

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 574.55:574.524

МОДЕЛИРОВАНИЕ БИОТИЧЕСКОГО ПОТОКА ЭНЕРГИИ В ПЛАНКТОННОМ СООБЩЕСТВЕ ЭКОСИСТЕМЫ ОЗЕРНОГО ТИПА ПРИ УЧАСТИИ МИКРОБИАЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

© 2019 г. В. В. Бульон*

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

**e-mail: vboulion@mail.ru*

Поступила в редакцию 24.04.2018 г.

После доработки 18.12.2018 г.

Принята к публикации 06.02.2019 г.

Для экосистемы озерного типа построена масс-балансовая модель биотического потока энергии в планктонном сообществе с участием микробных организмов. Входные абиотические параметры модели: географическая широта, средняя глубина, цветность воды и содержание в воде общего фосфора. Модель сконструирована на базе опубликованных данных для Рыбинского водохранилища и озер Монголии. Анализ модели показал, что при подключении микробной “петли” к “традиционной” линейной трофической цепи биомасса и продукция метазойного планктона и планктоноядных рыб снижаются почти вдвое. Предполагается, что величина конечной продукции экосистемы (продукции рыб) тесно связана со степенью выраженности микробной “петли” на протяжении вегетационного сезона.

Ключевые слова: традиционная пищевая цепь, микробная “петля”, биотический поток энергии, биотический баланс водной экосистемы, моделирование

DOI: 10.1134/S032096521904003X

ВВЕДЕНИЕ

Микроорганизмы размером <100 мкм создают на базе линейной пищевой цепи так называемую микробную “петлю” или микробную пищевую сеть, исследование значения которой в биотическом потоке энергии в водных экосистемах — одно из приоритетных направлений современной гидробиологии. В микробную сеть входят фотосинтезирующие и гетеротрофные микроорганизмы: пико- и нанопланктон, гетеротрофные бактерии, флагаеллы и инфузории [19, 21, 24, 26].

Фитопланктон прижизненно или, чаще всего, в результате лизиса, фотолиза и разрушения клеток водорослей зоопланктоном теряет часть синтезированных органических веществ в растворенной форме. Потребителями автохтонного и аллохтонного РОВ служат гетеротрофные бактерии. Главная функция бактерий заключается в трансформации РОВ во взвешенное органическое вещество (ВОВ), доступное бактериофагам, а функция бактериофагов — в регенерации биогенных элементов [12–14, 16, 28].

За фитопланктон конкурируют представители нехищного мета- и протозойного планктона. Гетеротрофные жгутиконосцы и инфузории — ос-

новные потребители бактериопланктона и, одновременно, жертвы коловраток, кладоцер и копепод. Гетеротрофные флагаеллы — объекты охоты не только для метазойного планктона, но и цилиат [18, 22, 23, 25, 27, 29]. Такая многоканальность потока энергии ведет к снижению эффективности ее переноса от первичных продуцентов к многоклеточному зоопланктону и, в конечном счете, к планктоноядным рыбам.

Цель работы — создать масс-балансовую модель биотического потока энергии в экосистеме озерного типа, соединив в ней “классическую” пищевую цепь с микробной “петлей”.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для исследования скорости биотического потока энергии в пищевой сети экосистем озерного типа и влияния на нее факторов среды автором ранее была разработана масс-балансовая модель. В новую модель в формате Excel (рис. 1) были встроены ключевые группы гидробионтов — фитопланктон, бактериопланктон, гетеротрофные флагаеллы, инфузории, нехищный и хищный метазоопланктон, планктоноядные рыбы. Для верификации и калибровки модели было выбрано Рыбинское водохранилище — водоем, наибо-

