаний. Тем не менее, имеются основания и для алгоритмизации выбора достаточной части вектора.

Прежде всего основанием для выбора компонент является знание лимитирующих факторов. Как отмечалось выше, система их поиска может быть автоматизирована. Кроме этого, основанием выделения каких-либо видов организмов или же, напротив, агрегации их в одну компоненту должно являться *знание их кинетических характеристик*. Если значения кинетических характеристик близких видов, например, зоопланктона (y , K_S , μ_{\max}), отличаются не более чем на ошибку измерения, их можно сгруппировать в модели в одну компоненту, и это не повлияет на результаты расчетов, т.е., никак не отразится на динамике необходимых компонент вектора состояния.

Определение концентраций химических веществ и биомассы гидробионтов в избранных точках водоема (станциях) является одним из самых распространенных и трудоемких способов получения экологической информации. Эти измерения дают представления о реальных значениях вектора состояния \bar{Q} в момент времени t . По ним производится *верификация модели*, т.е., *сравнение расчетных величин с реальными*.

Рассмотрим вопрос, насколько система измерений фоновых концентраций, принятая в гидробиологии, соответствует задачам верификации динамических камерных моделей. Как уже отмечалось, при создании подобных моделей водоем разбивается на ряд камер, в каждой из которых распределение фоновых концентраций компонент представляется равномерным. Расчеты для каждой камеры производятся по точечной модели, а между камерами устанавливаются соответствующие потоки (2.13). Очевидно, что компоненты в камерах распределены неравномерно. Однако, модельное представление о количестве компоненты в камере (т.е., произведение "точечной" концентрации на объем камеры) будет верным в том случае, если оно совпадает с реальным количеством этой

компоненты. Очевидно, что понятие "точечности" математической модели является условным, и на самом деле в расчетах должны использоваться не концентрации в произвольной точки пространства, а *средние концентрации в камере*.

В то же время точечность взятия гидробиологических проб имеет вполне реальный физический смысл. Однако, мы еще раз подчеркнем низкую пространственно-временную репрезентативность стандартной системы сбора проб на точечных станциях как вероятный источник ошибок при верификации эколого-математических моделей. Например, средняя концентрация хлорофилла в камере I составляет около $7.7 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$. Если же определять концентрацию по точечной станции, то с вероятностью примерно 50% она будет либо около $6 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$, либо более $9 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$. Даже если мы создадим идеальную модель, при ее верификации возникнут ошибочные представления о неточности расчетов. Из приведенного примера ясно, что *для верификации точечных (камерных) эколого-математических моделей качества воды нужны натурные данные о непрерывном распределении фоновых значений компонент*.

Итак, для создания точечной динамической эколого-математической модели качества воды природного водоема следует: 1) иметь необходимую часть вектора состояния; 2) определить достаточную часть вектора состояния опираясь на знания лимитирующих факторов; 3) экспериментально измерить кинетические характеристики роста организмов и трансформации веществ; 4) иметь надежные пространственно-временные ряды фоновых концентраций для верификации модели. Одной из ключевых и наиболее сложных экспериментальных задач является измерение кинетических характеристик. Для этих измерений в той или иной степени используются экспериментальные устройства, включающие биотические и абиотические компоненты, т.е., являющиеся физическими моделями надорганизменных систем.

Лекция 10. "Распадные" модели динамики загрязняющих веществ, коэффициенты самоочищения. Некоторые проблемы гидробиологии, связанные с эколого-математическим моделированием качества воды

Динамическая модель представляет собой систему простых дифференциальных уравнений типа

$$\frac{dx_{ij}}{dt} = -k_{ij}x_{ij}(t) + E_{ij} - D_{ij} \quad (2.13)$$

где $x_{ij}(t)$ - значение (фоновая концентрация) i -той компоненты в воде j -той камеры в момент времени t , E_{ij} - поступление данной компоненты в камеру j из

соседних камер (в модели 2.1 это DS^0), G_{ij} - отток компоненты из камеры (в 2.1 это DS и Dx), k_{ij} - удельная скорость трансформации компоненты внутри камеры (в 2.1 это $\mu(S)$). Причем

$$\begin{cases} k_i = f_i(\bar{P}, \bar{C}, \bar{B}) \\ E_i = \phi_i(\bar{P}, \bar{C}, \bar{B}) \\ G_i = \varphi_i(\bar{P}, \bar{C}, \bar{B}) \end{cases} \quad (2.14)$$

то есть, эти величины являются функциями от физических, химических и биологических составляющих вектора состояния и через их изменения параметры управляют величиной $x_{ij}(t)$. Конкретный вид функций 2.14 зависит от выбора уравнений.

Уравнения типа 2.1. хорошо работают, когда химический состав водных экосистем представлен общим органическим веществом, биогенными элементами, кислородом. Поскольку эти субстраты являются общими для всей биоты, имеется возможность биотическую часть экосистемы описывать агрегированными компонентами: бактериопланктон, фитопланктон и т.д., вычлняя из общей массы один-два доминирующих вида или группы, например, "цветущий" вид сине-зеленых водорослей.

Однако, если объектом моделирования является не общее органическое вещество, а какой-либо специфический поллютант, например фенол, использование уравнений типа 2.1 сопряжено с большими трудностями. Фенолразрушающие микроорганизмы (в основном - бактерии р. *Pseudomonas*) составляют ничтожно малую часть бактериопланктона, но испытывают на себе влияние всей экосистемы. Выделение их в отдельную компоненту повлечет за собой необходимость дезагрегации всех биотических и абиотических компонент, то есть придется описать виды, конкурирующие с фенолразрушающими бактериями за биогенные элементы, виды, питающиеся этими бактериями, а у этих групп в свою очередь имеются потребители и конкуренты, и т.д. Подобная дезагрегация практически неосуществима из-за ограничений на увеличение числа уравнений в модели, и из-за невозможности обеспечения натурной информацией. Поэтому в моделях качества природных вод трансформация специфических поллютантов обычно описывается уравнением реакции первого порядка:

$$\frac{dx_{ij}}{dt} = -k_{ij} \cdot x_{ij} \quad (2.15)$$

или в интегральной форме:

$$x_{ij}(t) = x_{ij}(0) \cdot e^{(-k_{ij} \cdot t)} \quad (2.16)$$

где $x_{ij}(t)$ - концентрация i -того загрязнителя в j -той экосистеме в момент времени t , k_{ij} - удельная скорость распада поллютанта, которую часто называют также константой распада или коэффициентом самоочищения. Уравнения типа 2.16 называются *распадными моделями*.

Константы представляют собой численные значения кинетических характеристик взаимодействия организмов с элементами питания и другими компонентами и параметрами. В уравнениях типа 2.1 это максимальная удельная скорость роста, μ_{\max} , константа полунасыщения, K_S , и урожайность, y . Они являются биологическими (видовыми) свойствами организмов и определяются в специальных экспериментах. В то же время бактериопланктон в приведенном примере (и практически во всех моделях природных водоемов), представлен агрегированной компонентой, также как и его питательный субстрат. Это связано с существующими в настоящее время трудностями идентификации видовой принадлежности бактерий. Данное обстоятельство существенно снижает прогностическую ценность динамических моделей. Однако, быстрое развитие методов молекулярной генетики применительно к водной микробиологии позволяет надеяться, что в недалеком будущем эта техническая трудность будет преодолена.

Перенесение биологических констант, измеренных в эксперименте, на процессы, происходящие в природных экосистемах, требует большой осторожности. У живых организмов в ходе эволюции выработались приспособления различного уровня (биохимические, физиологические, морфологические, поведенческие, популяционные), позволяющие устойчиво осуществлять функции захвата энергии и собственного размножения в независимо меняющихся условиях внешней среды. То есть, в природных экосистемах изменение параметров в некоторых пределах может и не сопровождаться изменением скорости биологических процессов. Способность живых организмов к *саморегуляции*, т.е., *устойчивому функционированию в независимо меняющихся условиях среды*, обязательно должно быть учтено при моделировании и экспериментальном определении констант, отражающих связи организмов с параметрами. Поэтому, *если в экосистеме максимальное значение параметра (плотностнонезависимого фактора) не совпадает с его оптимальным значением для организмов, вероятно наличие эффекта саморегуляции по данному параметру*.

