

На правах рукописи

**Подгорный Константин Алексеевич**

**МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ТРАНСФОРМАЦИИ СОЕДИНЕНИЙ  
БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ЭКОСИСТЕМАХ НЕСТРАТИФИЦИРОВАННЫХ  
ВОДОЕМОВ**

Специальность 03.01.02 – биофизика; 25.00.28 – океанология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата физико-математических наук

Борок – 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (ИБВВ РАН), пос. Борок

Научный  
консультант:

Доктор химических наук, профессор  
**Александр Васильевич Леонов**

Официальные  
оппоненты:

Доктор физико-математических наук,  
профессор  
**Галина Юрьевна Ризниченко**

Доктор биологических наук,  
профессор  
**Александр Сергеевич Комаров**

Ведущая организация:

Атлантическое отделение  
Института океанологии  
им. П.П. Ширшова  
Российской академии наук,  
г. Калининград

Защита состоится " 22 " марта 2012 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д501.001.96 при Московском Государственном университете имени М.В.Ломоносова по адресу: 119899 Москва, Воробьевы горы, биологический факультет МГУ, кафедра биофизики.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова

Автореферат разослан " \_\_\_\_ " \_\_\_\_\_ 2012 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
доктор биологических наук



**Страховская Марина Глебовна**

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### **Актуальность проблемы**

Вопрос о роли живого вещества водных экосистем в осуществлении процессов трансформации и круговорота соединений важнейших биогенных элементов (С, N, P, Si) является фундаментальным и находится на стыке сразу нескольких научных дисциплин, таких как биофизика сложных природных систем, биогидрохимия, гидробиология, гидрофизика. Представляет также несомненный интерес решение вопросов о том, какие важнейшие регуляторные механизмы имеются и как они реализуются для того, чтобы обеспечить структурную и функциональную устойчивость водной экосистемы определенного типа.

В данном исследовании разработана имитационная математическая модель, которая используется для изучения экологических условий функционирования экосистем нестратифицированных водоемов. В полном объеме модельные исследования были выполнены для экосистемы Невской губы (НГ) Финского залива.

Учитывая актуальность исследований роли детрита в функционировании водных экосистем, возможного влияния метаболических выделений фитопланктона на состояние зоопланктона и связанного с этим перераспределения потоков вещества в планктонной системе, нами было проведено аналитическое и численное исследование динамического поведения пространственно однородной математической модели четырехкомпонентной планктонной системы. Модель включает в себя биогенные элементы, фитопланктон, зоопланктон и планктонный детрит. Это исследование направлено на изучение наиболее важных свойств модели в зависимости от изменений порядка ферментативной реакции, которая описывает разложение детрита, скорости выделения метаболитов клетками фитопланктона, а также изменения пищевого предпочтения зоопланктона.

### **Цели и задачи исследования**

Цели исследования состояли в том чтобы:

- разработать экологически полноценную структуру имитационной математической модели экосистем нестратифицированных водоемов, которая: учитывает основные взаимодействия как природных, так и антропогенных факторов, их совместное влияние на водную экосистему; отражает важнейшие пути трансформации биогенных элементов (азота и фосфора) и особенности динамики растворенного в воде кислорода;
- разработать и провести аналитическое и численное исследование динамического поведения пространственно однородной математической модели четырехкомпонентной планктонной системы, которая включает в себя биогенные элементы, фитопланктон, зоопланктон и планктонный детрит.

Для практической реализации поставленных целей необходимо решение следующих основных задач:

- провести анализ существующих методов моделирования процессов переноса и биотрансформации биогенных веществ в мелководных водоемах и разработать биохимический блок экосистемной модели;
- обобщить имеющуюся информацию о состоянии экосистемы НГ Финского залива и современных тенденциях ее изменения, обеспечить модель входными гидрометеорологическими, гидрохимическими и гидробиологическими данными;
- выделить основные функциональные блоки пространственно-неоднородной имитационной математической модели для исследования процессов биотрансформации форм азота, фосфора и динамики растворенного кислорода в водах НГ, разработать их структуру, осуществить алгоритмическую и программную их реализацию, обеспечить согласование блоков между собой и с данными наблюдений;
- путем численных экспериментов исследовать наиболее важные закономерности трансформации и круговорота соединений азота, фосфора и динамики растворенного в воде кислорода, оценить адекватность модели, рассчитать продукционный потенциал экосистемы НГ;
- выполнить аналитическое и численное исследование динамического поведения пространственно однородной математической модели четырехкомпонентной планктонной системы, которая включает в себя биогенные элементы, фитопланктон, зоопланктон и планктонный детрит. Изучить наиболее важные свойства модели в зависимости от изменений порядка ферментативной реакции, которая описывает разложение детрита, а также скорости выделения метаболитов клетками фитопланктона.

### **Научная новизна**

В результате выполнения поставленных задач были получены следующие новые научные результаты:

- применение математической модели позволило провести детальный анализ распределения концентраций биогенных веществ по акватории НГ и выявить основные качественные и количественные особенности формирования их пространственно-временной изменчивости. Впервые такое исследование было проведено системно для всего вегетационного периода и сразу для нескольких лет, по которым имеются подробные систематические наблюдения;
- результаты моделирования позволили показать, что значения средних концентраций биогенных веществ для одного и того же периода времени в разные годы могут отличаться в несколько раз. Формирование неоднородного распределения компонентов экосистемы НГ происходит под влиянием совместного действия ряда биотических и абиотических факторов, значимость которых существенно изменяется по пространству и во времени;
- результаты моделирования показали, что содержание соединений азота и фосфора в воде НГ не может ограничивать увеличение биопродуктивности этой акватории. Однако вклад первич-

ной продукции фитопланктона в общее поступление органического вещества невелик, что, скорее всего, связано с достаточно низкой прозрачностью воды в НГ;

- результаты моделирования и данные наблюдений показали, что основная причина интенсивного развития гетеротрофных микроорганизмов в водах НГ – значительное поступление органического вещества из внешних источников, прежде всего со стоком р. Невы;
- разработана пространственно однородная математическая модель четырехкомпонентной планктонной системы, включающая в себя биогенные элементы, фитопланктон, зоопланктон и планктонный детрит. Впервые изучены наиболее важные свойства такой модели в зависимости от изменений порядка ферментативной реакции, которая описывает процесс нелинейного разложения детрита, скорости выделения метаболитов клетками фитопланктона и пищевых предпочтений зоопланктона. Показано, что существуют такие области изменения параметров, для которых имеет место высокая чувствительность планктонной системы к разнообразным по своей природе внешним воздействиям и внутренним флуктуациям компонентов модели.

### **Теоретическая и практическая значимость работы**

#### **Теоретическая значимость исследования**

Разработка полноценной математической модели невозможна без глубокого теоретического понимания механизмов функционирования водных экосистем, а также путей трансформации важнейших биогенных элементов. Теоретическая значимость данного исследования для биофизики сложных систем определяется тем, что разработанные математические модели экосистем нестратифицированных водоемов позволяют описывать неравновесные динамические процессы в гидробиоценозах при различных внешних воздействиях, например, таких как изменение температуры воды, освещенности ее поверхности, водной или биогенной нагрузки, метеорологических условий.

#### **Практическая значимость исследования**

Разработка полноценных моделей совместной трансформации БВ (соединений биогенных элементов), учитывающих различную детализацию описания гидродинамического переноса веществ внутри исследуемых акваторий, позволяет проводить количественные исследования фундаментальных экологических проблем, включая и проблемы загрязнения водной среды. Опыт их применения позволит в комплексе выйти на качественно новую ступень понимания естественного состояния и реакции водных экосистем на изменение природных факторов и антропогенных воздействий на среду обитания.

Результаты исследований с применением экосистемной модели для НГ Финского залива могут представлять интерес для организаций Федеральной службы России по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. В частности, такой интерес может быть связан с изучением и прогнозированием экологического состояния акватории НГ, условий ее загрязнения, оптимизации режимов работы водопропускных отверстий защитной дамбы, решением вопросов охраны окружающей среды.

