

ОСНОВНІ ПІДХОДИ ДО МАТЕМАТИЧНОГО МОДЕЛЮВАННЯ БІОЛОГІЧНОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ ЦΙΑНЕЙ ЯК СИРОВИННОЇ БАЗИ БІОКОНВЕРСІЇ

А. В. Пасенко, О. В. Новохатько, Т. Ф. Козловська, С. В. Дігтяр, О. О. Никифорова

Кременчуцький національний університет імені Михайла Остроградського

вул. Першотравнева, 20, м. Кременчук, 39600, Україна. E-mail: pasenko2000@ukr.net

Узагальнено підходи до математичного моделювання процесу продуктивності гідроекосистеми в умовах інтенсивної евтрофікації. Використовуючи узагальнені підходи і принципи математичного моделювання, запропоновано біотехнологічне рішення проблеми регулювання рівня евтрофування водного об'єкту шляхом біоконверсії біомаси ціанобактерій. Проаналізовано вплив різних груп екологічних факторів, у першу чергу абіотичних, на динаміку продуктивності водних екосистем. Проаналізовано закономірності сезонних змін альгологічної компоненти в біоценозі водних об'єктів. Розглянуто динаміку біологічної продуктивності гідроекосистеми в умовах підвищеної евтрофікації. Визначено деякі кількісні та якісні характеристики складових компонентів математичних моделей продуктивності гідроекосистеми. Встановлено орієнтовні об'єми продукції фітопланктону гідроекосистеми, виходячи з усереднених даних, характерних для періоду «цвітіння» на прикладі Кременчуцького водосховища. Створено теоретичні засади щодо подальшого моделювання процесів евтрофікації та розробки біотехнологічних рішень щодо врегулювання екологічної рівноваги водних екосистем

Ключові слова: гідроекологія, евтрофікація, ціанобактерії, первинна продукція, динаміка продуктивності, математична модель, біоконверсія.

ОСНОВНЫЕ ПОДХОДЫ К МОДЕЛИРОВАНИЮ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ЦИАНЕЙ КАК СЫРЬЕВОЙ БАЗЫ БИОКОНВЕРСИИ

А. В. Пасенко, О. В. Новохатько, Т. Ф. Козловская, С. В. Дегтярь, Е. А. Никифорова

Кременчугский национальный университет имени Михаила Остроградского

ул. Первомайская, 20, г. Кременчуг, 39600, Украина. E-mail: pasenko2000@ukr.net

Обобщены подходы к математическому моделированию процесса продуктивности гидроекосистемы в условиях интенсивной эвтрофикации. Используя обобщенные подходы и принципы математического моделирования, предложено биотехнологическое решение проблемы регулирования уровня эвтрофирования водного объекта путем биоконверсии биомассы цианобактерий. Проанализировано влияние различных групп экологических факторов, в первую очередь абиотических, на динамику производительности водных экосистем. Проанализированы закономерности сезонных изменений альгологической составляющей в биоценозе водных объектов. Рассмотрена динамика биологической продуктивности гидроекосистемы в условиях повышенной эвтрофикации. Определены некоторые количественные и качественные характеристики составляющих компонентов математических моделей производительности гидроекосистемы. Установлены ориентировочные объемы продукции фитопланктона гидроекосистемы, исходя из усредненных данных, характерных для периода «цветения» на примере Кременчугского водохранилища. Созданы теоретические основы дальнейшего моделирования процессов эвтрофикации и разработки биотехнологических решений для урегулирования экологического равновесия водных экосистем

Ключевые слова: гидроэкология, эвтрофикация, цианобактерии, первичная продукция, динамика производительности, математическая модель, биоконверсия.

АКТУАЛЬНІСТЬ РОБОТИ. Побудова каскаду водосховищ на Дніпрі свого часу вирішила цілу низку господарських проблем на загальнодержавному рівні, однак у той же час створила нові та загострила деякі давно існуючі проблеми. Серед них важливе місце займають й екологічні. Давно відоме явище «цвітіння» водойм останнім часом набуло загрозливого сезонного характеру в басейні Дніпра. Кардинальна зміна гідрологічного режиму річки вивела її екосистему зі стану стабільності. Збільшення поверхні водяного дзеркала призвело до інтенсифікації процесів випаровування і, як наслідок, – до зростання солоності води. Цей процес не припиняється і понині, чому сприяє ерозія берегової лінії. Мінералізація води в водосховищах дніпровського каскаду за період 1965–1994 рр. зростала на 50–60 %. Так, на Кременчуцькому водосхови-

щі в період шторму за добу у воду з 1 м² ґрунту потрапляє 200–500 мг органічного карбону, 11–28 мг амонійного нітрогену, 1–9 мг мінерального фосфору.

Докорінні зміни у видовому складі мікрофлори та мезофауни ріки призвели до заміщення багатьох автохтонних видів гідробіонтів видами-прибульцями. У цілому спостерігається чітка тенденція до спрощення дніпровської гідроекосистеми і скорочення кількості видів, що, безсумнівно, робить її більш уразливою для зовнішніх стресових факторів.

В умовах середньої течії Дніпра процес «цвітіння» зумовлений, як правило, неконтрольованим розмноженням представників виду *Microcystis aeruginosa* – мікроскопічними водоростями, які складаються із великої кількості поодиноких клітин,

Розробка екологічно безпечних технологій, процесів і устаткування

розташованих у слизистих колоніях неправильної форми [1, 2] (рис. 1).

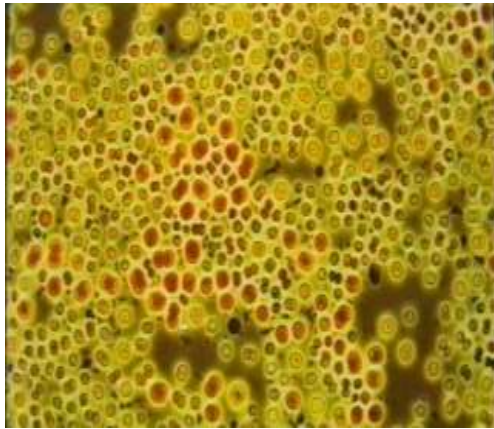


Рисунок 1 – Домінуючий в Кременчуцькому водосховищі збудник «цвітіння» води *Microcystis aeruginosa* (світлова мікрофотографія, 900^x)

За біомасою мікроорганізмів, що викликають «цвітіння», визначають наступні види: *слабке* – 0,5–0,9 мг/дм³, *помірне* – 1,0–9,9 мг/дм³, *інтенсивне* – 10,0–99,9 мг/дм³ і *гіперцвітіння* – понад 100 мг/дм³.