Несмотря на необходимость соответствующих поправок на саморегуляцию при применении видовых констант в моделях природных экосистем, они остаются постоянными, генетически присущими свойствами данного вида организмов в любых условиях среды. Иначе обстоит дело с коэффициентами в распадных моделях. Почти во всех распадных моделях величина удельной скорости распада (коэффициента самоочищения), k , для одного водоема или водо-

тока принимается в виде константы и зависит только от температуры воды. Однако, биodeградация (распад) поллютанта - интегральное свойство водных экосистем, и удельная скорость распада зависит от всей совокупности происходящих в них процессов. То есть, удельная скорость распада (биodeградации), k , является *интегральной кинетической характеристикой* водной экосистемы. Очевидно, что в различных водных экосистемах могут наблюдаться различные удельные скорости распада. Литературные значения удельных скоростей сильно варьируют. Например, k (сут.⁻¹) для фенолов составляют от 0.0043 до 21.8, для нефтепродуктов - от 0.002 до 24.1, для синтетических поверхностно-активных веществ (СПАВ) - от 0.0023 до 2.0.

Следовательно, хотя в уравнениях типа 2.16 формально нет места экосистеме, для создания основанных на этих уравнениях "распадных" моделей качества воды необходимо иметь значение k , измеренное отдельно для каждой моделируемой экосистемы. В связи с моделированием распада поллютантов и определением численных значений k , имеется следующая гипотеза: *во времени и пространстве существует конечное число дискретных типов экосистем, каждому из которых соответствуют конкретные специфические значения интегральных кинетических характеристик*. При этом тип экосистемы должен идентифицироваться по некоторым интегральным структурным признакам. Здесь можно провести некоторую гносеологическую аналогию с определением кинетических характеристик видов организмов. Известно, что каждому виду организмов соответствуют определенные значения таких констант, как максимальная удельная скорость роста организма на данном веществе μ_{\max} , константа полунасыщения K_S и коэффициент урожайности y .

Видоспецифичность этих значений устанавливалась в многочисленных экспериментах. В результате, идентифицировав в какой-либо экосистеме вид по таксономическим показателям, можно охарактеризовать его определенными значениями μ_{\max} , K_S и y . Похожая задача, как это следует из рассматриваемой гипотезы, может быть сформулирована и для водных экосистем. Для ее решения необходимо выполнить соответствующие эксперименты по измерению искомых кинетических характеристик и найти некие "таксономические" признаки для идентификации типов экосистем. Численные значения удельных скоростей распада для водоемов измеряются методом экспериментальных микроэкосистем.

Лекция 11. Физическое моделирование: Типы МЭС и цели экспериментов с ними

В течение последних десятилетий возрос интерес гидроэкологов к давно известному методу физического моделирования - созданию экспериментальных микросистем (МЭС). К экспериментальным экосистемам традиционно относятся системы, работа с которыми проводится достаточно длительное время: от нескольких суток до нескольких лет. Поэтому, например, склянки для определения первичной продукции, респирометры с помещенными в них организмами исключаются из рассмотрения. Теоретические и методические проблемы, связанные с проведением краткосрочных ("острых") опытов носят иной характер, чем те, с которыми приходится иметь дело при создании длительно функционирующих экспериментальных экосистем.

Разделение экспериментальных экосистем на типы проводится по различным принципам (табл. 1).

Таблица 1.

Классификация экспериментальных экосистем

Принцип классификации	Название	Характерные признаки
1 Способ получения	1а гнотобиотические (составленные)	получены сочетанием видов из чистых культур, число видов известно выделенные из природы и (или) содержащие неизвестное число видов
	1б извлеченные	
2 Местоположение	2а лабораторные	установлены в лаборатории установлены на берегу водоема установлены в водоеме
	2б лабораторно- полевые	
	2в полевые	
3 Взаимодействие с внешней средой	3а открытые	есть обмен веществом с внешней средой нет обмена веществом с внешней средой
	3б закрытые	
4 Цели эксперимента	4а эскизные	изучение вычлененного из комплекса связей явления изучение поведения целой экосистемы
	4б имитационные	
5 Объект изучения	5а культиваторы	свойства отдельных видов организмов общие свойства и закономерности, присущие всем водным экосистемам свойства конкретных природных экосистем
	5б базисные	
	5г партикулярные	

Между некоторыми типами экспериментальных экосистем наблюдается взаимное соответствие. Например, гнотобиотические системы (1а) всегда являются лабораторными (2а) и "эскизными"(4а), тогда как лабораторно-полевые (2б) и полевые (2в) системы - извлеченными (1б).

Внутри перечисленных в таблице 1 типов экспериментальные экосистемы могут также подразделяться по ряду признаков. Например, среди полевых выделяют системы типа *труб*, включающих дно водоема, и системы типа *мешков*, с закрытой нижней частью. Закрытые и открытые системы, как правило, являются таковыми лишь в отношении отдельных компонентов, например, функционирующие без добавления или с добавлением минеральных элементов. Обычно во всех экспериментальных экосистемах, в том числе и в называемых закрытыми, идет газообмен с атмосферой. Полностью закрытые экспериментальные экосистемы созданы в запаянных стеклянных ампулах (10-20 мл жидкая фаза и около 50 мл - газовая) из специально подобранных по кинетическим характеристикам видов микроводорослей, бактерий и простейших в ИБФ СО РАН. Некоторые из этих закрытых МЭС функционируют уже более 20 лет: в них происходят периодические суточные изменения концентрации хлорофилла и углекислого газа.

Для удобства в дальнейшем будем обозначать рассматриваемые системы общим термином "микроэкосистема", используя аббревиатуру МЭС, принятую в работах, написанных как на русском, так и на английском (MES) языках. Приведенные выше (табл. 1) классификации МЭС, несмотря на некоторую условность, достаточно полезны при анализе соответствующих аспектов изучения подобных систем. Сущность большинства принципов классификации понятна без дополнительных объяснений. Уточним лишь свойства пятой группы.

Экспериментально измеряемыми экологическими (биологическими) свойствами организмов одного вида могут быть максимальная удельная скорость роста данном субстрате μ_{\max} , константа полунасыщения K_S и другие кинетические характеристики. Экспериментальные системы, содержащие один вид организмов, хотя и являются формально микроэкосистемами, носят название *культураторов*, точно отражающее их сущность. Термин "микроэкосистема" начинает применяться в том случае, если в экспериментальном сосуде содержится два вида и более. Однако, часто целью экспериментов является все же изучение биологических свойств культивируемых видов, проявляемых по отношению друг к другу (например, когда один вид служит объектом питания для другого), а не свойств той экосистемы, из которой данные виды были выделены. Естественно, что экологические условия в культураторе значительно отличаются от условий в природных многовидовых сообществах, откуда происходят культивируемые виды. Но вышеперечисленные характеристики (μ_{\max} , K_S и др.), опре-

деляемые в таких экспериментах, являются именно видовыми, генетически обусловленными свойствами, присущие организмам во всех условиях.

Лекция 12. Особенности экспериментального применения МЭС различных типов

Таким образом, экспериментальные экосистемы по целям и объектам исследования подразделяются на две группы: 1) *культиваторы*, которые используются для определения экологических (биологических) свойств отдельных видов организмов и микроэволюционных процессов; 2) *собственно микроэкосистемы*, в которых исследуются целостные свойства экосистем.

В свою очередь, МЭС могут быть разделены на две категории. В первом случае создатели не добиваются сходства с какой-либо конкретной природной экосистемой. Целью экспериментов на таких МЭС является изучение наиболее общих свойств и закономерностей, присущих всем водным экосистемам, таких как трансформация энергии внутри экосистемы и ее переход с одного трофического уровня на другой, сукцессия, устойчивость, круговорот веществ и т.п. Данный тип экспериментальных экосистем обозначается как *базисные МЭС*.