### На защиту выносятся следующие основные положения:

- пространственно-неоднородная имитационная математическая модель водной экосистемы нестратифицированных водоемов, которая позволяет исследовать процессы биотрансформации соединений биогенных элементов, а также ее конкретная реализация для условий Невской губы Финского залива Балтийского моря;
- результаты моделирования и количественные оценки внутригодовой и межгодовой динамики растворенных минеральных компонентов азота (аммонийного ( $\text{NH}_4^+$ ), нитритного ( $\text{NO}_2^-$ ), нитратного ( $\text{NO}_3^-$ )) и фосфора (*DIP*); органических компонентов азота (*DON*) и фосфора (*DOP*); взвешенных детритных компонентов азота и фосфора (концентрации  $C_{N\_detr}$  и  $C_{P\_detr}$  соответственно); общего азота ( $N_{tot}$ ) и фосфора ( $P_{tot}$ ); растворенного в воде кислорода ( $\text{O}_2$ ) и его процентное насыщение воды ( $\text{O}_2^*$ ) в экосистеме Невской губы;
- оценка продукционного потенциала экосистемы НГ, полученная по данным моделирования;
- результаты расчетов по исследованию наиболее важных закономерностей формирования запасов и среднесуточной динамики форм азота и фосфора в НГ Финского залива за счет естественного круговорота, а также за счет речного стока и антропогенной нагрузки;
- результаты модельных расчетов по оценке внутригодовой и межгодовой изменчивости величин потоков соединений азота и фосфора, формирующиеся в экосистеме НГ за счет процессов биотрансформации биогенных веществ и учитывающие основные функции гидробионтов;
- пространственно однородная математическая модель четырехкомпонентной планктонной системы, которая включает в себя биогенные элементы, фитопланктон, зоопланктон и планктонный детрит и используется для исследования динамических свойств модели в зависимости от изменений порядка ферментативной реакции, описывающей разложение детрита, скорости выделения метаболитов клетками фитопланктона и пищевых предпочтений в питании зоопланктона.

### Личный вклад автора

Все представленные в диссертации основные результаты были получены лично автором.

### Апробация работы

Основные положения и результаты исследований докладывались и обсуждались на: IV Международной конференции «Математика. Моделирование. Экология» (Волгоград, 1996), IV Международной конференции «Математика. Компьютер. Образование» (Пушино, 1997), III Международной конференции «Экология. Экологическое образование. Нелинейное мышление» (Воронеж, 1997), V Международной конференции «Математика. Компьютер. Образование» (Дубна, 1998), International Scientific Conference «Great rivers as attractors of local civilizations», (Dubna, Russia, 2002), The 3<sup>rd</sup> Conference of the International Society for Ecological Informatics (Grottaferrata, Italy, 2002), IV Всероссийской научно-технической конференции «Нейроинформатика-2002» (Москва,

2002), Всероссийской научно-практической конференции “Современные проблемы исследований водохранилищ” (Пермь, 2005), Международной научной конференции “Великие реки и мировые цивилизации” (Астрахань, 2006), Первой Национальной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (Пушино, 2009), V Международной научной конференции «Zoocenosis–2009. Биоразнообразиие и роль животных в экосистемах» (Днепропетровск, 2009), V Международной научной конференции «Теоретические и прикладные аспекты современной лимнологии» (Минск, 2009), VII конференции «Динамика и термика рек, водохранилищ и прибрежной зоны морей» (Москва, 2009), The 6<sup>th</sup> Study Conference on BALTEX (Miedzyzdroje, Island of Wolin, Poland, 2010), The 2<sup>nd</sup> International Conference (school) on Dynamics of Coastal Zone of Non-Tidal Seas (Baltiysk (Kaliningrad Oblast), 2010), XXVI Nordic Hydrology Conference Nordic Association for Hydrology (Riga, Latvia, 2010), Второй Национальной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (Пушино, 2011), III Всероссийской конференции «Ледовые и термические процессы на водных объектах России» (г. Онега Архангельской обл., 2011), XII Международной научно-технической конференции «Современные методы и средства океанологических исследований» (МСОИ-2011) (Москва, 2011), The 8<sup>th</sup> Baltic Sea Science Congress (St.-Petersburg, Russia, 2011), XIX Международной Научной конференции (Школе) по морской геологии «Геология океанов и морей» (Москва, 2011), научной школе-практике для аспирантов АО ИО РАН, МФТИ и Балтийского федерального университета им. И. Канта, заседании лаборатории прибрежных систем АО ИО РАН (научная станция «Балтийская коса», 2011), на заседании секции Ученого совета АО ИО РАН (Калининград, 2011), на научном семинаре кафедры биофизики Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, 2011), на заседаниях лаборатории экспериментальной экологии водных животных ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина (2009–2011).

**Публикации.** Всего по материалам исследования опубликованы 53 научные работы, в том числе 10 статей в журналах из списка ВАК и 2 монографии.

**Структура и объём диссертации.** Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения и списка цитируемой литературы из 708 наименований. Работа содержит 488 страниц текста, 192 рисунка и 54 таблицы.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **Введении** представлена общая характеристика работы, сформулированы цели исследования, обоснована актуальность, теоретическая и практическая значимость решаемых научных задач, показывается их научная новизна, приведены основные положения, выносимые на защиту.

**Глава 1** посвящена обзору и всестороннему анализу публикаций по современному состоянию исследований в области математического моделирования водных экосистем. Рассматриваются основные направления и задачи исследований водных экосистем с помощью методов математического моделирования, основные качественные особенности водных экосистем, дается харак-

теристика практически всех современных типов математических моделей водных экосистем и их наиболее характерные особенности, отмечаются достоинства и недостатки. Формулируются базовые принципы, которые должны быть использованы при построении моделей. Отмечаются основные трудности и нерешенные проблемы в области математического моделирования водных экосистем.

**Глава 2** посвящена рассмотрению основных типов моделей, используемых для изучения гидродинамического режима озер, равнинных водохранилищ и морских заливов и разработке гидродинамического блока имитационной модели для экосистем нестратифицированных водоемов. Отмечается, что для них система уравнений теории мелкой воды (система уравнений Сен-Венана) является наиболее подходящей моделью для описания структуры течений и ее пространственно-временной изменчивости под влиянием различных внешних факторов: изменения ветровой ситуации над водоемом, временных колебаний стока рек и уровня воды.

С помощью гидродинамического блока имитационной модели для экосистем нестратифицированных водоемов проведено численное моделирование пространственно-временной изменчивости структуры течений в НГ Финского залива, Рыбинского водохранилища и его отдельных плесов. В частности, для НГ показано, что в ней по характеру развития гидродинамических процессов можно выделить несколько характерных зон: зону транзита Невских вод в центральной части губы; зон замедленного водообмена южнее Морского канала и в юго-восточной части губы; мелководных прибрежных зон. При достаточно сильных ветрах (в среднем более 4,0 м/с) соответствующего направления могут формироваться несколько зон циклонической и антициклонической циркуляции. При скоростях ветра менее 3,5 м/с любого направления влияние стока р. Невы является определяющим фактором в формировании структуры течений, зоны циркуляции, как правило, нигде не образуются и течения в Невской губе практически на всей ее акватории соответствуют чисто стоковому режиму переноса вод.

**Глава 3** посвящена рассмотрению вопросов, связанных с моделированием термического режима нестратифицированных водоемов и разработке гидротермического блока имитационной модели для экосистем нестратифицированных водоемов. Задача моделирования термического режима нестратифицированных водоемов решается в два основных этапа (Подгорный, 2003). Сначала на заданном шаге по времени  $\tau$  проводится численное интегрирование системы уравнений гидродинамики – уравнений «мелкой воды». В результате этого определяются значения средних по глубине составляющих скорости течения. Затем на том же временном интервале интегрируется уравнение теплопроводности. В результате решения этой задачи находят пространственное распределение температуры в пределах расчетной области к концу заданного шага по времени.

В соответствующих разделах данной главы подробно описана методика расчета всех составляющих теплового баланса: поглощенной водой суммарной солнечной радиации, эффективного излучения водной поверхности, турбулентных потоков тепла и влаги при различных типах



устойчивости приводного слоя атмосферы, теплового потока от дна водоема. Рассмотрены вопросы расчета трансформации воздушной массы при изменении теплофизических свойств подстилающей поверхности и способов параметризации взаимодействия приводного слоя воздуха с подстилающей поверхностью. Рассмотрены также вопросы построения сплайнов с «растяжением» и исследования некоторых их свойств. Этот тип сплайнов используется для аппроксимации соответствующих входных данных.

Моделирование развития термогидродинамических процессов и всесторонняя проверка работоспособности, а также взаимной согласованности гидродинамического и термогидродинамического блоков экологической модели были выполнены нами для Рыбинского водохранилища в целом, его отдельных плесов, а также для условий НГ Финского залива (Подгорный, 2000; Подгорный, 2005; Подгорный, 2009; Подгорный, 2009; Подгорный, 2011; Подгорный, Поддубный, 2009; Поддубный, Подгорный, 2009). В данных работах показано, что результаты моделирования хорошо согласуются с имеющимися данными наблюдений и соответствуют всем основным известным представлениям о характере и темпах развития термических процессов в этих водоемах. В частности, для НГ выполнено сравнение результатов моделирования полей средней по вертикали температуры воды с имеющимися данными наблюдений на постоянной сетке станций. В каждой из гидрологических съемок, которые за период с 1984 по 1987 г. проводились сотрудниками СЗ УГКС один раз в месяц с мая по октябрь, измерения температуры воды выполнялись на 20–24 станциях. Станции располагаются во всех наиболее характерных зонах акватории НГ. В качестве критерия адекватности модели нами использован критерий Тейла (Theil, 1971), значение которого может меняться от нуля до единицы, причем при полном совпадении модельных и наблюдаемых значений температур он равен нулю. Показано, что за период с 1984 по 1987 г. средние за сезон значения критерия менялись от 0,0584 до 0,1021. Это позволяет сделать вывод о том, что представленная модель качественно и количественно достаточно хорошо воспроизводит все основные особенности развития термогидродинамических процессов в НГ.

