КОМПЬЮТЕРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И МОДЕЛИРОВАНИЕ 2017 Т. 9 № 2 С. 211−246
DOI: 10.20537/2076-7633-2017-9-2-211-246

Ки&М

АНАЛИЗ И МОДЕЛИРОВАНИЕ СЛОЖНЫХ ЖИВЫХ СИСТЕМ

УДК: 574.58.001.573+519

Исследование взаимосвязей размерных и продукционных характеристик фито- и зоопланктона в Вислинском и Куршском заливах Балтийского моря. Часть 1. Статистический анализ данных многолетних наблюдений и разработка структуры математической модели трофической цепи планктона

К. А. Подгорный[1,a], О. А. Дмитриева[1], А. С. Семенова[1], А. В. Леонов[2]

[1] Атлантический НИИ рыбного хозяйства и океанографии («АтлантНИРО»),
Россия, 106022, г. Калининград, ул. Дмитрия Донского, д. 5

[2] Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН,
Россия, 117997, г. Москва, Нахимовский проспект, д. 36

E-mail: [a] kapborok@mail.ru

Получено 15.10.2016, после доработки — 17.01.2017.
Принято к публикации 01.03.2017.

В данной работе исследованы статистические взаимосвязи между размерными и продукционными характеристиками фито- и зоопланктона, обитающего в водах Вислинского и Куршского заливов Балтийского моря. Исследования фито- и зоопланктона в пределах российских частей акваторий Вислинского и Куршского заливов проводили ежемесячно (с апреля по ноябрь) в рамках программы многолетнего мониторинга состояния экосистем заливов. Размерная структура планктонных организмов — основа понимания развития продукционных процессов, механизмов формирования видового разнообразия планктона и функционирования экосистем заливов. По результатам работы установлено, что максимальная скорость фотосинтеза и величина интегральной первичной продукции меняются по степенному закону с изменением среднего ценотического объема клеток фитопланктона. Полученный результат показывает, что чем меньше размер клеток водорослей в фитопланктонных сообществах, тем активнее в них протекают процессы метаболизма и тем эффективнее усваивается солнечная энергия. Показано, что формирование видового разнообразия планктона в экосистемах заливов самым тесным образом связано и с размерной структурой планктонных сообществ, и с особенностями развития продукционных процессов. Предложена структура пространственно однородной математической модели планктонной трофической цепи для экосистем заливов, учитывающая размерные спектры и характеристики фито- и зоопланктона. Параметры модели — размерно-зависимые показатели, аллометрически связанные со средними объемами клеток и организмов в разных диапазонах их размеров. В модели предложен алгоритм изменения во времени коэффициентов предпочтения в питании зоопланктонных организмов. Разработанная размерно-зависимая математическая модель водных экосистем позволяет учесть воздействие турбулентного обмена на размерную структуру и временную динамику планктонной пищевой цепи Вислинского и Куршского заливов. Модель может быть использована для исследования различных режимов динамического поведения планктонной системы в зависимости от изменений значений ее параметров и внешних воздействий, а также для количественной оценки перераспределения потоков вещества в экосистемах заливов.

Ключевые слова: экосистема, биогенные вещества, фитопланктон, зоопланктон, планктонный детрит, размерная структура, максимальная скорость фотосинтеза, интегральная первичная продукция, продукция зоопланктона, аллометрическое масштабирование, индекс видового разнообразия Шеннона, математическое моделирование, экологическая имитационная модель, турбулентный обмен

© 2017 Константин Алексеевич Подгорный, Ольга Александровна Дмитриева,
Анна Сергеевна Семенова, Александр Васильевич Леонов

COMPUTER RESEARCH AND MODELING
2017 VOL. 9 NO. 2 P. 211−246
DOI: 10.20537/2076-7633-2017-9-2-211-246

Ки&М

ANALYSIS AND MODELING OF COMPLEX LIVING SYSTEMS

UDK: 574.58.001.573+519

Investigation of the relationships of the size and production characteristics of phyto- and zooplankton in the Vistula and Curonian lagoons of the Baltic Sea. Part 1. The statistical analysis of long-term observation data and development of the structure for the mathematical model of the plankton food chain

K. A. Podgornyj[1a], O. A. Dmitrieva[1], A. S. Semenova[1], A. V. Leonov[2]

[1] Atlantic Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (AtlantNIRO),
5 Dm. Donskoy st., Kaliningrad, 106022, Russia

[2] Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences,
36 Nakhimovskii prospect, Moscow, 117851, Russia

E-mail: [a] kapborok@mail.ru

Received 15.10.2016, after completion — 17.01.2017.
Accepted for publication 01.03.2017.

In the paper the statistical relationships between the size and production characteristics of phytoplankton and zooplankton of the Vistula and Curonian lagoons, the Baltic Sea, were investigated. Research phytoplankton and zooplankton within the Russian part of the area of the Vistula and the Curonian lagoon was carried out on the monthly basis (from April to November) within the framework of long-term monitoring program on evaluating of ecological status of the lagoons. The size structure of plankton is the basis for understanding of the development of production processes, mechanisms of formation of the plankton species diversity and functioning of the lagoon ecosystems. As results of the work it was found that the maximum rate of photosynthesis and the integral value of the primary production with a change in cell volume of phytoplankton are changed according to a power law. The result shows that the smaller the size of algal cells in phytoplankton communities the more actively occur metabolism and the more effective they assimilate the solar energy. It is shown that the formation of plankton species diversity in ecosystems of lagoons is closely linked with the size structure of plankton communities and with features of development of the production processes. It is proposed the structure of a spatially homogenous mathematical model of the plankton food chain for the lagoon ecosystems taking into account the size spectrum and the characteristics of phytoplankton and zooplankton. The model parameters are the size-dependent indicators allometrically linked with average volumes of cells and organisms in different ranges of their sizes. In the model the algorithm for changes over time the coefficients of food preferences in the diet of zooplankton was proposed. Developed the size-dependent mathematical model of aquatic ecosystems allows to consider the impact of turbulent exchange on the size structure and temporal dynamics of the plankton food chain of the Vistula and Curonian lagoons. The model can be used to study the different regimes of dynamic behavior of plankton systems depending on the changes in the values of its parameters and external influences, as well as to quantify the redistribution of matter flows in ecosystems of the lagoons.

Keywords: ecosystem, nutrients, phytoplankton, zooplankton, plankton detritus, size structure, the maximum rate of photosynthesis, integrated primary production, zooplankton production, allometric scaling, Shannon index of species diversity, mathematical modeling, ecological simulation model, turbulent exchange

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2017, vol. 9, no. 2, pp. 211–246 (Russian).

© 2017 Konstantin A. Podgornyj, Olga A. Dmitrieva, Anna S. Semenova, Alexander V. Leonov

Введение

Роль живого вещества водных экосистем в трансформации и круговороте соединений важнейших биогенных элементов — один из фундаментальных вопросов, который изучается на стыке нескольких научных дисциплин (таких, например, как биогидрохимия, биофизика сложных природных систем, гидробиология, гидрофизика). Особый интерес представляет изучение важнейших регуляторных механизмов, поддерживающих сложившееся биологическое разнообразие водных экосистем определенного типа, обеспечивающих их структурную и функциональную устойчивость. Изучение таких фундаментальных вопросов основано на применении развивающейся и совершенствующейся методологии системного анализа и математического моделирования [Подгорный, Леонов, 2015]. Именно на этой основе можно разрабатывать эффективные методы количественных исследований характеристик живого вещества под воздействием основных физических, химических и биологических процессов. При этом учитывают меняющиеся в пространстве и во времени факторы среды обитания (температура, освещенность, прозрачность водной среды, водный режим, биогенная нагрузка), которые выступают в качестве основных регуляторов изменения биомасс гидробионтов, скоростей трансформации и круговорота биогенных веществ (БВ) в водоемах.

Важнейший этап разработки математической модели экосистемы — определение ее модельных переменных. Проблема состоит не в том, какие количественные показатели использовать (численность, общую биомассу, сухой вес, энергетический эквивалент), а в подразделении спектра организмов на ряд отдельных составляющих. Чисто биологический подход, основанный на таксономической классификации, ограничен в применении. Для больших моделей экосистем возникает потребность в более крупных единицах. Очень трудным и все еще плохо изученным вопросом моделирования является методика оценки значений эмпирических параметров математической модели [Подгорный, Леонов, 2015]. Одним из перспективных путей решения указанных выше проблем является использование аллометрического масштабирования (степенных зависимостей) относительно веса или размера организмов [Moloney, Field, 1989; Moloney, Field, 1991; Gin et al., 1998; Finkel, 2001; Poulin, Franks, 2010; Banas, 2011; Våge et al., 2013; Finkel et al., 2016; Shimoda et al., 2016], поскольку многие физиологические параметры и скорости метаболических процессов описывают степенными функциями в зависимости от линейных размеров, объемов или весов организмов [Andersen et al., 2016]. Такой подход составляет основу современной метаболической теории в экологии (*Metabolic theory in ecology* — MTE), которую используют для анализа и оценки влияния биотических и абиотических факторов на метаболические процессы с участием гидробионтов, а в конечном итоге — на процессы переноса и трансформации БВ в экосистемах в целом [Alcaraz, 2016].

Некоторые из таких степенных зависимостей, первоначально установленные эмпирическим путем для пойкилотермных пелагических животных, теоретически обоснованы на основе принципов подобия и анализа размерностей (в том числе и фрактальной) [Okie, 2013]. Подобные зависимости широко используют и для оценки скоростей потребления питательных веществ, экскреции соединений биогенных элементов, скорости дыхания и т. п. [Moloney, Field, 1989; Алимов и др., 2013].

Все физиологические и биохимические процессы у гидробионтов зависят также от соотношения площади поверхностей и объемов клеток и организмов [Okie, 2013]. Площади поверхностей, в частности, влияют на скорости и пространственную организацию биохимических реакций, активность реакционных центров у ферментов, эффективность функционирования фотосинтетических систем у клеток фитопланктона. Объем биологических систем ограничивает размер площадей соответствующих поверхностей, причем в основе таких ограничений лежат как геометрические, так и биофизические принципы, которые обеспечивают наиболее оптимальные для организма условия его функционирования. Показано [Okie, 2013], что зависимость между площадью поверхности S_{surf} и объемом клеток V_{Cell} можно представить в следующем общем виде: $S_{Surf} = V_{Cell}^{D_{Fr}/3}$, где показатель степени D_{Fr} представляет собой фрактальную (дроб-

ную) размерность $\left(2 \le D_{Fr} \le 3\right)$. В предельном случае, если $D_{Fr} = 2$, поверхность является истинно двумерной поверхностью. Тогда $S_{Surf} = V_{Cell}^{2/3}$, а $S_{Surf} / V_{Cell} = V_{Cell}^{-1/3}$. Это означает, что пропорции, которые характеризуют форму клетки, существенно не изменяются при изменении ее размеров, то есть рост клетки происходит изометрически. Многими эмпирическими исследованиями показано, что в силу ряда адаптационных механизмов могут иметь место существенные отклонения от чисто изометрического роста. Это приводит не только к изменению фрактальной размерности и существенному изменению соотношения S_{Surf} / V_{Cell}, но также и к соответствующим изменениям скоростей метаболических процессов [Huete-Ortega et al., 2012].

В сравнении с крупными мелкие клетки фитопланктона обладают, как правило, более высокой удельной скоростью роста при низких концентрациях БВ в водной среде, у них высокие соотношения S_{Surf} / V_{Cell} [Gin et al., 1998; Bec et al., 2008] и низкая скорость погружения, обеспечивающая возможность дольше находиться в фотических слоях воды [Cermeño et al., 2005]. По предположениям некоторых исследователей [Gin et al., 1998; Raven, Kübler, 2002; Okie, 2013], движение в воде мелких клеток фитопланктона характеризуется малыми числами Рейнольдса и наличием диффузионных пограничных слоев вблизи поверхности клеток, что может существенно нивелировать положительное влияние S_{Surf} / V_{Cell} на скорости метаболических процессов. Увеличение размеров клеток фитопланктона снижает коэффициент поглощения солнечной радиации хлорофиллом «*a*» и вероятность активации соответствующих фотосинтетических систем (ФС1 и ФС2). Следствием этого является снижение скорости первичного продуцирования при увеличении времени и затрат энергии на синтез пигмент-протеиновых комплексов. При рассмотрении размерных спектров и скоростей метаболических процессов надо учитывать механизм вертикального перемешивания воды, влияние бокового турбулентного обмена (ТО), дифференциальный перенос течениями, зависящий от размеров организмов [Kiørboe, Saiz, 1995; Karp-Boss et al., 1996; Metcalfe et al., 2004; Cermeño et al., 2005; Peters et al., 2006; Guasto et al., 2012; Prairie et al., 2012; Clayton et al., 2013; Barton et al., 2014]. «Размерные сдвиги» в сообществах могут быть результатом сложной комбинации изменений размеров клеток одного и того же вида, а также изменений, связанных с заменой одних видов планктонных организмов на другие, с более крупным или, наоборот, более мелким размером [Cermeño et al., 2005]. Однако изменения размеров часто связывают только с изменениями скоростей метаболических процессов, и при этом совершенно не учитывают важность эффектов bottom-up и top-down [Kagami, Urabe, 2001]. Практически не решены вопросы формулирования, параметризации и включения в модели водных экосистем хеморецепции, поведенческих и адаптационных взаимодействий типа «хищник–жертва» для разноразмерных классов организмов [Kiørboe, Saiz, 1995; Guasto et al., 2012; Våge et al., 2013; Visser, Fiksen, 2013; Andersen et al., 2016], механизмов пищевого поведения, формирования оптимальных диет, механизмов переключения питания хищников на разные виды пищи в зависимости от их размеров, предпочтения и пищевой ценности жертв [Gentleman et al., 2003], зависимости размеров организмов от абиотических и биотических условий. Даже этих немногих фактов достаточно для того, чтобы понять сложность и важность проблемы взаимосвязи между скоростями физиологических, метаболических процессов и размерами организмов.

Остановимся кратко на используемой методологии теоретического (модельного) описания зависимостей скоростей потребления БВ и роста размеров клеток фитопланктона [Litchman et al., 2007; Verdy et al., 2009]. При использовании теоретических (обычно хемостатных) моделей предполагают, что все клетки одновидовые, одинакового размера и сферической формы, с наличием в среде одного БВ, не лимитирующего развитие клеток. Рассматривают условия, близкие к стационарным, оптимальным по температуре воды (T_w) и ее освещенности (I_w). В таких моделях не учтены конкурентные взаимодействия типа «хищник–жертва». Как правило, основой таких моделей служит модель Друпа [Droop, 1973] или ее модификации с различными дополнениями.

В 1967 г. Ричард Дагдейл [Dugdale, 1967], по-видимому, впервые использовал уравнения ферментативной кинетики для моделирования динамики фитопланктонного сообщества. Им было высказано предположение о том, что в таких моделях по аналогии с ферментативной кинетикой удельная скорость (V) потребления БВ клетками фитопланктона может быть описана на основе кинетического уравнения Михаэлиса–Ментен (ММ), а точнее Михаэлиса–Ментен–Моно:

$$V = \frac{V_{\max} S}{K_m + S},$$

где $V_{\max}$ — максимальная скорость потребления БВ, S — концентрация субстрата (БВ) в водной среде, K_m — константа полунасыщения для данного БВ.

После ряда экспериментальных работ по измерению $V_{\max}$ и K_m, выполненных на разных видах как пресноводного, так и морского фитопланктона, модель ММ прочно закрепилась в практике математического моделирования водных экосистем. Тем не менее по поводу корректности применения уравнения ферментативной кинетики следует сделать несколько важных замечаний.

В своей работе Дагдейл [Dugdale, 1967] отмечал, что организмы и виды фитопланктона имеют один диапазон значений констант полунасыщения K_m, в то время как фитопланктонные сообщества — совсем другой диапазон значений, и эти различия статистически достоверны. В этой же работе было высказано предположение о том, что потребление биогенных элементов фитопланктоном не обязательно должно протекать в соответствии именно с ферментативной кинетикой ММ. Возможно, что модель ММ — это всего лишь более или менее удачная аппроксимация процесса потребления соединений биогенных элементов [Dugdale, 1967], а реальный механизм может быть совсем другим и получен из других, биофизических принципов [Aksnes, Egge, 1991; Armstrong, 2008; Aksnes, Cao, 2011; Fiksen et al., 2013; Lindemann et al., 2016]. И хотя формально (только по форме) получаемые при этом соотношения можно свести к уравнению, внешне похожему на кинетическое уравнение ММ, однако физический и биофизический смысл входящих в эти уравнения коэффициентов будет совершенно разным. ММ-модели [Aksnes, Egge, 1991; Armstrong, 2008; Aksnes, Cao, 2011; Fiksen et al., 2013; Lindemann et al., 2016] позволяют исследовать зависимость параметров моделей от размерных характеристик клеток фитопланктона.

В работе Френкса [Franks, 2009] по результатам применения и тестирования 10 математических моделей одинаковой структуры ($N-P-Z$-модели) было установлено, что значения констант полунасыщения K_m при описании поглощения, например азота аммония и азота нитратов, могут различаться более чем на два порядка. Это связано с тем, что почти все экспериментальные работы по определению значений $V_{\max}$ и K_m для фитопланктона фактически нарушают некоторые (а в ряде случаев даже все) предположения, которые лежат в основе формулирования модели ММ (связаны с постоянством условий среды и параметров потребления БВ). Так, например, в течение экспериментов по культивированию водорослей концентрация питательных субстратов в среде существенно снижается. Следовательно, и скорости поглощения биогенных элементов определяются не как скорости в начальной фазе экспоненциального роста. Это не согласуется с базовыми положениями кинетики ММ и условием постоянства параметров потребления. Далее, нет никаких оснований полагать, что отдельная клетка фитопланктона кинетически будет вести себя точно так же, как и фермент [Franks, 2009]. Фитопланктон способен существенно менять свой метаболизм в зависимости от изменений условий окружающей среды. Например, в работе [Aksnes, Egge, 1991] показано, что максимальная скорость потребления биогенных элементов $V_{\max}$ прямо пропорциональна количеству активных центров ферментов (transporters) на единицу площади поверхности клетки в данный момент времени. Значения $V_{\max}$ и K_m зависят от условий по T_w и I_w, интенсивности процессов ТО, диффузион-

ных процессов вблизи мембраны клетки и скорости ее собственного перемещения в той среде, где содержится питательный субстрат [Karp-Boss et al., 1996; Peters et al., 2006; Barton et al., 2014]. Совсем не очевидно, что динамика потребления БВ отдельными видами фитопланктона останется неизменной, если эти виды будут образовывать сообщество [Franks, 2009]. В полисубстратной среде динамика поглощения отдельных субстратов сообществом фитопланктона будет отличаться от динамики поглощения субстратов отдельными его видами. Также важно и то, что процесс потребления БВ может сопровождаться насыщением клеток фитопланктона по ресурсу, и тогда следует применять не модель ММ, а модели с клеточной квотой [Flynn, 2008].