Наряду с исследованиями общих свойств экосистем часто встает задача определения поведения конкретных природных экосистем при загрязнении теми или иными поллютантами, при эвтрофировании и т.д. В данном случае основным условием эксперимента является сходство выделяемой или инокулируемой МЭС с природной экосистемой. Получение доказательств сходства - первый необходимый этап всех этих работ. Такой тип экспериментальных экосистем обозначен как *партикулярные МЭС*.

Культиваторы микроорганизмов, как правило, гнотобиотические (тип 1а), лабораторные (2а) и эскизные (4а). Лабораторные культиваторы, в которых содержатся организмы зоопланктона, относятся к типу 1б, поскольку в них присутствуют неизвестные и не учитываемые виды микроорганизмов. Но многих представителей зоопланктона, особенно относительно крупных морских животных, не удается культивировать в лабораторных условиях. Для изучения экологических характеристик таких организмов создаются огромные (более 40 м³) культиваторы - планктонные башни, являющиеся системами лабораторно-полевого типа (2б).

Базисные МЭС обычно лабораторные (2а), объемом от нескольких сот миллилитров до сотен литров, но есть, например, уникальная установка ЭТЭ-КОС (МГУ) объемом 35 м³. Они инокулируются из водоемов (1б), либо составляются из лабораторных культур (1а).

Партикулярные МЭС представлены в основном полевыми установками (2в), но есть и лабораторно-полевые (2б). Естественно, они обязательно являются извлеченными (1б). Следует отметить, что одно и то же устройство, в зависимости от задач, методов и объектов эксперимента, может служить как в качестве культиватора, так и в качестве базисной или партикулярной МЭС.

Наиболее сложной задачей является создание партикулярных МЭС. Этот тип экспериментальных экосистем необходим, например, для определения численного значения удельных скоростей распада поллютантов, k_{ij} . Основная сложность состоит в необходимости сохранять в течение эксперимента сходство с натурной водной экосистемой, из которой была инокулирована МЭС. Для этого следует определить параметры МЭС и критерии их сходства с натурной системой.

Лекция 13. Проблема адекватности МЭС и нативной экосистемы. "Эффект стенок"

В настоящее время не существует какого-либо однозначного критерия для сопоставления МЭС и природных экосистем. Их сравнение опирается на экспертную оценку многих компонент: видового состава и биомассы бактерио-фито- и зоопланктона, гидрохимических показателей. Причем очевидно, что полного совпадения всех компонент быть не может, и суждение экспериментаторов о сходстве экосистем носит до некоторой степени интуитивный характер.

В большинстве работ *наиболее надежным критерием сходства явно или неявно считается совпадение динамики численности (биомассы) отдельных видов и групп*, определяемое визуально, по соответствующим графикам. Применение мультивариантной статистики лишь дополняет, но не заменяет такой визуальный анализ временных рядов и интуитивную оценку сходства, поскольку, несмотря на большую объективность методов многомерной статистики, в них достаточно много произвольно задаваемых величин: например, в кластерном анализе выбор шага кластеризации при составлении дендрограмм весьма субъективен, также как и определение границ между кластерами. Очевидно, что для выработки универсальных и объективных критериев сходства экосистем предстоит большая и целенаправленная исследовательская работа. В первую очередь должна быть создана специальная теория и практика экологического масштабирования и критериев подобия, аналогичная существующим в гидродинамике правилам Стокса.

Сопоставляя динамику численности в МЭС и на станции отбора проб, исследователь может нередко наблюдать на последней изменения, происходящие вследствие смены водных масс. При интерпретации результатов эксперимента

"гидродинамическая" составляющая динамики численности на станции должна быть доказательно элиминирована для сравнения с динамикой численности в МЭС.

Именно в связи с возможностью смены водных масс критерий сравнения МЭС с точечной станцией, откуда производилась инокуляция, нельзя считать абсолютным. *Точечная физическая модель (МЭС) не может быть отождествлена с точечной станцией.* МЭС, как и точечная математическая модель, воспроизводит некий участок водоема с относительно однородными экологическими показателями - составом доминирующих видов, динамикой их численности и т.д. Но такая МЭС является все-таки не базисной, а партикулярной физической моделью, поскольку вышеперечисленные параметры являются достаточно конкретными и специфичными для того или иного участка водоема (экосистемы). Следовательно, *МЭС необходимо сравнивать не с точечной станцией, а с сеткой станций на изучаемом участке или с данными наблюдений, выполненных непрерывно регистрирующими приборами.* МЭС моделирует не станцию как фиксированную в географических координатах точку, а участок водоема, качественно (по составу доминирующих видов, тренду основных процессов и т.д.) совпадающий со станцией инокуляции.

Основным параметром, управляя которым можно добиться усиления близости между натурной и экспериментальной экосистемой, считается размер МЭС. Рассмотрим зависимость сходства природной экосистемы и МЭС от размеров последней. МЭС, включающие дно водоема и весь столб воды до поверхности (трубы), бывают обычно большого объема (от десятков до десятков тысяч м³), и экосистемы, схожие с натурными, функционируют в них неограниченно долго: от нескольких месяцев до нескольких лет. Тем не менее, полного совпадения экологических параметров в МЭС и в водоеме не достигается, расхождения начинаются в первый же месяц: имеет место несовпадение во времени фаз развития планктона, наблюдаются различия в численности и биомассе, появляются новые, не характерные для водоемов виды планктона, происходит постепенное олиготрофирование. Очевидно, что в таких МЭС создается как бы новый водоем - "озеро в озере", неизбежно отличающийся по своим макропараметрам (морфологии) от аналогичных параметров моделируемого водоема. И чем больше время эксперимента, тем сильнее сказываются эти отличия на функционировании МЭС.

В полевых МЭС типа мешков или в лабораторно-полевых МЭС, где нет донных отложений, экосистема, сходная с естественной пелагической системой, заведомо не может функционировать длительное время. Эти МЭС предназначены для относительно коротких экспериментов. Анализ литературных данных показывает, что нет четкой зависимости длительности периода соответствия

МЭС исходной природной системе от размеров МЭС: в различных системах объемом от 10 л до $1 \cdot 10^5$ л период сходства был примерно одинаковым и составлял около 10 суток. Таким образом, *начиная с объема примерно 10 л, увеличение размеров МЭС не дает какого-либо заметного возрастания продолжительности периода соответствия МЭС натурной системе.*

Основными факторами, вызывающими "развал" натурной пелагической системы в МЭС являются, согласно общему мнению, *эффект малой глубины* и *эффект стенок*. Вследствие малой глубины происходит нарушение естественной стратификации. С целью сохранения стратификации конструируются МЭС большого объема, глубиной от нескольких метров до десятков метров. Однако, результаты экспериментов однозначно свидетельствуют о том, что естественная стратификация в таких МЭС не сохраняется. Даже в самых больших по размерам системах наблюдается редукция перемешивания и связанные с ней экологические эффекты: оседание фитопланктона, уменьшение потока биогенных элементов в поверхностные слои, изменение вертикального распределения зоопланктона и т.д. Даже искусственное перемешивание в "глубоких" МЭС не спасает положения в отношении сходства с натурной системой.

Эффект стенок связан с тем, что в МЭС отношение площади дна, стенок и поверхностной пленки к объему воды во много раз выше, чем в природе. На этих поверхностях раздела концентрируются минеральные и органические вещества и развиваются перифитонные и нейстонные организмы. В воде МЭС, вместо пелагобионтов (планктона водной толщи), в массе появляются не характерные для открытой пелагиали водоемов *контуробионты*, т.е., организмы планктона, приспособившиеся к обитанию вблизи границ раздела фаз, в ламинарных слоях воды. Наиболее типичным примером универсального пресноводного контуробионта является ветвистоусый рачок *Chydorus sphaericus*, обитающий и вблизи дна, и в перифитоне, и в поверхностной пленке воды (нейстали). Массовое развитие этого рачка в МЭС при отсутствии его в пелагиали изучаемых озер отмечено в ряде экспериментов. Появление контуробионтов наблюдается приблизительно через две недели после инокуляции и является первым признаком проявления эффекта стенок. Вторым характерным признаком данного эффекта является обрастание МЭС организмами перифитона, в первую очередь - нитчатыми водорослями. Заметное развитие обрастания стенок и его влияние на экосистему проявляется обычно через 40-50 дней.