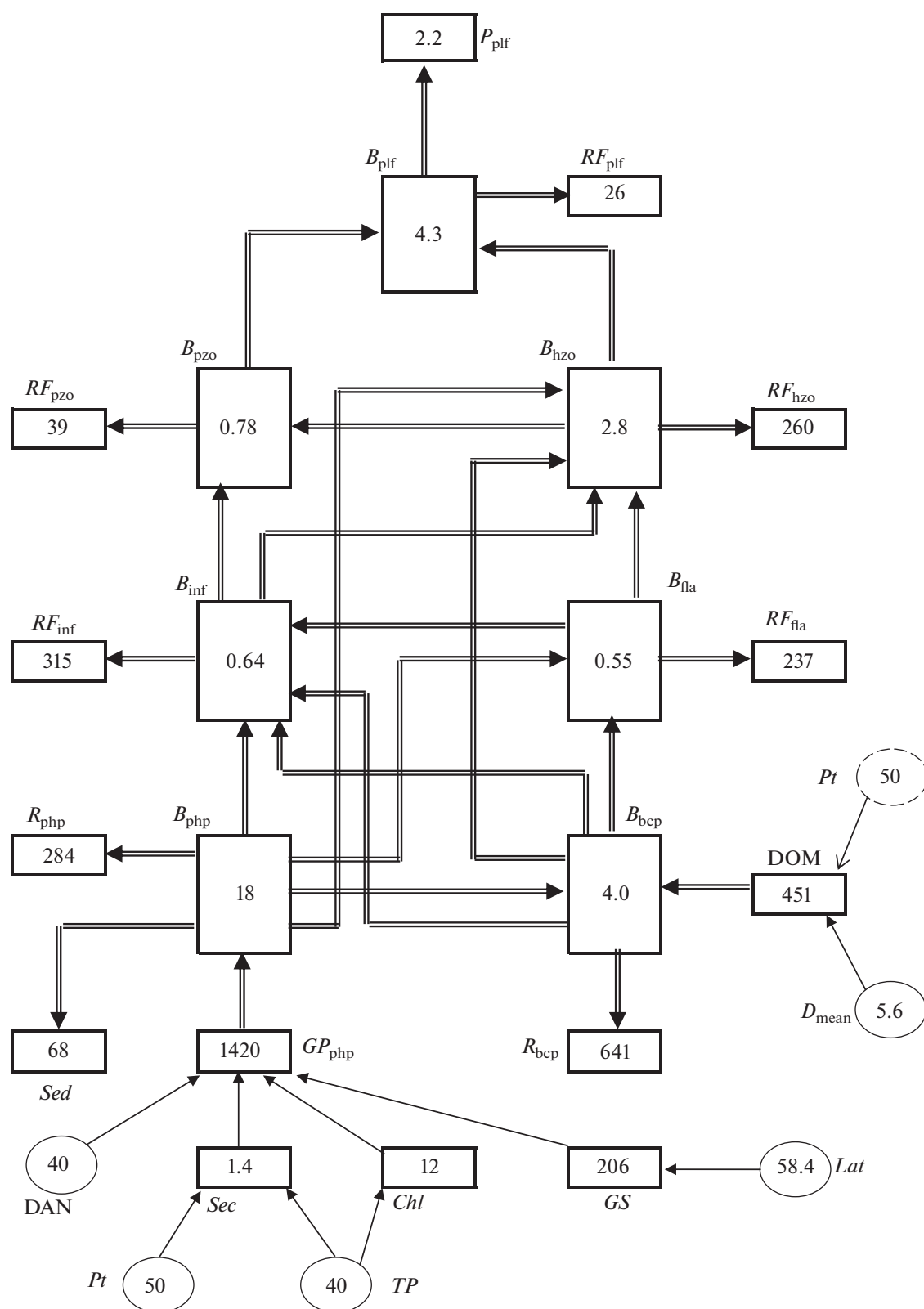


Рис. 1. Модель биотического потока энергии при участии микробиальной пищевой сети в экосистемах озерного типа (на примере Рыбинского водохранилища). Входные параметры: Lat , D_{mean} , TP , P_t , DAN . Объяснение см. в тексте.

Таблица 1. Входные биотические параметры модели по [8, 15]

Трофическое звено	V , сут ⁻¹		E	
Фитопланктон	V_{php}	0.30	E_{php}	0.8
Бактериопланктон, ассимилирующий автохтонное РОВ	V_{bcp}	0.40	$E_{bcp[aut]}$	0.44
аллохтонное РОВ	V_{bcp}	0.40	$E_{bcp[all]}$	0.22
Флагеллаты	V_{fla}	0.7	E_{fla}	0.25
Инфузории	V_{inf}	0.8	E_{inf}	0.25
Нехищный зоопланктон	V_{hzo}	0.08	E_{hzo}	0.15
Хищный зоопланктон	V_{pzo}	0.06	E_{pzo}	0.20
Планктоноядные рыбы	V_{plf}	0.0025	E_{plf}	0.08

Примечание. V – скорость оборота биомассы; E – эффективность роста (эффективность использования водными организмами потребленной энергии на рост). Ассимиляционное число для фитопланктона (DAN) принято равным 40 мг С/мг Хл. a за сутки.

