

Численное моделирование вертикального распределения живых и мертвых копепод *Arctodiaptomus salinus* в соленом озере Шира

А. П. ТОЛОМЕЕВ¹, Г. КИРИЛЛИН², О. П. ДУБОВСКАЯ^{1,3}, Ж. Ф. БУСЕВА⁴, М. И. ГЛАДЫШЕВ^{1,3}

¹ Институт биофизики Федерального исследовательского центра
“Красноярский научный центр СО РАН”
660036, Красноярск, Академгородок, 50/50
E-mail: toloteev@ibp.ru

² Департамент экогидрологии, Лейбницский институт пресноводной экологии
и внутреннего рыболовства
12587, Берлин, Мюггелзедамм, 310

³ Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79

⁴ Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам
220072, Минск, ул. Академическая, 27

Статья поступила 06.02.2018

Принята к печати 12.02.2018

АННОТАЦИЯ

В глубоком стратифицированном водоеме процессы роста и смертности популяции зоопланктона выражаются во взаимозависимом неоднородном вертикальном распределении живых и мертвых особей в столбе воды. Мертвые особи элиминируются из толщи воды путем оседания, деградации за счет микробного разложения, детритофагии и т. д. В случае эпилимниального максимума численности зоопланктона и при условии преобладания процессов деградации над оседанием, поток отмирающих особей имеет выраженное экспоненциальное убывание с глубиной. Профиль численности мертвых рачков, включая их убывание в мета- и гипolimнионе, может описываться с помощью разработанной численной модели. Аппроксимация полевых данных позволяет определить значения естественной смертности m (не связанной с хищником) и скорости деградации D отмерших рачков в виде относительных величин (m/v и D/v , v – скорость оседания), либо абсолютных (при известной v). На примере популяции копепод *Arctodiaptomus salinus* Dadaу в оз. Шира рассчитанные m и D (медианы 0,13 и 0,26 сут⁻¹ соответственно) хорошо согласуются со значениями, известными из литературы. Преимуществом предложенного метода также является возможность учитывать разную скорость оседания v по глубине.

Ключевые слова: зоопланктон, не связанная с хищниками смертность, численное моделирование, вертикальное распределение, *Arctodiaptomus salinus*.

Модели водных экосистем, создаваемые как для научных целей, так и для прикладных задач социально-экономического менеджмента территорий, требуют описания множества экологических процессов, включая взаимодействие гидрофизических, гидрохимических и биологических компонент. Важной составляющей является взаимосвязь функционирования биоты с гидрофизическими условиями водоема [Toth et al., 2011; Kirillin et al., 2012; Tang et al., 2014; Jyothibabu et al., 2016]. Планктонная трофическая сеть водоема осуществляет трансформацию вещества и энергии от первичных продуцентов (фитопланктона) до верхних звеньев трофической сети – рыб, крупных ракообразных, птиц и других животных. Эти верхние звенья представляют практический интерес для человека с рекреационной и хозяйственной точек зрения. Зоопланктон находится в нижней части трофической пирамиды и является связующим звеном между фитопланктоном и рыбами-планктофагами. Тем не менее продукция зоопланктона внутри трофической сети может трансформироваться разными путями, и, следовательно, разное количество вещества и энергии будет доставаться высшим звеньям. Существуют три основных пути утилизации продукции нехищного зоопланктона [Gaedke, 2010; Tang et al., 2014]. Первый путь – включение продукции в основную планктонную трофическую сеть, т. е. потребление ее консументами второго порядка (хищным зоопланктоном и рыбами-планктофагами), от которых она далее переносится к верхним трофическим уровням. Второй путь возникает в случае, когда часть зоопланктона не потребляется хищниками, а отмирает естественным путем, достигнув предельного возраста жизни и испытывая стрессовые воздействия физических, химических, биологических факторов окружающей среды. Отмершие особи подвергаются микробной деградации и могут разрушиться в столбе воды, не достигнув дна. При этом продукция зоопланктона перерабатывается планктонной “микробальной петлей” – бактериями, нанофлагеллятами, простейшими и т. д. Если водоем неглубокий, а скорость оседания высокая, то будет доминировать третий путь – отмерший зоопланктон опускается на дно и

его органика поступает в бентосную трофическую сеть.

Количественная оценка разных путей утилизации продукции зоопланктона является сложной методической и теоретической проблемой [Kirillin et al., 2012; Tang et al., 2014; Dubovskaya et al., 2015]. Трудность задачи определяется, прежде всего, тем, что методы оценки смертности являются косвенными. Общая смертность популяции зоопланктона (без разделения на естественную смертность и на смертность от хищника) рассчитывается из дисбаланса между величиной рождаемости и реальной скорости роста численности популяции [Дубовская, 2009; Tang et al., 2014]. Далее, чтобы оценить количество вторичной продукции зоопланктона, которая может быть доступна рыбам, необходимо из общей смертности зоопланктона вычесть потери на естественную смертность. Также требуется учесть, какая часть органики отмершего зоопланктона в виде взвешенных частиц детрита снова может потребляться рыбами, а какая включится в бентосную сеть. Распределение продукции зоопланктона по трем путям утилизации, определяемое скоростью отмирания и скоростью осадения *in situ*, в свою очередь, сильно зависит от гидрофизических условий водоема [Dubovskaya et al., 2015; Дубовская и др., 2017].