**Глава 4** посвящена всестороннему анализу данных многолетних наблюдений, которые характеризуют современное состояние экосистемы НГ Финского залива. Эти данные легли в основу построения экосистемной модели данного водоема и ее всесторонней проверки. Проведенный анализ данных показал, что вследствие совместного действия многих биотических и абиотических факторов, значимость которых может существенно меняться во времени, НГ свойственна чрезвычайно высокая пространственно-временная изменчивость качества воды. Тем не менее, можно говорить о вполне определенной иерархии основных процессов, формирующих неоднородное распределение всех компонентов ее экосистемы. Так, сток р. Невы задает основной общий вклад в водную, биогенную и техногенную нагрузку на водную экосистему в тот или иной момент времени. Далее в зависимости от текущей гидрометеорологической ситуации в НГ формируется определенная структура течений с наличием характерных гидрологических зон, разнонаправленных и

разномасштабных вихревых образований и условий турбулентного обмена, которые обеспечивают перенос тепла, химических и биотических компонентов экосистемы, формируют неравномерное их распределение и перераспределение по всей акватории. Внутри этих зон создаются локальные условия (температурные, световые и другие), которые вносят свой вклад в формирование скоростей биогидрохимических процессов и влияют на направленность трансформации БВ и развитие биомасс гидробионтов.

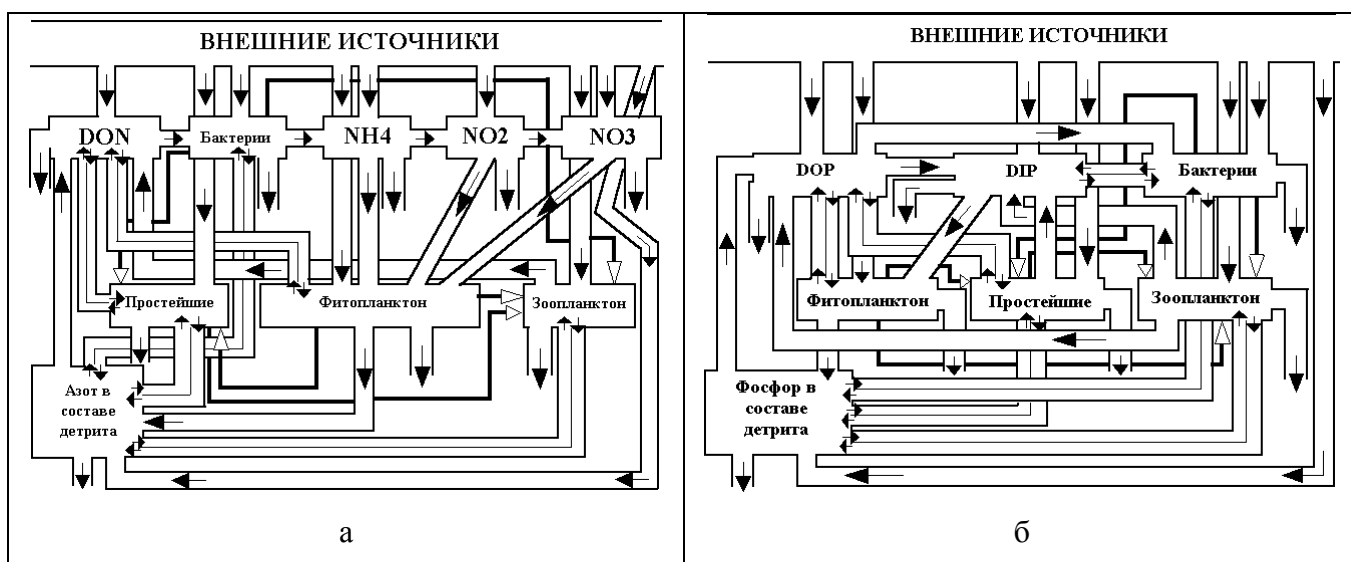
**Глава 5** посвящена рассмотрению задачи моделирования процессов переноса и биотрансформации веществ в мелководных водоемах; построению численных схем интегрирования систем эволюционных уравнений адвекции, турбулентной диффузии и трансформации веществ; описанию биохимического блока экосистемной модели биотрансформации соединений азота, фосфора и динамики растворенного в воде кислорода; описанию процедуры оценивания параметров имитационной модели. Задача моделирования динамики пространственно-неоднородной водной экосистемы решается в два основных этапа (Подгорный, 2003). Сначала на заданном шаге по времени  $\tau$  проводится численное интегрирование системы уравнений термогидродинамики. В результате моделирования гидрологического комплекса определяются значения средних по глубине составляющих скорости течения, потоков коротковолновой солнечной радиации, величины фотопериода и средней по вертикали температуры воды. На втором этапе, на том же временном интервале интегрируется система уравнений турбулентной диффузии и трансформации веществ. Решение этой задачи позволяет найти значения концентраций биотических компонентов экосистемы к концу заданного шага по времени.

Система уравнений адвекции, турбулентной диффузии и биотрансформации веществ химико-биологического комплекса имеет следующий вид:

$$\partial C_n / \partial t + U \partial C_n / \partial x + V \partial C_n / \partial y + (W_s)_n \partial C_n / \partial z = (A_\eta)_n \Delta_\eta (C_n) + F_n(t, C_1, \dots, C_n). \quad (1)$$

Здесь  $C_n$  – значения концентраций компонентов экосистемы;  $(W_s)_n$  – скорости гравитационного оседания взвесей;  $OZ$  – вертикальная координата, направленная вниз;  $(A_\eta)_n$  – коэффициенты горизонтального турбулентного обмена для компонентов модели;  $\Delta_\eta$  – двумерный оператор Лапласа;  $F_n$  – оператор, описывающий функциональные выражения связей между компонентами экосистемы (скорости изменений компонентов экосистемы);  $n = \overline{1, N}$ ,  $N$  – число переменных в модели. Построение схемы численного интегрирования системы уравнений (1) основано на схемах расщепления по физическим процессам и пространственным координатам.

В водной среде присутствуют органические и минеральные соединения биогенных элементов. Различные микроорганизмы потребляют их и своими прижизненными выделениями, а также образованием детрита влияют на состав компонентов водной среды. Наиболее важные взаимодействия между химическими и биологическими компонентами (рис. 1) отражают круговорот рассматриваемых в модели биогенных элементов.



**Рис. 1.** Структура циклов азота (а) и фосфора (б) биогидрохимического блока имитационной модели. Стрелками показаны направления потоков веществ и трофических взаимодействий между выделенными биотическими компонентами экосистемы.

При моделировании трансформации форм N и P эти взаимодействия должны быть учтены на основе реалистичного описания кинетики и стехиометрии процессов биотрансформации веществ. Необходимо также отразить влияние факторов среды обитания (температура, освещенность водной среды, изменение водной и биогенной нагрузки) на скорость трансформации отдельных соединений (Леонов, 1989; Подгорный, 2003).

Биохимический блок модели включает в себя 17 переменных состояния водной среды: концентрации растворенных фракций органического N ( $C_{DON}$ ) и P ( $C_{DOP}$ ); минеральных форм P ( $C_{DIP}$ ) и N – аммония ( $C_{NH_4^+}$ ), нитритов ( $C_{NO_2^-}$ ) и нитратов ( $C_{NO_3^-}$ ); взвешенных форм N и P – в составе детрита ( $C_{N_{detr}}$ ,  $C_{P_{detr}}$ ); биомасс гидробионтов – гетеротрофного бактериопланктона ( $B_{Bacteria}^N$ ,  $B_{Bacteria}^P$ ), фитопланктона ( $B_{Algae}^N$ ,  $B_{Algae}^P$ ), простейших ( $B_{Protozoa}^N$ ,  $B_{Protozoa}^P$ ) и зоопланктона ( $B_{Zoopl}^N$ ,  $B_{Zoopl}^P$ ), а также растворенного в воде  $O_2$  ( $C_{O_2}$ ). Рост биомассы гидробионтов является результатом развивающихся одновременно процессов потребления веществ, выделения продуктов метаболизма и отмирания и определяется трофическими взаимодействиями между организмами сообщества в соответствии с принятой схемой (рис. 1). Математическая формулировка отдельных слагаемых модели для описания процессов потребления веществ микроорганизмами, выделения ими продуктов обмена и отмирания гидробионтов выполнена с учетом условий полисубстратной среды (Булдовская, Даценко, 1994; Булдовская, Леонов, 1996; Леонов, 1986; Леонов, 1989; Леонов и др., 1991; Леонов и др., 1994; Леонов и др., 1996; Подгорный, 2003). Специфика роста биомассы микроорганизмов с точки зрения полисубстратности среды заключается в том, что субстраты акцептируются и конвертируются различными ферментными системами (Варфоломеев, Гуревич,

1999). Стадии взаимодействия субстратов с активным центром фермента разделены. При этом весьма вероятно наличие хотя бы одной необратимой стадии между точками ввода субстратов в каталитический цикл. Такой механизм представляется наиболее вероятным для полисубстратных реакций при описании кинетики потребления веществ микроорганизмами.