Таблица 2. Коэффициенты распределения продукции гидробионтов между потребителями (DC) по [2, 8]

Трофические цепи	DC	
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

более детально исследованный в отношении продукционных характеристик одноклеточных и многоклеточных организмов с разным типом питания [6–8, 17].

В качестве входных параметров модели использованы следующие **независимые переменные**:

1) биотические факторы – скорость оборота биомассы гидробионтов (V), суточное ассимиляционное число Хл. a (DAN) и эффективность роста (E) (табл. 1), коэффициенты распределения продукции гидробионтов между потребителями (DC) (табл. 2);

2) абиотические факторы – географическая широта (Lat , град с.ш.); цветность воды (Pt , град); содержание в воде общего фосфора (TP , мкг/л); средняя глубины водоема (D_{mean} , м).

Уравнения, используемые в модельном алгоритме:

длительность вегетационного сезона [15]

$$GS = -0.058Lat^2 + 0.549Lat + 365 \quad (1)$$

концентрация Хл. a , мкг/л [1]

$$Chl = 0.103TP^{1.29} \quad (2)$$

прозрачность воды по диску Секки в среднем за вегетационный сезон, м [20]

$$Sec = 10^{(1.26 - 0.31 \log(Pt) - 0.36 \log(TP))}. \quad (3)$$

Модельный алгоритм

Фитопланктон:

1) биомасса фитопланктона, ккал/м²

$$B_{php} = E_{php} \cdot GP_{php} / (V_{php} \cdot GS);$$

2) валовая продукция фитопланктона, ккал/(м² · год)

$$GP_{php} = DAN \cdot Chl \cdot Sec \cdot GS/100;$$

3) биомасса фитопланктона, осевшая на дно, ккал/(м² · год)

$$Sed = 0.1B_{php} \cdot GS/D_{mean},$$

линейная скорость седиментации фитопланктона принята за 0.1 м/сут [4];

4) потери энергии фитопланктоном при дыхании, ккал/(м² · год)

$$R_{php} = GP_{php}(1 - E_{php}).$$

Бактериопланктон:

1) биомасса бактериопланктона, ккал/м²

$$B_{bcp} = (Php_Bcp \cdot E_{bcp[aut]} + DOM \cdot E_{bcp[all]})/(V_{pcp} \cdot GS);$$

2) продукция фитопланктона, ассимилированная бактериопланктоном, ккал/(м² · год)

$$Php_Bcp = (0.2/E_{bcp[aut]}) \cdot B_{php} \cdot V_{php} \cdot GS,$$

принято, что 20% чистой продукции фитопланктона включается в бактериальную продукцию;

3) аллохтонное РОВ, ассимилированное бактериопланктоном, ккал/(м² · год)

$$DOM = ((Pt/f) \cdot k \cdot D_{mean} \cdot GS) \times 10,$$

принято, что константа скорости ассимиляции аллохтонного РОВ (k) составляет 0.0025–0.01 сут⁻¹ [2]. Концентрация в воде аллохтонного РОВ, мг С/л, оценивалась по цветности воды Pt/f , где $f = 4-12$ [11];

4) потери энергии бактериопланктоном при дыхании, ккал/(м² · год)

$$R_{bcp} = (1 - E_{bcp[all]}) DOM + (1 - E_{bcp[aut]}) Php_Bcp.$$

Флагеллаты:

1) биомасса флагеллат, ккал/м²

$$B_{fla} = E_{fla} (Php_Fla + Bcp_Fla)/(V_{fla} \cdot GS);$$

2) продукция фитопланктона, потребленная флагеллатами, ккал/(м² · год)

$$Php_Fla = (B_{php} \cdot V_{php} \cdot GS - Php_Bcp - Php_Sed) (1 - DC_{php_hzo} - DC_{php_inf});$$

3) продукция бактериопланктона, потребленная флагеллатами, ккал/(м² · год)

$$Bcp_Fla = B_{bcp} \cdot V_{bcp} \cdot GS \cdot DC_{bcp_fla};$$

4) потери энергии флагеллатами при дыхании и с неусвоенной пищей, ккал/(м² · год)

$$RF_{fla} = (Php_Fla + Bcp_Fla)(1 - E_{fla}).$$

Инфузории:

1) биомасса инфузорий, ккал/м²

$$B_{inf} = E_{inf} (Php_Inf + Bcp_Inf + Fla_Inf)/(V_{inf} \cdot GS);$$

2) продукция фитопланктона, потребленная инфузориями, ккал/(м² · год)

$$Php_Inf = (B_{php} \cdot V_{php} \cdot GS - Php_Bcp - Php_Sed) DC_{php_inf};$$

3) продукция бактериопланктона, потребленная инфузориями, ккал/(м² · год)

$$Bcp_Inf = B_{bcp} \cdot V_{bcp} \cdot GS \cdot DC_{bcp_inf};$$

4) продукция флагеллат, потребленная инфузориями, ккал/(м² · год)

$$Fla_Inf = E_{fla} (Php_Fla + Bcp_Fla);$$

5) потери энергии инфузориями при дыхании и с неусвоенной пищей, ккал/(м² · год)

$$RF_{inf} = (Php_Inf + Bcp_Inf + Fla_Inf)(1 - E_{inf}).$$

Нехищный метазойный планктон:

1) биомасса нехищного метазойного планктона, ккал/м²

$$B_{hzo} = E_{hzo} (Php_Hzo + Bcp_Hzo + Fla_Hzo + Inf_Hzo)/(V_{hzo} \cdot GS);$$

2) продукция фитопланктона, потребленная нехищным метазойным планктоном, ккал/(м² · год)

$$Php_Hzo = (B_{php} \cdot V_{php} \cdot GS - Php_Bcp - Php_Sed) DC_{php_hzo};$$

3) продукция бактериопланктона, потребленная нехищным метазойным планктоном, ккал/(м² · год)

$$Bcp_Hzo = B_{bcp} \cdot V_{bcp} \cdot GS(1 - DC_{bcp_fla} - DC_{bcp_inf});$$

4) продукция флагеллат, потребленная нехищным метазойным планктоном, ккал/(м² · год)

$$Fla_Hzo = E_{fla} (Php_Fla + Bcp_Fla)(1 - DC_{fla_inf});$$

5) продукция инфузорий, потребленная нехищным метазойным планктоном, ккал/(м² · год)

$$Inf_Hzo = E_{inf} (Php_Inf + Bcp_Inf + Fla_Inf) DC_{inf_hzo};$$

6) потери энергии нехищным метазойным планктоном при дыхании и с неусвоенной пищей, ккал/(м² · год)

$$RF_{hzo} = (Php_Hzo + Bcp_Hzo + Fla_Hzo + Inf_Hzo)(1 - E_{hzo}).$$

Таблица 3. Распределение биотического потока энергии между компонентами трофической сети в экосистеме Рыбинского водохранилища (результаты моделирования)

Трофические цепи	Поток, ккал/(м ² · год)	Трофические цепи	Поток, ккал/(м ² · год)
Фитопланктон:		Инфузории:	
бактериопланктон	516	нехищный зоопланктон	80–93
нехищный зоопланктон	166	хищный зоопланктон	20–24
инфузории	331	Флагеллаты:	
флагеллаты	55	нехищный зоопланктон	32–61
седименты	68	инфузории	32–61
Бактериопланктон:		Нехищный зоопланктон:	
инфузории	38–82	хищный зоопланктон	26–31
флагеллаты	203–436	планктоноядные рыбы	17–21
нехищный зоопланктон	13–27	Хищный зоопланктон:	
Аллохтонное РОВ:		планктоноядные рыбы	9.2–11
бактериопланктон	120–1440		

Примечание. Абиотические параметры: $Lat = 58.4^\circ$ с.ш., $D_{mean} = 5.6$ м, $TP = 40$ мкг/л, $Pt = 50^\circ$.

Хищный метазойный планктон:

- 1) биомасса хищного метазойного планктона, ккал/м²

$$B_{pzo} = E_{pzo}(Hzo_Pzo + Inf_Pzo)/(V_{pzo} \cdot GS);$$

- 2) продукция нехищного метазойного планктона, потребленная хищным метазойным планктоном, ккал/(м² · год)

$$Hzo_Pzo = E_{hzo}(Php_Hzo + Bcp_Hzo + Fla_Hzo)DC_{hzo_pzo};$$

- 3) продукция инфузорий, потребленная нехищным метазойным планктоном, ккал/(м² · год)

$$Inf_Pzo = E_{inf}(Php_Inf + Bcp_Inf + Fla_Inf) \times (1 - DC_{inf_hzo});$$

- 4) потери энергии хищным метазойным планктоном при дыхании и с неусвоенной пищей, ккал/(м² · год)

$$RF_{pzo} = (Inf_Pzo + Hzo_Pzo)(1 - E_{pzo}).$$

Планктоноядные рыбы:

- 1) биомасса планктоноядных рыб, ккал/м²

$$B_{plf} = E_{plf}(Hzo_Plf + Pzo_Plf)/(V_{plf} \cdot GS);$$

- 2) продукция нехищного метазойного планктона, потребленная планктоноядными рыбами, ккал/(м² · год)

$$Hzo_Plf = E_{hzo}(Php_Hzo + Bcp_Hzo + Fla_Hzo) \times (1 - DC_{hzo_pzo});$$

- 3) продукция хищного метазойного планктона, потребленная планктоноядными рыбами, ккал/(м² · год)

$$Pzo_Plf = E_{pzo}(Inf_Pzo + Hzo_Pzo);$$

- 4) потери энергии планктоноядными рыбами при дыхании и с неусвоенной пищей, ккал/(м² · год)

$$RF_{plf} = (Hzo_Plf + Pzo_Plf)(1 - E_{plf}).$$

Биотические параметры V , DAN , E и DC , заданные как x -переменные, выведены на связанные с моделью панели, аналогичные табл. 1 и табл. 2. Результаты анализа модели даются в табличной форме и включают в себя значения энергетических потоков, текущих по трофическим цепям по типу “жертва–хищник” (табл. 3), и биотический баланс водоема, т.е. биомассу и продукцию ключевых групп гидробионтов (табл. 4).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для Рыбинского водохранилища $Lat = 58.4^\circ$ с.ш., $TP \sim 40$ мкг/л, $Pt \sim 50^\circ$, $DAN \sim 40$ мг С/мг хлорофилла a за сутки [5, 9]. На основании этих входных факторов модель прогнозирует $GS = 206$ сут, $Chl = 12$ мкг/л и $Sec = 1.4$ м, а с учетом последних – чистую продукцию фитопланктона $P_{php} = 1420$ ккал/(м² · год). Значения спрогнозированных параметров практически совпадают с данными натурных наблюдений [8, 9].

Полевые исследования на Рыбинском водохранилище [8] показали, что суммарная биомасса планктона (~ 30 ккал/м² в среднем за вегетационный сезон) складывается из фитопланктона (68%), бактериопланктона (16%), простейших (5%) и многоклеточного зоопланктона (11%). Близкие к этим вклады компонентов планктона в суммарную биомассу получены для Рыбинского водохранилища с помощью модели: 59–70, 12–22, 5–6 и 12–14% соответственно.

Анализ модели показал, что средняя за вегетационный период биомасса простейших (1.1–1.6 ккал/м²) в 2.7–3 раза ниже таковой метазоо-

Таблица 4. Результаты моделирования при наличии и отсутствии протозойного планктона в Рыбинском водохранилище

Трофическое звено	B , ккал/м ²	P , ккал/(м ² · год)	V , год ⁻¹	$P/P_{\text{фит}}$, %
Наличие протозойного планктона				
Фитопланктон	18	1136	62	100
Бактериопланктон	3.1–6.6	254–544	82	22–48
Флагеллаты	0.45–0.85	65–123	144	5.7–11
Инфузории	0.61–0.72	100–119	165	8.8–10
Нехищный зоопланктон	2.6–3.2	44–52	16	3.8–4.6
Хищный зоопланктон	0.75–0.89	9.2–11	12	0.81–1.0
Планктоноядные рыбы	4.1–5.0	2.1–2.6	0.52	0.19–0.23
Отсутствие протозойного планктона				
Фитопланктон	18	1136	62	100
Бактериопланктон	3.1–6.6	254–544	82	22–48
Нехищный зоопланктон	7.3–10	121–164	16	11–14
Хищный зоопланктон	1.2–1.6	14–20	12	1.3–1.7
Планктоноядные рыбы	10–13	5.0–6.8	0.52	0.44–0.60

Примечание. B — биомасса; P — продукция; V — скорость оборота биомассы (P/B); $P/P_{\text{фит}}$ — отношение продукции гидробионтов к продукции фитопланктона. Абиотические параметры, как в табл. 3.

планктона (3.3–4.1 ккал/м²). Напротив, суммарная продукция протозоа (138–181 ккал/(м² · год)) выше суммарной продукции метазойного планктона (27–32 ккал/(м² · год)) в 4.9–5.7 раза. Следует подчеркнуть, что продукция протозойного и метазойного планктона рассчитывалась как сумма продукций хищников и их жертв за вычетом потребленной хищниками продукции жертв.