Естественная смертность в отдельных случаях может определяться путем прямых измерений в водоеме. Если основным процессом элиминации трупов зоопланктона из столба воды является оседание, то оценив количество живых и мертвых особей в толще воды с помощью метода дифференцирующего окрашивания зоопланктонных проб [Дубовская, 2008; Vickel et al., 2009] и измерив скорость оседания с помощью седиментационных ловушек [Dubovskaya et al., 2003; Дубовская и др., 2017], можно рассчитать величину естественной смертности популяции. Методы расчета естественной смертности доступны в работах [Gladyshev et al., 2003; Дубовская, 2009; Dubovskaya et al., 2015; Dubovskaya et al., 2018]. Однако в глубоких стратифицированных водоемах с максимумом зоопланктона в верхних горизонтах процесс элиминации мертвых рачков может определяться не столько оседанием, сколько микробной деградацией

и потреблением их детритофагами [Dubovskaya et al., 2018]. Другими словами, оседающий поток мертвых особей из эпилимниона, проходя через зону мета- и гиполимниона, может полностью сократиться, так и не достигнув дна водоема. В этом случае, чтобы рассчитать естественную смертность, необходимо кроме скорости оседания установить также скорость микробного разложения и потребления трупов зоопланктона детритофагами в толще воды. Однако прямое экспериментальное определение этой величины вряд ли возможно, поскольку она складывается из влияния множества биотических и абиотических факторов текущего состояния водоема, которое не возможно воссоздать в лабораторных условиях. Тем не менее скорость деградации может устанавливаться методами численного моделирования, путем аппроксимации вертикальных распределений мертвых особей зоопланктона модельной кривой при известных скоростях их оседания. Очевидно, что в условиях максимума численности зоопланктона в эпилимнионе (т. е. когда скорость образования новых трупов в гиполимнионе несущественна), скорость деградации определятся по градиенту уменьшения количества мертвых рачков в нижних слоях водоема.

Таким образом, цель настоящей работы – оценить методами математического моделирования естественную смертность популяции рачков *Arctodiaptomus salinus* Daday в оз. Шира при условии, что основным путем элиминации мертвых рачков из столба воды является их микробная деградация и детритофагия в водной толще.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Уравнение, описывающее динамику вертикального распределения мертвых особей в столбе воды, предложенное в работе [Dubovskaya et al., 2018], записывается как

$$\frac{\partial y}{\partial t} = mN - v \frac{\partial y}{\partial z} - Dy, \quad (1)$$

где m (сут⁻¹) – удельная скорость образования трупов; y и N – численность мертвых и живых особей (экз. · м⁻³) соответственно; v – скорость оседания трупов (м · сут⁻¹); z – глубина, изменяющаяся в пределах $0 < z < h$,

где h – высота рассматриваемого столба воды; D – удельная скорость деградации трупов (сут⁻¹).

Уравнение (1) описывает процесс, в котором пул мертвых особей в столбе воды поддерживается их образованием (компонента mN) и уравновешивается элиминацией за счет двух процессов – оседания $v \frac{\partial y}{\partial z}$ и деградации Dy . По сути, компонент уравнения Dy включает в себя потери от всех возможных процессов, не связанных с оседанием: микробное разложение, детритофагия (например, потребление бокоплавами, рыбами), разрушение отмерших рачков под влиянием турбулентности и других абиотических факторов среды. Скорость деградации при этом пропорциональна содержанию трупов зоопланктона на данном горизонте глубины.

Достаточно простая форма уравнения (1) позволяет получить для него аналитические решения для случаев, когда вертикальное распределение живых особей N описывается простой интегрируемой функцией глубины, а смертность m и скорость деградации трупов D известны. В реальности, наблюдаемые вертикальные распределения N сильно неоднородны, а m и D зависят от ряда внешних факторов, таких как температура среды, внутривидовые процессы и т. д. Единственным коэффициентом в уравнении (1), определяемым с достаточной надежностью *in situ*, является скорость оседания мертвых особей v [Dubovskaya et al., 2015; Дубовская и др., 2017]. В данной ситуации, полuanалитический подход применен для решения уравнения (1), в котором общее решение представляется как сумма k решений, определенных на области $0 \geq z \geq k\Delta z$,

$$y(z) = \sum_{i=1}^k y_i(z), \quad (2)$$

так, что

$$\frac{\partial y_i}{\partial z} = \frac{mN_i}{v} - \frac{D}{v} y_i \quad \text{на } (i-1)\Delta z \geq z \geq i\Delta z; \quad (3)$$

$$\frac{\partial y_i}{\partial z} = -\frac{D}{v} y_i \quad \text{на } z > i\Delta z; \quad (4)$$

$$y_i = 0 \quad \text{на } z < (i-1)\Delta z. \quad (5)$$

Уравнения (3)–(5) основаны на уравнении (1) в предположении стационарности ($\partial y / \partial t = 0$).

При этом считается, что численность живых особей распределена кусочно-равномерно,

$$N_i > 0 = \text{const на } (i - 1) \Delta z \leq z \leq i \Delta z; \quad (6)$$

$$N_i = 0 \text{ для } z < (i - 1) \Delta z \text{ или } z > i \Delta z. \quad (7)$$

Заметим, что горизонты Δz могут произвольно варьироваться по глубине, с незначительными изменениями в уравнениях (3)–(5), но без влияния на дальнейшее решение. Вклад каждого горизонта в общий поток оседающих трупов моделируется независимо от других горизонтов, что позволяет достаточно точно аппроксимировать произвольное распределение живых особей в столбе воды.

Уравнения (3)–(5) решаются аналитически:

$$y_i = \frac{mN_i}{D} \left(1 - e^{-\frac{D}{v}(z_i - z_{i-1})} \right) \text{ на } (i - 1) \Delta z \leq z \leq i \Delta z; \quad (8)$$

$$y_i(z) = y_i e^{-\frac{D}{v}(z - z_i)} \text{ на } z > i \Delta z, \quad (9)$$

здесь $z_i = i \Delta z$ и $z_{i-1} = (i-1) \Delta z$ введено для удобства обозначений. Если вертикальные профили распределений живых и мертвых особей N и y известны из наблюдений, то уравнения (8), (9) можно использовать в виде обратной задачи для определения отношений m/D и D/v путем подгонки модельного решения к наблюдениям. Если при этом известна скорость оседания мертвых рачков v , то значения m и D напрямую определяются из полученных соотношений.