Результаты как теоретических, так и практических исследований позволяют говорить о том, что константа полунасыщения K_m представляет собой достаточно сложный, «комбинированный» параметр. Его значение сильно варьирует, что связано со многими источниками неопределенностей [Fiksen et al., 2013]. Модель ММ практически невозможно использовать при низких концентрациях соединений биогенных элементов в водной среде. При таких условиях модель ММ приводит к существенным ошибкам. Поэтому в этом случае нужно переходить к разным вариантам биофизических моделей диффузионно-лимитированного потребления, которые учитывают наличие диффузионных пограничных слоев вблизи поверхности клеток фитопланктона, размеры и форму клеток, концентрацию биогенных элементов не только в водной среде, но также и на клеточной поверхности (мембране), собственную подвижность клеток [Aksnes, Egge, 1991; Armstrong, 2008; Aksnes, Cao, 2011; Fiksen et al., 2013; Lindemann et al., 2016]. Такие модели потребления объединяют в себя и физический транспорт соединений биогенных элементов посредством процесса диффузии, и активный биологический транспорт веществ через клеточную мембрану.

Если рост клеток происходит в близких к стационарным условиям, то удельная скорость V потребления БВ и клеточная квота Q [Droop, 1973] для данного БВ оказываются сбалансированными, а удельная скорость роста μ клеток фитопланктона может быть в первом приближении рассчитана по формуле $\mu = V/Q$. В более сложных моделях вводят понятие минимальной клеточной квоты [Droop, 1973] и удельную скорость роста μ клеток фитопланктона задают выражением [Litchman et al., 2007; Verdy et al., 2009]

$$\mu = \mu_\infty \left(1 - \frac{Q_{\min}}{Q}\right),$$

где μ_∞ — максимальная скорость роста клеток при отсутствии лимитирования по БВ и неограниченной клеточной квоте Q, $Q_{\min}$ — минимальное значение клеточной квоты. Иногда рассматривают значения и минимальной, и максимальной клеточной квоты $Q_{\max}$, а удельную скорость потребления БВ клетками фитопланктона вычисляют по формуле [Verdy et al., 2009]

$$V = V_{\max}\left(\frac{Q_{\max} - Q}{Q_{\max} - Q_{\min}}\right)\frac{S}{K_m + S}.$$

Скорости потребления БВ и роста клеток фитопланктона зависят от ряда эмпирических параметров: $V_{\max}$, K_m, μ_∞, $Q_{\min}$, $Q_{\max}$. Идея многих как теоретических, так и экспериментальных работ состоит в том, чтобы найти взаимосвязи этих параметров с размером или объемом клетки. Если такие зависимости могут быть установлены, то становится возможным всестороннее исследование поведения моделей в зависимости от объема или размера клетки. Во многих работах показано, что для математического описания взаимосвязей между параметрами $V_{\max}$, K_m, μ_∞, $Q_{\min}$, $Q_{\max}$ и объемом V_{Cell} клеток можно использовать степенные зависимости (вида aV_{Cell}^b, где a и b — эмпирические параметры) [Litchman et al., 2007; Verdy et al., 2009].

Большой массив данных (для 76 видов водорослей) использовали при исследовании зависимости 840 значений $V_{\max}$ и K_m, характеризующих кинетику поглощения соединений азота $\left(NH_4^+, NO_3^-\right)$, от размеров клеток фитопланктона и от соотношений S_{Surf}/V_{Cell} [Hein et al., 1995]. Диапазон размера водорослей и соотношения S_{Surf}/V_{Cell} составлял соответственно 10^{15} и 10^4. Было показано, что максимальная скорость потребления азота аммония и азота нитратов микроводорослями существенно выше, чем макроводорослями. Значения K_m были существенно выше у макроводорослей. Для всего размерного диапазона водорослей максимальная скорость потребления азота (в форме NH_4^+ и NO_3^-) в значительной степени связана со значением S_{Surf}/V_{Cell}. Значения K_m уменьшаются по мере роста соотношения S_{Surf}/V_{Cell}. Таким образом, водоросли с высокими значениями S_{Surf}/V_{Cell} требуют более низких концентраций соединений азота $\left(NH_4^+, NO_3^-\right)$ во внешней среде, для того чтобы достичь полунасыщения и насыщения клеток этими веществами. Эффективность потребления БВ при низких их концентрациях во внешней среде, характеризуемая параметром $\alpha = V_{\max}/K_m$, также увеличивается по мере роста соотношения S_{Surf}/V_{Cell}. Аналогичные выводы были получены при исследовании зависимости между размерными характеристиками клеток фитопланктона и скоростью поглощения минерального фосфора. Таким образом, взаимосвязи между характеристиками скоростей потребления БВ и соотношениями S_{Surf}/V_{Cell} показывают, что микроводоросли более эффективно аккумулируют ресурсы из внешней среды в сравнении с макроводорослями, причем морской и пресноводный фитопланктон имеют достаточно схожие эколого-физиологические особенности [Edwards et al., 2012].

Необходимо обратить самое пристальное внимание на вопрос о переносимости результатов строго контролируемых лабораторных экспериментов (и построенных на этой основе математических моделей) на результаты полевых исследований и наблюдений [Подгорный, Леонов, 2015]. Использовать значения теоретических (или оцененных в экспериментах) эмпирических коэффициентов в расчетах на моделях для реальной водной экосистемы нужно с определенной осторожностью. Убедительно показано, что значения параметров продукции фитопланктона от объема клеток, полученные по данным наблюдений, существенно отличаются от аналогичных теоретических значений параметров [Marañón, 2008]. Это может быть результатом нарушения принципов подобия (геометрического, термодинамического, физико-химического и др.) объектов и процессов [Подгорный, Леонов, 2015], видоспецифических особенностей фитопланктонного сообщества в естественных условиях [Kagami, Urabe, 2001; Marañón, 2008; Marañón at al., 2013], различий масштабов временно́й изменчивости биологических и гидрофизических процессов, изменчивости фотопериода и абиотических условий в водоеме, лимитирования по условиям I_w и содержанию БВ, дифференцированного их влияния на скорость роста у разных видов фитопланктона в зависимости от потребностей в тех или иных БВ (клеточные квоты) [Kagami, Urabe, 2001]. Нередко значения тех или иных констант и эмпирических коэффициентов берут из литературных данных, используя при этом опыт расчетов по другим моделям водных экосистем (зачастую экосистем разного типа). Однако по-настоящему качественную модель можно получить только на основании наблюдений за состоянием той экосистемы, для которой разрабатывали модель [Franks, 2009]. Всегда надо помнить о том, что пользоваться литературными оценками констант можно, если в моделях рассмотрены одинаковые переменные и подобна структура уравнений, описывающих динамику веществ. Кроме того, сами моделируемые системы должны быть подобны по своим морфометрическим и гидрологическим условиям, иметь сходную пространственно-временну́ю динамику развития гидрофизических, гидрохимических и гидробиологических процессов. В противном случае неизбежны существенные ошибки.

Важное направление современных работ связано с изучением скоростей процесса фотосинтеза и с использованием эмпирических аллометрических и/или биооптических моделей [Finkel, Irwin, 2000; Finkel et al., 2004]. При этом многие аллометрические модели расчета скорости фотосинтеза не учитывают зависимость эффективности поглощения света от размера клеток. Чисто биооптические модели также имеют свои ограничения: они часто недоучитывают влияние размеров клеток на скорость фотосинтеза при низких концентрациях внутриклеточных пигментов и обратную зависимость этих концентраций от диаметра клеток. Для устранения этих недостатков предложено применять комбинацию из аллометрической и биооптической моделей [Finkel, Irwin, 2000; Finkel et al., 2004]. Таким образом, использование степенной зависимости скорости фотосинтеза от размеров клетки существенно и служит важным фактором разработки комбинированных моделей.

Исследования размерной структуры сообществ фито- и зоопланктона важны для понимания процессов, которые происходят на уровне экосистемы в целом [Paredes, Montecino, 2011; Andersen et al., 2015; Andersen et al., 2016; Finkel et al., 2016]. Любые значимые изменения размерных спектров гидробионтов приводят к соответствующим изменениям структуры пелагических трофических сетей и перераспределению потоков вещества и энергии, изменениям скоростей биогидрохимической трансформации БВ. Изменения абиотических и биотических условий, размерного состава фито- и зоопланктона, трофических взаимодействий в сообществах, циклов биогенных элементов, уровней биологического разнообразия взаимосвязаны и взаимозависимы. Поэтому, рассматривая различные аспекты влияния размерной структуры гидробионтов на скорости метаболических процессов, продукционные характеристики, необходимо исследовать и взаимосвязь уровня биологического разнообразия с размерной структурой (в частности) фито- и зоопланктона в водных экосистемах.

Задача данного исследования состоит в следующем: 1) в оценке по результатам многолетних полевых наблюдений статистических взаимосвязей между размерными, некоторыми продукционными параметрами и индексами видового разнообразия фито- и зоопланктона Вислинского и Куршского заливов; 2) в разработке структуры пространственно однородной математической модели четырехкомпонентной трофической цепи планктона (ТЦП) водных экосистем заливов. Переменными ТЦП-модели служат БВ, фито-, зоопланктон и планктонный детрит. Модель учитывает размерные спектры и характеристики фито- и зоопланктона. Принципиальное требование к ТЦП-модели: ее параметры должны быть не постоянными величинами, а размерно-зависимыми и аллометрически связанными со средними объемами клеток организмов.

Для Вислинского и Куршского заливов имеются ряды многолетних гидрологических, гидрохимических и гидробиологических наблюдений. Всесторонний анализ имеющихся данных позволяет решить обе поставленные нами задачи. Результаты работы важны как для более глубокого и всестороннего понимания механизмов функционирования экосистем заливов, так и для последующей разработки более сложных — имитационных — математических моделей заливов. Они также будут использованы и в качестве дополнительных критериев адекватности этих моделей.

Материалы и методы

Исследования фито- и зоопланктона в пределах российских частей акваторий Вислинского и Куршского заливов проводили ежемесячно (с апреля по ноябрь) в рамках многолетнего мониторинга ФГБНУ «АтлантНИРО». Пробы зоопланктона отбирали в 2007–2010 гг. на 6 стандартных станциях в Куршском заливе, пробы фитопланктона — в 2002–2010 гг. в Вислинском и Куршском заливах. Пробы фитопланктона фиксировали раствором Усачева и сгущали седиментационным методом. Обработку проб проводили в камере «Учинская» (с помощью микроскопа Микромед-2). Всего проанализировано 800 интегрированных проб фитопланктона. Виды, составлявшие ≥10 % общей биомассы фитопланктона, относили к доминирующим видам. Биомассу фитопланктона определяли исходя из оценки численности каждого таксона, объема клеток его особей и приравнивая удельную массу водорослей к 1. Объемы клеток, соответствую-

щие геометрическим фигурам (шару, цилиндру и двум сопряженным конусам), вычисляли с помощью таблиц для перевода линейных размеров в объемные.

Пробы зоопланктона отбирали 6-литровым батометром Ван-Дорна (из поверхностного, срединного и придонного слоев воды), концентрировали через мельничный газ № 70 и фиксировали 4 %-ным раствором формалина с сахарозой. Их обработку проводили по стандартной методике. Биомассу зоопланктона рассчитывали по размерной структуре и численности видов, рацион — как сумму продукции, трат на обмен и неусвоенной пищи для каждой размерной группы. При расчете рационов допускали, что усвояемость пищи растительноядным зоопланктоном составляет 60 %, хищным — 80 %; для всеядных видов копепод на стадиях IV–VI вклад растительной и животной пищи был равным, а рацион науплиальных и копеподитных стадий I–III состоял только из растительной пищи. При расчетах продукции зоопланктона задавали следующие значения коэффициента использования ассимилированной энергии на рост зоопланктонных организмов (в продукционной гидробиологии этот коэффициент называют коэффициентом K_2 [Алимов и др., 2013]): для ветвистоусых ракообразных (*Cladocera*) $K_2 = 0.68$, для веслоногих (*Copepoda*) $K_2 = 0.2$; при вычислении трат на обмен считали, что оксикалорийный коэффициент равен 20.3 Дж/мл O_2. При пересчете рациона в весовые единицы принималось, что 1 мг взвешенного органического вещества (ВОВ) равен 0.33 кал.

Для фитопланктона Вислинского и Куршского заливов в качестве продукционных характеристик рассматривали максимальную скорость фотосинтеза A_{opt}, гС/(м^3·сут), интегральную первичную продукцию ΣA, гС/(м^2·сут) [Александров, 2010] и суммарную биомассу $B_{tot}^{phytopl}$, г/м^3, а его размерным показателем служил среднеценотический объем клеток V_{Cell}, мкм^3. Для зоопланктона (по Куршскому заливу) рассматривали значения его продукции P_{zoopl}, кал/м^3, и общей биомассы B_{tot}^{zoopl}, мг/м^3. Методами линейного и нелинейного регрессионного анализа оценивали статистические взаимосвязи размерных характеристик с продукционными показателями, а также с индексом видового разнообразия Шеннона планктона (H).

Характеристика экосистем Вислинского и Куршского заливов Балтийского моря

Вислинский залив расположен в юго-восточной части побережья Балтийского моря и представляет собой узкую, вытянутую вдоль берега лагуну (рис. 1). Это вторая по размерам лагуна бассейна Балтийского моря с площадью водного зеркала 838 км^2, из которых 510 км^2 — акватория России. Объем котловины — 2.3 км^3, максимальная глубина — 5.2 м, средняя — 2.8 м. От моря залив отделен песчаной косой и соединен с ним проливом (шириной 400 м и глубиной 8–12 м).

Гидрологический режим Вислинского залива определяется метеорологическими условиями, водообменом с Балтийским морем, незначительным поступлением речных вод и его мелководностью. На формирование температурного режима вод Вислинского залива оказывают влияние в основном климатические условия района. Прогрев воды начинается уже ранней весной. Существенное повышение температуры воды происходит в марте. Максимальный прогрев отмечен в июле (до 10 °С). В ноябре температура воды понижается до 1–3 °С. Для залива в целом характерна гомотермия, которая обусловлена мелководностью залива и достаточно активным и интенсивным процессом ветрового перемешивания.

Прозрачность воды Вислинского залива, вследствие небольших его глубин, частых волнений, взмучивающих донных осадки, и высокого содержания органической и неорганической взвеси, довольно небольшая (таблица 1). Изменчивость прозрачности зависит от степени волнения, особенностей распределения речной и морской воды, характера течений и степени развития фитопланктона.

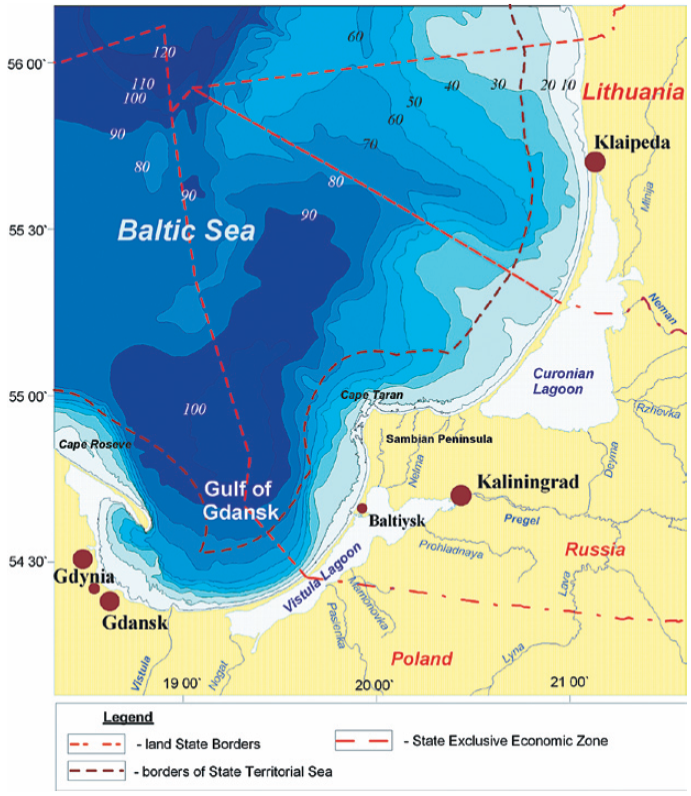

Рис. 1. Географическое положение Вислинского и Куршского заливов Балтийского моря [Transboundary waters…, 2008]

Ежегодно в Вислинский залив поступают большие объемы различных форм азота и фосфора. Залив является аккумулятором, своеобразной ловушкой осадочного вещества, в том числе и загрязняющих веществ.

Вислинский залив можно классифицировать как опресненный морской водоем. Среднемноголетняя соленость в заливе — 3.7 ‰. Она может колебаться в достаточно широких пределах [Александров, 2010]. Ее пространственно-временная динамика зависит от направления и силы ветра. При устойчивых ветрах западного и северного направлений резко возрастает заток морских вод, что обусловливает повышение солености в центральной части залива до 6–8 ‰.

Куршский залив представляет собой лагуну у восточного побережья Балтийского моря в пределах Калининградской области Российской Федерации и Литовской Республики (рис. 1). Залив отделен от моря Куршской косой и соединяется с ним через Клайпедский пролив. Куршский залив представляет собой промежуточный бассейн, находящийся в пределах водосбора крупных рек (Неман, Дейма) и Балтийского моря. Площадь поверхности зеркала воды составляет 1584 км^2, средний объем воды в заливе — 6.2 км^3, основная доля которой находится в его южной части, где преобладают глубины от 4 до 6 м.