Система соответствующих уравнений модели описывает:

- запас (Pool) взаимозаменяемых соединений N и P для каждой группы гидробионтов. В эти соотношения входят коэффициенты предпочтения гидробионтами тех или иных соединений N и P, которые отражают биологические представления о взаимозаменяемости веществ. Водная среда экосистемы полисубстратна и содержит смесь субстратов. Потребляемые микроорганизмами субстраты подразделяются на взаимозаменяемые (соединения одного элемента) и не взаимозаменяемые (соединения разных элементов). Содержание форм разных элементов влияет на итоговую кинетику процессов утилизации разных субстратов микроорганизмами;
- максимальные скорости потребления соединений биогенных элементов гетеротрофными бактериями, клетками фитопланктона, простейшими организмами и зоопланктоном соответственно с коррекцией этих скоростей в зависимости от температурных условий и условий освещенности на водной поверхности;
- удельные скорости потребления соединений биогенных элементов гидробионтами. В этих соотношениях учтено, что для биологической системы важным регулятором роста биомассы является величина содержания имеющихся в водной среде субстратов, приходящихся на единицу биомассы рассматриваемого гидробионта. Эти скорости регулируют внутренние потоки вещества в процессе образования биомассы и определяют их активности по метаболическим выделениям продуктов обмена веществ и образованию детрита;
- скорости потребления отдельных азот- и фосфорсодержащих субстратов гетеротрофными бактериями, клетками фитопланктона, простейшими организмами и зоопланктоном;
- суммарные скорости потребления соединений N и P гидробионтами, которые представляются в модели в виде сумм скоростей потребления ими отдельных веществ;
- удельные скорости метаболических выделений гидробионтов в единицах N и P. В модели предполагается, что они составляют определенную долю от суммарных скоростей потребления указанных биогенных элементов. Доля выделения метаболитов определяется коэффициентами выделительной активности. Величины этих коэффициентов зависят от содержания биогенных веществ в водной среде. Они возрастают с увеличением потребления субстратов и уменьшаются в пределе до некоторой малой величины при снижении потребления субстратов (условия голодания);
- удельные скорости отмирания гидробионтов. Предполагается, что процесс отмирания регулируется как биомассой гидробионтов, так и удельными скоростями потребления ими биогенных элементов. При избыточном питании (высоких удельных скоростях потребления биогенных

веществ) и низких биомассах выживаемость гидробионтов, которая обеспечивается потреблением компонентов пищи, должна быть высокой. Это обеспечивает снижение смертности и рост биомассы. При лимитированном питании (низкой удельной скорости потребления веществ) скорость отмирания повышается, и биомасса в целом будет снижаться. Величины биомасс гидробионтов регулируются также трофодинамическими взаимодействиями микроорганизмов в сообществе;

- зависимость коэффициентов трансформации веществ от температуры воды;
- скорости изменения концентраций веществ за счет взаимодействия химических и биологических компонентов, которые строятся на основе принятой схемы взаимодействия веществ;
- скорости поступления веществ их внешних источников.

Модель также рассчитывает скорости изменения концентраций БВ и величин биомасс гидробионтов за счет пространственного горизонтального переноса, их поступления с речным стоком и потери при выносе водным потоком через внешние границы экосистемы. Основной особенностью данной имитационной модели биотрансформации соединений N и P является ее экологическая полноценность, так как она учитывает взаимодействие и влияние друг на друга среды обитания и гидробионтов. Факторы среды (температура, освещенность, водный режим, нагрузка) определяют условия развития гидробионтов, а последние своими прижизненными выделениями и детритообразованием формируют многокомпонентный состав водной среды. Взаимосвязанность трех основных функций гидробионтов (потребление вещества, выделение продуктов обмена и отмирание) является гибким механизмом регуляции активности гидробионтов, который определяет адаптацию сообщества к конкретным условиям среды обитания и интенсивность развития продукционно-деструкционных процессов в водной среде (Леонов, 1991; Подгорный, 2003).

Для решения оптимизационной задачи оценивания эмпирических параметров имитационной модели по имеющимся данным наблюдений реализован двухэтапный алгоритм прямого поиска (Подгорный, 2003). На первом этапе используется алгоритм случайного поиска возможной области существования глобального минимума целевой функции в заданном параметрическом пространстве. На втором этапе выполняется локальный поиск. Для этого используется модифицированный симплексный метод Нелдера–Мида (Nelder, Mead, 1964). Локальный поиск уточняет положение минимума целевой функции, найденное на первом этапе работы алгоритма. В качестве целевой функции и показателя адекватности модели использован критерий Тейла (Theil, 1971).

**Глава 6** посвящена рассмотрению вопросов использования имитационной модели для изучения наиболее важных процессов биотрансформации соединений азота, фосфора и динамики растворенного в воде кислорода в экосистеме НГ Финского залива, а также анализу результатов моделирования. Акцент сделан на изучение естественного круговорота форм N и P, влияния на их динамику гидрологического режима и антропогенной нагрузки. Модельное экологическое исследова-

дование акватории НГ проводится впервые для всего вегетационного периода (1984–1987 гг.), по этим годам имеются подробные наблюдения. Структура модели формировалась так, чтобы можно было использовать данные стандартных многолетних гидрологических, гидрохимических и гидробиологических наблюдений, регулярно проводимых СЗ УГКС по акватории НГ. Расчеты по гидродинамическому и гидротермическому блокам модели также проводились на основе многолетних данных стандартных срочных метеонаблюдений Санкт-Петербургской ГМО. Моделирование проводилось для естественных и проектных условий, учитывающих наличие КЗС г. Санкт-Петербурга от наводнений.

Моделирование позволяет сделать вывод о достаточно хорошем качественном и количественном соответствии расчетных концентраций БВ и  $O_2$  имеющимся их наблюдениям. Адекватность модели по каждой переменной на момент проведения гидрологических, гидрохимических и гидробиологических съемок оценивалась по значениям критерия Гейла ( $f(\hat{p})$ ). Выявлено, что минимальные значения осредненного по отдельным переменным модели критерия  $f(\hat{p})$  для периода времени с 1984 по 1987 г. менялись от 0,2159 до 0,2629, максимальные – от 0,2366 до 0,2928 и средние – от 0,2248 до 0,2751. Степень изменчивости осредненных значений  $f(\hat{p})$  невелика. CV для них менялись от 1,98 до 3,98 %.

**Таблица 1.**

Пределы пространственной изменчивости средних концентраций некоторых химических показателей качества воды НГ по данным модельных расчетов и непосредственных наблюдений в разные годы.

<b>Гидрохимический показатель, размерность</b>	<b>1984–1987 гг. Расчет по модели</b>	<b>1988–1992 гг. Наблюдения</b>	<b>1993–1996 гг. Наблюдения</b>
$C_{NH_4^+}$ , мкг N/л	10 – 200	55,1 – 241,5	32 – 157
$C_{NO_2^-}$ , мкг N/л	3,5 – 18	2,9 – 50,9	2,5 – 11,2
$C_{NO_3^-}$ , мкг N/л	170 – 405	171,5 – 1216,1	61 – 396
$N_{tot}$ , мкг N/л	790 – 1506	663,3 – 1785,1	542 – 1095
$C_{DIP}$ , мкг P/л	0,05 – 19,9	2,9 – 24,9	5,0 – 28,0
$C_{DOP}$ , мкг P/л	1,2 – 27,1	3,7 – 8,9	5,0 – 23,0
$O_2^*$ , %	53,1 – 91,1	82,02 – 102,33	55,8 – 167,3

Полученные данные позволили сделать вывод о том, что предлагаемые алгоритмы поиска параметров для биохимического блока имитационной модели позволяют в целом успешно решать оптимизационную задачу даже в условиях недостаточного объема данных наблюдений и сравни-

тельно высокой их дисперсии. Расчеты коэффициентов чувствительности показали, что наиболее важными группами параметров являются параметры для функций температурной коррекции скоростей потребления веществ, а также коэффициенты, которые используются при расчете скорости отмирания гидробионтов.

Анализ литературных данных (Румянцева, Скакальский, 2008; Финский залив в условиях антропогенного воздействия, 1999) и сравнение их с полученными расчетными значениями концентраций биогенных веществ (табл. 1) показали, что по всем наиболее важным гидрохимическим показателям в последующие годы (1988–1996 гг.) существенных изменений не произошло. Следовательно, модель может быть использована для исследования также и современного состояния экосистемы НГ без существенной корректировки ее структуры и значений модельных параметров.

