

## Биотический поток энергии через микробиальную пищевую сеть в пелагиали экосистем озерного типа

В. В. БУЛЬОН

*Зоологический институт РАН  
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1  
E-mail: vboulion@mail.ru*

Статья поступила 01.07.2018

После доработки 10.08.2018

Принята к печати 16.08.2018

### АННОТАЦИЯ

Разработан алгоритм динамической масс-балансовой модели, имитирующей биотический поток энергии в планктонном сообществе с участием микробиальных организмов. Входные абиотические параметры модели – географическая широта, средняя глубина водоема, содержание общего фосфора и цветность воды. С помощью модели прогнозируется биомасса и продукция ключевых групп планктона. Показано, что продукция кормовой базы для рыб и рост рыб определяются степенью участия в пищевой сети протозойного планктона.

**Ключевые слова:** экосистемы озерного типа, микробиальная пищевая сеть, пастбищная пищевая цепь, биотический поток энергии, моделирование.

Метазойный планктон потребляет как крупный автотрофный планктон, являющийся неотъемлемым элементом пастбищной пищевой цепи, так и гетеротрофных протистов, входящих в структуру микробиальной пищевой сети, и, в свою очередь, служит пищевым объектом для планктоноядных рыб [Azam et al., 1983; Sherr, Sherr, 1988; Pomeroy, Wiebe, 1988; Pace, 1993; Porter, 1996]. Иными словами, планктонное сообщество сочетает в себе “классическую” линейную пищевую цепь и базирующуюся на ней микробиальную “петлю” при разной степени развития последней. Математические модели традиционно фокусировались на имитировании

биотического потока энергии в водных экосистемах по пастбищному пути с элементами участия детрита и аллохтонного органического вещества [Меншуткин, Воробьева, 1987; Astrakhantsev et al., 1996; Rukhovets et al., 2003; Бульон, 2005; Rukhovets, Filatov, 2010; Меншуткин и др., 2014]. Роль микробиальной пищевой сети (так называемой микробиальной “петли”) в структуре планктонного сообщества интенсивно дискутируется, но только сравнительно недавно участие протозоа в общем потоке вещества и энергии стало приобретать количественное выражение [Копылов и др., 2007, 2010; Копылов, Косолапов, 2011]. Цель данной работы –

на основании имеющихся к настоящему времени знаний о продукционных характеристиках протозойного планктона сконструировать и представить для обсуждения модель биотического потока энергии в планктонном сообществе с подключением к нему ключевых групп протозоя – гетеротрофных флагеллат и цилиат.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследования скорости биотического потока энергии в пищевой сети экосистем озерного типа с участием микробиальных организмов и влияния на нее факторов среды предлагается рассмотреть динамическую масс-балансовую модель (рис. 1), разработанную автором с помощью программного пакета Stella [Ащепкова, 2002; Håkanson, Boulion, 2002; Клековский, Меншуткин, 2003; Меншуткин, 2010]. В качестве входных параметров модели использованы следующие независимые переменные.

##### Биотические факторы:

Скорость оборота биомассы гидробионтов и суточное ассимиляционное число хлорофилла  $a$  (табл. 1).

Эффективность использования водными организмами потребленной энергии на рост (эффективность роста) (см. табл. 1).

Коэффициенты распределения продукции гидробионтов между потребителями (табл. 2).

##### Абиотические факторы:

Lat – географическая широта, град. с. ш.; Pt – цветность воды, град.; TP – содержание в воде общего фосфора, мкг/л;  $D_{mean}$  – средняя глубина водоема, м.

**Уравнения, используемые в модельном алгоритме:**

$GS = -0,058 Lat^2 + 0,549 Lat + 365$  – длительность вегетационного сезона [Håkanson, Boulion, 2002].

$Chl = 0,103 TP^{1,29}$  – концентрация хлорофилла  $a$ , мкг/л [Бульон, 2016].

$Sec = 10^{(1,26 - 0,31 LOG(Pt) - 0,36 LOG( TP))}$  – прозрачность воды по диску Секки, м [Nurnberg, Shaw, 1998].

##### Модельный алгоритм:

###### Фитопланктон

$V_{php}(t) = V_{php}(t - dt) + (GP_{php} - Php\_Vcp - Php\_Inf - Php\_Fla - Php\_Hzo - Php\_Sed - R_{php}) dt$  – биомасса фитопланктона, ккал/м<sup>2</sup>.

##### INFLOWS:

$GP_{php} = DAN \cdot Chl \cdot Sec \cdot GS/100$  – валовая продукция фитопланктона, ккал/(м<sup>2</sup> · год). Значения DAN, колеблющиеся в границах 30–50 мкг С/мкг, вводились в модель с помощью функции Random.

##### OUTFLOWS:

$Php\_Vcp = (0,2/E_{bcp[aut]}) P_{php}$  – продукция фитопланктона, ассимилированная бактериопланктоном, ккал/(м<sup>2</sup> · год), где  $P_{php} = V_{php} \times V_{php} \cdot GS$ . Коэффициент 0,2 означает, что ~20 % чистой продукции фитопланктона включается в бактериальную продукцию [Бульон, 1988].