Уровень воды в Куршском заливе в среднем на 12 см выше уровня Балтийского моря. Динамика уровня определяется взаимодействием двух основных факторов — колебаний уровня воды Балтийского моря и континентального стока. Пресные воды, стекающие в течение года с суши, примерно в четыре раза превышают объем морских вод (23.1 и 5.1 км^3 соответственно).

Диапазон колебаний среднегодовой температуры составляет от 8.0 до 12.5 °С. Средняя за вегетационный сезон (апрель–сентябрь) максимально благоприятная для развития живых организмов температура воды варьирует от 11.0 до 20.5 °С при среднемноголетних значениях 14.7 °С. Небольшие глубины и частые волнения, перемешивающие всю водную толщу, способствуют бы-

строму прогреву воды. В Куршском заливе началом гидрологического лета и осени принято считать переход температуры через отметку 15 °С, что обычно происходит в мае и сентябре. Наибольший прогрев воды отмечен в июле, когда температура воды достигает 19–24 °С. Снижение температуры воды до 4 °С (гидрологическое начало зимы) происходит в ноябре.

Прозрачность воды Куршского залива низкая вследствие небольших глубин, частых волнений, взмучивающих донные осадки, и бурно развивающегося фитопланктона. Прозрачность воды залива максимальна весной — до начала активной вегетации фитопланктона. При штилевой погоде она варьирует от 0.8 до 1.7 м, уменьшаясь при сильном волнении до 0.5 м. В летне-осенний период времени — в период цветения — прозрачность воды уменьшается до 0.4–0.7 м, снижаясь в отдельные периоды даже до 0.1–0.3 м [Александров, 2010].

Таблица 1. Основные показатели гидрохимического режима российской части Вислинского и Куршского заливов Балтийского моря с апреля по ноябрь 2002–2010 гг.

Показатели	Ед. измерения	Пределы колебаний (среднее значение)	
		Вислинский залив	**Куршский залив**
Прозрачность воды	м	0.5–1.2 (0.7)	0.1–1.7 (0.6)
Азот аммонийный	мкг N/л	4–215 (25)	2–1390 (50)
Азот нитратный	мкг N/л	3–1880 (125)	1–2960 (160)
Растворенный неорганический азот (DIN)	мкг N/л	13–2170 (155)	7–2980 (215)
Растворенный органический азот (DON)	мкг N/л	158–1750 (1080)	65–8450 (1670)
Растворенный минеральный фосфор (DIP)	мкг P/л	1–125 (21)	1–210 (20)
Растворенный органический фосфор (DOP)	мкг P/л	15–210 (100)	12–2960 (140)
$БПК_5$	мг O/л	2.9–6.7 (4.7)	2.8–18.9 (7.4)
Растворенный кислород	мг/л	7.7–14.9 (10.5)	7.9–16.5 (11.0)

В современный период времени Вислинский залив можно характеризовать как эвтрофный, а Куршский залив — как высокоэвтрофный (гипертрофный) водоем [Александров, 2010]. Об этом свидетельствуют данные многолетних наблюдений основных показателей гидрохимического режима, которые представлены в таблице 1. Результаты современных комплексных экологических исследований экосистемы Куршского залива свидетельствуют о заметном ухудшении качественных и количественных гидрохимических характеристик состояния водной среды залива. В отличие от Куршского залива степень эвтрофирования Вислинского залива не достигла своего критического уровня [Александров, 2010].

Распределение зоопланктона в Вислинском заливе зависит от температуры и солености воды [Науменко, 2010]. В период весеннего (апрель–май) пика биомасса зоопланктона достигает 2.3 ± 1.6 г/м^3, а летнего (август–сентябрь) — 1.3 ± 1.0 г/м^3 [Александров, 2010; Науменко, 2010]. В среднем биомасса зоопланктона за вегетационный период составляет 1.1 ± 0.7 г/м^3 [Науменко, 2010]. Процессы продуцирования зоопланктона в Вислинском заливе также характеризуются двумя пиками: в мае (288 ± 254 кал/м^3·сут) и августе (273 ± 268 кал/м^3·сут), как правило совпадающими с пиками численности и биомассы. Весенний максимум продуцирования зоопланктона связан с развитием веслоногих ракообразных (*Copepoda*), а летний пик продукции зоопланктона — с продуцированием ветвистоусых ракообразных (*Cladocera*) [Науменко, 2010]. Зоопланктон Куршского залива представлен в основном пресноводными организмами. В ходе сезонных изменений в развитии зоопланктона открытой части залива отмечали три максимума численности и биомассы у коловраток и два — у ракообразных [Науменко, 2006]. В сезонной динамике биомассы зоопланктона Куршского залива наибольшая биомасса формируется в конце весны и летом. Биомасса ракообразных в июне–июле достигает 1–6 г/м^3 [Науменко, 2006]. Пики биомассы ракообразных и фитопланктона совпадают по времени. Весенне-летнему пику копепод соответствовал пик развития диатомовых и зеленых водорослей. Интен-

сивный рост кладоцер летом наблюдали вслед за развитием синезеленых водорослей [Науменко, 2006]. Для Куршского залива характерна очень высокая продукция зоопланктона. Среднемноголетняя скорость продукции составляет 172 г/м^3 за год, что выше, чем в Вислинском заливе. Среднегодовой уровень развития зоопланктона составляет около 4 г/м^3 [Александров, 2010], что примерно в 4 раза выше по сравнению с аналогичным показателем для Вислинского залива.

Статистические взаимосвязи между размерными, некоторыми продукционными показателями и индексами видового разнообразия фито- и зоопланктона в Вислинском и Куршском заливах Балтийского моря

В результате выполненного корреляционного анализа было установлено, что как для Вислинского, так и для Куршского залива максимальная скорость фотосинтеза A_{opt} с изменением среднеценотического объема клетки V_{Cell} меняется по степенному закону вида

$$A_{opt} = \alpha_1 V_{Cell}^{\beta_1}, \tag{1}$$

где α_1, β_1 — эмпирические коэффициенты (рис. 2, таблица 2). В Вислинском заливе для осредненных многолетних данных показатель степени β_1 был отрицательным и равным –0.61. В Куршском заливе значение β_1 во все месяцы вегетационного сезона также было отрицательной величиной и менялось в пределах от –0.16 до –0.32. Среднее за вегетационный период времени значение коэффициента β_1 в Куршском заливе составило –0.10, а стандартное отклонение — 0.07. Таким образом, среднее значение коэффициента β_1 в (1) для Вислинского залива по абсолютной величине примерно в 2.7 раза выше, чем для Куршского залива. Значение эмпирического коэффициента α_1 в (1) для Вислинского залива составило 48.96. В Куршском заливе значения α_1 менялись от 5.57 до 22.16. Среднее за вегетационный период времени значение коэффициента α_1 в Куршском заливе составило 13.0, а стандартное отклонение — 6.0. Результаты статистического анализа показывают, что значения коэффициентов α_1 и β_1 в (1) могут существенно варьировать в течение вегетационного сезона. Так, например, в Куршском заливе коэффициент вариации для α_1 составил 49.7, а для β_1 — 29.1.

Полученные результаты показывают, что чем меньше размер клеток водорослей, тем активнее протекают процессы метаболизма в фитопланктонных сообществах и тем эффективнее ими усваивается солнечная энергия. При этом следует принимать во внимание, что значения эмпирических коэффициентов в (1) достаточно существенно меняются в течение вегетационного сезона. Это может быть связано как с изменениями гидрологических и гидрохимических характеристик заливов в течение годового цикла развития биогидрохимических процессов, так и со сменой видового состава фитопланктонных сообществ.

Данные, представленные в таблице 2, позволяют сделать вывод о том, что в Вислинском заливе интегральная первичная продукция ΣA фитопланктона с изменением среднеценотического объема клетки V_{Cell} также меняется по степенному закону

$$\Sigma A = \alpha_2 V_{Cell}^{\beta_2}, \tag{2}$$

где α_2, β_2 — эмпирические коэффициенты. В Вислинском заливе для осредненных данных показатель степени $\beta_2 = -0.51$. В Куршском заливе зависимость (2) выражена слабо (хотя она является наилучшей среди всех исследованных нами вариантов нелинейных регрессионных зависимостей). В некоторые месяцы (июль, август) ее вообще нет. В Куршском заливе значение β_2 в течение всего вегетационного периода также было отрицательной величиной

и менялось в пределах от –0.13 до –0.43. Среднее значение коэффициента β_2 в Куршском заливе составило –0.10, а стандартное отклонение — 0.10.

Таблица 2. Зависимости величин максимальной скорости фотосинтеза A_{opt}, гС/(м^3·сут), интегральной первичной продукции ΣA, гС/(м^2·сут), от среднеценотического объема V_{Cell}, мкм^3, клеток фитопланктона в Вислинском и Куршском заливах Балтийского моря по данным многолетних наблюдений

Месяцы	**Уравнение** $A_{opt} = \alpha_1 V_{Cell}^{\beta_1}$	R^2	**Уравнение** $\Sigma A = \alpha_2 V_{Cell}^{\beta_2}$	R^2
Вислинский залив				
Осредненные данные	$A_{opt} = 48.96 V_{Cell}^{-0.61}$	0.45	$\Sigma A = 30.67 V_{Cell}^{-0.51}$	0.43
Куршский залив				
Апрель	$A_{opt} = 5.57 V_{Cell}^{-0.24}$	0.41	$\Sigma A = 3.03 V_{Cell}^{-0.19}$	0.28
Май	$A_{opt} = 22.16 V_{Cell}^{-0.32}$	0.27	$\Sigma A = 62.01 V_{Cell}^{-0.43}$	0.29
Июнь	$A_{opt} = 11.05 V_{Cell}^{-0.18}$	0.41	$\Sigma A = 22.01 V_{Cell}^{-0.29}$	0.22
Июль	$A_{opt} = 20.56 V_{Cell}^{-0.21}$	0.25	$\Sigma A = 7.98 V_{Cell}^{-0.13}$	0.08
Август	$A_{opt} = 13.84 V_{Cell}^{-0.16}$	0.45	$\Sigma A = 9.11 V_{Cell}^{-0.14}$	0.08
Сентябрь	$A_{opt} = 6.42 V_{Cell}^{-0.16}$	0.33	$\Sigma A = 6.45 V_{Cell}^{-0.19}$	0.22
Октябрь	$A_{opt} = 10.97 V_{Cell}^{-0.31}$	0.47	$\Sigma A = 5.24 V_{Cell}^{-0.23}$	0.21

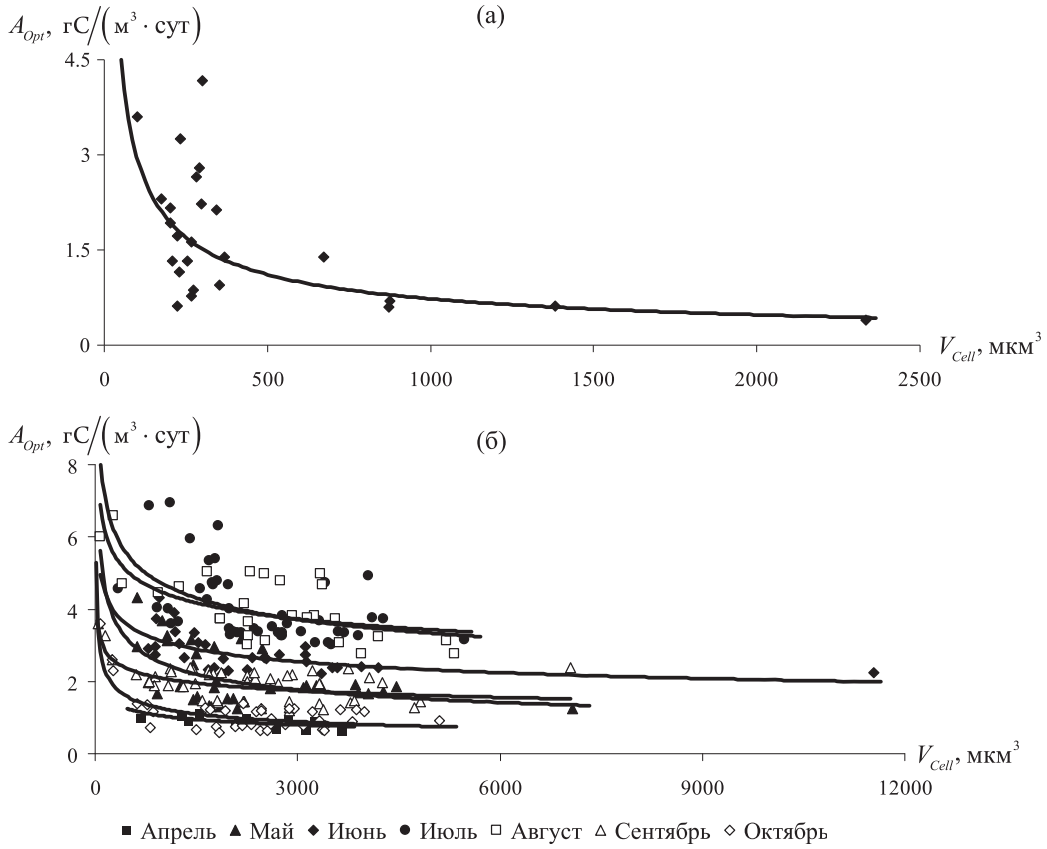

Рис. 2. Нелинейные регрессионные зависимости между максимальной скоростью фотосинтеза A_{opt} и среднеценотическим объемом клеток V_{Cell} фитопланктона: а) Вислинский залив (осредненные данные); б) Куршский залив (расчеты для разных месяцев вегетационного периода)

Как следует из таблицы 2, значения коэффициентов детерминации (R^2) для зависимости (1) по обоим заливам менялись в пределах от 0.27 до 0.47. Для зависимости (2) значения R^2 были ниже и менялись в пределах от 0.08 до 0.43. Это было связано с существенными пространственно-временными различиями прежде всего прозрачности воды в заливах в разные месяцы вегетационного периода. Таким образом, в летние месяцы могут складываться такие условия гиперцветения клеток фитопланктона (это явление особенно характерно для высокотрофного Куршского залива), при которых выявить четкую зависимость интегральной первичной продукции от V_{Cell} не всегда удается.

Результаты корреляционного анализа дают возможность исследовать также и вопрос о взаимосвязи максимальной скорости фотосинтеза A_{opt} фитопланктона, величины интегральной первичной продукции ΣA и содержания в воде Вислинского и Куршского заливов разных форм биогенных элементов. Полученные зависимости, которые представлены на рис. 3–6, позволяют сделать определенный вывод о том, что значения A_{opt} и ΣA в целом существенно сопряжены с уровнем биогенной нагрузки. Типы уравнений, которые описывают нелинейные корреляционные зависимости между A_{opt}, ΣA и NH_4^+, NO_3^-, DIN (растворенный неорганический азот), DON (растворенный органический азот), DIP (растворенный минеральный фосфор), DOP (растворенный органический фосфор), могут существенно меняться в течение вегетационного сезона.

В результате выполненного корреляционного анализа было установлено, что в Вислинском заливе взаимосвязь A_{opt} и ΣA от содержания в воде NH_4^+ можно описать зависимостями следующего вида (рис. 3, *а*, *б*):

$$A_{opt} = 0.159 C_{\mathrm{NH}_4^+} \cdot \exp\left(-0.039 C_{\mathrm{NH}_4^+} + 0.153\right) + 0.255 \ \left(R^2 = 0.489\right),$$

$$\Sigma A = 0.170 C_{\mathrm{NH}_4^+} \cdot \exp\left(-0.036 C_{\mathrm{NH}_4^+} + 0.184\right) + 0.119 \ \left(R^2 = 0.436\right),$$

где $C_{\mathrm{NH}_4^+}$ — концентрация NH_4^+ в воде в мкг N/л. Эти результаты показывают, что при концентрациях $C_{\mathrm{NH}_4^+} < 25 - 30$ мкг N/л значения A_{opt} и ΣA возрастают почти линейно по мере роста содержания NH_4^+ в воде. При дальнейшем увеличении NH_4^+ ($C_{\mathrm{NH}_4^+} > 30$ мкг N/л) значения A_{opt} и ΣA убывают и стремятся к некоторым своим предельным значениям: $\lim\limits_{C_{\mathrm{NH}_4^+} \to \infty} A_{opt} = 0.255$ гС/м^3 · сут, $\lim\limits_{C_{\mathrm{NH}_4^+} \to \infty} \Sigma A = 0.119$ гС/м^2 · сут.

В результате выполненного корреляционного анализа было установлено, что в Куршском заливе зависимости A_{opt} и ΣA от содержания в воде NH_4^+ имеют совершенно иные характерные особенности (рис. 3, *в*, *г*). Так, при концентрациях $C_{\mathrm{NH}_4^+} < 90 - 100$ мкг N/л значения A_{opt} и ΣA не зависят от содержания NH_4^+ в воде. И только при $C_{\mathrm{NH}_4^+} > 100$ мкг N/л взаимосвязь A_{opt} и ΣA от содержания в воде NH_4^+ четко прослеживается и ее можно описать квадратичными зависимостями следующего вида:

$$A_{opt} = -4 \cdot 10^{-6} C_{\mathrm{NH}_4^+}^2 + 0.0086 C_{\mathrm{NH}_4^+} + 0.541 \ \left(R^2 = 0.849\right), \tag{3}$$

$$\Sigma A = -1.0 \cdot 10^{-5} C_{\mathrm{NH}_4^+}^2 + 0.012 C_{\mathrm{NH}_4^+} + 0.359 \ \left(R^2 = 0.464\right). \tag{4}$$

Отсюда следует, что на определенных диапазонах изменения концентраций NH_4^+ в воде (от 100 до 1100 мкг N/л для (3) и от 100 до 600 мкг N/л для (4)) значения A_{opt} и ΣA по мере роста со-

держания NH_4^+ в воде будут возрастать. При $C_{NH_4^+} > 1100$ A_{opt} фитопланктона начнет убывать. Аналогично: при $C_{NH_4^+} > 600$ будет убывать величина ΣA.