Расчеты по модели показали, что во взвешенном органическом веществе N и P в составе детрита составляют 45–75 %. В среднем от 10 до 30 % приходится на N и P в составе фитопланктона и от 10 до 20 % – на N и P в составе гетеротрофного бактериопланктона. Роль зоопланктона в экосистеме НГ невелика. Отношение  $N_{\min}/DIP$  менялось от 30 до 190, органического N ( $N_{org}$ ) к органическому P ( $P_{org}$ ),  $N_{org}/P_{org}$ , было в пределах 16–40, а  $N_{tot}/P_{tot}$  – 23–49. Внутригодовая динамика указанных биогенных веществ от года к году качественно отличалась. Эти результаты хорошо согласуются с данными многолетних наблюдений (Румянцева, Скакальский, 2008; Скакальский, Румянцева, 1989; Смирнова, 1985; Смирнова, Подгорный, 1990). На основе расчетов и по данным наблюдений показано, что содержание N и P в воде НГ, очевидно, не может быть лимитирующим фактором, сдерживающим увеличение биопродуктивности акватории. На это указывает несоответствие между сравнительно низкими показателями развития фитопланктона при достаточно высоких концентрациях биогенных веществ.

Оценки значений времени оборота химических и биологических компонентов морской среды показали, что среднее время оборота N и P в составе биомассы фитопланктона обычно более 3-х суток и сопряжено со временем оборота таких биогенных веществ, как  $DIP$ ,  $NO_3^-$  и  $NH_4^+$ . Однако вклад первичной продукции фитопланктона в общее поступление органического вещества невелик. Наиболее вероятная причина этого – достаточно низкая прозрачность воды в НГ (в среднем 0,6–1,1 м).

Результаты моделирования и данные наблюдений (Алимов и др., 1996; Драбкова и др., 1999; Драбкова и др., 2000; Невская губа: гидробиологические исследования, 1987) показали, что основной причиной интенсивного развития гетеротрофных микроорганизмов в НГ является поступление значительных количеств аллохтонного органического вещества из внешних источников.

Влияние КЗС г. Санкт-Петербурга от наводнений (при условии, что все ворота открыты) на динамику распределения биогенных веществ в морской среде и возможное формирование допол-

нительных локальных областей с повышенными значениями биопродуктивности в целом невелико. Как показали расчеты на модели и последующий статистический анализ полей распределения компонентов морской среды для естественных и проектных условий, влияние КЗС на распределение БВ прослеживается в среднем до 2,5–5 км в зависимости от ветровых условий. При этом могут достоверно различаться либо средние значения концентраций БВ, либо их дисперсии, либо и средние, и дисперсии.

По данным моделирования показано, что во внешнем притоке в НГ основной вклад в структуре баланса азота вносят  $C_{DON}$ ,  $C_{N\_detr}$  и  $C_{NO_3^-}$ . В среднем они составляют 80 % внешнего притока всех азотсодержащих биогенных веществ. Среднемноголетний приток в НГ  $C_{DON} + C_{N\_detr} + C_{NO_3^-}$  с мая по октябрь менялся в пределах 3073–5084 т N/мес. Основной вклад в структуре баланса азота во внешнем притоке в восточную часть Финского зал. также вносят  $C_{DON}$ ,  $C_{N\_detr}$  и  $C_{NO_3^-}$ . Среднемноголетний вынос  $C_{DON} + C_{N\_detr} + C_{NO_3^-}$  из НГ в течение вегетационного сезона менялся в пределах 3309–5392 т N/мес, что в среднем составляет 82 % выноса всех азотсодержащих биогенных веществ за пределы акватории НГ.

По данным моделирования показано, что основной вклад в структуре баланса фосфора во внешнем притоке в НГ вносят  $C_{P\_detr}$ ,  $C_{DOP}$  и  $C_{DIP}$ . В среднем они составляют от 74 до 81 % внешнего притока всех фосфорсодержащих биогенных веществ. Среднемноголетний приток в НГ  $C_{P\_detr} + C_{DOP} + C_{DIP}$  с мая по октябрь менялся в пределах 126,9–174,6 т P/мес. Основной вклад в структуре баланса фосфора во внешнем притоке в восточную часть Финского зал. также вносят  $C_{P\_detr}$ ,  $C_{DOP}$  и  $C_{DIP}$ . Среднемноголетний вынос  $C_{P\_detr} + C_{DOP} + C_{DIP}$  из НГ в течение вегетационного сезона менялся в пределах 151–221,5 т P/мес, что в среднем составляет от 74 до 86 % общего выноса в Финский зал. фосфорсодержащих биогенных веществ.

**Глава 7** посвящена аналитическому и численному исследованию свойств, а также динамического поведения пространственно однородной математической модели четырехкомпонентной планктонной системы, которая включает в себя биогенные элементы ( $N$ ), фитопланктон ( $P$ ), зоопланктон ( $Z$ ) и планктонный детрит ( $D$ ). Рассмотрены наиболее важные свойства такой системы в зависимости от изменений порядка ферментативной реакции, которая описывает разложение детрита, а также скорости выделения метаболитов клетками фитопланктона. Последний процесс многими исследователями рассматривается в качестве возможного немаловажного механизма биологического контроля, способного влиять на структуру и динамику планктонной системы (Chatterpadhayay et al., 2002). Тем не менее, в качественном и количественном отношении этот механизм регулирования в настоящее время исследован недостаточно полно. В ряде экспериментальных работ в ходе длительных (многолетних) экспериментов при постоянных внешних условиях была показана возможность существования в планктонных системах хаотических колебаний (Graham et



al., 2007; Beninca et al., 2008). Однако механизм их формирования неясен и также требует изучения. В диссертационной работе были исследованы два варианта модели. В первом случае, предполагалось, что зоопланктон может потреблять только фитопланктон (модель 1). Второй вариант модели учитывает то, что зоопланктон может питаться не только фитопланктоном, но и детритом (модель 2).

В математическом отношении модель 2 представляет собой систему следующих четырех обыкновенных дифференциальных уравнений (Подгорный, 2011):

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -\frac{N}{e+N} \cdot \frac{aP}{b+cP} + \beta\lambda \frac{(P+\omega D)}{\mu+P+\omega D} Z + \gamma qZ + \varphi D^\delta + k(N_0 - N), \\ \frac{dP}{dt} = \frac{N}{e+N} \cdot \frac{aP}{b+cP} - rP - \lambda \frac{P}{\mu+P+\omega D} Z - (s+k)P, \\ \frac{dZ}{dt} = \alpha\lambda \frac{(P+\omega D)}{\mu+P+\omega D} Z - qZ - \theta PZ, \\ \frac{dD}{dt} = rP + \lambda \frac{((1-\alpha-\beta)P - (\alpha+\beta)\omega D)}{\mu+P+\omega D} Z - \varphi D^\delta - (\psi+k)D. \end{cases} \quad (2)$$

Предполагается, что изменение содержания биогенных элементов в модельной системе обусловлено их поступлением в нее с постоянной скоростью  $k$  и постоянной концентрацией  $N_0$ . Биогенные элементы расходуются на рост фитопланктона, что задано в модели соотношением

$$U = \frac{N}{e+N} \cdot \frac{aP}{b+cP}. \quad a/b - \text{максимальная скорость роста фитопланктона; } b - \text{коэффициент поглощения света водой; } c - \text{коэффициент самозатенения фитопланктона; } e - \text{константа полунасыщения.}$$

Пул биогенных элементов пополняется за счет экскреции зоопланктоном неусвоенной части пищи

$$\left( \beta\lambda \frac{(P+\omega D)}{\mu+P+\omega D} Z \right), \text{ регенерации пищи, не усвоенной организмами высших трофических уровней}$$

$(\gamma qZ)$  и регенерации детрита  $(\varphi D^\delta)$ . В этих соотношениях  $\mu$  - константа полунасыщения;  $\lambda$  -

максимальная скорость роста зоопланктона;  $\beta$  - коэффициент экскреции пищи зоопланктоном;  $\gamma$  -

коэффициент регенерации пищи, не усвоенной организмами высших трофических уровней;  $q$  -

коэффициент выедания зоопланктона организмами высших трофических уровней;  $\varphi$  - скорость

минерализации детрита;  $\delta$  - порядок ферментативной реакции ( $\delta > 0$ );  $\omega$  - коэффициент предпочтения

детрита зоопланктоном. Если  $\omega = 0$ , то это означает, что зоопланктон не питается детритом, а

источником пищи для него является только фитопланктон. В этом случае мы получаем модель

1. Скорость изменения концентрации фитопланктона определяется потреблением клетками

фитопланктона биогенных элементов, тратами на дыхание и его естественную смертность  $(rP)$ ,