При концентрації водоростей близько 1 г/м³ уже спостерігається помітне забарвлення води, що відповідає кольору ціанобактерій. Зазвичай максимальна концентрація їх у поверхневому шарі води відкритих ділянок Кременчуцького водосховища сягає 1,5–2 кг/м³. Ще більша концентрація біомаси ціанобактерій відзначається в місцях згонів у навітряних берегах, у бухтах, затоках – до 5–7 кг/м³, маса сестону може доходити до 35–40 кг/м³ [1].

Метою роботи є аналіз впливу екологічних факторів на процес продукції синьо-зелених водоростей у водоймах і розробка основних засад щодо створення математичної моделі біологічної продуктивності фітопланктону гідроекосистеми в умовах інтенсивної евтрофікації.

МАТЕРІАЛ І РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ. Проблема забруднення водойм України надлишковою органічною масою та перенасичення їх біогенними елементами гостро себе проявляє на регіональному рівні, в тому числі, і в районі Середнього Придніпров'я. Зведення каскаду Дніпровських водосховищ, що змінило гідрологічний режим річки, відбилося на хімічному складі гідроекосистем. Щорічний сезонний процес «цвітіння» і наступний за ним замор гідробіонтів зумовлює проведення ретельного аналізу впливу умов середовища на продукцію водойми, математичного моделювання евтрофікації, розробку технологічних варіантів розв'язання екологічної проблеми [3]. На сьогодні відомо близько 40 видів токсигенних ціанобактерій, в тому числі *Microcystis*, *Anabaena*, *Nodularia*, *Nostoc*, *Aphanizomenon*, *Oscillatoria*, *Cylindrospermopsis*. Однак, головним акумулятором органічної речовини в період «цвітіння» Дніпра є представник фотосинтезуючих ціанобактерій – *Microcystis aeruginosa*.

Саме на нього припадає до 90 % біомаси в плямах цвітіння – місцях найбільшого скупчення клітин ціаней у водоймі. Найбільш чітко вплив екологічних факторів на продукційний процес водойм простежується на прикладі водосховищ як свого роду замкнених гідроекосистем.

У водосховищах спостерігається вплив швидкості течії на біомасу і видовий склад фітопланктону. У міру зниження швидкості течії від верхньої частини до греблі відбувається зміна домінант серед фітопланктону від діатомових у річкової частині до протокочкових – у середній і синьо-зелених водоростей у пригреблевій частині. Характер гідродинаміки водних мас у незарегульованих річках вважається основним фактором, що стримує розвиток синьо-зелених водоростей [4]. Збільшення швидкості течії призводить до зростання первинної продукції у окремих видів водоростей і до зниження чисельності синьо-зелених водоростей як у натурних, так і в лабораторних умовах. Зростання чисельності *Microcystis aeruginosa* корелює не стільки зі швидкістю, скільки з гідромеханічним станом течії – турбулентністю. Діапазон значень турбулентності (числа Рейнольдса) $Re = 21\text{--}36$ тисяч має стимулюючу, а $Re = 50\text{--}55$ тисяч – інгібуючу дію на розвиток і розмноження клітин водорості. При ламінарному плинні швидкість метаболізму в клітині лімітована швидкістю молекулярної дифузії біогенів до клітини, а при турбулентному перебігу збільшується швидкість обміну речовин навколо клітини, що створює оптимальні умови для її харчування. Безпосередній вплив турбулентності полягає в зміні колоїдного стану протоплазми клітин. Руйнування агрегатів міцел сприяє збільшенню швидкості метаболізму в клітині і, тим самим, її росту.

Утворені під впливом вітру турбулентні течії призводять до перемішування поверхневих шарів води. Це найбільш значимо для функціонування фітопланктону, оскільки викликають розсіювання клітин водоростей в перемішуваному шарі, глибина якого залежить від сили вітру [5]. При слабкому вітрі неглибоке перемішування сприяє стриманню осідання водоростей в освітленому поверхневому шарі, при посиленні вітру клітини водоростей захоплюються в більш глибокі шари, де можуть відчувати світлове голодування. У період «цвітіння» води вітрове перемішування призводить до розосередження їх поверхневих скупчень, що утворюються при штильовій погоді, до підвищення прозорості та збільшення товщини фотичного шару. В умовах штилю у водоймах, схильних до «цвітіння» скупчення ціанобактерій встановлено в приповерхневому шарі на глибині 0,25–3 м, що знижує, таким чином, освітленість для інших видів, що мешкають у товщі води. У деяких водосховищах вітрове перемішування водних шарів вважається основною причиною припинення «цвітіння». У модельних і натурних дослідженнях було визначено критичну швидкість вітру, при якій відбувається перемішування плаваючих ціанобактерій – 2–3 м/с. Після шторму ціанобактерії концентруються в глибинних шарах. Емпірично встановлено зв'язок між біомасою ціанобактерій у поверхні зі швидкістю вітру:

Розробка екологічно безпечних технологій, процесів і устаткування

$$B_w = B_0(0,89 - 0,12W), \quad (1)$$

де B_w – біомаса водоростей (г/м^3); W – швидкість вітру на висоті 2 м (м/с). Особливо важливо відстежувати розподіл ціанобактерій в період цвітіння, оскільки вони впливають на якість вод і життєдіяльність інших організмів. У поєднанні з освітленістю і вмістом біогенних речовин товщина перемішаного шару визначає біомасу і первинну продукцію фітопланктону.

Товщина перемішаного шару (епілімніон) залежить від ступеня стратифікації й інтенсивності вітрового впливу. Але розростання водоростей обмежено фотичною зоною, глибина якої визначається каламутністю води і кількістю проникаючої сонячної радіації і, як правило, не збігається з товщиною епілімніона. У високопродуктивних водоймах зазвичай велика біомаса підтримується тільки в тонкому шарі і $z_e < z_m$, де z_e і z_m – відповідно товщина фотичного і перемішаного шарів. Співвідношення z_e/z_m відіграє важливу роль для водоростей, визначаючи величину відносин продукції (P) і деструкції (R). У результаті порівняння величин z_e/z_m і P/R встановлено, що оптимальне відношення P/R досягається у діатомових водоростей при відношенні z_e/z_m , 0,15–0,20, а у зелених – від 0,5 до 1,0. Зі збільшенням товщини перемішаного шару збільшується тривалість послідовних флуктуацій світла, що може впливати на фотосинтез фітопланктону. Якщо товщина евфотичної зони менше глибини, до якої поширюється турбулентність і вертикальна циркуляція, винос клітин за межі зони фотосинтезу буде призводити до зменшення об'єму фітопланктону.