В результате выполненного корреляционного анализа было установлено, что как в Вислинском, так и в Куршском заливах взаимосвязь A_{opt} и ΣA от содержания в воде NO_3^- можно описать степенными зависимостями (рис. 4):

Вислинский залив:

$$A_{opt} = 3.982 C_{NO_3^-}^{-0.276} \quad \left(R^2 = 0.534\right),$$

$$\Sigma A = 3.190 C_{NO_3^-}^{-0.191} \quad \left(R^2 = 0.384\right);$$

Куршский залив:

$$A_{opt} = 4.023 C_{NO_3^-}^{-0.222} \quad \left(R^2 = 0.436\right),$$

$$\Sigma A = 3.068 C_{NO_3^-}^{-0.171} \quad \left(R^2 = 0.392\right),$$

где $C_{NO_3^-}$ — концентрация NO_3^- в воде в мкг N/л. Они показывают, что в обоих заливах по мере роста концентрации NO_3^- в воде значения A_{opt} и ΣA снижаются. Наиболее высокие скорости снижения A_{opt} и ΣA с ростом NO_3^- имели место при $C_{NO_3^-} < 50$ мкг N/л в Вислинском заливе и при $C_{NO_3^-} < 200$ мкг N/л в Куршском заливе.

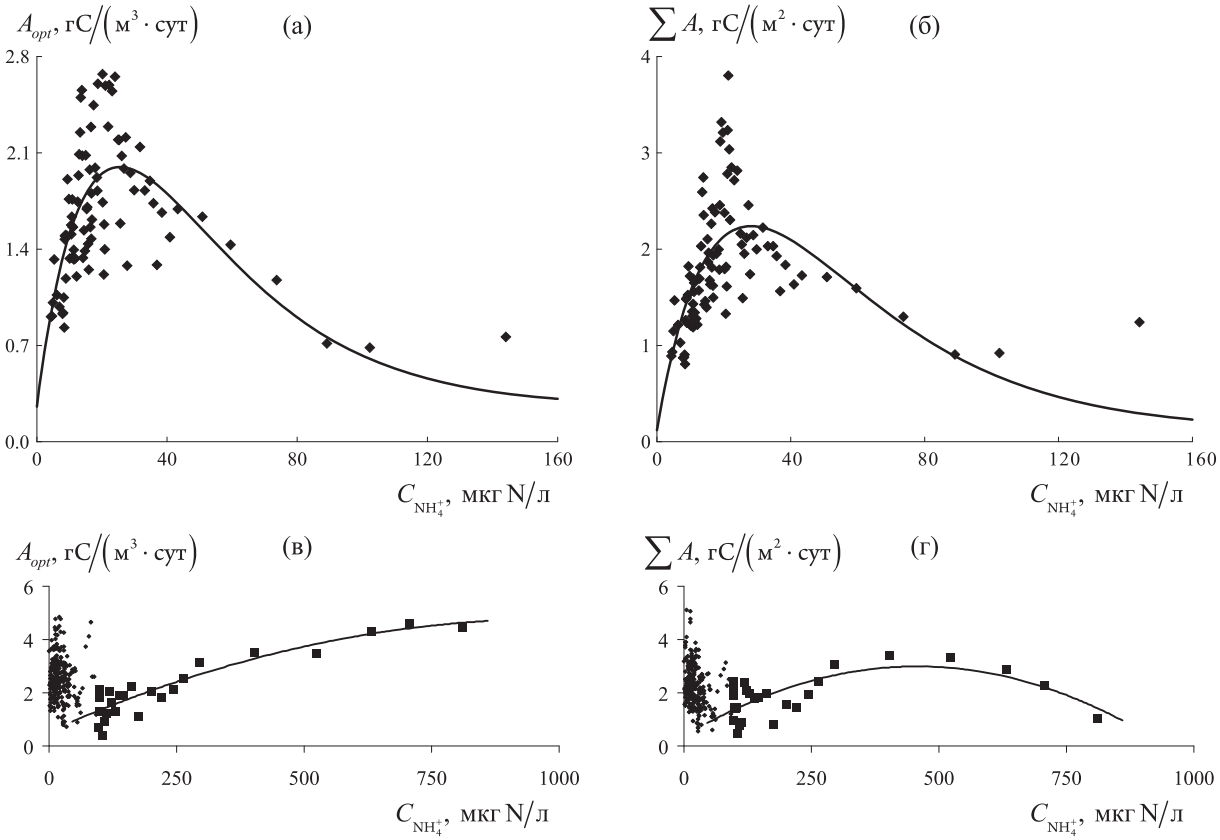

Рис. 3. Нелинейные регрессионные зависимости между максимальной скоростью фотосинтеза A_{opt}, интегральной первичной продукцией ΣA и концентрацией в воде аммонийного азота $C_{NH_4^+}$: а, б) Вислинский залив; в, г) Куршский залив

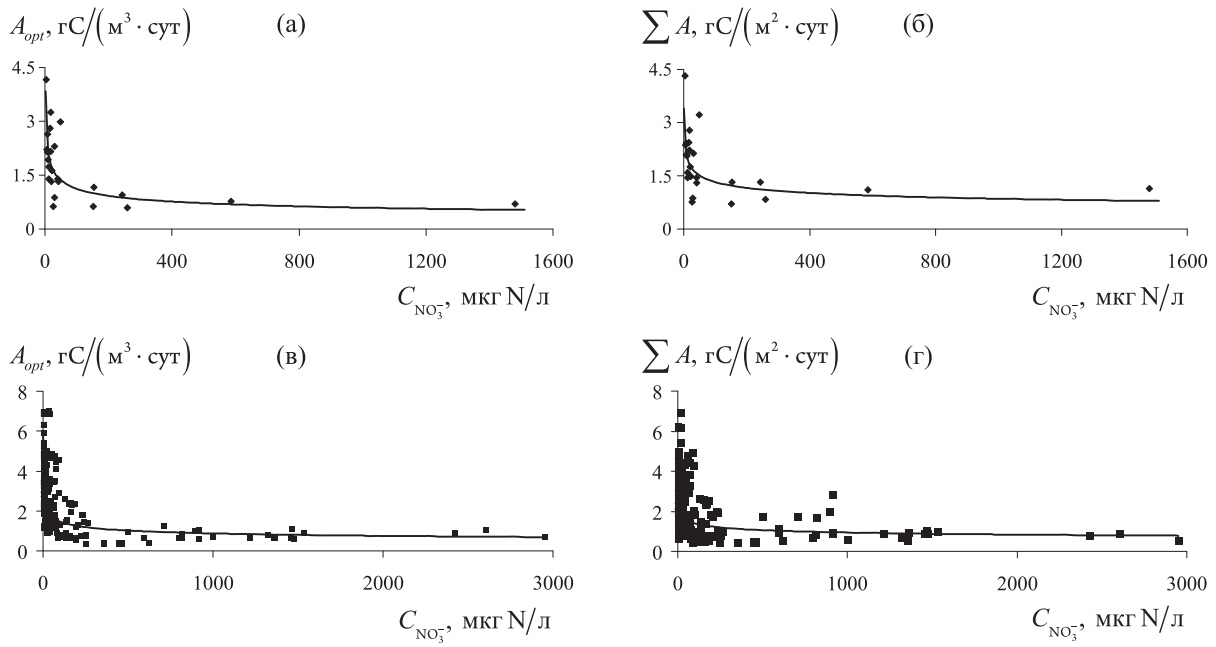

Рис. 4. Нелинейные регрессионные зависимости между максимальной скоростью фотосинтеза A_{opt}, интегральной первичной продукцией ΣA и концентрацией в воде нитратного азота $C_{NO_3^-}$: а, б) Вислинский залив; в, г) Куршский залив

Зависимость максимальной скорости фотосинтеза A_{opt} от концентрации DIN в воде и в Вислинском, и в Куршском заливах можно описать степенными функциями (рис. 5, *а*, *в*):
Вислинский залив:

$$A_{opt} = 6.729 C_{\mathrm{DIN}}^{-0.347} \quad \left(R^2 = 0.449\right);$$

Куршский залив:

$$A_{opt} = 7.252 C_{\mathrm{DIN}}^{-0.305} \quad \left(R^2 = 0.398\right),$$

где C_{DIN} — концентрация DIN в воде в мкг N/л. Они показывают, что в обоих заливах по мере роста концентрации DIP в воде значения A_{opt} снижаются.

Зависимости максимальной скорости фотосинтеза A_{opt} от концентрации DON в воде в Вислинском и в Куршском заливах имеют разный функциональный вид (рис. 5, *б*, *г*):
Вислинский залив: квадратичная функция

$$A_{opt} = 2 \cdot 10^{-6} C_{\mathrm{DON}}^2 - 0.0016 C_{\mathrm{DON}} + 0.948 \quad \left(R^2 = 0.605\right);$$

Куршский залив: степенная функция

$$A_{opt} = 0.121 C_{\mathrm{DON}}^{0.41} \quad \left(R^2 = 0.258\right),$$

где C_{DON} — концентрация DON в воде в мкг N/л. Несмотря на разную функциональную форму зависимости A_{opt} от концентрации DON в воде, можно тем не менее отметить, что на наблюдаемых диапазонах изменения DON в заливах (таблица 1) значения A_{opt} возрастают по мере роста содержания растворенных органических соединений азота в водной среде. Аналогичный вывод получен и для зависимости ΣA от концентрации DON в воде.

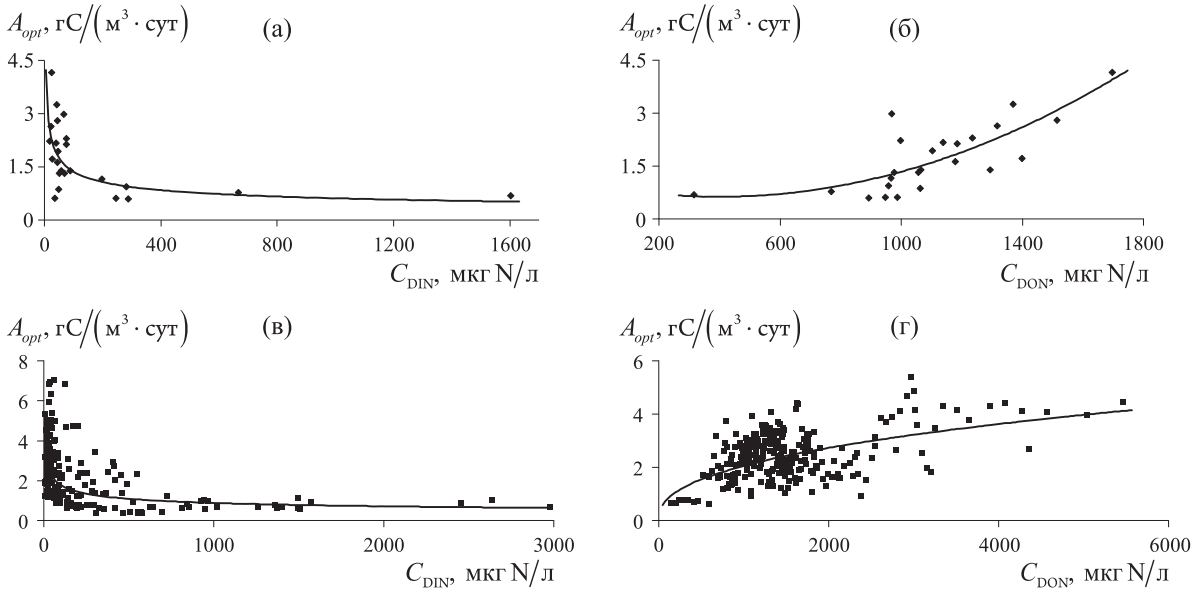

Рис. 5. Нелинейные регрессионные зависимости между максимальной скоростью фотосинтеза A_{opt} и концентрациями C_{DIN} и C_{DON} растворенного в воде неорганического (DIN) и органического (DON) азота: а, б) Вислинский залив; в, г) Куршский залив

Принципиально различной оказывается взаимосвязь A_{opt} с содержанием растворенного минерального фосфора в воде (рис. 6, *а*, *в*). В Вислинском заливе она имеет следующий вид:

$$A_{opt} = 0.61\ln\left(C_{DIP}\right) - 0.068 \quad \left(R^2 = 0.45\right), \tag{5}$$

где C_{DIP} — концентрация DIP в воде в мкг Р/л. Из (5) следует, что на наблюдаемом в заливе диапазоне изменения DIP значения A_{opt} возрастают по мере роста содержания DIP в водной среде. В Куршском заливе при $C_{DIP} < 45$ мкг Р/л никакой зависимости A_{opt} от DIP не прослеживается. И только при $C_{DIP} > 45$ мкг Р/л обнаружена слабая степенная зависимость A_{opt} от DIP следующего вида:

$$A_{opt} = 6.748C_{DIP}^{-0.182} \quad \left(R^2 = 0.233\right). \tag{6}$$

Из (6) следует, что на наблюдаемом в Куршском заливе диапазоне изменения DIP (от 45 до 200 мкг Р/л) значения A_{opt} (пусть и достаточно медленно) убывают по мере роста содержания DIP в водной среде.

Зависимости максимальной скорости фотосинтеза A_{opt} от концентрации DOP в воде в Вислинском и в Куршском заливах, как и для DON, имеют разный функциональный вид (рис. 6, *б*, *г*):

Вислинский залив: степенная функция

$$A_{opt} = 0.354C_{DOP}^{0.0141} \quad \left(R^2 = 0.651\right);$$

Куршский залив: логарифмическая функция

$$A_{opt} = 0.92\ln\left(C_{DOP}\right) - 1.797 \quad \left(R^2 = 0.389\right),$$

где C_{DOP} — концентрация DOP в воде в мкг Р/л. Несмотря на разную функциональную форму зависимости A_{opt} от концентрации DOP в воде, тем не менее можно отметить, что на наблю-

даемых диапазонах изменения DOP (таблица 1) в заливах значения A_{opt} возрастают по мере роста содержания растворенных органических соединений фосфора в водной среде. Аналогичный вывод получен и для зависимости ΣA от концентрации DOP в воде.

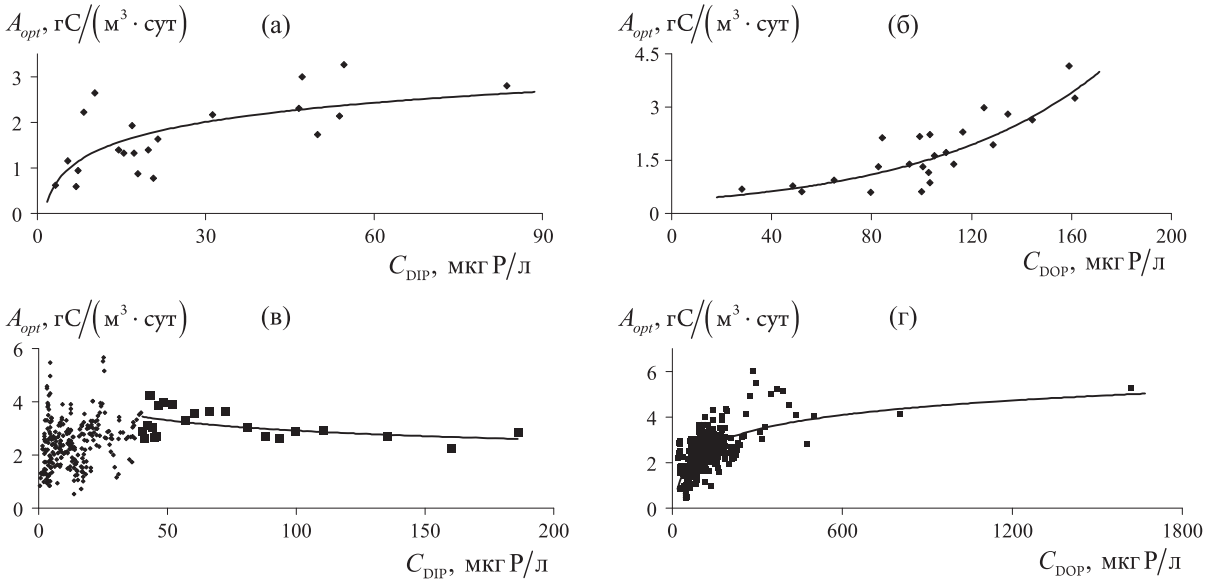

Рис. 6. Нелинейные регрессионные зависимости между максимальной скоростью фотосинтеза A_{opt} и концентрациями C_{DIP} и C_{DOP} растворенного в воде неорганического (DIP) и органического (DOP) фосфора: а, б) Вислинский залив; в, г) Куршский залив

По результатам корреляционного анализа установлено, что между величинами общей биомассы B_{tot}^{zoopl} зоопланктона и его продукции P_{zoopl} имеется высокая по силе связи экспоненциальная зависимость (рис. 7):

$$B_{tot}^{zoopl} = 964.4\exp\left(0.0018P_{zoopl}\right) \ \left(R^2 = 0.851\right). \tag{7}$$

Таким образом, из (7) следует, что и величина продукции зоопланктона самым тесным образом связана с величинами биомасс зоопланктона разных размерных групп.

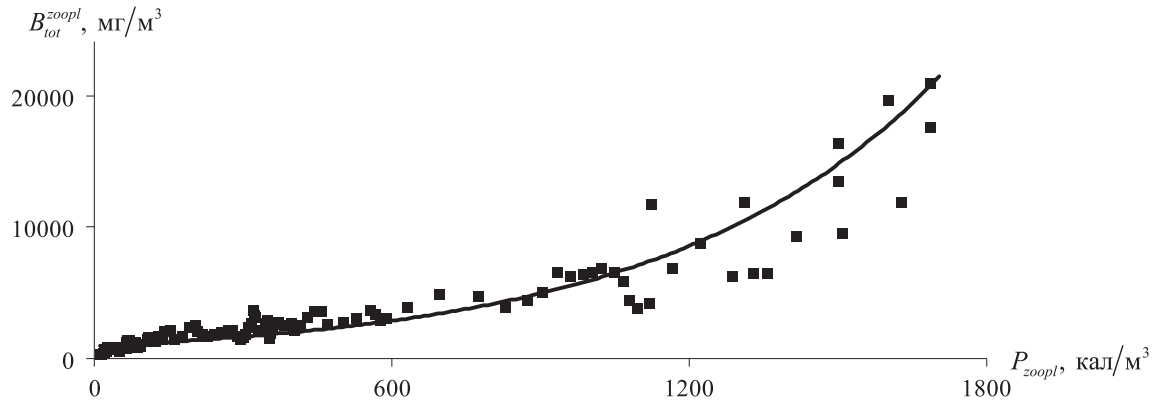

Рис. 7. Нелинейная регрессионная зависимость между общей биомассой B_{tot}^{zoopl} и продукцией P_{zoopl} зоопланктона в Куршском заливе

Зависимости индекса видового разнообразия Шеннона H для фитопланктона от среднеценотического объема клетки V_{Cell} в Вислинском и Куршском заливах имеют разный функциональный вид (рис. 8, *а*, *б*):

Вислинский залив: функция вида

$$H = 0.0144V_{Cell}\exp\left(-0.0021V_{Cell} - 0.6577\right) + 2.109 \ \left(R^2 = 0.254\right); \quad (8)$$

Куршский залив: линейная функция

$$H = -0.0003V_{Cell} + 3.034 \ \left(R^2 = 0.192\right). \quad (9)$$

Зависимости (8), (9) имеют разную функциональную форму. Тем не менее можно сформулировать общий вывод: в Вислинском и Куршском заливах по мере роста среднеценотического объема клеток фитопланктона его ценотическое разнообразие снижается.