$Php\_Sed = 0,1 V_{php} \cdot GS/D_{mean}$  – продукция фитопланктона, осевшая на дно, ккал/(м<sup>2</sup> · год), где 0,1 – линейная скорость седиментации фитопланктона, м/сут [Даценко и др., 2017].

$Php\_Hzo = DC_{php\_hzo} (P_{php} - Php\_Vcp - Php\_Sed)$  – продукция фитопланктона, потребленная нехищным метазоопланктоном, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

$Php\_Inf = DC_{php\_inf} (P_{php} - Php\_Vcp - Php\_Sed)$  – продукция фитопланктона, потребленная инфузориями, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

$Php\_Fla = (1 - DC_{php\_hzo} - DC_{php\_inf}) (P_{php} - Php\_Vcp - Php\_Sed)$  – продукция фитопланктона, потребленная гетеротрофными флагеллатами, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

$R_{php} = GP_{php} (1 - E_{php})$  – потери энергии фитопланктоном при дыхании, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

###### Бактериопланктон

$V_{bcp}(t) = V_{bcp}(t - dt) + (DOM + Php\_Vcp - Vcp\_Fla - Vcp\_Inf - Vcp\_Hzo - R_{bcp}) dt$  – биомасса бактериопланктона, ккал/м<sup>2</sup>.

##### INFLOWS:

$Php\_Vcp = (0,2/E_{bcp[aut]}) \cdot P_{php}$  – продукция фитопланктона, ассимилированная бактериопланктоном, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

$DOM = ((Pt/f) k \cdot D_{mean} \cdot GS) 10$  – аллохтонное растворенное органическое вещество, ассимилированное бактериопланктоном, ккал/(м<sup>2</sup> · год). Принято, что константа скорости ассимиляции бактериопланктоном аллохтонного РОВ ( $k$ ) составляет от 0,0025 до 0,01 сут<sup>-1</sup> [Драчев, 1964; Vano et al., 1997; Bussmann, 1999; Tulonen, 2004; Berggren, 2010]. Концентрация в воде аллохтонного РОВ, мг С/л, оценивалась по цветности воды Pt/f, где коэффициент  $f$  в границах 4–12 [Скопинцев, Бакулина, 1966]. Значения