В глубоком стратифицированном водоеме с доминированием зоопланктона в верхних горизонтах основной путь элиминации мертвых особей должен быть связан с микробной деградацией и детритофагией в столбе воды. Тем не менее некоторая часть органики все же оседает на дно. Оценить вклад зоопланктона в ее оседание возможно, если использовать уравнение (1), проинтегрированное по столбу воды, аналогично работам [Gladyshev, Gubanov, 1996; Gladyshev et al., 2003; Dubovskaya et al., 2003; Дубовская, 2008]:

$$\frac{d\bar{y}}{dt} = m\bar{N} - G\bar{y} - D\bar{y}, \quad (10)$$

где \bar{N} и \bar{y} – средняя численность живых и мертвых особей в столбе воды соответственно; G – удельная скорость элиминации тру-

пов за счет их оседания; D – удельная скорость деградации трупов.

Используемая в уравнении компонента $G\bar{y}$ может также определяться через скорость оседания v и известную численность трупов зоопланктона y^* на нижней границе рассматриваемого столба воды высотой h :

$$G\bar{y} = \frac{v}{h} y^* \rightarrow G = \frac{v}{h} \frac{y^*}{\bar{y}}. \quad (11)$$

Рассчитав значения D и G по натурным данным и приняв их сумму за 100 %, можно определить относительный вклад двух различных путей элиминации трупов из столба воды – деградации и оседания.

Для оценки получаемых значений естественной смертности зоопланктона с помощью вышеизложенного метода проведена модельная аппроксимация данных вертикальных распределений живых и мертвых рачков *Arctodiaptomus salinus* в оз. Шира. Подробное описание сбора полевых данных и определение скорости оседания мертвых рачков изложено в работе [Dubovskaya et al., 2018]. В солоноватом стратифицированном оз. Шира (54°30' с. ш., 90°12' в. д.) в период 21–29 июня 2015 г. получено пять профилей распределения живых и мертвых особей *A. salinus*. Пробы отобраны послойно (0–3, 3–6, 6–9, 9–12, 12–15 м) малой замыкающей сетью Джели с диаметром входного отверстия 20 см и размером ячеи 80 мкм. Чтобы отличить живых и мертвых особей, все пробы сразу после отбора окрашивали анилиновым голубым в специальном “стейнере” [Дубовская, 2008] и фиксировали 10%-м формалином для последующего счета под биноклем. При обработке в пробах отдельно учитывали мертвые (окрашенные в голубой цвет) и живые (бесцветные) особи в пяти возрастных и половых группах *A. salinus*: науплиусы, младшие копеподиты (С1–С4), старшие копеподиты (С5), самцы и самки. Скорость оседания мертвых рачков определяли методом седиментационных ловушек [Дубовская и др., 2017; Dubovskaya et al., 2018] с соотношением диаметр/высота собирающих цилиндров 10,3/70 см = 6,8, установленных на глубине 14 м.

Численный расчет равновесного распределения мертвых рачков относительно жи-

Расчетная матрица оседания и деградации трупов зоопланктона в столбе воды

z_i	$i = 1$	$i = 2$	$i = 3$...	$i = k$	$y(z)$
$z_1 = \Delta z$	$y_1(z_1)$	0	0	...	0	$\sum_{i=1}^k y_i(z_1)$
$z_2 = 2\Delta z$	$y_1(z_2)$	$y_2(z_2)$	0	...	0	$\sum_{i=1}^k y_i(z_2)$
$z_3 = 3\Delta z$	$y_1(z_3)$	$y_2(z_3)$	$y_3(z_3)$	$\sum_{i=1}^k y_i(z_3)$
...
$z_k = k\Delta z = h$	$y_1(z_k)$	$y_2(z_k)$	$y_3(z_k)$...	$y_k(z_k)$	$\sum_{i=1}^k y_i(z_k)$

П р и м е ч а н и е. Обозначения см. в тексте.

вых особей согласно уравнениям (8)–(9) с возможностью подбора значений m и D реализован в электронной таблице MS Excel 2010. Главная диагональ таблицы содержит значения y_i , найденные по уравнению (8) (табл. 1). Нумерация строк и столбцов соответствует возрастающей глубине водоема. Каждый столбец вниз от главной диагонали заполняется значениями $y_i(z)$, рассчитанными по уравнению (9) с выбранным шагом Δz . Эти значения отображают экспоненциальное уменьшение доли трупов в общем потоке, изначально находившихся на горизонте z_i . Значения общего количества мертвых особей для глубин z_i находятся суммированием всех значений $y_i(z_i)$ в каждой строке таблицы. Аппроксимацию каждой пары вертикальных распределений живых и мертвых особей *A. salinus* во всех группах проводили общепринятым методом градиентного спуска (например, учебное пособие Н. И. Глебова с соавт. [2000]), минимизируя сумму квадратичных отклонений модельной кривой относительно натуральных данных. Все расчеты реализованы в MS Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вертикальные распределения количества живых и мертвых особей в оз. Шира в период 21–29 июня представлены в табл. 2 и на рисунке. Максимальные численности живых науплиусов и копепоидитов С1–С4 сосредоточены в самом верхнем слое 0–3 м, в то время как максимум мертвых рачков наблюдается в следующем по глубине горизонте 3–

6 м. В самом нижнем слое 12–15 м количество живых и мертвых рачков падает на два порядка. Такое распределение соответствует рассматриваемому случаю с верхним максимумом численности зоопланктона деградацией как основным процессом элиминации трупов из столба воды. Копепоидиты С5 также имели стратифицированное распределение, но максимум их численности находился в слое 6–9 м.