Известно три способа борьбы с эффектом стенок: 1) механическое очищение стенок МЭС; 2) пересев (перемещение) МЭС из одной емкости в другую; 3) короткое время эксперимента. Эффект стенок не проявляется в течение примерно двух недель, вне зависимости от размеров МЭС (начиная с объема 10 л и более).

Лекция 14. Особенности определения коэффициентов самоочищения легкоокисляемых поллютантов в МЭС

Как отмечалось ранее, для определения численного значения удельных скоростей распада поллютантов, k_{ij} , необходимо производить измерения в каждом из типов изучаемых водных экосистем (по аналогии с необходимостью определения $\mu(S)$ для каждого вида организмов и субстратов, с которыми ведется работа). Очевидно, что для этого в течение полевого сезона требуется в короткие сроки охватить исследованиями значительные акватории. Поэтому МЭС должны быть *мобильными*, легко и быстро устанавливаемыми на каждом новом исследуемом участке.

Поскольку задачей экспериментов по снятию кинетики самоочищения является получение количественной информации (значений k_{ij}) для прогнозных и оптимизационных эколого-математических моделей качества воды, необходимо оценивать ее статистическую надежность. Для этого МЭС должны быть *репликативными*, и каждый эксперимент следует проводить в необходимом числе повторностей. МЭС очень больших размеров (полевые мешки и трубы) обычно делают в одном-двух экземплярах, и их статистические характеристики, например, коэффициенты вариации компонентов, определить невозможно. В малых МЭС, в параллельных опытах коэффициенты вариации для концентраций веществ и биомассы организмов, а также для продукции и дыхания сообщества могут превышать 50%. Очевидно, что при этом наблюдается и разброс значений k_{ij} (табл. 2).

Таблица 2

Удельные скорости распада фенола (k_i , сут.⁻¹) и их ошибка репрезентативности (m) по данным регрессионного анализа экспериментальных значений, полученных в ходе 10-суточного эксперимента параллельно в шести микроэкосистемах, инокулированных из Сыдинского залива Красноярского водохранилища 11 июля 1989 года (Гладышев, 1992).

№ МЭС	$k_i \pm m$
1	0.50 ± 0.08
2	0.38 ± 0.04
3	0.48 ± 0.08
4	0.34 ± 0.05
5	0.46 ± 0.05
6	0.18 ± 0.02

Следовательно, при снятии кинетических характеристик в ходе экспериментов с МЭС обязательно должна определяться статистическая достоверность измеряемых величин.

Подытожим основные требования к МЭС, создаваемым для определения количественных значений интегральных кинетических характеристик водных экосистем (удельных скоростей распада поллютантов): 1) сходство с натурной системой; 2) мобильность; 3) репликативность. Определим, какие именно конструкции удовлетворяют этим требованиям.

Как отмечалось выше, большие полевые экспериментальные системы не дают выигрыша в плане схождения МЭС с натурной системой или в увеличении периода существования такого схождения по сравнению с МЭС объемом в несколько десятков литров. С другой стороны, большие, дорогостоящие, трудно монтируемые МЭС не обладают достаточной мобильностью и репликативностью и вряд ли могут быть созданы в необходимом для рассматриваемых целей количестве. Следовательно, МЭС, предназначенная для определения коэффициентов самоочищения, должна быть небольшой (но не меньше 10 л) и *гомогенной*. Поскольку нельзя смоделировать в одной МЭС весь стратифицированный столб воды, следует моделировать его отдельные, сравнительно однородные участки, например, поверхностный слой и слой ниже температурного скачка, фотический и афотический и др. В эксперименте с МЭС (точечная физическая модель) будет определяться самоочищающая способность каждого из гомогенных слоев, а в математической камерной модели всего столба воды будут заданы гетерогенность и распределение поллютанта между слоями, определенные другими методами, так как данная задача выходит за рамки возможностей МЭС.

Поскольку естественную стратификацию в МЭС воспроизвести невозможно, устанавливая их в водоеме, экспериментаторы добиваются только одного - сохранения в МЭС естественной температуры и освещенности. Однако, эти параметры технически несложно воспроизвести в МЭС, установленных на берегу или в лаборатории (на борту судна). В таких лабораторно-полевых МЭС значительно удобнее производить измерения, чем в установленных в водоеме. К тому же, у лабораторных МЭС есть еще более существенные преимущества: в них можно проводить эксперименты, позволяющие установить влияние на определяемые интегральные характеристики задаваемых параметров (температуры, освещенности), целенаправленно изменяя их, чего нельзя сделать в полевых МЭС.

Малые МЭС нетрудно изготовить в необходимом для получения статистически надежной информации количестве. Установленные на борту судна или автомобильном шасси малые МЭС позволят исследовать одновременно большую акваторию. Опыты для получения необходимой информации о самоочи-

щении от таких поллютантов, как фенолы, СПАВ, нефтепродукты (жидкие) достаточно вести в течение 1-2 недель, продолжительность периода сходства малой МЭС с натурной системой позволяет это сделать. Поэтому именно малые гомогенные МЭС представляются наиболее пригодным инструментом для изучения такой интегральной функции водных экосистем как кинетика самоочищения от легкоокисляемых поллютантов.

Лекция 15. Роль гидробионтов в физических процессах экосистемного масштаба на примере поверхностной пленки воды: Теплообмен и газообмен между водоемом и атмосферой

Воздействие гидробионтов на гидрофизические процессы является предметом экологической биофизики. Влияние биоты на физические свойства окружающей среды достаточно многообразно, однако, наиболее ярко оно может проявляться на границах раздела фаз, в частности - в поверхностной пленке воды. Очевидно, что поверхностная пленка, как и любая поверхность раздела, представляет собой область с уникальными физико-химическими характеристиками. В ней существуют наиболее резкие градиенты свойств и концентраций, и незначительные с точки зрения затрат энергии проявления жизнедеятельности гидробионтов, никак не отражающиеся на физическом состоянии пелагиали, могут вызвать на поверхности раздела водоем-атмосфера большие изменения, имеющие важные экологические последствия.

Термин "поверхностная пленка воды" и синонимы "поверхностный (приповерхностный, пограничный) слой (микрослой)" в настоящее время не имеют в океанологической и лимнологической литературе строго определенного значения. Толщина пленки задается целью и методами исследования. Существует несколько различных классификаций поверхностных микрослоев, их свойств и иерархии. Однако, для большинства классификаций общими являются следующие пограничные микрослои воды и их размеры:

- 1) пленка поверхностного натяжения - 10^{-8} м;
- 2) ламинарный слой - 10^{-4} - 10^{-3} м
- 3) поверхностная пленка - 10^{-2} м.

Пленка поверхностного натяжения представляет собой зону действия нескомпенсированных межмолекулярных сил. В результате силы межмолекулярных взаимодействий на границе раздела фаз формируется высокоупорядоченная квазикристаллическая структура, включающая несколько сотен молекулярных слоев и обладающая свойствами твердого тела. Вблизи квазикристаллического слоя, как и вблизи любого твердого тела, возникает *ламинарный слой* жидкости. Вследствие упорядочивающего влияния поверхности, все частицы

жидкости в этом слое движутся по параллельным траекториям с одинаковыми и очень медленными скоростями. Процессы переноса в ламинарном слое осуществляются молекулярной диффузией. Напротив, в свободном объеме, возникает турбулентное движение, при котором элементы жидкости перемещаются по различным траекториям с разными скоростями. Скорости движения частиц в турбулентном слое на несколько порядков выше, чем скорости в ламинарном слое. В ламинарном слое удельная скорость диффузии вещества составляет около $10^{-5} \text{ см}^2 \cdot \text{с}^{-1}$, тепла - около $10^{-3} \text{ см}^2 \cdot \text{с}^{-1}$. В тоже время удельная скорость вертикальной турбулентной диффузии для вещества и тепла составляет около $10^1 - 10^2 \text{ см}^2 \cdot \text{с}^{-1}$.