Вважається, що синьо-зелені водорості домінують у водоймах із високим рН і низьким утворенням CO_2 завдяки здатності використовувати такі концентрації CO_2 , за яких у інших водоростей припиняється фотосинтез. Наприклад, для *Anabaena* оптимальна величина рН становить 7–8, для *Aphanizomenon* – 8,1–8,45, для *Microcystis* – 9–10 (Приймаченко, 1968; Jacoby, 2000). Однак у природних умовах ці дані не завжди підтверджуються. Дослідження впливу карбон (IV) оксиду на синьо-зелені водорості в масштабах водойми були проведені на озері Squaw Lake (Вісконсін, США). Північний басейн цього озера, який був використаний як контроль, відділений від південного центральним басейном. Протягом сезону в південний басейн ввели 80 т газоподібного CO_2 при постійному перемішуванні. Однак, «цвітіння» води почалося в обох басейнах в один і той же час. Отже, низька концентрація CO_2 не є чинником ініціювання «цвітіння». Швидше навпаки – синьо-зелені водорості, поглинаючи CO_2 , створюють несприятливі умови для інших водоростей за рахунок підключення середовища. Справа в тому, що в лужному середовищі підвищується частка HCO_3^- , а для низки синьо-зелених водоростей, зокрема для *Microcystis* і *Anabaena*, показана здатність засвоювати як джерело CO_2 переважно іони HCO_3^- у результаті утворення CO_2 за рахунок дегідратаційної активності карбоангідрази. Тим не менш, на даний час відомо, що в еукаріотичних клітинах мікрободоро-

стей активність карбоангідрази значно вище, ніж у клітинах синьо-зелених водоростей. Можливий також опосередкований вплив CO_2 на синьо-зелені водорості через зміну рН, результатом якого може бути зміна розчинності металів, форм фосфату, швидкості перемішування ціанофітів і хвороботворних бактерій, активності ферментів синьо-зелених водоростей. Вважається, що при нестачі світла синьо-зелені водорості можуть споживати екзогенні органічні речовини, тому високі концентрації легкоокислюваних органічних речовин також відносять до факторів, сприятливих для їх розвитку. Існує думка, що фітопланктон може навіть створювати конкуренцію бактеріопланктону в споживанні легкозасвоюваних розчинних органічних речовин.

Гідробіологічні спостереження підтверджують, що інтенсивний розвиток водоростей найчастіше відбувається в водоймах, збагачених органічними речовинами. Різноманіття проявів впливу органічних речовин на різні боки життєдіяльності водоростей (зростання, розмноження, накопичення біомаси, інтенсивність фотосинтезу, синтез білка, освітлення й утримання пігментів) і їх морфогенез указує, що їх функції не вичерпуються лише трофічним фактором.

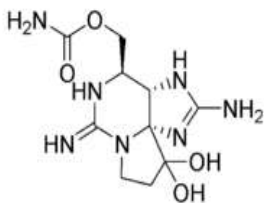
Існує гіпотеза, що діатомові і зелені водорості, що передують у водоймі розвитку синьо-зелених водоростей, продукують органічні сполуки, тим самим, покращуючи трофічні умови в водоймі для розвитку синьо-зелених водоростей. Крім того, існує припущення, що наявність гумінових речовин у воді гальмує розвиток синьо-зелених водоростей.

Розглянемо вплив на продуктивність ціаней біотичних факторів на рівні взаємодій у мікробіоценозах водного співтовариства. У слизових утвореннях синьо-зелених водоростей, а також на їх гетероцистах поселяються бактерії-супутники, біомаса яких зазвичай становить 10 % від загальної біомаси бактерій, але в деяких випадках може досягати 50–60 %. Фактично кожна колонія синьо-зелених водоростей є альгобактеріальним співтовариством. Супутні бактерії поставляють синьо-зеленим водоростям до 17 % CO_2 і за допомогою каталази руйнують гідроген пероксид, який накопичується в процесі росту синьо-зелених водоростей. Вони також синтезують і виділяють в середовище вітаміни групи В. Показано, що за наявності супутніх мікроорганізмів в культурах синьо-зелених водоростей більш інтенсивно перебігає гідроліз сечовини. Бактерії в процесі життєдіяльності створюють кисень виснажені мікрозони і цим сприяють фіксації Нітрогену водоростями. Посилення фіксації пояснюється тим, що ферментний комплекс, який відповідає за фіксацію Нітрогену, є високочутливим до кисню. Мікроорганізми, що мешкають в колоніальному слизу бентосних колоній *Microcystis* в процесі метаболізму можуть пов'язувати фосфор донних відкладень і екскретувати його, роблячи доступним для водоростей. Крім того, вони можуть змінювати фізико-хімічні умови в середині седиментів, стимулюючи також вивільнення фосфору. Відомо, що бактерії-супутники володіють більш високою інтенсивністю метаболізуватися.

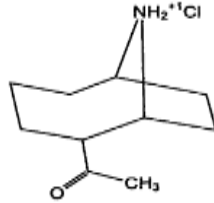
Розробка екологічно безпечних технологій, процесів і устаткування

Припускають, що вселення у водойми *Dreissena polymorpha* може стимулювати розвиток «цвітіння» *Microcystis aeruginosa*. Молюск засвоює дрібні водорості, а більші колонії *Microcystis* не споживає та відкидає їх із псевдофекаліями.

Токсини синьо-зелених водоростей. Синьо-зелені водорості здатні продукувати нейротоксини (анатоксини, саксітоксин), гепатотоксин (мікроцистин і нодулярін) і циліндроспермопсін.



Саксітоксин



Анатоксин

Токсини виявлені в 70 % «квітучих» водойм по всьому світу. Дані про токсичність тих чи інших видів частіш за все суперечливі, що, можливо, пов'язано з впливом на продукцію токсинів фізіологічного стану клітин, фази зростання, штаму і різних зовнішніх умов. Передбачається, що синьо-зелені водорості виділяють токсини для захисту від поїдання їх зоопланктоном. Однак в експерименті *Daphnia* з однаковою швидкістю поглинала колонії дикого (токсичного) штаму *Microcystis* і мутантного штаму, що не виробляє мікроцистин. Інша можлива роль токсинів – пригнічення росту водоростей-конкурентів. Відомо, що в водоймах, що заросли вищою водною рослинністю, «цвітіння», як правило, не відбувається. Це може пояснюватися конкуренцією за біогенні елементи і мікроелементи, які макрофіти поглинають у великій кількості. Крім того, макрофіти в процесі фотосинтезу насичують воду киснем, а також затінюють нижче розташовані шари води, що створює несприятливі умови для життєдіяльності синьо-зелених водоростей. Важливу роль відіграють метаболіти вищих водних рослин, що проявляють фітонцидні властивості і пригнічують розвиток водоростей.