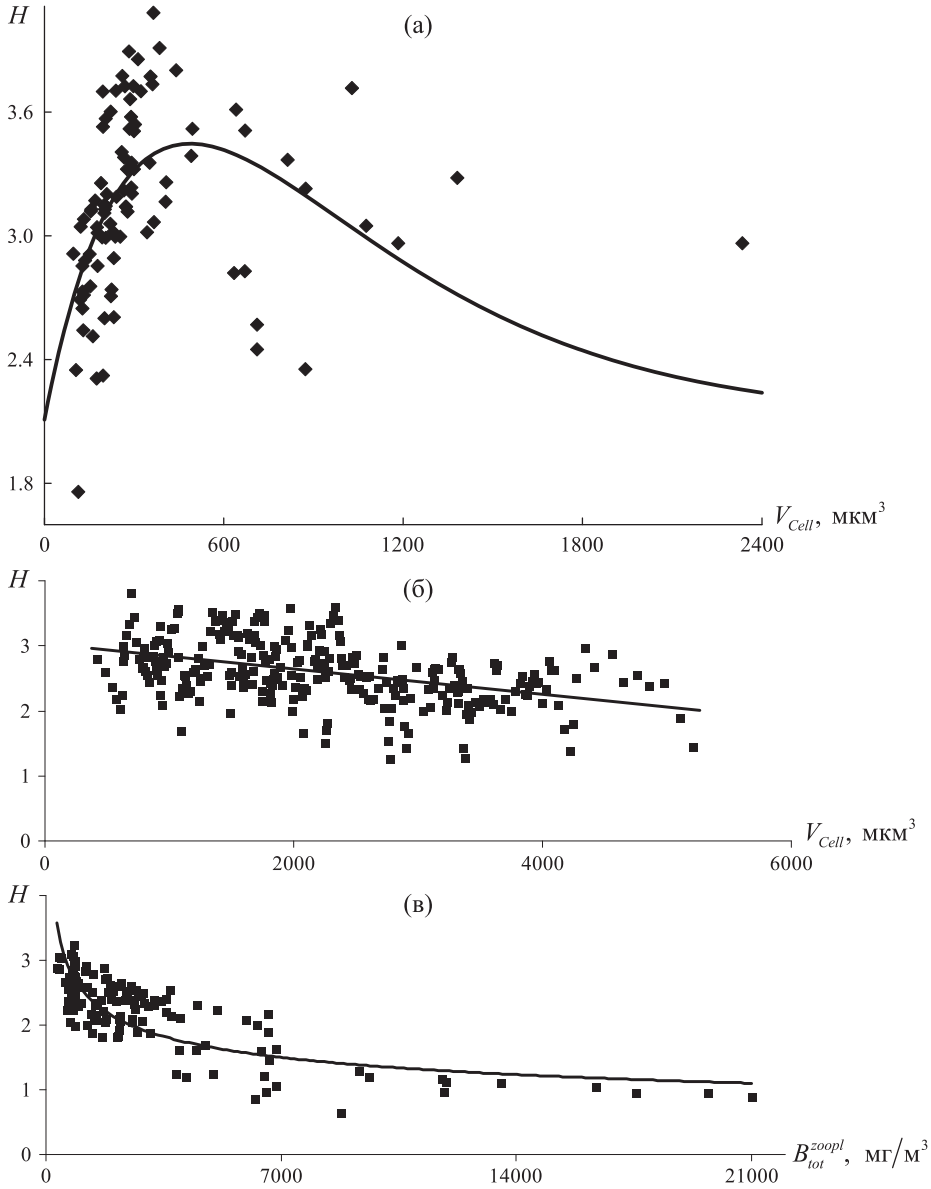

Рис. 8. Регрессионные зависимости между индексом H видового разнообразия Шеннона, среднеценотическими объемами клеток V_{Cell} фитопланктона и общей биомассой B_{tot}^{zoopl} зоопланктона: а) Вислинский залив; б, в) Куршский залив

По результатам корреляционного анализа установлено, что для Куршского залива индекс видового разнообразия H для зоопланктона с изменением общей биомассы B_{tot}^{zoopl} $\left(\text{мг}/\text{м}^3\right)$ зоопланктона меняется по степенному закону:

$$H = 18.06\left(B_{tot}^{zoopl}\right)^{-0.281} \quad \left(R^2 = 0.636\right).$$

Таким образом, как и для фитопланктона, с ростом биологической продуктивности Куршского залива ценотическое разнообразие зоопланктона в нем снижается.

Структура пространственно-однородной математической модели четырехкомпонентной планктонной пищевой цепи экосистем Вислинского и Куршского заливов Балтийского моря, учитывающей размерные характеристики планктонных организмов

Результаты исследования статистических взаимосвязей между размерными и продукционными характеристиками фито- и зоопланктона Вислинского и Куршского заливов Балтийского моря позволяют подойти к обоснованной разработке и определению такой структуры математической модели планктонной пищевой цепи для этих водных экосистем, в которой будут учтены размерные спектры и размерные характеристики как фито-, так и зоопланктонных организмов. Принципиальным шагом при построении модели ТЦП оказывается то, что параметры этой модели являются размерно-зависимыми величинами, аллометрически связанными со средними объемами организмов в том или ином диапазоне их размеров.

Рассмотрим пространственно-однородную модель планктонной пищевой цепи, которая является развитием более ранней ТЦП-модели, свойства которой подробно исследованы в работе [Подгорный, 2012]. Обновленный вариант ТЦП-модели описывает временну́ю динамику изменения концентраций биогенных элементов (N), изменения биомасс фитопланктона для каждого из n выделенных размерных классов (РК) $\left(P_i,\ i=\overline{1,n}\right)$, изменения биомасс зоопланктона для каждого из m выделенных РК $\left(Z_j,\ j=\overline{1,m}\right)$, изменение биомассы планктонного детрита (D). Все переменные модели неотрицательны и выражены в граммах углерода на м^3.

В математическом отношении предлагаемая нами ТЦП-модель представляет собой систему четырех обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\frac{dN}{dt} = -\sum_{i=1}^{n}\left(\frac{N}{e_i+N}\cdot\frac{a_i f_i\left(T_w\right) f_i\left(I_w\right) P_i}{b_i + c_i P_i}\right) + \sum_{j=1}^{m}\lambda_j\left(\frac{\sum_{i=1}^{n}\beta_{ij}p_{ij}P_i}{\mu_j + \sum_{i=1}^{n}p_{ij}P_i + p_{dj}D}\right)Z_j +$$
$$+\sum_{j=1}^{m}\lambda_j\left(\frac{\beta_{dj}p_{dj}D}{\mu_j + \sum_{i=1}^{n}p_{ij}P_i + p_{dj}D}\right)Z_j + \sum_{j=1}^{m}\gamma_j q_j Z_j + \phi D^{\delta} + k(t)\left(N_0(t) - N\right), \tag{10.1}$$

$$\frac{dP_i}{dt} = \frac{N}{e_i+N}\cdot\frac{a_i f_i\left(T_w\right) f_i\left(I_w\right) P_i}{b_i + c_i P_i} - r_i P_i - \sum_{j=1}^{m}\lambda_j\left(\frac{p_{ij}P_i}{\mu_j + \sum_{i=1}^{n}p_{ij}P_i + p_{dj}D}\right)Z_j - \left(s_i + k_i\right)P_i \ \left(i=\overline{1,n}\right), \tag{10.2}$$

$$\frac{dZ_j}{dt}=\sum_{i=1}^{n}\alpha_{ij}\lambda_j\left(\frac{p_{ij}P_i}{\mu_j+\sum_{i=1}^{n}p_{ij}P_i+p_{dj}D}\right)Z_j+\alpha_{dj}\lambda_j\left(\frac{p_{dj}P_i}{\mu_j+\sum_{i=1}^{n}p_{ij}P_i+p_{dj}D}\right)Z_j-$$
$$-q_jZ_j-\sum_{i=1}^{n}\theta_{ij}P_iZ_j\ \left(j=\overline{1,m}\right), \tag{10.3}$$

$$\frac{dD}{dt}=\sum_{i=1}^{n}r_iP_i+\sum_{j=1}^{m}\lambda_j\left(\frac{\sum_{i=1}^{n}\left(1-\alpha_{ij}-\beta_{ij}\right)p_{ij}P_i-\left(\alpha_{dj}+\beta_{dj}\right)p_{dj}D}{\mu_j+\sum_{i=1}^{n}p_{ij}P_i+p_{dj}D}\right)Z_j-\phi D^{\delta}-\left(s_d+k_d\right)D. \tag{10.4}$$

В ТЦП-модели (10.1)–(10.4) предполагается, что изменение содержания биогенных элементов в модельной системе обусловлено их поступлением в систему со скоростью $k(t)$ и концентрацией $N_0(t)$. В общем случае величины $k(t)$ и $N_0(t)$ могут меняться в зависимости от времени t. Однако в простейшем случае при исследовании свойств модели (10.1)–(10.4) можно полагать, что $k=\text{const}$, $N_0=\text{const}$. Таким образом, скорость изменения концентрации биогенных элементов за счет поступления их из внешних источников будет равна $k(t)\left(N_0(t)-N\right)$ или $k\left(N_0-N\right)$. Биогенные элементы расходуются на рост каждого из n рассматриваемых РК фитопланктона, что задано в модели суммой $\sum_{i=1}^{n}\left(\frac{N}{e_i+N}\cdot\frac{a_if_i(T_w)f_i(I_w)P_i}{b_i+c_iP_i}\right)$. В каждом слагаемом этой суммы множитель $N/\left(e_i+N\right)$ задает биогенное лимитирование роста, а множитель $a_if_i(T_w)f_i(I_w)P_i/\left(b_i+c_iP_i\right)$ учитывает лимитирование роста фитопланктона, которое обусловлено изменением температурных и световых условий в воде. В этих соотношениях a_i/b_i — максимальная скорость роста *i*-го РК фитопланктона $\left(i=\overline{1,n}\right)$ [Edwards, 2001]; b_i — коэффициент поглощения света водой, обусловленный присутствием *i*-й РК фитопланктона; c_i — коэффициент самозатенения *i*-го РК фитопланктона; e_i — константа полунасыщения для *i*-го РК фитопланктона; $f_i(T_w)$ — функции для температурной коррекции максимальной скорости роста для каждого *i*-го РК фитопланктона в зависимости от температуры воды; $f_i(I_w)$ — функции для коррекции максимальной скорости роста для каждого *i*-го РК фитопланктона в зависимости от освещенности I_w водной поверхности. В модели учитывается, что значения коэффициентов a_i, b_i, c_i, e_i изменяются по степенному закону в зависимости от объемов клеток *i*-го РК фитопланктона $\left(i=\overline{1,n}\right)$. Пул биогенных элементов пополняется за счет экскреции неусвоенной части пищи каждым из m рассматриваемых РК зоопланктона (слагаемые

$$\sum_{j=1}^{m}\lambda_j\left(\left(\sum_{i=1}^{n}\beta_{ij}p_{ij}P_i\right)\Big/\left(\mu_j+\sum_{i=1}^{n}p_{ij}P_i+p_{dj}D\right)\right)Z_j,\ \sum_{j=1}^{m}\lambda_j\left(\left(\beta_{dj}p_{dj}D\right)\Big/\left(\mu_j+\sum_{i=1}^{n}p_{ij}P_i+p_{dj}D\right)\right)Z_j\Bigg),$$

регенерации пищи, не усвоенной организмами высших трофических уровней (сумма $\sum_{j=1}^{m}\gamma_jq_jZ_j\Bigg)$, и регенерации детрита (слагаемое ϕD^{δ}). В этих соотношениях λ_j — максимальная скорость роста *j*-го РК зоопланктона; μ_j — константы полунасыщения для каждого из m

рассматриваемых РК зоопланктона; β_{ij} — коэффициенты экскреции пищи для каждого *j*-го РК зоопланктона, который теоретически может потреблять каждую из n рассматриваемых РК фитопланктона; β_{dj} — коэффициенты экскреции пищи для каждого *j*-го РК зоопланктона при потреблении им планктонного детрита; p_{ij} — коэффициенты предпочтения потребления *i*-го РК фитопланктона *j*-м РК зоопланктона; p_{dj} — коэффициенты предпочтения потребления детрита *j*-м РК зоопланктона; γ_j — коэффициент регенерации пищи для *j*-го РК зоопланктона, не усвоенной организмами высших трофических уровней; q_j — коэффициент выедания *j*-го РК зоопланктона организмами высших трофических уровней; ϕ — скорость минерализации детрита; δ — порядок ферментативной реакции $(\delta > 0)$. В модели учтено, что максимальная скорость λ_j роста *j*-го РК зоопланктона и константа полунасыщения μ_j для каждого из m рассматриваемых РК зоопланктона изменяются по степенному закону в зависимости от характерного размера *j*-го РК зоопланктона. Коэффициенты предпочтения потребления фитопланктона и детрита для *j*-го РК зоопланктона задают в долях единицы таким образом, чтобы выполнялось условие нормировки:

$$\sum_{i=1}^{n} p_{ij} + p_{dj} = 1 \ \left(j = \overline{1, m}\right).$$

Скорость изменения биомассы каждого из n рассматриваемых РК фитопланктона определяется потреблением клетками фитопланктона биогенных элементов — слагаемое $\frac{N}{e_i + N} \cdot \frac{a_i f_i(T_w) f_i(I_w) P_i}{b_i + c_i P_i}$, уменьшением биомассы фитопланктона за счет его естественной смертности — слагаемое $r_i P_i$, суммарным выеданием *i*-го РК фитопланктона каждым из m рассматриваемых РК зоопланктона — слагаемое $\sum_{j=1}^{m} \lambda_j \left(\left(p_{ij} P_i\right) \Big/ \left(\mu_j + \sum_{i=1}^{n} p_{ij} P_i + p_{dj} D \right) \right) Z_j$, а также процессами оседания *i*-го РК фитопланктона и выносом его за пределы системы — слагаемое $\left(s_i + k_i\right) P_i \ \left(i = \overline{1, n}\right)$. В этих соотношениях r_i — скорость отмирания *i*-го РК фитопланктона; s_i и k_i — соответственно скорость оседания и выноса за пределы рассматриваемой системы *i*-го РК фитопланктона. Модель учитывает, что значения r_i и s_i изменяются по степенному закону в зависимости от объемов клеток *i*-го РК фитопланктона. Остальные обозначения прежние.

Скорость изменения концентрации зоопланктона определяется процессами роста за счет его питания фитопланктонными организмами разных РК (сумма

$$\sum_{i=1}^{n} \alpha_{ij} \lambda_j \left(\left(p_{ij} P_i\right) \Big/ \left(\mu_j + \sum_{i=1}^{n} p_{ij} P_i + p_{dj} D \right) \right) Z_j \Bigg)$$

и планктонным детритом (слагаемое

$$\alpha_{dj} \lambda_j \left(\left(p_{dj} P_i\right) \Big/ \left(\mu_j + \sum_{i=1}^{n} p_{ij} P_i + p_{dj} D \right) \right) Z_j \Bigg),$$

выеданием зоопланктона организмами высших трофических уровней (слагаемое $q_j Z_j$) и регулируется также метаболическими выделениями фитопланктона (слагаемое $\sum_{i=1}^{n} \theta_{ij} P_i Z_j$). В данных соотношениях коэффициенты α_{ij} определяют эффективность потребления *i*-го вида фито-

планктона j-м РК зоопланктона; α_{dj} — коэффициенты, которые определяют эффективность потребления планктонного детрита каждым j-м РК зоопланктона; θ_{ij} — скорость выделения метаболитов (токсических компонентов) клетками i-го РК фитопланктона, способных влиять на развитие j-го РК зоопланктона (если такого влияния нет, то тогда $\theta_{ij} = 0$).

Детритный пул пополняется за счет естественной смертности фитопланктона (сумма $\sum_{i=1}^{n} r_i P_i$), экскреции неусвоенной части пищи зоопланктоном (сумма

$$\sum_{j=1}^{m} \lambda_j \left(\left(\sum_{i=1}^{n} \left(1 - \alpha_{ij} - \beta_{ij}\right) p_{ij} P_i \right) \Big/ \left(\mu_j + \sum_{i=1}^{n} p_{ij} P_i + p_{dj} D \right) \right) Z_j \Bigg),,$$

а расходуется в результате его выедания зоопланктонными организмами (слагаемое

$$\sum_{j=1}^{m} \lambda_j \left(\left(\left(\alpha_{dj} + \beta_{dj}\right) p_{dj} D \right) \Big/ \left(\mu_j + \sum_{i=1}^{n} p_{ij} P_i + p_{dj} D \right) \right) Z_j \Bigg),$$

процессов бактериального разложения (минерализации) детрита (слагаемое ϕD^{δ}), оседания детрита и выноса его из системы (слагаемое $\left(s_d + k_d\right) D$). Здесь s_d и k_d — соответственно скорость оседания планктонного детрита и выноса его за пределы рассматриваемой системы.