В *поверхностной пленке*, называемой также внутртурбулентным слоем, скорости диффузии постепенно увеличиваются от молекулярных до турбулентных. В этом слое может наблюдаться значительный градиент температуры.

Очевидно, что вследствие низких скоростей молекулярной диффузии поверхностная пленка при некоторых условиях может лимитировать скорость тепло- и массообмена между водоемами и атмосферой. Потенциально существуют два вида возможного биотического воздействия на свойства поверхностной пленки воды: 1) *физико-химический*, возникающий вследствие адсорбции на пленке биогенных поверхностно-активных веществ, выделяющихся в процессе метаболизма гидробионтов; 2) *механический*, возникающий вследствие плавления в пленке населяющих ее организмов нейстона. Для оценки степени влияния гидробионтов на тепло- и массообмен между водоемом и атмосферой необходимо рассмотреть тонкие физико-химические свойства поверхностной пленки воды.

Температура поверхностной пленки воды. В настоящее время для контактных измерений температуры поверхностных микрослоев чаще всего применяются микротерморезисторы, имеющие следующие характеристики: диаметр бусинки (чувствительного элемента) 0.12-1.0 мм, постоянная времени (тепловая инерция) 10-300 мс, точность измерения температуры 0.01-0.02 К. Также для измерений используются микротермопары. Микротерморезисторы и микротермопары позволяют осуществлять вертикальное зондирование и записывать профили температур в поверхностной пленке. Этой способностью не обладают приборы дистанционного действия: ИК-радиометры. Но с их помощью можно вести горизонтальную запись температуры водной поверхности с борта движущегося судна или летательного аппарата. ИК-радиометры регистрируют излучение в области 7.5-14 мкм соответствующей "окну прозрачности" атмосферы, при этом измеряется температура в слое воды глубиной 0.01-0.02 мм с погрешностью 0.05-0.2 К и постоянной времени около 1 с. Как легко заметить, ИК-

радиометры позволяют изучать температуру в более тонком поверхностном слое, чем контактные зонды, однако, они менее точны и более инерционны.

По С.П.Малевскому-Малевицу (1974) на поверхности воды выделяют три слоя: 1 - область молекулярной теплопроводности (ламинарный слой); 2 - область молекулярной и турбулентной теплопроводности (переходный слой); 3 - область турбулентной теплопроводности (квазиоднородный турбулентный слой). Ламинарный и переходный слои часто называют *холодной пленкой*, поскольку их температура обычно ниже, чем температура турбулентного слоя. При натуральных измерениях на поверхности природных водоемов в летнее время чаще наблюдается холодная пленка (80-90% случаев). Однако, температура поверхностной пленки может быть выше или равной температуре турбулентного слоя. Это зависит от теплового баланса между водной поверхностью:

$$(\theta_0 - \theta_w) = -\frac{h}{\Lambda} (R + P + LE) \quad (4.1)$$

где θ_0 - температура поверхности, θ_w - температура водной толщи на глубине h , Λ - среднее значение коэффициента теплопроводности в слое (0 - h), потоки тепла: R - эффективное излучение (длинноволновая ИК-радиация водной поверхности минус противоизлучение атмосферы), P - конвективный (контактный) поток тепла, возникающий вследствие соударения молекул воды и воздуха, LE - затраты тепла на испарение (скрытый поток тепла). В наших средних широтах в летний солнечный день потоки тепла имеют следующие средние значения: $R \approx 100 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$ (40% от общего потока), $P \approx 25 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$ (10%), $LE \approx 125 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$ (50%). Величина R зависит от температуры водной поверхности и облачности, P зависит от соотношения температуры вода-воздух и скорости ветра, LE зависит от влажности воздуха (определяемой температурой и атмосферным давлением) и скорости ветра. При средних летних условиях и средней скорости ветра около $U_{10} = 5 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ (индекс $_{10}$ означает, что скорость ветра U измерена на высоте 10 м над поверхностью воды), величина $\theta_0 - \theta_w \approx -0.5 \text{ }^\circ\text{C}$. Пленка становится холодной за счет испарения. Нулевая разность температур возможна в том случае, если воздух теплее воды на 5-6 $^\circ\text{C}$. При блокировании испарения и относительном повышении температуры воздуха пленка становится теплой.

Между холодной и теплой пленкой существуют не просто количественные, но и качественные различия. Холодная поверхностная пленка гравитационно неустойчива, и в поверхностном слое возникает микроконвекция. Пленка, охлаждаемая за счет испарения, растет и достигает критической толщины. От ее нижней части (переходного слоя) отрывается некоторый объем воды и опускается в нижележащий более теплый, и, следовательно, менее плотный слой воды. Ламинарный слой при этом сохраняется. Опускающиеся холодные (более плот-

ные) объемы воды называются *термики*. Вследствие опускания термик температура поверхностной пленки и нижележащего слоя квазипериодически изменяется. В экспериментальных условиях, при свободной конвекции и температуре воды, превышающей температуру воздуха на 3-6 °С, средний период появления термик составляет 80 с. Теплая пленка, наоборот, является устойчивой, и ее температура не меняется во времени.

Поскольку скорости переноса тепла и вещества в поверхностной пленке на несколько порядков ниже, чем в турбулентной водной толще, очевидно, что в условиях свободной конвекции (т.е., при отсутствии перемешивания, вызванного воздействием ветра), именно физические характеристики ламинарного и переходного слоя определяют суммарные скорости тепло- и массообмена между водоемом и атмосферой. При этом обмен через холодную пленку осуществляется быстрее, чем через теплую, за счет появления термик.

Очевидно, что в глобальном масштабе интенсивность обмена океан-атмосфера зависит от силы ветра. Однако, ламинарный режим на водной поверхности регистрировался, как было показано выше, и в открытом море. Установлено, что при скорости ветра $U_{10} < 3 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ разность $\theta_0 - \theta_w$ практически не меняется. В интервале от $3 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ до $8-10 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ разность температур закономерно уменьшается. При $U_{10} > 8-10 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ она практически равна нулю. То есть поверхностная пленка и соответствующий ламинарный режим тепло- и массообмена вода-воздух сохраняются даже при умеренном ветре $U_{10} < 8-10 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$. Таким образом, *при слабом ветре поверхностная пленка лимитирует весь процесс тепло-массообмена вода-воздух.*

Перенос кислорода через поверхностную пленку воды. Процесс газообмена между водой и воздухом в настоящее время описывается на основании представлений о существовании на границе раздела двух пограничных слоев (в газе и в жидкости), в которых перенос происходит путем молекулярной диффузии. Соответствующая модель газообмена В.Уитмена, получившая название пленочной, впервые была предложена в 1923 г. За пределами ламинарных поверхностных пленок перенос осуществляется за счет турбулентной диффузии, скорость которой на несколько порядков выше скорости молекулярной диффузии. Таким образом, именно поверхностная пленка лимитирует весь процесс газообмена.