Узимку *Microcystis* («споруутворююча» колонія) складається з одиничних живих клітин, які оточені масою мертвих, укладених в товстостінну оболонку-капсулу. Їх кількість збільшується до осені. В основному, вони концентруються на поверхні розділу вода-мулові відкладення, а активна вегетація *Microcystis* починається при весняному прогріванні води до 10–15 °С. Жива клітина починає ділитися, використовуючи в якості органічних речовин продукти розкладання мертвих клітин. Коли цей ресурс повністю утилізований, клітина осмотично поглинає з навколишнього середовища поживні речовини, а потім спливає в товщу води. Інші автори вважають, що *Microcystis* зимує на дні у вигляді вегетативних колоній. Існують дані про зимівлю й інших видів синьо-зелених водоростей на дні у вигляді вегетативних клітин, що було виявлено у *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae* і різних видів роду *Anabaena* [6]. Однак за даними Сіренко Л.А. [1] у процесі зимівлі колонії *Aphanizomenon* руйну-

ються дуже швидко. Вважають, що періодичне опускання на дно (період «спокою») – закономірне, фізіологічно обумовлене явище. Взимку, навіть при ідентичних сприятливих умовах, культури або різко уповільнюють зростання, або взагалі не ростуть, концентруючись на дні судин, і не фотосинтезують. Це дає підставу припускати, що розмноження *Microcystis* контролюється не тільки факторами середовища, а й певною генетичною програмою. Максимальний відсоток тих колоній, що вижили, спостерігається в мулі. У травні водорості піднімаються з дна й їх чисельність в придонному шарі зростає. Підйом водоростей починається ще під льодом, і в місцях масового скупчення йде не одночасно, а окремими партіями, що, ймовірно, пов'язано з різною підготовленістю окремих колоній до зимового спокою. По акваторії водосховища спливання відбувається одночасно. На мілководдях підйом йде швидше, а у гребель процес розтягнуто в часі, але рівень «цвітіння» там такий же через велику масу водоростей. Клітини зберігають здатність до поділу і фотосинтетичний апарат з мінімальними змінами, перебудова процесів метаболізму при переході в планктон здійснюється досить швидко. Активний розподіл колоній синьо-зелених відбувається в товщі води, що, мабуть, пояснює деякий розрив у часі спливання колоній і початку «цвітіння». У зв'язку з періодичною зміною рівня води у водосховищах Дніпра значна кількість синьо-зелених водоростей залишається на березі, висихаючи без води з утворенням щільних кірок. Навесні їх плівки, зволожені талими водами, покриваються молодими колоніями *Microcystis* і слугують однією з причин ранневесняного «цвітіння» мілководних заток і замкнутих водойм. Крім того, сухі колонії можуть переноситися на великі відстані і відновлювати життєдіяльність при попаданні в воду інших водойм.

У даній роботі проведено цілу низку експериментів із вивчення якісного і кількісного складу фітопланктону евтрофованих зон Кременчуцького водосховища.

Для визначення структурних характеристик фітопланктону відбирали проби води об'ємом 500 мл (рис. 2), які консервували розчином формальдегіду із розрахунку 1:100. Згущення проб проводили методом седиментації. Біомасу фітопланктону визначали розрахунково-об'ємним методом (г/м³) [7, 8]. Для цього чисельність конкретного виду водорості множили на об'єм його клітин. Визначення об'єму клітин проводили за загально прийнятими геометричними формулами на основі отриманих за допомогою окуляр-мікрометра лінійних розмірів конкретної водорості. Відносну щільність (до води) прісноводних водоростей приймали за 1,00 [6].

У ході досліджень було встановлено, що органічна речовина, яка відбиралася безпосередньо із плям цвітіння, на 99 % складається із біомаси виду *Microcystis aeruginosa*. Середній діаметр клітин цього виду ціанобактерій сягає 3,14 мкм [3]. Таким чином розмір середньостатистичної клітини мікроцистису, що має кулясту форму, дорівнює близько 15 мкм³, а її маса відповідно 15 мкг. Результати мікроскопування зразків

Розробка екологічно безпечних технологій, процесів і устаткування

показали концентрацію в них клітин мікроцистису понад 1 млн/см³. Ці дані візуально підтверджуються при центрифугуванні концентрованої органічної речовини з плям цвітіння протягом 40 хв. (рис. 3).



Рисунок 2 – Середовище відбору проб води



Рисунок 3 – Органічна речовина після центрифугування

Узагалі, продукційний процес є унікальним явищем, у якому тісно переплітаються взаємодія природних і антропогенних факторів. Відповідно до сучасних уявлень, продуктивність екосистеми визначається процесами енерго- і масообміну між біотичною компонентою і навколишнім середовищем. В евтрофованій водоймі синьо-зелені водорості розглядаються як центральна ланка системи «абіотичне середовище–біотична компонента» і моделюється як біохімічна машина, що засвоює з навколишнього середовища енергію та необхідні субстрати і продукує органічні речовини.

Відповідна цьому продукційному процесу математична модель включає дві складові – пов'язані між собою рівняння, що є:

- 1) моделлю фізичної складової біопродуктивності, яка описує процеси перенесення речовини й енергії у водному середовищі;
- 2) моделлю біологічної складової біопродуктивності, яка описує визначальні процеси асиміляції і дисиміляції вуглекислоти синьо-зеленими водоростями, динаміку біомаси.

Перша система рівнянь задає умови роботи фотосинтезуючої системи, а друга – описує динаміку продуктивності біологічної системи. Таким чином, в основу математичної моделі покладено динамічний підхід для рішення важливої задачі гідроекології –

вивчення причинно-наслідкових зв'язків між екологічними умовами та продуктивністю фітопланктону.

Імітаційні моделі продукційного процесу реалізовані на ПЕОМ як динамічні балансові структури блокового типу [9, 10]. Блокова структура моделі відображає скоріше особливості її реалізації на ПЕОМ, ніж суть процесів, що відбуваються в гідроекосистемі. Вся сукупність процесів розбивається на групи, в яких зв'язки усередині групи є більш тісними, ніж міжгрупові. Події в моделі мають часову спрямованість. При цьому слід враховувати дискретно-безперервний характер природних явищ у водоймі. Так, процеси, які відбуваються з фітопланктоном у водоймі протягом теплого літнього сезону року, носять, як правило, безперервний у часі характер. У той же час, можна виділити ряд «критичних точок» у холодні пори року, в яких ця безперервність порушується, або, принаймні, змінює свій характер. Кінцевий урожай (біомаса) синьо-зелених водоростей є результатом сукупності складних і взаємозалежних процесів, які перебігають у водному середовищі. При цьому різні процеси перебігають зі швидкостями, які відрізняються одна від одної на два і більше порядки. До найбільш швидких процесів відносяться теплоперенесення, дифузія CO₂, що відбуваються за долі хвилини. Інша група процесів відбувається в деякому «середньому» темпі, маючи постійний час порядку декількох годин. Це, наприклад, час появи нової генерації клітин у процесі розмноження. Нарешті, нарощування біомаси, динаміка сапробності водойми спостерігається протягом декількох діб і належить до групи повільних процесів. Тому в основу опису динаміки продуктивності покладено інтегрування рівнянь «середньої» групи, що моделюють процеси протягом кожної доби при «заморожених» параметрах, які описують зміну сапробності водойми.