выеданием фитопланктона зоопланктоном, а также процессами оседания фитопланктона и выносом

его за пределы системы  $((s+k)P)$ . В этих соотношениях  $r$  - скорость дыхания фитопланктона;

$s$  - скорость оседания фитопланктона. Скорость изменения концентрации зоопланктона определя-

ется процессами роста за счет его питания фитопланктонными организмами, выеданием зоопланктона организмами высших трофических уровней ( $qZ$ ) и регулируется также метаболическими выделениями фитопланктона ( $\theta PZ$ ). В данных соотношениях  $\alpha$  - коэффициент эффективности потребления фитопланктона зоопланктоном;  $\theta$  - скорость выделения метаболитов (токсических компонентов) клетками фитопланктона. Детритный пул пополняется за счет трат на дыхание и естественной смертности фитопланктона, экскреции неусвоенной части пищи зоопланктоном, а расходуется в результате процессов бактериального разложения (минерализации) детрита, оседания детрита и выноса его из системы ( $(\psi + k)D$ ). Здесь  $\psi$  - скорости оседания детрита. Все переменные модели неотрицательны и выражены в граммах углерода на  $m^3$ . Время выражено в сутках. Параметры модели неотрицательны, причем  $\alpha + \beta \leq 1$ ,  $\gamma \leq 1$  и  $r + s + k < a/b$ . Последнее условие означает, что фитопланктон не вымирает полностью при очень низкой концентрации биогенных элементов.

Численные эксперименты с моделью (2) проводились методом Рунге-Кутты–4. Выбор значений параметров был сделан на основе литературных данных (Долгоносов, 2009; Долгоносов, Губернаторова, 2005; Edwards, 2001; Edwards, Bees, 2001; Edwards, Brindley, 1996; Edwards, Brindley, 1999). В указанных работах приведены возможные диапазоны изменения значений тех параметров, которые использованы нами в модели (2). Эти диапазоны получены как по результатам многочисленных полевых и экспериментальных исследований, так и по результатам изучения свойств целого ряда других моделей, в том числе и прогностических. Выбор пределов изменения порядка ферментативной реакции был сделан на основе предварительного аналитического исследования модели нелинейного разложения детрита и известных экспериментальных работ (Долгоносов, 2009; Долгоносов, Губернаторова, 2005). Таким образом, все параметры модели (2) сопоставимы с параметрами аналогичных процессов в реальных водных экосистемах.

В результате численных экспериментов было показано, что все возможные типы динамического поведения моделей происходят в определенных пределах изменения параметра  $\theta$  – от нулевого его значения до некоторой критической величины  $\theta^*$ . Если  $\theta \geq \theta^*$ , то во всех случаях происходит вымирание зоопланктона. Значение величины  $\theta^*$  возрастает по мере увеличения коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном  $\omega$  и порядка ферментативной реакции  $\delta$ .

Если возрастает пищевое предпочтение детрита зоопланктоном, то при снижении скорости минерализации детрита при определенных значениях параметров  $\beta$  и  $\gamma$  может снижаться и скорость пополнения пула биогенных элементов. В этом случае фитопланктон может получить преимущества для своего развития путем увеличения скорости выделения метаболитов и подавления развития зоопланктонных организмов.

Показано, что при изменении параметра  $\theta$  существует определенная последовательность перестройки фазовых портретов системы (2). При  $\theta < \theta^*$  для определенных диапазонов изменения

скорости метаболических выделений фитопланктона в системе наблюдается последовательная смена типов динамических режимов: сначала будет наблюдаться устойчивый узел, затем он сменяется на устойчивый фокус, после чего появляется предельный цикл. При дальнейшем уменьшении параметра  $\theta$  в системе сначала начинаются серии последовательных бифуркаций удвоения периода, а затем впервые появляются хаотические колебания. До определенного момента развитие динамических процессов и порядок смены типов динамических режимов в моделях 1 и 2 аналогичны. Относительная ширина зон, в пределах которых наблюдаются последовательно сменяющие друг друга устойчивый узел, устойчивый фокус и предельный цикл нелинейно зависит от коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном и порядка ферментативной реакции. Появление областей параметра  $\theta$ , в которых наблюдаются многократно сменяющие друг друга периодические и хаотические колебания, – новая особенность динамики модели 2, которая практически отсутствовала в модели 1. Смена динамических режимов может происходить в пределах очень узких диапазонов изменений параметра  $\theta$ . Для модели 2 структура как периодических, так и хаотических колебаний отличается чрезвычайно большим разнообразием. Относительная ширина зоны, в пределах которой наблюдаются сменяющие друг друга периодические и хаотические колебания, нелинейно зависит от коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном и порядка ферментативной реакции. После последнего диапазона изменения параметра  $\theta$ , в пределах которого в системе наблюдаются хаотические колебания, при дальнейшем уменьшении параметра  $\theta$  в системе при значениях  $\omega > 0,5$  устанавливаются периодические колебания. Однако при значении  $\omega = 0,5$  периодические колебания со сложной структурой и даже хаотические колебания могут наблюдаться вплоть до нулевого значения параметра  $\theta$ . Все это свидетельствует о том, что существуют такие области изменения параметров, для которых имеет место высокая чувствительность планктонной системы к разнообразным по своей природе внешним воздействиям и внутренним флуктуациям компонентов модели.

В заключительном разделе главы 7 предложено развитие структуры динамической модели (2) для обеспечения непрерывного во времени изменения коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном. Показано, что такой выбор должен вытекать из некоторых базовых свойств нелинейной динамической системы, которая обеспечивает поисковое поведение животных, и, в конечном счете, приводит к наиболее эффективному функционированию всей планктонной системы. Таким образом, зоопланктон следует рассматривать в качестве своего рода «динамического агента», который самостоятельно порождает биологически правдоподобные правила своего поискового поведения и изменяет пищевые предпочтения в зависимости от текущего состояния системы (Непомнящих, Подгорный, 2002; Nepomnyashchikh, Podgornyj, 2002; Nepomnyashchikh, Podgornyj, 2003). Способность «изобретать» новые правила – следствие того, что правила порождаются внутренней нелинейной динамикой механизма, управляющего поведением. Внешние воздействия не определяют эту динамику полностью, а лишь модифицируют ее, причем не всегда предсказуемым

образом. Эта дополнительная модель может быть внедрена в основную модель планктонной пищевой цепи (2).

### **Основные выводы:**

1. Разработана экологически полноценная пространственно-неоднородная имитационная математическая модель водных экосистем нестратифицированных водоемов, которая позволяет проводить всесторонние исследования процессов биотрансформации форм азота, фосфора и динамики растворенного в воде кислорода. Модель учитывает основные взаимодействия как природных, так и антропогенных факторов, их совместное влияние на водную экосистему. Осуществлена практическая реализация данной модели для условий Невской губы Финского залива Балтийского моря.
2. Применение математической модели позволило провести детальный анализ распределения концентраций биогенных веществ по акватории Невской губы и выявить основные качественные и количественные особенности формирования их пространственно-временной изменчивости. Впервые такое исследование было проведено системно для всего вегетационного периода и сразу для нескольких лет, по которым имеются подробные систематические наблюдения (период 1984–1987 гг.). Моделирование позволило сделать вывод о достаточно хорошем качественном и количественном соответствии расчетного распределения концентраций биогенных веществ, растворенного в воде кислорода и имеющимися их наблюдениями. Показано, что модель может быть использована для исследования также и современного состояния экосистемы Невской губы без существенной корректировки ее структуры и значений модельных параметров.
3. Расчеты по модели показали, что экосистема Невской губы Финского залива – чрезвычайно изменчивая во времени и по пространству динамическая система. Выявлено, что значения средних концентраций биогенных веществ для одного и того же периода времени в разные годы могут отличаться в несколько раз. Формирование неоднородного распределения концентраций компонентов экосистемы Невской губы происходит под влиянием совместного действия ряда биотических и абиотических факторов, значимость которых существенно изменяется по пространству и во времени.
4. Показано, что содержание соединений азота и фосфора в воде Невской губы не может ограничивать увеличение биопродуктивности этой акватории. Однако вклад первичной продукции фитопланктона в общее поступление органического вещества невелик, что, скорее всего, связано с достаточно низкой прозрачностью воды в Невской губе. Роль зоопланктона в экосистеме Невской губы невелика. Результаты моделирования и данные наблюдений показывают, что основная причина интенсивного развития гетеротрофных микроорганизмов в водах Невской губы – значительное поступление органического вещества из внешних источников, прежде всего со стоком р. Невы.