Модель прогнозирует, что продукция фитопланктона распределяется между потребителями следующим образом: ~45% используется бактериопланктоном в форме экстрацеллюлярной продукции, ~15% — нехищным метазойным планктоном, ~29% — инфузориями, ~5% — гетеротрофными флагеллатами, оставшаяся часть продукции фитопланктона (~6%) оседает на дно (табл. 3). Подавляющую часть продукции бактерий (~80%) потребляют гетеротрофные флагеллаты, ~15% — инфузории и ~5% — нехищный метазойный планктон.

Нехищный метазойный планктон выедает ~80% продукции инфузорий, оставшуюся часть — хищный метазойный планктон. Продукция гетеротрофных флагеллат распределяется почти поровну между нехищным метазойным планктоном и инфузориями. Хищный метазойный планктон потребляет ~60% продукции нехищного метазойного планктона, оставшуюся часть — планктоноядные рыбы. Вся продукция хищного метазойного планктона входит в рацион планктоноядных рыб.

Из модели следует также, что половину рациона хищного метазойного планктона представляет собой продукция нехищного метазойного планктона, другую половину — продукция цилиат. Рацион нехищного метазоа состоит на 48–57% из фитопланктона, 11–17% рациона составляют гетеротрофные флагеллаты, 27–28% — цилиаты, и

только 4–8% — бактериопланктон. Бактериопланктон удовлетворяет 80–90% рациона гетеротрофных флагеллат, фитопланктон — 10–20%. Рацион инфузорий складывается на 70–82% из фитопланктона, на 10–17% из бактериопланктона и на 8–13% из флагеллат. Ассимиляционная активность бактериопланктона обеспечивается на 25–80% продукцией фитопланктона (ее экстрацеллюлярной фракцией) и на 20–75% аллохтонным РОВ, содержание которого по данным модели варьирует от 23 до 70 г С/м², что соответствует данным Б.А. Скопинцева и А.Г. Бакулиной [11].

Согласно прогнозу, дыхание всего планктона в Рыбинском водохранилище изменяется от 1070 до 2250 ккал/(м² · год). Дыхание бактериопланктона в сумме с дыханием простейших достигает 60–80% дыхания планктона в целом. Отношение продукции фитопланктона к суммарному дыханию планктона варьирует в границах 0.5–1.0.

Модель микробальной пищевой сети можно без труда преобразовать в “традиционную” линейную трофическую цепь. Для этого надо лишь переформатировать значения ДС (табл. 2) таким образом, чтобы перекрыть поток энергии от фитопланктона и бактериопланктона к протозойному планктону и перенаправить его к метазойному планктону. В результате такой операции получаем (табл. 4), что биомасса и продукция нехищного метазойного планктона увеличивается в среднем в 2.9 раза, планктоноядных рыб — 2.5 раза, хищного метазойного планктона — в 1.6 раза.

По данным гидроакустических съемок [3, 10], ихтиомасса в Рыбинском водохранилище колеблется на протяжении многих лет от 4.5 до 14 г/м². Принимая, что 1 г сырой массы эквивалентен 1 ккал, находим неплохое соответствие с показателями модели: ~4.3 ккал/м² — при активном

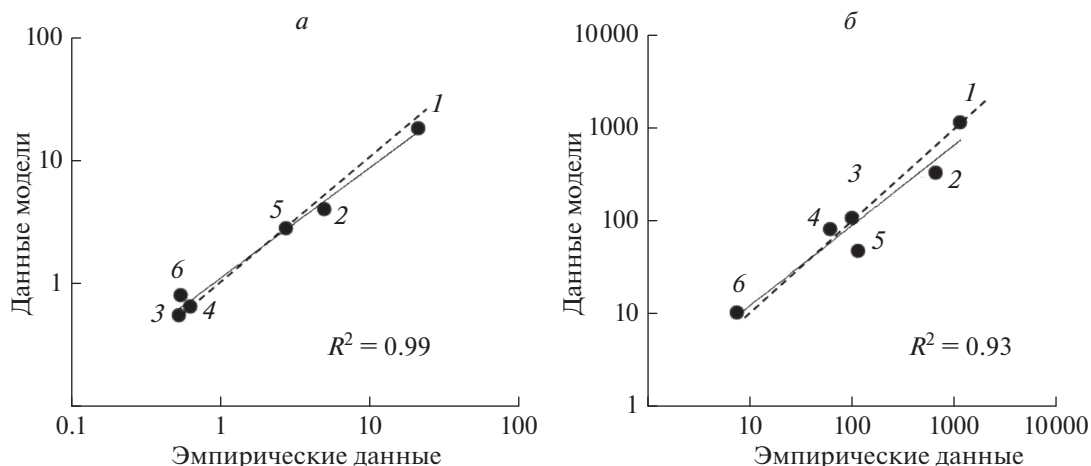


Рис. 2. Сравнение эмпирических и модельных данных по биомассе (а) и продукции (б) фитопланктона (1), бактериопланктона (2), гетеротрофных флагоеллат (3), инфузорий (4), нехищного (5) и хищного (6) метазойного планктона в Рыбинском водохранилище. Сплошная линия — линия регрессии, пунктирная — линия симметрии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