При моделюванні динаміки біосистем використовують два типи моделей: емпіричні і функціональні [11–13]. Головна задача емпіричних моделей – описати, запропонувати аналітичне наближення до експериментальних даних. Такий опис виявляється корисним у багатьох ситуаціях, однак, він не містить ніякої інформації більше тієї, що була отримана у ході досліду, тоді як функціональне моделювання, яке засноване на уявленнях про способи функціонування об'єкта, пов'язане зі спробою дати пояснення описуваному біооб'єкту. Опис поведінки підсистеми рівня *i-1* може бути чисто емпіричним, тобто не містити жодного елемента, який належить до підсистеми рівня *i-2*, а може бути і змішаним – емпірико-функціональним, отже, може містити в собі параметри властиві підсистемам рівня *i-2* і нижче. Будь-яка функціональна модель, зрештою, йде коренями в емпіризм. Завжди можна побудувати таку емпіричну модель, щоб вона була погоджена з масивом експериментальних даних краще, ніж функціональна. Це впливає з того факту, що емпірична модель практично вільна від обмежень, у той час як можливість функціональної моделі (навіть якщо вона містить добре регульовані параметри) обмежуються покладеними в її основу допущеннями.

Розробка екологічно безпечних технологій, процесів і устаткування

У динамічних моделях значення змінних є функціями часу. Це змінні стану, змінні швидкості, допоміжні і керуючі змінні. При моделюванні динамічних систем повний набір рівнів кожного блоку називається його станом, оскільки цей набір дійсно вичерпним образом характеризує чисельні значення всіх змінних блоку в даний момент часу. Упорядкована певним чином сукупність станів усіх блоків утворює вектор стану моделі в цілому. Якщо модель містить m блоків, то цей вектор у момент часу t_k має вигляд

$$x(k) = \begin{pmatrix} x^1(k) \\ \vdots \\ x^m(k) \end{pmatrix}. \quad (2)$$

Зокрема, на момент початку розрахунку, тобто при $t=t_0$, значення всіх складових вектора $x(0)$ становлять початковий стан моделі. Він повинен бути заданий перед початком прогону моделі. Для здійснення прогону моделі необхідно задати наступні масиви даних:

- вектор параметрів моделі, який характеризує дане водне середовище, означену культуру ціаней;
- вектор початкового стану;
- набір екологічних елементів, які визначають реалізацію умов продукційного процесу;
- набір констант, які визначають регулювання фізичних і хімічних параметрів водного об'єкту.

Продукційний процес – це сукупність окремих взаємопов'язаних процесів, з яких фундаментальними є фотосинтез, дихання і ріст, в ході яких відбувається формування врожаю клітин фітопланктону. Продукційний процес залежить від умов зовнішнього середовища і сам перетворює довкілля через наступні фундаментальні біологічні процеси:

1) *фотосинтез* – при поглинанні CO_2 під впливом сонячної радіації ціаней створюють органічну речовину у вигляді асимілянтів. В залежності від інтенсивності інсоляції, гідродинамічного та температурного режимів водного об'єкту, концентрації CO_2 у середовищі, видових особливостей ціаней процес фотосинтезу може йти з більшою або меншою швидкістю.

2) *дихання* – забезпечує постачання енергією різних біохімічних процесів синтезу, пов'язаних із ростом, побудовою нових структурних елементів гідробіонтів, з транспортом речовин, а також з підтримкою життєдіяльності клітинних структур ціаней.

3) *ріст*, який безпосередньо взаємопов'язаний з фотосинтезом. Енергетичне забезпечення ростової функції з боку фотосинтезу є неодмінною умовою росту. Ріст є складовою частиною продукційного процесу, який супроводжується збільшенням маси і розмірів органел і клітини в цілому.

Найбільш елементарний показник росту фітопланктону – це приріст за певний проміжок часу:

$$\Delta M = M_2 - M_1. \quad (3)$$

Приріст сухої фітомаси не є вичерпною характеристикою при оцінці росту, оскільки не враховує хімічний склад фітомаси. Приріст сухої маси відбувається за якийсь інтервал часу Δt , тому вживається поняття абсолютної швидкості росту

$$\Delta M / \Delta t = (M_2 - M_1) / (t_2 - t_1), \quad (4)$$

відносного приросту

$$R_r = (M_2 - M_1) / [\bar{M}(t_2 - t_1)], \quad (5)$$

де \bar{M} – середня суха маса за період часу $t_2 - t_1$.

Згідно з роботами Х.Г. Тоомінга [14] найвища продуктивність може бути досягнута за наступних умов:

- формується оптимальний фотосинтетичний апарат;
- досягається найкраща за інтенсивністю і по якійсній спрямованості його робота;
- забезпечується найкраще використання продуктів фотосинтезу з найменшими їх витратами на процеси загального метаболізму і росту;
- хід цих процесів підтримується оптимальним співвідношенням чинників середовища: світла, тепла, вуглекислого газу і елементів мінерального живлення.

Передумовою для створення математичної моделі продукційного процесу є знання закономірностей залежності вищеназваних фундаментальних процесів від чинників зовнішнього середовища і від внутрішніх біологічних, видових та адаптивних особливостей ціаней у взаємозв'язку і в динаміці онтогенезу.

Розглянемо процес накопичення загальної біомаси фітопланктону на одиницю об'єму водного середовища:

$$\frac{dM}{d\tau} = k(\tau, \bar{v}_p, \bar{X}_q), \quad (6)$$

де M – суха біомаса фітопланктону; k – швидкість накопичення біомаси; τ – час; \bar{v}_p – вектор біологічних властивостей фітопланктону, що мають вплив на швидкість накопичення біомаси; \bar{X}_q – вектор факторів зовнішнього середовища, що має вплив на швидкість накопичення біомаси.

Поряд із процесом накопичення біомаси в популяції синьо-зелених водоростей частина біомаси відмирає і тому не може бути врахована при вимірюванні сухої біомаси у будь-який момент часу. З балансових міркувань суха вага біомаси фітопланктону на одиницю об'єму водного середовища в момент часу $(\tau + \Delta\tau)$ може бути записана у вигляді

$$M(\tau + \Delta\tau) = M(\tau) + \Delta\mu - \Delta\Omega, \quad (7)$$

де $\Delta\mu$ – суха вага біомаси, що сформувалася за час $\Delta\tau$; $\Delta\Omega$ – суха вага відмерлої біомаси за час $\Delta\tau$.

Приріст нової біомаси відбувається в основному за рахунок фотохімічних процесів, які протікають у пластидах, що містять пігментний апарат, і супроводжується поглинанням вуглекислоти із середовища. При цьому швидкість проходження процесу фотосинтезу істотно залежить від площі фотосинтезуючої поверхні та умов зовнішнього середовища, у яких відбувається процес, тобто

$$\Delta\mu = m[L(\tau), \bar{X}_q(\tau)]\Delta\tau, \quad (8)$$

де m – приріст сухої біомаси за одиницю часу; $L(\tau)$ – площа поверхні фотосинтезуючого апарата за будь-який момент часу τ .