Поскольку растворимость кислорода в воде мала, сопротивлением газовой среды можно пренебречь. Следовательно, концентрация газа в воздухе над водной поверхностью остается практически постоянной, а концентрация газа на верхней границе водной пленки всегда равна концентрации насыщения, C_s ($\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$). В поверхностной пленке концентрация кислорода уменьшается линейно от C_s до C . В нижележащем турбулентном слое воды концентрация газа одина-

кова во всем объеме и равна его концентрации C на нижней границе пленки. Процесс диффузии в вертикальном направлении описывается уравнением

$$\frac{dm}{dt} = DS \cdot \frac{\partial C}{\partial h} \quad (4.2)$$

где m - масса (мг), t - время (ч), D - коэффициент молекулярной диффузии ($\text{см}^2 \cdot \text{ч}^{-1}$), S - площадь, перпендикулярная направлению переноса (см^2), h - глубина (см) (направление вниз считается положительным). Поскольку концентрация кислорода в пленке толщиной δ , называемой *диффузионным слоем*, убывает линейно, то уравнение 4.2 принимает вид

$$\frac{dm}{dt} = DS \cdot \frac{C_s - C}{\delta} \quad (4.3)$$

В окончательном виде запишем пленочную модель Уитмена:

$$\frac{dC}{dt} = K_L \cdot \frac{S}{V} \cdot (C_s - C) \quad (4.6)$$

Очевидно, что основным параметром пленочной модели, характеризующим гидродинамическую обстановку в системе, является толщина диффузионного слоя δ .

Строгий теоретический расчет толщины диффузионного слоя δ невозможен, поэтому для эколого-математических моделей качества воды устанавливаются эмпирические соотношения между экспериментальными величинами δ и внешними параметрами. Во многих случаях эмпирическая зависимость от внешних факторов устанавливается непосредственно для K_L .

В настоящее время получен ряд экспериментальных значений K_L и δ (Бреховских, 1988). В первую очередь толщина диффузионного слоя и связанная с ней величина коэффициента переноса кислорода определяется интенсивностью перемешивания воды в лабораторных экспериментах и скоростью ветра над природными водоемами.

Как и в случае теплообмена, в глобальном масштабе основное влияние на интенсивность газообмена оказывает ветер. Были получены эмпирические зависимости коэффициента переноса кислорода, K_L , от скорости ветра U_{10} . Выделяются три диапазона скоростей: 1) слабая скорость, $U_{10} < 2-3 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, поверхность воды гладкая, K_L слабо зависит от ветра; 2) средняя скорость, $2-3 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1} < U_{10} < 6-7 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, наблюдается переход от гладкой поверхности к ряби и небольшим волнам, K_L линейно возрастает с увеличением скорости; 3) сильная скорость, $U_{10} > 6-7 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, крупные волны с пенными гребнями, угол наклона графика зависимости резко возрастает. Следует отметить, что указанные диапазоны в общем совпадают с диапазонами ветрового воздействия на поверхностный слой молекулярной теплопроводности.

При малых скоростях ветра, когда поверхность воды остается гладкой и доминирует свободная конвекция, большое влияние на скорость переноса кислорода оказывает температура поверхностной пленки и градиент температуры в ней. Непосредственная зависимость коэффициента переноса от температуры описывается уравнением Стритера-Фелпса:

$$K_L(\theta) = K_L(20) \cdot Q^{\theta-20} \quad (4.7)$$

где θ - температура ($^{\circ}\text{C}$), Q - эмпирический коэффициент. Значение Q находится в диапазоне от 1.01 до 1.10, однако чаще пользуются величинами 1.024 или 1.022.

На скорость переноса кислорода влияет не только температура поверхностной пленки, но и *градиент температуры* в ней. При наличии холодной пленки, благодаря образованию термиков, скорость переноса кислорода возрастает приблизительно на 10% по сравнению с теплой пленкой той же температуры.

Таким образом, тонкие физические свойства поверхностной пленки при слабом ветре оказывают большое влияние на скорость газообмена водоем-атмосфера. Однако, кроме физических факторов на процессы взаимодействия водоемов и атмосферы влияют и другие экологические параметры. Практически вся поверхность природных водоемов постоянно покрыта пленками поверхностно-активных веществ (ПАВ) естественного или искусственного происхождения, которые влияют на физические характеристики поверхностной пленки воды.

Лекция 16. Пленки природных и антропогенных поверхностно-активных веществ (ПАВ) на воде

Молекулы растворенного в воде вещества, находящиеся на поверхности, вследствие молекулярных взаимодействий втягиваются в объемную фазу либо слабее, либо сильнее, чем молекулы воды. Благодаря этому процессу концентрация вещества в поверхностном слое оказывается либо ниже, либо выше, чем в объеме. Такое изменение (избыток) концентрации, отнесенное к единице площади, называется *адсорбцией*:

$$\Gamma = \frac{n}{S} \quad (4.8)$$

где n - избыток числа молей растворенного вещества в поверхностном слое, S - площадь поверхности. Очевидно, что адсорбция, измеряется в моль·м⁻². Избыток вещества на поверхности, n , определяется как разность между реальным количеством вещества в растворе и его идеализированным количеством, то

есть таким, какое имело бы место, если бы концентрация вещества была одинаковой и в объеме, и на границе раздела фаз:

$$n = S \cdot h_m \cdot (C_m - C_w), \quad (4.9)$$

где h_m - толщина адсорбционного слоя (глубина, на которой концентрация выходит на постоянное значение C_w), C_w - концентрация в объеме воды, C_m - средняя концентрация в адсорбционном слое.

Связь адсорбции с поверхностным натяжением описывается уравнением Гиббса:

$$\Gamma = - \frac{C}{R \cdot T} \cdot \frac{d\sigma}{dC} \quad (4.11)$$

где C - равновесная концентрация растворенного вещества в объеме раствора, R - универсальная газовая постоянная, T - температура, σ - поверхностное натяжение. Вещества, для которых $d\sigma/dC < 0$ и $\Gamma > 0$, снижают поверхностное натяжение растворителя и накапливаются на поверхности. Они получили название *поверхностно-активных веществ* (ПАВ), или *сурфактантов*. Вещества с противоположными свойствами ($d\sigma/dC > 0$ и $\Gamma < 0$) называются *поверхностно-инактивными*. В отличие от обычных процессов, идущих в сторону выравнивания интенсивных факторов (температуры, концентрации, давления и др.), *процесс адсорбции направлен в сторону самопроизвольного увеличения градиентов концентраций на границах раздела фаз*.

Особыми свойствами обладают поверхностные пленки малорастворимых ПАВ. Хотя в принципе данные системы могут быть описаны такими же зависимостями, что и остальные ПАВ, применение метода Гиббса к ним затруднено из-за проблемы определения концентрации малорастворимого вещества в растворе. Поэтому основной упор при изучении пленок малорастворимых веществ делается на прямые измерения величин, характеризующих собственно поверхность раздела. Большое значение для развития данной области знаний имеют работы И.Лэнгмюра. Он разработал прибор для изучения поверхностных пленок ПАВ, состоящий из ванны с двумя барьерами: жестким подвижным и плавающим. Измеряя силу, действующую на плавающий барьер, можно непосредственно определить давление пленки, которое равно разности поверхностного натяжения по обе стороны барьера, то есть τ_0 чистой воды и τ воды, покрытой пленкой ПАВ:

$$\pi = \tau_0 - \tau \quad (4.12)$$

где π - измеряемое, как и поверхностное натяжение, в $\text{Н} \cdot \text{м}^{-1}$ или $\text{дин} \cdot \text{см}^{-1}$. Численно $1 \text{ дин} \cdot \text{см}^{-1}$ равен $1 \text{ мН} \cdot \text{м}^{-1}$ (миллиНьютон на метр). Величина π не является формальным параметром, а имеет вполне определенный физический

смысл и реальную природу двумерного давления, возникающего вследствие ударов молекул о подвижный барьер.

Важнейшей характеристикой пленки является зависимость поверхностного давления от площади поверхности S , приходящейся на одну молекулу (или моль) вещества, называемая *кривой сжатия* или π - S *изотермой*. По характеру π - S изотерм и другим признакам различают три основных типа агрегатного состояния пленок ПАВ: твердое, жидкое и газообразное.