Количество мертвых копепоидитов С5 в слоях 6–9 и 12–15 м фактически оказалось одинаковым, демонстрируя, очевидно, более медленную скорость оседания по сравнению с науплиусами и копепоидитами С1–С4. Распределение живых самцов и самок *A. salinus* в наблюдаемый период в озере являлось бимодальным – верхний максимум 0–3 м и нижний – 6–9 м. Распределение трупов относительно верхнего максимума аналогично таковому С5 для слоев 6–9 и 9–12 м, т. е. в низлежащем слое 3–6 м мертвые рачки взрослых самцов и самок увеличивали свою численность относительно живых, но их количество не превышало таковое в слое максимума. Глубина нижних максимумов трупов совпадала с аналогичным показателем для живых самцов и самок (см. рисунок).

Аппроксимации распределения мертвых рачков в озере модельными кривыми показаны на рисунке. Из результатов аппроксимации видно, что модельные профили близко повторяют озерные унимодальные распределения науплиусов, копепоидитов С1–С4 и С5, и в меньшей степени соответствуют

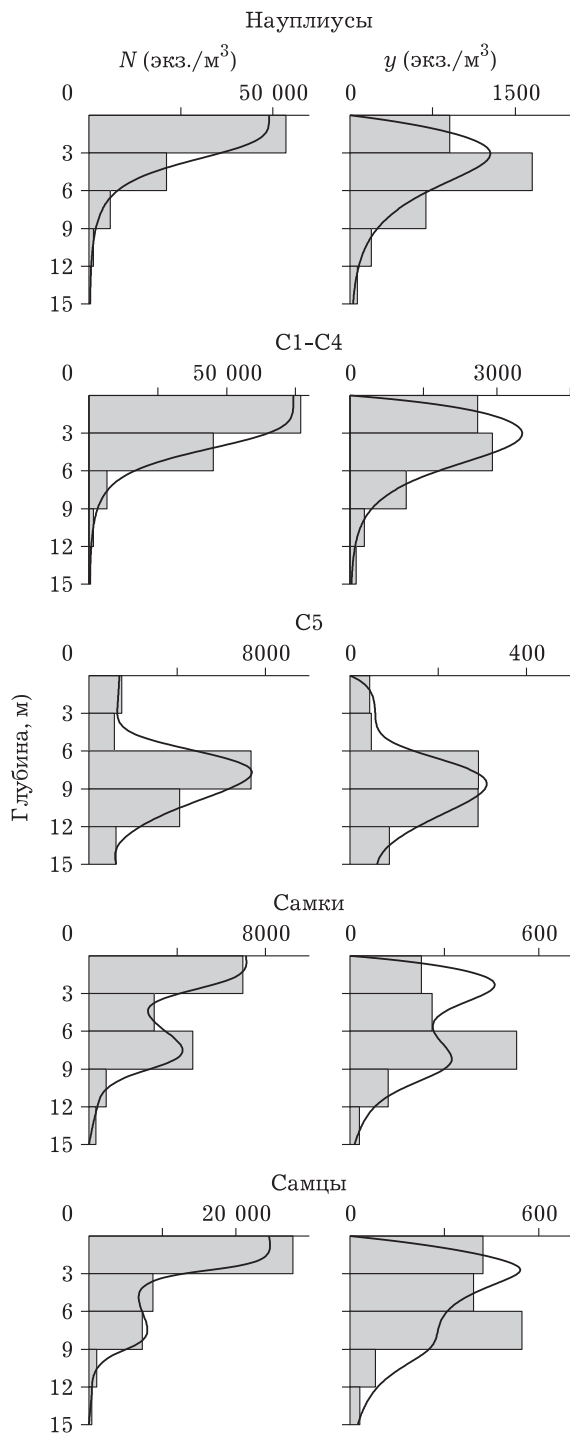
Содержание живых и мертвых особей *A. salinus* в оз. Шира 21–29 июня 2015 г. (экз. · м⁻³).
Приведены средние значения, стандартные ошибки ($M \pm m$, $n = 5$) и медианы

Слой, м	Живые особи		Мертвые особи	
	$M \pm m$	медиана	$M \pm m$	медиана
Науплиусы				
0–3	53 610 ± 14 221	47 771	907 ± 540	276
3–6	21 124 ± 6472	17 781	1652 ± 896	796
6–9	5775 ± 2417	2866	688 ± 408	159
9–12	1284 ± 664	626	193 ± 822	96
12–15	487 ± 299	180	68 ± 37	42
Копеподиты C1–C4				
0–3	76 929 ± 5650	73 779	2607 ± 770	1752
3–6	45112 ± 5417	38 814	2909 ± 626	2144
6–9	6507 ± 1227	7006	1144 ± 312	1210
9–12	1588 ± 376	1231	297 ± 51	308
12–15	669 ± 254	573	123 ± 24	96
Копеподиты C5				
0–3	1497 ± 365	1486	45 ± 23	21
3–6	1161 ± 235	892	49 ± 15	42
6–9	7356 ± 1582	6369	291 ± 81	255
9–12	4115 ± 1040	3429	291 ± 81	265
12–15	1233 ± 199	1327	89 ± 21	85
Самки				
0–3	6985 ± 1026	7006	227 ± 97	191
3–6	2955 ± 457	2686	261 ± 39	297
6–9	4703 ± 938	4246	529 ± 218	350
9–12	784 ± 249	711	121 ± 25	117
12–15	317 ± 143	223	30 ± 12	21
Самцы				
0–3	27 778 ± 4019	24 522	423 ± 231	287
3–6	8703 ± 1534	6868	393 ± 86	340
6–9	7261 ± 1166	7962	546 ± 253	297
9–12	1087 ± 378	722	81 ± 19	74
12–15	414 ± 216	212	32 ± 9	32

бимодальным распределениям самцов и самок. Вероятнее всего, последние формируются на основе разных физиологических подгрупп особей внутри каждой группы самцов и самок, что также выражается в их пространственном разделении между зонами эпи- и гипolimниона. Вероятно, эти подгруппы отличаются показателями естественной смертности. В модели же каждая группа имеет единственный показатель смертности, что не позволяет учесть возможную диф-

ференциацию в подгруппах и, соответственно, приводит к менее точному описанию распределения.