Розробка екологічно безпечних технологій, процесів і устаткування

Що стосується відмерлої біомаси, то її зручно виразити у вигляді добутку деякої функції ω – відносної швидкості відмирання – на суху вагу біомаси. ω – це функція часу і залежить від віку організму та умов зовнішнього середовища. Функція ω визначається експериментально і стабільна для кожного виду. Тому

$$\begin{aligned} \Delta\Omega &= \omega M \Delta\tau, \\ \omega &= (\Delta\Omega/\Delta\tau)M^{-1}. \end{aligned} \quad (9)$$

Таким чином, суха вага біомаси дорівнює

$$M(\tau + \Delta\tau) = M(\tau) + \{m[L(\tau), \bar{X}_q(\tau)] - \omega[\tau, \bar{X}_q(\tau)] \cdot M(\tau)\} \Delta\tau. \quad (10)$$

З фізіологічної точки зору процес накопичення біомаси є результатом двох процесів: фотосинтезу – утворення органічної маси під впливом фотосинтетично активної радіації і дихання – витрати цієї біомаси на підтримку життєвих процесів в організмі.

Інтенсивність процесу фотосинтезу залежить від ряду факторів зовнішнього середовища: інтенсивності фотосинтетично активної радіації, концентрації CO₂ у середовищі, температури середовища, ступеню забезпеченості організму основними біогенними елементами живлення.

Дихання, відповідно до сучасних уявлень, складається з двох складових: дихання росту і дихання підтримки структурної біомаси. При цьому дихання росту залежить від інтенсивності фотосинтезу, а дихання підтримки пов'язане з біомасою організму.

Таким чином, величина добового приросту біомаси складає

$$m = \varepsilon(\bar{\Phi} - \bar{R}_1) - \bar{R}_2, \quad (11)$$

де m – добовий приріст біомаси на одиницю об'єму водного середовища за рахунок фотосинтезу; $\bar{\Phi}$ – добова величина істинного фотосинтезу на одиницю об'єму водного середовища; \bar{R}_1 – добова величина дихання росту на одиницю об'єму водного середовища; \bar{R}_2 – добова величина дихання підтримки на одиницю об'єму водного середовища; ε – коефіцієнт, що показує, скільки одиниць сухої речовини може бути отримане з вагової одиниці CO₂, засвоєної фітопланктоном (теоретично приймається рівним $\varepsilon = 0,67$).

Інтенсивність видимого фотосинтезу виражається залежністю

$$F = \Phi - R = (1 - c_1)\Phi, \quad (12)$$

де Φ – інтенсивність істинного фотосинтезу одиниці площі поверхні фотосинтезуючого апарата; R – інтенсивність дихання росту одиниці площі поверхні фотосинтезуючого апарата, $R = c_1\Phi$; c_1 – коефіцієнт дихання росту.

Апроксимація функції, що описує зв'язок інтенсивності видимого фотосинтезу з інтенсивністю потрапляючої на фотосинтетичний апарат фотосинтетично активної радіації, має вигляд

$$F = \frac{kbQ}{k+bQ} \quad (13)$$

де Q – фотосинтетично активна радіація; k – максимально можлива інтенсивність фотосинтезу при $Q \rightarrow \infty$; b – квантовий вихід, тобто кількість квантів світла, що необхідне для асиміляції однієї молекули CO₂.

Добова величина видимого фотосинтезу дорівнює

$$\bar{F} = \int_{\theta_2}^{\theta_1} F' d\theta, \quad (14)$$

де F' – миттєве значення видимого фотосинтезу на одиницю об'єму водного середовища; θ – часовий кут Сонця; $i\theta_1$, і θ_2 – відповідно момент сходу і заходу Сонця.

Як було сказано вище, у результаті процесу фотосинтезу утворюється органічна речовина, насамперед, у вигляді вуглеводів. Фонд вільних вуглеводів на кожному часовому кроці продукційного процесу являє собою баланс продуктів фотосинтезу і продуктів розпаду клітин (у результаті перенесення стресу або старіння), а також витрат на дихання

$$\frac{dC_{lab}}{dt} = \Phi_0 + C_{hydr} - R_0, \quad (15)$$

де C_{lab} – фонд вільних вуглеводів; Φ_0 – маса продуктів фотосинтезу; C_{hydr} – маса вуглеводів, що утворюються при розпаді речовини клітин; R_0 – витрати вуглеводів на дихання; t – час.

Витрати на дихання росту і підтримки моделюються з використанням концепції Мак-Крі [14] і з врахуванням зміни інтенсивності дихання в онтогенезі та під впливом температури середовища

$$\frac{dR}{dt} = \alpha_R \left[C_G \frac{dm}{dt} + C_m m \varphi_R \right], \quad (16)$$

де C_G – коефіцієнт витрат на дихання росту; C_m – коефіцієнт витрат на дихання підтримки; α_R – онтогенетична крива дихання; $\frac{dm}{dt}$ – приріст біомаси фітопланктону; m – маса фітопланктону; φ_R – температурна крива дихання.

Таким чином, на сьогоднішній день моделювання продукційних процесів гідроекосистем є важливою складовою прикладного аспекту – впровадження екологічних технологій щодо врегулювання евтрофікації водойм. У цілому, розробка технологічних рішень зі зниження продуктивності водних об'єктів залишається надзвичайно актуальним завданням екології. Розглянемо основні підходи щодо вирішення цього завдання.

На думку Сіренко Л.А. та Гавриленко М.Я. «прагнення до боротьби з точки зору законів екології неправильно в такій же мірі, як і нереально здійснення намірів, спрямованих на усунення самого явища «цвітіння» при збереженні причин, що його породжують, й умов, які оптимізують розвиток водоростей до вкрай високих рівнів» (цит. за Сіренко, Гавриленко, 1978). У зв'язку із цим слід вести мову не про боротьбу, а про методи усунення негативних наслідків «цвітіння» води.

Ці методи можна розділити на дві групи: профілактичні і регулюючі заходи. До профілактичних заходів відносять здійснення водоохоронних комплексів із захисту водних об'єктів від забруд-

Розробка екологічно безпечних технологій, процесів і устаткування

нення, виснаження і надмірного евтрофування. Це може бути реалізовано шляхом повного припинення скидання у водоймище неочищених і умовно очищених стічних вод промислових підприємств і побутових стоків, за рахунок підвищення ефективності очищення, використання «буферного захисту», введення зворотного водопостачання і замкнених циклів, розробки і впровадження маловодних і безвідходних технологій, запобігання і скорочення потрапляння поверхневого і сільськогосподарського стоку.