Газообразные пленки существуют в случае преобладания теплового движения молекул над притяжением (когезией). В таких пленках площадь, приходящаяся на одну молекулу, велика по сравнению с фактической площадью молекулы, и пленка может неограниченно расширяться, не претерпевая фазовых изменений. *Жидкие пленки* представляют собой промежуточное состояние между газообразными пленками, в которых все молекулы лежат на поверхности, и твердыми пленками, с молекулами, ориентированными перпендикулярно поверхности. Жидкая пленка, в отличие от газообразной, является сплошной, но имеет рыхлую, неупорядоченную структуру. Кривая сжатия жидких пленок часто имеет ступенчатый характер. *Твердые пленки* обладают малой сжимаемостью и плотной упаковкой молекул. Такие пленки образуются твердыми веществами с высокой температурой плавления. Чем выше температура плавления вещества, тем ближе к оси ординат сдвинута π - S изотерма. В разреженном состоянии молекулы твердых веществ находятся на поверхности воды в виде островков. До соединения островков в сплошную пленку π имеет очень низкое значение: менее $1 \text{ мН}\cdot\text{м}^{-1}$. При соединении островков давление резко возрастает. При большом давлении, вызванном дальнейшим сжатием, наступает коллапс мономолекулярной пленки и она переходит в трехмерное состояние.

Изотермы сжатия (рассчитываемые через площадь, приходящуюся на мг сухого веса экстрагированных веществ) для большинства проб из морей и океанов имеют большое сходство и напоминают соответствующие изотермы жидких и твердых пленок. По сравнению с чистыми веществами, например, стеариновой кислотой, пленки из природных ПАВ при высоком давлении имеют примерно в десять раз меньшее отношение площади к массе вещества. То есть толщина природных пленок во много раз больше монослоев чистых веществ и составляет около 30 нм. Вероятно, что природная пленка состоит из нескольких слоев: молекулы более растворимых веществ находятся снизу, взаимодействуя с водой, тогда как верхние слои образуются из менее полярных молекул.

В количественном отношении основу природных пленок ПАВ составляют высокомолекулярные вещества: белки, полисахариды, гуминовые соединения. Молекулы таких соединений в основном погружены в воду и лишь отдельными полярными участками они контактируют с границей раздела фаз. Поэтому их

часто обозначают как "мокрые" сурфактанты. Кроме того, в состав природных пленок входят "сухие" сурфактанты: свободные жирные кислоты (СЖК), жирные спирты и другие липиды. Это низкомолекулярные вещества, полярные молекулы которых на границе раздела фаз большей частью локализованы в газовой фазе, например, углеродные "хвосты" свободных жирных кислот. По массе липиды составляют лишь небольшую часть природных пленок. Однако, именно присутствие липидов в основном определяет такие важнейшие свойства пленок как поверхностное давление, характер изотерм сжатия и др.

Один из видов воздействия пленок ПАВ на физические свойства водной поверхности - *демпфирование капиллярных волн*, в результате которого слики и выделяются среди окружающей их ряби. Как установлено в лабораторных экспериментах, появление сликов наблюдается при низких давлениях: $\pi \geq 1 \text{ мН}\cdot\text{м}^{-1}$. Поэтому прямая количественная связь между наличием сликов и количеством сурфактантов на поверхности отсутствует.

Как было установлено в специальных экспериментах, мономолекулярная пленка биогенных сурфактантов, таких как СЖК, влияет на температуру не за счет блокирования испарения, а *за счет стабилизации и увеличения эффективной толщины ламинарного слоя* (Гладышев и Суцник, 1994). Увеличение толщины ламинарного слоя приводит к замедлению конвективного теплообмена между водой и воздухом. Вследствие этого *температура теплой пленки увеличивается, а холодной - уменьшается*.

Кроме тонких (мономолекулярных) пленок биогенных сурфактантов, большое влияние на поверхность природных водоемов и связанные с ней экологические процессы оказывают антропогенные нефтяные пленки (НП). Данные полевых наблюдений находятся в хорошем согласии с описанными выше лабораторными экспериментами и подтверждают двойственность влияния пленок ПАВ на температуру водной поверхности: через изменение испарения и (или) толщины ламинарного слоя, что приводит к замедлению конвективного обмена. Понятно, что соотношение трех составляющих теплового баланса (R , P и LE), и, следовательно, снижение или увеличение температуры поверхностной пленки воды, зависит от гидрометеорологической обстановки.

Еще одним важным аспектом воздействия пленок поверхностно-активных веществ на процессы обмена между водоемами и атмосферой является их влияние на газообмен. В целом нефть и другие ПАВ замедляют скорость переноса кислорода через поверхность воды. Существуют два вида воздействия пленок ПАВ на скорость переноса кислорода: 1) *статическое*; 2) *динамическое*.

Механизм статического воздействия тонких пленок ПАВ на газообмен заключается в стабилизации ими поверхностной пленки воды и увеличении толщины водного диффузионного слоя. Например, при отсутствии перемешивания

мономолекулярный слой жирного спирта снижает величину скорости переноса кислорода, K_L , с $0.6 \text{ см}\cdot\text{ч}^{-1}$ до $0.4 \text{ см}\cdot\text{ч}^{-1}$. Толстые пленки сурфактантов обладают еще и собственным диффузионным сопротивлением. Динамическое воздействие пленок ПАВ на аэрацию состоит в демпфировании капиллярных волн. Тем самым уменьшается площадь газообмена (контакта воды и воздуха). Таким образом, степень воздействия пленок ПАВ на газообмен в природных водоемах, также, как и теплообмен, зависит от гидрометеорологической обстановки.

В незагрязненных районах поверхностные пленки состоят из биогенных сурфактантов. Аккумуляция органических веществ в поверхностной пленке воды происходит в основном за счет флотации. *Флотация - это процесс удаления из жидкой фазы взвешенных веществ пузырьками воздуха (пенная флотация) или капельками масла (маслянная флотация)*. В природных водоемах происходит в основном пузырьковая флотация. Пузырьки газа непрерывно образуются во всей толще воды от поверхности до дна в результате изменения температуры, фотосинтеза и т.д., они адсорбируют окружающие частицы органического вещества и транспортируют их к поверхности.

Органические вещества, в том числе - сурфактанты, поступают в водную толщу в результате метаболизма планктонного сообщества. Основную часть таких сурфактантов как липиды составляют прижизненные выделения фитопланктона. Значительное количество липидов выделяется в результате посмертного разложения бактерио- и зоопланктона. Липиды, в частности - свободные жирные кислоты, являются высокоинформативными биомаркерами, отражающими видовой состав, сообщества, его активность и т.д. Адсорбируясь на всплывающих пузырьках газа, липиды из всей водной толщи аккумулируются на поверхности воды. Таким образом, поверхностная пленка является *естественным интегратором информации о функционировании сообщества водной толщи*.

Как отмечалось ранее, существуют дискретные функциональные типы водных экосистем, которым присущи специфические значения интегральных кинетических характеристик, таких, например, как удельная скорость самоочищения. Численные значения удельных скоростей используются в "распадных" математических моделях качества воды и определяются в экспериментальных МЭС. Однако, для определения интегральных кинетических характеристик в ходе мониторинга необходимы интегральные структурные показатели, по которым можно было бы идентифицировать функциональные типы экосистем. Состав липидов поверхностной пленки воды как раз и является такой интегральной структурной характеристикой, позволяющей вести идентификацию интегральных функциональных характеристик водных экосистем. ПАВ меняют физические характеристики водной поверхности и могут регистрироваться соот-

ветствующей аппаратурой, в том числе - дистанционно, методами лазерного зондирования (Korenowski, 1997).

Использование поверхностной пленки воды в качестве объекта для мониторинга позволит преодолеть два существенных ограничения, присущего методам дистанционного зондирования водных экосистем. Во-первых, дистанционные методы, например, оптическое определение концентрации хлорофилла, дают информацию лишь о самом поверхностном слое толщиной 1-2 м, тогда как основная часть столба воды остается вне поля зрения аппаратуры. Во-вторых, регистрируются статические характеристики экосистемы (концентрации веществ и организмов). Липиды поверхностной пленки содержат информацию о кинетических характеристиках процессов, происходящих во всем столбе воды. Исследование поверхностной пленки воды как зеркала метаболизма водной толщи потенциально позволяет свести трехмерную задачу изучения водных экосистем к двумерному представлению.