5. Данные моделирования позволили дать предварительную оценку о возможном влиянии комплекса защитных сооружений (КЗС) г. Санкт-Петербурга от наводнений на пространственно-временную динамику полей химических и биологических компонентов экосистемы Невской губы. Показано, что при открытии всех водопропускных и судопропускных отверстий, влияние КЗС в целом невелико. Оно во многом зависит от текущих гидрометеорологических условий и гидрологической ситуации в губе и если проявляется, то прослеживается на расстоянии не более 2–5 км от КЗС.
6. По данным моделирования исследованы процессы формирования балансов азота и фосфора в экосистеме Невской губы, а также особенности их внутригодовой и межгодовой изменчивости. Установлено, что во внешнем притоке в Невскую губу и в восточную часть Финского залива основной вклад в структуре баланса азота вносят растворенный органический азот, азот в составе детрита и нитратный азот, а в структуре баланса фосфора – фосфор в составе детрита, растворенный органический и неорганический фосфор.
7. Разработана пространственно однородная математическая модель четырехкомпонентной планктонной системы, которая включает в себя биогенные элементы, фитопланктон, зоопланктон и планктонный детрит. Области изменения параметров модели соответствуют их реальным значениям для водных экосистем. Изучены наиболее важные свойства такой модели, выявлены особенности перестройки типов динамического поведения модели в зависимости от изменений порядка ферментативной реакции, которая описывает процесс нелинейного разложения детрита, скорости выделения метаболитов клетками фитопланктона и пищевых предпочтений зоопланктона. Показано, что существуют такие области изменения параметров, для которых имеет место высокая чувствительность планктонной системы к внешним воздействиям и внутренним флуктуациям компонентов модельной системы. Это приводит к появлению в ней многократно сменяющих друг друга периодических и хаотических колебаний. Таким образом, данная модель может быть использована как основа для исследования механизмов возникновения хаотических колебаний, наблюдавшихся в ходе длительных экспериментов с природными планктонными сообществами.

#### **Список публикаций по теме диссертации**

1. **Леонов А.В., Подгорный К.А.** Биотрансформация форм азота, фосфора и динамика кислорода в водах Невской губы: анализ результатов математического моделирования // Материалы XIX Международной научной конференции (Школы) по морской геологии «Геология морей и океанов», г. Москва, 14–18 ноября 2011 г. Т. IV. – М.: ГЕОС, 2011, с. 80–84.
2. **Непомнящих В.А., Гремячих В.А., Подгорный К.А.** Цикличность и оптимизация поведения животных // Усп. совр. Биологии, 1995, т. 115, №4, с. 432–438.
3. **Непомнящих В.А., Подгорный К.А.** Регуляция выбора строительного материала у личинок ручейников // Журн. общ. Биологии, 1992, т. 53, №4, с. 609–614.
4. **Непомнящих В.А., Подгорный К.А.** Формирование упорядоченного поведения при случайной последовательности раздражителей у личинок ручейника *CHAETOPTERYX VILLOSA FABR.* (LIMNOPHILIDAE: TRICHOPTERA: INSECTA) // Журн. общ. Биологии, 1994, т. 55, №3, с. 328–336.

5. **Непомнящих В.А., Подгорный К.А.** Изучение причин изменчивости инстинктивного поведения // Журн. общ. Биологии, 1994, т. 55, №4 -5, с. 613–622.
6. **Непомнящих В.А., Подгорный К.А.** Упорядоченность и оптимизация поискового поведения // Тез. докл. Всероссийской междисциплинарной конференции «Поведение животных и принципы самоорганизации», Борок, 19–24 сентября, 1994 г., с. 67.
7. **Непомнящих В.А., Подгорный К.А.** Влияние изменчивости поведения на его оптимизацию у личинок ручейников // Тез. докл. Всероссийской конференции «Изменчивость поведения животных: описание, классификация, анализ», Борок, 22–26 сентября, 1997 г., с. 32.
8. **Непомнящих В. А., Подгорный К. А.** Порождение правил поискового поведения динамической системой // Труды IV Всероссийской научно-технической конференции «Нейроинформатика-2002». – М.: МИФИ, 2002, часть 1, с. 110–116.
9. **Подгорный К.А.** Оценивание параметров имитационной модели водной экосистемы симплексным методом Нелдера-Мида // Тез. докл. IV Международной конференции «Математика. Моделирование. Экология», Волгоград, 27–31 мая 1996 г. – Волгоград: Изд-во ВолГУ, 1996, с. 102–103.
10. **Подгорный К.А.** Оценивание параметров имитационной модели водной экосистемы симплексным методом Нелдера-Мида // Тр. IV Международной конференции “Математика. Моделирование. Экология”. Т.4. Вып. 1 / Спец. вып. журнала “Известия высших учебных заведений. Радиофизика.” Под ред. И.С. Емельяновой. – Н.Новгород: НИРФИ, 1997. С. 148–154.
11. **Подгорный К.А.** Трансформация воздушной массы при изменении теплофизических свойств подстилающей поверхности // Тез. докл. IV Международной конференции «Математика. Компьютер. Образование», Пущино, 29 января–3 февраля 1997 г. – М., 1997, с. 125.
12. **Подгорный К.А.** Расчет теплообмена между водой и грунтом дна неглубоких водоемов // Тез. докл. IV Международной конференции «Математика. Компьютер. Образование», Пущино, 29 января–3 февраля 1997 г. – М., 1997, с. 126.
13. **Подгорный К.А.** Трансформация воздушной массы при изменении теплофизических свойств подстилающей поверхности // Труды IV Международной конференции «Математика. Компьютер. Образование», Пущино, 29 января–3 февраля 1997 г. – М., 1997, с. 215–223.
14. **Подгорный К.А.** Построение сплайнов с «растяжением» и исследование их свойств // Тез. докл. III Международной конференции «Экология. Экологическое образование. Нелинейное мышление», Воронеж, 22–27 сентября, 1997 г. Воронеж, 1997, с. 132–134.
15. **Подгорный К.А.** Интерполирование данных гидрологических наблюдений с помощью напряженных сплайнов // Тез. докл. V Международной конференции «Математика. Компьютер. Образование», Дубна, 26–30 января 1998 г. – М., 1998, с. 161.
16. **Подгорный К.А.** Построение сплайнов с “растяжением” и исследование некоторых их свойств // Тр. V Международной конференции “Математика. Компьютер. Образование”, Дубна, 26–30 января 1998 г. Вып. 5, часть 2 / Под ред. Г.Ю. Ризниченко. – М., Изд-во Прогресс–Традиция, 1998, с. 62–70.
17. **Подгорный К.А.** Автомодельное представление вертикального профиля температуры в деятельном слое донных отложений // Труды Международной конференции «Математика. Компьютер. Образование», Пущино, 24–31 января 1999 г. Вып. 6, часть 2 / Под ред. Г.Ю.Ризниченко. – М., Изд-во Прогресс–Традиция, 1999, с. 324–333.
18. **Подгорный К.А.** Расчет параметров термогидродинамического взаимодействия, характеристик теплового баланса и температуры воды в нестратифицированных водоемах. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. – 100 с.
19. **Подгорный К.А.** Математическое моделирование пресноводных экосистем нестратифицированных водоемов (алгоритмы и численные методы). – Рыбинск: Изд-во ОАО “Рыбинский Дом печати”, 2003. – 328 с.
20. **Подгорный К.А.** Раздел «Модели водных экосистем» в гипертекстовой информационной системе «Динамические модели в биологии», расположенной на интернет-сайте кафедры биофизики МГУ. – <http://www.dmb.biophys.msu.ru/>, М.: МГУ, 2003.
21. **Подгорный К.А.** Численные схемы для моделирования вертикальной термической структуры водохранилищ с помощью одномерной модели // Материалы Всероссийской научно-практической конференции “Современные проблемы исследований водохранилищ” (24–26 мая 2005 г., г. Пермь). – Пермь: Перм. ун-т, 2005, с. 66–70.
22. **Подгорный К.А.** Особенности развития гидродинамических процессов на зарастающих мелководных участках водотоков и водоемов и их моделирование // Материалы Международной научной