Регулюючі заходи можна розділити на три групи. До першої групи відносять заходи, спрямовані на зміну гідрологічних параметрів водойми. Ці заходи застосовні для водосховищ і проточних озер. До них відносять посилення проточності і збільшення водообміну, а також посилення розведення за рахунок припливу збіднених біогенними вод. Однак, у зв'язку із дефіцитом води застосування даного методу для переважної більшості водних об'єктів виявляється нереальним. Друга група об'єднує хімічні та фізико-хімічні методи регулювання рівня «цвітіння». До них відносять застосування різних альгіцидних препаратів. Однак, оскільки вибірково діючих на синьо-зелені водорості хімічних сполук поки не знайдено, їх не можна розглядати як ефективний засіб регулювання «цвітіння» у водоймах комплексного використання в зв'язку з їхньою потенційною небезпекою для інших гідробіонтів.

Крім того, ефект застосування альгіцидів є короткостроковим зважаючи на швидке падіння його концентрації і вироблення стійкості у водоростей. До числа хімічних методів також відносять застосування коагулянтів (наприклад, глинозему $Al_2(SO_4)_3 \cdot 18H_2O$). Однак, пластівці коагулянту утворюються й осідають в донні відкладення повільно, тому можуть застосовуватися тільки в безвітряну пору року, а водорості залишаються живими і здатні знову підніматися в товщу води при акумуляції коагулянту донними відкладеннями. До числа ефективних методів регуляції «цвітіння» відносять аерацію водної товщі, а також видалення мулових відкладень, які акумулюють запас біогенів і органічних речовин. Однак ці методи є досить дорогими, особливо в разі їх застосування в масштабах великих водосховищ (Сіренко, Гавриленко, 1978). Одним із найбільш ефективних методів в останні роки вважається внесення в водойму ячмінної соломи. Зокрема, показано інгібування росту *Microcystis* соломою, що розкладається. Даний ефект досягається за рахунок виділення фенольних речовин і окисного розпаду лігніну. З тією ж метою застосовується внесення опалого листя. Відомі також такі фізико-хімічні методи, як застосування як депресорів випаровування з поверхні водойми вторинних неомилених і гідрованих спиртів; затінення поверхні водойми суцільним покривом або плаваючими кулями; використання ультразвуку й ультрафіолетової радіації.

Однак ці методи не знайшли широкого поширення, і даних про їх ефективність украй мало. До біологічних методів регулювання рівня «цвітіння» відносять: внесення в середовище вірусів і

внутрішньоклітинних паразитів водоростей. Однак широке застосування цього методу неможливе через потенційну небезпеку їх для інших гідробіонтів і людини. Поряд із цим на даний час вважається перспективним використання екзометаболітов бактерій і актиноміцетів, що мають інгібуючу дію на синьо-зелені водорості, а також заселення водойм рослинноїдними рибами – білого амура (*Ctenorharyngodon idella* (Val.)), і строкатого товстолобика (*Aristichthys nobilis* (Rich.)). Однак, відомості про доцільність та ефективність їх широкого застосування дуже різні і частіше за все суперечливі. Відомі як випадки зниження рівня «цвітіння» в результаті заселення водойми рибами, так і випадки негативного ефекту, тобто відсутності впливу проведених заходів на біомасу синьо-зелених водоростей і, навіть, збільшення інтенсивності «цвітіння». Зниженню чисельності синьо-зелених водоростей можуть сприяти макрофіти, але слід відзначити, що їх вплив на розвиток «цвітіння» є неоднозначним. Наприкінці вегетаційного періоду та при розкладанні їх біомаси в водоймі підсилюються анаеробні процеси і відбувається збагачення води органічними і біогенними речовинами, що надає стимулюючої дії для розвитку «цвітіння».

Як природоохоронний захід, що спрямований на поліпшення екологічної ситуації у водоймі, може бути визнана технологія вилучення надлишкової органічної маси з екосистеми із подальшою її переробкою на біогаз шляхом метаногенезу або інших видів біоконверсії. З цією метою біомаса повинна підлягати попередньому концентруванню до необхідних значень, що забезпечить найбільш ефективний перебіг технологічного процесу. Наслідком біотехнологічної переробки біомаси синьо-зелених водоростей стане зменшення ступенів екологічного ризику та зниження рівня екологічної небезпеки від явищ «цвітіння» природних поверхневих вод.

ВИСНОВКИ.

1. Доведено, що «цвітіння» води є наслідком антропогенного впливу на екосистему як відповідна пристосувальна реакція останньої і, вочевидь, як новий етап її існування у змінених умовах середовища.

2. Встановлено та експериментально підтверджено, що головним акумулятором органічної речовини в період «цвітіння» Дніпра є представник фотосинтезуючих ціанобактерій – *Microcystis aeruginosa*.

3. Показано, що формування зон «цвітіння» природних вод, у тому числі Кременчуцького водосховища, впливають метеокліматичні фактори – швидкість вітру, температура середовища, інтенсивність сонячної інсоляції.

4. Вивчено якісний і кількісний склад фітопланктону евтрофованих зон Кременчуцького водосховища.

5. Із застосуванням моделей фізичної та біологічної складових біопродуктивності водойм, які описують процеси перенесення речовини й енергії у водному середовищі та визначальні процеси асиміляції і дисиміляції вуглекислоти синьо-зеленими водоростями, адаптовано математичні моделі дина-

Розробка екологічно безпечних технологій, процесів і устаткування

міки накопичення біомаси фітопланктону стосовно представників синьо-зелених водоростей, а також перебігу фотосинтезу у ціаней під впливом абіотичних факторів середовища. В основу математичної моделі покладено динамічний підхід для рішення важливої задачі гідроекології – вивчення причинно-наслідкових зв'язків між екологічними умовами та продуктивністю фітопланктону.

6. Показано, що застосування біоконверсії біомаси синьо-зелених водоростей дозволяє зменшити ступінь екологічного ризику впливу шкідливих продуктів життєдіяльності зазначених водоростей, а відповідно знизити рівень екологічної небезпеки гідроекосистем при дії несприятливих зовнішніх факторів природного середовища.

ЛІТЕРАТУРА

1. Сиренко Л.А. «Цветение» воды и эвтрофирование / Л.А. Сиренко, М.Я. Гавриленко. – К.: Наук.думка, 1978. – 232 с.
 2. Собченко В.А. Синезеленые водоросли. Желтозеленые водоросли. Бурые водоросли. Диатомовые водоросли / В.А. Собченко, Ю.М. Бачура, О.М. Храменкова. – Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2013. – 48 с.
 3. Nykyforov V. The biotechnological ways of blue-green algae complex processing / Malovanyu, M., Kozlovskaya T., Novokhatko O., Digtar S. // *Ester-European Journal of Enterprise Technologies*. – 2016. – No. 5/10 (83). – PP. 11–18.
 4. Шарафутдинова, Г.Ф. Первичная продукция, как важный параметр мониторинга поверхностных вод, на примере озер Карельского перешейка / Г.Ф. Шарафутдинова // *Известия РГПУ им. А.И. Герцена*.