Определяемые в результате аппроксимации относительные величины естественной смертности и деградации (m/v и D/v), а также суммы квадратичных отклонений R^2 представлены в табл. 3. В ней же показаны абсолютные, рассчитанные по известным скоростям оседания v , величины естественной смертности и деградации m и D , а также



Послойное вертикальное распределение живых N и мертвых y особей *A. salinus* в оз. Шира 21–29 июня 2015 г. (экз. · м⁻³). Сплошная линия для живых рачков – сплайновое сглаживание, для мертвых – модельная аппроксимация

удельные скорости элиминации трупов G , связанные с оседанием и рассчитанные по уравнению (11). Степень варьирования отно-

Т а б л и ц а 3
Соотношения параметров m/v и D/v , найденные с помощью модельной аппроксимации распределений живых и мертвых рачков *A. salinus* разных возрастных стадий и половых групп, а также рассчитанные значения m , D и G на основе известных скоростей оседания v мертвых рачков

Параметры модели	Науплиусы	C1–C4	C5	Самки	Самцы	Вся популяция
m/v	$0,02 \pm 0,01$	$0,04 \pm 0,01$	$0,05 \pm 0,01$	$0,07 \pm 0,02$	$0,02 \pm 0,00$	0,04
D/v	$0,52 \pm 0,14$	$0,81 \pm 0,13$	$1,10 \pm 0,13$	$0,83 \pm 0,16$	$0,49 \pm 0,03$	0,81
v^* , м · сут ⁻¹	$3,51 \pm 0,82$	$4,81 \pm 0,97$	$1,98 \pm 0,47$	$8,51 \pm 1,40$	$8,30 \pm 1,07$	4,81
m , сут ⁻¹	0,07	0,21	0,10	0,58	0,13	0,13
D , сут ⁻¹	0,13	0,26	0,09	0,63	0,27	0,26
G , сут ⁻¹	0,02	0,03	0,08	0,07	0,06	0,06
R^2	$0,89 \pm 0,05$	$0,97 \pm 0,02$	$0,76 \pm 0,07$	$0,59 \pm 0,09$	$0,54 \pm 0,09$	

П р и м е ч а н и е. Для всей популяции взяты медианные значения.
*Данные скоростей оседания взяты из [Dubovskaya et al., 2018].

сительных величин m/v и D/v между группами оказалась ниже, чем варьирование абсолютных расчетных величин m и D . Это обусловлено высокой степенью разброса скоростей оседания между группами, используемых в расчетах. Скорости оседания изначально получены по данным седиментационных ловушек на глубине 14 м. Очевидно, абсолютные значения могут корректироваться, если будут получены данные о скоростях оседания на других горизонтах и известна их зависимость от физических факторов (температура, турбулентность).

Естественная смертность m , рассчитанная по известным скоростям оседания v , варьировала между группами в пределах $0,07–0,60 \text{ сут}^{-1}$ и оказалась минимальной у науплиусов и максимальной у самок. Скорость деградации мертвых особей D находилась в диапазоне $0,09–0,63 \text{ сут}^{-1}$ с минимумом у копеподитов С5 и максимумом у самок. Однако следует учесть, что модель недостаточно точно описывает бимодальные распределения самцов и самок (R^2 у них значительно ниже, чем у науплиусов и копеподитов С1–С5), следовательно, их значения m и D могут оказаться завышенными. Поэтому в качестве популяционной оценки естественной смертности m , скоростей деградации D и элиминации трупов путем оседания G для *A. salinus* справедливо использовать не средние, а медианные значения (см. табл. 3). Медианное значение естественной смертности для всей популяции – $0,13 \text{ сут}^{-1}$, а скорости деградации мертвых рачков – $0,26 \text{ сут}^{-1}$.

Разделение потока мертвой органики между процессами микробной деградации и детритофагии в толще воды и процессом оседания трупов в аноксигенную зону дало 84,9 и 15,1 % соответственно для всей популяции на основании значений D и G (см. табл. 3). Исключение составили копеподиты С5, для которых эти потоки равнялись 53,9 и 46,1 %. Это хорошо согласуется с тем, что основная их масса располагается в глубинных слоях 6–12 м (см. рисунок), поэтому только половина мертвых рачков успевает деградировать до момента, когда они покидают оксигенную зону гипolimниона в процессе оседания.

Найденные путем модельной аппроксимации значения естественной смертности популяции *A. salinus* ($0,13 \text{ сут}^{-1}$) хорошо согласуются со значениями, обсуждаемыми в работе [Dubovskaya et al., 2018]. Полученные величины оказались выше значений, рассчитанных из предположения, что ведущим процессом элиминации мертвых рачков является оседание ($0–0,034 \text{ сут}^{-1}$), но сопоставимы с величинами, учитывающими деградацию трупов (до $0,103 \text{ сут}^{-1}$). Также результаты исследования сопоставимы с литературными данными ($<0,01–0,15 \text{ сут}^{-1}$, см. обзор К. В. Танга и Д. Т. Эллиотта [Tang, Elliott, 2013]). Приведенная скорость деградации хорошо согласуется с другими наблюдениями за микробным разложением мертвых копепод. Так, после отмирания, сходный по размеру рачок *Acartia tonsa* разрушается спустя 4 сут [Tang et al., 2006], что дает скорость $D = 0,25 \text{ сут}^{-1}$ ($1/4$). Для *A. salinus* скорость деградации составила $0,26 \text{ сут}^{-1}$.