функционировании микробиальной “петли” и ~ 11 ккал/м² — при ее редукции (табл. 4). Умножив зарегистрированные при натурных наблюдениях значения ихтиомассы на скорость ее оборота ($V_{\text{пл}} \sim 0.5$ год⁻¹), получаем, что продукция планктоноядных рыб варьирует от 2.3 до 7 ккал/(м² · год), что хорошо согласуется с модельными данными — 2.2–5.5 ккал/(м² · год) (табл. 4).

В “классической” линейной цепи продукция планктоноядных рыб составляет $\sim 0.48\%$ продукции фитопланктона. При подключении к ней микробиальной “петли” отношение продукции рыб к продукции фитопланктона снижается до 0.2%.

Как видно из рис. 2, значения биомассы и продукции ключевых групп планктона для Рыбинского водохранилища, спрогнозированные моделью, хорошо согласуются с показаниями натурных наблюдений [8]. Следует подчеркнуть, что сходство эмпирических и прогнозируемых значений B и P достигается лишь вследствие уменьшения в модельном алгоритме обычно принятых коэффициентов эффективности роста для флагоеллат, цилиат (в 1.3 раза) и хищного метазойного планктона (в 1.6 раза). Таким образом, выполненный в данной работе анализ микробиальной трофической сети в водоемах озерного типа (на примере Рыбинского водохранилища) свидетельствует о целесообразности взаимопроверки надежности эмпирических и модельных данных.

Выводы. Проведен первый опыт моделирования микробиальной трофической сети, в котором использованы данные по структуре и функционированию планктонного сообщества в Рыбинском водохранилище и ряде озер Монголии [6, 8]. Модель построена на балансовом принципе, т.е. при строгом соблюдении закона сохранения энергии. Показано, что микробиальная пищевая сеть и линейная пастбищная цепь внутри экосистемы контактируют в “точке” выедания бакте-

рий и простейших метазойным планктоном. В формировании структуры трофической сети, биомассы и продукции компонентов планктона доминирующую роль играют пищевые ресурсы, т.е. контроль “снизу”. К основным ресурсам, необходимым для развития фитопланктона, относятся биогенные элементы, для роста бактериопланктона — автохтонное и аллохтонное РОВ. Представленная модель учитывает эти абиотические факторы. По мере накопления знаний о функционировании экосистем и уточнения деталей модель может стать инструментом для реконструкции элементов пищевой сети и экспертной оценки трофического состояния экосистем.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бульон В.В. Новый взгляд на парадигму фосфорного контроля в лимнологии // Успехи соврем. биол. 2016. Т. 136. № 3. С. 311–318.
2. Бульон В.В. Автохтонное и аллохтонное органическое вещество в трофической цепи озерных экосистем // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2017. Т. 321. № 2. С. 115–128.