– СПб.: РГПУ им. А.И. Герцена, 2012. – № 153 (2). – С. 129–134.
 5. Трифонова, И.С. Влияние климатических изменений и эвтрофирования на динамику планктонных популяций мезотрофного озера / И.С. Трифонова. – СПб., 2003. – 123 с.
 6. South G.R., Whittick A. *Introduction to Phycology* // Blackwell Scientific Publications. – Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, Melbourne, 1987. – 263 p.
 7. Щербак В.И. Методи досліджень фітопланктону / В.И. Щербак // *Методичні основи гідробіологічних досліджень водних екосистем*. – К., 2002. – С. 41–47.
 8. Хижняк М.І. Методологія вивчення угруповань водних організмів / М.І. Хижняк, М.Ю. Євтушенко. – К.: Український фітосоціологічний центр, 2014. – 269 с.
 9. Дмитриев В.В. Диагностика и моделирование водных экосистем / В.В. Дмитриев. – СПб., 1995. – 215 с.
 10. Шелутко В.А. Методы обработки и анализа гидрологической информации / В.А. Шелутко. – СПб., 2007. – 192 с.
 11. Лаврик В.І. Методи математичного моделювання в екології / В.І. Лаврик. – К.: Вид. дім «КМ Академія», 2002. – 203 с.
 12. Авдин В.В. Математическое моделирование экосистем / В.В. Авдин. – Челябинск: Изд-во ЮУрГУ, 2004. – 80 с.
 13. Меншуткин, В.В. Искусство моделирования (экология, физиология, эволюция) / В.В. Меншуткин. – Петрозаводск–Санкт-Петербург, 2010. – 416 с.
 14. Польовий А.М. Моделювання гідрометеорологічного режиму та продуктивності агроекосистем / А.М. Польовий. – К.: КНТ, 2007. – 348 с.

THE MAIN APPROACHES OF MATHEMATICAL MODELING OF BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF CYANOBACTERIA AS A RAW-MATERIAL BASE FOR BIOCONVERSION

A. Pasenko, O. Novokhatko, T. Kozlovs'ka, S. Digtar, O. Nikiforova

Kremenchuk Mykhailo Ostrohradskyi National University
 vul. Pershotravntva, 20, Kremenchuk, 39600, Ukraine. E-mail: pasenko2000@ukr.net

Purpose. To summarize the approaches of mathematical modeling of the process of hydro-ecosystem productivity under conditions of high eutrophication. **Methodology.** Using generalized principles and approaches of mathematical modeling, we have proposed a biotechnological solution to the problem of regulating of eutrophication level of a water body by bioconversion of biomass of cyanobacteria. **Results.** We have analyzed the influence of different groups of environmental factors, primarily abiotic, on the dynamics of the aquatic ecosystems productivity. We have analyzed the regularities of seasonal changes of algologic component in the biocenosis of water bodies. We have considered the dynamics of hydro-ecosystem biological productivity under conditions of high eutrophication. We have determined some quantitative and qualitative characteristics of the constituents of mathematical models of hydro-ecosystem productivity. **Originality.** For the first time, we have estimated the volumes of hydro-ecosystem phytoplankton production, proceeding the averaged data, which are typical for the algal bloom spell in the case of the Kremenchuk reservoir. **Practical value.** Theoretical background for the further modeling of eutrophication processes and development of biotechnological solutions on the settlement of the ecological balance of aquatic ecosystems was created. *References 14, no tables, figures 3.*

Key words: hydro-ecology, eutrophication, cyanobacteria, primary production, dynamics of productivity, mathematical model, bioconversion.

REFERENCES

1. Sirenko L.A., Sirenko, N.J. and Gavrilenko, L.A. (1978), "Cvetenie" vody i ehvtrofirovanie [The algal

bloom and eutrophication], Naukova dumka, Kiev, Ukraine.
 2. Sobchenko, V.A., Bachura, J.M., and Khramchenkov, O.M. (2013), *Sinezelenye vodorosli. Zhel-*

Розробка екологічно безпечних технологій, процесів і устаткування

tozelenye vodorosli. Burye vodorosli. Diatomovye vodorosli [Blue-green algae. Yellow-green algae. Brown algae. Diatoms], GGU im. F. Skoriny, Gomel, Belorussia.

3. Nykyforov, V., Malovanyy, M., Kozlovskaya, T., Novokhatko, O., Digtar, S. (2016), "The biotechnological ways of blue-green algae complex processing", *Ester-European Journal of Enterprise Technologies*, no. 5/10 (83), pp. 11–18.

4. Sharafutdinova, G. F. (2012), "Primary production, an important parameter in the surface water monitoring, in the case of the Karelian Isthmus lakes", *Izvestiya RGPU im. A.I. Gercena*, vol. 153, no. 2, pp. 129–134.

5. Trifonova, I.S. (2003), *Vliyanie klimaticheskikh izmeneniji evtrofirovaniya na dinamiku planktonnykh populyacij mezotrofnogo ozera* [The impact of climate change and eutrophication on dynamic soft the plankton populations in amezotrophic lake], SPb, Russia.

6. South, G.R., Whittick, A. (1987), *Introduction to Phycology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, Melbourne.

7. Scherbak, V. I. (2002), *Metodichni osnovi gidrobiologichnih doslidzhen' vodnih ekosistem* [The approaches for studying phytoplankton], Kiev, pp. 41–47, Ukraine.

8. Hizhnyak, M.I. and Yevtushenko, M.Yu. (2014), *Metodologiya vivchennya ugrupovan' vodnih organizmiv* [The methodology of studying communities of aquatic organisms], Ukrains'kij fitosociologichnij centr, Kiev, Ukraine.

9. Dmitriev, V.V. (1995) *Diagnostikaimodelirovanievodnyhehkosistem* [Diagnostics and modeling of aquatic ecosystems], SPb, USSR.

10. Shelutko, V. A. (2007), *Metodyobrabotkiianalizagidrologicheskoinformacii* [Methods of processing and analysis of hydrological information], SPb, Russia.

11. Lavrik, V.I. (2002), *Metodi matematichnogo modelyuvannya v ekologii* [Methods of mathematical modeling in ecology], Vid. dim "KM Akademiya", Kiev, Ukraine.

12. Avdin, V.V. (2004), *Matematicheskoe modelirovanie ekosistem* [Mathematical modeling of ecosystems], Izd-voYuUrGu, Chelyabinsk, Russia.

13. Menshutkin, V.V. (2010), *Iskusstvo modelirovaniya (ekologiya, fiziologiya, ehvolyuciya)* [The art of modeling (ecology, physiology, evolution)], Petrozavodsk–Saint-Petersburg, Russia.

14. Pol'ovyy, A.M. (2007), *Modelyuvannya hidrometeorologichnoho rezhymu ta produktyvnosti ahroekosystemy* [Simulation mode hydrometeors logical and agro-ecosystem productivity], Kiev, KNT, Ukraine.