Популяция *A. salinus* в оз. Шира, вероятно, является хорошим примером, в котором рост рачков уравновешен только естественной смертностью. В пелагиали озера отсутствуют хищный зоопланктон и рыбы планктофаги, единственный потенциальный потребитель в металимнионе – *Gammarus lacustris* [Yemelyanova et al., 2002; Губанов, 2009; Dubovskaya et al., 2018]. То есть естественная смертность является сопоставимой и не может существенно превышать скорость роста всей популяции, которая может быть достаточно велика, например, во временном водоеме Лагуна Хонда (Андалусия, Испания) она составила $0,78–1,05 \text{ сут}^{-1}$ в зависимости от сезона [Jimenez-Melero et al., 2013]. Для популяции *A. salinus* из оз. Шира максимальная удельная скорость роста, измеренная в лабораторных условиях – $0,129 \text{ сут}^{-1}$ [Temerova et al., 2002]. Таким образом, полученные в рамках предложенного подхода значения естественной смертности являются полностью реалистичными.

Естественная смертность m рассчитывалась исходя из положения, что основным путем элиминации мертвых особей из толщ воды является процесс деградации за счет

разложения, разрушения и детритофагии, в то время как оседание вносит незначительный вклад в общий процесс элиминации трупов. При этом распределение живого зоопланктона является стратифицированным, и нижние горизонты дают малый поток мертвой органики. В этом случае величины m/v и D/v являются устойчивыми для широкого диапазона скоростей оседания, а соотношение m/D можно считать постоянной величиной, независимой от скорости оседания и стремящейся к соотношению \bar{v}/\bar{N} , согласно уравнению (10) (для средних величин в столбе воды). В пользу данного положения свидетельствует полученное соотношение D и G , т. е. основным путем элиминации трупов рачков в толще воды является их деградация (84,9 %), а не оседание (15,1 %). Однако определение модельных параметров m и D аппроксимацией возможно и при любых соотношениях процессов деградации и оседания трупов, а также при нестратифицированном распределении живого зоопланктона. Но в этом случае возрастают требования к точности определения как скоростей оседания, так и профилей распределения живых и мертвых особей в столбе воды.

Нестратифицированное распределение зоопланктона выражается в том, что он на нижних горизонтах вносит такой же вклад в образование трупов, как и рачки верхних горизонтов, поэтому экспоненциального снижения количества трупов с глубиной не происходит. В отсутствие деградации, при относительно равномерном распределении живых рачков в толще воды, ожидается, что накопление мертвых рачков с глубиной растет линейно, в то время как с деградацией оно будет замедляться. Чтобы определить D , необходимо знать отклонения от линейного накопления. Обнаружить их, учитывая неизбежные ошибки при стандартном отборе проб зоопланктона, будет крайне сложно. Более того, распределение живых рачков также может варьировать по горизонтам и вносить свои изменения в профиль вертикального распределения трупов и, как следствие, в снижение точности в определении D . Возможно, что применение планктонных видеорекодеров (см. обзор О. П. Дубовской с соавт. [2017]) позволит добиться необходимо-

го уровня статистической точности. На сегодняшний день, установление подробного вертикального распределения общей суммы живых и мертвых организмов вполне возможно, однако идентификация неокрашенных мертвых особей на видеокдрах, очевидно, потребует разработки отдельной компьютерной методики обработки цифровых данных.

Нахождение m , D и G в модели выполнено при определенных допущениях: 1) скорость оседания трупов постоянна на всех горизонтах озера, 2) естественная смертность является постоянной величиной для выделенных групп и 3) система находится в равновесном состоянии, или близка к нему. Что касается скорости оседания, то очевидно, что она детерминируется множеством факторов. С одной стороны, она связана с различиями в гидрофизических условиях эпи- и гипolimниона (разные уровни турбулентности и плотность воды), а с другой – с изменением плотности самих трупов, которая варьирует со временем в процессе деградации [Elliott et al., 2010; Kirillin et al., 2012]. Эта плотность также может являться видоспецифичной [Степанов, Светличный, 1981]. Поскольку условия расчета параметров модели для науплиусов и копеподитов С1–С4 оказались близки к идеальным (стратифицированное унимодальное распределение на верхних горизонтах), то значения m , D и G определились для них максимально реалистично в рамках данного подхода. Даже если скорость оседания в эпилимнионе отличалась от нижних горизонтов, тем не менее поток мертвых особей, сформированный верхними горизонтами, имел выраженное экспоненциальное затухание именно в зоне мета- и гипolimниона (см. рисунок), на которое большей частью и опиралась настройка модели.

По результатам модельной аппроксимации распределения живых и мертвых самцов и самок видно, что в пределах этих групп либо естественная смертность, либо скорость оседания не могли оставаться постоянными величинами на всем протяжении водной толщи. Максимальные значения численности мертвых особей выражены только одним пиком в слое 6–9 м (см. рисунок), в то время

как бимодальное распределение живых особей подразумевает такое же распределение мертвых особей, но смещенное вниз на некоторую глубину. Данный пик мог образоваться, если скорость оседания мертвых особей из верхних горизонтов снизилась, и они стали накапливаться в термоклине. К этому же потоку добавился поток, генерируемый нижним пиком живых рачков бимодального распределения. Следовательно, для более точного описания профиля мертвых самцов и самок требуется учет дифференциации скорости оседания (и, вероятно, величины естественной смертности) по глубине. В случае, если экспериментальные данные содержат сведения по скоростям оседания трупов в зонах эпи- и гипolimниона, то в рамках предлагаемого подхода несложно записать разную скорость оседания для каждого слоя, внося в уравнение (9) зависимость $v(z)$ вместо $v = \text{const}$, что значительно повысит точность аппроксимации. Теоретически зависимость от глубины может задаваться и для m и D , тем более, что в условиях реального водоема эти величины действительно могут различаться между зонами эпи- и гипolimниона. Вероятно, естественная смертность и скорость деградации должны быть выше в зоне эпилимниона благодаря большому количеству стрессовых факторов (ультрафиолетовое излучение, кайромоны хищников, турбулентция, повышенная температура и др. [Дубовская, 2009; Tang et al., 2014]). Однако точная количественная оценка различий между зонами вряд ли возможна. С другой стороны, усредненные значения m и D популяций зоопланктона будут вполне достаточны для большинства задач моделирования водных экосистем.