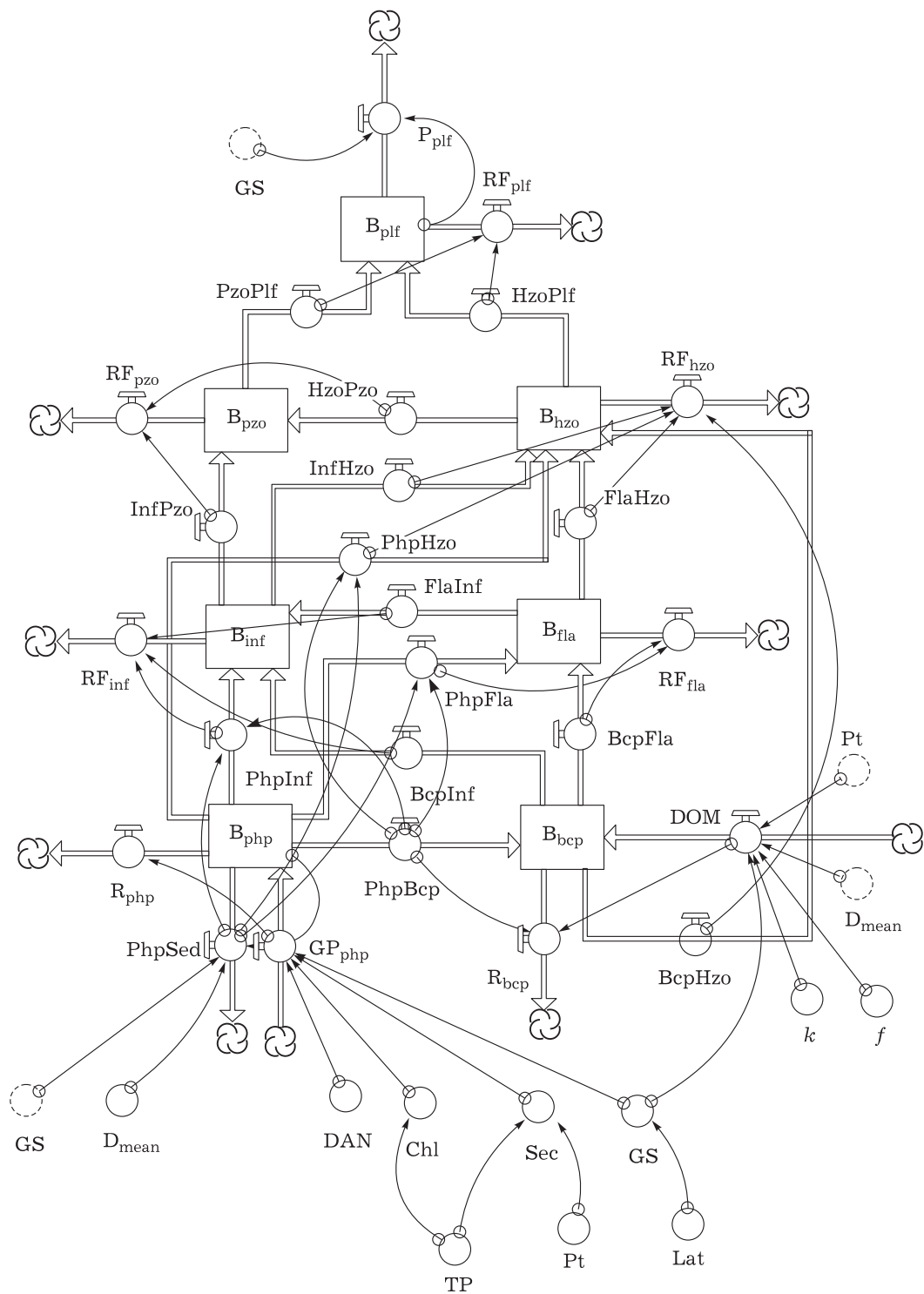


Рис. 1. Динамическая масс-балансовая модель биотического потока энергии при участии микробальной пищевой сети в экосистемах озерного типа. Объяснение параметров и связей между ними – в модельном алгоритме

Входные биотические параметры модели (по: [Жопылов, Косолапов, 2011; Håkanson, Boulion, 2002])

Трофическое звено	Скорость оборота биомассы, сут <sup>-1</sup>	Эффективность роста
Фитопланктон	$V_{php}$	$E_{php}$ 0,8
Бактериопланктон*	$V_{bcp}$	$E_{bcp[aut]}$ 0,44
Бактериопланктон**	$V_{bcp}$	$E_{bcp[all]}$ 0,22
Флагеллаты	$V_{fla}$	$E_{fla}$ 0,25
Инфузории	$V_{inf}$	$E_{inf}$ 0,25
Нехищный зоопланктон	$V_{hzo}$	$E_{hzo}$ 0,15
Хищный зоопланктон	$V_{pzo}$	$E_{pzo}$ 0,20
Планктоноядные рыбы	$V_{plf}$	$E_{plf}$ 0,08

DAN \*\*\* 30-50

Примечание. \* – бактерии, ассимилирующие автохтонное РОВ; \*\* – бактерии, ассимилирующие аллохтонное РОВ; \*\*\* – ассимиляционное число для фитопланктона, мг С/мг хлорофилла *a* за сутки.

$k$  и  $f$  вводились в модель с помощью функции Random.

#### OUTFLOWS:

$B_{cpr\_Fla} = DC_{bcp\_fla} \cdot P_{bcp}$ , где  $P_{bcp} = V_{bcp} \times GS \cdot V_{bcp}$  – продукция бактериопланктона, потребленная гетеротрофными флагеллатами, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

$B_{cpr\_Inf} = DC_{bcp\_inf} \cdot P_{bcp}$  – продукция бактериопланктона, потребленная инфузориями, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

$B_{cpr\_Hzo} = (1 - DC_{bcp\_fla} - DC_{bcp\_inf}) P_{bcp}$  – продукция бактериопланктона, потребленная нехищным метазойным планктоном, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

$R_{bcp} = (1 - E_{bcp[aut]}) P_{php\_Vcp} + (1 - E_{bcp[all]}) P_{bcp}$  – потери энергии бактериопланктоном при дыхании, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

#### Флагеллаты

$B_{fla}(t) = V_{fla}(t - dt) + (B_{cpr\_Fla} + P_{php\_Fla} - Fla\_Inf - Fla\_Hzo - RF_{fla}) dt$  – биомасса гетеротрофных флагеллат, ккал/м<sup>2</sup>.

#### INFLOWS:

$B_{cpr\_Fla} = DC_{bcp\_fla} \cdot P_{bcp}$  – продукция бактериопланктона, потребленная гетеротрофными флагеллатами, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

$P_{php\_Fla} = (1 - DC_{php\_hzo} - DC_{php\_inf}) (P_{php} - P_{php\_Vcp} - P_{php\_Sed})$  – продукция фитопланктона, потребленная гетеротрофными флагеллатами, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

#### OUTFLOWS:

$Fla\_Inf = DC_{fla\_inf} \cdot P_{fla}$ , где  $P_{fla} = V_{fla} \cdot V_{fla} \times GS$  – продукция гетеротрофных флагеллат, потребленная инфузориями, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

$Fla\_Hzo = (1 - DC_{fla\_inf}) P_{fla}$  – продукция гетеротрофных флагеллат, потребленная не-

хищным метазойным планктоном, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

$RF_{fla} = (B_{cpr\_Fla} + P_{php\_Fla}) (1 - E_{fla})$  – потери энергии инфузориями при дыхании и с неусвоенной пищей, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

#### Инфузории

$B_{inf}(t) = B_{inf}(t - dt) + (B_{cpr\_Inf} + P_{php\_Inf} + Fla\_Inf - Inf\_Hzo - Inf\_Pzo - RF_{inf}) dt$  – биомасса гетеротрофных флагеллат, ккал/м<sup>2</sup>.