Выражение $\sum_{i=1}^{n} \left(1 - \alpha_{ij} - \beta_{ij}\right) p_{ij} P_i$ в уравнении (10.4) представляет собой детрит, который образуется в результате выедания фитопланктона зоопланктоном. Слагаемое $-\left(\alpha_{dj} + \beta_{dj}\right) p_{dj} D$ представляет собой чистые потери детрита за счет его выедания зоопланктонными организмами. Детрит расходуется на питание j-го РК зоопланктона в количестве $G_j = \lambda_j \left(p_{dj} D \Big/ \left(\mu_j + \sum_{i=1}^{n} p_{ij} P_i + p_{dj} D \right) \right) Z_j$. Однако часть $\left(1 - \alpha_{dj} - \beta_{dj}\right) G_j$ его возвращается обратно в детритный пул в виде фекальных пеллет. Таким образом, суммируя указанные потоки, для каждого j-го РК зоопланктона окончательно получаем:

$$G_j + \left(1 - \alpha_{dj} - \beta_{dj}\right) G_j = -\left(\alpha_{dj} + \beta_{dj}\right) G_j =$$
$$= -\lambda_j \left(\alpha_{dj} + \beta_{dj}\right) \left(p_{dj} D \Big/ \left(\mu_j + \sum_{i=1}^{n} p_{ij} P_i + p_{dj} D \right) \right) Z_j \quad \left(j = \overline{1, m}\right).$$

Тогда суммарный поток по всем m РК зоопланктонных организмов будет равен

$$\sum_{j=1}^{m} \lambda_j \left(\left(-\left(\alpha_{dj} + \beta_{dj}\right) p_{dj} D \right) \Big/ \left(\mu_j + \sum_{i=1}^{n} p_{ij} P_i + p_{dj} D \right) \right) Z_j.$$

Время в модели выражено в сутках. Параметры модели неотрицательны, причем $\alpha_{ij} + \beta_{ij} \le 1$ $\left(i = \overline{1, n};\ j = \overline{1, m}\right)$, $\alpha_{dj} + \beta_{dj} \le 1$, $\gamma_j \le 1$ и $r_i + s_i + k_i < a_i / b_i$ [Edwards, 2001]. Последнее условие означает, что каждый из n рассматриваемых размерных классов фитопланктона не вымирает полностью при очень низкой концентрации биогенных элементов. Для того чтобы выразить модельные концентрации БВ и биомассы фито-, зоопланктона и планктонного детрита в единицах углерода, нужно использовать известные из наблюдений интегральные среднемноголетние оценки отношений между БВ (как в водной среде, так и в планктоне и детрите). Для Вислинского и Куршского заливов такие оценки можно получить по данным работ [Александров, 2010; Witek et al., 2010].

Важным свойством данной ТЦП-модели является то, что ее структурные компоненты, процессы, которые описывают их изменения со временем, а также наиболее важные биологические параметры модели, такие как a_i, b_i, c_i, e_i, r_i, s_i, λ_j и μ_j, являются размерно-зависимыми. В соответствии с этим в модели учтено, что значения указанных коэффициентов изменяются по степенному закону в зависимости от объемов клеток *i*-го РК фитопланктона $\left(i=\overline{1,n}\right)$ или от характерного размера *j*-го РК зоопланктона $\left(j=\overline{1,m}\right)$. В настоящее время существует достаточно большое число работ, в которых содержатся результаты как экспериментальных, так и полевых наблюдений и исследований [Moloney, Field, 1989; Moloney, Field, 1991; Gin et al., 1998; Finkel, 2001; Kagami, Urabe, 2001; Cermeño et al., 2005; Litchman et al., 2007; Armstrong, 2008; Marañón, 2008; Banas, 2011; Edwards et al., 2012; Huete-Ortega et al., 2012; Marañón at al., 2013; Andersen et al., 2016; Lindemann et al., 2016]. Эти работы позволяют обобщить выявленные аллометрические зависимости продукционных параметров видов, систематических групп фито- и зоопланктона, простейших организмов от их размерных характеристик, выполнить их сравнительный анализ и после необходимой корректировки использовать при моделировании. В качестве начальных приближений для оценки параметров таких степенных зависимостей можно ориентироваться на результаты работ [Moloney, Field, 1989; Moloney, Field, 1991; Gin et al., 1998]. Модель (10.1)–(10.4) обладает определенной общностью в том смысле, что ее потенциально можно использовать для модельного исследования разных водных экосистем. Тем не менее важно помнить о том, что при ее использовании необходимы параметрическая настройка и определенная корректировка значений параметров модели. Это нужно делать для того, чтобы учесть конкретную гидрологическую, гидрохимическую и гидробиологическую специфику той водной экосистемы, для которой модель настраивается (в данном случае — для экосистем Вислинского и Куршского заливов Балтийского моря [Подгорный, Леонов, 2015]).

Выполненный нами анализ статистических взаимосвязей между продукционными и размерными характеристиками фито- и зоопланктона Вислинского и Куршского заливов показал, что вид, сила связи и значения коэффициентов регрессионных зависимостей могут существенно меняться в течение вегетационного сезона. Поэтому всестороннее аналитическое и численное исследование модели (10.1)–(10.4) чрезвычайно важно, поскольку оно в перспективе позволит проанализировать разные типы поведения конкретной экосистемы в зависимости от значений параметров модели, размерной структуры фито- и зоопланктона заливов и их продукционных характеристик, уровня биогенной нагрузки.

Важной особенностью и существенным преимуществом ТЦП-модели (10.1)–(10.4) является то, что она не имеет жесткой компонентной структуры. Существенный недостаток многих уже имеющихся моделей состоит в том, что они имеют жесткую, предписанную разработчиком модели структуру и не отражают важнейшие свойства реальных экосистем, в частности их адаптивность и способность менять свои структурно-функциональные характеристики (например, смену видового состава водного сообщества) в ответ на изменение внешних воздействий или условий. Количество модельных переменных в системе (10.1)–(10.4) может быть изменено в зависимости от изменения размерной структуры (и, соответственно, количества размерных классов) фито- и зоопланктона экосистем Вислинского и Куршского заливов в течение вегетационного периода. При этом количество модельных параметров останется прежним. Не потребуется также и дополнительной перенастройки значений параметров, поскольку их значения теперь рассчитываются в зависимости от размерных характеристик фито- и зоопланктона. Таким образом, в значительной степени устранена проблема оценивания эмпирических параметров модели.

Величины коэффициентов предпочтения p_{ij}, p_{dj} в системе уравнений (10.1)–(10.4) для каждого из m РК зоопланктона отражают имеющиеся биологические представления об особенностях его пищевого поведения в зависимости от размерной структуры пищевой цепи. Вместе с тем понятно, что в условиях, когда концентрации планктонного детрита и каждого из n

размерных классов фитопланктона меняются во времени, предпочтения в питании зоопланктона тоже изменяются. Механизмы и причины таких изменений могут быть разными, а их конкретное математическое описание во многом зависит от выбора соответствующего пространственно-временного масштаба, а также цели и задачи моделирования [Gentleman et al., 2003; Nepomnyashchikh, Podgornyj, 2003]. В данной модели будем предполагать, что на выбранном уровне структуры ТЦП-модели, агрегирования ее компонентов и описания скоростей процессов изменение значений коэффициентов пищевых предпочтений зоопланктонных организмов разных РК зависит исключительно от изменений концентраций планктонного детрита и каждого из n рассматриваемых размерных классов фитопланктона.

Введем для краткости описания алгоритма изменения во времени коэффициентов предпочтения в питании зоопланктонных организмов следующие обозначения. Будем считать, что величины p_{ij}^t, p_{dj}^t задают коэффициенты предпочтения потребления i-го РК фитопланктона и детрита j-м РК зоопланктона на некоторый момент времени t. Обозначим через P_i^t $\left(i=\overline{1,n}\right)$ биомассу фитопланктона i-го РК, а через D^t — биомассу детрита на момент времени t. Зададим шаг по времени τ. По заданным значениям p_{ij}^t, p_{dj}^t после выполнения процедуры численного интегрирования системы (10.1)–(10.4) через один шаг по времени τ получим новые значения всех переменных модели, в том числе $P_i^{t+\tau}$ $\left(i=\overline{1,n}\right)$ — биомассу фитопланктона i-го РК и $D^{t+\tau}$ — биомассу детрита в воде на момент времени $t+\tau$. После этого перерасчет коэффициентов предпочтения $p_{ij}^{t+\tau}$, $p_{dj}^{t+\tau}$ на момент времени $t+\tau$ проводится по следующим формулам $\left(j=\overline{1,m}\right)$:

$$p_{ij}^{t+\tau}=\frac{p_{ij}^t\cdot P_i^{t+\tau}}{\sum_{i=1}^{n}p_{ij}^tP_i^{t+\tau}+p_{dj}^tD^{t+\tau}},\quad p_{dj}^{t+\tau}=\frac{p_{dj}^t\cdot D^{t+\tau}}{\sum_{i=1}^{n}p_{ij}^tP_i^{t+\tau}+p_{dj}^tD^{t+\tau}}.$$

Указанная последовательность вычислений реализуется и на всех последующих шагах по времени. При таком расчете $p_{ij}^{t+\tau}$, $p_{dj}^{t+\tau}$ сохраняется условие нормировки, то есть выполняется условие $\sum_{i=1}^{n}p_{ij}^{t+\tau}+p_{dj}^{t+\tau}=1$ $\left(j=\overline{1,m}\right)$. .

Данный алгоритм придает всей ТЦП-модели (10.1)–(10.4) новое качество: она становится в определенной мере адаптивной моделью. Коэффициенты предпочтения зоопланктоном тех или иных РК фитопланктона и планктонного детрита теперь не остаются постоянными величинами. Они будут непрерывно изменяться в соответствии с изменениями концентраций фитопланктона в каждом из n его размерных классов и концентрации детрита. Применение этого алгоритма позволит также еще больше уменьшить количество настраиваемых параметров модели. В начальный момент времени на уровне экспертных оценок достаточно будет задать только начальные значения $\left(p_{ij}^0, p_{dj}^0\right)$ соответствующих коэффициентов предпочтения.

В процессах функционирования водных экосистем важную роль играют процессы турбулентного обмена. Мелкомасштабная турбулентность существенным образом влияет на скорости биогидрохимических процессов, в частности на процесс потребления биогенных элементов клетками фитопланктона, интенсивность выедания фитопланктона и детрита зоопланктоном. Степень турбулентного воздействия на планктонные организмы зависит от их размеров, формы, гидродинамических характеристик, способности совершать активные перемещения в водной среде, способности к хеморецепции, реализации поведенческих и адаптационных взаимодействий между хищниками и жертвами разных размерных классов. Теоретические и экспериментальные исследования показывают, что потребление соединений биогенных элементов клетками фитопланктона, а также частота встречи зоопланктонных организмов с потенциаль-

ными источниками пищи (простейшими организмами, фитопланктоном, частицами детрита) в целом увеличивается по мере нарастания интенсивности турбулентного обмена [Rothschild, Osborn, 1988; Kiørboe, 1993; Kiørboe, Saiz, 1995; Metcalfe et al., 2004]. Биологически важные эффекты воздействия турбулентности могут быть обнаружены только на очень малых пространственных масштабах. В этом диапазоне турбулентность является однородной и изотропной, а скорости движения воды сравнимы со скоростью движения планктонных организмов. Значения средней скорости турбулентного движения уменьшаются по мере уменьшения пространственного масштаба. На организменном уровне турбулентность оказывает влияние на трофические взаимодействия, что было показано как экспериментально, так и путем численного моделирования. Это влияние может быть как непосредственным (например, приводить, как указывалось выше, к увеличению частоты встреч между хищниками и их жертвами [Rothschild, Osborn, 1988; Evans, 1989]), так и непрямым (например, в результате изменения качества пищи [Kiorboe, 1993]).

Несмотря на большое число уже имеющихся экспериментальных и теоретических работ по оценке влияния мелкомасштабного турбулентного обмена на планктонные организмы, остается недостаточно исследованным вопрос о том, каким образом можно рассмотреть и исследовать этот важнейший абиотический фактор в математических моделях водных экосистем. Опираясь на рассматриваемую нами размерно-зависимую математическую ТЦП-модель (10.1)–(10.4), учесть воздействие турбулентного обмена на размерную структуру и временную динамику планктонной пищевой цепи можно следующим образом.

Фитопланктон. Если $N >> e_i \ \left(i = \overline{1, n}\right)$, то при прочих равных условиях скорость Upt_i потребления БВ будет стремиться к $Upt_i^{\max} = a_i / b_i$ — максимальной скорости роста для *i*-го РК фитопланктона. Величины $Upt_i^{\max}$ не зависят от интенсивности ТО в водной среде, поскольку их значения определяются физиологическими свойствами клеток фитопланктона [Aksnes, Egge, 1991; Armstrong, 2008; Aksnes, Cao, 2011; Ward et al., 2011; Fiksen et al., 2013; Lindemann et al., 2016]. При достаточно высоких концентрациях биогенных элементов в водной среде скорость их потребления клетками фитопланктона будет ограничена скоростью трансмембранного переноса соответствующими ферментными системами, а не интенсивностью потока биогенных элементов по направлению к клетке. Поэтому в такой ситуации ТО не оказывает влияния на величину Upt_i.

Если $N << e_i \ \left(i = \overline{1, n}\right)$, то при прочих равных условиях $Upt_i \approx Upt_i^{\max} N / e_i = RA_i N$, где $RA_i = Upt_i^{\max} / e_i$ — сродство по ресурсу (resource affinity) для каждого из n РК фитопланктона. Таким образом, при относительно низком содержании БВ в водной среде скорость их потребления клетками фитопланктона растет пропорционально возрастанию концентрации N с коэффициентом пропорциональности, равным RA_i — сродству по ресурсу. В этом случае для всех (кроме самых мелких) клеток фитопланктона скорость потребления ими БВ будет зависеть от интенсивности диффузионного потока питательных веществ из водной среды по направлению к клетке. Интенсивность мелкомасштабной турбулентности увеличивает этот диффузионный поток, и, соответственно, происходит увеличение сродства по ресурсу RA_i. Поскольку величины $Upt_i^{\max}$ не зависят от интенсивности ТО в водной среде, то возрастание RA_i может иметь место только при уменьшении соответствующих значений констант полунасыщения e_i для *i*-го РК фитопланктона.

В работах [Karp-Boss et al., 1996; Baird, Emsley, 1999; Barton et al., 2014] для параметризации влияния мелкомасштабной турбулентности на интенсивность потребления БВ фитопланктоном было предложено рассматривать вместо констант полунасыщения e_i для *i*-го РК фитопланктона скорректированные — «турбулентные» константы полунасыщения e_i^T:

$$e_i^T = e_i / Sh_i \ \left(i = \overline{1, n}\right), \tag{11}$$

где Sh_i — безразмерное число Шервуда для *i*-го РК фитопланктона, которое представляет собой отношение полного потока БВ, достигающих поверхности клетки *i*-го РК в подвижной водной среде, к потоку вещества, обусловленного только процессом молекулярного диффузионного переноса. В соответствии с (11) при увеличении интенсивности турбулентного обмена в водной среде будет возрастать число Sh_i и, соответственно, уменьшаться константа полунасыщения, что, в свою очередь, при прочих равных условиях будет приводить к возрастанию сродства по ресурсу RA_i для каждого из n РК фитопланктона.

Расчет числа Шервуда Sh_i удобно производить не через прямой расчет отношения соответствующих потоков вещества, а по эмпирическим формулам в зависимости от безразмерного числа Пекле [Karp-Boss et al., 1996; Baird, Emsley, 1999; Barton et al., 2014]:

$$Pe_i = \frac{U_i \cdot Sr_i}{D_{Td}} = \frac{Sr_i^2}{D_{Td}} \sqrt{\frac{\overline{\varepsilon_{H_{ML}}}}{\nu}} \quad \left(i = \overline{1, n}\right),$$

где Sr_i — характерный радиус клетки сферической формы или половина эквивалентного сферического диаметра (ESD) клетки для *i*-го РК фитопланктона в метрах (значение Sr_i оцениваем по значению среднеценотического объема клетки для *i*-го РК); U_i — характерная скорость перемещения клеток для *i*-го РК фитопланктона в водной среде (для данной модели полагаем, что U_i равна скорости оседания s_i); D_{Td} — коэффициент молекулярной турбулентной диффузии, м^2/с; ν — кинематическая вязкость воды, м^2/с; $\overline{\varepsilon_{H_{ML}}}$ — средняя скорость диссипации турбулентной кинетической энергии, м^2/с$^{-3}$, в перемешанном слое воды толщиной H_{ML}. Кинематическая вязкость воды определяется через динамическую вязкость и плотность воды, которые рассчитывают по эмпирическим формулам в зависимости от температуры и солености воды.

Для расчета средней скорости диссипации турбулентной кинетической энергии $\varepsilon(z)$ в зависимости от текущей глубины воды z в пределах перемешанного слоя воды толщиной H_{ML} $\left(0 < z \le H_{ML}\right)$ в работе [MacKenzie, Leggett, 1993] предложена следующая параметризация:

$$\varepsilon(z) = \left(\frac{\rho_a}{\rho_w} C_D\right)^{3/2} \cdot \frac{W_{10}^3}{kz}, \tag{12}$$

где ρ_a и ρ_w — соответственно плотность воздуха и воды, кг/м^3; C_D — коэффициент сопротивления, безразм.; W_{10} — скорость ветра на высоте 10 м над водной поверхностью, м/с; k — постоянная Ка́рмана ($k \approx 0.41$). Если водоем мелкий и хорошо перемешиваемый, то в этом случае перемешивание может охватывать всю водную толщу и достигать дна. Тогда H_{ML} будет равна глубине воды в данном месте. С помощью (12) можно также рассчитать и среднюю скорость диссипации турбулентной кинетической энергии в перемешанном слое воды толщиной H_{ML}:

$$\overline{\varepsilon_{H_{ML}}} = \frac{1}{H_{ML}} \int_{-H_{ML}}^{0} \varepsilon(z)\, dz.$$

При расчете числа Sh в зависимости от числа Pe следует учитывать также соотношение радиуса или половины ESD клетки для *i*-го РК фитопланктона и наименьшего масштаба длины (масштаб Бэтчелора L_B, м [Barton et al., 2014]) для пространственных вариаций концентрации БВ, обусловленных влиянием ТО. Масштаб L_B рассчитывается по следующей формуле:

$$L_B = \sqrt[4]{\nu D_{Td}^2 \Big/ \overline{\varepsilon_{H_{ML}}}}.$$

Масштаб Бэтчелора L_B связан с характерным масштабом длины Колмогорова $L_K = \sqrt[4]{\nu^3 / \overline{\varepsilon_{H_{ML}}}}$, который задает наименьший размер турбулентных пульсаций при заданном уровне интенсивности турбулентного обмена:

$$L_B = \left(\frac{\nu}{D_{Td}} \right)^{-1/2} L_K .$$

Для прибрежной зоны морей характерные значения L_K составляют 317–1784 мкм, а L_B — 8–44 мкм [Kiørboe, Saiz, 1995; Barton et al., 2014]. На масштабах меньших либо равных L_B будут иметь место полное перемешивание и однородность пространственного распределения концентраций биогенных элементов в водной среде.