Третий фактор, способный повлиять на расчеты – неравновесное состояние системы. Эпилимнион оз. Шира часто подвержен ветровому воздействию, вследствие чего возможно формирование горизонтальной гетерогенности зоопланктона в этой зоне, аналогично другим озерам [Rinke et al., 2009; Levesque et al., 2010]. Иными словами, высокая численность живых рачков, которая дает соответствующий высокий поток мертвых особей в мета-гипolimнионе, может смениться низкой численностью благодаря го-

ризонтальным перемещениям водных масс эпилимниона. А количество мертвых рачков в стабильном гипolimнионе останется высоким. Если отбор проб происходил в такой ситуации, то скорость естественной смертности будет, скорее всего, завышена. Или, наоборот, занижена, если низкую численность эпилимниона сменяет высокая численность живых рачков. Однако эта проблема преодолима увеличением количества дней наблюдений и объема проб, позволяющих снизить статистическую погрешность. Очевидно, при этом высокий коэффициент вариации значений будет вполне ожидаем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленный численный метод нахождения параметров естественной смертности популяции и скорости элиминации мертвых особей зоопланктона в столбе воды, не связанной с оседанием, может быть применен к анализу полевых данных вертикального профиля живых и мертвых рачков, а также к стратифицированному унимодальным распределениям зоопланктона при равновесном состоянии системы и соблюдении постоянства параметров модели (m , D , v) для всех горизонтов водной толщи и внутри всех исследуемых групп организмов. В отличие от известных ранее методов [Tang et al., 2014; Dubovskaya et al., 2018], данный подход может модифицироваться для зависимых от глубины параметров и произвольных форм распределения организмов. Однако при этом полевые данные должны иметь более высокую степень подробности (меньший шаг отбора проб, большее количество повторностей, измерения скоростей оседания на разных горизонтах). Определяемые представленным методом параметры естественной смертности на примере популяции копепода *A. salinus* в оз. Шира являются биологически обоснованными и хорошо согласуются с литературными данными. Расчет параметров не требует написания сложного кода в отличие от имитационных математических моделей. Скорость расчетов также высока, поскольку метод сразу оперирует равновесными состояниями системы.

Работа является частью совместного Российско-Германского проекта “Смертность зоопланктона в озерных экосистемах и ее потенциальный вклад в минерализацию углерода в пелагиали”, поддержанного РФФИ (№ 16-54-12048) и Немецким научно-исследовательским сообществом (DFG N GR-1540/29-1), частично поддержана Государственным заданием в рамках программы фундаментальных исследований РФ (тема № 51.1.1)