- конференции “Великие реки и мировые цивилизации” (7–9 сентября, 2006 г., г. Астрахань). – Астрахань: Издательский дом “Астраханский университет”, 2006, с. 429–439.
23. **Подгорный К.А.** Четырехкомпонентная (N–P–Z–D) модель планктонной пищевой цепи // Материалы Национальной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (1–5 июня 2009 г., г. Пущино). – Пущино, ИФХ и БПП РАН, 2009, с. 209–210.
24. **Подгорный К.А.** Имитационная модель экосистемы Невской губы Финского залива // Материалы Национальной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (1–5 июня 2009 г., г. Пущино). – Пущино, ИФХ и БПП РАН, 2009, с. 211–213.
25. **Подгорный К.А.** Пространственно-неоднородная имитационная модель экосистемы Невской губы Финского залива // Материалы V Международной научной конференции «Zoocenosis–2009. Биоразнообразии и роль животных в экосистемах» (12–16 октября 2009 г., г. Днепропетровск). – Днепропетровск: Лира, 2009, с. 21–23.
26. **Подгорный К.А.** Четырехкомпонентная (N–P–Z–D) динамическая модель планктонной пищевой цепи // Материалы V Международной научной конференции «Zoocenosis–2009. Биоразнообразии и роль животных в экосистемах» (12–16 октября 2009 г., г. Днепропетровск). – Днепропетровск: Лира, 2009, с. 80–82.
27. **Подгорный К.А.** Моделирование термического режима Рыбинского водохранилища // Материалы V Международной научной конференции «Теоретические и прикладные аспекты современной лимнологии» (10–13 ноября 2009 г., г. Минск). – Минск: БГУ, 2009, с. 90–93.
28. **Подгорный К.А.** Моделирование пространственно-временной динамики полей температуры воды в Невской губе Финского залива // Труды VII конференции «Динамика и термика рек, водохранилищ и прибрежной зоны морей» (23–25 ноября 2009 г., г. Москва) – М.: РУДН, 2009, с. 207–215.
29. **Подгорный К.А.** Пространственно-неоднородная имитационная модель экосистемы Невской губы Финского залива // Известия Самарского научного центра РАН, 2009, т. 11, №1(7), с. 1554–1558.
30. **Подгорный К.А.** Исследование свойств пространственно однородной математической модели четырехкомпонентной (N–P–Z–D) планктонной пищевой цепи // Материалы Второй Национальной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (23–27 мая 2011 г., г. Пущино). – Пущино, ИФХ и БПП РАН, 2011, с. 216–218.
31. **Подгорный К.А.** Исследование среднесезонной динамики балансов биогенных веществ в экосистеме Невской губы Финского залива (по данным математического моделирования) // Материалы Второй Национальной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (23–27 мая 2011 г., г. Пущино). – Пущино, ИФХ и БПП РАН, 2011, с. 218–220.
32. **Подгорный К.А.** Использование двумерной математической модели для исследования среднесезонной пространственно-временной динамики составляющих теплового баланса Рыбинского водохранилища // Труды III Всероссийской конференции «Ледовые и термические процессы на водных объектах России», г. Онега Архангельской обл., Россия, 6–11 июня 2011 г., ИВП РАН. – М.: МГУП, 2011, с. 176–185.
33. **Подгорный К.А.** Исследование свойств пространственно однородной математической модели четырехкомпонентной планктонной системы // Математическая биология и биоинформатика, 2012, т. 7, выпуск 1 (в печати).
34. **Подгорный К.А., Леонов А.В.** Использование пространственно-неоднородной имитационной модели для изучения процессов трансформации соединений азота, фосфора и динамики кислорода в экосистеме Невской губы Финского залива // Водные ресурсы, 2012, т. 39, №4 (в печати).
35. **Подгорный К.А., Леонов А.В.** Разработка пространственно-неоднородной имитационной математической модели для исследования процессов биотрансформации форм азота, фосфора и динамики растворенного кислорода в водах Невской губы Финского залива // Материалы XII Международной научно-технической конференции «Современные методы и средства океанологических исследований» (МСОИ–2011), г. Москва, 23–25 ноября, 2011 г. Т. I. – М.: ИО РАН, 2011, с. 205–209.
36. **Подгорный К.А., Непомнящих В.А.** Влияние изменчивости поведения на его оптимизацию у личинок ручейника *SHAETOPTERYX VILLOSA* // Усп. совр. биологии, 1999, т. 119, №3, с. 218–222.
37. **Подгорный К.А., Поддубный С.А.** Использование системы уравнений теории мелкой воды для моделирования течений в Рыбинском водохранилище // Материалы Всероссийской научно-практической конференции (24–26 мая 2005 г., г. Пермь). – Пермь: Перм. ун-т, 2005, с. 62–66.
38. **Подгорный К.А., Поддубный С.А.** Моделирование формирования и внутригодовой изменчивости структуры течений в устьевой зоне Рыбинского водохранилища // Материалы V Международной

- научной конференции «Теоретические и прикладные аспекты современной лимнологии» (10–13 ноября 2009 г., г. Минск). – Минск: БГУ, 2009, с. 97–100.
39. **Поддубный С.А., Подгорный К.А.** Использование двумерной математической модели для изучения термического режима Рыбинского водохранилища // Труды VII конференции «Динамика и термика рек, водохранилищ и прибрежной зоны морей» (23–25 ноября 2009 г., г. Москва) – М.: РУДН, 2009, с. 216–224.
  40. **Поддубный С.А., Подгорный К.А., Цветков А.И.** Применение метода математического моделирования для изучения гидродинамического режима разнотипных водных экосистем // Вода: химия и экология, 2011, №8, с. 9–15.
  41. **Подгорный К.А., Смирнова Н.Ф.** Распределение токсических веществ в Невской губе за период с 1984 по 1987 гг. // «Гидрология Южного океана и Северной Атлантики». Сб. научн. трудов. – Л.: Изд-во ЛГМИ, 1990, вып. 109, с. 130–139.
  42. **Смирнова Н.Ф., Подгорный К.А.** Пространственно-временные изменения структуры вод Невской губы за период с 1984 по 1987 гг. // «Динамика русловых потоков и охрана природных вод». Сб. научн. трудов. – Л.: Изд-во ЛГМИ, 1990, вып. 107, с. 136–149.
  43. **Nepomnyashchikh V.A., Podgornyj K.A.** The model for non-Brownian searching walk in the absence of guiding cues // Proceedings Supplement of the Sixth International Conference on Simulation of Adaptive Behavior / Eds Meyer J.-A. et al. Honolulu: International Society for Adaptive Behavior, 2000, p.78-87.
  44. **Nepomnyashchikh V.A., Podgornyj K.A.** Production of rules for adaptive behavior by a simple dynamic system // Abstracts of 3<sup>rd</sup> Conference of the International Society for Ecological Informatics – Grottaferrata, Italy, 26–30, August, 2002, p. 59–60.
  45. **Nepomnyashchikh V.A., Podgornyj K.A.** Emergence of adaptive searching rules from the dynamics of a simple nonlinear system // Adaptive Behavior, 2003, v.11, №4, p. 245–265.
  46. **Nepomnyashchikh V.A., Podgornyj K.A.** Are there tools to build a complex dynamic agent? Reply to comments // Adaptive Behavior, 2003, v.11, №4, p. 296–298.
  47. **Podgornyj K.A.** Use of a spatially-irregular simulation model to study nitrogen and phosphorus transformation processes and dynamics of dissolved oxygen in the ecosystem of the Neva Bay, Gulf of Finland // Proceedings of the Sixth Study Conference on BALTEX (Miedzyzdroje, Island of Wolin, Poland, 14–18 June 2010) / Editors: Marcus Reckermann and Hans-Jong Isemer. GKSS Research Centre Geesthacht, Germany: International BALTEX Secretariat Publication, 2010, №42, p. 118–119.
  48. **Podgornyj K.A.** Mathematical modeling of spatial-temporal dynamics of current fields in the Neva Bay, the Gulf of Finland // Proceedings of the 2<sup>nd</sup> International Conference (school) on Dynamics of Coastal Zone of Non-Tidal Seas. Baltiysk (Kaliningrad Oblast), 26–30 June 2010 / Ed. by B. Chubarenko. Kaliningrad: Terra Baltica, 2010, p. 225–231.
  49. **Podgornyj K.A.** Preparation of information database necessary for mathematical models of water ecosystem's design. Difficulties and unsolved problems // Hydrology: from research to water management. XXVI Nordic Hydrology Conference Nordic Association for Hydrology. Riga, Latvia, August, 9–11, 2010 / Editors: Elga Apsite, Agrita Briede, Maris Klavins. Riga: University of Latvia Press. Nordic Hydrological Program Report, 2010, №51, p. 186–188.
  50. **Podgornyj K.A.** Development of spatially heterogeneous simulation mathematical model – device for the study of hydrological, hydrochemical, and biological processes in the water area of the Neva Bay, Gulf of Finland // Abstracts of 8<sup>th</sup> Baltic Sea Science Congress – St.-Petersburg, Russia, 22–26, August, 2011, p. 352.
  51. **Podgornyj K.A., Nepomnyashchikh V.A.** Some properties of animal behavior make usual methods of data analysis unreliable // Abstracts of Regional meeting of ISIN «Simple nervous systems», Pushchino, 26–28 May, 1994, p. 36.
  52. **Podgornyj K.A., Nepomnyashchikh V.A.** Evaluation of parameters of imitation models of water ecosystems // Abstracts of International Scientific Conference «Great rivers as attractors of local civilizations», Dubna, Russia, 10–12, July, 2002. Dubna, 2002, p. 70–71.
  53. **Podgornyj K.A., Nepomnyashchikh V.A.** Evaluating parameters of simulation models for aquatic ecosystems // Abstracts of 3<sup>rd</sup> Conference of the International Society for Ecological Informatics – Grottaferrata, Italy, 26–30, August, 2002, p. 70.