#### INFLOWS:

$P_{php\_Inf} = DC_{php\_inf} (P_{php} - P_{php\_Vcp} - P_{php\_Sed})$  – продукция фитопланктона, потребленная инфузориями, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

$B_{cpr\_Inf} = DC_{bcp\_inf} \cdot P_{bcp}$  – продукция бактерий, потребленная инфузориями, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

$Fla\_Inf = DC_{fla\_inf} \cdot P_{fla}$  – продукция гетеротрофных флагеллат, потребленная инфузориями, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

#### OUTFLOWS:

$Inf\_Hzo = DC_{inf\_hzo} \cdot P_{inf}$ , где  $P_{inf} = V_{inf} \times V_{inf} \cdot GS$  – продукция инфузурий, потребленная нехищным метазоопланктоном, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

$Inf\_Pzo = (1 - DC_{inf\_hzo}) P_{inf}$  – продукция инфузурий, потребленная хищным метазоопланктоном, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

$RF_{inf} = (B_{cpr\_Inf} + Fla\_Inf + P_{php\_Inf}) (1 - E_{inf})$  – потери энергии инфузориями при дыхании и с неусвоенной пищей, ккал/(м<sup>2</sup> · год).

#### Нехищный метазоопланктон

$B_{hzo}(t) = B_{hzo}(t - dt) + (B_{cpr\_Hzo} + P_{php\_Hzo} + Fla\_Hzo + Inf\_Hzo - Hzo\_Pzo - Hzo\_Plf - RF_{hzo}) dt$  – биомасса нехищного метазоопланктона, ккал/м<sup>2</sup>.

INFLOWS:

$V_{cp\_Hzo} = (1 - DC_{bcp\_fla} - DC_{bcp\_inf}) \cdot P_{bcp}$  – продукция бактериопланктона, потребленная нехищным метазойным планктоном, ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

$Php\_Hzo = DC_{php\_hzo} (P_{php} - Php_{Vcp} - Php_{Sed})$  – продукция фитопланктона, потребленная нехищным метазойным планктоном, ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

$Fla\_Hzo = (1 - DC_{fla\_inf}) \cdot P_{fla}$  – продукция гетеротрофных флагаеллат, потребленная нехищным метазойным планктоном, ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

$Inf\_Hzo = DC_{inf\_hzo} \cdot P_{inf}$  – продукция инфузорий, потребленная нехищным метазойным планктоном, ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

OUTFLOWS:

$Hzo\_Pzo = DC_{hzo\_pzo} \cdot P_{hzo}$ , где  $P_{hzo} = V_{hzo} \cdot V_{hzo} \cdot GS$  – продукция нехищного метазойного планктона, потребленная хищным метазойным планктоном, ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

$Hzo\_Plf = (1 - DC_{hzo\_pzo})P_{hzo}$  – продукция нехищного метазойного планктона, потребленная планктоноядными рыбами, ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

$RF_{hzo} = (V_{cp\_Hzo} + Fla\_Hzo + Php\_Hzo + Inf\_Hzo) (1 - E_{hzo})$  – потери энергии нехищным метазойным планктоном при дыхании и с неусвоенной пищей, ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

*Хищный метазойный планктон*

$V_{pzo}(t) = V_{pzo}(t - dt) + (Hzo\_Pzo + Inf\_Pzo - Pzo\_Plf - RF_{pzo})dt$  – биомасса хищного метазойного планктона, ккал/ $m^2$ .

INFLOWS:

$Hzo\_Pzo = DC_{hzo\_pzo} \cdot P_{hzo}$  – продукция нехищного метазойного планктона, потребленная хищным метазойным планктоном, ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

$Inf\_Pzo = (1 - DC_{inf\_hzo})P_{inf}$  – продукция инфузорий, потребленная хищным метазойным планктоном, ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

OUTFLOWS:

$Pzo\_Plf = P_{pzo}$ , где  $P_{pzo} = V_{pzo} \cdot V_{pzo} \cdot GS$  – продукция хищного метазойного планктона, потребленная планктоноядными рыбами, ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

$RF_{pzo} = (Hzo\_Pzo + Inf\_Pzo)(1 - E_{pzo})$  – потери энергии хищным метазойным планктоном при дыхании и с неусвоенной пищей, ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

*Планктоноядные рыбы*

$V_{plf}(t) = V_{plf}(t - dt) + (Pzo\_Plf + Hzo\_Plf - RF_{plf} - P_{plf}) dt$  – биомасса планктоноядных рыб, ккал/ $m^2$ .

INFLOWS:

$Pzo\_Plf = P_{pzo}$  – продукция хищного метазойного планктона, потребленная планктоноядными рыбами, ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

$Hzo\_Plf = (1 - DC_{hzo\_pzo})P_{hzo}$  – продукция нехищного метазойного планктона, потребленная планктоноядными рыбами, ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

OUTFLOWS:

$RF_{plf} = (Hzo\_Plf + Pzo\_Plf)(1 - E_{plf})$  – потери энергии планктоноядными рыбами при дыхании и с неусвоенной пищей, ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

$P_{plf} = V_{plf} \cdot V_{plf} \cdot GS$  – продукция планктоноядных рыб, ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

С помощью модели проведена имитация биотического потока энергии в условном озере со среднестатистическими значениями входных параметров: Lat = 55° с. ш.,  $D_{mean} = 10$  м, TP = 20 мкг/л, Pt = 30 град., DAN = 40 мкг С/мкг,  $k = 0,0065$  сут<sup>-1</sup>,  $f = 8$ . При таких параметрах продукция фитопланктона  $P_{php} \approx 765$ , бактериопланктона  $P_{bcp} \approx 270$ , гетеротрофных флагаеллат  $P_{fla} \approx 85$ , инфузорий  $P_{inf} \approx 100$ , мирного метазойного планктона  $P_{hzo} \approx 40$ , хищного метазойного  $P_{pzo} \approx 15$ , планктоноядных рыб  $P_{plf} \approx 2.5$  ккал/( $m^2 \cdot год$ ).