ЛИТЕРАТУРА

- Глебов Н. И., Кочетов Ю. А., Плясунов А. В. Методы оптимизации: учеб. пособие. Новосибирск: Новосиб. ун-т, 2000. 105 с.
- Губанов М. В. Межвидовые взаимодействия доминантных видов биоты озера Шира в лабораторных условиях: дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: Сиб. фед. ун-т, 2009. 109 с.
- Дубовская О. П. Не связанная с хищниками смертность планктонных ракообразных, ее возможные причины (обзор литературы) // Журн. общ. биологии. 2009. Т. 70, № 2. С. 168–192.
- Дубовская О. П. Оценка количества мертвых особей рачкового зоопланктона в водоеме с помощью окрашивания проб анилиновым голубым: методические аспекты применения // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. биология. 2008. Т. 1, № 2. С. 145–161.
- Дубовская О. П., Толмеев А. П., Бусева Ж. Ф. Методология использования седиментационных ловушек для изучения вертикального потока и скорости осаждения взвешенных частиц большого размера: морского снега, фекальных пеллет и трупов зоопланктона (обзор литературы) // Там же. 2017. Т. 10, № 3. С. 269–300.
- Степанов В. Н., Светличный Л. С. Исследования гидромеханических характеристик планктонных копепоид. Киев: Наук. думка, 1981. 128 с.
- Bickel S. L., Tang K. W., Grossart H.-P. Use of aniline blue to distinguish live and dead crustacean zooplankton composition in freshwaters // Freshwater Biol. 2009. Vol. 54. P. 971–981.
- Dubovskaya O. P., Gladyshev M. I., Gubanov V. G., Makhutova O. N. Study of non-consumptive mortality of Crustacean zooplankton in a Siberian reservoir using staining for live/dead sorting and sediment traps // Hydrobiologia. 2003. Vol. 504. P. 223–227.
- Dubovskaya O. P., Tang K. W., Gladyshev M. I., Kirillin G., Buseva Z., Kasprzak P., Tolomeev A. P., Grossart H.-P. Estimating in situ zooplankton non-predation mortality in an oligo-mesotrophic lake from sediment trap data: Caveats and reality check // PLoS One. 2015. 10. e0131431. doi:10.1371/journal.pone.0131431.
- Dubovskaya O. P., Tolomeev A. P., Kirillin G., Buseva Z., Tang K. W., Gladyshev M. I. Effects of water column processes on the use of sediment traps to measure zooplankton non-predatory mortality: A mathematical and empirical assessment // J. Plankton Res. 2018. Vol. 40. P. 91–106.
- Elliott D. T., Harris C. K., Tang K. W. Dead in the water: The fate of copepod carcasses in the York River estuary, Virginia // Limnol. Oceanogr. 2010. Vol. 55. P. 1821–1834.
- Gaedke U. Trophic dynamics in aquatic ecosystems // Lake ecosystem ecology: A global perspective / ed. G. E. Likens. Acad. Press, 2010. P. 41–46.
- Gladyshev M. I., Gubanov V. G. Seasonal dynamics of specific mortality of *Bosmina longirostris* in forest pond determined on the basis of counting of dead individuals // Dokl. Akad. Nauk. 1996. Vol. 348. P. 127–128.
- Gladyshev M. I., Dubovskaya O. P., Gubanov V. G., Makhutova O. N. Evaluation of non-predatory mortality of two *Daphnia* species in a Siberian reservoir // J. Plankton Res. 2003. Vol. 25. P. 999–1003.
- Jimenez-Melero R., Ramirez J. M., Guerrero F. Seasonal variation in the population growth rate of a dominant zooplankton: What determines its population dynamics? // Freshwater Biol. 2013. Vol. 58. P. 1221–1233.
- Jyothisbabu R., Jagadeesan L., Lallu K. R. Copepod carcasses in a tropical estuary during different hydrographical settings // Environ. Monit. Assess. 2016. Vol. 188, N 10. doi: 10/1007/s10661-016-5572-0.
- Kirillin G., Grossart H.-P., Tang K. W. Modeling sinking rate of zooplankton carcasses: effects of stratification and mixing // Limnol. Oceanogr. 2012. Vol. 57. P. 881–894.
- Levesque S., Beisner B. E., Peres-Neto P. R. Meso-scale distributions of lake zooplankton reveal spatially and temporally varying trophic cascades // J. Plankton Res. 2010. Vol. 32. P. 1369–1384.
- Rinke K., Huber A., Kempke S., Eder M., Wolf T., Probst W. N., Rothhaupt K. O. Lake-wide distributions of temperature, phytoplankton, zooplankton, and fish in the pelagic zone of a large lake // Limnol. Oceanogr. 2009. Vol. 54. P. 1306–1322.
- Tang K. W., Elliott D. T. Copepod carcasses: Occurrence, fate and ecological importance // Copepods: Diversity, Habitat and Behaviour / ed. L. Seuront. Hauppauge, NY, USA: Nova Science Publishers, 2013. P. 255–278.
- Tang K. W., Freund C. S., Schweitzer Ch. L. Occurrence of copepod carcasses in the lower Chesapeake Bay and their decomposition by ambient microbes // Estuarine, Coastal and Shelf Sci. 2006. Vol. 68. P. 499–508.
- Tang K. W., Gladyshev M. I., Dubovskaya O. P., Kirillin G., Grossart H.-P. Zooplankton carcasses and non-predatory mortality in freshwater and inland sea environments // J. Plankton Res. 2014. Vol. 36. P. 597–612.
- Temerova T. A., Tolomeev A. P., Degermendzhy A. G. Growth of dominant zooplankton species feeding on plankton microflora in Lake Shira // Aquatic Ecol. 2002. Vol. 36. P. 235–243.

Toth L. G., Parpala L., Balogh C., Tatrai I., Baranyai E.
Zooplankton community response to enhanced turbulence generated by water-level decrease in Lake Balaton, the largest shallow lake in Central Europe // *Limnol. Oceanogr.* 2011. Vol. 56. P. 2211–2222.

Yemelyanova A. Y., Temerova T. A., Degermendzhy A. G.
Distribution of *Gammarus lacustris* Sars (Amphipoda, Gammaridae) in Lake Shira (Khakasia, Siberia) and laboratory study of its growth characteristics // *Aquatic Ecol.* 2002. Vol. 36. P. 245–256.

Numerical Modeling of Vertical Distribution of Live and Dead Copepods *Arctodiaptomus salinus* in Salt Lake Shira

A. P. TOLOMEEV¹, G. KIRILLIN², O. P. DUBOVSKAYA^{1,3}, Z. F. BUSEVA⁴, M. I. GLADYSHEV^{1,3}

¹ *Institute of Biophysics of Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center” of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/50
E-mail: tolomeev@ibp.ru*

² *Department of Ecohydrology, Leibniz-institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries
12587, Berlin, Muggelseedamm, 310*

³ *Siberian Federal University
660041, Krasnoyarsk, Svobodny ave., 79*

⁴ *Practical center of the National academy of science of Belarus for bioresources
220072, Minsk, Akademicheskaya str., 27*

In deep stratified lakes the processes of growth and death rates of zooplankton populations result in uneven vertical distributions of live and dead organisms in a water column. The carcasses in the water are removed by process of sinking, and degradation due to microbial decomposition and detritivory and etc. In case of epilimnion maximum of zooplankton and when the degradation prevails over the sinking the downward flux of carcasses exponentially decays with depth. The vertical profile of dead organisms, demonstrating the decline in meta- and hypolimnion, can be fitted with the curve of numerical model, presented in this paper. The model approximation of the field data allow to determine non-predator mortality rate m and degradation rate D in relative terms (m/v and D/v , v – sinking velocity) or absolute values (with defined v). For the case of copepod population of *Arctodiaptomus salinus* in Lake Shira the calculated m and D (medians of 0.13 and 0.26 day⁻¹, respectively) were in a good agreement with the literature data. The presented method also gives the advantage of using the depth depended sinking velocity v .

Key words: zooplankton, non-predatory mortality, numerical modeling, *Arctodiaptomus salinus*.