Расчет числа Sh_i осуществляют следующим образом [Baird, Emsley, 1999]:

– $\overline{\varepsilon_{H_{ML}}} = 0$:

$$Pe_i = \frac{U_i \cdot Sr_i}{D_{Td}} = \frac{s_i \cdot Sr_i}{D_{Td}} : \; Sh_i = 0.5\left(1 + \sqrt[3]{1 + 2Pe_i}\right);$$

– $Sr_i \le L_B$:

$$Pe_i < 0.1 : \; Sh_i = 1.0 + 0.23\sqrt{Pe_i},$$

$$0.1 \le Pe_i \le 100.0 : \; Sh_i = 1.002 + 0.21\sqrt{Pe_i},$$

$$Pe_i > 100.0 : \; Sh_i = 0.67\sqrt[3]{Pe_i};$$

– $Sr_i > L_B$:

$$Sh_i = \eta \sqrt[6]{A + B},$$

где $0.495 < \eta < 0.545$ — эмпирический параметр; $A = 2.25\left(U_i \cdot Sr_i / D_{Td}\right)^2$; $B = 5.1\sigma^2 \left(\frac{Sr_i^2}{D_{Td}} \sqrt{\frac{\overline{\varepsilon_{H_{ML}}}}{\nu}} \right)^2$;

σ — эмпирический параметр асимметричности, который характеризует степень растяжения скоростного турбулентного потока в определенном направлении. Значения σ меняются от 0.3 до 1.0 [Karp-Boss et al., 1996].

Зоопланктон. Для параметризации влияния мелкомасштабной турбулентности на интенсивность потребления фитопланктона и планктонного детрита зоопланктонными организмами вместо констант полунасыщения μ_j для каждой из m рассматриваемых РК зоопланктона будем рассматривать скорректированные — «турбулентные» — константы полунасыщения μ_j^T:

$$\mu_j^T = \mu_j / \xi_j \quad \left(j = \overline{1, m} \right), \tag{13}$$

где ξ_j — безразмерный параметр, который представляет собой отношение объема $\left(Vol_{CW}^T\right)_j$ осветленной в единицу времени воды при питании зоопланктона *j*-го РК в условиях турбулентного перемешивания к объему $\left(Vol_{CW}\right)_j$ осветленной за тот же период времени воды при питании зоопланктона в условиях отсутствия турбулентного перемешивания. Объем $\left(Vol_{CW}^T\right)_j$ равен сумме объема $\left(Vol_{CW}^{\mathrm{Re}lative_velocity}\right)_j$ осветленной воды за счет собственного перемещения зоопланк-

тонных организмов в процессе потребления ими фитопланктона и планктонного детрита и дополнительного объема $\left(Vol_{CW}^{Turbulent_shear}\right)_j$, обусловленного возрастанием интенсивности ТО, который приводит к увеличению частоты встречи зоопланктонных организмов *j*-го РК с потенциальными источниками пищи. Объем $\left(Vol_{CW}\right)_j$ равен $\left(Vol_{CW}^{\mathrm{Re}lative_velocity}\right)_j$. В соответствии с (13) при увеличении интенсивности ТО в водной среде будет возрастать значение параметра $\xi_j = \left(\left(Vol_{CW}^{\mathrm{Re}lative_velocity}\right)_j + \left(Vol_{CW}^{Turbulent_shear}\right)_j\right) \Big/ \left(Vol_{CW}^{\mathrm{Re}lative_velocity}\right)_j$ и, соответственно, уменьшаться значение константы полунасыщения μ_j, что, в свою очередь, при прочих равных условиях будет приводить к возрастанию скорости роста *j*-го РК зоопланктона $\left(j = \overline{1, m}\right)$.

Рассмотрим вопрос о том, как можно рассчитать относительные скорости $U_{j,i}$, $U_{j,d}$ перемещения зоопланктонных организмов *j*-го РК относительно клеток фитопланктона *i*-го РК $\left(i = \overline{1, n};\ j = \overline{1, m}\right)$ или планктонного детрита. Такие перемещения могут быть как активными (плавание за счет собственной двигательной активности зоопланктонных организмов), так и пассивными (в данной модели — в результате вертикального оседания фито-, зоопланктона и детрита или в результате «случайных блужданий» (random walk), обусловленных влиянием турбулентных пульсаций). Определим величины $\Delta U_{j,i}^{Sink}$ и $\Delta U_{j,d}^{Sink}$ — дифференциальных скоростей погружения:

$$\Delta U_{j,i}^{Sink} = U_j^{Sink} - s_i,\ \ \Delta U_{j,d}^{Sink} = U_j^{Sink} - s_d,$$

где U_j^{Sink} — скорость пассивного перемещения (оседания) зоопланктонных организмов *j*-го РК. Остальные обозначения прежние. Оценки скоростей пассивного перемещения планктонных организмов и скоростей оседания детрита, в том числе и зависимости этих скоростей от размеров планктонных организмов, можно получить по данным исследований, приведенных в работах [Handbook…, 1979; Kiørboe, 1993; Hansen et al., 1997; Baird et al., 2004; Shimoda et al., 2016].

Определим относительные скорости плавания $U_{j,i}^{Swim}$, $U_{j,d}^{Swim}$ [Rothschild, Osborn, 1988; Baird, Emsley, 1999]:

$$U_{j,i}^{Swim} = \frac{\left(U_{j,i}^{slow}\right)^2 + 3\left(U_{j,i}^{fast}\right)^2}{3U_{j,i}^{fast}}\ \left(i = \overline{1, n};\ j = \overline{1, m}\right),\ U_{j,d}^{Swim} = \frac{\left(U_{j,d}^{slow}\right)^2 + 3\left(U_{j,d}^{fast}\right)^2}{3U_{j,d}^{fast}}\ \left(j = \overline{1, m}\right),$$

где

$$U_{j,i}^{slow} = \min\left(U_j^{Swim}, U_i^{Swim}\right),\ U_{j,i}^{fast} = \max\left(U_j^{Swim}, U_i^{Swim}\right),$$
$$U_{j,d}^{slow} = \min\left(U_j^{Swim}, U_d^{Swim}\right),\ U_{j,d}^{fast} = \max\left(U_j^{Swim}, U_d^{Swim}\right).$$

Предполагая, что направления относительных скоростей перемещения $U_{j,i}^{Swim}$ и $U_{j,d}^{Swim}$ в турбулентном потоке являются случайными, найдем искомые относительные скорости $U_{j,i}$, $U_{j,d}$ перемещения зоопланктонных организмов *j*-го РК относительно клеток фитопланктона *i*-го РК $\left(i = \overline{1, n};\ j = \overline{1, m}\right)$ или планктонного детрита [Rothschild, Osborn, 1988; Baird, Emsley, 1999]:

$$U_{j,i} = \frac{\left(U_{j,i}^{\min}\right)^2 + 3\left(U_{j,i}^{\max}\right)^2}{3U_{j,i}^{\max}}\ \left(i = \overline{1, n};\ j = \overline{1, m}\right),\ U_{j,d} = \frac{\left(U_{j,d}^{\min}\right)^2 + 3\left(U_{j,d}^{\max}\right)^2}{3U_{j,d}^{\max}}\ \left(j = \overline{1, m}\right),$$

где

$$U_{j,i}^{\min} = \min\left(U_{j,i}^{Swim}, \Delta U_{j,i}^{Sink}\right),\ U_{j,i}^{\max} = \max\left(U_{j,i}^{Swim}, \Delta U_{j,i}^{Sink}\right),$$
$$U_{j,d}^{\min} = \min\left(U_{j,d}^{Swim}, \Delta U_{j,d}^{Sink}\right),\ U_{j,d}^{\max} = \max\left(U_{j,d}^{Swim}, \Delta U_{j,d}^{Sink}\right).$$

Будем считать, что Sr_i — радиус клетки сферической формы или половина ESD клетки для i-го РК фитопланктона $\left(i=\overline{1,n}\right)$, Sr_d — средний радиус сферических частиц планктонного детрита, а Sr_j — половина ESD для j-го РК зоопланктона $\left(j=\overline{1,m}\right)$, причем $Sr_j > Sr_i$, $Sr_j > Sr_d$. Такие допущения позволяют существенно упростить вывод формул для расчета $\left(Vol_{CW}\right)_j$ и $\left(Vol_{CW}^T\right)_j$. Эти формулы с учетом результатов работы [Baird, Emsley, 1999] будут иметь следующий вид:

$$\left(Vol_{CW}^{\mathrm{Re}lative_velocity}\right)_j = 0.5\pi\left(\sum_{i=1}^{n} Sr_i^2 U_{j,i} + Sr_d^2 U_{j,d}\right),$$

$$\left(Vol_{CW}^{Turbulent_shear}\right)_j = 9.8\sqrt{\frac{\overline{\varepsilon_{H_{ML}}}}{\nu}}\left(\sum_{i=1}^{n}\frac{\left(Sr_i/Sr_j\right)^2}{\left(1+2\,Sr_i/Sr_j\right)^2}\left(Sr_i+Sr_j\right)^3 + \frac{\left(Sr_d/Sr_j\right)^2}{\left(1+2S\,r_d/Sr_j\right)^2}\left(Sr_d+Sr_j\right)^3\right).$$

Таким образом,

$$\xi_j = \frac{\left(Vol_{CW}^T\right)_j}{\left(Vol_{CW}\right)_j} = \frac{\left(Vol_{CW}^{\mathrm{Re}lative_velocity}\right)_j + \left(Vol_{CW}^{Turbulent_shear}\right)_j}{\left(Vol_{CW}^{\mathrm{Re}lative_velocity}\right)_j} = 1 + \frac{\left(Vol_{CW}^{Turbulent_shear}\right)_j}{\left(Vol_{CW}^{\mathrm{Re}lative_velocity}\right)_j} \geq 1.0.$$

Если $\overline{\varepsilon_{H_{ML}}} = 0$, то в этом случае $\left(Vol_{CW}^{Turbulent_shear}\right)_j = 0$, влияние мелкомасштабной турбулентности на интенсивность потребления фитопланктона и планктонного детрита зоопланктонными организмами будет отсутствовать, $\xi_j = 1$ для всех РК зоопланктона, а $\mu_j^T = \mu_j$.

Изучение размерной структуры сообществ фито- и зоопланктона имеет важное значение для понимания процессов биотрансформции БВ, перераспределения потоков вещества и энергии в экосистеме [Litchman et al., 2007; Paredes, Montecino, 2011]. С другой стороны, представляется важным и необходимым исследование вопросов о том, каким образом и в силу каких причин формируются сама размерная структура и биологическое разнообразие планктонного сообщества. Результаты проведенного нами статистического исследования показывают, что как продукционные характеристики, так и индексы видового разнообразия Шеннона для фито- и зоопланктона обнаруживают взаимосвязь с их размерными характеристиками. Для фитопланктона Вислинского и Куршского заливов эта связь по существующим статистическим критериям оценки силы связи нелинейных регрессионных зависимостей является слабой, а для зоопланктона Куршского залива — заметной. Полученные результаты пока носят предварительный характер и будут уточняться по мере дальнейших исследований фито- и зоопланктона, а также механизмов формирования видового разнообразия в экосистемах заливов.

В настоящее время для количественной оценки видового разнообразия сообществ фито- и зоопланктона используют большое число различных индексов. В работе [Paredes, Montecino, 2011] предложено оценивать разнообразие фитопланктонного сообщества с помощью индекса Шеннона, который рассчитывают на основе размерной структуры сообщества фитопланктона, а не его видового состава. Поскольку в модели (10.1)–(10.4) расчет ведется для биомассы каждого РК как фито-, так и зоопланктона, то на основе этих данных легко рассчитать и соответствующие индексы «размерного» разнообразия Шеннона H_{Size}^{Phyto}, H_{Size}^{Zoo} для фито- и зоопланктона:

$$H_{Size}^{Phyto} = -\sum_{i=1}^{n} Fr_i^{Phyto} \ln Fr_i^{Phyto}, \quad H_{Size}^{Zoo} = -\sum_{j=1}^{m} Fr_j^{Zoo} \ln Fr_j^{Zoo}, \tag{14}$$

где $Fr_i^{Phyto} = P_i \Big/ \sum_{i=1}^{n} P_i \ \left(i=\overline{1,n}\right)$, а $Fr_j^{Zoo} = Z_j \Big/ \sum_{j=1}^{m} Z_j \ \left(j=\overline{1,m}\right)$.

Таким образом, математическая ТЦП-модель (10.1)–(10.4) позволяет исследовать различные типы динамического поведения планктонной системы в зависимости от изменения значений параметров модели, интенсивности внешних воздействий, а также механизмы перераспределения потоков вещества и энергии в экосистеме. Кроме того, она дает возможность ответить на вопросы о том, каким образом при этом будет изменяться размерная структура фито- и зоопланктона и в соответствии с этим — индексы «размерного» разнообразия Шеннона (14). Сопоставление полученных в ходе модельных расчетов и наблюдаемых в природе зависимостей индексов видового разнообразия от размерных характеристик планктонных организмов может также служить дополнительным критерием адекватности и правильности параметрической настройки модели.

Заключение

Выполненное нами исследование статистических взаимосвязей между размерными и продукционными характеристиками фито- и зоопланктона в Вислинском и Куршском заливах Балтийского моря показало, что размерная структура планктонных организмов имеет большое значение для понимания развития продукционных процессов, механизмов формирования видового разнообразия и функционирования экосистем заливов. Особая ценность данной работы состоит в том, что она выполнена на основе данных многолетних натурных наблюдений за состоянием сообществ фито- и зоопланктона заливов на протяжении всего вегетационного сезона, а не по результатам лабораторных экспериментов, которые, как правило, проводят на изолированных одновидовых культурах в строго контролируемых условиях. Это позволило оценить степень временнóй изменчивости параметров полученных регрессионных уравнений и значений коэффициентов детерминации.

Было установлено, что максимальная скорость фотосинтеза A_{opt} и величина интегральной первичной продукции ΣA с изменением среднеценотического объема клетки V_{Cell} фитопланктона изменяются по степенному закону. Полученный результат показывает, что чем меньше размер клеток водорослей в фитопланктонных сообществах, тем активнее в них протекают процессы метаболизма и тем эффективнее ими усваивается солнечная энергия. Этот вывод хорошо согласуется с имеющимися гидробиологическими представлениями о функционировании водных экосистем и результатами многих других исследований, как экспериментальных, натурных, так и теоретических [Moloney, Field, 1989; Moloney, Field, 1991; Kagami, Urabe, 2001; Cermeño et al., 2005; Litchman et al., 2007; Armstrong, 2008; Marañón, 2008; Edwards et al., 2012; Marañón at al., 2013; Andersen et al., 2016; Lindemann et al., 2016].

Значимость полученных результатов состоит в следующем. Во-первых, на основе выявленных регрессионных зависимостей появляется возможность количественно исследовать и уточнять взаимосвязи между продукционными и размерными характеристиками фитопланктонных сообществ заливов и получать на этой основе ряд прогнозных оценок их дальнейшего развития. Во-вторых, полученные степенные зависимости между продукционными и размерными характеристиками сообществ фитопланктона Вислинского и Куршского заливов позволяют сделать важный с математической точки зрения вывод: независимо от структуры выбранной модели для описания скоростей потребления биогенных элементов и роста клеток фитопланктона, все важнейшие параметры этих моделей будут аллометрически связаны с объемом клеток фитопланктона. На этой основе разработана структура пространственно-однородной математической модели четырехкомпонентной планктонной пищевой цепи Вислинского и Куршского заливов, которая явным образом учитывает размерную структуру фито- и зоопланктона в этих водных экосистемах. На основе данных гидрохимических и гидробиологических наблюдений, а также выявленных степенных зависимостей между продукционными и размерными характеристиками сообществ фито- и зоопланктона для каждого их размерного диапазона можно осуществить автоматический подбор параметров и параметрическую настройку таких моделей. Соответствующие алгоритмы, важнейшие их свойства и особенности практического применения подробно рассмотрены в работе [Подгорный, Леонов, 2015].

С помощью корреляционного анализа нами было установлено, что в Вислинском и в Куршском заливах по мере роста среднеценотического объема клеток фитопланктона его ценотическое разнообразие снижается. В каждом из заливов зависимость величин индекса H видового разнообразия Шеннона от среднеценотического объема клеток фитопланктона имеет разную функциональную форму. Таким образом, можно сделать вывод о том, что формирование видового разнообразия в экосистемах заливов в той или иной мере связано и с размерной структурой фитопланктонных сообществ, и с особенностями развития продукционных процессов, которые, в свою очередь, также во многом зависят от размерных характеристик фитопланктона. Разработанная нами математическая ТЦП-модель планктонной пищевой цепи экосистем заливов, которая явным образом предполагает моделирование размерной структуры фитопланктона, позволяет подойти и к решению задачи о механизмах формирования видового разнообразия фитопланктонного сообщества (как в Вислинском, так и в Куршском заливах).

Исследование статистической взаимосвязи между продукцией сообществ зоопланктона и его общей биомассы было выполнено только для условий Куршского залива и на более коротком временно́м промежутке, который охватывал период с 2007 по 2010 г. Поэтому полученные результаты носят предварительный характер. По результатам корреляционного анализа установлено, что между величинами общей биомассы зоопланктона и его продукции имеется высокая связь, описываемая экспоненциальной зависимостью. Поэтому, как и в случае с фитопланктоном, для зоопланктона также можно говорить о том, что, независимо от структуры выбранной математической модели для описания скоростей роста и продукции зоопланктонных организмов, все важнейшие параметры этих моделей будут аллометрически связаны с размерными характеристиками зоопланктона.