Лекция 17. Влияние гидробионтов на тепло- и газообмен между водоемом и атмосферой. Информационное значение состава пленок природных ПАВ для мониторинга

Поверхностная пленка воды представляет собой особое местообитание, физико-химические свойства которого отличаются от условий в толще воды. Поэтому поверхностная пленка населена особой группой контуробионтов - *нейстоном*. Эти виды организмов, в отличие от пелагиобионтов, населяющих турбулентную водную толщу, приспособились к обитанию в ламинарном слое на границе раздела фаз вода-воздух. В настоящее время наиболее полно изучены организмы зоонейстона - в основном представленного мелкими беспозвоночными, размеры тела которых не превышают толщины поверхностной пленки. Организмы зоонейстона, населяющие поверхностную пленку небольших континентальных водоемов были описаны еще в начале века. В 1959 г. Ю.П.Зайцевым в Черном море был открыт и изучен морской зоонейстон и основан новый раздел гидробиологии - нейстонология. В настоящее время зоонейстон обнаружен во многих морях и океанах а также в некоторых крупных континентальных водоемах.

Организмы зоонейстона, плавая в ламинарном слое, создают в нем *биотурбулентные возмущения*. В лабораторных экспериментах были получены количественные характеристики воздействия типичных представителей зоонейстона пресных вод - ветвистоусых рачков *Scapholeberis mucronata* на температуру поверхностной пленки. В лабораторный сосуд были помещены 30 экземпляров рачков (плотность около 1 экз. на см²). Второй сосуд служил в качестве

контроля. Температура пленки в опыте была достоверно ниже, чем в контроле. Это означает, что испарение в опытном сосуде, содержащем организмы зоонейстона, было выше, чем испарение в контрольном сосуде. Данный вывод подкрепляется визуальными наблюдениями. Если удачно подобрать угол освещения и угол зрения, то хорошо видно, что при движении *S. mucronata* под поверхностной пленкой, над передним концом тела рачка в воздухе непрерывно вспыхивает серия искорок: это сверкает фонтанчик мельчайших брызг, поднимаемых работой плавательных антенн животного. Естественно, что данный фактор приводит к увеличению испарения.

Разность температур пленки и толщи воды $|\bar{\theta}_0 - \theta_w|$ в опыте была достоверно меньше, чем в контроле. Поскольку абсолютное значение температуры пленки уменьшилась вследствие увеличения скрытого потока тепла, а температура воздуха оставалась постоянной, то возрос и отрицательный конвективный поток тепла. Если бы гидродинамическое состояние поверхностной пленки оставалось при этом неизменным, то согласно уравнению теплового баланса (4.1), величина $|\bar{\theta}_0 - \theta_w|$ должна была возрасти. Однако, в природной воде, содержащей *S. mucronata*, наблюдалось прямо противоположное явление. Очевидно, что снижение величины $|\bar{\theta}_0 - \theta_w|$ связано с уменьшением толщины ламинарного и переходного слоев в опытном сосуде. Подобный эффект мог иметь место только вследствие биотурбулентности, производимой зоонейстоном.

Таким образом, механическое воздействие зоонейстона состоит в изменении микрохарактеристик водной поверхности, а именно уменьшении толщины ламинарного слоя. Это воздействие может иметь экологическое значение при умеренном ветровом воздействии в прибрежных участках или в мелких водоемах, где имеется высокая численность зоонейстона. Физико-химическое воздействие изменяет как микрохарактеристики (увеличивает толщину ламинарного слоя), так и макрохарактеристики: гасит капиллярные волны, и уменьшает тем самым ветровое воздействие на водную поверхность. Очевидно, что физико-химический эффект сликов, образуемых биогенными сурфактантами, выделяемыми биотой водной толщи, имеет большее экологическое значение, чем влияние зоонейстона.

Тем не менее, в мелких водоемах оба вида биотического воздействия на поверхностную пленку, за счет противоположного эффекта на толщину ламинарного слоя, могут оказаться экосистемными механизмами регуляции теплообмена водоем-атмосфера. Можно предложить следующую умозрительную гипотезу относительно такой регуляции. В начале лета, при положительном конвективном потоке, поверхностная пленка является наиболее теплым биотопом во всем водоеме, и в ней может усиленно развиваться зоонейстон. В то же вре-

мя, в относительно холодном столбе воды биологические процессы замедлены, выделение ПАВ биотой незначительно и их концентрация на поверхности невелика. То есть, преимущество получает механический способ воздействия на ламинарный слой. В результате этого толщина поверхностной пленки уменьшается, перенос тепла через нее идет интенсивнее, что способствует более быстрому нагреву водной толщи. В конце лета, при отрицательном потоке тепла, пленка является холодной, а в столбе воды интенсивно функционирует планктонное сообщество, выделяющее ПАВ, которые флоатируют к поверхности и адсорбируются на ней. При этом основным видом воздействия на пленку оказывается физико-химическое, в результате чего пленка стабилизируется, теплоотдача через нее замедляется, и водоем охлаждается медленнее. Выдвижение и проверка подобных гипотез о влиянии биоты на физические процессы, происходящие в экосистемах представляется одним из перспективных направлений экологической биофизики.

Таким образом, подводя итоги изучения курса «Экологическая биофизика водных систем», можно сделать следующее заключение.

Экология, в том числе и водная, как наука об надорганизменных системах, имеет дело со сложными, многокомпонентными объектами, масштабы которых существенно больше масштабов непосредственного человеческого восприятия. Как получить такие знания об экосистемах, которые позволили бы предсказывать поведение этих систем при любых внешних условиях и управлять ими? Необходимым этапом достижения данной цели является формализация изучаемых объектов, при которой используются характеристики, измеряемые в воспроизводимых экспериментах. Именно этой области экологии в значительной мере соответствуют методы и подходы экологической биофизики.

Экологическая биофизика является относительно новой областью науки и находится еще в стадии становления. Основные этапы ее развития еще впереди. Однако, уже сейчас, подытоживая имеющиеся результаты, можно отметить ряд задач, являющихся ключевыми для прогноза и оптимизации состояния водных экосистем и качества воды, при решении которых необходим именно эколого-биофизический подход.

1. Разработка методов и аппаратуры для автоматического поиска факторов, лимитирующих рост гидробионтов в природных водных экосистемах.

2. Поиск критериев для обоснованного агрегирования компонент вектора состояния, развитие методов и аппаратуры для измерения агрегированных компонент.

3. Разработка методов слежения за внешними параметрами (входами) водных экосистем и управления ими. Создание глобальной автоматизированной многоуровневой системы непрерывного контроля за входами и параметрами.

4. Разработка специальных методов и аппаратуры, позволяющих автоматизировать и унифицировать измерение кинетических характеристик популяций гидробионтов, создание банка кинетических данных.

5. Разработка теории подобия (масштабирования) для МЭС и природных водных экосистем, создание на базе унифицированных МЭС измерительных комплексов для снятия интегральных кинетических характеристик экосистем, в первую очередь - удельных скоростей самоочищения от антропогенных поллютантов.

6. Измерение интегральных функциональных (кинетических) характеристик конкретных природных водных экосистем, классификация типов экосистем по данным характеристикам, определение структурных "таксономических" признаков этих типов, удобных для аппаратурного (в том числе - дистанционного) измерения, создание соответствующей аппаратуры и методов для их регистрации.

7. Развитие аппаратурных методов дистанционного и контактного мониторинга компонент вектора состояния природных водных экосистем.

Для решения всех вопросов имеется необходимость и возможность взаимодействия экологической биофизики с классической гидробиологией. Только при условии такого взаимодействия возможно получить адекватные знания о водных экосистемах, на основе которых будет достигнуто гармоничное, устойчивое взаимодействие человека и природы.