На этом же виртуальном озере выполнен модельный эксперимент длительностью 50 лет. Первые 19 лет содержание общего фосфора в воде составляло 20 мкг/л, на 20-й год оно

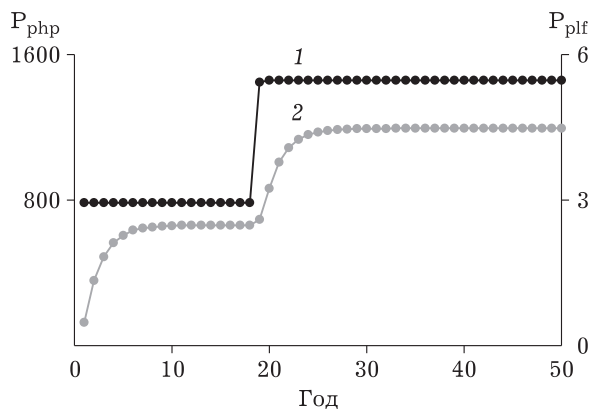


Рис. 2. Реакция продукции фитопланктона (1) и планктоноядных рыб (2) на изменение концентрации общего фосфора TP в экосистеме озера. Первые 19 лет TP = 20, с 20 до 50 лет. TP = 40 мкг/л. Результаты модельного эксперимента

**Коэффициенты распределения (DC) продукции гидробионтов между потребителями  
(по: [Жопылов, Косолапов, 2011; Бульон, 2017])**

Трофическая цепь	Коэффициент распределения	
Фитопланктон:		
нехищный зоопланктон	$DC_{php\_hzo}$	0,3
инфузории	$DC_{php\_inf}$	0,6
флагеллаты	$1 - DC_{php\_hzo} - DC_{php\_inf}$	0,1
Бактериопланктон:		
флагеллаты	$DC_{bcp\_fla}$	0,8
инфузории	$DC_{bcp\_inf}$	0,15
нехищный зоопланктон	$1 - DC_{bcp\_fla} - DC_{bcp\_inf}$	0,05
Флагеллаты:		
инфузории	$DC_{fla\_inf}$	0,5
нехищный зоопланктон	$1 - DC_{fla\_inf}$	0,5
Инфузории:		
нехищный зоопланктон	$DC_{inf\_hzo}$	0,8
хищный зоопланктон	$1 - DC_{inf\_hzo}$	0,2
Нехищный зоопланктон:		
хищный зоопланктон	$DC_{hzo\_pzo}$	0,6
планктоноядные рыбы	$1 - DC_{hzo\_pzo}$	0,4

возросло до 40 мкг/л и в дальнейшем сохранялось на этом уровне. Модель прогнозирует реакцию биоты озера на изменение концентрации ТР. Как видно из рис. 2, продукция фитопланктона достигнет динамического равновесия при новых условиях за очень короткое время в течение одного вегетационного сезона, продукция планктоноядных рыб – только через ~10 лет. Данный опыт демонстрирует, что скорость отклика гидробионтов на изменение среды зависит от времени полного оборота их биомасс.

Следующий модельный эксперимент заключался в сравнении эффективности переноса энергии от фитопланктона к рыбам по пастбищному пути и микробиальной пищевой сети. Преобразовать последнюю (см. рис. 1) в “традиционную” линейную трофическую цепь достаточно легко. Для этого надо переформатировать указанные в табл. 2 значения DC таким образом, чтобы перекрыть поток энергии от фитопланктона и бактериопланктона к протозойному планктону и перенаправить его к метазойному. Эксперимент усложнен введением в модель некоторых независимых переменных, варьирующих в своих естественных границах: DAN от 30 до 50 мкг С/мкг,  $k$

от 0,0025 до 0,01 сут<sup>-1</sup>,  $f$  от 4 до 12. Границы варьирования устанавливались с помощью функции Random. Продукция фитопланктона не зависела от строения трофической сети и варьировала от 730 до 900 при средней 860 ккал/(м<sup>2</sup> · год). Продукция планктоноядных рыб (после того, как скорость их роста достигла динамического равновесия с пищевыми ресурсами) составляла в системе с пастбищным типом трофических связей ~5 ккал/(м<sup>2</sup> · год), в системе с доминирующей функцией микробиальной петли продукция рыб была в 2 раза меньше (рис. 3).

Следует отметить, что продукция планктоноядных рыб практически не откликалась на колебания годовой продукции фитопланктона, что объясняется замедленной реакцией рыб на изменение их кормовой базы. Они не успевают реализовать свой продукционный потенциал в ответ на перемены во внешней среде, поэтому продукция рыб слабо колеблется относительно уровня, задаваемого средней многолетней продукцией планктона.