3. Герасимов Ю.В. Популяционная динамика рыб Рыбинского водохранилища за период его существования: роль естественных и антропогенных факторов // Тр. Всерос. НИИ озёр и реч. рыб. хоз-ва. 2015. Т. 156. С. 67–90.
4. Даценко Ю.С., Пуклаков В.В., Эдельштейн К.К. Анализ влияния абиотических факторов на развитие фитопланктона в малопроточном стратифицированном водохранилище // Тр. Карельск. науч. центра РАН. 2017. № 10. С. 73–85.
5. Дебольский В.К., Григорьева И.Л., Комиссаров А.Б. и др. Современная гидрохимическая характеристика реки Волга и ее водохранилищ // Вода: химия и экология. 2010. № 11. С. 2–12.
6. Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Романенко А.В. и др. Микробная “петля” в планктонных сообществах озёр разного трофического статуса // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68. № 5. С. 350–360.
7. Копылов А.И., Лазарева В.И., Пырина И.Л. и др. Микробная петля в планктонной трофической сети крупного равнинного водохранилища // Успехи соврем. биол. 2010. Т. 130. № 6. С. 544–556.
8. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Микробная “петля” в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: КнигоГрад, 2011. 332 с.
9. Минеева Н.М. Первичная продукция в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус, 2009. 279 с.
10. Проект ОДУ в Рыбинском водохранилище на 2014 год // www.yarregion.ru.
11. Скопинцев Б.А., Бакулина А.Г. Органическое вещество в водах Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. 1966. Вып. 13(16). С. 3–32.
12. Baines S.B., Pace M.L. The production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: Patterns across marine and freshwater systems // Limnol., Oceanogr. 1991. V. 36. № 6. P. 1078–1090.
13. Boulion V.V. Structure and function of a microbial “loop” in lake ecosystem plankton // Biologiya Vnutrennikh Vod. 2002. № 2. P. 5–14.
14. Bratbak G. Carbon flow in an experimental microbial ecosystem // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987. V. 36. P. 267–276.
15. Häkanson L., Boulion V.V. The lake foodweb – modeling predation and abiotic/biotic interactions. Leiden: Backhuys Publ., 2002. 344 p.
16. Jahnke R.A., Craven D.B. Quantifying the role of heterotrophic bacteria in the carbon cycle // Limnol., Oceanogr. 1995. V. 40. № 2. P. 436–441.
17. Kopylov A.I., Maslennikova T.S., Zabortkina E.A. et al. Structural and functional characteristics of planktonic microbial communities of the Rybinsk Reservoir in the impact area of a large industrial center // Inland Water Biol. 2012. V. 5. № 1. P. 36–45.
18. Nagata T., Takai K., Kawabata K. et al. The trophic transfer via a picoplankton – flagellate – copepods food chain during a picocyanobacterial bloom in Lake Biwa // Arch. Hydrobiol. 1996. V. 137. № 2. P. 145–160.
19. Nardini E., Kisand V., Letteri T. Microbial Biodiversity and molecular approach. Ispra: JRS, 2010. 49 p.
20. Nürnberg G.K., Shaw H. Productivity of clear and humic lakes: nutrients, phytoplankton, bacteria // Hydrobiologia. 1998. V. 382. № 1–3. P. 97–112.
21. Pace M.L. Heterotrophic microbial processes // The trophic cascade in lakes. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1993. P. 252–277.
22. Pace M.L., McManus G.B., Findlay S.E.G. Plankton community structure the fate of bacterial production in a temperate lake // Limnol., Oceanogr. 1990. V. 35. № 4. P. 795–808.
23. Pace M.L., Vaque D. The importance of Daphnia in determining mortality rates of protozoans and rotifers in lakes // Limnol., Oceanogr. 1994. V. 39. № 5. P. 985–996.
24. Pomeroy L.R., Williams P.J., Azam F., Hobbie J.E. The microbial loop // Oceanography. 2007. V. 20. № 2. P. 28–33.
25. Porter K.G., Paerl H.W., Hodson R.E. et al. Microbial interactions in lake food webs // Complex interactions in lake ecosystems. N.Y.: Springer Verlag, 1988. P. 209–227.
26. Stockner J.G., Porter K.C. Microbial food web in freshwater planktonic ecosystems // Complex interactions in lake ecosystems. N.Y.: Springer Verlag, 1988. P. 69–83.
27. Stockner J.G., Shortreed K.S. Algal picoplankton production and contribution to food webs in oligotrophic British Columbia lakes // Hydrobiologia. 1989. V. 173. № 2. P. 151–166.
28. Stone L., Weisburd R.S.J. Positive feedback in aquatic ecosystems // Trends Ecol. Evol. 1992. V. 7. № 8. P. 263–267.
29. Vezina A.F., Pace M.L. An inverse model analysis of planktonic food webs in experimental lakes // Can. J. Fish Aquat. Sci. 1994. V. 51. № 9. P. 2034–2044.

Modelling of the Energy Flow in Microbial Food Net of Lake Type Ecosystem

V. V. Boulion*

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab. 1, St. Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: vboulion@mail.ru

The mass-balance model simulating a biotic energy flow in the plankton community with the participation of the microbial organisms has been constructed for the ecosystem of a lake type. The input abiotic model parameters are latitude, mean depth, water color and content of the total phosphorus. The model is created on the basis of the published data for Rybinsk Reservoir and Mongolian lakes. It follows from the model that the connection of the microbial “loop” to “traditional” line trophic chain leads to the two-fold decrease in metazoan plankton and planktivorous biomass and production. It is assumed that the value of the final ecosystem production (fish production) is closely associated with the degree of development of the microbial “loop” during growing season.

Keywords: traditional food chain, microbial loop, biotic energy flow, biotic balance of a water ecosystem, modelling