Выполненное нами исследование позволило также установить, что для сообществ зоопланктона существует заметная статистическая взаимосвязь между индексом видового разнообразия Шеннона и B_{tot}^{zoopl}. Это позволяет сделать вывод о том, что с ростом биологической продуктивности Куршского залива ценотическое разнообразие зоопланктона снижается. Кроме того, формирование биологического сообщества зоопланктона залива самым непосредственным образом связано как с размерной структурой зоопланктона, так и с его продукционными характеристиками.

Результаты проведенного исследования статистических взаимосвязей между размерными и продукционными характеристиками фито- и зоопланктона Вислинского и Куршского заливов Балтийского моря позволили подойти к обоснованной разработке и определению структуры пространственно-однородной математической модели планктонной пищевой цепи для этих водных экосистем. Модель позволяет учесть размерные спектры и размерные характеристики как фито-, так и зоопланктонных организмов. Принципиальный шаг при построении модели состоит в том, что параметры модели являются размерно-зависимыми величинами и аллометрически связаны со средними объемами организмов в том или ином диапазоне их размеров.

Важная особенность и существенное преимущество разработанной модели состоит в том, что она не имеет жесткой компонентной структуры. Количество модельных переменных может быть легко изменено в зависимости от изменения размерной структуры (и, соответственно, количества размерных классов) фито- и зоопланктона экосистем Вислинского и Куршского заливов в течение вегетационного периода. При этом количество модельных параметров останется прежним. Не потребуется также и дополнительной перенастройки значений параметров, поскольку их значения в модели рассчитываются в зависимости от размерных характеристик фито- и зоопланктона. Таким образом, традиционные проблемы оценивания эмпирических параметров при такой структуре модели в значительно степени устраняются.

В процессе разработки математической модели нами предложен алгоритм изменения во времени коэффициентов предпочтения в питании зоопланктонных организмов Данный алгоритм придает всей модели планктонной пищевой цепи новое качество: она становится в определенной мере адаптивной моделью. Коэффициенты предпочтения зоопланктоном тех или иных РК фитопланктона и планктонного детрита будут непрерывно изменяться в зависимости

от изменений во времени биомассы фитопланктона в каждом из его размерных классов и биомассы детрита. Применение данного алгоритма позволяет еще больше уменьшить количество настраиваемых параметров модели, поскольку теперь достаточно будет задать только начальные (экспертные) значения соответствующих коэффициентов предпочтения.

В процессах функционирования водных экосистем особое значение имеют процессы турбулентного обмена. Мелкомасштабная турбулентность существенным образом влияет на скорости биогидрохимических процессов, в частности на процесс потребления БВ клетками фитопланктона и интенсивность выедания фитопланктона и детрита зоопланктоном. Несмотря на большое число уже имеющихся экспериментальных и теоретических работ по оценке влияния мелкомасштабного ТО на планктонные организмы, остается недостаточно исследованным вопрос о том, каким образом можно рассмотреть и исследовать этот важнейший абиотический фактор в продукционных математических моделях водных экосистем. Важный итог данной работы состоит в том, что разработанная нами размерно-зависимая математическая модель водных экосистем позволяет учесть воздействие турбулентного обмена на размерную структуру и временну́ю динамику планктонной пищевой цепи Вислинского и Куршского заливов.

Результаты данной работы важны как для более глубокого и всестороннего понимания механизмов функционирования экосистем Вислинского и Куршского заливов Балтийского моря, так и для последующей разработки более сложных — имитационных — математических моделей этих водных экосистем. Разработанная пространственно-однородная математическая модель планктонной пищевой цепи позволит на следующем этапе провести исследования различных типов динамического поведения планктонной системы в зависимости от изменений значений параметров модели, интенсивности внешних воздействий и механизмов перераспределения потоков вещества и энергии в экосистеме. Кроме того, появилась возможность поиска ответов на вопросы о том, каким образом при этом будет изменяться размерная структура фито- и зоопланктона и в соответствии с этим — индексы «размерного» разнообразия Шеннона, что, в свою очередь, может послужить дополнительным критерием адекватности и правильности параметрической настройки модели.

Список литературы (References)

Александров С. В. Первичная продукция планктона в лагунных экосистемах Балтийского моря (Вислинский и Куршский заливы). — Калининград: ФГУП «АтлантНИРО», 2010. — 228 с.
Aleksandrov S. V. Pervichnaya produkciya planktona v lagunnych ecosistemah Baltiyskogo morya (Vislnskiy i Kurshskiy zalivi) [Primary production of phytoplankton in the Curonian lagoon and Vistula lagoon of the Baltic Sea]. — Kaliningrad: AtlantNIRO, 2010. — 228 p. (in Russian).

Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология. — СПб.: Наука, 2013. — 343 с.
Alimov A. F., Bogatov V. V., Golubkov S. M. Productionnaya gidrobiologiya [Production hydrobiology]. — SPb.: Nauka, 2013. — 343 p. (in Russian).

Науменко Е. Н. Зоопланктон прибрежной части Куршского залива. — Калининград: АтлантНИРО, 2006. — 178 с.
Naumenko E. N. Zooplankton pribrezhnoy chasti Kurshskogo zaliva [Zooplankton of the littoral Curonian lagoon]. — Kaliningrad: AtlantNIRO, 2006. — 178 p. (in Russian).

Науменко Е. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря. — Калининград: АтлантНИРО, 2010. — 198 с.
Naumenko E. N. Strukturno-funkcionalnaya organzaciya zooplanktona Vislinskogo zaliva Baltiyskogo morya [Structural-functional organization of zooplankton in the Vistula lagoon of the Baltic sea]. — Kaliningrad: AtlantNIRO, 2010. — 198 p. (in Russian).

Подгорный К. А. Исследование свойств пространственно однородной математической модели четырехкомпонентной планктонной системы // Математическая биология и биоинформатика. — 2012. — Т. 7, № 1. — С. 299–321.

Podgornyj K. A. Issledovanie svoystv prostranstvenno odnorodnoy matematicheskoy modeli chetyrehkomponentnoy planktonnoy sistemy [Investigation of the properties of spatially homogeneous mathematical model of the four-component plankton system] // Mathem. Biol. and Bioinformatics. — 2012. — Vol. 7, no. 1. — P. 299–321 (in Russian).

Подгорный К. А., Леонов А. В. Обзор современных методов оценки значений коэффициентов, чувствительности и адекватности имитационных моделей водных экосистем // Водные ресурсы. — 2015. — Т. 42, № 4. — С. 406–432.

Podgornyj K. A., Leonov A. V. Obzor sovremennyh metodov otsenki znacheniy koefficientov, chuvstvitelnosti i adekvatnosti imitatsionnyh modeley vodnyh ecosistem [Review of the current methods used to assess the values of coefficients, sensitivity, and adequacy of simulation models of aquatic ecosystems] // Water Resources. — 2015. — Vol. 42, no. 4. — P. 406–432 (in Russian).

Alcaraz M. Marine zooplankton and the metabolic theory of ecology: is it a predictive tool? // J. Plankton Res. — 2016. — Vol. 38. — P. 762–770.

Aksnes D. L., Cao F. J. Inherent and apparent traits in microbial nutrient uptake // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2011. — Vol. 440. — P. 41–51.

Aksnes D. L., Egge J. K. A theoretical model for nutrient uptake in phytoplankton // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1991. — Vol. 70. — P. 65–72.

Andersen K. H., Aksnes D. L., Berge T., Fiksen Ø., Visser A. Modelling emergent trophic strategies in plankton // J. Plankton Res. — 2015. — Vol. 37. — P. 862–868.

Andersen K. H., Berge T., Gonçalves R. J., Hartvig M., Heuschele J., Hylander S., Jacobsen N. S., Lindemann C., Martens E. A., Neuheimer A. B., Olsson K., Palacz A., Prowe F., Sainmont J., Traving S. J., Visser A. W., Wadhwa N., Kiørboe T. Characteristic sizes of life in the oceans, from bacteria to whales // Annu. Rev. Mar. Sci. — 2016. — Vol. 8. — P. 1–25.

Armstrong R. A. Nutrient uptake rate as a function of cell size and surface transporter density: A Michaelis-like approximation to the model of Pasciak and Gavis // Deep-Sea Res. I. — 2008. — Vol. 55. — P. 1311–1317.

Baird M. E., Emsley S. M. Towards a mechanistic model of plankton population dynamics // J. Plankton Res. — 1999. — Vol. 21. — P. 85–126.

Baird M. E., Oke P. R., Suthers I. M., Middleton J. H. A plankton population model with biomechanical descriptions of biological processes in an idealized 2D ocean basin // Journal of Marine Systems. — 2004. — Vol. 50. — P. 199–222.

Banas N. S. Adding complex trophic interactions to a size-spectral plankton model: emergent diversity patterns and limits on predictability // Ecol. Modelling. — 2011. — Vol. 222. — P. 2663–2675.

Barton A. D., Ward B. A., Williams R. G., Follows M. J. The impact of fine-scale turbulence on phytoplankton community structure // Limnol. Oceanogr.: Fluids and Environments. — 2014. — Vol. 4. — P. 34–49.

Bec B., Collos Y., Vaquer A., Mouillot D., Souchu P. Growth rate peaks at intermediate cell size in marine photosynthetic picoeukaryotes // Limnol. Oceanogr. — 2008. — Vol. 53. — P. 863–867.

Cermeño P., Marañón E., Rodríguez J., Fernández E. Size dependence of coastal phytoplankton photosynthesis under vertical mixing conditions // J. Plankton Res. — 2005. — Vol. 27. — P. 473–483.

Clayton S., Dutkiewicz S., Jahn O., Follows M. J. Dispersal, eddies, and the diversity of marine phytoplankton // Limnol. Oceanogr.: Fluids and Environments. — 2013. — Vol. 3. — P. 182–197.

Droop M. R. Some thoughts on nutrient limitation in algae // J. Phycol. — 1973. — Vol. 9. — P. 264–272.

Dugdale R. C. Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification, and significance // Limnol. Oceanogr. — 1967. — Vol. 12. — P. 685–695.

Edwards A. M. Adding detritus to a nutrient–phytoplankton–zooplankton model: a dynamical-systems approach // J. Plankton Res. — 2001. — Vol. 10. — P. 389–413.

Edwards K. F., Thomas M. K., Klausmeier C. A., Litchman E. Allometric scaling and taxonomic variation in nutrient utilization traits and maximum growth rate of phytoplankton // Limnol. Oceanogr. — 2012. — Vol. 57. — P. 554–566.

Evans G. T. The encounter speed of moving predator and prey // J. Plankton Res. — 1989. — Vol. 11. — P. 415–417.

Fiksen Ø., Follows M. J., Aksnes D. L. Trait-based models of nutrient uptake in microbes extend the Michaelis-Menten framework // Limnol. Oceanogr. — 2013. — Vol. 58. — P. 193–202.

Finkel Z. V. Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms // Limnol. Oceanogr. — 2001. — Vol. 46. — P. 86–94.

Finkel Z. V., Follows M. J., Irwin A. J. Size-scaling of macromolecules and chemical energy content in the eukaryotic microalgae // J. Plankton Res. — 2016. — Vol. 38. — P. 1151–1162.

Finkel Z. V., Irwin A. J. Modeling size-dependent photosynthesis: light absorption and the allometric rule // J. Theor. Biol. — 2000. — Vol. 204. — P. 361–369.

Finkel Z. V., Irwin A. J., Schofield O. Resource limitation alters the 3/4 size scaling of metabolic rates in phytoplankton // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2004. — Vol. 273. — P. 269–279.

Flynn K. J. Use, abuse, misconceptions and insights from quota models — the Droop cell quota models 40 years on // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. — 2008. — Vol. 48. — P. 1–23.

Franks P. J. S. Planktonic ecosystem models: perplexing parameterizations and a failure to fail // J. Plankton Res. — 2009. — Vol. 31. — P. 1299–1306.

Gentleman W., Leising A., Frost B., Strom S., Murray J. Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources: a review of assumptions and biological dynamics // Deep-Sea Res. II. — 2003. — Vol. 50. — P. 2847–2875.

Gin K. Y. H., Guo J., Cheong H.-F. A size-based ecosystem model for pelagic waters // Ecol. Modelling. — 1998. — Vol. 112. — P. 53–72.

Guasto J. S., Rusconi R., Stocker R. Fluid mechanics of planktonic microorganisms // Annu. Rev. Fluid Mech. — 2012. — Vol. 44. — P. 373–400.

Handbook of environmental data and ecological parameters / Ed. S. E. Jørgensen. — New York: Pergamon Press Inc. — 1979. — 1185 p.

Hansen P. J., Bjørnsen P. K., Hansen B. W. Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2–2,000-μm body size range // Limnol. Oceanogr. — 1997. — Vol. 42. — P. 687–704.

Hein M., Pedersen M. F., Sand-Jensen K. Size-dependent nitrogen uptake in micro- and macroalgae // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1995. — Vol. 118. — P. 247–253.

Huete-Ortega M., Cermeño P., Calvo-Díaz A., Marañón E. Isometric size-scaling of metabolic rate and the size abundance distribution of phytoplankton // Proc. R. Soc. B. — 2012. — Vol. 279. — P. 1815–1823.

Kagami M., Urabe J. Phytoplankton growth rate as a function of cell size: an experimental test in lake Biwa // Limnology. — 2001. — Vol. 2. — P. 111–117.

Karp-Boss L., Boss E., Jumars P. A. Nutrient fluxes to planktonic osmotrophs in the presence of fluid motion // Oceanography and Marine Biology: an Annual Review. — 1996. — Vol. 34. — P. 71–107.

Kiørboe T. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs // Adv. in Marine Biology. — 1993. — Vol. 29. — P. 1–72.

Kiørboe T., Saiz E. Planktivorous feeding in calm and turbulent environments, with emphasis on copepods // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1995. — Vol. 122. — P. 135–145.

Lindemann C., Fiksen Ø., Andersen K. H., Aksnes D. L. Scaling laws in phytoplankton nutrient uptake affinity // Frontiers in Marine Science. — 2016. — Vol. 3. — P. 1–6.

Litchman E., Klausmeier C. A., Schofield O. M., Falkowski P. G. The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level // Ecology Letters. — 2007. — Vol. 10. — P. 1170–1181.

MacKenzie B. R., Leggett W. C. Wind-based models for estimating the dissipation rates of turbulent energy in aquatic environments: empirical comparisons // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1993. — Vol. 94. — P. 207–216.

Marañón E. Inter-specific scaling of phytoplankton production and cell size in the field // J. Plankton Res. — 2008. — Vol. 30. — P. 157–163.

Marañón E., Cermeño P., López-Sandoval D. C., Rodríguez-Ramos T., Sobrino C., Huete-Ortega M., Blanco J. M., Rodríguez J. Unimodal size scaling of phytoplankton growth and the size dependence of nutrient uptake and use // Ecology Letters. — 2013. — Vol. 16. — P. 371–379.

Metcalfe A. M., Pedley T. J., Thingstad T. F. Incorporating turbulence into a plankton foodweb model // Journal of Marine Systems. — 2004. — Vol. 49. — P. 105–122.

Moloney C. L., Field J. G. General allometric equations for rates of nutrient uptake, ingestion, and respiration in plankton organisms // Limnol. Oceanogr. — 1989. — Vol. 34. — P. 1290–1299.

Moloney C. L., Field J. G. The size-dependent dynamics of plankton food webs. I. A simulation model of carbon and nitrogen flows // J. Plankton Res. — 1991. — Vol. 13. — P. 1003–1038.

Nepomnyashchikh V. A., Podgornyj K. A. Emergence of adaptive searching rules from the dynamics of a simple nonlinear system // Adaptive Behavior. — 2003. — Vol. 11. — P. 245–265.

Okie J. G. General models for the spectra of surface area scaling strategies of cells and organisms: fractality, geometric dissimilitude, and internalization // Am. Nat. — 2013. — Vol. 181. — P. 421–439.

Paredes M. A., Montecino V. Size diversity as an expression of phytoplankton community structure and the identification of its patterns on the scale of fjords and channels // Continental Shelf Res. — 2011. — Vol. 31. — P. 272–281.

Peters F., Arin L., Marrasé C., Berdalet E., Sala M. M. Effects of small-scale turbulence on the growth of two diatoms of different size in a phosphorus-limited medium // Journal of Marine Systems. — 2006. — Vol. 61. — P. 134–148.

Poulin F. J., Franks P. J. S. Size-structured planktonic ecosystems: constraints, controls and assembly instructions // J. Plankton Res. — 2010. — Vol. 32. — P. 1121–1130.

Prairie J. C., Sutherland K. R., Nickols K. J., Kaltenberg A. M. Biophysical interactions in the plankton: a cross-scale review // Limnol. Oceanogr.: Fluids and Environments. — 2012. — Vol. 2. — P. 121–145.

Raven J. A., Kübler J. E. New light on the scaling of metabolic rate with the size of algae // J. Phycol. — 2002. — Vol. 38. — P. 11–16.

Rothschild B. J., Osborn T. R. Small-scale turbulence and plankton contract rates // J. Plankton Res. — 1988. — Vol. 10. — P. 465–474.

Shimoda Y., Rao Y. R., Watson S., Arhonditsis G. B. Optimizing the complexity of phytoplankton functional group modeling: an allometric approach // Ecological Informatics. — 2016. — Vol. 31. — P. 1–17.

Transboundary waters and basins in the South-East Baltic / Ed. by B. Chubarenko. — Kaliningrad: Terra Baltica, 2008. — 306 p.

Våge S., Castellani M., Giske J., Thingstad T. F. Successful strategies in size structured mixotrophic food webs // Aquat. Ecol. — 2013. — Vol. 47. — P. 329–347.

Verdy A., Follows M., Flierl G. Optimal phytoplankton cell size in an allometric model // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2009. — Vol. 379. — P. 1–12.

Visser A. W., Fiksen Ø. Optimal foraging in marine ecosystem models: selectivity, profitability and switching // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2013. — Vol. 473. — P. 91–101.

Ward B. A., Dutkiewicz S., Barton A. D., Follows M. J. Biophysical aspects of resource acquisition and competition in algal mixotrophs // Am. Nat. — 2011. — Vol. 178. — P. 98–112.

Witek Z., Zalewski M., Wielgat-Rychert M. Nutrient stocks and fluxes in the Vistula lagoon at the end of the twentieth century. — Slupsk–Gdynia, 2010. — 186 p.