Верификация модели проводилась по материалам, собранным на Рыбинском водохранилище [Минеева, 2009; Дебольский и др., 2010; Жопылов, Косолапов, 2011]. Как видно

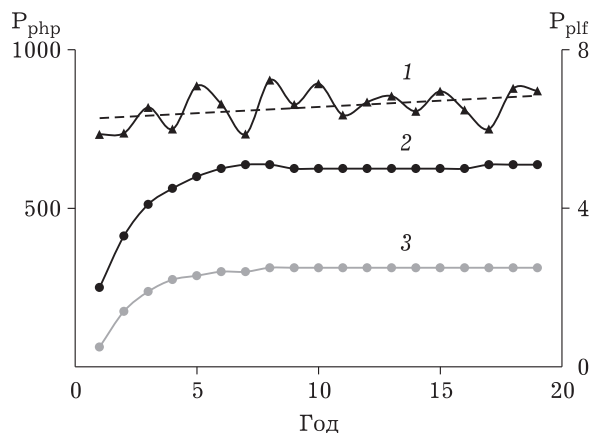


Рис. 3. Межгодовая динамика продукции фитопланктона  $P_{\text{php}}$  (1) и планктоноядных рыб  $P_{\text{plf}}$  (2 и 3) в озерной экосистеме в случае функционирования “традиционной” линейной трофической цепи (2) и после подключения к ней микробальной “петли” (3).  $P_{\text{php}}$  и  $P_{\text{plf}}$  в  $\text{kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{год})$ . Результаты модельного эксперимента

из рис. 4, значения биомасс и продукций ключевых групп планктона для Рыбинского водохранилища, спрогнозированные моделью, хорошо согласуются с показаниями натурных наблюдений.

Из модели следует, что из элементов биотического баланса Рыбинского водохранилища наибольшей вариабельностью отличаются биомасса и продукция протозоа (табл. 3). Вариабельность биомассы и скорости ее про-

дуцирования у остальных групп планктона менее выражена. Источник энергии бактериопланктона – не только продукция фитопланктона, но и поступающее с водосборной площади растворенное органическое вещество (ОВ), что обуславливает превышение деструкции ОВ над первичной продукцией.

По данным гидроакустических съемок [Герасимов, 2015], ихтиомасса в Рыбинском водохранилище колеблется на протяжении многих лет от 4,5 до 14  $\text{г}/\text{м}^2$ . Принимая, что 1 г сырой массы рыб эквивалентен 1 ккал, получаем неплохое соответствие с показаниями модели:  $\sim 4,1 \text{ ккал}/\text{м}^2$  – при активном функционировании микробальной “петли” и  $\sim 13 \text{ ккал}/\text{м}^2$  – при ее редукции. Умножив зарегистрированные при натурных наблюдениях ихтиомассы на скорость их оборота ( $V_{\text{plf}} \approx 0,5 \text{ год}^{-1}$ ), находим, что продукция планктоноядных рыб варьирует от 2,3 до 7  $\text{kcal}/(\text{m}^2 \cdot \text{год})$ , что хорошо согласуется с модельными данными (см. табл. 3).

Согласно модели, при доминировании “классической” линейной цепи продукция планктоноядных рыб составляет  $\sim 0,5 \%$  продукции фитопланктона. Вследствие подключения к ней микробальной “петли” отношение продукции рыб к продукции фитопланктона снижается до 0,2 % (см. табл. 3).

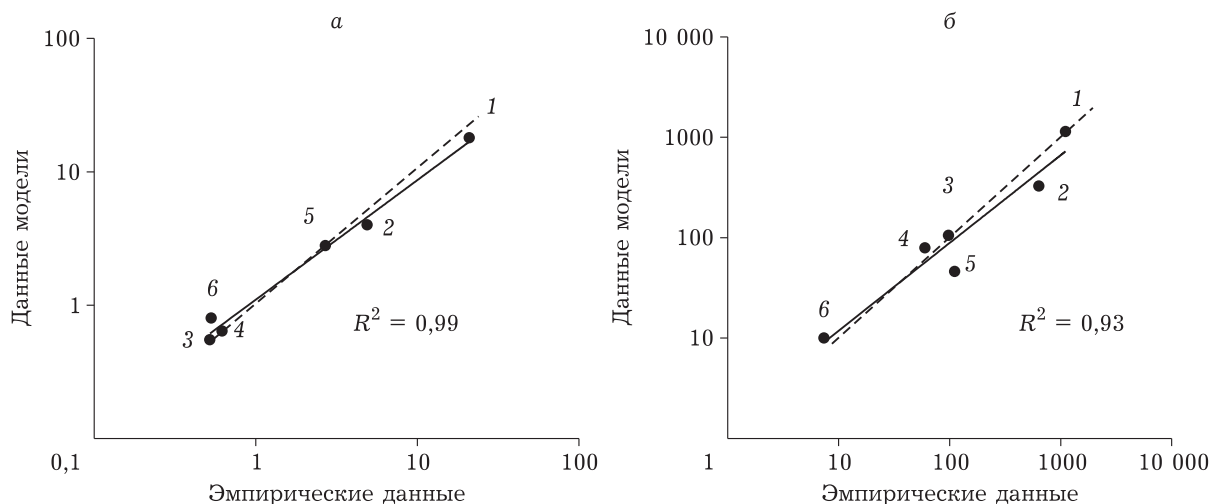


Рис. 4. Сравнение эмпирических и модельных данных по биомассе (а) и продукции (б) фитопланктона (1), бактериопланктона (2), гетеротрофных флагеллат (3), инфузорий (4), нехищного (5) и хищного (6) метазойного планктона в Рыбинском водохранилище. Сплошная линия – линия регрессии, пунктирная – линия симметрии ( $x = y$ )

Гипотетические значения биомассы ( $B$ ), продукции ( $P$ ), оборачиваемости биомассы ( $V = P/B$ ) и отношения продукции гидробионтов к продукции фитопланктона ( $P/P_{\text{фп}}$ ) в Рыбинском водохранилище

Трофическое звено	$B$ , ккал/м <sup>2</sup>	$P$ , ккал/(м <sup>2</sup> · год)	$V$ , год <sup>-1</sup>	$P/P_{\text{фп}}$ , %
Фитопланктон	14–23	870–1400	62	100
Бактериопланктон	3,1–6,6	254–544	82	22–48
Флагеллаты	~0–0,85	~0–123	144	~0–11
Инфузории	~0–0,72	~0–119	165	~0–10
Нехищный зоопланктон	2,6–10	44–164	16	3,8–14
Хищный зоопланктон	0,75–1,6	9,2–20	12	0,81–1,7
Планктоноядные рыбы	4,1–13	2,1–6,8	0,52	0,19–0,6

Примечание. Абиотические параметры:  $Lat = 58,4^\circ$  с. ш.,  $D_{\text{mean}} = 5,6$  м,  $TP = 40$  мкг/л,  $Pt = 50$  град. Результаты моделирования.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведен первый опыт по моделированию микробиальной трофической сети с использованием литературных данных по структуре и функционированию планктонных сообществ в Рыбинском водохранилище и ряде озер Монголии [Копылов и др., 2007; Копылов, Косолапов, 2011].

Модель, построенная на балансовом принципе и строгом соблюдении закона сохранения энергии, демонстрирует, что в формировании структуры трофической сети, биомассы и продукции компонентов планктона доминирующую роль играют пищевые ресурсы. К необходимым для развития фитопланктона ресурсам относятся биогенные элементы, для роста бактериопланктона – автохтонное и аллохтонное РОВ. Модель учитывает эти важнейшие абиотические факторы.

Предлагаемая модель не претендует на решение конкретных вопросов управления водными ресурсами, основанными на видовых и размерных характеристиках организмов. Она заслуживает внимания сторонников продукционной гидробиологии, так как прогнозирует биомассу и годовую продукцию ключевых групп гидробионтов (от автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов до рыб) по ряду связанных между собой биотических и абиотических параметров.

Модель находится в развитии. После ряда доработок и уточнений в деталях, по мере накопления знаний о функционировании водных экосистем, она может стать полезным инструментом для реконструкции элементов

пищевой сети и экспертной оценки трофического состояния экосистем озерного типа. Она может использоваться также для взаимопроверки надежности эмпирических и модельных данных.

Работа выполнена при поддержке гос. задания № АААА-А17-117021310121-0 “Исследования динамики трофических связей, биологического разнообразия и закономерностей круговорота биогенных элементов в экосистемах континентальных водоемов, вызванной антропогенным воздействием и колебаниями климата”

### ЛИТЕРАТУРА

- Ащепкова Л. Я. Применение программного пакета Stella для моделирования сложных систем. Владивосток: ДВГУ, 2002. 27 с.
- Бульон В. В. Внеклеточная продукция фитопланктона и методы ее исследования // Гидробиол. журн. 1988. Т. 24, № 3. С. 64–73.
- Бульон В. В. Моделирование потоков энергии в озерных экосистемах как инструмент гидробиологических исследований // Водн. ресурсы. 2005. Т. 32, № 3. С. 361–370.
- Бульон В. В. Новый взгляд на парадигму фосфорного контроля в лимнологии // Успехи соврем. биологии. 2016. Т. 136, № 3. С. 311–318.
- Бульон В. В. Автохтонное и аллохтонное органическое вещество в трофической цепи озерных экосистем // Тр. ЗИН РАН. 2017. Т. 321, № 2. С. 115–128.
- Герасимов Ю. В. Популяционная динамика рыб Рыбинского водохранилища за период его существования: роль естественных и антропогенных факторов // Труды ВНИРО. 2015. Т. 156. С. 67–90.
- Даценко Ю. С., Пуклаков В. В., Едельштейн К. К. Анализ влияния абиотических факторов на развитие фитопланктона в малопроточном стратифицированном водохранилище // Тр. Кар. ИЦ РАН. 2017. № 10. С. 73–85.
- Дебольский В. К., Григорьева И. Л., Комиссаров А. Б., Корчагина Я. П., Хрусталева Л. И., Чекмарева Е. А. Современная гидрохимическая характеристика реки



- Волга и ее водохранилища // Вода: химия и экология. 2010. № 11. С. 2–12.
- Драчев С. М. Борьба с загрязнением рек, озер и водохранилищ промышленными и бытовыми стоками. М.: Наука, 1964. 274 с.
- Клековский Р. З., Меншуткин В. В. Экологическое моделирование на языке Stella. Дзеканов Лесны: Междунар. экол. центр Польской академии наук, 2003. 159 с.
- Копылов А. И., Косолапов Д. Б., Романенко А. В., Крылов А. В., Корнева Л. Г., Гусев Е. С. // Микробная “петля” в планктонных сообществах озер разного трофического статуса // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68, № 5. С. 350–360.
- Копылов А. И., Лазарева В. И., Пырина И. Л., Мильникова З. М., Масленникова Т. С. Микробная петля в планктонной трофической сети крупного равнинного водохранилища // Успехи соврем. биологии. 2010. Т. 130, № 6. С. 544 – 556.
- Копылов В. И., Косолапов Д. Б. Микробная “петля” в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: КнигоГрад, 2011. 332 с.
- Меншуткин В. В. Искусство моделирования. Петрозаводск: КНИЦ РАН, 2010. 419 с.
- Меншуткин В. В., Руховец Л. А., Филатов Н. Н. Моделирование экосистем пресноводных озер (обзор). 2. Модели экосистем пресноводных озер // Водн. ресурсы. 2014. Т. 41, № 1. С. 24–38.
- Меншуткин В. В., Воробьева О. Н. Модель экосистемы Ладожского озера // Современное состояние экосистемы Ладожского озера. Л.: Наука, 1987. С. 187–200.
- Минеева Н. М. Первичная продукция в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус, 2009. 279 с.
- Скопинцев Б. А., Бакулина Ф. Г. Органическое вещество в водах Рыбинского водохранилища в 1964 г. // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука, 1966. С. 3–32.
- Astrakhantsev G. P., Egorova N. B., Menshutkin V. V. Mathematical model for the ecosystem response of Lake Ladoga to phosphorus loading // Hydrobiologia. 1996. Vol. 322. P. 153–157.
- Azam F., Fenchel T., Field J. G., Graf J. S., Meyer-Reil L. A., Thingstad F. The ecological role of water-column microbes in the sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1983. Vol. 10. P. 257–263.
- Bano N., Moran M. A., Hodson R. E. Bacterial utilization of dissolved humic substances from a freshwater swamp // Aquat. Microb. Ecol. 1997. Vol. 12, N 3. P. 233–238.
- Berggren M., Laudon H., Jansson M. Bacterial utilization of imported organic material in three small nested humic lakes // Verh. Internat. Verein. Limnol. 2010. Vol. 30, N 9. P. 1393–1396.
- Bussmann I. Bacterial utilization of humic substances from the Arctic Ocean // Aquat. Microb. Ecol. 1999. Vol. 19, N 6. P. 37–45.
- Håkanson L., Boulion V. V. The Lake Foodweb – Modelling Predation and Abiotic/Biotic Interactions. Leiden: Backhuys Publishers, 2002. 344 p.
- Nürnberg G. K., Shaw H. Productivity of clear and humic lakes: Nutrients, phytoplankton, bacteria // Hydrobiologia. 1998. Vol. 382, N 1–3. P. 97–112.
- Pace M. L. Heterotrophic microbial processes // The trophic cascade in lakes. Cambridge: Univ. Press, 1993. P. 252–277.
- Pomeroy L. R., Wiebe W. J. Energetics of microbial food webs // Hydrobiologia. 1988. Vol. 159. P. 7–18.
- Porter K. G. Integrating the microbial loop and classic food chain into a realistic planktonic food web // Food webs: Integration of patterns and dynamics. New York: Chapman and Hall, 1996. P. 51–59.
- Rukhovets L. A., Astrakhantsev G. P., Menshutkin V. V. Development of Lake Ladoga ecosystem models: Modelling of the phytoplankton succession in the eutrophication process // J. Ecol. Modelling. 2003. Vol. 165, N 1. P. 49–77.
- Rukhovets L., Filatov N. Ladoga and Onego – Great European Lakes: Observation and Modelling. Chichester: Springer-Praxis, 2010. 302 p.
- Sherr B. F., Sherr E. B. Role of microbes in pelagic food webs: A revised concept // Limnol. Oceanogr. 1988. Vol. 33. P. 1225–1226.
- Tulonen T. Role of allochthonous and autochthonous dissolved organic matter (DOM) as a carbon source for bacterioplankton in boreal humic lakes. Helsinki: University, 2004. 32 p.

## Biotic Flow of Energy Through the Microbial Food Web in the Pelagic Zone of the Lake Type Ecosystems

V. V. BOULION

*Zoological Institute, RAS  
199034, St. Petersburg, Universitetskaya emb., 1  
E-mail: vboulion@mail.ru*

The algorithm of dynamic mass-balance simulating a biotic energy flow in planktonic community containing the microbial organisms has been developed. Inlet parameters of the model are latitude, mean depth of the water body, total phosphorus content and water colour. Biomass and production of the key plankton group are predicted by the model. It is shown that a food base for fish and fish growth depend on extent of protozoan plankton contained in food web.

**Key words:** lake type ecosystems, microbial food web, grazing food chain, biotic energy flow, modeling.